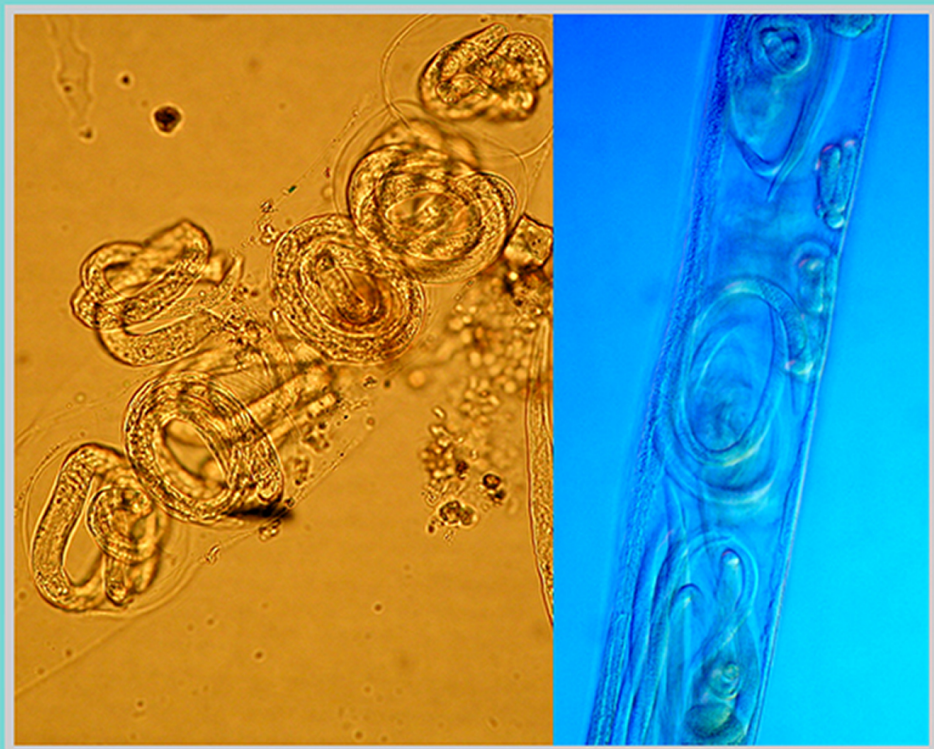


КАФЕДРА ЗООЛОГИИ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ  
БИОЛОГИЧЕСКОГО ФАКУЛЬТЕТА  
МОСКОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА  
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА

А.В. ЧЕСУНОВ

# БИОЛОГИЯ МОРСКИХ НЕМАТОД



Москва ❖ 2006

Кафедра зоологии беспозвоночных Биологического факультета  
Московского государственного университета  
имени М.В. Ломоносова

**А.В. Чесунов**

# **БИОЛОГИЯ МОРСКИХ НЕМАТОД**

**Товарищество научных изданий КМК**

**Москва ❖ 2006**

УДК  
ББК 28.691

**Чесунов А.В.** Биология морских нематод. М.: Т-во научных изданий КМК. 2006. 369 с.

Монография является обзором естественной истории морских свободноживущих нематод. Обобщены все данные и концепции по строению, классификации, разнообразию, поведению, горизонтальному и вертикальному распределению в осадке и перифитоне, географическому распространению, питанию, размножению, росту, энергетике, продукции, биотическим отношениям, физиологическим и экологическим реакциям на загрязнение и возможностям использования нематод в качестве инструмента мониторинга морской среды. В книге отражены все новые важнейшие открытия в разнообразии, морфологии и биологии морских нематод. Показано значение нематод для функционирования донных биоценозов моря. Книга хорошо иллюстрирована графическими рисунками, оптическими и электронными микрофотографиями, большая часть из которых оригинальны.

Предназначена для зоологов, морских биологов, преподавателей и студентов.  
Илл. 137. Библ. 576.

**Tchesunov A.V. Biology of marine nematodes.** Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2006. 369 p.

The monograph presents a review of natural history of marine free-living nematodes. The content includes data and concepts on anatomy, classification, diversity, behavior, horizontal and vertical distribution in bottom sediments and on submerged macrophytes, geographical large-scale distribution in the ocean, nutrition, reproduction, ontogenetic development, growth, energetic, production, interrelationships, physiological and ecological responds to pollution and possibilities of using nematodes as a tool for monitoring of the marine milieu. All recent important discoveries, hypotheses and generalizations in marine nematology are compiled with especial attention to Russian issues. It is shown significance of free-living nematodes for marine benthic ecosystems. The book is fairly illustrated by drawings as well as light, SEM and TEM photos which are partly original.

The book is destined for nematologists, marine zoologists and ecologists, teachers and students. 137 figures, 576 references.

*Издание осуществлено в рамках издательского пректа РФФИ № 05-04-62049д*

ISBN 5-87317-325-7

© А.В. Чесунов, текст, иллюстрации, 2006  
© Товарищество научных изданий КМК,  
издание, 2006

# ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	11
<b>Глава 1. СТРОЕНИЕ МОРСКИХ НЕМАТОД</b> .....	14
<b>ФОРМА ТЕЛА</b> .....	14
<b>СТЕНКА ТЕЛА</b> .....	14
Кутикула .....	14
Гиподерма .....	20
Мускулатура .....	22
<b>СЕНСИЛЛЫ И НЕРВНАЯ СИСТЕМА</b> .....	23
Типы сенсилл .....	23
Амфиды .....	26
Глазки .....	30
Метанемы .....	31
Расположение сенсилл на голове и на теле .....	32
Анатомия нервной системы .....	38
<b>АЛИМЕНТАРНЫЙ ТРАКТ</b> .....	39
Рот и стома .....	39
Пищевод .....	43
Средняя кишка .....	54
Ректум и анус .....	54
<b>ЖЕЛЕЗЫ, ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ОРГАНЫ, ПОЛОСТЬ ТЕЛА, ПСЕВДОЦЕЛОМОЦИТЫ</b> .....	56
<b>РЕПРОДУКТИВНЫЕ ОРГАНЫ</b> .....	61
Самцы .....	61
Семенники .....	61
Сперматозоиды .....	63
Эвакуативный и копулятивный аппарат .....	66
Самки .....	70
Оогенез .....	70
Число, положение и тип организации яичников .....	70
<b>ТРАВМЫ, ЗАЖИВЛЕНИЕ И РЕГЕНЕРАЦИЯ</b> .....	76
<b>Глава 2. КЛАССИФИКАЦИЯ И РАЗНООБРАЗИЕ</b> .....	77
<b>КЛАСС ENOPLEA Inglis 1983</b> .....	81
Отряд Enoplida Filipjev 1929 .....	81
<b>КЛАСС CHROMADOREA Inglis 1983</b> .....	98
Отряд Chromadorida Chitwood 1933 .....	98
Отряд Desmodorida De Coninck 1965 .....	106
Отряд Plectida Malakhov 1982 .....	114
Отряд Monhysterida Filipjev 1929 .....	125
Отряд Araeolaimida De Coninck et Schuurmans Stekhoven 1933 .....	133
Отряд Desmoscolecida Filipjev 1929 .....	139
Отряд Rhabditida Chitwood 1933 .....	143
<b>Глава 3. ДВИЖЕНИЯ И ПОВЕДЕНИЕ НЕМАТОД</b> .....	145
<b>ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ</b> .....	145

ДВИЖЕНИЯ НЕМАТОД СРЕДИ ЧАСТИЦ ОСАДКА .....	149
ЛАНДШАФТООБРАЗУЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ .....	151
КЛУБКИ НЕМАТОД .....	154
НЕМАТОДЫ В ТОЛЩЕ ВОДЫ .....	154
<b>Глава 4. ПИТАНИЕ</b> .....	158
СВЯЗ ТИПА ПИТАНИЯ С МОРФОЛОГИЕЙ НЕМАТОД .....	158
СПОСОБЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РАЦИОНА .....	161
ОСАДКОЕДЫ .....	163
СОСКРЭБЫВАТЕЛИ .....	166
ПАДАЛЬЩИКИ .....	169
ХИЩНИКИ .....	171
ФИЗИОЛОГИЯ ПИЩЕВАРЕНИЯ .....	175
ОБЪЕМ И СКОРОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ .....	177
ПОГЛОЩЕНИЕ РАСТВОРЁННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА .....	178
<b>Глава 5. РАЗМНОЖЕНИЕ И РАЗВИТИЕ</b> .....	179
СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ .....	180
ПОИСК САМКИ И КОПУЛЯЦИЯ .....	180
ОПЛОДОТВОРЕНИЕ У ОНХОЛАЙМИД (ONCHOLAIMIDAE), ОБЛАДАЮЩИХ ДЕМАНОВСКОЙ СИСТЕМОЙ .....	183
ОТКЛАДКА ЯИЦ И ЗАБОТА О ПОТОМСТВЕ .....	184
ЧИСЛО И РАЗМЕРЫ ЯИЦ .....	186
ЖИВОРОЖДЕНИЕ .....	187
ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ .....	188
ПОСТЭМБРИОНАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ .....	194
ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ .....	199
ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ И СОЛЁНОСТИ НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА .....	203
СМЕРТЬ .....	206
<b>Глава 6. ДЕМОГРАФИЯ, ЭНЕРГЕТИКА, ПРОДУКЦИЯ</b> .....	207
ПОЛУЧЕНИЕ ПЕРВИЧНЫХ ДАННЫХ .....	207
Показатели количества живого вещества .....	207
Энергетический бюджет .....	208
Прирост массы тела .....	208
Репродуктивный выход .....	208
Дыхание, обмен веществ, калориметрия .....	209
Расчёт продукции и P/B-коэффициент .....	210
Экологическая эффективность .....	211
ПРИМЕР: ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ, ДЕМОГРАФИЯ, ПОГЛОЩЕНИЕ ПИЩИ, ДЫХАНИЕ, ПРОДУКЦИЯ <i>GEOMONHYSTERA DISJUNCTA</i> .....	211
Техника культивирования .....	212
Параметры жизненного цикла и популяции .....	212
Жизненный цикл зависит от температуры .....	213
Питание, усвоение пищи и рост .....	214
Дыхание .....	216
Скорость размножения .....	216
Продукция .....	217

МНОГООБРАЗИЕ В ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ И ПРОДУКЦИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ НЕМАТОД .....	217
Разные виды сообщества различаются по интенсивности дыхания .....	217
Длительность жизненного цикла и размножения .....	219
Как температура влияет на жизненные циклы разных видов .....	219
Жизненные циклы и продукция у разных видов нематод .....	221
Продукция сообществ нематод: пример .....	223
<b>Глава 7. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СООБЩЕСТВА В ДОННОМ ОСАДКЕ .....</b>	<b>224</b>
СООБЩЕСТВА НЕМАТОД .....	224
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ПО ТИПАМ ОСАДКА .....	225
МИКРОМАСШТАБНОЕ ГОРИЗОНТАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ .....	230
ГОРИЗОНТАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ НЕМАТОД .....	231
ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ТОЛЩЕ ГРУНТА .....	232
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ВЕРТИКАЛЬНОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ .....	235
СУТОЧНЫЕ ВЕРТИКАЛЬНЫЕ МИГРАЦИИ В ТОЛЩЕ ГРУНТА .....	237
СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ НАСЕЛЕНИЯ НЕМАТОД В ГРУНТЕ .....	239
ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ БЛИЗКИХ ВИДОВ .....	241
ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НЕМАТОД МОЖЕТ БЫТЬ СВЯЗАНА С БИОТОПОМ .....	243
<b>Глава 8. НЕМАТОДЫ НА ПОДВОДНЫХ РАСТЕНИЯХ .....</b>	<b>246</b>
СВОЕОБРАЗИЕ ФИТАЛЬНЫХ НЕМАТОД .....	246
ФАКТОРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ НЕМАТОД НА МАКРОФИТАХ .....	249
СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА НЕМАТОД НА МАКРОФИТАХ .....	251
МОРСКИЕ ФИТОГЕЛЬМИНТЫ .....	253
<b>Глава 9. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ И СИМБИОЗ С МИКРООРГАНИЗМАМИ .....</b>	<b>254</b>
РАЗЛОЖЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА .....	258
РАЗЛОЖЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛА ЖИВОТНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ .....	258
ЖИЗНЬ НА КУТИКУЛЕ НЕМАТОД .....	259
ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ ПРОТИСТЫ .....	262
ДЕСМОДОРИДЫ: АССОЦИАЦИЯ С ПРОКАРИОТАМИ .....	262
СИМБИОТИЧЕСКИЕ ПРОКАРИОТЫ ВНУТРИ ТЕЛА НЕМАТОД .....	265
<b>Глава 10. ОТНОШЕНИЯ НЕМАТОД С БОЛЕЕ КРУПНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ .....</b>	<b>268</b>
ВЛИЯНИЕ МАКРОБЕНТОСА НА СРЕДУ ОБИТАНИЯ НЕМАТОД .....	268
МОРСКИЕ НЕМАТОДЫ КАК ОБЪЕКТ ПИТАНИЯ ДРУГИХ ЖИВОТНЫХ .....	272
Мейофауна .....	272
Макроскопические беспозвоночные .....	272
Рыбы .....	273
СИМБИОТИЧЕСКИЕ АССОЦИАЦИИ С КРУПНЫМИ ОРГАНИЗМАМИ .....	274
Нематоды на сидячих животных .....	274
Нематоды на подвижных животных .....	276
Внутренние паразиты донных беспозвоночных .....	281
Нематоды внутри клеток донных протистов .....	284

<b>Глава 11. КРУПНОМАСШТАБНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕМАТОД В МИРОВОМ ОКЕАНЕ</b> .....	289
СКОЛЬКО ВИДОВ МОРСКИХ НЕМАТОД В МИРЕ И КАК РАЗМЕЩЕНО ИХ РАЗНООБРАЗИЕ В ОКЕАНЕ .....	289
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТАКСОНОВ В МИРОВОМ ОКЕАНЕ .....	290
РАССЕЛЕНИЕ НЕМАТОД В ПРОСТРАНСТВЕ .....	293
СОЛОНОВАТЫЕ ВОДОЁМЫ И ЭСТУАРИИ .....	294
Литораль .....	294
Фауна эстуариев .....	295
Нематоды внутренних солоноватых озёр .....	296
Морские нематоды в средах с нулевой солёностью .....	298
БОЛЬШИЕ ГЛУБИНЫ ОКЕАНА .....	299
<b>Глава 12. МАРГИНАЛЬНЫЕ БИОТОПЫ В МОРСКОЙ СРЕДЕ</b> .....	308
АРКТИЧЕСКИЙ ЛЁД .....	308
Среда обитания .....	308
Биота льда .....	310
Адаптации к условиям среды и жизненный цикл <i>Theristus melnikovi</i> .....	311
Нематоды в прибрежных и сезонных льдах .....	311
Происхождение ледовых нематод .....	313
ТИБИОС .....	314
Население сероводородного слоя осадка на литорали .....	314
Локальные восстановительные биотопы .....	318
<b>Глава 13. НЕМАТОДЫ В ЗАГРЯЗНЁННОМ МОРЕ</b> .....	322
ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ .....	322
Нематоды как тест-объекты .....	322
Действие тяжёлых металлов на плодовитость и смертность, а также на разные стадии жизненного цикла .....	323
Пути проникновения, физиологическое действие и патологический эффект тяжёлых металлов .....	323
Сравнительная чувствительность разных видов нематод к тяжёлым металлам .....	325
Сравнительный эффект разных металлов и их совокупное действие. Условия действия тяжёлых металлов .....	325
СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА НЕМАТОД ОТРАЖАЕТ СТЕПЕНЬ НАРУШЕНИЯ СРЕДЫ .....	326
Показатели состояния нематодного сообщества .....	327
Примеры сообществ в загрязнённых районах .....	329
Разные виды по-разному относятся к органическому загрязнению .....	331
Индекс зрелости сообщества .....	332
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	335
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	340

# CONTENTS

<b>INTRODUCTION</b> .....	11
<b>Chapter 1. STRUCTURE OF MARINE NEMATODES</b> .....	14
<b>BODY SHAPE</b> .....	14
<b>BODY WALL</b> .....	14
Cuticle .....	14
Hypodermis .....	20
Musculature .....	22
<b>SENSILLA AND NERVOUS SYSTEM</b> .....	23
Types of sensilla .....	23
Amphids .....	26
Ocelli .....	30
Metanemes .....	31
Disposition of sensilla on the head and body .....	32
Anatomy of the nervous system .....	38
<b>ALIMENTARY TRACT</b> .....	39
Mouth and stoma .....	39
Pharynx or esophagus .....	43
Intestine .....	54
Rectum and anus .....	54
<b>GLANDS, EXCRETORY ORGANS, BODY CAVITY,     PSEUDOCOELOMOCYTES</b> .....	56
<b>REPRODUCTIVE ORGANS</b> .....	61
Males .....	61
Testes .....	61
Spermatozoa .....	63
Vas deferens and copulatory apparatus .....	66
Females .....	70
Oogenesis .....	70
Number, position and types of the ovaries .....	70
<b>INJURIES, HEALING AND REGENERATION</b> .....	76
<b>Chapter 2. CLASSIFICATION AND DIVERSITY</b> .....	77
<b>CLASS ENOPLEA</b> Inglis 1983 .....	81
Order Enoplida Filipjev 1929 .....	81
<b>CLASS CHROMADOREA</b> Inglis 1983 .....	98
Order Chromadorida Chitwood 1933 .....	98
Order Desmodorida De Coninck 1965 .....	106
Order Plectida Malakhov 1982 .....	114
Order Monhysterida Filipjev 1929 .....	125
Order Araeolaimida De Coninck et Schuurmans Stekhoven 1933 .....	133
Order Desmoscolecida Filipjev 1929 .....	139
Order Rhabditida Chitwood 1933 .....	143
<b>Chapter 3. MOVEMENTS AND BEHAVIOR OF NEMATODES</b> .....	145



LIVING FORMS .....	145
MOVEMENTS OF NEMATODES BETWEEN THE PARTICLES OF SEDIMENTS .....	149
NEMATODE ACTIVITY CREATES A MILIEU .....	151
CLEWS OF NEMATODES .....	154
NEMATODES IN WATER COLUMN .....	154
<b>Chapter 4. FEEDING</b> .....	158
FEEDING TYPE RELATED TO NEMATODE MORPHOLOGY .....	158
METHODS OF STUDIING DIETS .....	161
DEPOSIT-FEEDERS .....	163
EPIGROWTH-FEEDERS .....	166
SCAVENGERS .....	169
PREDATORS .....	171
PHYSIOLOGY OF DIGESTION .....	175
QUANTITY AND RATE OF FOOD INGESTION .....	177
INGESTION OF DISSOLVED ORGANIC MATTERS .....	178
<b>Chapter 5. REPRODUCTION AND DEVELOPMENT</b> .....	179
SEX RATIO .....	180
LOOK FOR FEMALE AND COPULATION .....	180
INSEMINATION IN ONCHOLAIMIDAE POSSESSING WITH DEMANIAN SYSTEM .....	183
EGG LAYING AND BROODING .....	184
NUMBER AND SIZE OF EGGS .....	186
VIVIPARITY .....	187
EMBRYONIC DEVELOPMENT .....	188
POSTEMBRYONIC ONTOGENESIS .....	194
LIFE CYCLES .....	199
TEMPERATURE AND SALINITY AFFECT DURATION OF THE LIFE CYCLE .....	203
DEATH .....	206
<b>Chapter 6. DEMOGRAPHY, ENERGETICS, PRODUCTION</b> .....	207
OBTAINING PRIMARY DATA .....	207
Indices of living biomass .....	207
Energetic budget .....	208
Increase of body mass .....	208
Reproductive output .....	208
Respiration, metabolism, calorimetry .....	209
Calculation of production and P/B-coefficient .....	210
Ecological efficacy .....	211
EXAMPLE: LIFE CYCLE, DEMOGRAPHY, FOOD UPTAKE, REPRODUCTION, PRODUCTION OF <i>GEOMONHYSTERA</i> <i>DISJUNCTA</i> .....	211
Cultural technique .....	212
Life cycle and population parameters .....	212
Life cycle depends on the temperature .....	213

Feeding, food assimilation and growth .....	214
Respiration .....	216
Rate of reproduction .....	216
Production .....	217
<b>DIVERSITY OF LIFE CYCLES AND PRODUCTIONS IN COMMUNITIES OF MARINE NEMATODES .....</b>	<b>217</b>
Various species of a community differ from one another in respiratory rates .....	217
Duration of life cycle and reproduction .....	219
How does temperature influence on life cycles of various species .....	219
Life cycles and production of various nematode species .....	221
Production of a nematode community: an example .....	223
<b>Chapter 7. SPATIAL DISTRIBUTION AND COMMUNITIES IN BOTTOM SEDIMENTS .....</b>	<b>224</b>
NEMATODE COMMUNITIES .....	224
DISTRIBUTION OF SPECIES IN VARIOUS SEDIMENTS .....	225
MICROSCALE HORIZONTAL DISTRIBUTION .....	230
HORIZONTAL MIGRATIONS OF NEMATODES .....	231
VERTICAL DISTRIBUTION IN SEDIMENTS .....	232
SEASONAL CHANGES IN VERTICAL DISTRIBUTION .....	235
DAILY VERTICAL MIGRATIONS IN SEDIMENT .....	237
SEASONAL CHANGES OF NEMATODE POPULATION IN SEDIMENT .....	239
SPATIAL-TEMPORAL RELATIONS OF CLOSE SPECIES .....	241
INTRASPECIES VARIABILITY MAY RELATE TO BIOTOP .....	243
<b>Chapter 8. NEMATODES ON SUBMERGED MACROPHYTES .....</b>	<b>246</b>
PECULIARITY OF PHYTAL NEMATODES .....	246
FACTORS OF DISTRIBUTION OF NEMATODES ON MACROPHYTES .....	249
SEASONAL DYNAMICS OF NEMATODES ON MACROPHYTES .....	251
MARINE NEMATODE PHYTOPARASITES .....	253
<b>Chapter 9. INTERACTION AND SYMBIOSIS WITH MICROORGANISMS .....</b>	<b>254</b>
DECOMPOSITION OF PLANT MATERIAL .....	258
DECOMPOSITION OF ANIMAL MATERIAL .....	258
LIFE ON NEMATODE CUTICLE .....	259
PARASITIC PROTISTS .....	262
DESMODORIDS: ASSOCIATION WITH BACTERIA .....	262
SYMBIOTIC PROCARYOTES INSIDE NEMATODE BODIES .....	265
<b>Chapter 10. RELATIONS OF NEMATODES WITH MACROORGANISMS .....</b>	<b>268</b>
IMPACT OF MACROBENTHOS ON NEMATODE MILIEU .....	268
MARINE NEMATODES AS FOOD ITEM OF OTHER ANIMALS .....	272
Meiofauna .....	272
Macrobenthic invertebrates .....	272
Fishes .....	273
SYMBIOTIC ASSOCIATIONS WITH MACROORGANISMS .....	274

Nematodes on sedentary animals .....	274
Nematodes on motile animals .....	276
Internal nematode parasites of benthic invertebrates .....	281
Nematodes inside cells of benthic protists .....	284
<b>Chapter 11. MACROSCALE DISTRIBUTION OF NEMATODES</b>	
<b>IN WORLD OCEAN</b> .....	289
HOW MANY FREE-LIVING NEMATODE SPECIES IN THE OCEAN? .....	289
DISTRIBUTION OF NEMATODE TAXA IN THE WORLD OCEAN .....	290
DISSEMINATION OF NEMATODES IN SPACE .....	293
BRACKISH WATERS AND ESTUARIES .....	294
Intertidal zone .....	294
Fauna of estuaries .....	295
Nematodes in inland brackish lakes .....	296
Marine nematodes in environments of null salinity .....	298
DEEP SEA .....	299
<b>Chapter 12. MARGINAL BIOTOPES IN MARINE MILIEU</b> .....	308
ARCTIC ICE .....	308
Environment .....	308
Ice biota .....	310
Adaptations to milieu conditions and life cycle of <i>Theristus melnikovi</i> .....	311
Nematodes in coastal and seasonal ice .....	311
Origin of ice nematodes .....	313
THIOBIOS .....	314
Life in sulphide layer of the intertidal zone .....	314
Local reducing biotopes .....	318
<b>Chapter 13. NEMATODES IN THE POLLUTED SEA</b> .....	322
PHYSIOLOGICAL RESPONDS .....	322
Nematodes as test-objects .....	322
Effect of heavy metals on fertility and mortality and on various stages of the life cycle .....	323
Pathways of penetration, physiological and pathological effects of heavy metals .....	323
Comparative sensitivity of various nematode species to heavy metals .....	325
Comparative effect of various metals and their combined impact. Conditions of effect of heavy metals .....	325
NEMATODE COMMUNITY STRUCTURE REFLECTS A DEGREE OF DISTURBANCE OF THE ENVIRONMENT .....	326
Indices of state of a nematode community .....	327
Examples of communities in polluted sites .....	329
Various species respond to organic pollution differently .....	331
Maturity index of nematode community .....	332
<b>CONCLUSION</b> .....	335
<b>REFERENCES</b> .....	340

# Введение

Широкой общественности нематоды известны, в первую очередь, как опасные паразиты и, во вторую очередь, как модели, на которых делаются замечательные биологические работы с конца девятнадцатого века по наши дни. Как и тысячелетия назад, аскариды, власоглавы, кривоголовки, трихинеллы до сих пор причиняют страдания человеку, а микроскопические гетеродеры, мелоидогины, дитиленхи и лонгидориды продолжают забирать существенную часть урожая. В тоже время именно на нематодах, сначала на *Ascaris*, потом на *Cenorhabditis elegans* сделаны такие важные открытия в цитологии и цитогенетике, эмбриологии, молекулярной биологии, геронтологии и генетике поведения, которые ныне составляют неотъемлемую часть современной общей биологии и теоретической медицины. Маленький почвенный червь *C. elegans* в 2002 г. удостоен Нобелевской премии, как раньше её удоставались другие мученики биологической науки — собака, белая мышь, дрозофила и кишечная палочка<sup>1</sup>.

Однако помимо своего значения для медицины, сельского хозяйства и науки человека, нематоды играют очень важную роль в функционировании биосферы в качестве самых многочисленных животных на нашей планете. Нематоды обитают в толще самых разных влажных, более или менее плотных сред, где только возможно их змеевидное движение в окружении частиц субстрата. В почве и в донных осадках морских и континентальных водоёмов плотность населения нематод часто составляет несколько миллионов особей на квадратном метре поверхности. Помимо этих основных сред, нематоды живут в широком спектре видов животных и растений, а в их телах поражают части от кишечника до кожи и органов чувств и от корней до цветов. Эта группа демонстрирует очевидный эволюционный успех.

Исторически сложилось так, что нематология как наука структурируется по типам сред, в которых обитают её объекты. Из примерно почти 25 тысяч известных к настоящему времени видов нематод<sup>2</sup> около 12000 видов составляют паразиты животных, ~2000 видов облигатные паразиты растений, ~6000 — свободноживущие почвенные и 4000—5000 видов — свободноживущие морские.

Предметом настоящей книги являются морские нематоды. Надо сказать, что из всех ветвей нематологии именно морская оказалась наименее продвинутой. Среди морских нематод нет экономически вредных или полезных видов, нет и хорошо разработанных биологических моделей. До последнего времени морская нематология была и частично остаётся чисто академическим занятием небольшого числа спе-

---

<sup>1</sup> Имеется в виду премия по физиологии и медицине «за открытие в области генетической регуляции развития органов и запрограммированной смерти клетки». Работа выполнена на модельном объекте *Caenorhabditis elegans*, лауреаты — С. Бреннер, Х.Р. Хорвиц и Дж. Салстон.

<sup>2</sup> Как всегда, точное число видов в большой группе подсчитать трудно, и из-за постоянного описания новых форм, и из-за расхождения между разными специалистами в понимании объёма и синонимии известных видов.

циалистов, в основном занятых бесконечным описанием новых видов. Исследования по биологии и экологии нематод начались довольно поздно, с 1950-х гг. Вместе с тем, в последние десятилетия морская нематология быстро развивается и имеет хорошую перспективу на будущее.

Дело в том, что нематоды являются очень важной частью всех донных сообществ в море. Нематоды входят первой и главной частью в состав мейофауны<sup>3</sup>, обычно составляя 70–90% её численности. Плотность населения нематод на мелководьях обычно составляет около  $1 \times 10^6$  особей/м<sup>2</sup>, но может быть выше. Местами на заиленной литорали и в продуктивных эстуариях плотность населения нематод достигает нескольких миллионов на квадратный метр, средняя биомасса доходит до 2 г/м<sup>2</sup> сырого веса или 0,2–0,5 г углерода/м<sup>2</sup>, а суммарное дыхание (потребление кислорода) составляет 0,15–5 мм<sup>3</sup>/см<sup>2</sup>/ч (Wieser, Kanwisher, 1961). Благодаря своему интенсивному метаболизму, нематоды с биомассой примерно в 4% от биомассы макрофауны создают до 30% продукции всего бентоса (Gerlach, 1971, 1978).

Нематоды находятся в постоянном движении. Они перемешивают и переворачивают мелкие частицы осадка, а также склеивают их своими слизистыми выделениями в более крупные агрегации. Нематоды стимулируют размножение и продукцию бактерий, участвуют в разложении мёртвого органического материала и минерализации детрита, ускоряют регенерацию питательных веществ. В большой степени нематоды создают те физические, химические и биологические параметры морского осадка которые делают его средой обитания организмов бентоса. Хотя по общему числу видов нематоды сильно уступают некоторым другим группам морского бентоса, точечное разнообразие нематод весьма высоко. В одном местообитании можно обнаружить от 30 до 150 видов. Например, в квадрате 10×10 см на литорали Северного моря подсчитано 6956 экземпляров нематод, представляющих 77 видов из 24 семейств (Blome et al., 1999). Высокое видовое разнообразие в осадке означает разнообразие размеров, движений, пищедобывательных аппаратов, спектров и темпов питания, интенсивности дыхания и т.д. Таким образом, нематоды образуют весьма сложные в структурном и функциональном смысле сообщества, которые поразному распределены в пространстве в зависимости от характера осадка, глубины, солёности и других факторов.

В последние десятилетия в морской нематологии появилось много нового. Описаны новые роды и семейства. Построены удобные в работе картиночные ключи для идентификации родов, которые дают возможность быстрых определений и оценок разнообразия для неспециалистов. Кутикула и некоторые другие части тела

---

<sup>3</sup> Мейофауна (или мейобентос, в более экологическом смысле) традиционно определяется технически или методически как совокупность микроскопических животных морского донного осадка (иногда сюда добавляются и крупные протисты, вроде фораминифер), проходящих сквозь сито с ячейёй 0,5–1 мм и задерживаемых на сите с ячейёй 42–63 мкм (Giere, 1993). Некоторые учёные (например, Warwick, 1984) усматривают в этой группировке также некоторый биологический смысл: мейофауна — чёткая функциональная единица со своими биологическими особенностями жизненного цикла и морфологии, отличными от макрофауны.

детально изучены с применением электронного микроскопа. Открыты ранее неизвестные органы чувств. Выяснено, как функционирует загадочная демановская система у онхолоймид. Оказалось, что личинки не являются уменьшенными копиями взрослых, а могут резко от них отличаться. Показано, что многие виды ведут более или менее оседлый образ жизни и строят трубки из частиц осадка. Проведены очень тонкие наблюдения за поведением некоторых видов при питании, спаривании и откладке яиц. Впервые изучено эмбриональное развитие нескольких морских видов. Документированы суточные и сезонные миграции в толще грунта. Доказано существование анаэробных нематод. Подробно исследовано чем, как и с какой интенсивностью питаются несколько видов, представляющих разные трофические группы. Открыты виды, живущие за счёт наружных или внутренних хемосинтезирующих бактериальных симбионтов. Подсчитан энергетический бюджет и годовая продукция нескольких видов и сообществ нематод. Изучена фауна в нескольких точках абиссали, ранее совсем неизвестной. Выяснилось, как морские виды и сообщества реагируют на антропогенное загрязнение моря и можно ли нематод использовать в качестве показателя степени загрязнения. Открыты виды, живущие в толще арктического льда, паразитирующие внутри фораминифер и внутри других нематод.

Мне показалось интересным и важным суммировать и обобщить факты и концепции морской нематологии в одной книге, которая задумана и написана как популярный текст не только и не столько для специалистов (которые и так всё знают), сколько для студентов и учёных, работающих во всех отраслях нематологии и морской биологии.

В подготовке рукописи мне помогли двое коллег. В.О. Мокиевский просмотрел всю рукопись и дал несколько советов по структуре книги, большинством из которых я воспользовался. Д.А. Воронов внимательно и критично прочитал несколько глав, исправив некоторые грубые и мелкие ошибки. Я глубоко признателен им обоим за бескорыстно потраченный труд и время.

# Глава 1. Строение морских нематод

Все нематоды построены по единому плану, однако у морских видов есть и существенные особенности, которые объясняются, с одной стороны, свободным существованием в морской среде, а с другой стороны, интерпретируются как примитивные в пределах типа Nematoda.

## Форма тела

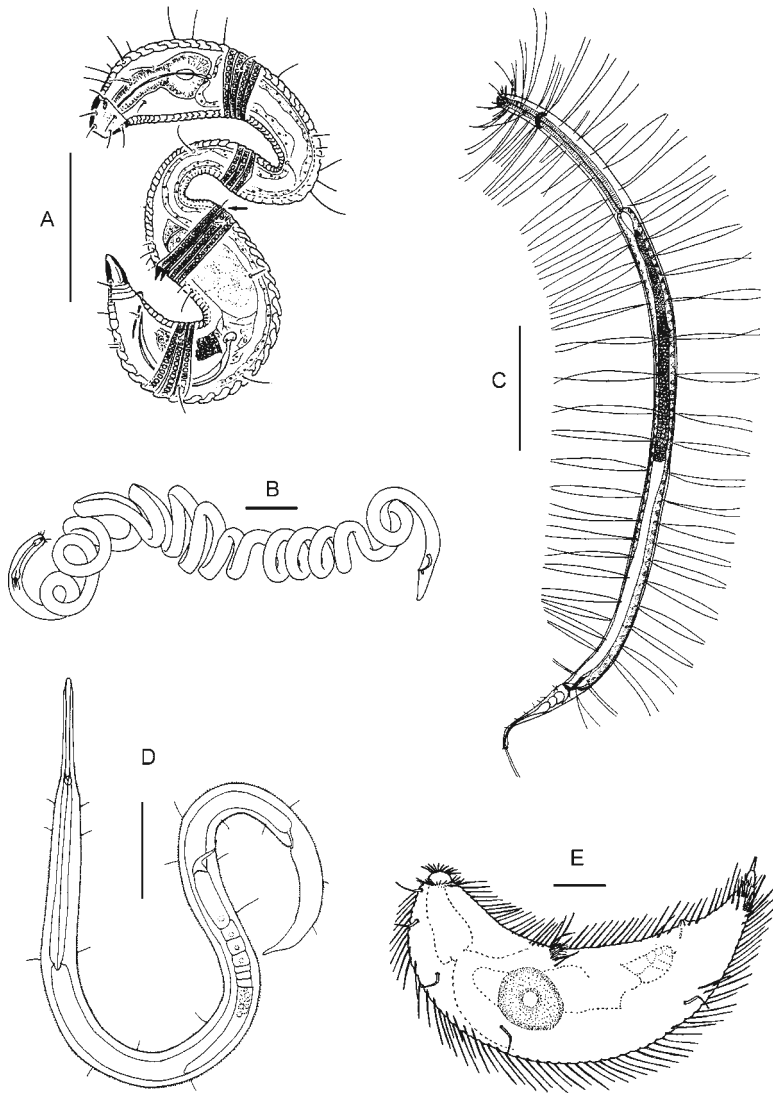
Форма тела большинства видов укладывается в ряд от веретеновидной до нитевидной цилиндрической. Однако в большом разнообразии морских нематод есть виды с уклоняющейся, как бы аберрантной формой тела (илл. 1.1). У *Richtersia* (Richtersiidae) тело может быть почти мешковидным. У некоторых (*Rhynchonema*) передний конец тела вытянут в тонкий подвижный хоботок, у других (*Latronema*) передний конец совершенно не сужен, отчего кажется как бы обрубленным. Представители Desmoscolecidae часто обладают очень толстым и коротким телом, состоящим из небольшого числа выдающихся выпуклых колец, что придаёт им сходство с личинками мух. У Draconematidae и Epsilonematidae тело с резкими утолщениями и, кроме того, постоянно изогнуто сложным образом. Есть нематоды с необычайно тонким и длинным хвостом (*Terschellingia*, *Trefusia*) и с очень коротким закруглённым хвостом (*Leptosomatum*, *Oncholaimus*) и даже виды с асимметричным развитием органов в передней или задней части тела. Все эти виды по-разному движутся, живут в разных микробиотопах, по-разному захватывают пищу, о чём частично и будет рассказано в последующих главах.

## Стенка тела

Стенка тела нематод состоит из слоёв кутикулы, гиподермы и продольной мускулатуры. Поскольку мышечные клетки у морских нематод слабо изучены, но видимо, мало отличаются от миоцитов других мелких нематод, мы в этой части уделим основное внимание кутикуле и гиподерме.

## Кутикула

Как это типично для всей группы круглых червей, у морских нематод кутикула как внеклеточное образование одевает сплошным покровом всё тело червя, а также проникает во все естественные отверстия и выстилает все эктодермальные полости. В модифицированном и структурно упрощённом виде кутикула заходит в ротовую полость и далее в фаринкс до кардия, а также в заднюю кишку до ректоинтестинального клапана, в отверстия сенсилл, туловищных пор, ренетты, спиннереты, вульвы и клоаки. На дне всех этих углублений кутикула образует разного рода клапаны и запирающие устройства; таким образом, внутренняя среда и



**Илл. 1.1.** Внешний вид морских нематод. **А:** Самец *Perepsilonema ritae* (Epsilonematidae) с побережья Кении. Этот вид шагает по песчинкам, попеременно прикрепляясь головными и задними клейкими щетинками. Масштаб 50 мкм (по Verschelde, Vincx, 1994). **В:** Нитевидная *Catanema macintyreii* (Desmodoridae) из одного из морских заливов Шотландии. Длина тела почти в 150 раз превышает толщину. Масштаб 100 мкм (по Platt, Zhang, 1982). **С:** Причудливая *Daptonema mirabilis* (Xyalidae) с необычно длинными туловищными щетинками, из грубозернистого песка на пляже в Остенде (Бельгия). Масштаб 200 мкм (по Schuurmans Stekhoven, De Coninck, 1933). **Д:** Очень мелкая *Rhynchonema collare* (Xyalidae) с песчаного пляжа в Австралии. У ринхонем головной конец вытянут в тонкий подвижный хоботок. Масштаб 50 мкм (по Nicholas, Stewart, 1995). **Е:** *Greeffiella dasyura* (Desmoscolecida) из Красного моря. Компактное тело густо покрыто кутикулярными шипиками. Масштаб 20 мкм (по Schrage, 1982).

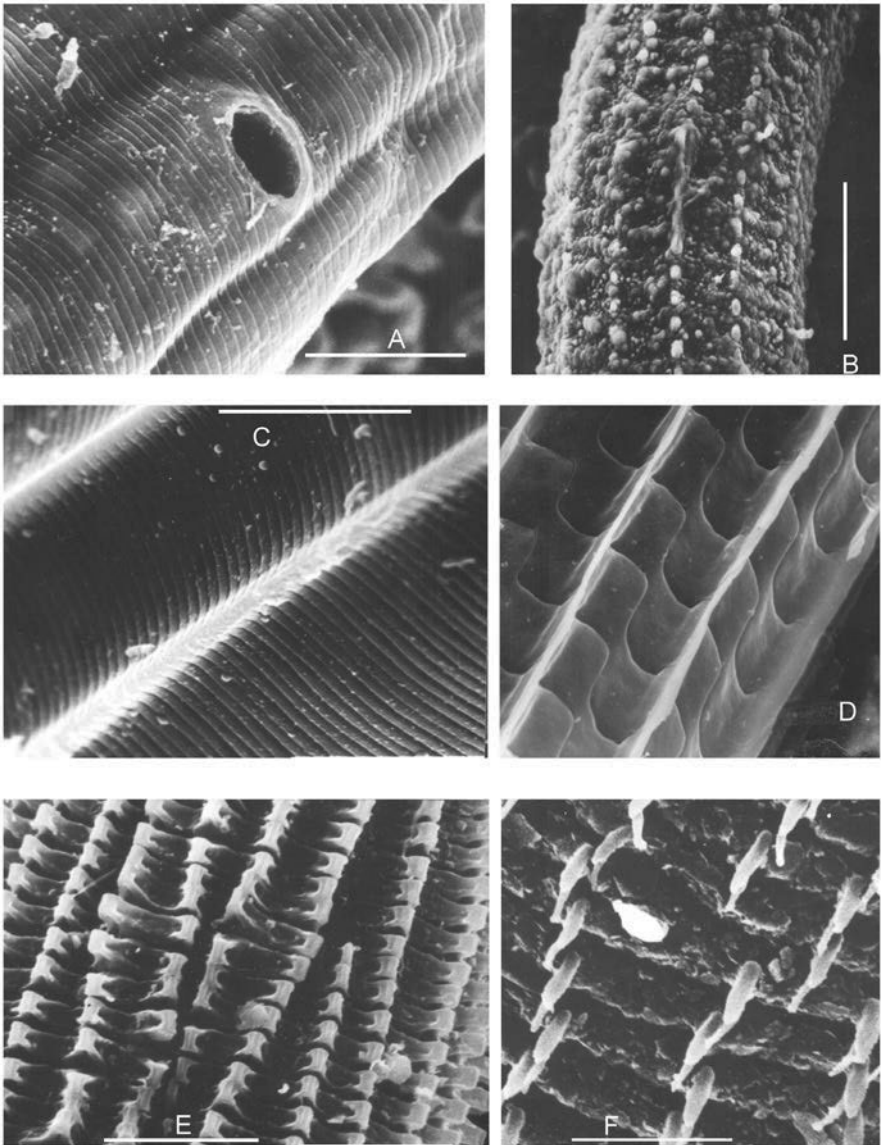


внутренние органы тела полностью изолированы от внешней среды прокладкой внеклеточного материала.

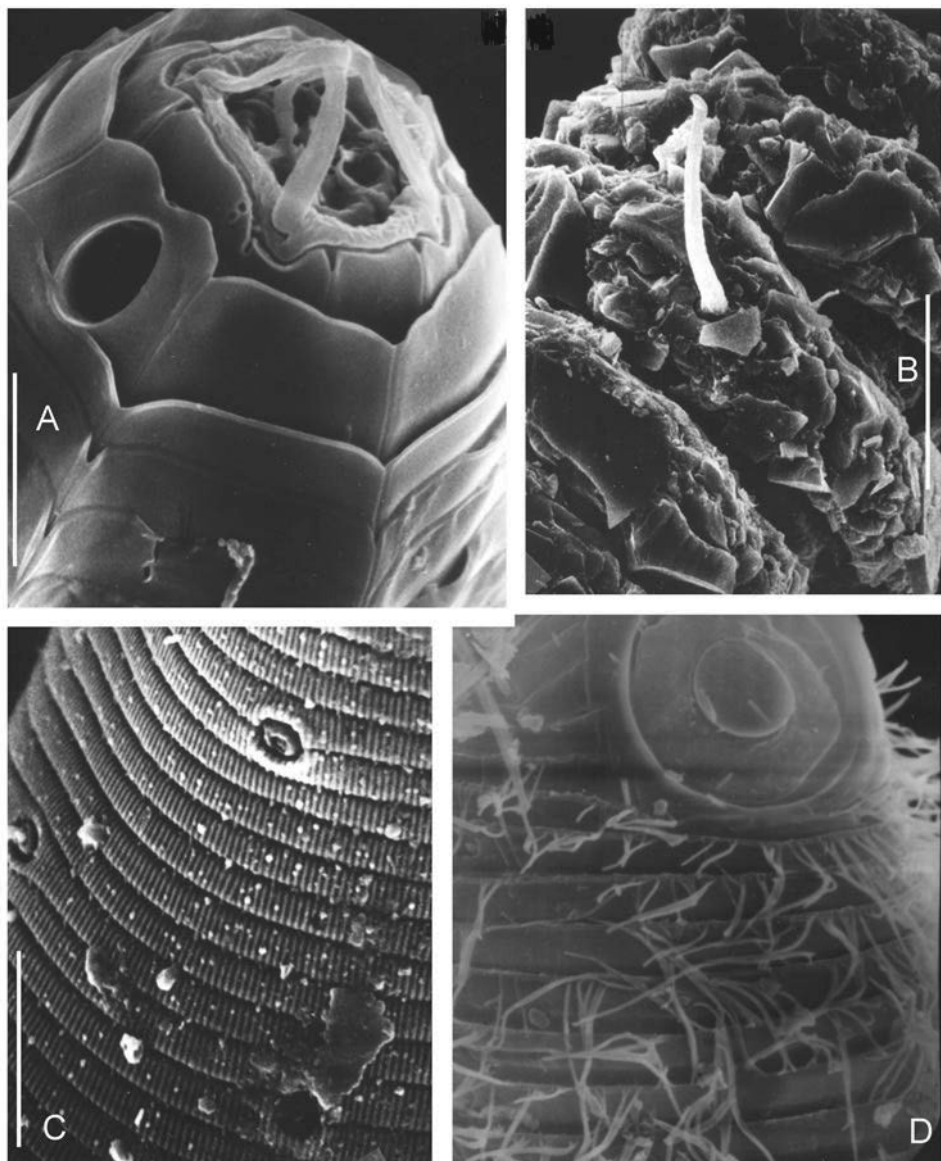
Кутикула почти всегда кольчатая, хотя нередко (отряд Enoplida) эта кольчатость настолько тонкая, что неразличима в оптический микроскоп. В большинстве случаев кутикула состоит из четырёх основных слоёв. Самый наружный, пограничный слой называется эпикутикулой. В типичном варианте эпикутикула триламнарная, то есть состоит из трёх слоёв, из которых наружный и внутренний осмиофильные электронно-плотные, а промежуточный электронно-светлый; по некоторым характеристикам эпикутикула напоминает плазмалемму клеток (Bird, Bird, 1991). Следующий слой — экзокутикула (кортикальная зона), плотный слой, обычно с радиальной исчерченностью. Борозды между кольцами обычно врезаются в экзокутикулу. При этом у Enoplida эпикутикула в бороздах как будто исчезает, а у Chromadorida, Desmodorida, Plectida, Acaelaimida и Monhysterida эпикутикула в бороздах не прерывается (Малахов, 1986). Далее вглубь располагается мезокутикула (медианная зона). В простейшем случае это узкая рыхлая полужидкая прослойка; однако, она может быть дифференцирована на вторичные слои или укреплена опорными колоннами. Самый внутренний слой — эндокутикула (базальная зона). Обычно она построена из толстых волокон, идущих спирально под углом друг к другу в разных подслоях. Эндокутикула изгибается по синусоиде, а её волны согласованы с кольцами наружных слоёв кутикулы (илл. 1.4).

Такой простой тип кутикулы широко распространён в разных семействах морских нематод. Однако не менее часто встречаются более сложные и специальные кутикулы. Кольца могут быть очень широкими, с перекрывающимися волнистыми козырьками-зигапофизами (Ceramonomatidae). Кольца могут иметь продольную ребристость, тонкую или резко выпуклую (*Xyala*, Xyalidae). Вдоль тела могут тянуться кили (Xennellidae) или ряды V-образных насечек (Monoposthiidae), ряды шпиков (Richtersiidae) и туберкул (Meyliidae). У десмосколецид (Desmoscolecidae) толстые выпуклые кольца покрыты неправильными секреторными напластованиями, так называемыми десмами (илл. 1.2, 1.3). Внутреннее тонкое строение не менее многообразно. Кутикула может быть проще или сложнее по сравнению с базовой моделью. Первое часто выражается в уменьшении числа слоёв, редукции мезокутикулы и утолщении и доминировании экзокутикулы, как это можно видеть у Ceramonomatidae, Monoposthiidae, Desmodoridae и Xennellidae. Такие нематоды в оптический микроскоп нередко выглядят металлически блестящими из-за сильного светопреломления. Усложнение кутикулы достигается умножением и дифференциацией всех базовых слоёв. Так, например, кутикула семейств Cyatholaimidae, Sela-chinematidae, Chromadoridae, Comesomatidae и некоторых других в оптический микроскоп выглядит пунктированной. Точки — ничто иное как проекции плотных радиальных колонн в мезокутикуле, соединяющих плотные слои экзо- и эндокутикулы.

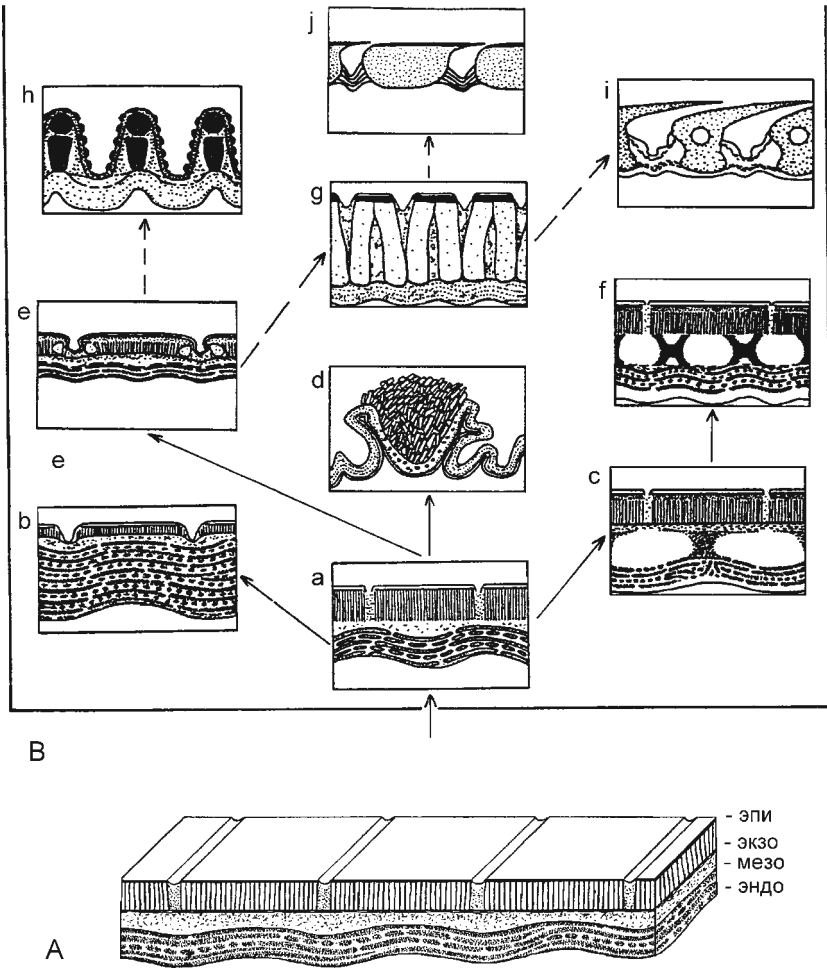
У форм со сложной кутикулой (*Halichoanolaimus robustus*, семейство Sela-chinematidae) эмбрионы и вылупившиеся особи первой возрастной стадии демонстрируют очень простую кутикулу, напоминающую генерализованный тип. У *Enoplus demani* на начальном этапе образования кутикулы у эмбриона появляются микровиллы на апикальной поверхности эктодермальных клеток; поверх кончиков микровилл собирается пласт аморфного вещества, материал будущей кутикулы.



**Илл. 1.2.** Скульптура кутикулы (СЭМ). **A:** тонко-кольчатая кутикула *Trefusia zostericola* (Trefusiidae); овальное отверстие — апертюра амфида. **B:** *Meylia alata* (Meyliidae), поверхность кутикулы образует туберкулы, частично организованные в продольные ряды. **C:** *Xennella metallica* (Xennellidae), по тонко-кольчатой кутикуле проходят резкие продольные гребни. **D:** *Ceramonema* sp. (Ceramonematidae) (Красное море), кольца кутикулы налегают друг на друга в виде козырьков (зигапофизы). **E:** *Xyala striata* (Xyalidae), вдоль тела проходят частые продольные гребни, которые создают причудливую «шашечную» скульптуру. **F:** *Richtersia inaequalis* (Richtersiidae), по кольцам проходят продольные ряды мельчайших шипов. Все особи, кроме D, происходят из Белого моря. Масштаб: A — 10 мкм; B — 10 мкм; C — 7,5 мкм; E — 15 мкм; F — 3 мкм (ориг.).



**Илл. 1.3.** Скульптура кутикулы (СЭМ), продолжение. **А:** *Nudora septentrionalis* (Monoposthiidae) из Белого моря. **В:** *Desmoscolex* sp. (Desmoscolecidae) из Белого моря; главные кольца покрыты секреторными глыбками. **С:** *Haliplectus floridanus* (Haliplectidae) из Вьетнама, на кольцах кутикулы тонкая продольная ребристость. **Д:** неидентифицированный вид Desmodoridae из Красного моря — на кутикуле множество выростов (волосков), придающих нематоду причудливый мохнатый облик. Масштаб: А — 12 мкм; В — 15 мкм; С — 2 мкм (ориг.).



**Илл. 1.4.** Схема базового строения и эволюционных преобразований кутикулы нематод. **А:** Схема строения простой кутикулы (*Desmolaimus zealandicus*, Linhomoeidae) с обозначением основных слоёв эпи-, экзо-, мезо- и эндоктикулы. **В:** Модификация кутикулы в разных таксонах. **а** — широко распространённый плезиоморфный тип; **б** — утолщение эндоктикулы (*Tubolaimoides tenuicaudatus*); **в** — зернистая мезоктикула конденсируется в колонны, разделённые электронно-светлыми промежутками (*Daptonema setosum*); **д** — тонкая, слабо стратифицированная кутикула с секреторными отложениями (*Desmoscolex* sp.); **е** — усложнённая экзокутикула (*Rhynchonema lyngei*); **ф** — правильно структурированные колонны в мезоктикуле (*Sabatieria pulchra*); **г** — преобладающие развитие и усложнение экзокутикулы (*Xennella metallica*); **h** — усложнённая экзокутикула с наружной электронно-плотной скульптурой и прерывистым мезоктикулярным слоем (*Desmodora* spp.); **и** — преобладание экзокутикулы с редукцией мезоктикулой (*Monoposthia costata*); **ж** — мезоктикула полностью исчезла, экзокутикула в виде гибкой сочленовной мембраны, соединяющей ригидные экзокутикулярные кольца (*Pselionema simplex*) (по Tchesunov et al., 1996, с изменениями).

Позже микроворсинки исчезают, а в толще первичной кутикулы происходит дифференциация слоёв в определённой последовательности. Во-первых, появляется наружный осмиофильный слой, эпикутикула; во-вторых, из гомогенного слоя формируется экзокутикула, радиально-исчерченная и разбитая на кольца; в-третьих, внутренний слой уплотняется, а в расположении его волокон появляется упорядоченность (Юшин и Малахов, 1989). В эмбриональном развитии *Halichoanolaimus sonorus* первоначальный пласт аморфного вещества появляется без участия микровилл (позже они местами обнаруживаются, когда кутикула уже имеет слоистость) (Юшин и Малахов, 1992). Суммируя эти и другие, более отрывочные наблюдения, можно сделать общее заключение. В эмбриональном развитии строение кутикулы усложняется. Формирование слоёв идёт от наружной поверхности вглубь. Сначала в аморфном пласте появляется пограничная эпикутикула; затем дифференцируется радиально-исчерченный слой кортекса; далее начинает дифференцироваться первоначально единая мезоэндокутикула, в ней могут появляться колонны; последней обособляется эндокутикула.

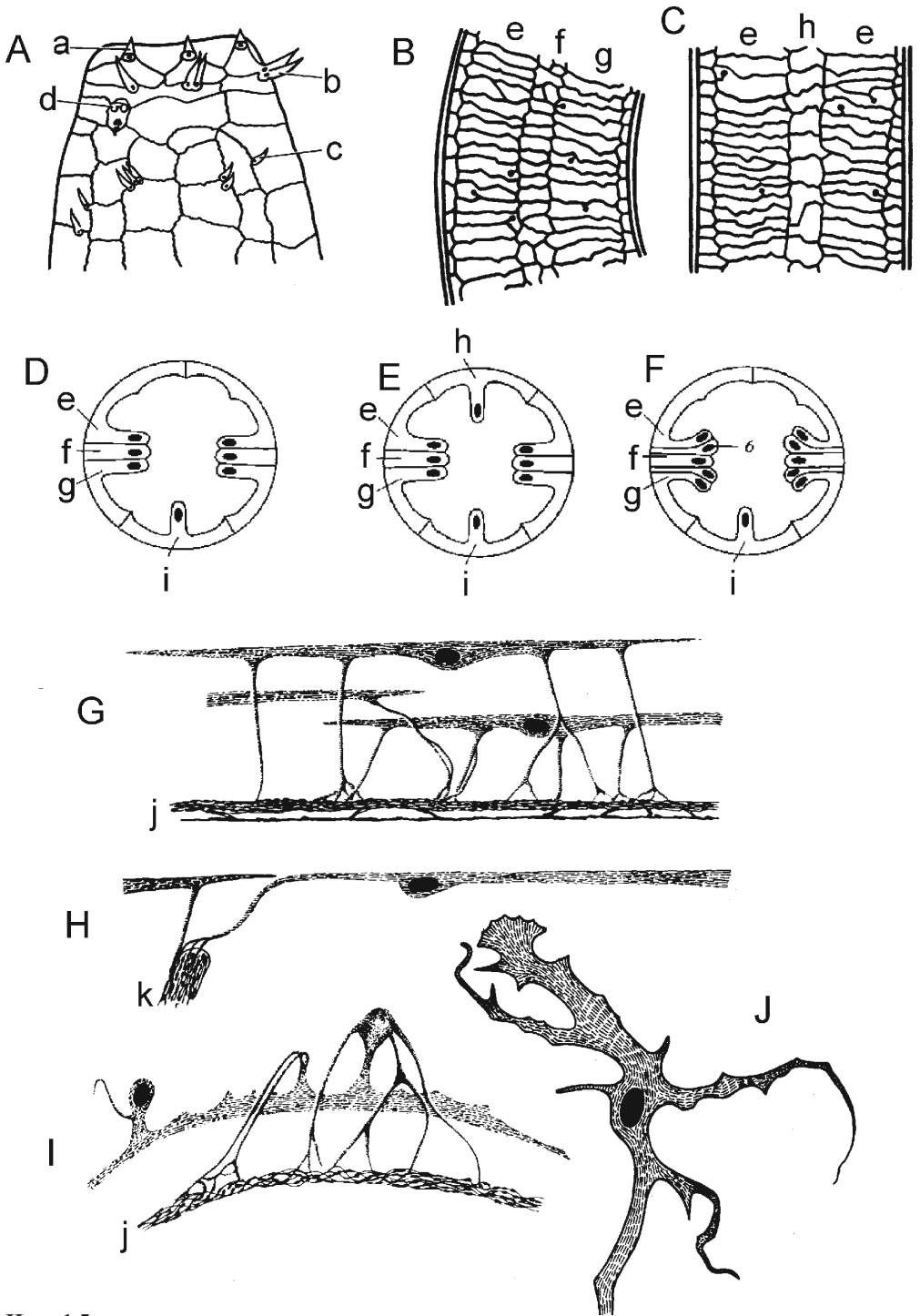
Анализ морфологического разнообразия кутикул (Tchesunov et al., 1996; Decraemer et al., 2003) показывает, что распределение ультраструктурных черт, в общем, слабо коррелирует с размещением видов по таксонам. Сходные структурные элементы (например, плотные колонны в жидком матриксе мезокутикулы) могут повторяться в кутикуле видов разных семейств и отрядов. В одном семействе кутикулы могут существенно различаться у разных родов. В свою очередь, близкие типы кутикулы могут обнаруживаться в далёких друг от друга семействах. По-видимому, сходные структурные элементы кутикулы появляются независимо в разных филогенетических линиях как гомоплазии и не могут свидетельствовать о родстве таксонов.

## Гиподерма

Субкутикулярный эпидермис или, как его чаще называют, гиподерма, у морских нематод состоит из отдельных клеток, которые организованы в продольные ряды вдоль тела. Расположение клеток (гиподермальная мозаика) наглядно выявляется у живой нематоды импрегнацией клеточных границ азотнокислым серебром (илл. 1.5 А–С). В отличие от мелких почвенных и паразитических нематод, у морских

---

**Илл. 1.5.** Типы строения гиподермы и мышечные клетки у морских нематод. **А:** гиподермальная мозаика головного конца *Pontonema vulgare*. **В:** то же, в средней части тела, вид сбоку. **С:** то же, вид с дорсальной стороны. **Д–F:** схема расположения гиподермальных клеток на поперечном срезе. **Д:** семь рядов, *Anoplostoma viviparum* и *Axonolaimus spinosus*. **Е:** восемь рядов, *Pontonema vulgare*, *Adoncholaimus thalassophygas* и *Paracanthonchus caecus*. **F:** одиннадцать рядов, *Sphaerolaimus balticus*. **G–J:** — мышечные клетки *Pontonema vulgare*. **G:** в средней части тела. **Н:** в передней части тела. **I:** в задней части тела. **J:** миоцит в области вульвы. **a** — внутренняя губная папилла; **b** — головная щетинка; **c** — цервикальная щетинка; **d** — амфид; **e** — субдорсальный ряд гиподермальных клеток; **f** — латеральный ряд гиподермальных клеток; **g** — субвентральный ряд гиподермальных клеток; **h** — медиодорсальный ряд гиподермальных клеток; **i** — медиовентральный ряд гиподермальных клеток; **j** — брюшной нервный ствол; **k** — циркумфарингеальное нервное кольцо (А–С, G–J — из: Малахов, 1986; D–F — из: Русин, Малахов, 1998).



Илл. 1.5.

видов число клеток в ряду варьирует, однако число и расположение рядов постоянно для вида (Малахов, 1986; Русин и Малахов, 1998). Как и других нематод, гиподерма морских видов состоит из тонких участков (тоньше кутикулы), к которым прижаты мышечные клетки, и выдающихся во внутреннюю полость тела гиподермальных хорд. Базовое число хорд восемь, но их может быть меньше. Ядра гиподермальных клеток помещаются именно в хордах, но не во всех. Самые широкие хорды — латеральные, они разделяют мышечную обкладку на спинную и брюшную ленты. Змеевидное движение нематод осуществляется поочередным сокращением спинной и брюшной мышечных лент. У морских нематод выявлено несколько вариантов расположения гиподермальных клеток на поперечных срезах (например, см. илл. 1.5 D–F). Эти варианты не привязаны к конкретным семействам. Например, у *Pontonema vulgare*, *Adoncholaimus thalassophygas* (оба из Oncholaimidae) и *Paracanthonchus caecus* (Cyatholaimidae) восемь рядов, у *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae) и *Axonolaimus spinosus* (Axonolaimidae) семь, у *Sphaerolaimus balticus* (Sphaerolaimidae) одиннадцать продольных рядов гиподермальных клеток в средней части тела (Русин и Малахов, 1998).

## Мускулатура

У морских, как и у всех прочих нематод, мышечная система представлена продольной косо-исчерченной мускулатурой стенки тела, поперечно-полосатым миоэпителиальными сократимыми клетками пищевода, а также специальными мышцами более сложной формы, которые приводят в движение буккальное вооружение, открывают вульву и клоаку, оперируют копулятивным аппаратом. Кроме того, у некоторых видов обнаружены миоциты между кишечным трактом и стенкой тела. У морских свободноживущих нематод мускулатура изучена довольно отрывочно. Сведения по конфигурации и ультраструктуре миоцитов (мышечных клеток) стенки тела есть по двум крупным эполидам, *Deontostoma californicum*, Leptosomatidae и *Pontonema vulgare*, Oncholaimidae (Hope, 1969; Малахов, 1986).

Как и у всех нематод, миоциты состоят из сократимой части с миофиламентами (актиновыми и миозиновыми нитями) и плазматической части с ядром, другими органеллами и отложениями гликогена. От плазматической части миоцита отходят длинные тонкие отростки, кончающиеся синапсами на нейронах (илл. 1.5). По отросткам идут импульсы от нейронов к телам миоцитов. Эти отростки идут также к другим миоцитам, где кончаются электрическими синапсами. Подобные связи, где мышцы посылают отростки к нервам, а не наоборот, известны в большей или меньшей мере также у книдарий, гастротрих, аннелид, иглокожих и бесчерепных хордовых. У нематод мышечные отростки к нервам настолько многочисленны, что фактически имеет место замещение значительной части моторной нервной системы отростками мышц.

Косо-исчерченная мускулатура стенки тела разделена двумя широкими боковыми гиподермальными хордами на дорсальную и вентральную ленты (илл. 1.27 А). Чередующиеся сокращения и релаксации миоцитов дорсальной и вентральной лент создают характерное змеевидное движение нематод с изгибанием тела в сагиттальной

плоскости. Это хорошо видно у нематоды, ползущей на твёрдой поверхности (на дне чашки Петри с водой). По направлению к голове разница в ширине между медианными и латеральными гиподермальными хордами сглаживается, дорсальная и вентральные мышечные ленты разбиваются на пары латеро-дорсальных и латеро-вентральных. В связи с этим голова может поворачиваться в разные стороны, а не только в сагиттальной плоскости. В толще субстрата, в окружении частичек осадка нематода может двигаться более свободно, по более сложной траектории, а часто и быстрее, чем на плоскости.

У мелких видов (в основном, это преимущественно Chromadorea) число миоцитов на поперечном срезе тела невелико, часто их всего восемь (такие виды называются меромиарными), а сами мышечные клетки платимиарного типа: сократимая зона расположена в базальной части клетки, тесно контактируя с кутикулой через очень тонкий слой субкутикулярной гиподермы. У более крупных видов (из морских нематод это в основном Enoplea) число миоцитов на поперечном срезе тела больше, до нескольких десятков (полимиарные виды), а сами клетки узкие, их сократимая зона как бы сложена вдвое (миоциты целомиарного типа). Наконец, у некоторых нематод-зоогельминтов миоциты циркумарные: сократимая зона смыкается по периферии миоцита, заключая внутри цитоплазму с ядром (у целомиарных миоцитов сократимая зона тоже может смыкаться к обоим концам клетки, создавая на поперечных срезах впечатление циркумиарности). Целомиарные миоциты, по предложению Малахова (1986) можно, в свою очередь разделить на две категории. Если U-образная сократимая зона выводится из платимиарного состояния путём простого продольного перегиба миоцита (что выявляется перекрещивающимися под углом z-полосками на двух боковых сторонах миоцита, а также тем, что в онтогенезе платимиарное состояние предшествует целомиарному), это вторично-целомиарный тип, в основном свойственный крупным паразитам животных. Миоциты Enoplida не выводятся из платимиарного состояния, поскольку z-полоски идут в другом направлении, параллельно друг другу на двух боковых сторонах мышечной клетки, это первично-целомиарный тип.

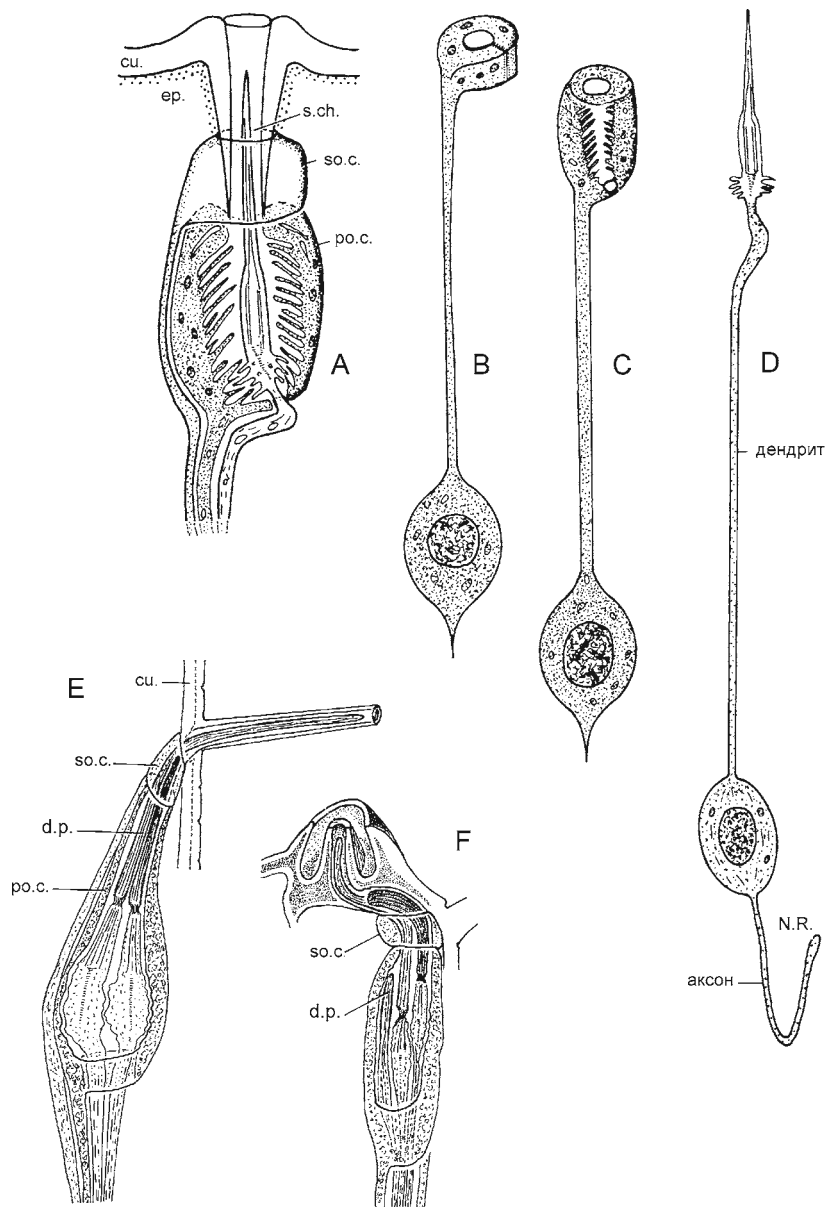
## Сенсиллы и нервная система

### Типы сенсилл

Морские нематоды гораздо богаче, чем пресноводные и почвенные, оснащены органами чувств (сенсиллами).

Общий план строения сенсиллы универсальный для всех нематод. В минимальном наборе сенсилла построена из трёх клеток: (1) биполярный нейрон, состоящий из длинного дендрита, перикариона (тело клетки с ядром) и аксона с синапсом; эта клетка воспринимает и проводит возбуждение, (2) обкладочная клетка (sheath cell), снабжённая по внутренней поверхности микровиллиями или ламеллами, которые окружают терминальную часть рецептора; эта железистая клетка выделяет слизь в полость сенсиллы, (3) муфтовая клетка (socket cell), цитоплазме которой обычно имеются пучки волокон; эта клетка создаёт наружные кутикулярные структуры

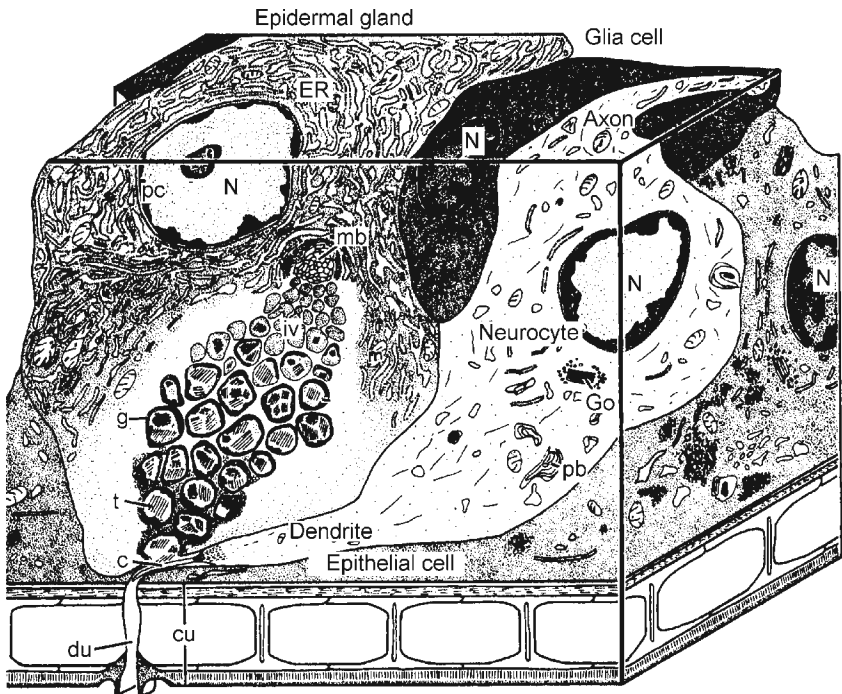




**Илл. 1.6.** Строение сенсилл нематод. **А:** обобщённая сенсилла, дистальные части трёх основных компонентов. **В:** муфтовая клетка. **С:** обкладочная клетка. **Д:** сенсорная клетка. **Е—F:** передние сенсиллы *Geomonhystera disjuncta*. **Е:** постамфициальная щетинка. **Ф:** внутренняя губная папилла. **cu.** — кутикула; **d.p.** — дендритный отросток; **ep.** — эпидермис (гиподерма); **N.R.** — нервное кольцо; **po.c.** — обкладочная клетка; **s.ch.** — сенсорный канал; **so.c.** — муфтовая клетка (А—D: из Coomans, 1979. Е—F: из Van de Velde, Coomans, 1992).

сенсиллы (илл. 1.6). Нередко в одной сенсилле несколько биполярных нейронов. Муфтовая и обкладочная клетка не имеют синапсов, это сильно специализированные гиподермальные клетки. Ядросодержащие тела всех трёх клеток могут находиться далеко от сенсиллы, в глубине тела (Coomans, 1979). Воспринимающая часть сенсорного нейрона — один или несколько дендритных отростков, представляющих собой модифицированные неподвижные реснички или жгутики. Микротрубочки в дендритном отростке расположены неправильно, как это обычно бывает в неподвижных ресничках. Однако в основании дендритного отростка может присутствовать структура, напоминающая базальное тело (в ней, правда, нет типичного круга из девяти триплетов микротрубочек), а также поперечно-исчерченный корешок. В теле нематод реснички сохранились только в составе чувствительных органов.

Сенсиллы морских нематод специализированы как механорецепторы, хеморецепторы и, реже, фоторецепторы. Кроме того, в одной сенсилле могут находиться отростки разных по природе нейронов. Такие сенсиллы являются комбинированными органами чувств. В механорецепторной сенсилле возбуждение появляется при



Илл. 1.7. Трёхмерная реконструкция туловищной поры и ассоциированных клеток у *Chromadorina germanica*. Axon — аксон; c — сенсорная ресничка; cu — кутикула; Dendrite — дендрит; du — канал; Epidermal cell — гиподермальная клетка; ER — цистерны шероховатого эндоплазматического ретикулума; g — глобулярная оболочка (покрытие); Glia cell — глиальная клетка; Go — аппарат Гольджи; iv — незрелая секреторная вакуоль; mb — мультивезикулярное тело; N — ядро; Neurocyte — нейрон; pc — периферический хроматин; t — трубочки (из Lippens, 1974).

прикосновении или изгибании сенсиллы. Обычная особенность механорецептора — в дендритном отростке сбоку от микротрубочек помещается вакуоль с плотным материалом. У хеморецепторной сенсиллы имеется отверстие в кутикуле, посредством которого дендритные отростки контактируют с внешней средой.

По наружной морфологии сенсиллы морских нематод классифицируются как папиллы, щетинки, амфиды, поры и некоторые специальные типы (Coomans, 1979). Папиллы имеют вид конуса, щетинки удлинённо-конические или тонкие цилиндрические, с апикальной порой или без неё<sup>4</sup>. Папиллы и щетинки являются механорецепторами, однако в них может иметь место и хеморецепция, о чём может свидетельствовать апикальная пора. Амфиды и кутикулярные поры — специализированные хеморецепторы. Многочисленные поры располагаются вдоль тела, особенно по бокам (илл. 1.7). В отдельных группах морских нематод известны индивидуализированные, крупные латеральные соматические сенсиллы, тонкое строение которых пока неизвестно — например, орган Штейнера в передней части тела некоторых Thoracostomopsidae или фазмат в задней части тела Desmoscolecidae. Наконец, специальные рецепторы связаны с копулятивным аппаратом самцов (сенсиллы спикул, рулька, супплементарных органов).

Папиллы, щетинки и поры имеют сходное и, в общем, простое строение, практически совпадающее с выше приведённым генеральным планом строения нематодных сенсилл. Ниже более подробно разбирается устройство более специальных сенсилл.

## Амфиды

Амфидов всегда два, правый и левый на головной части червя. Именно у морских нематод амфиды часто очень большие и сложно устроенные (Riemann, 1972; Малахов и Овчинников, 1980; Малахов и Юшин, 1984; Малахов, 1986; Van de Velde, Coomans, 1992). Самая заметная часть амфида — углубление в кутикуле (фовей — *fovea amphidialis*)<sup>5</sup>, заполненное слизью или студенистым телом (*corpus gelatum*), которое иногда выдаётся из фовеи наружу. В студенистое тело проникают дендритные отростки (цилиарные рецепторы, реснички) амфидиального нерва. В амфиде ресничек гораздо больше, чем в других сенсиллах. Фовей сообщается с внешней средой более или менее широким отверстием, апертурой (*apertura*). На дне фовеи, ближе к её заднему краю находится пора (*porus canalis amphidialis*), ведущая в короткий канал (*canalis amphidialis*), отходящий назад внутрь тела и быстро переходя-

<sup>5</sup> То, что в таксономической литературе обычно описывается и изображается как амфид, на самом деле является амфидиальной фовеей, края которой чётко фокусируются при наблюдении в световой микроскоп. В дальнейших главах я тоже буду часто употреблять «амфид» вместо «амфидиальная фовей», для простоты и в силу традиции.

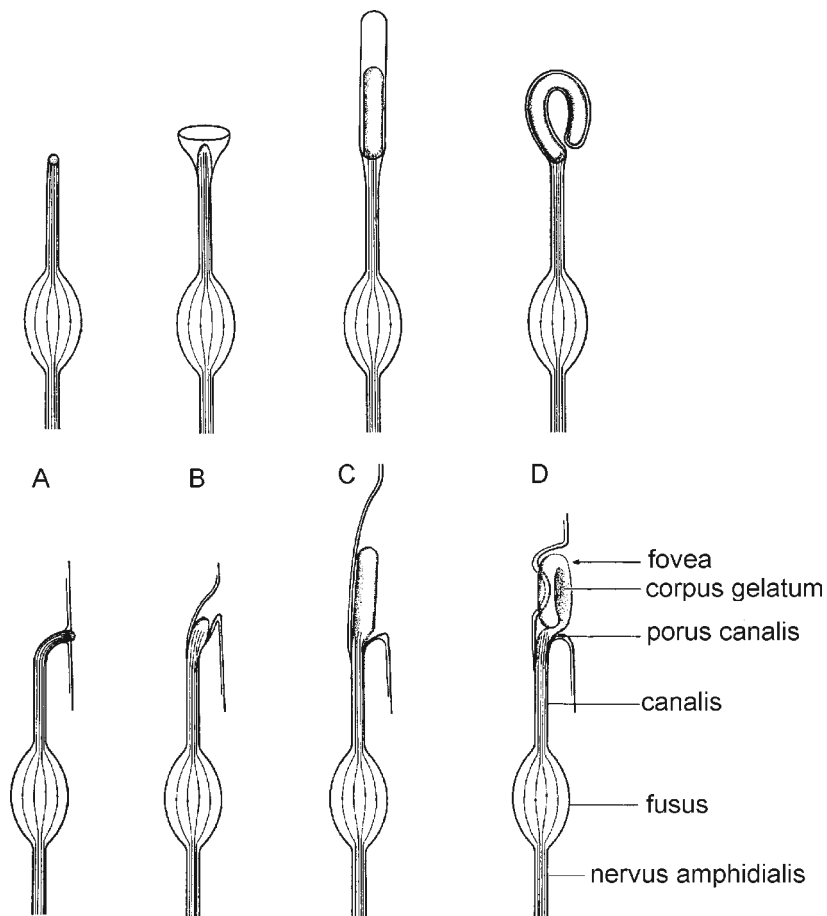
<sup>4</sup> Ван де Вельде и Кооманс предлагают различать выступающие конические сенсиллы таким образом: у папиллы высота равна или меньше диаметра основания; у щетинки высота превышает диаметр основания в два раза или более; если же отношение высоты к диаметру основания попадает между 1 и 2, то это сетиформная папилла (Van de Velde, Coomans, 1992).

ций в веретеновидное расширение фузус (*fusus amphidialis*). Амфидиальный канал и передняя часть фузуса охвачены тонким слоем кутикулы. В фузусе находятся основания ресничек с базальными структурами и поперечно-исчерченными корешками. В своей базальной части реснички могут сохранять периферическое положение микротрубочек в виде девяти дублетов, однако в фовее расположение микротрубочек становятся беспорядочными, а число их уменьшается. Реснички в амфидиальном канале и фовее могут различаться плотностью цитоплазмы. Одна из ресничек выходит латерально из амфидиального канала, не доходя фовеи, и заканчивается под кутикулой или оборачивается вокруг амфидиального канала. Эта ресничка отличается по строению от остальных амфидиальных и, очевидно, является механо- или фоторецептором. Фузус продолжается далеко назад в виде амфидиального нерва (*nervus amphidialis*), состоящего из дендритов, число которых различно у разных видов. Одни дендриты дают одну ресничку, другие — две или более. Дендриты продолжают назад в тела сенсорных нейронов, расположенных латерально позади нервного кольца.

В состав амфида, как и любой другой сенсиллы, входят две ассоциированные клетки. Муфтовая клетка своей передней частью подстилает изнутри фовею и большую часть амфидиального канала. Обкладочная клетка своей передней частью охватывает заднюю часть амфидиального канала, фузус и образует центральную полость фузуса, где находятся терминальные окончания дендритов и базальные части ресничек. Эта клетка секретирует слизь, заполняющую полость фузуса и формирующую студенистое тело в фовее амфида. Перикарионы (клеточные тела с ядрами) обеих желёз находятся далеко позади, в области нервного кольца или позади него. У самцов *Leptosomatium* (*Leptosomatidae*) (Bongers, 1983a) и у обоих полов *Campylaimus* (*Diplopeltidae*) могут очень большие амфидиальные железы (илл. 2.28 В, D).

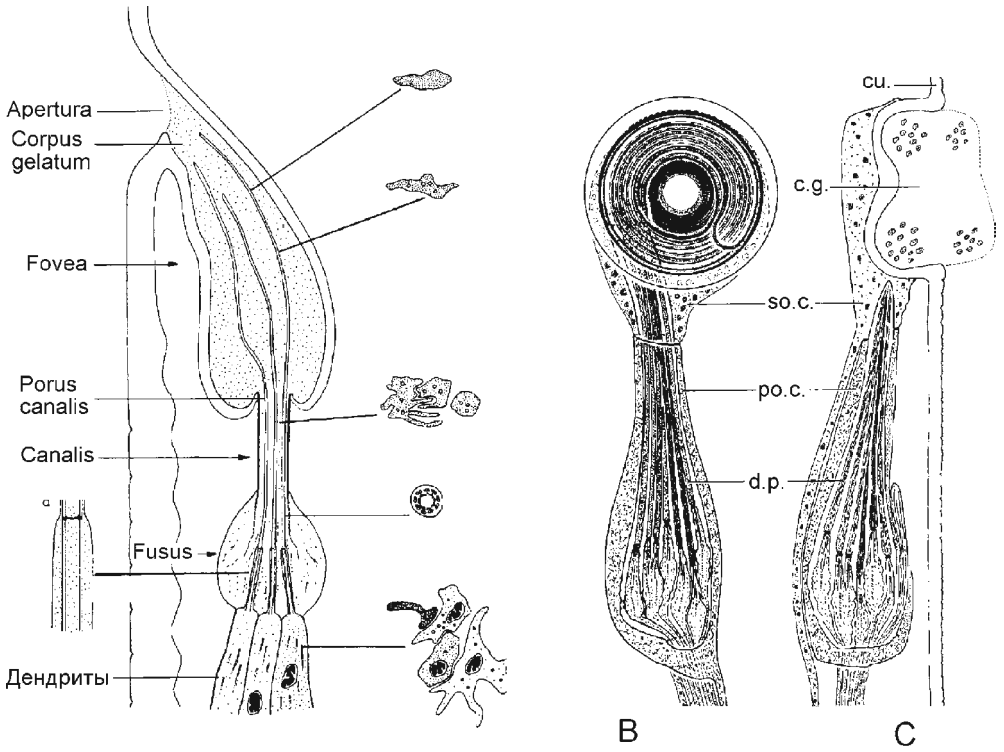
Фовея может быть очень разной по конфигурации — в виде круглой ямки, петле-видного или спирального желоба, кармана, а также в виде поры, продольной или поперечной щели, или какой-то иной, более специальной формы (илл. 1.8, 1.9). Форма амфида (точнее, амфидиальной фовеи) имеет очень большое значение для классификации морских нематод: на ней в большой мере основывались диагнозы отрядов (Filipjev, 1934; De Coninck, 1965). Лоренцен упорядочил номенклатуру, собрав все варианты амфида в три главных типа (Lorenzen, 1981): 1) Прямой, билатерально-симметричный амфид, где плоскость симметрии проходит через продольную ось тела и амфидиальный канал; примерами прямого типа являются кармановидный, продольно щелевидный и поровидный. 2) Вентрально загнутый тип — фовея загнута или закручена в спираль на брюшную сторону; середина фовеи смещена вентрально от амфидиальной поры и амфидиального канала. 3) Дорсально загнутый тип — фовея загнута на спинную сторону.

Прямой тип характерен для большинства Enoplida. У эноплид наиболее часто прямой амфид имеет вид кармана, где апертура по площади меньше фовеи. Реже прямой амфид имеет вид продольной щели (*Halalaimus*, самец *Chaetonema*) или маленькой круглой поры (*Rhabdodemia*), когда апертура по площади равна фовее, или проявляется в какой-то иной билатерально-симметричной конфигурации (*Xennellidae*). Внешне прямой амфид обнаруживается и у некоторых Chromadorea — у представителей *Leptolaimidae* (*Anomonema*, *Stephanolaimus* part., *Leptolaimoides*,



**Илл. 1.8.** Некоторые типы амфидов. Верхний ряд — вид с боковой стороны, нижний ряд — вид с медианной стороны. **A:** поровидный. **B:** кармановидный. **C:** продольно щелевидный (*Halalaimus*). **D:** петлевидный. (по Riemann et al. 1970, с изменениями).

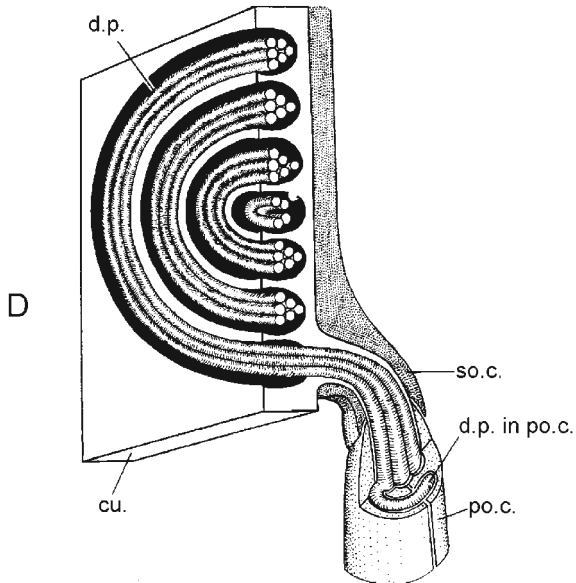
**Илл. 1.9.** Тонкое строение амфидов. **A:** Схема строения кармановидного амфида (фронтальный срез), на примере *Tobrilus aberrans* (этот вид пресноводный, однако принципиальная схема амфида вполне применима к морским нематодам). С левой стороны базальное тело, с правой стороны поперечные срезы на разных уровнях цилиарного рецептора; поперечный срез дендрита. **B-C:** Схема строения круглого амфида *Geomonhystera disjuncta*. **B:** — вид с латеральной стороны. **C:** — вид с медианной стороны. **D:** Блок-схема строения мультиспирального амфида *Paracanthochus macrodon*. **cu.** — туловищная кутикула; **c.g.** — corpus gelatum; **d.p.** — дендритный отросток; **d.p. in po.c.** — отдельный дендритный отросток в толще обкладочной клетки; **po.c.** — отросток обкладочной клетки; **so.c.** — отросток муфтовой клетки (A: по Storch, Riemann, 1973. B-C: по Van de Velde, Coomans, 1992. D: по Малахов, 1986).



A

B

C



D

Илл. 1.9.

*Leptolaimus* part.), Monoposthiidae, Desmoscolecidae и у представителей некоторых неморских семейств (Aulolaimidae, Chronogasteridae, Plectidae), однако природа этих амфидов нуждается в проверке методами электронной микроскопии.

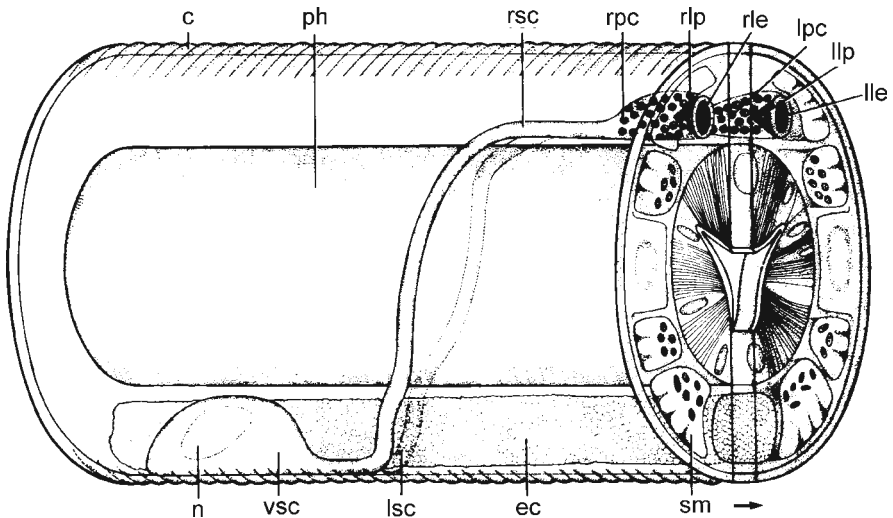
Вентрально загнутый тип характерен для большинства морских Chromadorea. К этому типу относятся спиральные, крючковидные, петлевидные (в виде перевёрнутой буквы U) амфиды, а также амфиды в виде запятой. Апертура равна по площади фовее. Определённо вентрально загнутые амфиды свойственны также некоторым эноплиям — Tripyloidae и некоторым Trefusiidae. Амфиды Monhysteroidea с идеально круглой фовеей на самом деле по своей природе являются вентрально загнутыми, что неоднократно показано и оптическими, и электронно-микроскопическими наблюдениями (Riemann, 1972; Малахов и Овчинников, 1980; Van de Velde, Coomans, 1992). Например, в круглой фовее амфида *Geomonhystera disjuncta* пора расположена постеродорсально, реснички завёрнуты по спирали в вентральном направлении в два оборота (Van de Velde, Coomans, 1992) — таким образом, этот амфид можно считать вентрально загнутым<sup>6</sup>.

Дорсально загнутый тип встречается крайне редко: у почвенных Bastianidae и Prismatolaimidae, а из морских форм у отдельных видов эноплидных семейств Enchelidiidae, Thoacostomopsidae и Trefusiidae.

## Глазки

У некоторых морских нематод, особенно у фитальных видов есть также глазки или глазные пятна. В поведении этих нематод имеет место фототаксис (Burr, 1979). Обычно глазка два, и они расположены по боковым сторонам от переднего конца пищевода. Каждый глазок в виде красно-коричневого тела, к которому часто спереди прижат прозрачный светопреломляющий хрусталик (илл. 1.10). Пигментное тело представляет собой скопление гранул меланина (Viglierchio, Siddiqui, 1974) с ямкой в его передней части, где помещается хрусталик. Глазок либо встроен в сократимую клетку пищевода, либо находится в полости тела, но в тесной близости к пищеводу. Функция пигментного тела состоит, очевидно, в экранировании света с задней стороны. Фоторецептор у одних видов рабдомерный, в виде системы параллельных мембран (*Deontostoma*, *Chromadorina*, *Araeolaimus*), у других видов цилиарный (*Oncholaimus* и, возможно, *Enoplus*), в виде реснички, и находится между хрусталиком и пигментом (Bollerup, Burr, 1979; Coomans, 1979; Van de Velde, Coomans, 1988). У *Oncholaimus vesicarius* фоторецепторный дендрит отходит от нейрона амфидиального нерва (Burr, Burr, 1975). У нематод с пигментированными глазками отмечена целенаправленная реакция на свет и даже избирательное отношение к спектральному составу. Так, два глазных вида, *Enoplus anisospiculus* и *Oncholaimus vesicarius* в экспериментальной установке уходили от голубого света (весь видимый спектр, кроме красного). При излучении красного света *O. vesicarius*

<sup>6</sup> Однако в поперечно-овальной фовее *Paramonhystera elliptica* (Xyalidae) реснички не завёрнуты вентрально, а расходятся из амфидиальной поры веерообразно во все стороны (Riemann, 1972).



**Илл. 1.10.** Фоторецепторы *Diplolaimella* sp. (справа срез через линзы; стрелка указывает передний конец). **с** — кутикула; **ec** — экскреторная клетка; **llp** — левая ламеллярная часть; **lle** — левая линза; **lpc** — левая пигментная чаша; **lsc** — левая обкладочная клетка; **n** — ядро; **ph** — фаринкс; **rlp** — правая ламеллярная часть; **rle** — правая линза; **rpc** — правая пигментная чаша; **rsc** — правая обкладочная клетка; **sm** — соматическая мышечная клетка; **vsc** — вентральное продолжение обкладочной клетки (из: Van de Velde, Coomans, 1988).

уходил от источника, а *E. anisospiculus* оставался к нему индифферентным (Burr, 1979). У *Diplolaimella schneideri*, также глазного вида, отмечен негативный фототаксис (Chitwood, Murphy, 1964).

## Метанемы

У нематод отряда Enoplida открыты специфические субкутикулярные проприорецепторы (внутренние механорецепторы) — метанемы (Lorenzen, 1978d; Норе, Gardiner, 1982), которые, видимо, контролируют сгибание тела нематоды при движении. Это очень тонкие нитевидные образования, продольно ориентированные в области боковых полей нематоды, обычно различимые только при больших увеличениях микроскопа (Lorenzen, 1978d). Каждая метанема состоит из двух нитевидных компонентов, переднего и заднего, соединённого в области веретеновидного утолщения в середине нити. Передний компонент несёт короткую неподвижную ресничку на заднем конце. Микротрубочки аксономы реснички расположены в порядке 9+0; базального тела и базальной пластинки нет, но от основания реснички отходит поперечно-исчерченный корешок. Ресничка свободно вставлена в продольное

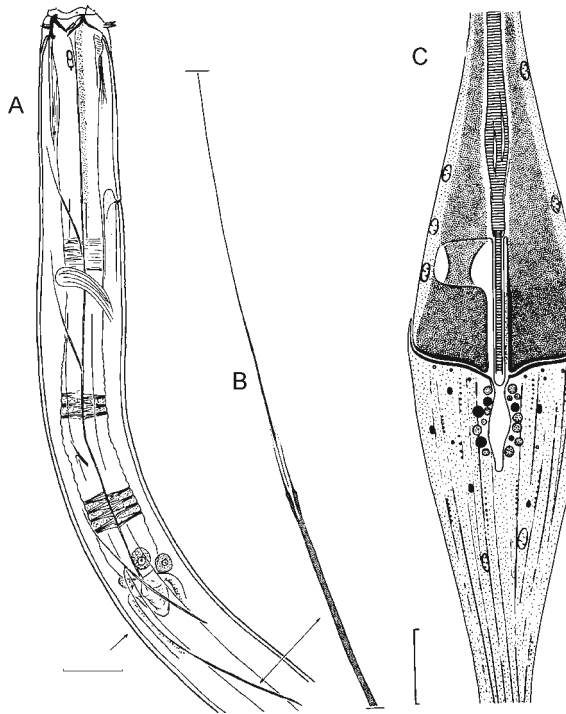


углубление на переднем конце заднего компонента. Здесь в мембранах обоих компонентов имеются синаптические пузырьки. Передний компонент является отростком первичной сенсорной клетки, а задний — дендритом вторичной нервной сенсорной клетки (илл. 1.11). При изгибании тела нематоды в первичной сенсорной клетке появляется возбуждение, которое по синаптической связи переходит во вторичную сенсорную клетку (Hore, Gardiner, 1982). По мере роста и линек нематоды число метанем увеличивается. В классическом виде метанемы пока известны только у эноплид, где по форме и расположению они различны в разных семействах (Lorenzen, 1978d; 1981). Однако, скорее всего, аналогичные органы будут обнаружены и у хромадорийных морских нематод. Субкутикулярные рецепторы тела описаны, в частности, у *Caenorhabditis elegans* (Rhabditida), под наименованием «mechanosensory receptors» или «touch receptors» (Chalfie, Thomson, 1979).

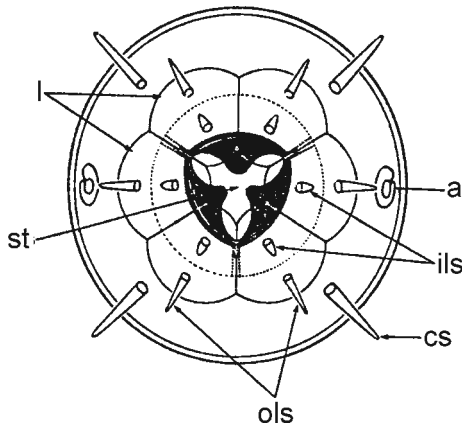
### Расположение сенсилл на голове и на теле

Головные сенсиллы расположены в характерном порядке, радиально симметрично, в виде трёх кругов (илл. 1.12, 1.13, 1.14). Самый передний круг (I) — шесть внутренних губных сенсилл, самых близких к ротовому отверстию: две латеральные, две дорсолатеральные, две вентролатеральные. Внутренние губные сенсиллы расположены в основании губ, по одной сенсилле на одну губу, если губ шесть, или по две на одну губу, если губ три, или просто по краю рта, если губы не развиты. Внутренние губные сенсиллы обычно самые маленькие из головных сенсилл и имеют вид папилл или пор, реже коротких щетиночек. Второй круг (II) — шесть внешних губных сенсилл в виде папилл или щетинок, расположенных позади внутренних губных сенсилл, но в тех же радиусах или меридианах тела: две дорсальные, две дорсолатеральные и две вентролатеральные. Третий круг (III) — четыре головные сенсиллы, чаще это щетинки, реже папиллы, позади сенсилл II круга, в дорсолатеральных и вентролатеральных радиусах тела. По положению головные сенсиллы находятся не точно на радиусе, проходящем через губные и передние головные сенсиллы, а немного сдвинуты от него латерально. Все три круга могут располагаться раздельно друг за другом (6+6+4), но не менее часто внешние губные и головные сенсиллы объединены в общих круг головных сенсилл (6+10). Если II и III круги раздельные, головные сенсиллы в большинстве случаев длиннее, чем внешние губные. Если II и III объединены в общий круг из 10 сенсилл (обычно это щетинки), где головные сенсиллы занимают латеральное положение в медиолатеральных парах, головные сенсиллы могут быть короче внешних губных сенсилл или равны им (илл. 1.12).

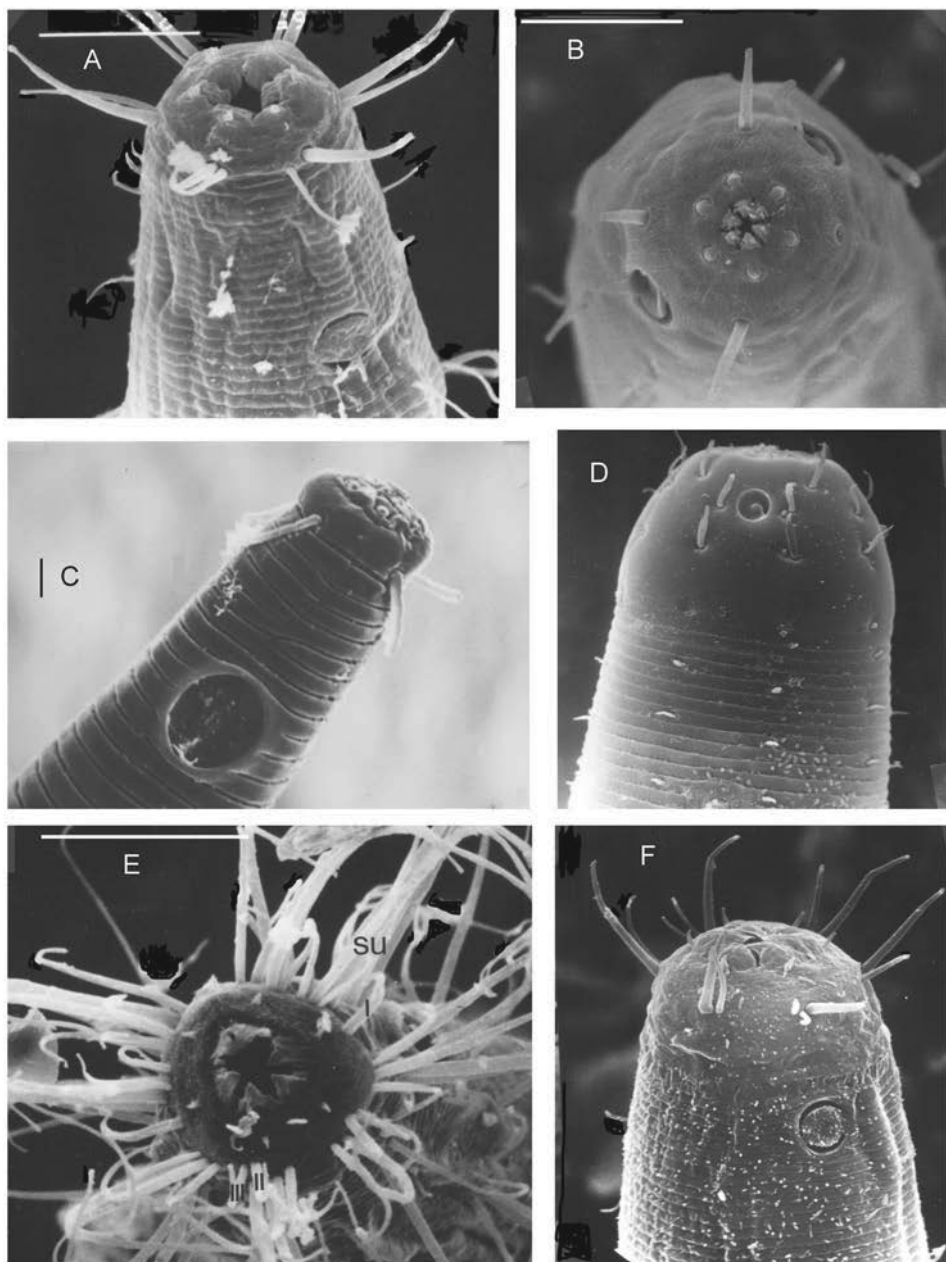
Головные сенсиллы отличаются от внешних и внутренних губных не только латеральным смещением, но и числом — отсутствием латеральных сенсилл в круге. Предполагалось, что латеральная головная сенсилла либо просто утрачена, либо превращена в дейрид (индивидуализированную латеральную сенсиллу в передней части тела у сецерментных нематод) (De Coninck, 1965). По мнению Малахова, гомологом несуществующей латеральной головной сенсиллы является амфид, несмотря на его несходство со щетинками или папиллами. Дело в том, что, как показано у *Pontonema vulgare*, набор из трёх сенсилл (I, II и III) каждой антимеры (или одного



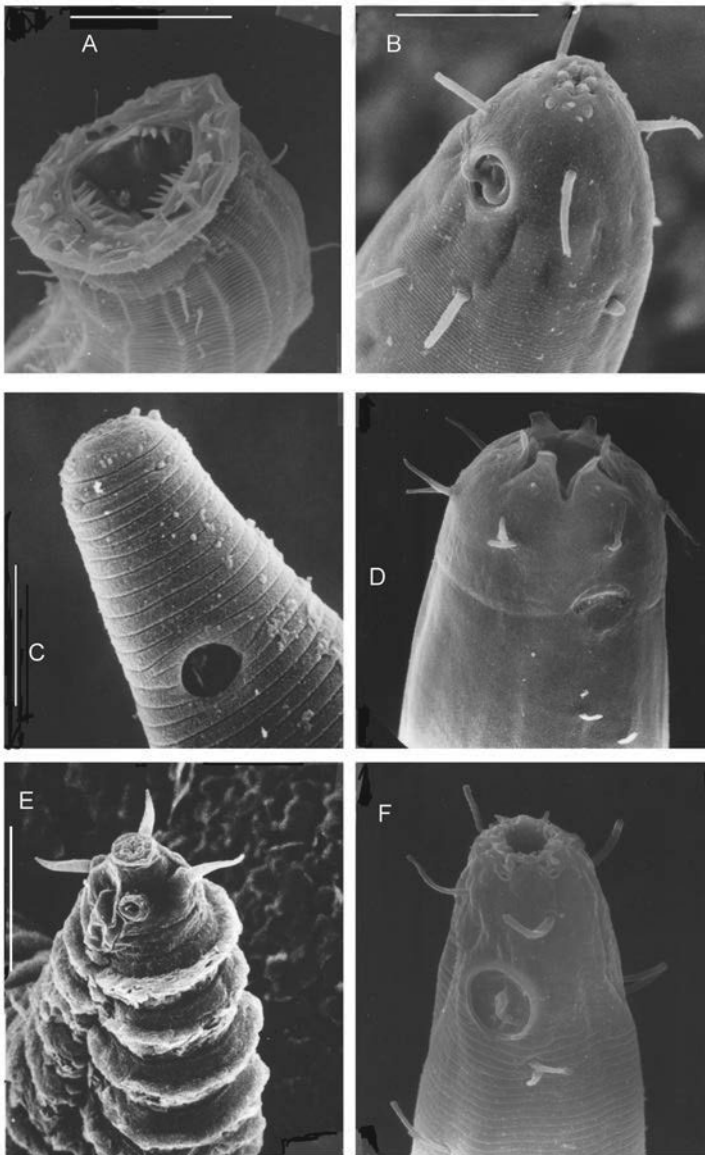
**Илл. 1.11.** Метанемы Enoplida. **А:** Расположение метанем в передней части тела *Triodontolaimus acutus*. **В:** метанема *T. acutus*, как она видна в оптический микроскоп. **С:** схема строения средней части метанемы *Deontostoma californicum* (сверху отросток сенсорной клетки с ресничкой, снизу ассоциированный дендрит). Масштаб: А — 50 мкм; С — 2 мкм (А—В: из Lorenzen, 1978b; С — из Hope, Gardiner, 1982).



**Илл. 1.12.** Симметрия головного конца и порядок расположения головных сенсилл. **а** — амфид; **cs** — головная сенсилла; **ils** — внутренняя губная сенсилла; **l** — губа; **ols** — внешняя губная сенсилла; **st** — ротовое отверстие (по McLaren, 1976, с изменениями).



**Илл. 1.13.** Головы морских нематод (СЭМ). **А:** *Daptonema setosum* (Хуалиды), Белое море. **В:** *Synoneta cosmopoliticum* (Арончииды) из морского аквариума О.И. Шубравого, Москва. **С:** *Leptolaimus* sp. (Leptolaimidae) из Северного моря. **Д:** *Desmodora* sp. (Desmodoridae) из Красного моря. **Е:** *Steineria pilosa* (Хуалиды) с восемь группами очень длинных субцефалических щетинок, Белое море. **Ф:** *Theristus flevensis* (Хуалиды) из Каспийского моря. Масштаб: А — 20 мкм; В — 10 мкм; С — 1 мкм; Е — 30 мкм (ориг.).



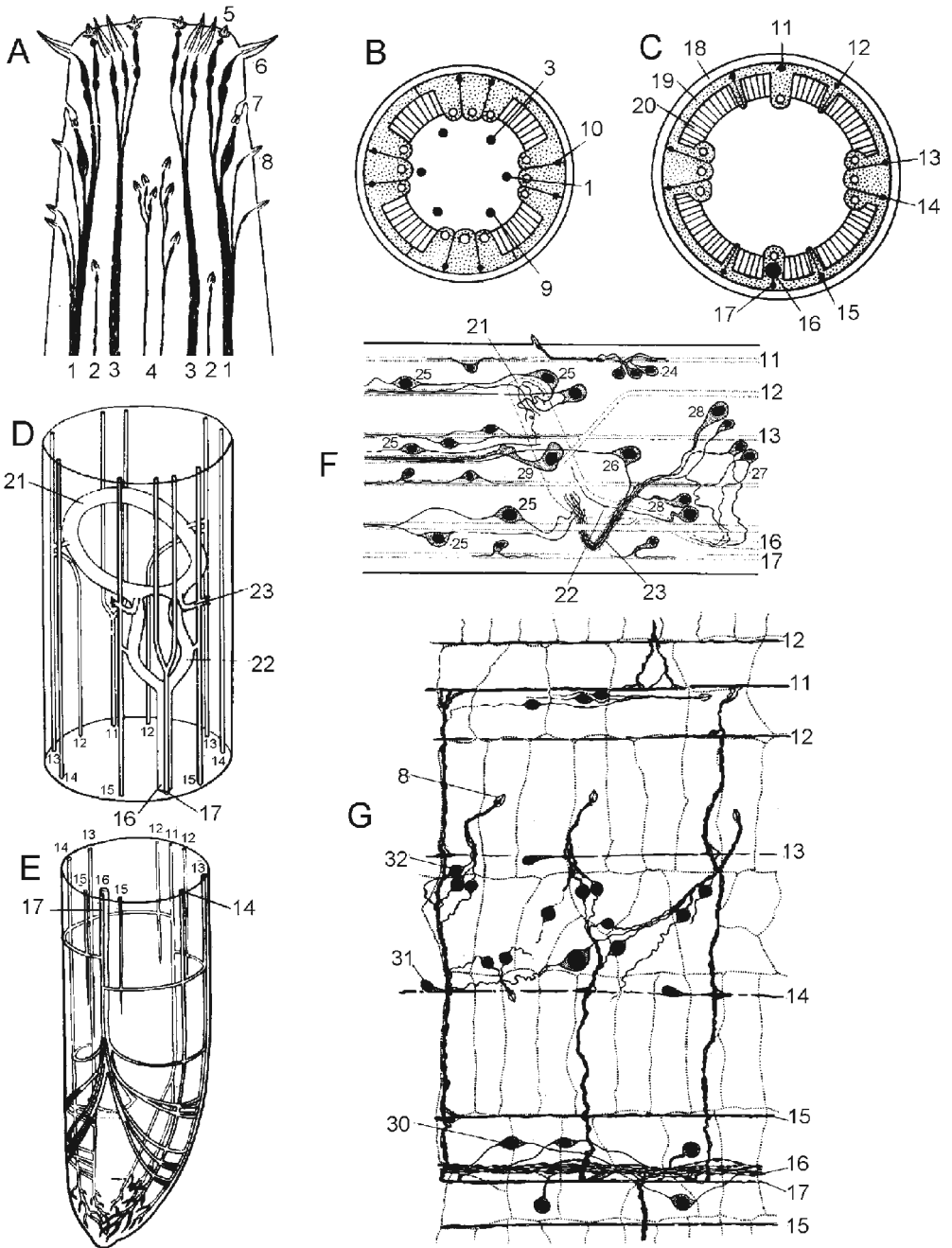
**Илл. 1.14.** Головы морских нематод (СЭМ), продолжение. **A:** *Latronema aberrans* (Selachinematidae), Белое море. **B:** *Synonema cosmopoliticum* (Aronchiidae), в этом ракурсе видна медиовентральная коническая папилла, на конце которой открывается пора ренетты. **C:** *Haliplectus floridatus* (Haliplectidae), мангровая литораль Вьетнама, сенсиллы всех головных кругов в виде папилл. **D:** *Oncholaimus domesticus* (Oncholaimidae) из Каспийского моря. **E:** *Quadricoma* sp. (Desmoscolecidae) из Белого моря; с левой стороны видны спавшийся пузыревидный амфид и доколь от отвалившейся III головной щетинки. **F:** *Axonolaimus sera* (Axonolaimidae), Каспийское море. Масштаб: А — 40 мкм; В — 10 мкм; С — 6 мкм; Е — 20 мкм (ориг.).

радиуса) иннервируется одним из шести сенсорных нервов: четыре нерва подходят к четырём латеромедианным группам из внутренней губной папиллы, внешней губной и головной щетинок, а два латеральных нерва подходят к латеральной группе из внутренней губной папиллы, внешней губной щетинки и амфида (илл. 1.15 А) (Малахов, 1986). Однако головные сенсиллы существенно отличаются от внутренних и внешних губных сенсилл, и от амфидов тем, что содержат нейромедиатор из класса катехоламинов. К катехоламиновым рецепторам относятся также латеральные специализированные дейриды, постдейриды и некоторые генитальные папиллы сецернентных нематод, и соматические сенсиллы морских свободноживущих нематод (Шишов, 1981; Малахов, 1986; Voronov, Nevzlin, 1994). Расположение катехоламинергических нейронов в большей степени билатерально симметрично. В общем, получается, что амфид, скорее всего, не является серийным гомологом головных сенсилл. Иннервация сенсилл головного конца у *P. vulgare*, возможно, не очень убедительна, поскольку шесть головных нервов это просто пучки отростков, идущие по свободному месту, а не морфологически обособленные нервы.

Помимо головных, на теле нематод распределены туловищные или соматические сенсиллы в виде щетинок, папилл или кутикулярных пор. Чаще это щетинки. У одних видов соматических щетинок много, у других же мало или почти нет. Их число варьирует в пределах вида и часто увеличивается по мере роста и линек. В основном туловищные щетинки приурочены к латеральным сторонам тела. Более густо щетинки размещены в передней части тела, перед нервным кольцом, а также на хвосте; в средней части тела, в кишечном отделе сенсилл меньше. Они ассоциированы с биполярными нейронами (см. ниже). Как и головные, туловищные сенсиллы состоят, как

---

**Илл. 1.15.** Нервная система *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae). **А:** иннервация головных и цервикальных сенсилл, вид со спинной стороны. **В:** расположение продольных нервов впереди нервного кольца. **С:** расположение продольных нервов в средней части тела. **Д:** участок нервной системы в области нервного кольца; **Е:** нервная система в задней части тела; **Ф:** расположение нервных клеток в области нервного кольца; **Г:** часть развёртки нервной системы в средней части тела. **1** — латеральный головной нерв; **2** — дорсолатеральный головной нерв; **3** — субдорсальный головной нерв; **4** — дорсальные поверхностные нервы; **5** — внутренняя губная папилла; **6** — латеральная внешняя губная щетинка; **7** — амфид; **8** — соматическая щетинка; **9** — субвентральный головной нерв; **10** — поверхностный латеральный головной нерв; **11** — дорсальный туловищный нерв; **12** — субдорсальный туловищный нерв; **13** — дорсолатеральный туловищный нерв; **14** — вентролатеральный туловищный нерв; **15** — субвентральный туловищный нерв; **16** — вентральный нервный ствол; **17** — поверхностная ветвь вентрального нервного ствола; **18** — кутикула; **19** — гиподерма (субкутикула); **20** — мускулатура; **21** — нервное кольцо; **22** — корешки вентрального ствола; **23** — субвентральные корешки; **24** — мелкие сенсорные нейроны, ассоциированные с соматическими щетинками; **25** — крупные сенсорные нейроны, иннервирующие головные органы чувств; **26** — амфидалильные нейроны; **27** — биполярные нейроны, отростки которых входят в нервное кольцо; **28** — униполярные нейроны, связанные с нервным кольцом; **29** — амфидалильная железа; **30** — нейроны вентрального ствола; **31** — униполярные нейроны латеральных нервов; **32** — сенсорные биполярные нейроны латерального сплетения (из: Малахов, 1978, 1982).



Илл. 1.15.

минимум, из трёх клеток. Поэтому изменчивость в числе и расположении соматических сенсилл также указывает на изменчивость клеточного состава в организме морских нематод.

У многих видов в расположении самых передних соматических щетинок (шейных или цервикальных) проявляется тенденция к более или менее жёсткому упорядочению. Так, у сферолаймид и некоторых ксиалид (*Steineria* и *Pseudosteineria*) цервикальные щетинки очень длинные, намного длиннее головных и организованы в восемь пучков. У многих ксиалид и линхомеид цервикальные щетинки даже встраиваются в головной круг в разных позициях, где по размеру и форме не отличаются от истинных головных. У таких видов число цервикальных (как и соматических) щетинок увеличивается в ходе личиночного развития от стадии к стадии, пока не достигает дефинитивного состояния у взрослых самцов и самок (Lorenzen, 1978a; Hendelberg, 1979).

## Анатомия нервной системы

На тотальных препаратах в оптический микроскоп у морских нематод из всех внутренних элементов нервной системы видны только окологлоточное (циркумфарингальное) нервное кольцо и, менее отчётливо, тела нейронов. Специальными методами, в основном витальным окрашиванием метиленовым синим, анатомия нервной системы изучена у двух видов онхалаймид (Филиппев, 1912; Малахов, 1986), наиболее полно у *Pontonema vulgare* (илл. 1.15). В средней части тела *P. vulgare* проходит десять нервов: самый толстый медиовентральный и далее, по убыванию мощности, медиодорсальный, пара субдорсальных и пара субвентральных, по паре сублатеральных с левой и правой стороны. К основному медиовентральному нерву тесно примыкает с вентральной стороны тонкая поверхностная ветвь. Все нервы проходят внутри гиподермы, в области хорд. Нервы построены из тонких отростков нейронов. Основная ветвь медиовентрального нерва содержит многочисленные биполярные нейроны, но в тонкой поверхностной ветви их нет. Медиодорсальный и субмедианные нервы не содержат тел собственных нервных клеток, эти нервы образованы отростками вентральных нейронов, проходящих от медиовентрального нерва полукольцевыми комиссурами. Между сублатеральными нервами у *P. vulgare* описано чувствительное сплетение (плексус) с нейронами нескольких типов. Медиодорсальный нерв, субмедианные нервы и часть волокон медиовентрального нерва моторные: к ним подходят отростки мышечных клеток. Латеральное сплетение и, по-видимому, сублатеральные нервы имеют чувствительную природу. В моторных нервах обнаруживается ацетилхолин. Другие медиаторы, катехоламины приурочены к чувствительным частям нервной системы; у *P. vulgare* они выявляются в чувствительном латеральном плексусе, нервном кольце, головных сенсиллах и медиовентральном нерве (Малахов и др., 1983).

Нервное кольцо обычно помещается в средней части пищевода и наклонено дорсальным краем вперёд. Это хорошо видно на тотальных препаратах и является дополнительным признаком в определении сторон тела нематоды. Нервное кольцо образовано нейропилем, волокнами из вентрального нерва и отростками нейронов вокруг кольца. Тела нейронов собраны в четыре нечётко оформленные группы, не

являющиеся настоящими ганглиями. Нервное кольцо с окружающими его сенсорными, моторными, ассоциативными и секреторными нейронами является нервным центром нематоды. Медиавентральный нерв входит в кольцо сзади, разделившись на два корешка. Субвентральные и дорсолатеральные нервы также соединяются с нервным кольцом, тогда как остальные продольные нервы прямо проходят мимо кольца вперёд. В преневральном отделе тела от кольца идут шесть мощных глубоких и восемь тонких поверхностных интрагиподермальных нервов. Эти нервы сенсорные, глубокие иннервируют папиллы, щетинки и амфиды трёх головных кругов, а поверхностные — цервикальные щетинки (илл. 1.15).

В задней части тела медиовентральный нервный ствол разделяется перед анусом на несколько симметричных ветвей. Остальные продольные нервы утончаются и заканчиваются. У самцов в задней части тела дополнительное усложнение нервной системы в виде нейронов, иннервирующих спиккулы, щетинки и супплементарные папиллы, или управляющих движениями при копуляции.

Собственная нервная система есть также в пищеводе и других внутренних органах, но у морских нематод она плохо изучена.

## Алиментарный тракт

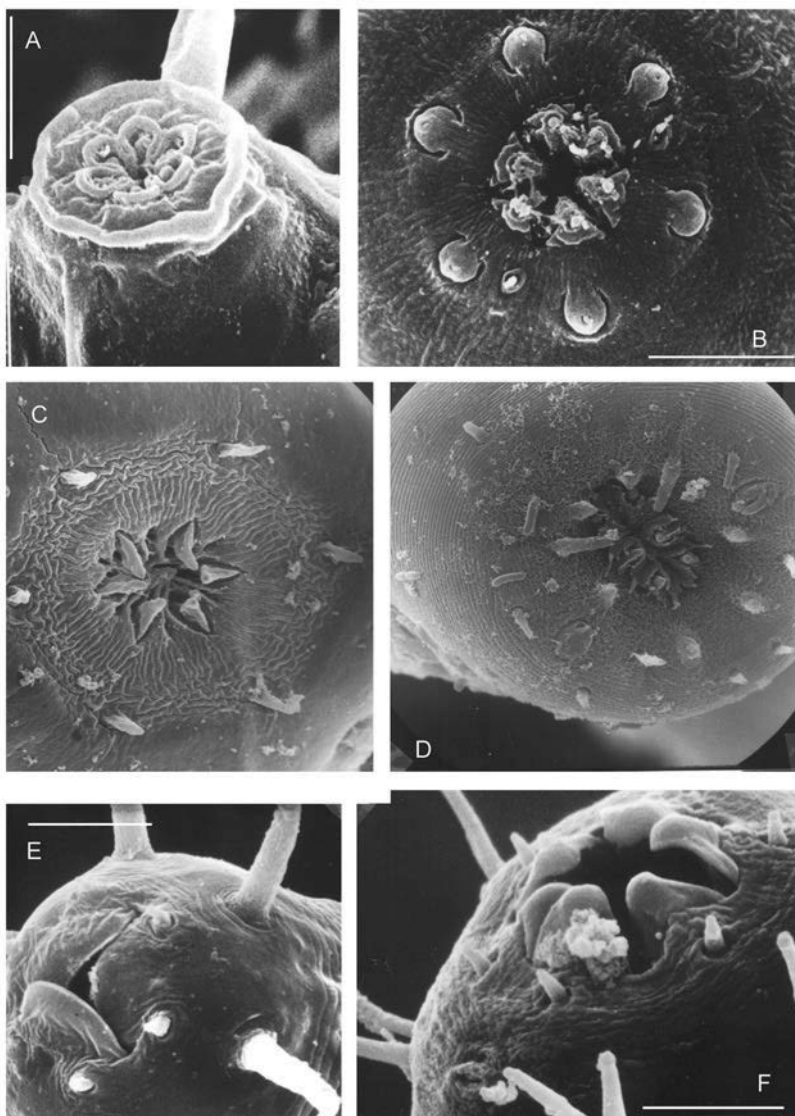
### Рот и стома

Ротовое отверстие у одних морских нематод довольно широкое и может быть окружено шестью или тремя губами, а у других небольшое, круглое и без губ (илл. 1.16). Губы — чисто кутикулярные образования, продолжения туловищной кутикулы, пронизанные только нервами внутренних губных сенсилл. В губной области кутикула утолщена и кажется расщеплённой на два слоя, наружный и внутренний — так это описывалось на основании свето-микроскопических наблюдений (Белогуров и Белогурова, 1975; Белогуров, 1985). Однако трансмиссионная электронная микроскопия показывает, что настоящего расщепления кутикулы здесь нет: туловищная кутикула на перегибе к апикальной плоскости утолщается и модифицируется, кольчатость исчезает, а мезокутикула сильно расширяется. Поскольку мезокутикулярный слой электронно-светлый, а более плотные слои кортекса и эндокутикулы соответственно расходятся, это и создаёт впечатление «расщепления» (например, Чесунов, 1990 в, г).

Видимо, губы участвуют в захвате пищевых частиц. Любопытно, что у некоторых нематод, например, *Pontonema vulgare*, взрослые особи обладают шестью губами, но из яйца выходит личинка первой стадии (J1), у которой три губы (Малахов, Воронов, 1981). Таким образом, по правилу рекапитуляции Мюллера-Геккеля, трёхгубое состояние должно расцениваться как примитивное или исходное, а шестигубое как продвинутое. Очевидно, примитивное трёхгубое состояние, как и вообще трирадиальная (и производная от неё гексарадialная) симметрия головного конца сформировались в эволюции как проекция трирадиального внутреннего просвета насосной глотки на поверхностные структуры переднего конца тела (Малахов, 1986).

Самая передняя часть глотки, или фаринкса (эктодермальной передней кишки) практически у всех нематод в большей или меньшей степени модифицирована в





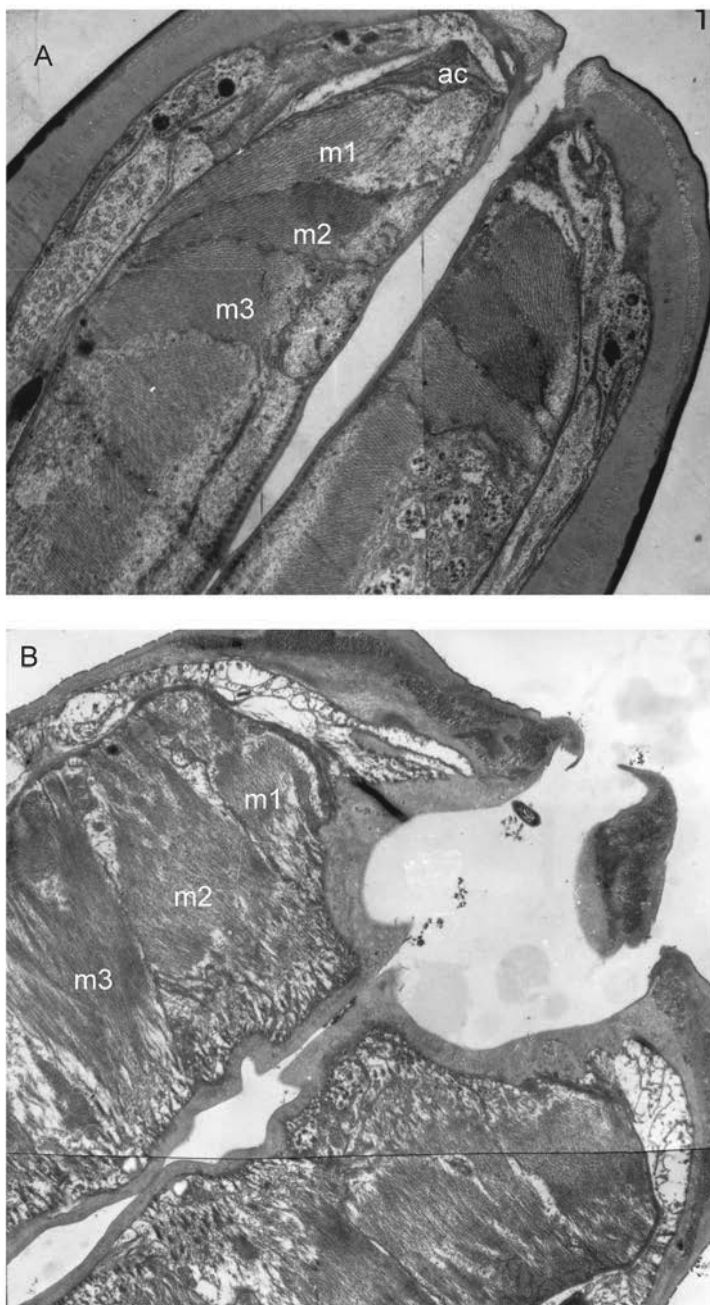
**Илл. 1.16.** Форма ротового отверстия, губы и головные сенсиллы, СЭМ. **А:** маленький круглый рот *Quadricoma* sp. (Desmoscolecidae). **В:** *Synonema cosmopoliticum* Aponchiidae); рот окружён шестью маленькими треугольными губами с I (внутренними губными) папиллами; в круг II (внешних губных) папилл встроены две латероventральные сенсиллы иного строения. **С:** *Desmodora* sp. (Desmodoridae) из Красного моря; небольшой рот плотно сжат, вокруг рта область складчатой кутикулы. **Д:** *Metachromadora vivipara* (Desmodoridae) из Белого моря; рот плотно сжат в сагиттальной плоскости. **Е:** *Trefusia zostericola* (Trefusiidae), Белое море; рот неплотно закрыт тремя большими губами. **Ф:** *Gammarinema gammari* (Monhysteridae), Белое море; вокруг рта шесть губ, у основания которых I (внутренние губные) папиллы; внизу слева на уровне головных щетинок ventральная пора ренетты. Масштаб: А — 4 мкм; В — 3 мкм; Е — 10 мкм; F — 6 мкм (ориг).

стому или буккальную полость, которая первоначально захватывает пищевой комок, тогда как остальная задняя и большая часть фаринкса традиционно обозначается пищеводом. Стома очень разнообразно устроена в разных семействах и родах. Она может быть очень узкой и тесной, почти не отличимой от просвета пищевода, а может быть очень большой, невооружённой или армированной зубами, зубчиками, стилетом или челюстями (илл. 1.16, 1.17, 1.18). Строение стомы связано с рационом и способом питания нематоды. Оно также характеризует роды, семейства и отряды и соответственно имеет очень большое значение для идентификации таксонов. Многочисленные примеры строения стомы у разных родов даются в главах, посвящённых питанию и разнообразию. Здесь же остановимся только на основных понятиях.

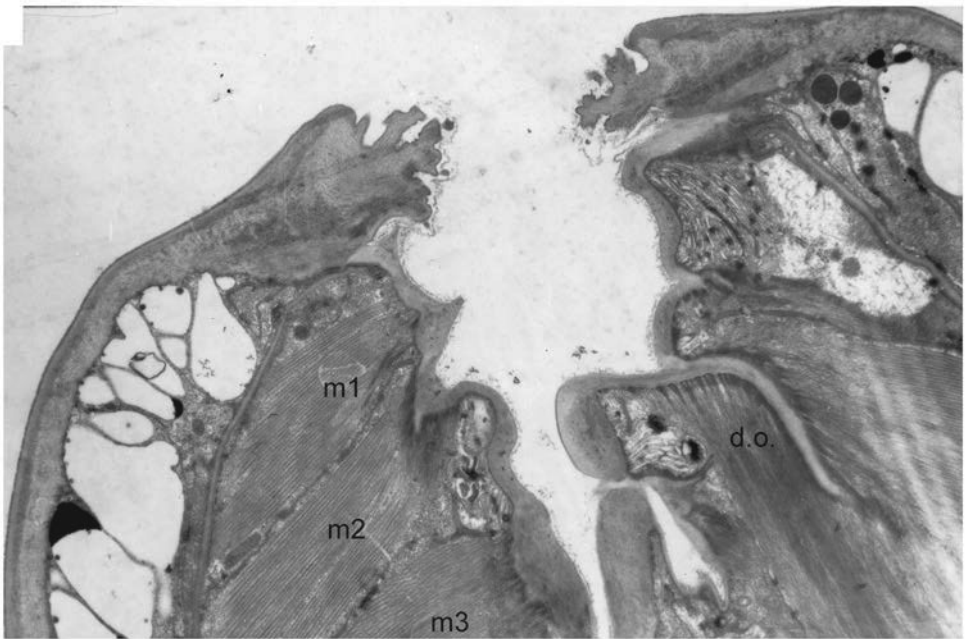
Литература по световой микроскопии буккального аппарата свободноживущих нематод весьма обширна. В ней анализируется как функциональная морфология и связь формы стомы с питанием, и эволюционные трансформации отдельных буккальных элементов в аспектах филогении и классификации нематод. Однако структуры стомы часто настолько малы, что их наблюдение находится у границы возможностей оптической микроскопии, а различение гомологичных и гомопластичных частей не представляется возможным. Поэтому лучше опираться на данные трансмиссионной электронной микроскопии.

Стома построена из двух главных компартментов (Inglis, 1966; Nore, 1982). Передняя часть (хейлостома), образована лабиальной (губной), то есть соматической по происхождению кутикулой. Задняя часть (эзофастома) представляет собой расширение внутреннего просвета фаринкса, со стенками производными от внутренней кутикулярной выстилки глотки. Обычно между разными по происхождению кутикулами хейло- и эзофастомы сохраняется чёткая граница. Стенки хейлостомы создаются клетками, производными от гиподермы, а стенки эзофастомы — производными от проктодеума. Форма хейлостомы чаще всего полушаровидная, а эзофастома на поперечном срезе сохраняет трирадиальную симметрию. Эзофастома может расширяться или сужаться, если она окружена пищевой манжетой (самые передние сократимые клетки фаринкса). Если эзофастома объёмистая и с толстыми кутикулярными стенками (в оптическом срезе они фокусируются как светопреломляющие палочки и часто называются рабдионами), то обычно у нее нет пищевой манжеты, а окружающие её клетки очень тонкие, лишены сократимых элементов и называются аркадными. Зубовидные образования в хейлостоме называются одонтии, а в эзофастоме — онхи.

Недавно Де Лей с соавторами предложил более детальное разграничение отделов стомы (De Ley et al., 1995). Эта схема опирается на давно предложенную Штайнером и усложнённую Читвудами (Chitwood, Chitwood, 1950) терминологию ротовой полости рабдитид, которую пробовали распространять и на других нематод (Maggenti, 1961; Gerlach, 1963a, 1966; Bird, Bird, 1991; Van de Velde, Coomans, 1991). Вот эта новая система и номенклатура (илл. 1.19): Следом за хейлостомой следуют гимностома и стегостома, вместе составляющие эзофастому. Стенки гимностомы окружены двумя прозрачными синцитиальными кольцами так называемого аркадного эпителия, между лабиальной кутикулой и базальной мембраной пищевой манжеты. Передняя граница гимностомы может фокусироваться как стоматоидальное



**Илл. 1.17.** Продольный срез головы двух видов из Белого моря, ТЭМ. **А:** *Pselionema simplex* (Ceramoneematidae), стома не выражена, губ нет. **В:** *Gammarinema gammari* (Monhysteridae), небольшая чётко дифференцированная стома. **ac** — аркадные клетки; **m1**, **m2**, **m3** — мышечные пищеводные клетки трёх уровней (А: из Tchesunov, 1995. В: из Чесунов, 1990в).

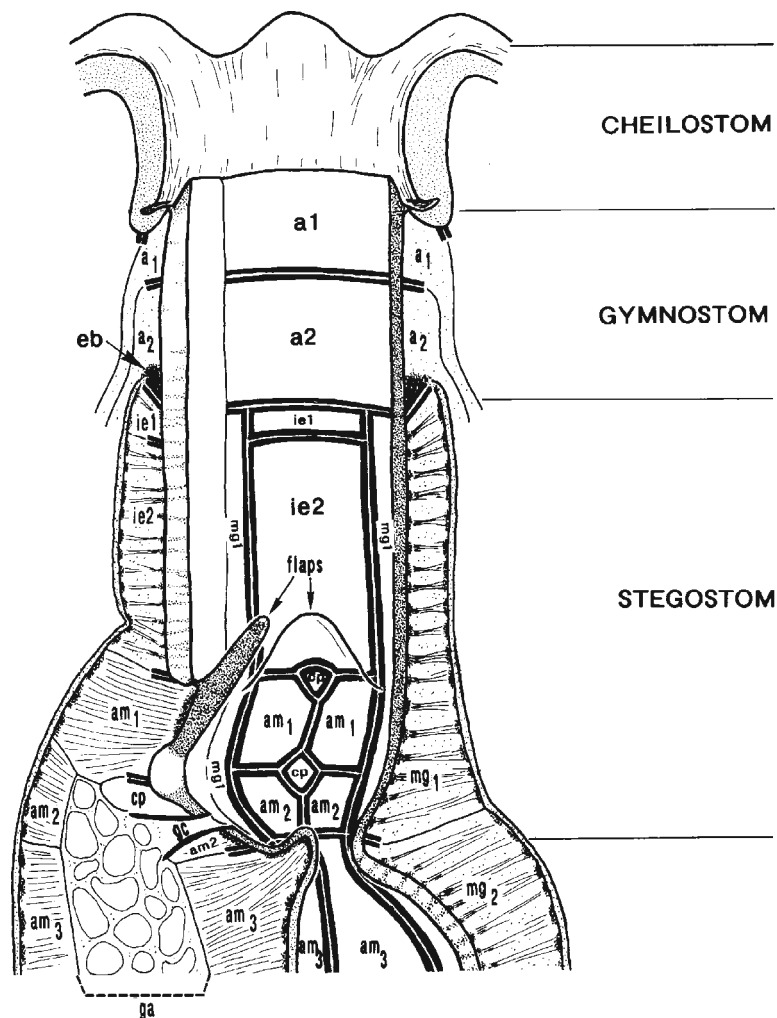


**Илл. 1.18.** Продольный срез головы *Synonema cosmopoliticum* (Aronchiidae), стома с небольшим дорсальных онхом, который приводится в движение мускулатурой. **d.o.** — дорсальный онх; **m1, m2, m3** — мышечные пищеводные клетки трёх уровней (ориг).

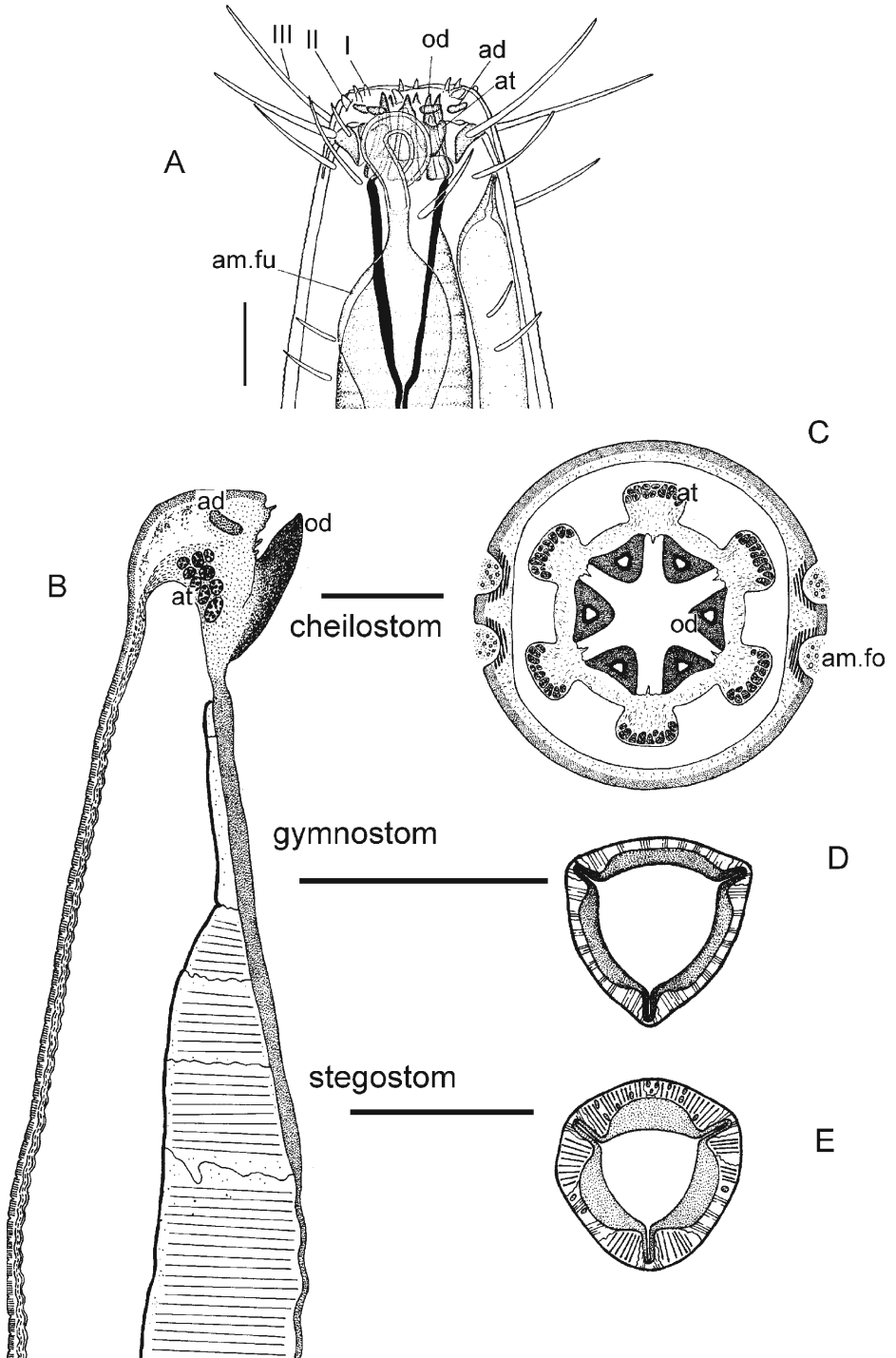
кольцо, а задняя граница — как эзофагеальное кольцо (в свето-микроскопических исследованиях морфологии ротовой полости). Стенки стегостомы окружены пятью ярусами эпителиально-мышечных клеток пищеводной манжеты. Подразделения стегостомы соответственно ярусам окружающих клеток называются простегостома (миофибриллы в клетках могут отсутствовать), мезостегостома (миофибриллы могут отсутствовать), метастегостома (миофибриллы имеются, могут быть зубовидные образования), телостегостома (миофибриллы имеются, здесь расположена выводная пора дорсальной пищеводной железы). Схема Де Лея вполне объективна, поскольку основана на межклеточных границах; нет причин отказываться от её приложения для морских нематод (илл. 1.20, 1.21).

## Пищевод

Пищевод — мускульно-железистая помпа, состоящая из сократимых, маргинальных и железистых клеток, а также координирующих их работу нейронов сравнительно небольшой нервной системы. По строению представляет собой эпителиально-мышечную трубку, которая изнутри выстлана кутикулой, более простой и тонкой, чем туловищная, а снаружи окружена базальной мембраной. Спереди пищевод переходит в стома и крепится к кутикуле тела у основания губ, а сзади соединяется



**Илл. 1.19.** Схема организации стомы у модельного вида *Caenorhabditis elegans* (Rhabditida). **a1** — переднее аркадное кольцо; **a2** — заднее аркадное кольцо; **am1** — адрадиальная мышечная клетка самого переднего яруса пищеводной манжеты; **am2** — адрадиальная мышечная клетка второго яруса пищеводной манжеты; **am3** — адрадиальная мышечная клетка третьего яруса прокорпуса; **CHEILOSTOM** — хейлостома; **cp** — отросток нервной клетки; **eb** — электронно-плотный обруч; **flaps** — кутикулярные лопасти в стегостоме; **ga** — ампула дорсальной железы; **gc** — канал дорсальной железы; **go** — отверстие дорсальной железы; **GYMNOSTOM** — гимностома; **ie1** — интэрадиальная эпителиальная клетка самого переднего яруса пищеводного рукава; **ie2** — интэрадиальная эпителиальная клетка самого заднего яруса пищеводного рукава; **mg1** — маргинальная клетка самого переднего яруса пищеводной манжеты; **mg2** — маргинальная клетка второго яруса прокорпуса; **STEGOSTOM** — стегостома (из: De Ley et al., 1995).



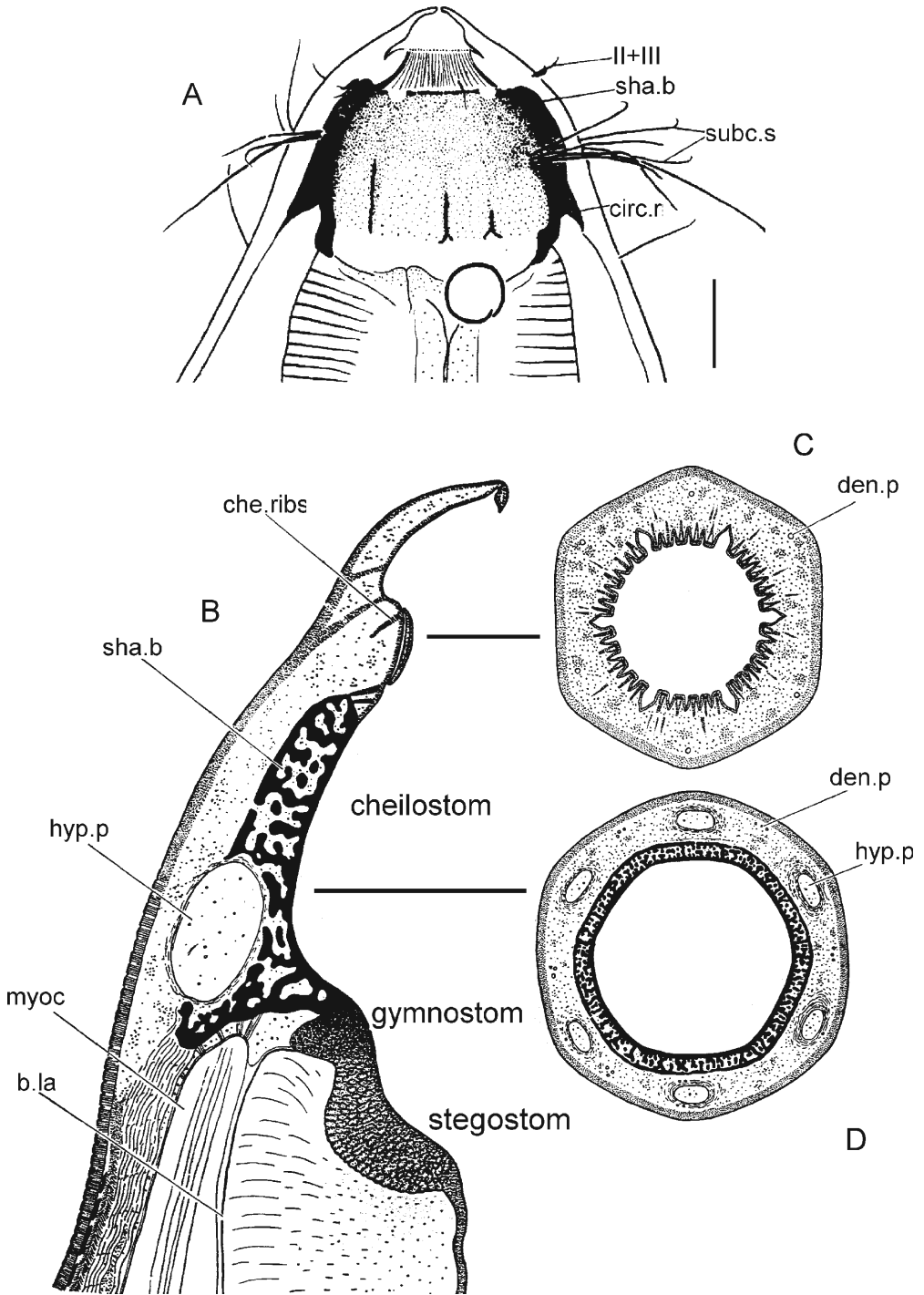
Илл. 1.20.

**Илл. 1.20.** Ротовой аппарат *Odontophora setosa* (Axonolaimidae). **А:** голова самки, рисунок с оптическим микроскопом. **В–Е:** графические реконструкции с ТЭМ-электронограмм. **В:** половина сагиттального среза через головной конец. **С:** поперечный срез через хейлостому. **Д:** поперечный срез через гимностому. **Е:** поперечный срез через стегостому. Поперечные линии указывают места поперечных срезов на схеме ротовой полости. **ad** — армиллоиды (плотные поперечно-овальные структуры в кутикуле хейлостомы, термин О.И. Смоляноко); **am.fo** — амфициальная фовея; **am.fu** — амфициальный фузус; **at** — армиллиты (плотные зернистые структуры в кутикуле хейлостомы под армиллоидами, термин О.И. Смоляноко); **cheilostom** — хейлостома; **gymnostom** — гимностома; **od** — одонтии хейлостомы; **stegostom** — стегостома; **I** — внутренние губные папиллы; **II** — внешние губные папиллы; **III** — головные щетинки. Масштаб (А) 10 мкм (А: из Смоляноко, 1994, с изменениями. В–Е: ориг.).

с энтодермальной средней кишкой. На поперечном срезе внутренний просвет треугольный, где один угол направлен вентрально, а два других — латеродорсально. Соответственно, в пищеводе есть один дорсальный и два субвентральных сектора (илл. 1.22, 1.23). На поперечном срезе в пищеводе шесть клеток: три маргинальные по углам внутреннего просвета и три сократимые, каждая в середине сектора. В маргинальной клетке есть несократимые нити — тонофиламенты, связывающие внутреннюю кутикулу с базальной мембраной пищевода. В сократимой клетке радиально ориентированы поперечно-полосатые миофиламенты длиной в один саркомер. При сокращении миофиламентов внутренний просвет расширяется, давление в нём падает, и пищевод делает насосное усилие. Наборы этих шести клеток повторяются друг за другом вдоль пищевода — однако пространственная конфигурация клеток может быть достаточно сложной. По разнообразию клеточных элементов и порядку их взаимного расположения пищевод один из самых сложных органов нематод. Полных реконструкций клеточной организации пищевода немного; одна из них сделана на модельном виде *Caenorhabditis elegans* (Rhabditida) — Albertson, Thomson, 1976.

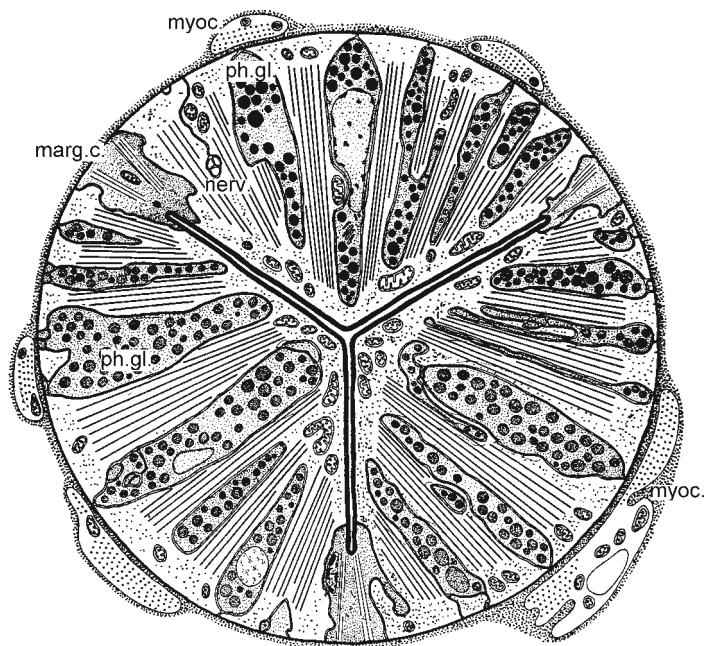
Нервная система пищевода ни у каких морских нематод не изучалась. У некоторых видов обнаружены мышечные клетки, прилегающие к базальной мембране пищевода снаружи; эти миоциты не образуют сплошной мышечной обкладки

**Илл. 1.21.** Буккальная полость *Sphaerolaimus balticus* (Sphaerolaimidae). **А:** головной конец, рисунок с оптическим микроскопом. **В–Д:** графические реконструкции с ТЭМ-электронограмм. **В:** половина сагиттального среза через головной конец. **С:** поперечный срез через переднюю часть хейлостомы (отдел с продольной ребристостью). **Д:** поперечный срез через заднюю часть хейлостомы («шагреновое кольцо»). **b.la** — базальная ламина пищевода; **cheilostom** — хейлостома; **che.ribs** — продольные рёбра в передней части хейлостомы; **circ.r** — циркулярный гребень, круговой выступ по заднему краю шагренового кольца, образующий шесть лопастей, перемежающихся с направленными вперёд плазматическими гиподермальными отростками; **den.p** — дендритные отростки в толще кутикулы хейлостомы; **gymnostom** — гимностома; **hyp.p** — гиподермальный отросток в кутикуле хейлостомы; **myoc** — мышечная клетка стенки тела; **sha.b** — шагреновое кольцо, участок стенки хейлостомы с плотной губчатой текстурой; **stegostom** — стегостома; **subc.s** — субцефалические щетинки, образующий круг из восьми групп. Масштаб (А) 10 мкм (А: из Чесунов, 1987. В–Д: ориг.).



Илл. 1.21.

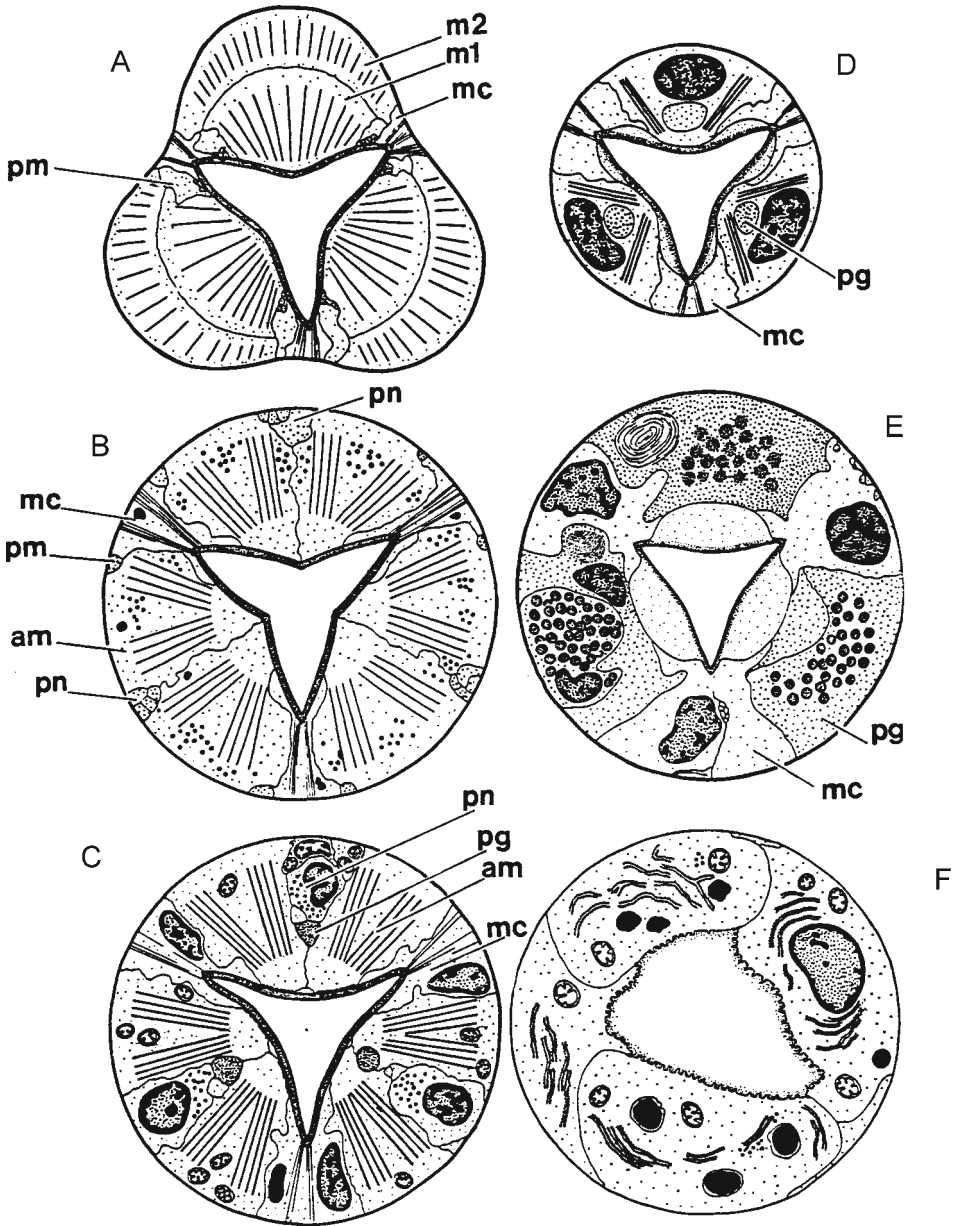




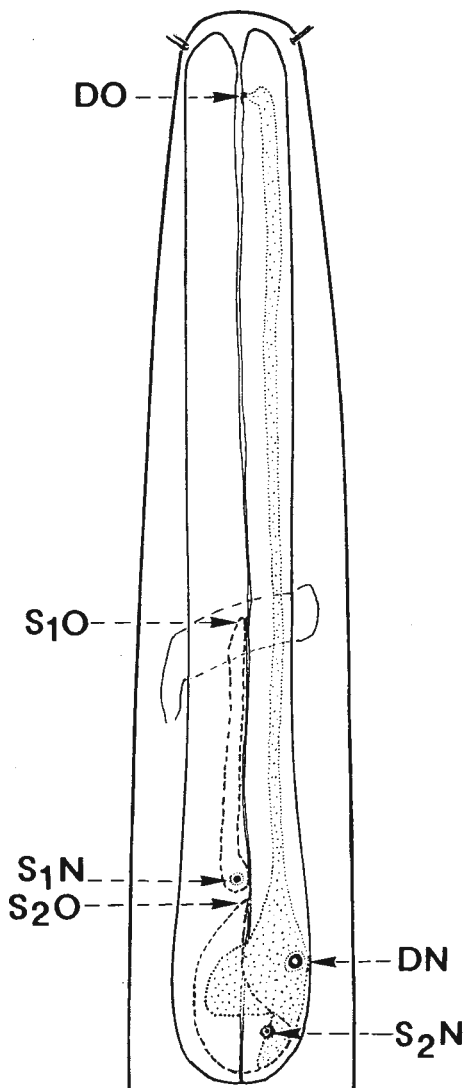
**Илл. 1.22.** Схема поперечного среза мышечного пищевода *Siphonolaimus roervikensis* (Siphonolaimidae) из Белого моря. **marg.c.** — маргинальная клетка; **myoc.** — миоциты, прилегающие снаружи к базальной мембране пищевода; **nerv.** — нервы; **ph.gl.** — лопасти разветвлённых пищеводных желёз — в дорсальной железе (сверху) секреторные гранулы выглядят иначе, чем в субвентральных (ориг).

(илл. 1.22). Пищеводные железы также исследованы недостаточно, однако на них нужно остановиться подробнее, в связи с важностью этих структур для системы нематод.

Пищеводные железы — большие клетки с ядром в базальной части, длинной шейкой и конечным выводным протоком с порой. У морских нематод описывалось три или пять желёз, из них одна проходит вдоль всего пищевода внутри его дорсального сектора, а две или четыре других помещаются в левом и правом латеро-вентральных секторах (илл. 1.24). Очевидно, все железы выпускают секрет, участвующий в начальной обработке пищи, однако секрет дорсальной железы обычно отличается от секрета латеро-вентральных, и по виду секреторных гранул или везикул, и, видимо, по характеру ферментов. Пищеводные железы почти всегда плохо видны, особенно на тотальных препаратах, и довольно плохо изучены. Однако позиции пищеводных желёз придавалось и придаётся очень большое значение в большой системе нематод (Chiwood, Chitwood, 1950; De Conink, 1965; Andrassy, 1976; Riemann, 1977a; Малахов и др., 1982; Adamson, 1987; Дроздовский, 1989; Coomans et al., 1996). Если дорсальная железа открывается всегда у переднего конца пищево-

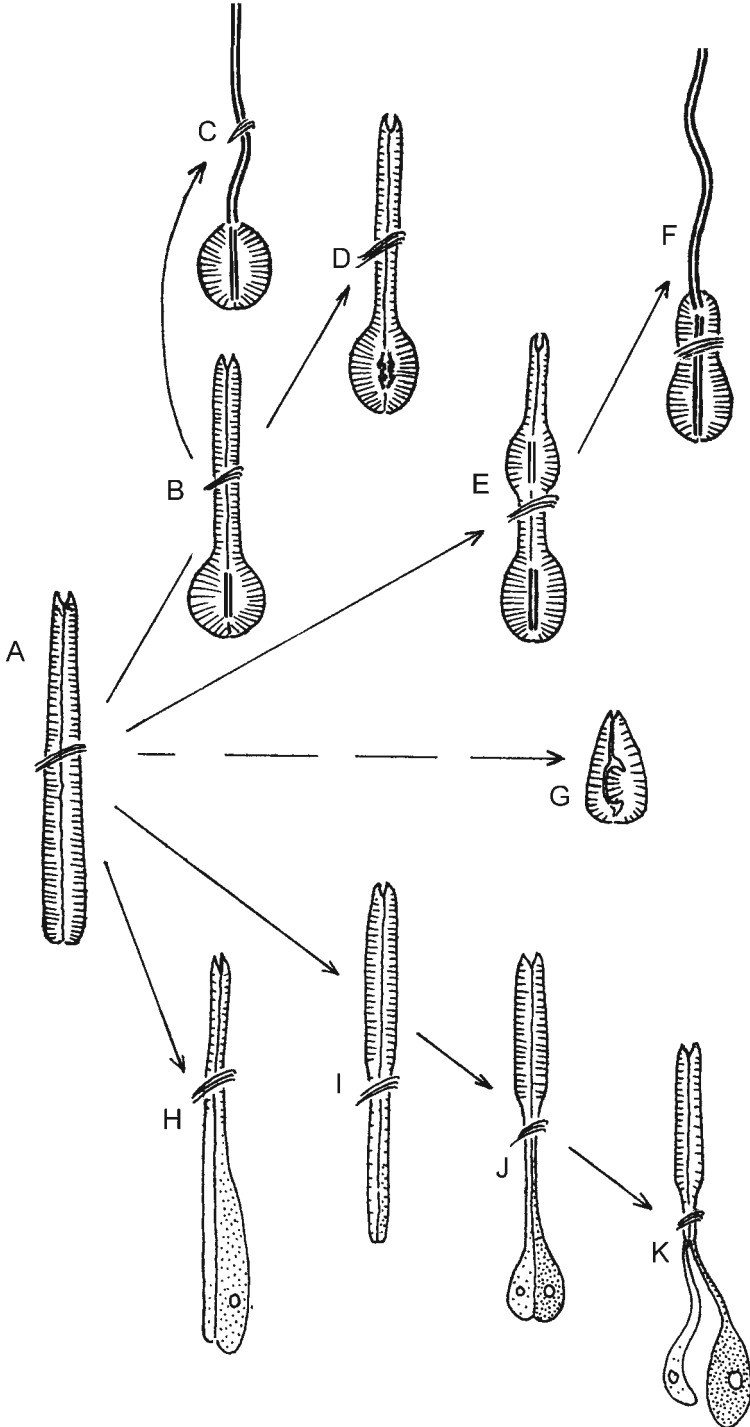


**Илл. 1.23.** Схематические поперечные срезы пищевода и кишки *Pselionema simplex* (Серамонематидеи) на уровне: **А** — головных щетинок, **В** — амфидов, **С** — сразу позади головной капсулы, **Д** — срединной тонкой части (истмус), **Е** — заднего железистого расширения, **Ф** — передней части средней кишки. **am** — адрадиальная мышечная клетка; **m1**, **m2** — мышечные клетки первого и второго яруса в буккальной части глотки; **mc** — маргинальная клетка; **pg** — фарингеальная железа; **pm** — парамаргинальный отросток; **pn** — фарингеальный нерв (из: Tchesunov, 1995).



**Илл. 1.24.** Схема расположения пищеводных желёз у *Geomonhystera disjuncta* (Monhysteridae). DN — ядро дорсальной железы; DO — отверстие дорсальной железы; S<sub>1</sub>N — ядра передней пары латероventральных желёз; S<sub>1</sub>O — отверстия передней пары латероventральных желёз; S<sub>2</sub>N — ядра задней пары латероventральных желёз; S<sub>2</sub>O — отверстия задней пары латероventральных желёз (из: Coomans et al., 1996).

да, то субвентральные железы открываются либо на том же уровне (Eporlea), либо в области нервного кольца (если субвентральных желёз не одна, а две пары, то задняя из них открывается порами ещё далее назад, в базальной части пищевода) (Chromadoreae). В последние годы, правда, получены свето-микроскопические данные о том, что у ряда представителей Chromadoreae латероventральных желёз (или передняя пара латероventральных желёз) открываются также в области стомы или у переднего края пищевода: Desmoscolecidae (*Quadricomoides* — Decraemer, 1976), Linhomoeidae (*Paralinhomoeus* ex gr. *lepturus* и *Anticyclus* sp. — Riemann, 1977a; *Metalinhomoeus typicus* — ориг.), (Siphonolaimidae — Riemann, 1977a), Tubolaimoididae (*Tubolaimoides* sp. — Lorenzen, 1981), Cyartonematidae (*Cyartonema doris* — Чесунов, 1989б; *C. zosterae* — Tchesunov, 1994), Meyliidae (*Meylia alata* — Tchesunov, 1994). Эти наблюдения могут поставить под сомнение значение признака позиции отверстий пищеводных желёз для морфологической диагностики подклассов или классов нематод. Однако эти свето-микроскопические наблюдения должны быть верифицированы на электронно-микроскопических срезах. Так, специальное ТЭМ- и СЭМ-исследование *Monhystera* sp. и *Geomonhystera disjuncta*, а также свето-микроскопическое изучение двадцати видов из родов *Eumonhystera*, *Monhystera* и *Monhystrella* монхистерид показали, что у Monhysteridae пять пищеводных желёз: дорсальная с выводным отверстием в области стомы и ядром (перикарионом) у заднего конца пищевода, пара передних



Илл. 1.25.

**Илл. 1.25.** Схема эволюционных преобразований пищевода. **А:** цилиндрический, равномерно-мышечный пищевод (пример: *Tubolaimoides*). **В:** мышечный пищевод с кардиальным бульбусом (*Leptolaimus*). **С:** длинная гибкая кутикулярная фарингеальная трубка с терминальным бульбусом (*Aegialoalaimus*). **Д:** мышечный пищевод с дробильным аппаратом в кардиальном бульбусе (*Plectus*, Plectidae, почвенные нематоды). **Е:** мышечный пищевод со средним и кардиальным бульбусами и истмусом между ними (*Haliplectus*). **Ф:** гибкая кутикулярная фарингеальная трубка с удлинённым терминальным бульбусом (*Aulolaimus*, Aulolaimidae, почвенные нематоды). **Г:** укороченный мышечный пищевод с внутренним выступом дорсального сектора у десмосколецид (*Quadricoma*). **Н:** гипертрофия железистой ткани в дорсальном секторе постневральной части пищевода (*Camacolaimus*). **И:** утоньшение постневральной части пищевода за счёт редукции мышечной ткани (*Dasynemella*, Ceramonematidae). **Ж:** замещение мышечной ткани на железистую в постневральной части пищевода с дифференциацией последнего на прокорпус, истмус и пирум (*Diplopetloides*). **К:** редукция постневральной части пищевода со свободным размещением пищеводных желез тела поверх средней кишки (*Meylia*) (ориг.).

субвентральных желез с выводными отверстиями на уровне нервного кольца и ядрами у заднего конца пищевода, пара задних субвентральных желез с отверстиями у заднего конца пищевода и ядрами позади ядра дорсальной железы (Coomans et al., 1996).

В структурно простом варианте пищевод цилиндрический или постепенно утолщающийся к заднему концу. В некоторых группах этот тип пищевода преобладает (например, в большинстве семейств Enoplida). У ювенильных стадий пищевод относительно длиннее (сравнительно с общей длиной тела), чем у взрослых. Что касается взрослых стадий разных видов, то в пределах рода у мелких видов пищевод обычно относительно длиннее, чем у более крупных видов. Необходимость относительного удлинения пищевода при уменьшении длины тела поясняется теоретическими расчётами эффективности работы этого органа (Roggen, 1970). Например, в отряде Enoplida, где пищевод преимущественно цилиндрический, относительно самый длинный пищевод имеет место у самых мелких представителей — у *Halalaimus* (Oxystominidae). У самых маленьких нематод пищевод становился бы непропорционально громоздким образованием, и требующим от организма слишком больших затрат на развитие и функционирование, и оставляющим слишком мало места в теле для средней кишки. Поэтому простое относительное удлинение пищевода должно иметь ограничение при прогрессивном уменьшении тела в эволюции, дальше которого пищевод может существовать только в модифицированном состоянии (Чесунов, 1990а). Мыслимые пути эволюционной трансформации пищевода представлены на илл. 1.25.

Один из способов сохранения работающего насосного органа при уменьшении длины тела и запрете на относительное удлинение пищевода — формирование кардиального бульбуса. Это мощное луковичеобразное утолщение заднего конца пищевода с линзовидно расширенной кутикулой в просвете. Плотность и длина миофиламентов в бульбусе увеличены, а кутикула утолщена в связи с мощной механической нагрузкой. У некоторых нематод бульбус вообще остаётся единственным

сократимым участком пищевода (Aegialoalaimidae). Мышечный бульбус интенсифицирует работу пищевода, что позволяет сохранить мощность насосного действия пищевода, не удлинняя его. Действительно, кардиальный бульбус распространён в первую очередь у самых мелких нематод — Chromadoridae, Microlaimidae, Leptolaimidae. Даже в тех группах, для которых настоящий бульбус в общем не характерен, у самых мелких видов появляется мышечное бульбоидное утолщение заднего конца пищевода, например, у *Cervonema* из Comesomatidae, *Monhystrella* из Monhysteridae, *Syringolaimus* из Ironidae.<sup>7</sup> Изредка терминальный мышечный бульбус формируется у довольно крупных видов в тех семействах, для которых бульбус не типичен — например, у *Belbolla* (Enchelidiidae) и *Marisalbinema* (Xyalidae). Однако у таких нематод головной конец резко сужен и вытянут — очевидно, усовершенствование насосной конструкции потребовалось именно в связи с прокачиванием пищевого материала через узкий передний участок пищевода.

Другое направление эволюционной трансформации фаринкса у мелких нематод — редукция мышечной ткани и замещение её железистой в задней части пищевода. Гипертрофия пищеводных желёз может проявляться в развитии грушевидного утолщения заднего конца пищевода, образованного телами пищеводных желёз с ядрами. Хотя в таксономической литературе это вздутие также называется бульбусом, на мой взгляд, термин «бульбус» (лат. «луковица») лучше оставить за мышечным утолщением, а для железистого утолщения ввести новое обозначение, например, «пирум» (лат. «груша»), для продолжения фруктово-овощного ассоциативного ряда). Пирум характерен для довольно многих семейств, особенно для их мелких представителей (Diplopeltoididae, Cyartonematidae, Tarvaiidae, частично Ceratopneumatidae, Coninckiidae, Leptolaimidae, Tubolaimoididae, немногие Xyalidae и некоторые другие). Гипертрофия пищеводного компонента может также выражаться в резко асимметричном преобладании дорсальной железы над латероventральными (Camacolaimidae). У некоторых Diplopeltidae и Camacolaimidae, и у всех Meyliidae тела пищеводных желёз настолько увеличены, что они выдаются за контур пищевода и свободно лежат позади кардия на средней кишке. Как и чем питаются нематоды с гипертрофированным железистым аппаратом, неизвестно; единственно, что можно сказать, у таких видов маленькое ротовое отверстие, а ротовая полость не развита, какое-либо буккальное вооружение (онхи и одонтии) отсутствует, т.е. эти виды могут потреблять только очень мелкие органические частицы (Чесунов, 1990а). Очевидно, у таких нематод интенсифицирована секреторная деятельность пищевода, тогда как насосная работы выполняется преимущественно передней частью пищевода, где сохраняются мышечные элементы.

Наконец, перестройка организации пищевода как мышечного органа у очень мелких нематод может принимать более специальные формы. Так, у Desmoscolecidae пищевод короткий, но может быть довольно сложно устроен. У некоторых десмосколецидных родов (*Quadricoma* и *Quadricomoides*) в пищеводе образуется как бы

---

<sup>7</sup> Интересную параллель формирования мышечного бульбуса в ряду уменьшения размеров тела демонстрируют другие черви с конструктивно сходным фаринксом — хетонотидные гастротрихи (Remane, 1936).

внутренний бульбус в виде мышечной эвагинации дорсального сектора во внутренний просвет (DeGraeter, 1976).

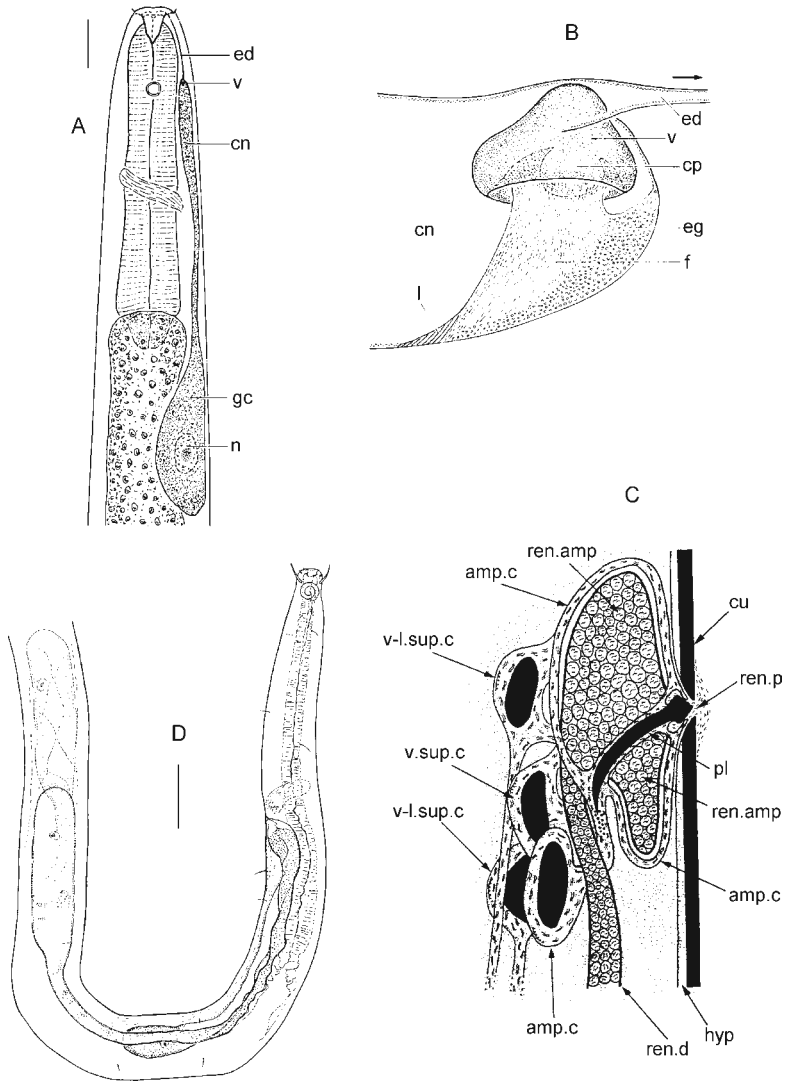
Эктодермальная часть кишечного тракта заканчивается кардием. Этот небольшой сердцевидный орган — клапан, отделяющий фаринкс от средней кишки. Внутренний просвет кардия сложный, треугольный или щелевидный, складчатый, выстлан тонкой кутикулой. Кардий препятствует обратному продвижению пищи из кишки в фаринкс. Конфигурация внутреннего просвета кардия может различаться в больших группах нематод и, соответственно, использоваться для морфологической диагностики больших таксонов (Maggenti, 1963): у Euplida внутренний просвет кардия совпадает с просветом пищевода, то есть трирадиальный, а у Chromadorida и Monhysterida просвет в виде щели во фронтальной плоскости. В составе кардия могут быть железистые клетки, возможно, секретирующие пищеварительные ферменты.

## Средняя кишка

Средняя кишка — простая прямая трубка, построенная из одного слоя довольно однородных эпителиальных клеток. Обычно клетки кишки содержат гранулы с жёлто-коричневым пигментом, поэтому кишка очень хорошо видна в полупрозрачном теле нематоды при микроскопировании. Число клеток на поперечном срезе различно у разных видов; минимально оно в семействе Monhysteridae, где даже у крупных видов кишка построена всего из двух рядов клеток, дорсального и вентрального (Deutsch, 1978; Van de Velde, Coomans, 1989a). Средняя кишка — единственный отдел алиментарного тракта, где нет кутикулярной выстилки. Апикальная, внутренняя поверхность клеток кишечного эпителия несёт микровилли, погружённые в пристенную массу неклеточного материала (гликокаликс), или на кончиках микровилл лежит плотная ламелла, напоминающая перитрофическую мембрану у членистоногих (Deutsch, 1978). Снаружи клеточный эпителий окружён базальной мембраной. У нематод преобладает внеклеточное пищеварение (Nuss, 1985); при этом гликокаликс или ламелла может выполнять функцию молекулярного сита, проницаемого для определённых молекул пищевых веществ. Однако у некоторых нематод в клетках кишечного эпителия обнаружены включения в вакуолях, а также лизосомы с положительной реакцией на кислотную фосфатазу, что указывает на возможность внутриклеточного пищеварения. По всей длине кишки клетки устроены довольно однородно. Однако секреторная активность в большей мере свойственна самым передним клеткам, тогда как остальные в большей мере всасывающие; у нематод семейства Monhysteridae две пары самых передних клеток даже образуют более или менее обособленное расширение, называемое прогастер или желудочек (Deutsch, 1978; Van de Velde, Coomans, 1989a).

## Ректум и анус

На заднем конце средняя кишка соединена с эктодермальным ректо-интестинальным клапаном, который открывает и запирает проход в короткую и косую заднюю кишку (ректум). У *Pselionema simplex* (Ceramonematidae) в составе ректо-интестинального клапана обнаружены клетки, чья обращённая в полость ректума



**Илл. 1.26.** Ренетта у разных видов. **A:** общий вид вентральной железы у *Geomonhystera disjuncta*. **B:** регулирующий грибовидный клапан в ампуле ренетты *G. disjuncta*. **cn** — клеточная шейка; **cp** — внутренний центральный выступ в клапане; **ed** — экскреторный канал; **eg** — электронно-плотные гранулы; **f** — филаменты; **gc** — тело клетки; **l** — ламеллы; **n** — ядро; **v** — регулирующий клапан в ампуле ренетты. **C:** концевая ампула ренетты и поддерживающие клетки *Sphaerolaimus balticus*. **amp.c** — ампулярная клетка; **cu** — кутикула; **hyp** — гиподерма; **ren.amp** — ампула ренетты; **pl** — затычка; **ren.d** — канал ренетты; **ren.p** — пора ренетты; **v-l.sup.c** — вентролатеральная поддерживающая клетка; **v.sup.c** — вентральная поддерживающая клетка. **D:** двуклеточная ренетта *Sabatieria celtica*. Масштаб: A — 10 мкм, D — 50 мкм (A, B — из: Van de Velde, Coomans, 1987. C — из: Turpeenniemi, Hyvarinen, 1996. D — из: Riemann, 1977c).



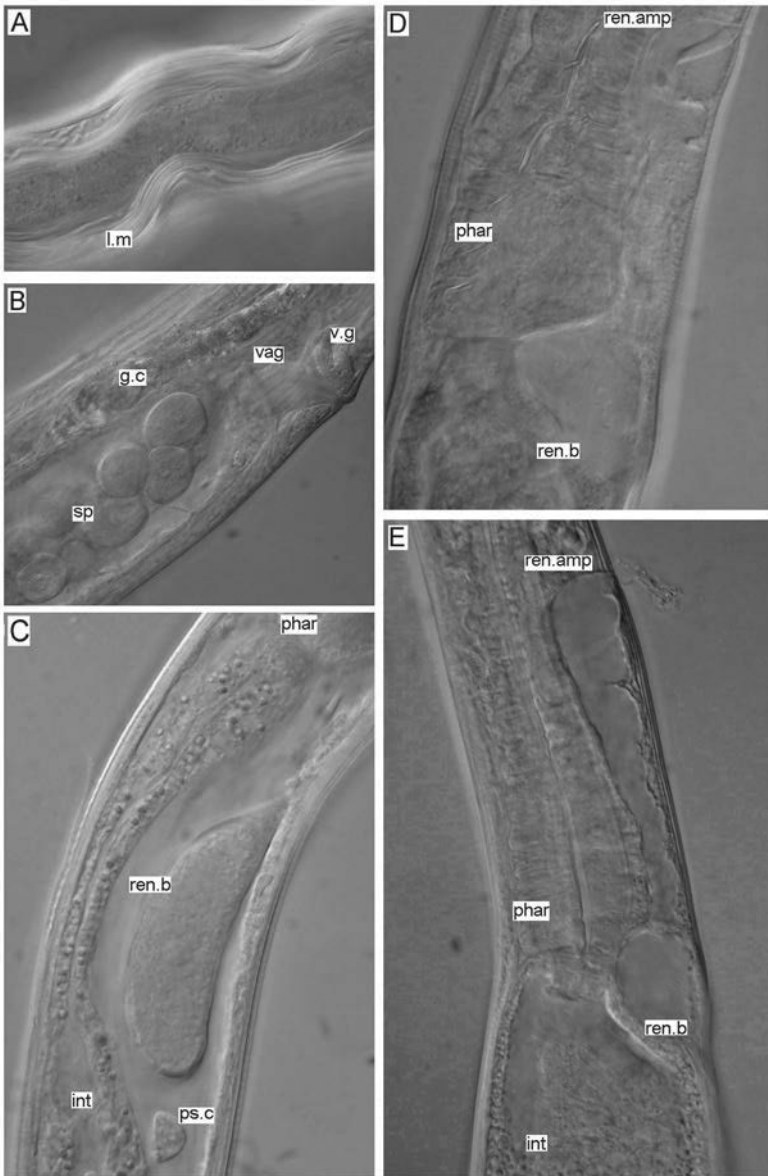
апикальная поверхность лишена кутикулы, но несёт длинные микровилли (Tchesunov, 1995). Задняя кишка выстлана изнутри кутикулой; она кончается анальным отверстием в виде небольшой поперечной щели на брюшной стороне тела. Однако у некоторых морских нематод анус и задняя кишка не функционируют или вовсе отсутствуют. Так, у хищных *Halichoanolaimus* (Selachinematidae) средняя кишка слепая (Gourbault, Vincx, 1985); в ней часто различимы останки проглоченных жертв, которые потом, возможно, отрываются через рот. Анус и ректум редуцированы также у видов семейств Cyarionematidae и Meuliiidae. У этих нематод нередко задняя часть средней кишки забита непереваренным мелкозернистым материалом, однако случаев отрывания не наблюдалось (Чесунов, 1989б; Tchesunov, 1994).

## Железы, выделительные органы, полость тела, псевдоцеломоциты

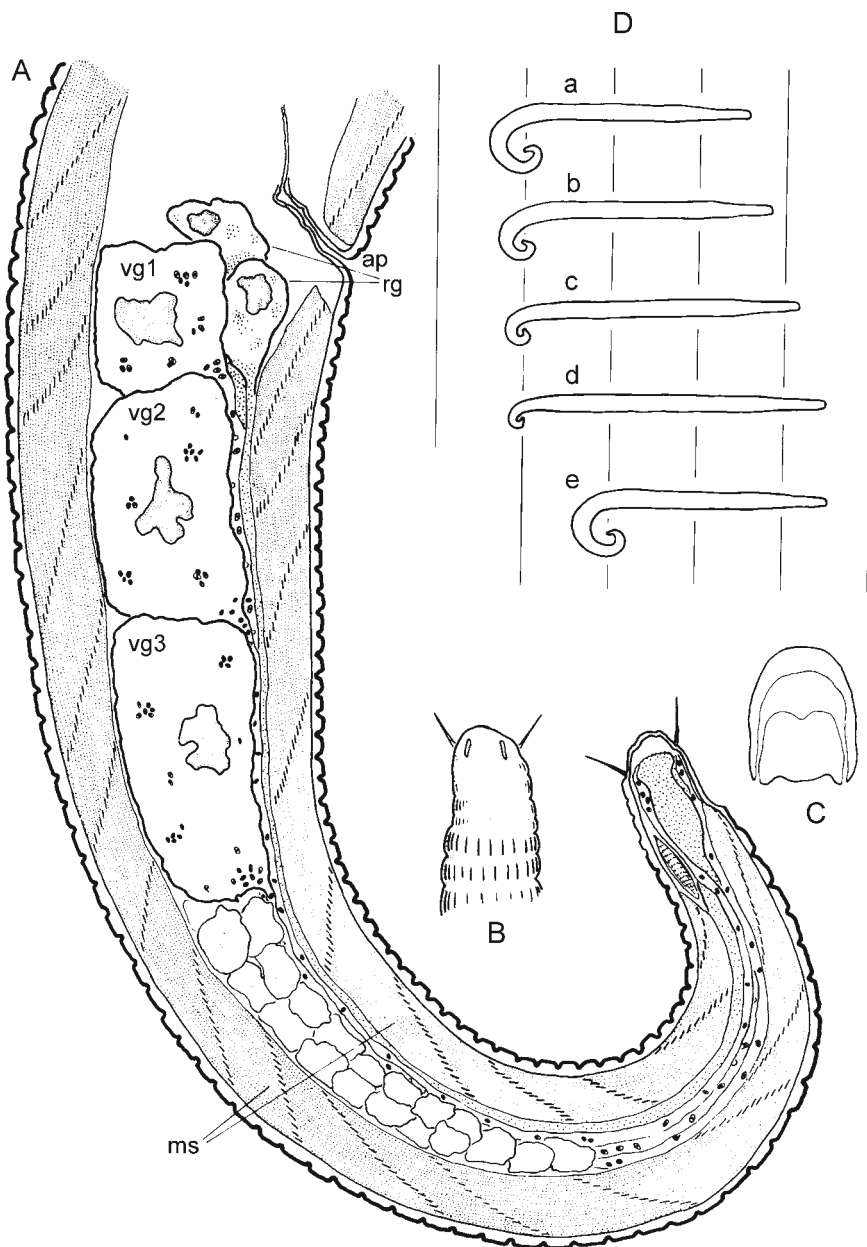
У многих морских нематод вдоль боковых полей тела располагаются гиподермальные железы. Обычно они организованы в два сублатеральных ряда, но могут находиться и по медианным сторонам тела. Это грушевидные клетки с ядром в широкой части, короткой шейкой и порой на поверхности кутикулы. Для некоторых нематод показана ассоциация гиподермальных желёз с биполярными нейронами (Inglis, 1963; Maggenti, 1964; Lippens, 1974b). У *Chromadorina germanica* гиподермальные железы отходят от круглых кутикулярных пор (Lippens, 1974b). В цитоплазме имеется обширный шероховатый эндоплазматический ретикулум — таким образом, в секрете должен быть протеиновый компонент; аппарат Гольджи не обнаружен, но его функционально замещает мультивезикулярный комплекс. Ближе к выводному каналу в цитоплазме формируются гранулы электронно-плотного материала с внутренней фактурой из параллельных, тесно прилегающих друг к другу трубочек. Секретция мерокринная: гранулы выходят в канал при разрушении клеточной стенки и разрыве вакуолей. Железа связана с одним биполярным нейроном, который на одном конце соединяется коротким аксоном с другим нейроном в латеральной хорде, а на другом конце дендритом выходит в общий канал с железой. На конце дендрита два базальных тела и две сенсорные реснички (аксонема в виде восьми периферических дублетов и двух центральных синглетов микротрубочек). К аксону примыкает одна или две небольшие электронно-плотные глиальные клетки (илл. 1.7).

Более специализированными железистыми образованиями являются ренетта (она же вентральная или шейная железа) и хвостовые железы. Однако по тонкому строению хвостовые железы могут быть аналогичны гиподермальным (Lippens, 1974a).

Ренетта — крупная клетка, состоящая из расширенного грушевидного тела с ядром (перикариона), удлинённой шейки с внутренним каналом и небольшого переднего расширения — ампулы с внутренним клапаном и наружной порой (илл. 1.26, 1.27 С–Е). У некоторых видов (*Paranticoma*, *Synonema*) пора помещается на кончике конического или щетинковидного выступа. Интересно, что подобный выступ с апикальной порой наблюдается у личинки *Pontonema vulgare* по выходе из яйца, но затем



**Илл. 1.27.** Детали организации морских нематод. **A:** продольная мускулатура тела *Elzalia* sp. (Xyalidae). **B:** матка с шаровидными сперматозоидами и вульварная железа *Paramonhystera* sp. (Xyalidae). **C:** тело ренетты и псевдоцеломоцит *Ptycholaimellus* sp. (Chromadoridae). **D:** ренетта *Gamtaneta* sp. (Selachinematidae). **E:** ренетта *Sabatieria* sp. (Comesomatidae). **g.c** — содержимое кишки; **int** — средняя кишка; **l.m** — продольные миоциты стенки тела; **phar** — пищевод; **ps.c** — псевдоцеломоцит; **ren.amp** — ампула ренетты; **ren.b** — тело ренетты; **sp** — сперматозоиды; **vag** — вагина; **v.g** — вульварная железа. Южно-Китайское море, Вьетнам, Нячанг (ориг).



**Илл. 1.28.** Схема хвостового прикрепительного аппарата и прыгательных движений *Theristus caudasaliens* (Xyalidae). **A:** строение железистого аппарата хвоста **B:** кончик хвоста с левой стороны с двумя порами. **C:** поперечный срез кончика хвоста с двумя порами желез. **D:** стадии прыгательного движения. **ap** — анальное отверстие; **ms** — мышцы; **rg** — железа, выпускающая растворяющий секрет; **vg1**, **vg2**, **vg3** — железы, выпускающие прикрепительный секрет (из: Adams, Tyler, 1980).

быстро исчезает — это интерпретируется как свидетельство гомологии ренетты гиподермальным железам, ассоциированным с соматическими щетинками (Малахов, 1986). Тело находится обычно позади кардия, с вентральной или боковой стороны от кишки, а пора на уровне фаринкса, на брюшной стороне (илл. 1.27 С–Е). Ренетта традиционно считается выделительным органом, однако её экскреторная функция не доказана (Chitwood, Chitwood, 1950; Bird, Bird, 1991). Тело и шейка ренетты заполнены секреторными гранулами, которые освобождаются наружу в области поры (илл. 1.27 Е). Эта секреция, очевидно, протеиновая (Narang, 1970). У *Geomonhystera disjuncta* в шейке и ампуле проходит внутриклеточный канал, по которому секрет транспортируется наружу через пору в губной области головы. Просвет канала регулируется поднятием внутриклеточного грибовидного клапана (илл. 1.26 В; Van de Velde, Coomans, 1987). У *Sphaerolaimus gracilis* ампула охвачена отростками ампульной и трёх опорных клеток; их ядра расположены на некотором расстоянии позади. Ампульная клетка, видимо, формирует клапан и регулирует выпуск секрета. Передние отростки ампульной клетки окружают ампулу сзади и спереди. В отростках синтезируются мелкие электронно-плотные везикулы, из которых, видимо, формируется материал пробки, внеклеточной структуры (илл. 1.26 С; Turpeenniemi, Нуваринен, 1996).

Иногда строение ренетты отличается от типового. Например, у некоторых видов она состоит из двух и более железистых клеток (*Synonema*, *Sabatieria*, *Australonema*). У самцов *Sabatieria celtica* к ампуле вентромедианной ренетты слева и справа прикреплены протоки двух дополнительных одноклеточных желёз, гораздо большего размера и с более грубозернистым содержимым (илл. 1.26 D; Riemann, 1977с).

Ренетта также выделяет клейкий секрет, к которому могут прикрепляться частицы (наблюдения над *Gammarinema gammari* — Чесунов, Плетникова, 1986 и *Sphaerolaimus gracilis* — Turpeenniemi, Нуваринен, 1996). Вообще ренетта и по строению, и по гистохимическим характеристикам похожа на хвостовые железы (Lippens, 1974а). Предполагается, что именно ренетта выделяет субстанцию для склеивания частиц при образовании трубок у *Ptycholaimellus ponticus* (Nehring, 1993) и *Geomonhystera disjuncta* (Van de Velde, Coomans, 1987).

Хвостовые (каудальные) железы очень характерны для водных и в особенности для морских нематод. Их наиболее очевидная (но не единственная) функция — выделение клейкой субстанции для прикрепления к частицам грунта. У разных видов отмечалось от двух до пяти желёз, но чаще всего их три (илл. 1.28). Как и ренетта, хвостовые железы рассматриваются как производные гиподермальных желёз. Обычно, хвостовые железы — крупные грушевидные клетки со светлой цитоплазмой. Все вместе они занимают большую часть внутреннего пространства хвоста и открываются на его кончике. Чаще всего хвостовые железы имеют одно общее отверстие, снабжённое клапаном. Структуры, связанные с выводным отверстием и регулицией вывода секрета, обозначаются термином спиннерета. Кобб представил эвакуативный аппарат хвостовых желёз у неморской нематоды *Mononchulus* как игольчатый клапан, который управляется специальными мускулами и их антагонистом внутренним тургором (Cobb, 1918). Позже аналогичный клапан, регулирующий выход клейкого секрета описан Белогуровым и Листой (1977) у морских *Enoplus* sp. и *Pontonema papilliferum*, тоже на основе свето-микроскопических наблюдений.

Более точно, на основе электронно-микроскопических данных такой тип описан у *Chromadorina germanica* (Lippens, 1974a). У этого вида две самые передние клетки большие, с обширным шероховатым эндоплазматическим ретикулумом и гранулами секрета. Самая задняя клетка заметно меньше, с меньшим ядром, менее чётким ядрышком и менее обширной шероховатой эндоплазматической сетью. В шейке каждой клетки есть канал, куда вдаются ворсинковидные отростки цитоплазмы. Внутренние каналы желёз подходят к терминальной трубочке, от которой они отделены конической кутикулярной затычкой. К последней присоединён антеродорсальный мускул. За одну минуту нематода может прикрепляться и открепляться несколько раз (Lippens, 1974a). У *Theristus caudasaliensis*, нематоды со своеобразными резкими прыгающими движениями, эвакуативный аппарат устроен иначе (Adams, Tyler, 1980, трансмиссионная электронная микроскопия). В хвосте три крупные каудальные железы секретируют клейкий секрет и две малые каудальные железы выделяют иной секрет, видимо, действующий как растворитель клейкого секрета. Обе субстанции выходят из двух пор на кончике хвоста слева. Клапана спиннереты здесь нет. Нематода может быстро прикрепляться кончиком хвоста к песчинке и быстро открепляться, чередуя вывод того и другого секрета. По-видимому, существуют и другие механизмы регуляции выведения клейкого секрета, пока не изученные методами электронной микроскопии. У некоторых Monhysteridae, особенно у крупных *Cryonema*, *Gammarinema*, *Geomonhystera* и *Odontobius*, у кого это лучше видно, секрет выходит через внутреннюю кутикулярную воронку на кончике хвоста. Эта воронка может перегибаться в тонкой части (видимо, при сокращении специального косоугольного мускула) и таким образом закрывать канал выхода секрета (Tchesunov, Riemann, 1995). Наконец, у некоторых нематод три хвостовые железы открываются наружу тремя отдельными отверстиями, где общего клапана как будто нет (особенно чётко это видно у Diplopeltidae, Diplopeltoidea и Aegialolaimidae с коническими хвостами, но также отмечено у части Xyalidae). Такое состояние в принципе может трактоваться как наиболее примитивное; однако у *Aegialolaimus elegans* три отдельные поры каудальных желёз появляются только на взрослой стадии, тогда как у ювенильных особей одно общее эвакуативное отверстие (собственное наблюдение).

Помимо желёз и кишки, функция выделения обычно приписывается так называемым псевдоцеломоцитам или целомоцитам. Эти клетки не имеют выводных отверстий и, как считается, не выводят наружу, а изолируют экскреты на своей поверхности и во внутренних вакуолях (Bird, Bird, 1991). Обычно число этих клеток невелико, они достаточно крупные, а расположены между кишкой и стенкой тела передней части туловища. Число и расположение целомоцитов более или менее постоянно. Так, у видов семейств Cyartonematidae и Meyliidae два огромных целомоцита расположены один за другим сбоку от кишки позади кардия (илл. 2.20; Чесунов, 1989a; Tchesunov, 1994). Нередко целомоцит всего один и помещается с брюшной стороны сразу позади тела ренетты (илл. 1.27 С). В целомоцитах *Sphaerolaimus gracilis* (Sphaerolaimidae) обнаружены своеобразные органеллы, по строению похожие на пероксисомы, с активной фосфатазой и каталазой, а также большие вакуоли, видимо, происходящие от предыдущих органелл. В вакуолях выявлена активная каталаза. Между клеточной мембраной и вакуолями многочисленные пиноцитозные

пузырьки (Turpeenniemi, 1993). Таким образом, целоциты — важные центры метаболизма в организме нематоды.

В учебниках зоологии обычно говорится об объёмистой полости тела (псевдоцеле) у нематод, которая выполняет важную функцию компонента опорно-двигательной системы. Однако псевдоцель характерен только для крупных паразитических видов и, по-видимому, является вторичным образованием в эволюции круглых червей. У свободноживущих, в частности, у морских нематод, наименее специализированных или даже наиболее примитивных представителей типа никаких свободных полостей нет. Тесные щелевидные пространства между туловищной мускулатурой и хордами, кишкой и половыми органами заполнены более или менее плотным внеклеточным матриксом, часто в виде тонкой зернисто-волокнистой субстанции, которая переходит в базальные мембраны кишечника и гиподермы (Ehlers, 1994). В связи с отсутствием у мелких нематод больших внутренних полостей, функцию создания внутреннего тургора берут на себя вакуоли в гиподермальных хордах, по крайней мере, у Monhysteridae (Van de Velde, Coomans, 1989b).

## Репродуктивные органы

Как это типично для круглых червей, морские нематоды в норме бисексуальны, с равным соотношением полов. Правда, нередко наблюдается преобладание самок в популяциях, а некоторые виды, по-видимому, способны к партеногенезу (Норе, 1974). Так, *Chromadorina epidemos* в природе представлена обоими полами, но в культуре самцы пропадают, а самки продолжают размножаться в течение нескольких поколений; похожая ситуация наблюдалась у *Viscosia macramphida* (Hopper, Meyers, 1966a).

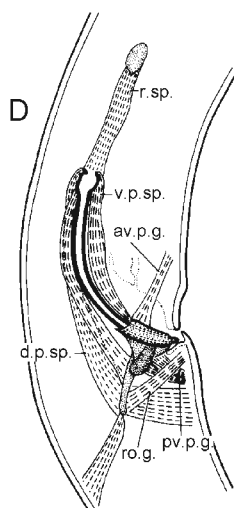
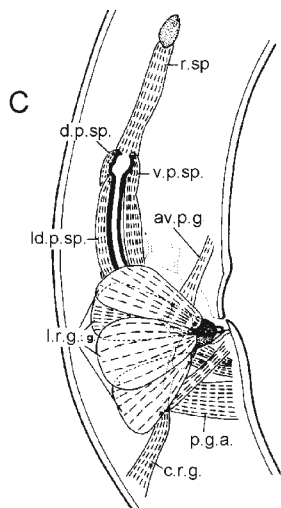
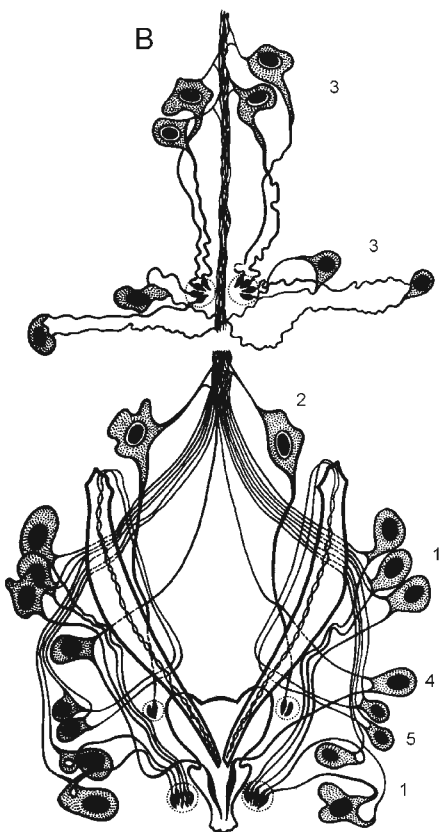
Самцы отличаются от самок не только строением половых органов, но и обычно меньшими размерам, а также загнутым на брюшную сторону хвостом. Кроме того, у самцов часто относительно более крупный амфид — ведь он несёт дополнительную нагрузку при поиске самки для спаривания.

### Самцы

У самцов два или один семенник, которые продолжают в длинную трубку, открывающуюся в заднюю кишку с образованием клоаки.

### Семенники

Если семенники парные (диорхное состояние), чаще всего один направлен герминативной зоной вперёд, а другой, более короткий, отогнут назад (илл. 1.29 А). Реже оба семенника, длинный и короткий, направлены вперёд (например, у некоторых *Anticoma*, *Diplopetloides* и *Camacolaimidae*). Если семенник один (монорхное состояние), он обычно прямой, гораздо реже загнутый (последнее у *Lauratonema*, *Manunema* и некоторых *Leptolaimus*). Число и положение семенников может быть стабильным внутри крупных таксонов и потому может иметь диагностическое значение. Например, у всех видов отряда Desmodorida или семейства Chromadoridae



**Илл. 1.29.** Детали мужской половой системы. **A:** схема организации мужских гонад *Enoplus anisospiculus* на фоне кишки (из: Yushin, Malakhov, 1998). **B:** иннервация копулятивных органов самца *Pontonema vulgare*. **1** — нейроны, иннервирующие первую группу папилл; **2** — нейроны, иннервирующие вторую группу папилл; **3** — нейроны, иннервирующие третью группу папилл; **4** — нейроны, иннервирующие рулѣк; **5** — нейроны, иннервирующие спикулы (из: Малахов, 1986). **C, D:** копулятивный аппарат и его мускулатура у *Diplolaimella dievengatensis* (Monhysteridae). **av.p.g.** — антеровентральный протрактор рулька; **c.r.g.** — каудальный ретрактор рулька; **d.p.sp.** — дорсальный протрактор спикулы; **l.r.g.** — латеральный ретрактор рулька; **ld.p.sp.** — латеродорсальный протрактор спикулы; **p.g.a.** — протрактор апофиза рулька; **pv.p.g.** — постеровентральный протрактор рулька; **r.sp.** — ретрактор спикулы; **ro.g.** — ротатор рулька; **v.p.sp.** — вентральный протрактор спикулы (из: Jacobs et al., 1990).

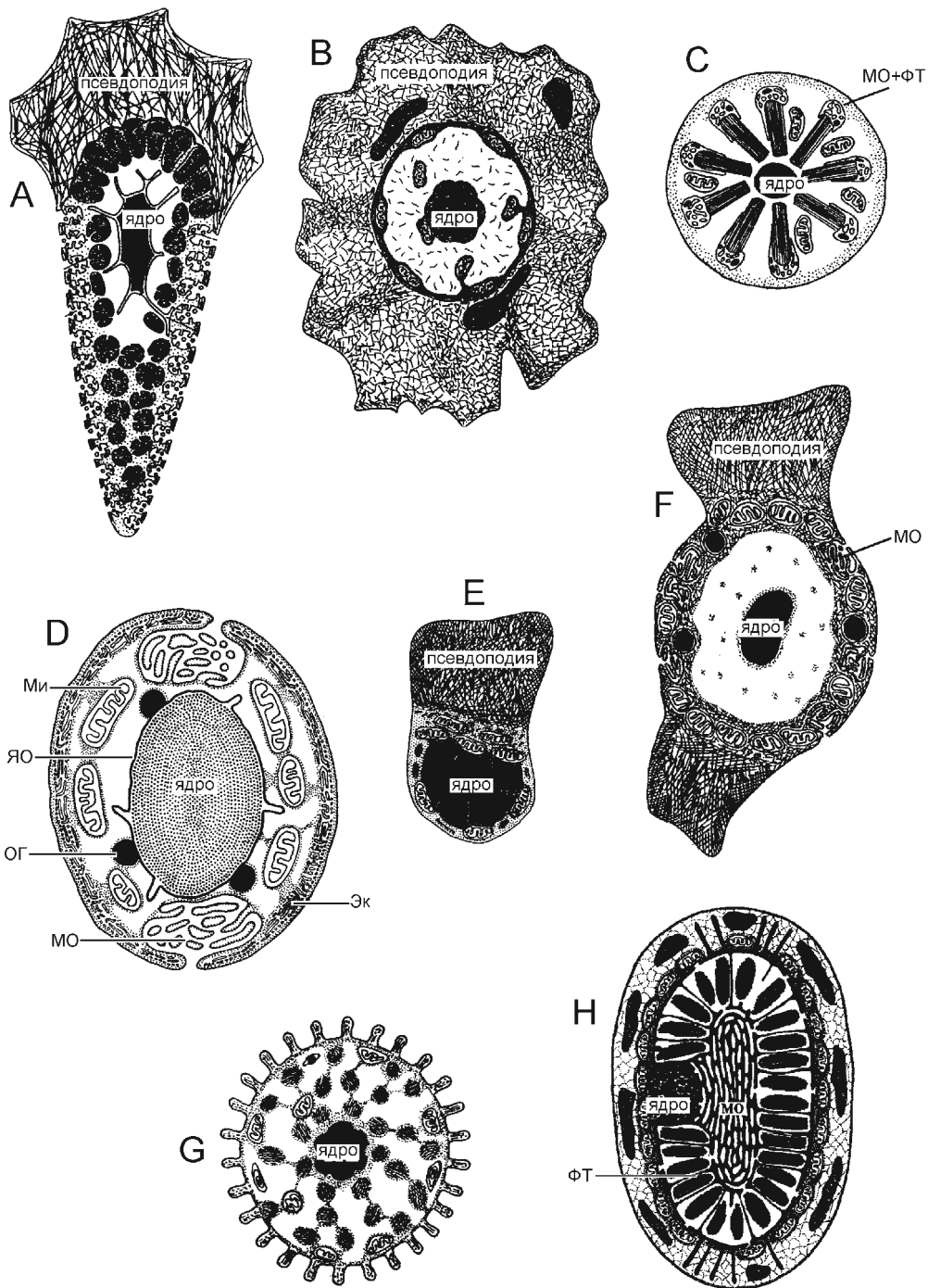
есть единственный передний семенник, у видов Monhysteridae единственный передний семенник почти всегда размещается справа от кишки.

Стенка мужской половой трубки образована однослойным эпителием, тонким в семеннике и кубическим, даже столбчатым в проксимальных отделах трубки. Семенник заполнен формирующимися мужскими гаметами на последовательных стадиях развития. В терминальной части семенника располагаются митотически делящиеся сперматогонии, далее растущие сперматоциты, сперматиды (образующиеся в результате мейотического деления) и незрелые сперматозоиды. При копуляции в половые пути самки попадают именно незрелые спермии, которые перед оплодотворением яйцеклетки должны провести некоторое время в семяприёмнике или матке, чтобы достичь зрелого состояния.

### Сперматозоиды

Мужские гаметы нематод никогда не имеют ни жгутиков, ни ресничек. Кроме того, у сперматозоидов нематод нет акросомного комплекса и аксонемы, хотя иногда есть парные центриоли с уменьшенным набором микротрубочек  $9 \times 1$ . Движение сперматозоидов обеспечивается цитоскелетом псевдоподий. При этом у переднего края псевдоподии идёт непрерывная полимеризация цитоскелетных протеинов, а в основании псевдоподии — деполимеризация образовавшихся фибрилл. Уникальная особенность сперматозоидов нематод состоит в том, что их амебоидная локомоция обеспечивается не актином, а специфическим цитоскелетным белком. В мужских гаметах большинства нематод ядерной оболочки нет, однако в сперматозоидах Enoptida она восстанавливается после мейоза и сохраняется до оплодотворения (Юшин и Малахов, 1999); у остальных нематод ядерный материал не окружён кариемембраной. Нередко сперматозоиды нематод, в частности, морских, содержат много цитоплазмы и относительно велики по размерам, поэтому их общее число у одного самца невелико. Митохондрии обычного строения и довольно многочисленные. В цитоплазме развиваются своеобразные структуры — мембранные органеллы и паракристаллические фиброзные тела. В зрелом активированном сперматозоиде мембранные органеллы входят в контакт с плазмалеммой и выделяют своё содержимое через образовавшиеся поры. Фиброзные тела в зрелом сперматозоиде исчезают,





Илл. 1.30.

**Илл. 1.30.** Мужские гаметы, графические реконструкции . **A:** *Enoplus demani*, Enoplidae. **B:** *Metachromadora itoi*, Desmodoridae. **C:** *Sphaerolaimus hirsutus*, Sphaerolaimidae. **D:** *Bathylaimus australis*, Tripyloididae. **E:** *Panduripharynx pacifica*, Chromadoridae. **F:** *Daptonema* sp., Xyalidae. **G:** *Halichoanolaimus sonorus*, Selachinematidae. **H:** *Sabatieria palmaris*, Comesomatidae. **Ми** — митохондрия; **МО** — мембранные органеллы; **ОГ** — осмиофильная гранула; **ФТ** — паракристаллические фиброзные тела; **Эк** — эктоплазма; **ЯО** — ядерная оболочка (А–С, Е–Н — из: Юшин, 2001. D — из: Юшин, Малахов, 1999).

а созданные в них цитоскелетные протеины переходят в цитоплазму псевдоподии (илл. 1.30).

Сперматозоиды морских нематод настолько разнообразны по форме, размерам и внутренней структуре, что их, наверное, можно использовать и для различения видов, и для диагностики высших таксонов (Riemann, 1983). Распределение ядерного материала может быть в виде чётких хромосом, диффузного хроматина или плотной массы хроматина. Сперматозоиды могут быть очень мелкими шаровидными, крупными лентовидными (*Latronema*), эллипсоидными (*Sabatieria*), амёбоидными. Роду *Acantholaimus* свойственны гигантские, сложно устроенные сперматозоиды, иногда со светопреломляющими структурами в виде «гвоздиков» (Gerlach et al., 1979). Ультраструктурные исследования, в общем, подтверждают приуроченность определённых черт сперматозоидов к большим таксонам нематод. Так, в сперматозоидах нескольких исследованных видов Enoplida (*Enoplus anisospiculus* из Enoplidae, *Anticomma possjetica* из Anticomidae, *Pontonema vulgare* из Oncholaimidae) сохраняется ядерная оболочка, что считается примитивной чертой (Юшин и Малахов, 1999). Кроме того, у Enoplida мембранные органеллы и фиброзные тела формируются независимо друг от друга и не образуют комплексы: мембранные органеллы образуются в сперматоцитах, а фиброзные тела — только в сперматидях или вообще не появляются. В сперматозоидах Chromadorida нет мембранных органелл, а фиброзные тела либо отсутствуют (*Paracanthonchus macrodon* из Cyatholaimidae, *Panduripharynx pacifica* и *Euchromadora robusta* из Chromadoridae), либо поздно образуются и лишены паракристаллической структуры (*Neochromadora poecilosoma* из Chromadoridae, три вида *Halichoanolaimus* из Selachinematidae). У *Metachromadora itoi*, единственного изученного вида отряда Desmodorida, похожие черты: мембранных органелл нет, а фиброзные тела образуются поздно, в сперматидях и обладают, подобно большинству других нематод, паракристаллической структурой. У Monhysterida (*Sphaerolaimus hirsutus* из Sphaerolaimidae, два вида *Daptonema* из Xyalidae) уже в сперматоцитах появляются комплексы мембранных органелл с фиброзными телами, которые позже, в незрелых сперматозоидах разделяются; общий ход процесса напоминает сперматогенез рабдитийных нематод. У *Sabatieria palmaris* (Araeolaimida, Comesomatidae) в сперматогенезе также образуются комплексы мембранных органелл с фиброзными телами, хотя сам процесс своеобразен (Yushin, Malakhov, 1998; Yushin, Coomans, 2000; Юшин, 2001; Yushin, 2003).

Сперматозоиды могут претерпевать морфологические изменения, иногда очень сильные, после их введения в половые пути самки. Например, у видов *Pomponema* сперматозоиды в семенниках самцов мелкие шаровидные, а в матках самок они

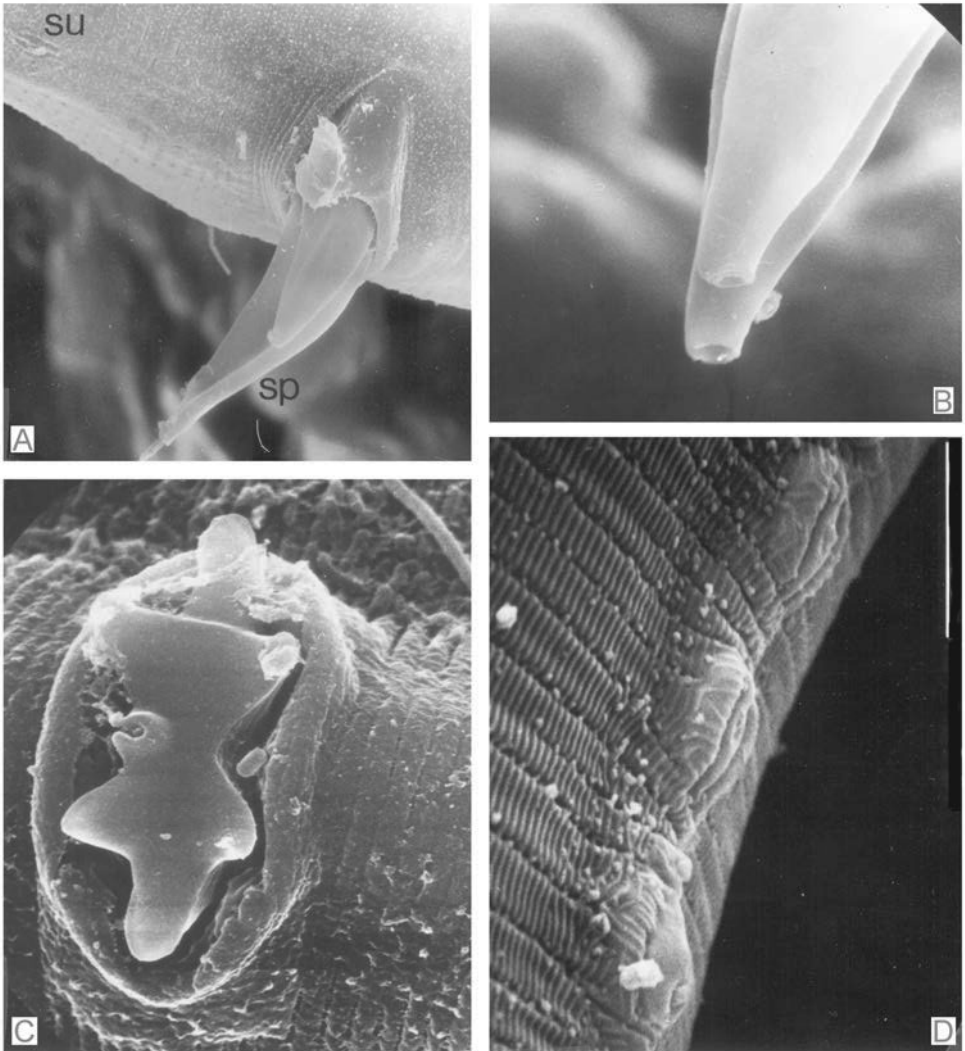
растут и превращаются в крупные спирально закрученные тела, которые потом раскручиваются и превращаются в длинные нити с тонкими, длинными отростками-филоподиями (Riemann, 1983). У *Paracanthonchus macrodon* (как и предыдущий род, из *Syatholaimidae*) незрелые сперматозоиды из семенников — округлые неполяризованные клетки с многочисленными радиальными филоподиями. Зрелые сперматозоиды из матки — амебоидные клетки с большой лопастной псевдоподией, на конце которой большая органелла, напоминающая гемидесмосому, для прикрепления к стенке матки (Yushin, Zograf, 2004). Разница в строении незрелых сперматозоидов у самцов и зрелых сперматозоидов у самок должна затруднять использование мужских гамет для разрешения вопросов конспецифичности и дискриминации близких видов. Наконец, у некоторых *Axonolaimidae* сперматозоиды оказываются разными в двух семенниках одного самца: в передней гонаде они длиной 10 мкм, яйцевидные с однородной зернистостью, тогда как в задней — гораздо мельче, около 3 мкм, с зернистым периферическим слоем и линзовидной сердцевинной (*Nicascolaimus punctatus*, Riemann, 1986).

### Эвакуативный и копулятивный аппарат

Семяпровод (*vas deferens*) может быть однородным по всей длине, а может быть подразделён на участки: сначала семенной пузырь (их часто два, по одному на семенник), далее железистый и мускульный отделы. Последний участок называется также эякулятивным или семяизвергательным каналом. Наиболее сильно выражена мышечная обкладка эякулятивного канала у видов отряда *Eopoplida* (Норе, 1974).

У некоторых морских нематод хорошо выражены эякулятивные железы. Это крупные клетки, их тела с ядрами (перикарионы) расположены слева и справа от семяизвергательного канала, а длинные шейки тянутся назад к клоаке, где, возможно, заканчиваются выводными порами. По-видимому, эякулятивные железы секретируют какой-то компонент к сперме.

Как все нематоды, морские виды обладают подвижными копулятивными спикулами, каждая из которых находится в спикульной сумке, дорсальном углублении стенки клоаки. Спикула — полая кутикулярная трубка, в которой различают проксимальную головку (*capitulum*), цилиндрический стержень (*calomus*) и латерально сплющенное вентральное лезвие или велюм (*lamina*) (илл. 1.29 С, D). Иногда правая и левая спикулы различаются по величине и форме, иногда очень резко, как, например у *Richtersia inaequalis*. Спикулы имеют собственные нервные окончания. При копуляции они удерживают в контакте вульву самки с мужским отверстием. Каждая спикула приводится в движение индивидуальными мускулами, которых обычно пять (Норе, 1974): латеро-дорсальный ретрактор, латеро-вентральный ретрактор, передний вентральный ретрактор, задний вентральный протрактор, дорсальный протрактор. С дистальными концами спикул ассоциирован ещё один кутикулярный орган — рулёк или губернакулум (*gubernaculum*), направительный орган в виде подвижного желоба, представляющий собой парное уплотнение и усложнение дорсокаудальной области спикульной сумки. В простейшем случае это всего лишь небольшая пластина. В более совершенном варианте рулёк состоит из желоба, вдоль которого скользит спикула, и дорсокаудального апофиза — выступа, к которому прикрепляются мускулы, поворачивающие рулёк и тем



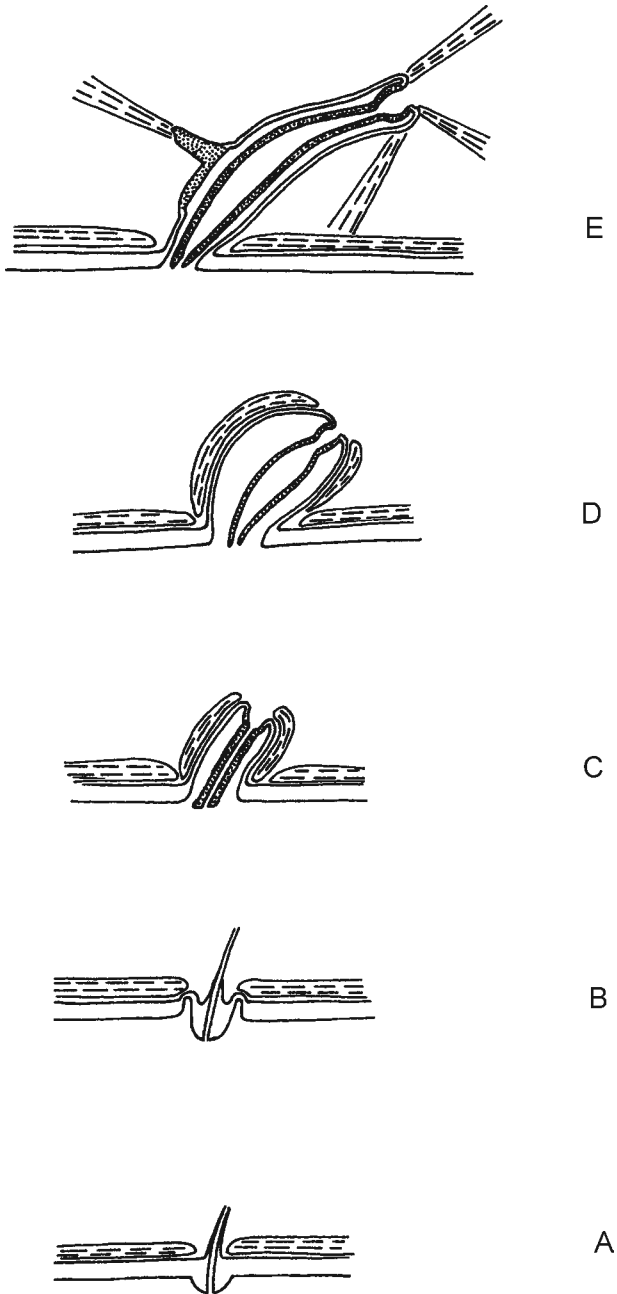
**Илл. 1.31.** Спикулы и супплекменты самцов разных видов, СЭМ. **А:** высунувшиеся спикулы, преклоакальная щетинка и самый задний супплекмент самца *Sabatieria pulchra* (Comesomatidae), Каспийское море. **sp** — спикулы; **su** — последний супплекмент. **В:** кончик спикул с терминальными порами *S. pulchra*. **С:** *Metachromadora vivipara* (Desmodoridae), супплекмент в виде втяжной лопастной присоски; на переднем крае супплекмента выемка с сенсиллой. **Д:** супплекменты *Haliplectus floridanus* (Haliplectidae), мангровая литораль г. Нячанг, Вьетнам; масштаб 2 мкм (ориг).

самым меняющие направление движения спикулы. Таких парных мускулов, самое большее, три: ретрактор, протрактор и седуктор. Далее, у самцов есть серия модифицированных преклоакальных соматических мышц, идущих от дорсального края латеральной хорды к субвентральному участку стенки тела. Сокращение этих мышц позволяет самцу закручивать хвост вокруг самки во время копуляции (илл. 1.29 С, D; Jacobs et al., 1990).

У немногих морских родов (*Anoplostoma*, *Oncholaimellus*, *Diplolaimelloides*, *Monhystrium*, *Tripylum*) самцы обладают бурсальными крыльями в районе клоаки — невысокими сублатеральными кутикулярными гребнями с несколькими сенсиллами на них. Очевидно, бурсальные крылья служат для удерживания самки при копуляции. Однако гораздо более характерны бурсальные крылья для рабдитид и производных групп — у большинства же морских нематод бурсальных крыльев нет, а есть медиовентральные или парные субвентральные супплементарные органы или просто супплементы. Эти образования выполняют функцию контактной рецепции, а также нередко, видимо, и фиксации. Супплементы довольно разнообразны по строению. В простом случае они выглядят как щетинки, папиллы или поры. Более сложные супплементы представляют собой кутикулярные трубки, связанные с железами и высовывающиеся наружу, кутикулярные чаши, альвеолы, выступающие диски, напоминающие присоски или какие-то другие конструкции (илл. 1.31).

Происхождение спикул можно представить как обособление и дифференциацию парных вентролатеральных супплементов по бокам от клоакального отверстия. В разнообразии типов супплементов довольно часто встречаются втяжные органы, способные убираться в специальные ямковидные кутикулярные влагалища. Такие супплементы могут иметь вид присосок с вогнутой дистальной поверхностью и пальцевидными выростами по краям (илл. 1.31 С; Чесунов, Краснова, 1985). Далее, в качестве производного типа можно рассматривать трубчатые супплементы, распространённые во многих группах (в частности, у плектоидных нематод). Эти супплементы имеют вид кутикулярной трубки с торчащим из альвеолы наружу дистальным кончиком, также напоминающим пальчатую присоску с поровой сенсиллой (илл. 2.18 В). Правда, способность к выдвигению у трубчатых супплементов весьма ограничена. Какими бы сложными они не были, супплементы, видимо, лишены собственной мускулатуры, а их втягивание и выпячивание должны определяться изменением натяжения кутикулы при изгибании тела (Чесунов, Краснова, 1985). Если вентральная сторона становится вогнутой, супплемент выдвигается, как бы выжимаясь из своего влагалища давлением окружающей кутикулы — таким образом, становится возможным прикрепление самца, когда он задней частью тела (супплементарным рядом) закручивается вокруг самки перпендикулярно её телу. Если вентральная сторона становится выпуклой, туловищная кутикула растягивается, и супплемент возвращается во влагалище.

Эволюционный путь образования спикул можно представить следующим образом (илл. 1.32). При увеличении размера трубчатого супплементы и соответствующем увеличении его альвеолы миоциты, подстилающие супплементарный участок, втягиваются внутрь в качестве компонента инвагинирующего участка стенки тела. Тонкие кутикулярные стенки альвеолы превращаются в ещё более тонкие мембранные



**Илл. 1.32.** Гипотетические стадии в последовательности образования и трансформации спикул в эволюции нематод. **А:** папилла. **В:** подвижная папилла. **С:** втяжная трубчатая папилла («супплемент»). **Д:** спикула, выдвигаемая гидравлически, при сокращении мышечной капсулы. **Е:** спикула, приводимая в движение протракторами и ретракторами (ориг).

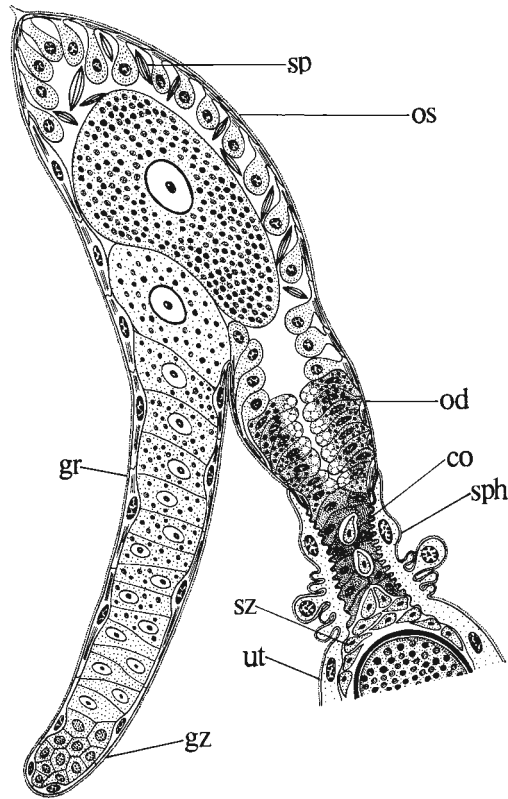
стенки образующейся спикульной сумки. Трубочатый супплемент превращается в полую сквозную спикулу. При этом его сенсорно-фиксаторная функция сохраняется, но модифицируется. Мышечная обкладка спикульной сумки на этой фазе ещё существует как таковая (илл. 1.32 D) — при её сокращении спикула выдавливается гидравлически. Иллюстрацию этого этапа можно видеть в нескольких пресноводно-почвенных эноплийных семействах, непосредственно не родственными друг другу — Onchulidae, Tripylidae, Diphtherophoridae (Riemann, 1977b). Риман первым предположил примитивность такого типа копулятивного аппарата. В дальнейшем мышечная обкладка спикульной сумки преобразовалась в характерную для большинства нематод систему олигомеризованных и индивидуализированных протракторов, ретракторов и операторов руляка, что описано выше на примере *Diplolaimella dievengatensis* (илл. 1.29 C, D).

## Самки

Основная часть женской репродуктивной системы, как и мужской — эпителиальная трубка с последовательно созревающими половыми клетками; на одном конце трубки герминативная зона, на другом вульва с некоторыми сопутствующими органами.

### Оогенез

Яичники у свободноживущих морских нематод всегда телогонические, то есть оогонии делятся только в короткой герминативной зоне на дистальном конце яичника (илл. 1.33). Это мелкие недифференцированные клетки с относительно большим ядром и ободком прозрачной цитоплазмы. Далее, оогонии последовательно превращаются в ооциты, которые располагаются в один ряд в виде серии плоских дисковидных клеток, постепенно увеличивающихся в размере в зоне роста гонады. На стадии превителлогенеза прозрачные ооциты начинают расти, в основном за счёт цитоплазмы, которая содержит много рибосом и митохондрий, а также пучки микрофиламентов, диктиосомы и цистерны шероховатой эндоплазматической сети. Ооциты по мере созревания увеличиваются в объёме, а их цитоплазма становится грубозернистой — начинается стадия вителлогенеза (образования желтка). На этой стадии в цитоплазме накапливаются желточные гранулы и липидные капли, а на поверхности ооцита развиваются микроворсинки, которые контактируют с эпителием стенки яичника. Зрелые ооциты поочередно проталкиваются в яйцевод, далее оплодотворяются в отделе, называемом семяприёмник, и потом уже в матке приобретают оболочку. Мейоз женского ядра происходит после проникновения сперматозоида. Оплодотворённая яйцеклетка (зигота) с двумя ещё не слившимися пронуклеусами покрывается оболочкой, в которой различают четыре слоя: маточный, желточный, хитиновый и липидный (снаружи внутрь). Маточный слой формируется секретцией эпителия матки, а три внутренних слоя выделяются самой яйцеклеткой. Как и у других нематод (Bird, Bird, 1991), у морских видов (*Adoncholaimus fuscus*) хитин имеется именно в оболочке яйца, а не в кутикуле (Юшин, 2001)



**Илл. 1.33.** Схема продольного среза половой трубки *Enoplus demani* (Enoplidae). **co** — центральная клеточная сердцевина сфинктера; **gr** — зона роста яичника; **gz** — герминативная зона яичника; **od** — яйцевод; **os** — овариальный слепой мешок; **sp** — веретеновидное тело; **sph** — сфинктер; **sz** — сперматозоиды; **ut** — матка (из: Yushin, Malakhov, 1997).

### Число, положение и тип организации яичников

У самок две или одна половые трубки с гонадами. Если половых трубок две (дидельфное состояние), в месте их соединения в середине тела имеются общая вагина и вульва. Половые трубки и гонады ориентированы вдоль тела, одна направлена вперёд, другая назад от вагины, с боковой и брюшной стороны от кишки. Если гонада одна (монодельфное состояние), она либо передняя (продельфная, это чаще), либо задняя (опистодельфная, это реже). По-видимому, дидельфное состояние первичное, а монодельфное производное: генитальный примордий всегда парный как у дидельфных, так и у монодельфных видов; нередко при отсутствии одной из половых трубок от другой трубки сохраняется мешковидный рудимент, который может функционировать как сперматека. В одних группах (например, Monhysteroidea, Aponchiidae или Oxystomininae) монодельфность стала



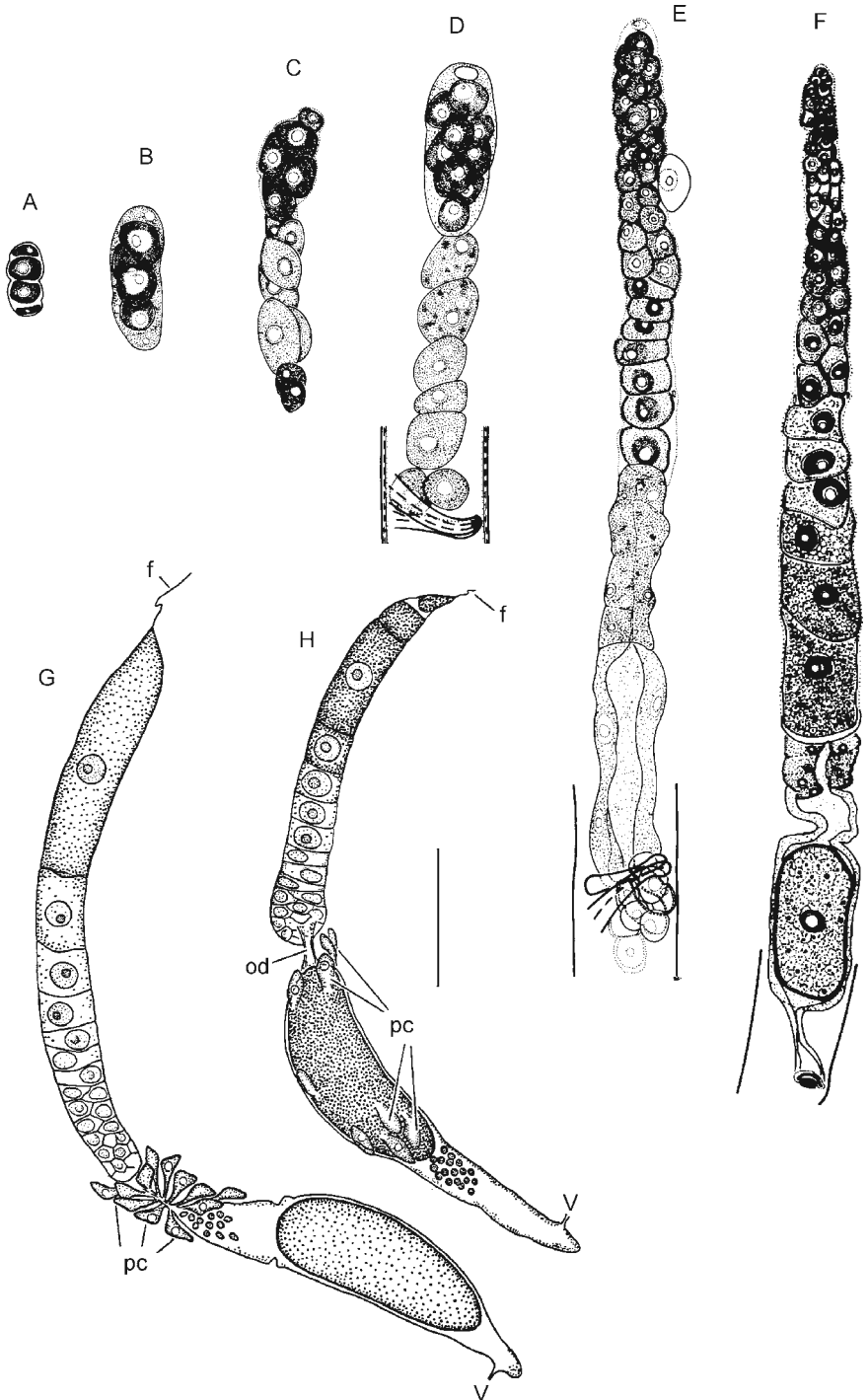
устойчивым фундаментальным признаком, с которым скоррелированы другие черты организации. В других группах (например, род *Terschellingia* в семействе Linhomoeidae) монодельфность встречается спорадически у отдельных немногих видов и не коррелирует с другими признаками; обычно такие виды даже не выделяют в самостоятельные роды.

Положение гонад относительно кишки у одних видов свободно варьирует, а у других может быть более или менее стабильно. Так, в отряде Enoplida обе половые трубки, передняя и задняя, обычно расположены по одну сторону от кишки, слева или справа. Во всех других отрядах, если половых трубки две, они чаще расположены по разные стороны от кишки. Из монодельфных групп, в семействе Monhysteridae половая трубка почти всегда справа, а у Xyalidae и Sphaerolaimidae — слева от кишки (Lorenzen, 1978e, 1981).

В разных семействах морских нематод яичник может быть либо прямой, либо загнутый антидромный (илл. 1.34). В первом случае вся половая трубка, включая яичник, короткий яйцевод, семяприёмник и матку, расположена по одной прямой, а ооциты продвигаются постоянно одним полюсом вперёд (илл. 1.34 F). Антидромный яичник конструктивно сложнее, и менее понятен с функциональной точки зрения. В этом типе яичник повёрнут герминативным концом к вульве. Соответственно, по мере созревания ооциты двигаются в гонаде прочь от вульвы. Однако яйцевод присоединён не к концу гонады, а сбоку, где-то в области её середины. Поэтому самый зрелый ооцит, чтобы проникнуть в яйцевод, двигается назад, уже другим полюсом, оттесняя менее зрелые ооциты (илл. 1.34 G–H; Lorenzen, 1978c). У исследованного в этом отношении *Enoplus demani* оболочка яичника в герминативной зоне выполнена чисто эпителиальными клетками, а в остальной части половой трубки оболочка образована эпителиально-мышечными и железисто-мышечными клетками (Yushin, Malakhov, 1997). Возможно, ооцит проталкивается по половой трубке именно за счёт сокращения миоэпителиальных стенок (илл. 1.33). Есть ещё и третий тип женских гонад — загнутый гомодромный. Его можно представить просто как прямой яичник, согнутый один или несколько раз; относительно мелкие яйца продвигаются по гомодромному яичнику, не меняя своей полярности. Этот тип имеется практически только у рабдитидных нематод, преимущественно паразитов, и приспособлен для выпуска большого числа мелких яиц.

Типу яичника придаётся фундаментальное значение в системе нематод. При этом антидромный яичник чаще квалифицируется как плезиоморфный на основании того, что этот тип более широко распространён в разных отрядах и семействах и чаще сочетается с другими плезиоморфными чертами, изменчивым положением женских

**Илл. 1.34.** Два главных типа женской половой системы. **A–F:** прямой яичник *Dipolaimella dievengatensis* (Monhysteridae) в онтогенетическом развитии: **A:** генитальный примордий J1. **B:** то же у ранней J2. **C:** то же у поздней J2. **D:** то же у ранней J3. **E:** то же у J4. **F:** дефинитивная половая трубка у зрелой самки. **G–H:** антидромный яичник *Alaimella cincta* (Leptolaimidae) из глубоководья юго-восточной Атлантики. **f** — канатик (funiculus); **od** — яйцевод; **pc** — клетки на стебельках, возможно, с базальными мышечными отростками; **V** — вагина (**A–F** — из Jacobs et al., 1990. **G–H** — ориг.).



Илл. 1.34.

гонад относительно кишки и раздельными тремя кругами сенсилл головного конца (Lorenzen, 1981). Однако, из сравнительно-морфологических соображений, исходным типом скорее является просто организованный прямой яйчник, из которого можно вывести два остальных варианта путём выстраивания переходных вариантов и привлечения известных эволюционных тенденций (илл. 1.35). Гомодромный тип происходит при удлинении и простом перегибе прямой гонады, чем достигается увеличение числа яиц одновременно с уменьшением их размера. Антидромный тип мог сформироваться из двухколенного (с одним перегибом) варианта гомодромной трубки, видоизменившейся для выпуска малого числа относительно крупных яиц. Возможно, это как-то связано с эволюционной миниатюризацией размеров в интерстициальном биотопе. В дальнейшем место прикрепления яйцевода смещается из терминальной позиции в сторону герминативного конца обращённой гонады, к уровню менее зрелых ооцитов.

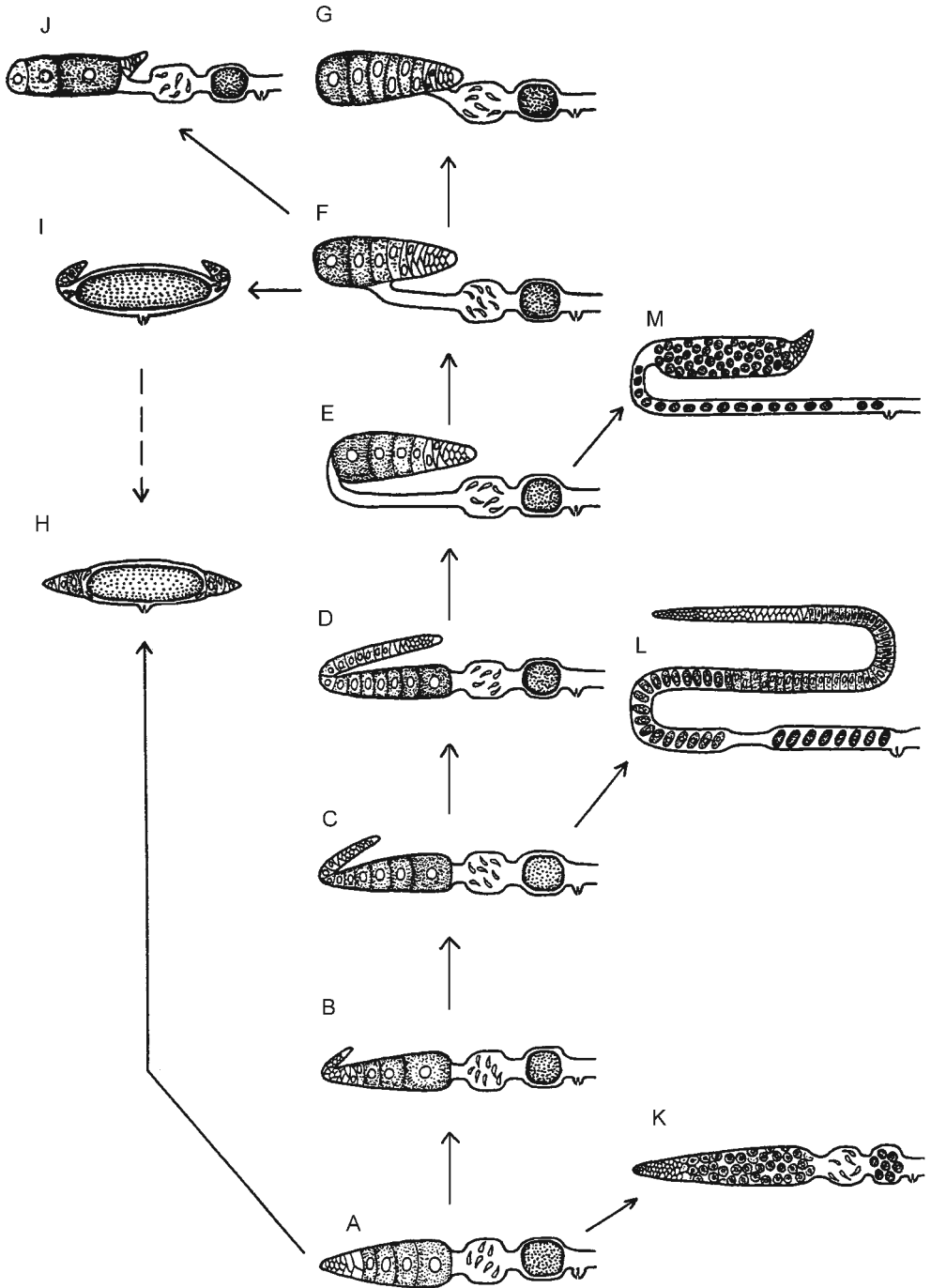
Перед входом в матку яйцо оплодотворяется в семяприёмнике, который может иметь вид более или менее модифицированного участка половой трубки (транзитный семяприёмник). У некоторых видов сперматозоиды хранятся в слепом мешковидном выросте женской половой трубки (сперматека). Правда, семяприёмник далеко не всегда выражен как морфологически обособленный отдел. Сперматозоиды могут попадаться и в других частях половой трубки: в яйцеводе или матке. Между семяприёмником и маткой может быть сужение с кольцевым сфинктером.

Вагина — короткий канал, выстланный изнутри кутикулой и ведущий из места соединения маток (или из матки) в вульву. Вагина снабжена закрывающей кольцевой мускулатурой и радиально расходящимися мускулами-раскрывателями (диляторами).

Вульва — поперечная щель (у *Desmoscolecida* продольная) на брюшной стороне тела. У дидельфных видов вульва обычно расположена сразу позади середины тела. Если половая трубка одна, её длина увеличена, поэтому вульва у опистодельфных видов заметно сдвинута вперёд, у прodelьфных — назад. Экстремальный сдвиг женского полового отверстия назад наблюдается у *Lauratonematidae*: у *Lauratonemoides* вульва находится непосредственно перед анусом, а у *Lauratonema* половая трубка открывается прямо в проктодеум, который таким образом становится клоакой (илл. 2.10 В; Чесунов, 1984). Спереди и сзади от вульвы несколько пар зернистых вульварных желёз, которые, считается, вырабатывают видоспецифичные феромоны у девственных самок. После оплодотворения вульварные железы прекращают секрецию и становятся плохо заметными.

---

**Илл. 1.35.** Гипотеза морфологических трансформаций женских половых трубок в эволюции: **А:** прямая. **В:** прямая с загнутым кончиком (перегнута герминативная зона). **С–D:** перегиб в области созревания ооцитов. **Е:** полный поворот гонады. **F:** смещение дистального конца яйцевода из терминального в субтерминальное положение, в зону созревания ооцитов. **G:** смещение дистального конца яйцевода в герминативную зону. **Н:** короткая прямая гонада с относительно большим яйцом. **И:** короткая загнутая гонада с относительно большим яйцом. **Ж:** циартонематидная гонада. **К:** прямая гонада, производящая большое число мелких яиц. **Л:** гомодромная гонада. **М:** загнутая гонада, производящая большое число мелких яиц (ориг.).



Илл. 1.35.

## Травмы, заживление и регенерация

Как известно, у нематод, по крайней мере, на взрослой стадии, практически не происходит деления соматических клеток (Bird, Bird, 1991). С этим связана неспособность нематод к регенерации утраченных частей тела и заживлению ран. Однако реально какое-то исцеление повреждений всё же возможно (например, Allgjn, 1939a, 1955; Hendelberg, 1977). Я несколько раз находил особей *Siphonolaimus roervikensis* с недостающей задней частью тела. На месте травмы была бесформенная культя, однако, с намеченным или даже функционирующим эрзац-анусом. Бонгерс (Bongers, 1983b) наблюдал исключительный случай заживления раны у *Leptosomatum bacillatum* (Enoplida, Leptosomatidae). У только что вылупившейся ювенильной особи было утрачено примерно 60% задней части тела; при этом раны кишечника и стенки тела были совершенно закрыты. У этого же вида нередко наблюдались особи с разлагающейся задней частью тела — при этом передняя часть еще активно двигалась.

Специальные опыты по регенерации тканей эноплиды *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) проведены Коротковой и Агафоновой (1976). Если у живой нематоды разрушить участок средней кишки, без разрыва стенки тела, в кишечном эпителии начинаются митозы, и кишка восстанавливается примерно через шесть дней после повреждения.

## Глава 2. Классификация и таксономическое разнообразие морских нематод

Ныне большинство зоологов принимают для нематод ранг типа, называемого то *Nemata*, то *Nematoda*. Трудно решить, какое именование предпочтительно. Первым возвысил нематод до типа Натан Кобб (Cobb, 1919); он же предложил название *Nemata* взамен *Nematoda* (Chitwood, 1957, 1958). Последнее название представляет собой модификацию слова *Nematodes*, впервые использованного Бурмейстером (Burmeister 1837, цит. по De Ley, Blaxter, 2002) для обозначения нематод как семейства. В свою очередь, *Nematodes* происходит от *Nematoidea*, названия, введённого Рудольфи для одного из пяти отрядов созданного им же класса *Helmintha* (Rudolphi 1808, цит. по Maggenti, 1963). С другой стороны, имя *Nematoda* использовалось в практике зоологической номенклатуры очень долго. Кобб (Cobb, 1919) же на самом деле предложил название *Nemates*, которое лишь позже было заменено Читвудом (Chitwood, 1958) на *Nemata*. Международный Кодекс Зоологической Номенклатуры не регулирует названия ранга выше группы семейства. Решения о валидности названия на низших рангах опираются на принцип хронологического приоритета и специфичности для ранга. Если переносить два эти правила на высшие таксоны, первое будет поддерживать *Nematoda*, а второе — *Nemata*. Здесь мы используем *Nematoda* как несколько более часто употребляемое.

Разделение *Nematoda* на крупные подчинённые таксоны на морфологическом основании традиционно сталкивается с большими трудностями. Дело в том, что морфология нематод, в общем, стандартна и однообразна, несмотря на богатство варьирующих деталей, выражающееся в очень высоком видовом разнообразии. Виды, относимые к разным подклассам или подклассам, зачастую выглядят весьма похоже, что вызывает бесконечные дискуссии о систематическом положении отдельных семейств. Крупные подразделения типа *Nematoda*, классы и подклассы не имеют такого характерного и безошибочно определяемого морфологического облика, как, например классы в типах *Mollusca*, *Echinodermata*, *Chordata* или *Plathelminthes*. Вместе с тем, разделение типа *Nematoda* на классы совершенно необходимо, не только из желания филогенетической системы, но из чисто информационных соображений, для упорядочения таксономического разнообразия.

На протяжении долгого времени практиковалось дихотомическая система нематод из двух подклассов или затем классов, *Adenophorea* и *Secernentea*, первоначально обоснованная Читвудами под синонимичными названиями *Aphasmidia* и *Phasmidia* (Chitwood, 1937; Chitwood, Chitwood, 1950). *Adenophorea* характеризовались в основном признаками свободноживущих форм: головными сенсиллами в виде щетинок, крупными сложными амфидами в боковом положении, рассеянными туловищными папиллами или щетинками, мешковидной или колбовидной одноклеточной ренеттой, наличием хвостовых желёз и медиовентральных супплементов у самцов. У *Secernentea* противоположные признаки: головные сенсиллы в виде папилл или пор в губной области; туловищные сенсиллы в виде двух или трёх пар латеральных

дейридов в пищеводной области и фазмидов на хвосте; экскреторная система в виде разветвлённых каналов; у самцов нет медиовентральных супплементов, но вместо них часто есть латероventральные бурсальные крылья. Надо сказать, что с таксономической точки зрения эти группировки очень плохо диагностируются: почти для всех признаков существуют исключения и обратные состояния. Группа Adenophorea включает все отряды морских нематод, а также Dorylaimida, Mononchida (свободноживущие пресноводные и почвенные формы) и несколько специализированных паразитических отрядов: Mermithida, Muspiceida, Dioctophymatida, Trichinellida. В Secernentea входят почвенные и зоопаразитические Rhabditida, почвенные, фито- и энтомопаразитические Tylenchida, зоопаразитические Strongylida, Oxyurida, Ascariidida, Spirurida. По мере накопления знаний и морфологии и биологии нематод деление на Adenophorea и Secernentea подвергалось всё большей критике: дело в том, что если Secernentea имеет признаки естественного или даже монофилетического таксона, то Adenophorea оказалась явно искусственной группировкой. Ныне дихотомия Adenophorea-Secernentea отвергается большинством нематологов (исключение: Lorenzen, 1981). Однако названия «аденофореи» и «сецерненты», хотя и не имеющие формального статуса, по-прежнему удобны для обозначения групп нематод — подобно тому, как в зоологии ещё используются потерявшие строгий таксономический и номенклатурный смысл слова «жгутиконосцы», «черви», «турбеллярии».

Следующий этап развития системы нематод — разделение аденофорей на две группы равного ранга с сецернентами. Андраши собрал морфологические основания для системы из трёх подклассов, Penetrantia (=Enoplia), Torquentia (=Chromadoria) и Secernentia (=Secernentea) (Andrássy, 1976). Малахов, Рыжиков и Сонин (1982) приняли трихотомическую систему нематод, дополнительно поддержав её эмбриологическими данными, но приняв типифицированные (т.е. основанные на родовых) названия подклассов, предложенные ранее Пирсом и Читвудами: Enoplia, Chromadoria и Rhabditia (Enoplia + Chromadoria = Adenophorea, Rhabditia = Secernentea). Поскольку хромадории и рабдитии по локализации детерминанта энтодермы у двубластомерного зародыша и положению отверстий пищеводных желез у взрослых хромадории и рабдитии ближе друг к другу, чем по отдельности к эноплиям, Дроздовский (1981, 1989) разделил нематод не на три, а на два подкласса, Enoplia и Chromadoria (второй подкласс в новом объёме включает и сецерненто-рабдитий). Адамсон (Adamson, 1987) предложил почти идентичную по содержанию дихотомическую систему, где, правда, главные подразделения в ранге классов, а их названия Enoplea и Rhabditea.

Начиная с начала 1980-х гг., таксономия морских нематод существенно изменилась благодаря двум факторам: 1) восприятию кладистической идеологии и методологии, и 2) освоению молекулярной техники определения родства. Последовательно кладистические методы впервые применены в классификации морских нематод З.Лоренцем (Lorenzen, 1981). Хотя в системе Лоренцена не все таксоны получились строго монофилетическими, он чётко объяснил свои аргументы для каждого решения относительно родственных отношений и каждого шага в построении кладограмм. В нематологии Лоренцен ввёл новый высокий стандарт доказательств

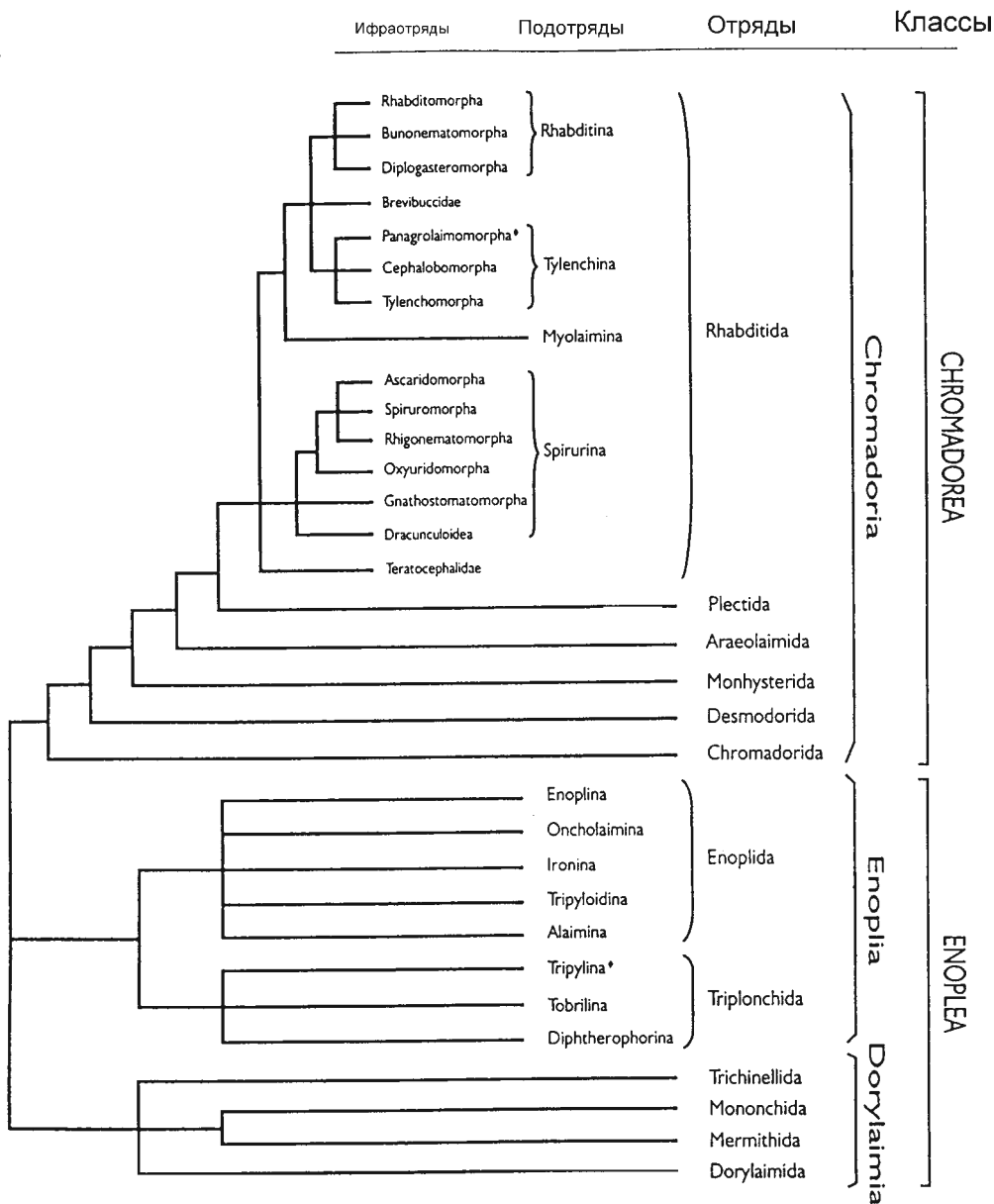
в реконструкции филогенетических отношений. Кроме того, Лоренцен обогатил таксономию несколькими новыми признаками (субкутикулярные проприорецепторы метанемы, положение гонад относительно кишки и т.д.), которые ныне стали обязательными во всех описаниях. Работа Лоренцена и вызвала некоторую критику (Inglis, 1983), и стимулировала дальнейшее развитие филогенетической систематики нематод (Adamson, 1987). Однако морфологическая база для филогенетики нематод весьма ограничена, частью из-за простоты морфологических структур, частью из-за обычных у нематод гомопластически сходных признаков. Новый импульс придала филогенетике нематод молекулярная биология. Использование полимеразной цепной реакции дало возможность секвенировать участки генома и сравнивать их по последовательностям нуклеотидов у широкого круга видов. Постоянно растущая база молекулярных данных даёт возможность тестировать предыдущие гипотезы, основанные на морфологических признаках. Это хорошо продемонстрировано в основополагающих работах, сделанных разными коллективами учёных (Blaxter et al., 1998; Aleshin et al., 1998), где, в частности, констатируется, что традиционный подкласс Adenophorea полифилетический и потому класс нематод должен разделяться на подклассы Enoplea и Chromadoreae вместо старой дихотомии в виде Adenophorea и Secernentea. Эта идея первоначально выдвинута на основании эмбриологических и морфологических данных российскими авторами Дроздовским (1981) и Малаховым (1986).

Анализ нуклеотидных последовательностей уверенно поддержал обе главные гипотезы, основанные на морфологии, и об искусственности (парафилии) Adenophorea, и о происхождении всех паразитических линий нематод от свободноживущих предков. Следствием этого оказалось то, что многие группы аденофорей были сохранены или повышены в таксономическом ранге, тогда как общепризнанные отряды сецерментных паразитов, наоборот, были понижены в таксономическом ранге до инфраотрядов одного большого отряда Rhabditida.

Последнее важнейшее достижение молекулярной филогенетики нематод — разделение Nematoda на три главные ветви, эноплий, дорилаимий и хромадорий (Blaxter et al., 1998). Отношения между ветвями не вполне ясны, однако, по некоторым данным, эноплии и дорилаимии вместе образуют сестринскую группу по отношению к близко отходящим от них хромадориям. Эти ветви формализованы в виде двух классов Enoplea и Chromadoreae, где Enoplea состоит из двух подклассов Enoptia и Dorylaimia (De Ley, Blaxter, 2002). Классы и подклассы довольно трудно охарактеризовать морфологическими признаками. Каждый из этих трёх больших таксонов содержит свободноживущие виды и, в большем или меньшем количестве, их паразитических родственников. Морские нематоды распределены по ветвям эноплий и хромадорий.

Нижеприведённый порядок таксонов морских свободноживущих нематод основан на синкретической системе Де Лея и Блэкстера (De Ley, Blaxter, 2002), построенной как по молекулярным (в основном, объём и отношения высших таксонов, от классов до инфраотрядов), так и морфологическим признакам (в основном, семейства). Здесь учтены и концепции более новых морфологических систем (Lorenzen, 1981; Inglis, 1983; Малахов, 1986), и новые важные результаты молекулярной филогенетики (Blaxter et al.,





**Илл. 2.1.** Кладограмма филогенетических отношений в типе Nematoda, построенная на основании анализа нуклеотидных последовательностей малой субъединицы рибосомы (рРНК) (кроме Panagrolaimomorpha и Tripylina, выделенных по другим критериям) (из: De Ley, Blaxter, 2002, с изменениями).

1998; Aleshin et al., 1998). Ниже эта система воспроизведена почти полностью, с некоторыми исправлениями и изменениями, в свою очередь, основанными на новейших данных (илл. 2.1). Для каждого из высших таксонов (начиная с ранга семейства) даётся некоторое морфологическое пояснение, которое отнюдь не является строгим непротиворечивым диагнозом. Кроме того, для каждого семейства приводится список наиболее характерных родов, далеко не всегда исчерпывающе полный.

## Класс ENOPLEA Inglis 1983

Кутикула оптически гладкая, гораздо реже с простой кольчатостью. Амфид обычной прямой кармановидный, изредка какой-либо производной формы. Пищеводные железы всех трёх секторов пищевода открываются примерно на одном уровне, в передней части или в середине пищевода.

### Отряд Enoplida Filipjev 1929

Обычно оптически гладкая кутикула. II и III сенсиллы головного конца чаще всего объединены в один круг из десяти щетинок, где щетинки III короче, чем II. Амфид прямой, кармановидный, реже поровидный или щелевидный, или более сложной формы. Только в этом отряде известны метанемы. Три пищеводные железы открываются в области переднего конца пищевода. Сам пищевод обычно цилиндрический, постепенно расширяющийся к кардию. Яичники антидромные (за исключением одного рода *Cytolaimium*), оба расположены по одну сторону от кишки. Семенники чаще парные противоположные, реже единственный. Морские, очень немногие виды пресноводные или даже почвенные. В этом отряде довольно много крупных морских видов с длиной тела более 2 мм.

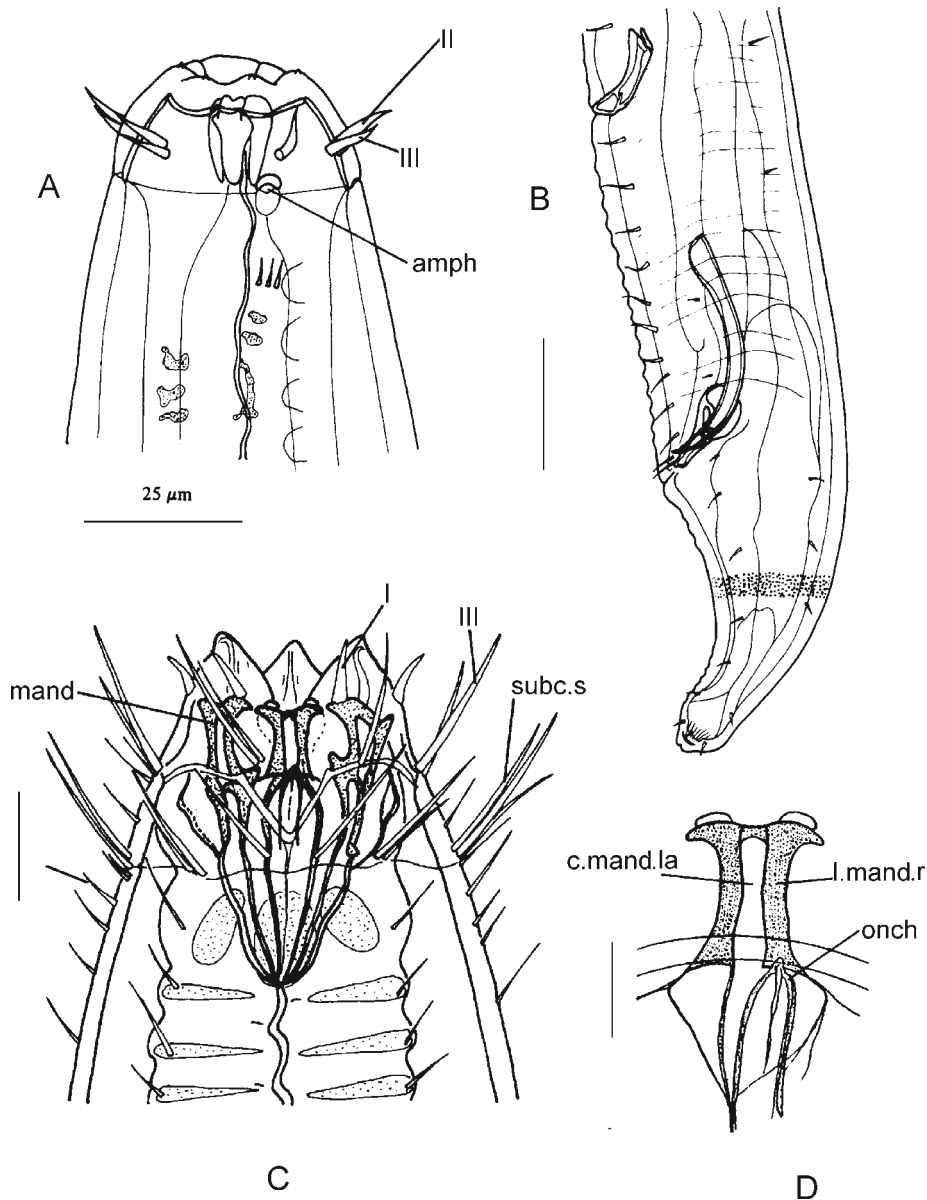
#### Семейство Enoplidae Dujardin 1845

##### (Илл. 2.2 А–В)

Три низкие губы, I сенсиллы папиллоидные. Ротовая полость вооружена тремя плотными мандибулами без онхов. В головном конце пищеводная ткань прирастает к внутренней поверхности туловищной кутикулы с образованием головной капсулы. Наружная поверхность фаринкса ровная. Кaudальные железы уложены в пределах хвоста. Трубчатый преанальный суппелмент. Крупные нематоды, до 10 мм и более.

Единственный род *Enoplus* Dujardin 1845. Этот род хорошо известен, например, по таким обычным в морях Северной Европы видам, как *Enoplus brevis* и *E. communis*. Первый вид обитает в осадке приливно-отливной зоны, второй в нитчатках, обрастаниях и заиленном грунте верхней сублиторали. Оба вида оказались объектами многочисленных работ по ультраструктуре, эмбриологии и экологии (например, Wieser, Kanwisher, 1960; Narang, 1970; Atkinson, 1975; Howell R., 1982; Воронов и др., 1989; Юшин и Малахов, 1989; Hellwig-Armonies et al., 1991; Voronov, Panchin, 1998; Yushin et al., 2002).

Долгое время *Enoplus* вместе с родами последующей группы торакастомосид составляли одно семейство Enoplidae s. l. Лоренцен (Lorenzen, 1981) отделил



**Илл. 2.2.** Семейства Enoplidae и Thoracostomopsidae. **A-B:** *Enoplus paralittoralis* Wieser 1953 (Enoplidae), литораль Великобритании. **A:** голова самца. **B:** задняя часть тела самца. **C-D:** *Epracanthion buetschlii* (Southern 1914) (Thoracostomopsidae), сублитораль Великобритании: **C:** голова самца. **D:** мандибула с онхом. **amph** — амфид; **c.mand.la** — центральная полость мандибулы; **l.mand.r** — боковой край мандибулы; **mand** — мандибула; **onch** — онх на мандибуле; **subc.s** — субцефалическая щетинка; **I** — внутренняя губная щетинка; **II** — внешняя губная щетинка; **III** — головная щетинка. Масштаб: A, C — 25 мкм; B — 50 мкм; D — 10 мкм (из: Platt, Warwick, 1983).

эноплуса в отдельное монотипическое семейство на основании, в частности, своеобразного типа метанем, наличия косых мышц, соединяющих фаринкс со стеной тела, различий в головной капсуле и других признаков, упомянутых выше и ниже.

### Семейство *Thoracostomopsidae* Filipjev 1927

#### (Илл. 2.2 С–D)

Три высокие губы, I сенсиллы в виде небольших щетинок. Амфид очень маленький, сразу позади латеральной щетинки, если вообще различим. У большинства родов в ротовой полости три мандибулы; мандибула спереди двурога, в середине каждой мандибулы имеется конический онх, направленный внутрь и вперёд; на каждом онхе выводное отверстие пищеводной железы. Имеется головная капсула в месте прирастания пищевода к туловищной кутикуле. Гиподермальные железы со сложно дифференцированными выводными протоками. Ренетта, видимо, отсутствует. Тела хвостовых желёз располагаются преанально.

Многие торакастомопсиды известны как хищники.

#### Подсемейства и роды:

*Thoracostomopsinae* Filipjev 1927. Единственный род *Thorastomopsis* Ditlevsen 1918, который резко отличается от других торакастомопсид уникальным образованием: в стоме длинное выдвигающее копьё с характерным перегибом в средней части. По данным Инглиса (Inglis, 1964) это копьё сложено из элементов (онхов) всех трёх секторов стомы, тогда как мандибулы редуцированы. Кроме того, у *Thoracostomopsis* хорошо развита головная капсула с лопастным задним краем, что напоминает аналогичное образование у *Thoracostoma* и близких родов *Leptosomatidae*.

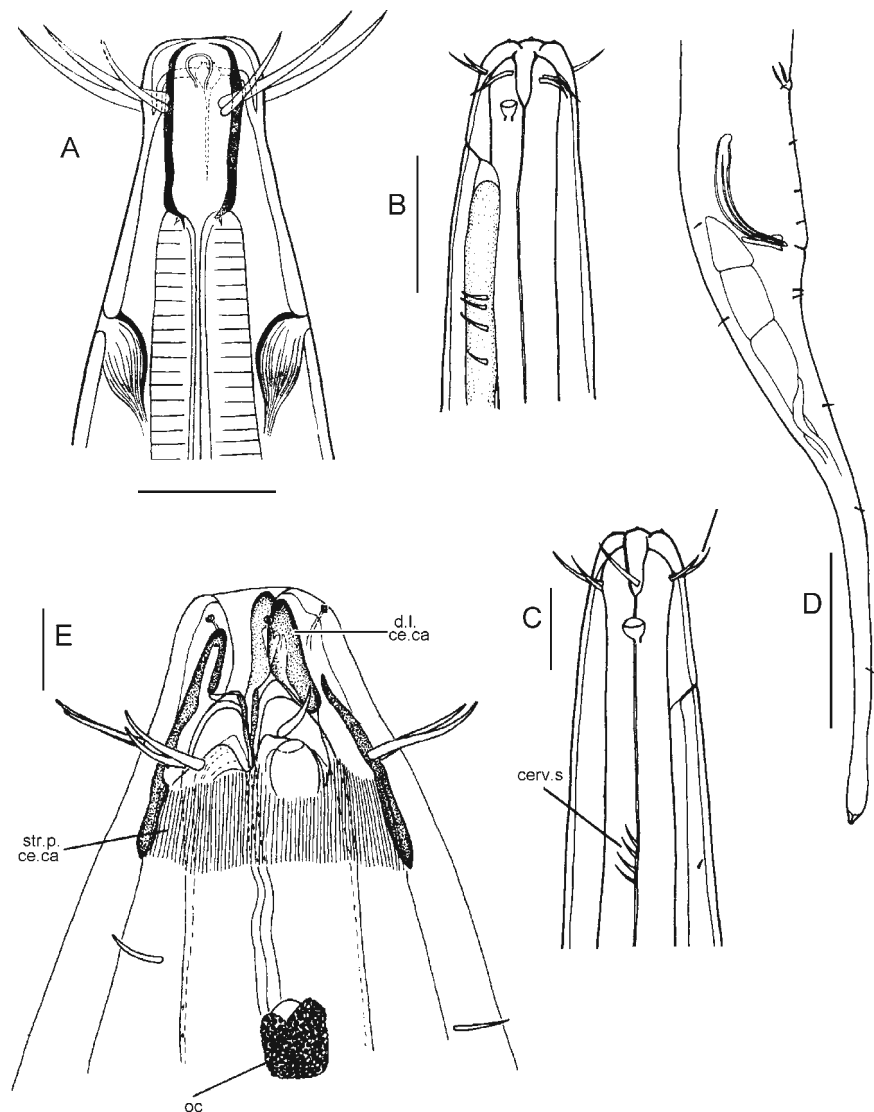
*Trileptiinae* Gerlach et Riemann 1974. Единственный род *Trileptium* Cobb 1933. Головные щетинки на уровне основания головной капсулы. В объёмистой стоме обычно три онха, которые немного высовываются из широкого рта. Мандибулы редуцированы.

*Enoplolaiminae* De Coninck 1965 включает роды *Africanthion* Inglis 1964, *Cryptenoplus* Riemann 1966, *Enoploides* Ssaweljev 1912, *Enoplolaimus* De Man 1893, *Epracanthion* Wieser 1953, *Fenestrolaimus* Filipjev 1927, *Filipjevina* Kreis 1928, *Hyptiolaimus* Cobb 1930, *Mesacanthion* Filipjev 1927, *Mesacanthoides* Wieser 1953, *Metenoploides* Wieser 1953, *Okranema* Greenslade et Nicholas 1991, *Oxyonchus* Filipjev 1927, *Paramesacanthion* Wieser 1953, *Parasaveljevina* Wieser 1953, *Paranoplus* Filipjev 1927, *Saveljevina* Filipjev 1927. В стоме три мандибулы с тремя онхами, они управляются специализированными фарингеальными мышцами. Дорсальный онх может быть меньше обоих субвентральных, которые всегда равны друг другу.

### Семейство *Anoplostomatidae* Gerlach et Riemann 1974

#### (Илл. 2.3. А)

Три губы с маленькими губными I папиллами. III щетинки не на одном уровне, а непосредственно под II щетинками. Амфид расположен на некотором расстоянии позади стомы. Обширная невооружённая ротовая полость со склеротизированными параллельными стенками, только в задней части окружённая пищеводной манжетой.



**Илл. 2.3.** Семейства Anoplostomatidae, Phanodermatidae и Anticomidae. **А:** *Anoplostoma cuticularia* Belogurov et Alekseev 1977 (Anoplostomatidae), голова самца, Японское море. **В–С:** *Anticoma acuminata* (Eberth 1863) (Anticomidae), Великобритания. **В:** голова самки. **С:** голова самца. **Д:** хвост самки. **Е:** *Phanoderma cocksi* Bastian 1865 (Phanodermatidae). **cerv.s** — упорядоченная шеренга цервикальных щетинок; **d.l.ce.ca** — дорсальная лопасть головной капсулы; **oc** — глазок; **str.p.ce.ca** — исчерченная часть головной капсулы. Масштаб: А, Е — 10 мкм; В, С — 20 мкм; D — 50 мкм (А — из: Белогуров, Алексеев, 1977. В–Е — из: Platt, Warwick, 1983).

Настоящей головной капсулы нет, но у *Anoplostoma* внутренней стороне (своде) утолщенной субапикальной кутикулы головы имеются три продольные склеротизированные структуры — мунименты (Белогуров и Алексеев, 1977). Отверстия фарингеальных желёз всех трёх секторов сразу позади стомы. Тела хвостовых желёз расположены преанально.

Два довольно непохожих друг на друга рода: *Anoplostoma* Buetschli 1874 и *Chaetonema* Filipjev 1927. У *Anoplostoma* амфид с овальной фовеей и небольшой апертурой, а также имеются бурсальные складки у самцов, редкая черта за пределами рабдитий. У *Chaetonema* резкий половой диморфизм в форме амфида: у самки он маленький, у самца длинный щелевидный. Белогуров и Алексеев (1977) обосновали выделение *Anoplostoma* из семейства Oncholaimidae в отдельное семейство. Согласно анализу первичных и вторичных структур рибосомной РНК, *Anoplostoma* филогенетически ближе к группе семейств Enoplidae+Thoracostomopsidae, чем к Oncholaimidae+Enchelidiidae (Pegova et al., 2004).

### **Семейство Phanodermatidae Filipjev 1927 (Илл. 2.3 Е)**

Имеется головная капсула, образованная в месте прирастания пищеводной ткани к туловищной кутикуле. Передний край головной капсулы может быть в виде трёх выступов. У некоторых видов характерная продольная исчерченность позади головной капсулы. Могут быть глазки с линзой. Контур фаринкса, по крайней мере, его задней половины, волнистый, в нём чередуются мышечные и плазматические участки («ячеистый пищевод»). Ротовая полость не развита. Отверстия фарингеальных желёз сразу позади стомы (Lorenzen, 1981). Ренетта целиком в фарингеальном районе. У самцов, кроме *Crenopharynx* и *Phanodermopsis*, имеется преанальный трубчатый супплемент. Хвостовые железы выдаются в преанальную область. Два подсемейства.

Phanodermatinae Filipjev 1927: единственный род *Phanoderma* Bastian 1865. В небольшой ротовой полости три неясных, направленных вперёд онха, дорсальный меньше двух субвентральных. Протоки пищеводных желёз не проходят через онхи (Lorenzen, 1981).

Crenopharynginae Platonova 1976: *Crenopharynx* Filipjev 1934, *Dayellus* Inglis 1964, *Klugea* Filipjev 1927, *Metaphanoderma* Platonova 1984, *Micoletzkyia* Ditlevsen 1926, *Paraphanoderma* Inglis 1971, *Phanodermella* Kreis 1928, *Phanodermopsis* Ditlevsen 1926. Ротовая полость маленькая, без выраженных зубовидных образований.

### **Семейство Anticomidae Filipjev 1918 (Илл. 2.3 В—D)**

Веретеновидное тело, сильно суженное к обоим концам. Ротовая полость небольшая, коническая, окружена фарингальной тканью. Головная капсула узкая. Стома окружена пищеводной манжетой, небольшая, узкая, чаще невооружённая, реже с тремя небольшими онхами. Все три пищеводные железы открываются сразу позади стомы. Наружная поверхность фаринкса ровная. Большая ренетта. Семенников два или один, яичников два. У самцов большинства видов один трубчатый супплемент

перед анальным отверстием. Хвост состоит из передней конической и задней тонкой цилиндрической частей. Хвостовые железы целиком помещаются в хвосте.

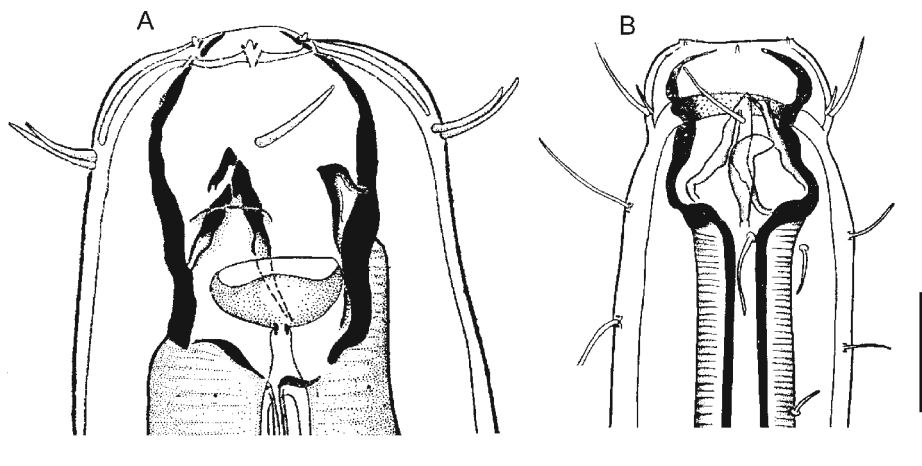
Роды: *Anticoma* Bastian 1865, *Anticomopsis* Micoletzky 1930, *Antopus* Cobb 1933, *Cephalanticoma* Platonova 1976, *Odotanticoma* Platonova 1976, *Paranticoma* Micoletzky 1930.

У *Paranticoma* оригинальная особенность: шейная пора на вершине шиповидного выступа. Аналогичное образование имеется у таксономически далёких *Synonema* (Aponchiidae) и *Porocoma* (Xennellidae). Интересно, что у эмбриона *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) также шейная пора сначала оказывается на вершине шипика или «щетки», позднее исчезающего. На этом, в частности, основано предположение о гомологии ренетты гиподермальным железам, связанным с соматическими щетинками (Малахов, 1986).

### Семейство Oncholaimidae Filipjev 1916

#### (Илл. 2.4 А)

Шесть губ. Ротовая полость очень большая, с параллельными склеротизированными рабдионами, свободная (кроме *Krampia*), вооружена одним-тремя неподвижными онхами, нередко неравными, у вершин которых выводные отверстия пищеводных желёз. Амфид на уровне стомы. У самцов чаще два семенника, реже один; у самок два яичника или один продольный; гонады обоих полов справа от кишки. У самок нескольких родов имеется сложная демановская система органов (подробнее ниже). Тела хвостовых желёз в преанальном положении.



**Илл. 2.4.** Семейства Oncholaimidae и Enchelidiidae. **А:** *Metaparoncholaimus japonicus* Belogurov, Belogurova et Pavluk 1980 (Oncholaimidae), самец. **В:** *Belbolla insula* Belogurov, Fadeeva et Belogurov 1983 (Enchelidiidae), самец. Масштаб: А — 15 мкм; В — 20 мкм (А–В — из: Белогуров и Белогурова, 1992, с изменениями).

Подсемейства и роды:

Pelagonematinae De Coninck 1965. Онхи в стоме очень маленькие или вообще отсутствуют. Роды *Anoncholaimus* Cobb 1920, *Bradybucca* Stekhoven 1946, *Curvolaimus* Wieser 1953, *Pelagonema* Cobb 1894, *Pelagonemella* Kreis 1932, *Phaenoncholaimus* Kreis 1934, *Pseudopelagonema* Kreis 1932, *Vasculonema* Kreis 1928.

Krampiinae De Coninck 1965. Стомат сравнительно узкая, с пищеводной манжетой. Онхи в стоме имеются или отсутствуют. Продельфные. *Krampia* Ditlevsen 1921.

Oncholaimellinae De Coninck 1965. Правый субвентральный онх крупнее остальных. *Cacolaimus* Kreis 1932, *Oncholaimelloides* Timm 1969, *Oncholaimellus* De Man 1890, *Oncholaimoides* Chitwood 1937.

Adoncholaiminae Gerlach et Riemann 1974. Или оба субвентральных онха больше дорсального, или правый субвентральный больше двух других. Всегда дидельфные. *Adoncholaimus* Filipjev 1918, *Kreisoncholaimus* Rachor 1969, *Metoncholaimoides* Wieser 1953, *Meyersia* Hopper 1967.

Oncholaiminae Filipjev 1946. Левый субвентральный онх почти всегда больше двух других. У самок часто единственный передний яичник. *Fotolaimus* Belogurov et Belogurova 1974, *Metaparoncholaimus* De Coninck et Stekhoven 1933, *Metoncholaimus* Filipjev 1918, *Oncholaimus* Dujardin 1845, *Prooncholaimus* Micoletzky 1924, *Pseudoncholaimus* Kreis 1932, *Wiesoncholaimus* Inglis 1966.

Pontonematinae Gerlach et Riemann 1974. Субвентральные онхи равны друг другу и больше дорсального. Самки всегда дидельфные. *Filoncholaimus* Filipjev 1927, *Pontonema* Leidy 1855.

Octonchinae De Coninck 1965. Субвентральных онхов много. Таксон установлен и известен пока по единственной неполовозрелой самке. *Octonchus* Clark 1961.

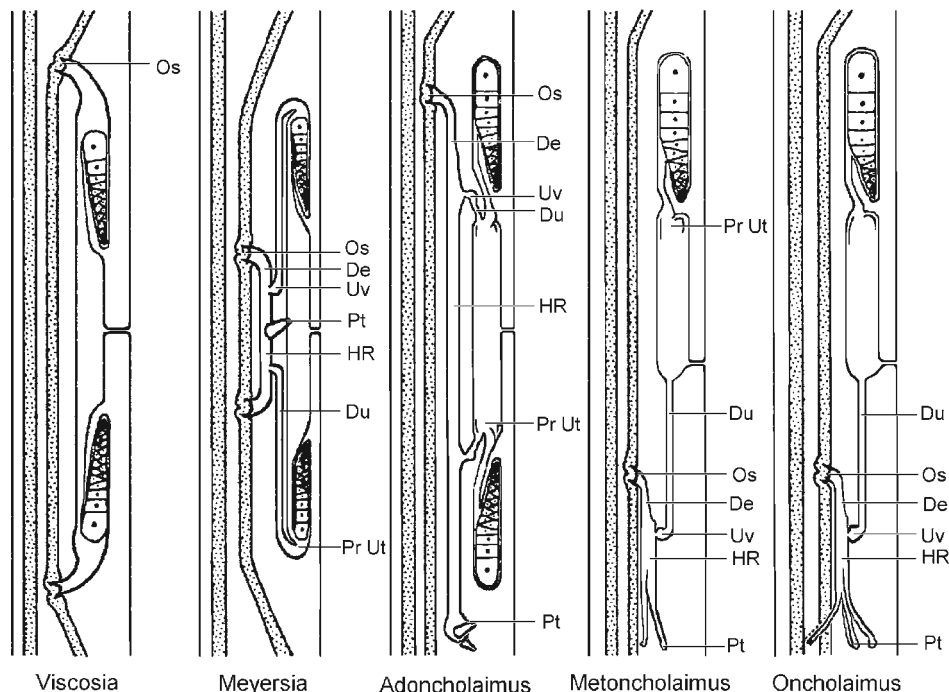
Яркая особенность онхалаймид — демановская система у самок. Это совокупность трубчатых и железистых образований, контактирующая с матками, кишечником и внешней средой (илл. 2.4). Назначение и происхождение демановской системы с самого её открытия представляли одну из труднейших морфологических загадок в морской нематологии. Удивительны как сам факт появления такого конструктивно сложного и громоздкого образования в очень простой и универсальной организации нематод, так и то, что оно свойственно только одному семейству (и то не всем его родам). Демановская система известна не у всех онхалаймид, а только в подсемействах Oncholaimellinae, Adoncholaiminae и Oncholaiminae, причём в разных родах она устроена по-разному (Rachor, 1969). Подробнее функционирование демановской системы изложено в главе 4.

## Семейство Enchelidiidae Filipjev 1918

### (Илл. 2.4 В)

Амфид или кармановидный или дорсально изогнутый. Стомат цилиндридная или бочёнковидная, со склеротизированными стенками, поделена поперечными кутикулярными кольцами, которые делят ротовую полость на два или более отделов. Самое переднее кольцо не сплошное, а состоит из зубчиков. В стоме три онха, один из субвентральных обычно длиннее двух других и у части родов может выдвигаться из ротового отверстия. У *Belbolla* и *Polygastrophora* задняя часть фаринкса в виде





**Илл. 2.5.** Демановская система органов в нескольких родах онхолоймид. **De** — кишечный канал; **Du** — маточный канал; **HR** — главный канал; **Os** — осмосиум; **Pr Ut** — предматочный отдел; **Pt** — наружные поры; **Uv** — уветта (из: Rachor, 1969).

серии мышечных бульбусов. Демановской системы органов у самок энхелидиид нет. У *Belbolla partim*, *Eurystomina*, *Ledovitia*, *Pareurystomina* и, возможно, *Megerystomina* (у этого рода пока известны только самки) самцы с двумя своеобразными и сложно устроенными медиовентральными супплементарными органами. Тела хвостовых желез в преанальной области.

У *Calyptronema*, *Symplocostoma*, *Polygastrophora partim* имеет место сильный половой диморфизм: у самцов ротовая полость отсутствует как таковая, фаринкс упрощён (редуцирован) и, очевидно, не функционирует. Видимо, взрослые самцы названных родов не питаются.

Роды: *Bathyeurystomina* Lambshead et Platt 1979, *Belbolla* Andrassy 1973, *Calyptronema* Marion 1870, *Ditlevsenella* Filipjev 1927, *Eurystomina* Filipjev 1921, *Ledovitia* Filipjev 1927, *Lyranema* Timm 1961, *Megeurystomina* Luc et De Coninck 1959, *Pareurystomina* Micoletzky 1930, *Polygastrophora* De Man 1922, *Symplocostoma* Bastian 1865, *Symplocostomella* Micoletzky 1930 и *Thoonchus* Cobb 1920.

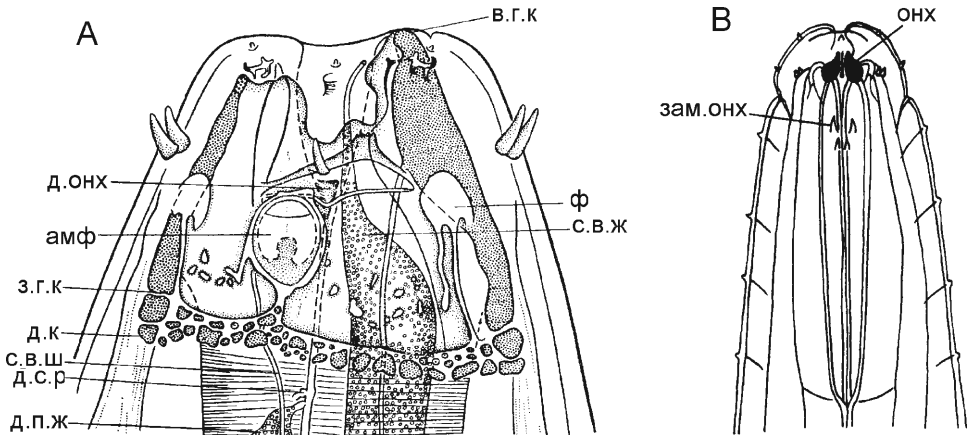
## Семейство Ironidae De Man 1876

(Илл. 2.6 В)

Ротовое отверстие окружено тремя невысокими губами. У многих родов все головные сенсиллы в виде папилл. Эзофастома в виде узкой кутикулярной трубки; в передней части эзофастомы три или четыре подвижных зуба. Если зубов три, один дорсальный и два субвентральный, все равны по величине. Если зубов четыре, дорсальный зуб расщеплён на два, и, кроме того, есть по одному более крупному субвентральному. Задняя часть стомы трубчатая. Отверстия фарингеальных желёз в задней части стомы, отверстие дорсальной железы позади субвентральных. У ювенильных стадий замещающие зубы перед линькой закладываются позади функционирующих. Выводная пора ренетты в губной области. Хвостовые железы у одних родов выдаются вперёд в кишечный отдел, у других помещаются в хвосте.

В этом семействе большинство родов морские, а один пресноводный (*Ironus*), который выделяется в отдельное подсемейство. Остальные роды морские, они собраны в подсемейство *Thalassironinae* Andrassy 1976: *Conilia* Gerlach 1956, *Dolicholaimus* De Man 1888, *Ironella* Cobb 1920, *Parironus* Micoletzky 1930, *Pheronus* Inglis 1966, *Syringolaimus* De Man 1888, *Thalassironus* De Man 1889, *Trissonchulus* Cobb 1920.

Движения ротового аппарата управляются системой мышц, включающей ретракторы, протракторы и зубные мускулы (van der Heiden, 1974). Ирониды довольно



**Илл. 2.6.** Семейства Leptosomatidae и Ironidae. **А:** *Thoracostoma coronatum* (Eberth 1863) (Leptosomatidae), голова самца. **амф** — амфид; **в.г.к** — вентральный выступ головной капсулы; **д.к** — диффузная капсула; **д.онх** — дорсальный онх; **д.п.ж** — дорсальная пищеводная железа; **д.с.р** — дорсальный сенсорный рецептор; **зам.онх** — замещающий онх; **з.г.к** — задний край головной капсулы; **с.в.ж** — субвентральная пищеводная железа; **с.в.ш** — субвентральный шов пищевода; **ф** — фенестра (выемка в головной капсуле) (из: Белогуров и Фадеева, 1985). **В:** *Trissonchulus obtusus* (Bresslau et Stekhoven 1935) (Ironidae), голова неполовозрелой личинки с замещающими зубами (из: Platt, Warwick, 1983).

долго считались родственной группой по отношению к пресноводно-почвенному отряду Dorylaimida s. l. В обеих группах эзофастома удлинена, а старые зубы или зуб замещаются в процессе линьки на уже сформированные новые, которые закладываются позади действующих и потом перемещаются вперёд. Однако Кооманс и ван дер Хейден (Coomans, van der Heiden, 1979), проанализировав организацию буккального аппарата у иронида и дорилаймида, пришли к выводу о конвергентном сходстве обеих групп. Три протрактора иронида, выдвигающие зубы вперёд, являются фарингеальными мышцами по происхождению, тогда как восемь протракторов дорилаймида размещены снаружи от фаринкса. Кроме того, у иронида фарингеальные железы открываются в эзофастома, а у дорилаймида — в просвет фаринкса позади нервного кольца; у иронида ренетта типичная для эноплида, одноклеточная, открывается порой в области головных сенсилл, тогда как у дорилаймида ренетта, если вообще известна (некоторые монохиды и лонгидориды) двуклеточная, открывается общей порой сразу позади нервного кольца.

### Семейство Leptosomatidae Filipjev 1916

#### (Илл. 2.6 А)

Ротовое отверстие треугольное, со слабо выраженными губами. Головные сенсиллы 6+10 часто очень короткие; у одних преобладают четыре III сенсиллы, у других все головные сенсиллы в виде папилл. У многих видов есть глазки и линзы. Головная капсула выражена в разной степени. Ротовая полость чаще узкая или неразвита, может иметь зубовидные структуры. Пищеводные железы открываются в стоме. Фаринкс всегда с ровной поверхностью. Ренетта есть далеко не у всех видов. Не бывает преанальных трубчатых суппLEMENTОВ, но имеются субвентральные и/или медиовентральные преанальные папиллы. Хвостовые железы протянуты в преанальную область. Посемейства и роды:

Barbonematinae Platonova 1976: *Barbonema* Filipjev 1927.

Platycominae Platonova 1976: *Pilosinema* Platonova 1976, *Platycoma* Cobb 1894, *Platycomopsis* Ditlevsen 1926, *Proplatycoma* Platonova 1976.

Leptosomatinae Filipjev 1918: *Leptosomatides* Filipjev 1918, *Leptosomatium* Bastian 1865, *Leptosomella* Filipjev 1927, *Paraleptosomatides* Mawson 1956, *Syringonomus* Hope et Murphy 1969, *Tubolaimella* Cobb 1933.

Synonchinae Platonova 1970: *Anivanema* Platonova 1976, *Corythostoma* Hope et Murphy 1972, *Eusynonchus* Platonova 1970, *Macronchus* Inglis 1964, *Paratuerkiana* Platonova 1970, *Sadkonavis* Platonova 1979, *Synonchoides* Wieser 1956, *Synonchus* Cobb 1894, *Triaulolaimus* Platonova 1979, *Tuerkiana* Platonova 1970.

Thoracostomatinae De Coninck 1965: *Deontostoma* Filipjev 1916, *Pseudocella* Filipjev 1927, *Tapia* Belogurov et Fadeeva 1985, *Thoracostoma* Marion 1870, *Triceratonema* Platonova 1976.

Cylicolaiminae Platonova 1970: *Cylicolaimus* De Man 1889, *Metacylicolaimus* Stekhoven 1946, *Paracylicolaimus* Platonova 1970.

Лептосоматиды — самые крупные морские нематоды. Их тела состоят из очень большого и непостоянного числа клеток, и достаточно сложно устроены. Длина лептосоматид варьирует от 2 до 50 мм. Самая большая из морских свободноживущих нематод — один из видов *Thoracostoma* в Антарктике. По размерной категории

многие лептосоматиды относятся уже не к мейо-, а скорее к макробентосу. Далеко не все виды живут в донном осадке. Многие, в том числе самые крупные виды обитают в ризоидах ламинарий, переплетении нитчатых водорослей, под камнями, в губках.

Интересные особенности в организации лептосоматид выявлены Бонгерсом (Bongers, 1983a, b): у *Leptosomatium*, как выяснилось, настоящая ренетта есть только у самок, тогда как самцы её лишены, но как бы в компенсацию обладают огромными амфидиальными железами. Самцы *Leptosomatium bacillatum* на взрослой стадии не питаются, тогда, как самки активно питаются и даже растут. Пока неизвестно, насколько всё это справедливо для остальных лептосоматид.

Платонова (1976), авторитетный специалист по этой группе, считала лептосоматид наименее специализированными и потому наиболее примитивными среди всех свободноживущих нематод.

### **Family Oxystominidae Chitwood 1935**

#### **(Илл. 2.7А)**

Тело очень длинное и тонкое, особенно тонкое спереди. Два головных круга щетинок 6+4 (II и III) разделены. Головная капсула не выражена, хотя пищевод, возможно, прирастает с туловищной кутикулой в головной области. Ротовая полость не развита. Поверхность пищевода в задней части волнистая. Яичника два или один задний. Хвостовые железы у одного рода целиком в хвосте (*Halalaimus*), у других выдаются вперёд.

Семейство разделяется на три подсемейства (Lorenzen, 1981).

Oxystomininae Chitwood 1935. У самок единственный задний яичник; вульва смещена вперёд. *Litinium* Cobb 1920, *Nemanema* Cobb 1920, *Oxystomina* Filipjev 1921, *Thalassolaimus* De Man 1893, *Wieseria* Gerlach 1956.

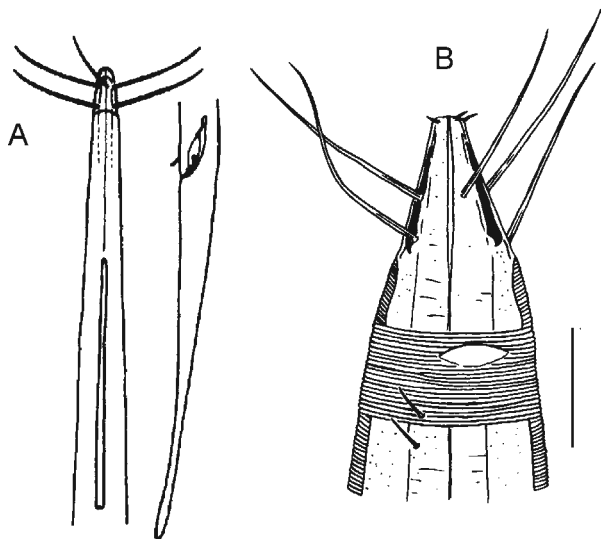
Halalaiminae De Coninck 1965. Апертура амфида в виде длинной продольной щели. Яичники парные. Единственный род *Halalaimus* De Man 1888.

Paroxystomininae De Coninck 1965. У самцов преанальные органы в виде двух субвентральных рядов. *Maldivia* Gerlach 1962, *Paroxystomina* Micoletzky 1924.

### **Семейство Xennellidae De Coninck 1965**

#### **(Илл. 2.7 В)**

Маленькое семейство, включающее всего несколько видов, которые все очень редки. Тело удлинённое, заострённое на обоих концах, с радужным металлическим блеском. Кутикула с тонкой чёткой кольчатостью и продольными рёбрами. Головной конец остро-конический, его кутикула уплотнённая и гладкая, в виде головной капсулы, которая, однако, не срастается с тканью фаринкса. Головные сенсиллы 6+6+4 из трёх отдельных кругов коротких (I) и длинных (II, III) щетинок. Амфид кармановидный, по очертаниям в виде широкого овала. Ротовая полость не выражена. Пищевод расширяется к заднему концу (по Lorenzen, 1981, это железистое расширение). Экскреторная пора у *Porocoma* на вершине щетинковидного выступа. У *Xennella* самцы с одним передним семенником, самки с одним задним яичником. У *Porocoma* два задних яичника. Хвостовые железы целиком в хвосте.



**Илл. 2.7.** Семейства Oxystominidae и Xennellidae. **А:** *Halalaimus capitulatus* Boucher 1977 (Oxystominidae). **В:** *Xennella metallica* (Tchesunov 1984) (Xennellidae), голова самки. Масштаб: А — 10 мкм (А — из: Platt, Warwick, 1983. В — из: Чесунов, 1988).

Возможно близкое филогенетическое родство с Oxystominidae.

Роды: *Porocoma* Cobb 1920, *Xennella* Cobb 1920.

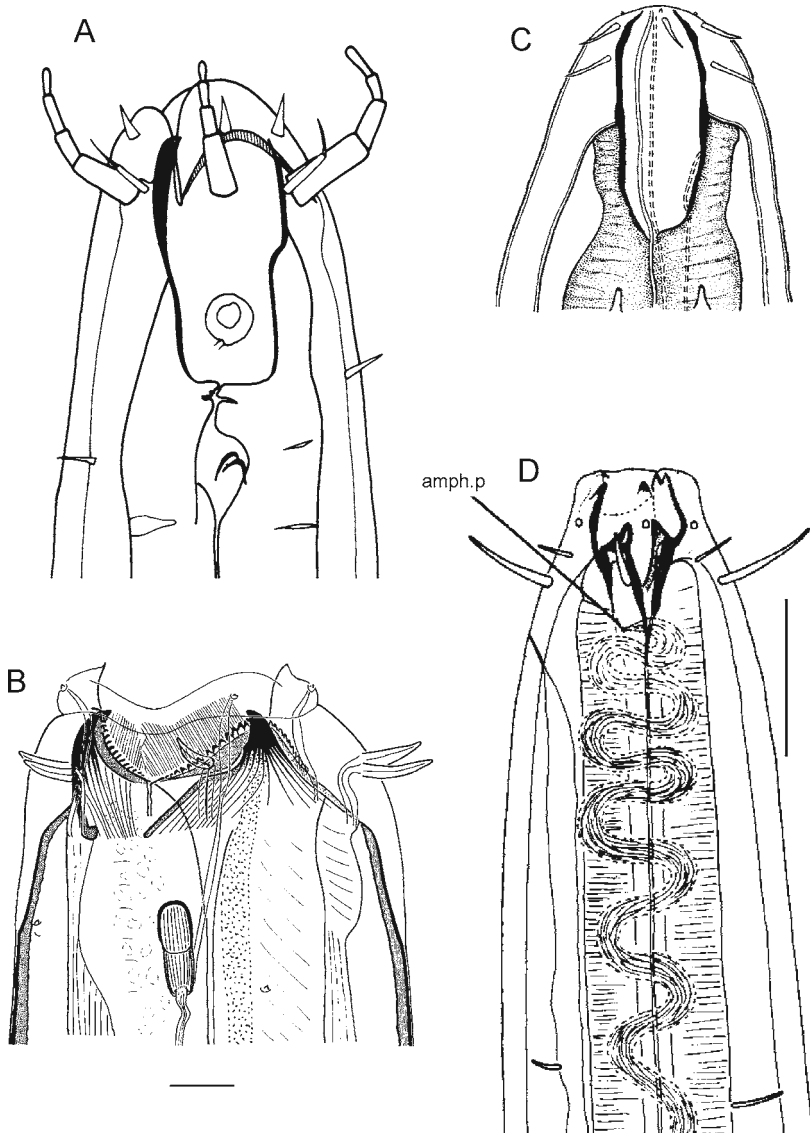
### Семейство Tripyloidae Filipjev 1928

#### (Илл. 2.8 А)

Рот окружён тремя высокими губами. Внутренние губные сенсиллы обычно в виде коротких щетинок. Шесть длинных и толстых внешних губных щетинок нередко членистые. Амфид в виде петли или кольца, загнут в один оборот вентрально (большинство родов) или редко дорсально (*Gairleanema*). Головной капсулы нет. Ротовая полость поделена на три-четыре последовательные камеры; реже стома в виде одной камеры (*Gairleanema*, *Ingenia*). В стоме могут быть зубовидные выступы, из которых нередко доминирует дорсальный. Семенник единственный, передний. Хвостовые железы целиком помещены в хвосте.

Роды: *Arenasoma* Yeates 1967, *Bathylaimus* Cobb 1894, *Gairleanema* Warwick, Platt 1973, *Ingenia* Gerlach 1957, *Paratripyloides* Stekhoven 1950, *Tripyloides* De Man 1886.

Трипилоиды сразу отличаются от остальных эноплид вентрально закрученным петлевидным или кольцевидным амфидом. Поэтому долгое время в популярных системах Де Конинка и других авторов (De Coninck, 1965; Andrassy, 1976), где большое значение придаётся форме амфида, семейство Tripyloidae относилось к отряду Araeolaimida (Chromadorea). Однако по всем остальным признакам, включая такие важные как число губ и расположение головных сенсилл, наличие метанем, антидромные яичники и т.д., трипилоиды, безусловно, должны относиться к эноплидам.



**Илл. 2.8.** Семейства Tripyloididae, Triodontolaimidae, Pandolaimidae и Rhabdodemaniidae. **A:** *Bathylaimus australis* Cobb 1894 (Tripyloididae), голова самца. **B:** *Triodontolaimus acutus* (Villot 1875) (Triodontolaimidae), голова самки. **C:** *Pandolaimus ponticus* (Sergeeva 1972) (Pandolaimidae), голова самца. **D:** *Rhabdodemanium major* (Southern 1914) (Rhabdolaimidae), самец. **amph.p** — амфициальная пора. Масштаб: B — 10 мкм; D — 30 мкм. (A, D — из: Platt, Warwick, 1983. B — из: Lorenzen, 1978b. C — из: Белогуров, 1980).

### Семейство *Triodontolaimidae* De Coninck 1965

(Илл. 1.11 А; 2.8 В)

Губные сенсиллы в виде папилл. Амфид в виде продольно вытянутого кармана. Головной капсулы нет. В ротовой полости три равных зуба оригинальной формы, в основании которых открываются пищеводные железы. Преанальных супплементарных органов нет. Кaudальные железы целиком в хвосте.

Всего один род *Triodontolaimus* De Man 1893.

Единственный вид семейства *Triodontolaimus acutus* De Man 1893 очень редок: во второй раз был обнаружен только спустя 85 лет после оригинального описания (Lorenzen, 1978b). Именно у этого вида Лоренцен впервые увидел и описал метанемы (Lorenzen, 1978d).

### Семейство *Rhabdodemaniidae* Filipjev 1934

(Илл. 2.8 D)

Губные папиллы папиллоидные. Апертура амфида очень маленькая, поровидная и не видна в оптический микроскоп. Назад от поры до нервного кольца тянется волокнистый синусоидный субкутикулярный тяж — возможно, это фовея амфида с длинными цилиарными отростками. Головной капсулы нет. Ротовая полость коническая, по её переднему краю шесть зубов (по два на сектор), которые назад, в средней части стомы сливаются попарно. Пищеводные железы открываются в просвет фаринкса позади стомы и, таким образом, с зубами не связаны. Ренетта распространяется назад позади кардия. Семенник единственный, передний. Хвостовых желёз всего две; они помещаются в пределах хвоста.

Единственный род со многими видами: *Rhabdodemia* Baylis et Daubney 1926.

### Семейство *Pandolaimidae* Belogurov 1980

(Илл. 2.8 С)

Головные сенсиллы в три отдельных круга 6+6+4, где I папиллы, а II и III щетинки, примерно равные по длине. Амфиды не видны, по крайней мере, в оптический микроскоп. Головной капсулы нет. Ротовая полость объёмистая, невооружённая, с тонкими склеротизированными стенками, в задней части окружена пищеводной манжетой. Фарингеальные железы открываются сразу позади стомы. Ренетта не обнаружена. У самцов единственный передний семенник. Короткие дуговидные спиккулы, рулёк с дорсокаудальным апофизом. Только две хвостовые железы, их тела впереди от анального отверстия.

Единственный род с малым числом видов: *Pandolaimus* Allgen 1929.

Все виды очень редки. Енсен (Jensen, 1976), исследовавший на оптическом уровне *Pandolaimus latilaimus*, считает этот род примитивным таксоном, близким к Anoplostomatidae.

### «Отряд *Trefusiida* Lorenzen 1981»

Этот отряд содержит несколько несходных друг с другом морских семейств (*Trefusiidae*, *Lauratonematidae*, *Xennellidae*) и одно пресноводно/почвенное семейство

(Onchulidae). Семейства объединены в отряд на основании одного негативного признака: у них нет или не обнаружено метанем. Многими экспертами, в том числе самим Лоренценом (Lorenzen, 1981), отряд рассматривается как провизорный парафилетический таксон. Присутствие/отсутствие метанем, на наш взгляд, не может быть хорошим таксономическим признаком, поскольку (1) их существование однозначно выявляется только с помощью трансмиссионной электронной микроскопии и (2) возможно их вторичное исчезновение. Тем не менее, эта таксономическая конструкция повторяется во многих системах нематод уже более двадцати лет (см., например, De Ley, Blaxter, 2002).

По нуклеотидным последовательностям гена 18S рРНК *Trefusia zostericola* (Trefusiidae) уверенно относится к эноплидам (Русин и др., 2001). Мы в данной работе считаем возможным отказаться от таксона Trefusiida, а его семейства включить в отряд Enoplida.

### Семейство Trefusiidae Gerlach 1966

#### (Илл. 2.9 А–С)

Три губы, широко раскрывающиеся. Внутренние губные сенсиллы (I) чаще в виде папилл, реже (*Rhabdocoma partim*) в виде щетинок. 6 внешних губных (II) и 4 головных щетинок (III) обычно в двух широко отдельных кругов (только у *Trefusialaimus* оба круга объединены). Шесть более длинных II щетинок членистые. Амфиды могут быть незагнутыми (*Trefusia partim*, *Trefusialaimus*, *Rhabdocoma partim*, *Halanonchus*), вентрально загнутыми (*Rhabdocoma* sp.) или дорсально загнутыми (*Cytolaimium exile*, *Rhabdocoma americana*). Стома коническая слабо склеротизированная или бочёноквидная (*Halanonchus*), всегда невооружённая. Пищеводные железы открываются сразу позади стомы. У большинства видов яичники андидромные, однако, у *Cytolaimium exile* они прямые (единственный случай у Enoplida). У самцов мелкие вентромедианные супплекменты могут располагаться двумя сериями, цервикальной (в области пищевода) и преанальной, с разрывом между ними.

Роды: *Africanema* Vincx et Furstenberg 1988, *Cytolaimium* Cobb 1920, *Halanonchus* Cobb 1920, *Rhabdocoma* Cobb 1920, *Trefusia* De Man 1893, *Trefusialaimus* Riemann 1974.

У трефузиид необычно изменчива конфигурация амфида. В пределах одного рода и даже одного вида амфид может иметь форму, характерную для разных отрядов нематод. Амфид далеко от переднего конца (но может быть между II и III головными сенсиллами) и необычно изменчив в пределах рода: каплевидный, кармановидный или слегка вентрально загнутый, даже спиральный. В пределах вида амфиды могут различаться у самок, самцов и неполовозрелых особей. Если имеет место внутривидовой полиморфизм, то у личинок простые кармановидные амфиды, а у самок и, особенно, у самцов амфиды более сложной формы. Чаще всего в ходе личиночного развития исходно кармановидный амфид искривляется вентрально, становясь ассиметричным (например, у *T. conica*). Из других трефузиид у *Rhabdocoma* и *Halanonchus* округлая амфидиальная апертура из переднего положения в исходно кармановидном амфиде смещается в центр, соответствующий центру фовеи, и сильно расширяется. При этом амфид становится круглым.



Таким образом, в одном семействе Trefusiidae уже намечены основные направления эволюции амфида, которые окончательно реализуются в крупных таксонах (отрядах и подклассах) нематод, становясь их характеристиками. Согласно Мамкаеву (1987), низшие представители одной группы часто характеризуются широкой изменчивостью тех структур, которые становятся постоянными признаками у высших представителей. Однако анализ разнообразия амфидов у трефузиид показывает, что исходным для этой группы является простой кармано-видный амфид.

Риман (Riemann, 1966b) сближал трефузиид с Tripyloididae, рассматривая их вместе как примитивных эноплрид. Родство двух семейств дополнительно подтвердилось при обнаружении *Africanema interstitialis*, в строении которой соединяются черты *Halanonchus* (Trefusiidae) и *Bathylaimus* (Tripyloididae) (Vincx, Furstenberg, 1988).

Семейство Trefusiidae считается некоторыми авторами наиболее примитивными вообще среди нематод (Gerlach, 1966; Riemann, 1966b). В наибольшей степени это относится к собственно роду *Trefusia*, тогда как остальные роды семейства более специализированы. *Trefusia* как бы построена из одних плезиоморфных состояний; частично это справедливо для других родов семейства. Вот эти морфологические свидетельства:

1) Кутикула относится к простейшему генерализованному (базовому) типу (собств. данные).

2) Ротовое отверстие треугольное, окружено тремя губами.

3) Три круга головных сенсилл широко расставлены, причем II и III сесиллы — щетинки.

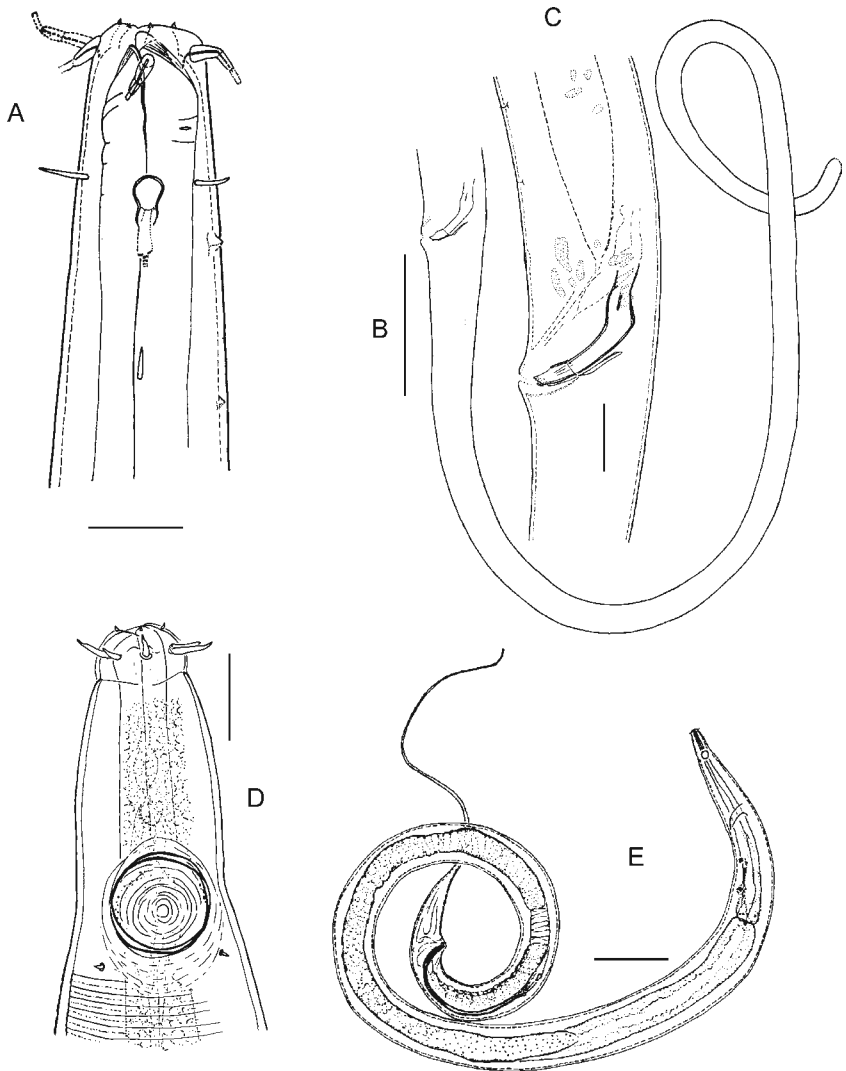
4) Изменчивость конфигурации амфидиальной фовеи.

5) Хейло= и эзофастома слабо дифференцированы; последняя представляет собой простое воронковидное расширение просвета пищевода.

6) Простой цилиндрический, равномерно мышечный пищевод.

7) Ренетта, если она известна (Vincx, Vanreusel, 1989), представляет собой короткую мешковидную клетку, целиком лежащую в пищеводном отделе тела. Эта клетка даже не разделена на тело и шейку железы. По-видимому, в данном случае мы имеем один из наиболее архаичных вариантов строения ренетты, где она мало отличается от гиподермальной железы.

8) Супплементарный аппарат. У трефузиид чаще всего большое число медиовентральных супплементов в двух сериях — передней (цервикальной) и задней (преанальной). Те и другие обычно маленькие, простые папиллоидные или поровидные, примерно одинакового строения. Цервикальную и преанальную серии можно представить как остатки единого медиовентрального ряда вдоль всего тела нематоды. У некоторых нематод действительно существует непрерывный медиовентральный ряд супплементов от уровня пищевода до клоаки самца (почвенно-пресноводные Bastianidae, Onchulidae, Prismatolaimidae, а также отдельные Leptolaimidae), что можно расценивать как примитивную особенность. Правда, в таких случаях супплементы нередко довольно сложно устроены и дифференцированы на группы — например, альвеолярные и трубчатые.



**Илл. 2.9.** Семейства Trefusiidae и Simpliconematidae. **A:** *Trefusia longicauda* De Man 1893 (Trefusiidae), голова самца. **B:** *T. longicauda*, хвост самца. **C:** *T. longicauda*, анальная область самца. **D:** *Simpliconema aenigmatoides* Blome et Schrage 1985 (Simpliconematidae), голова самца. **E:** *Simpliconema aenigmatoides*, общий вид самца. Масштаб: A, C, D — 10 мкм, B — 50 мкм, E — 100 мкм (A–C — из: Riemann, 1966b. D, E — из: Blome, Schrage, 1985).

### Семейство *Simpliconematidae* Blome et Schrage 1985

(Илл. 2.9 D–E)

Три губы, головные сенсиллы 6+10, где I папиллы, а II и III щетинки, видимо, членистые. Амфиды круглые, далеко позади головных щетинок. Метанемы не обнаружены. Стома не выражена. Фарингеальные железы открываются в передней части пищевода. Ренетта целиком в фарингеальном районе. Один передний семенник, сложно дифференцированный семяпровод. Хвостовые железы в пределах хвоста. Единственный род *Simpliconema* Blome et Schrage 1985. В роде единственный вид *S. aenigmatodes* Blome et Schrage 1985, известный по единственному самцу из Антарктики.

### Семейство *Lauratonematidae* Gerlach 1953

(Илл. 2.10)

Небольшая компактная группа нематод. Продельфные. Самая характерная особенность состоит в том, что вульва либо сильно сближена с анусом (*Lauratonemoides*), либо соединена с задней кишкой с образованием общей клоаки (*Lauratonema*). Женская клоака неизвестна у других свободноживущих нематод.

Другие признаки. Кутикула с тонкой, но чёткой кольчатостью. Амфид небольшой, кармановидной или иной формы. Треугольное ротовое отверстие окружено шестью попарно сближенными губами (у *Lauratonemella spiculifer*, по Чесунову, 1984). Стома небольшая, невооружённая, неясно воронковидная или бочковидная, со слабо склеротизированными стенками. Семенник единственный, загнутый. Супплементов нет. Хвост конический, три хвостовые железы в пределах хвоста.

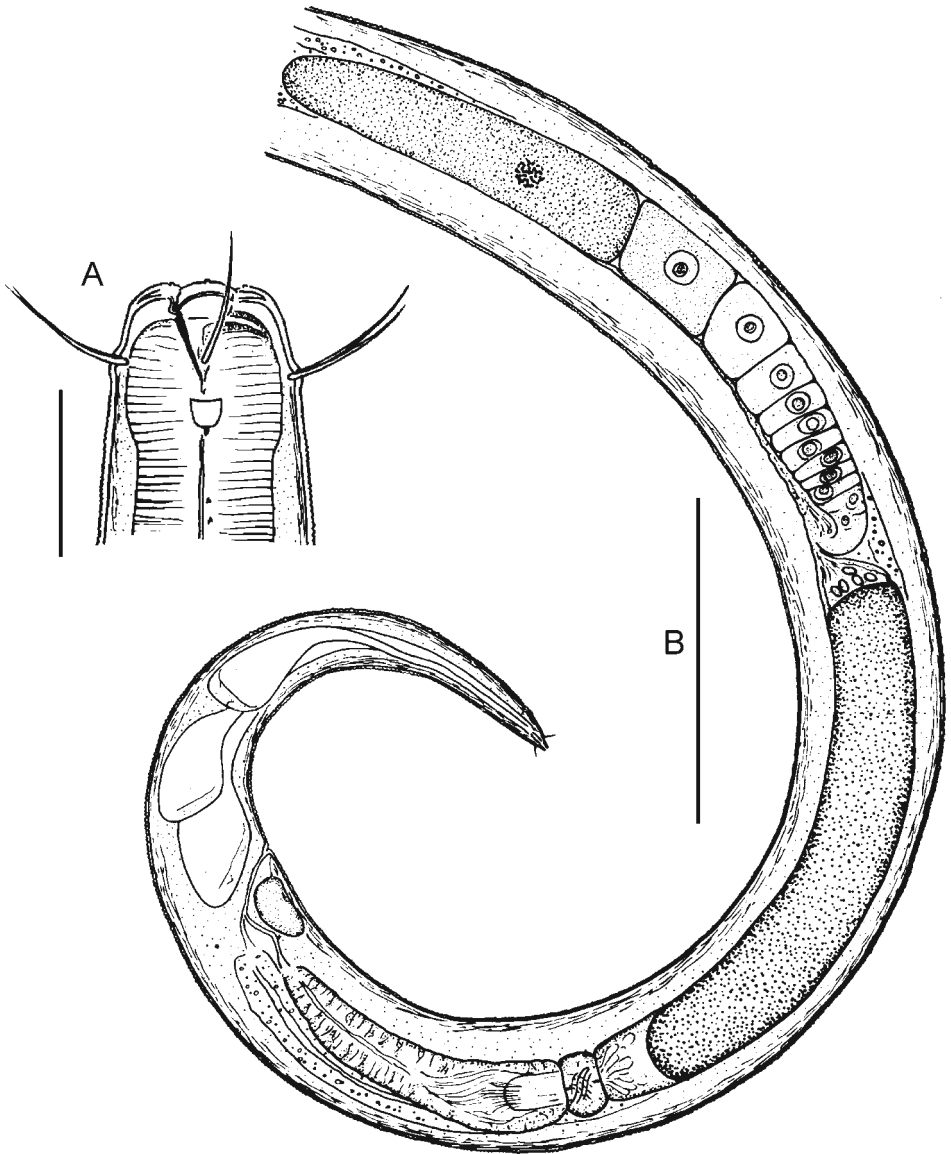
Роды: *Lauratonema* Gerlach 1953, *Lauratonemella* Tchesunov 1984, *Lauratonemoides* De Coninck 1965.

## Класс CHROMADOREA Inglis 1983

Кутикула оптически кольчатая, реже гладкая. Амфид вентрально загнутый, круглый, щелевидный, поровидный, очень редко кармановидный. Пищеводные железы, как правило, открываются на разных уровнях: дорсальная в области стомы, латеро-вентральные в области нервного кольца или ниже.

### Отряд Chromadorida Chitwood 1933

Кутикула кольчатая и пунктирована точками или склероциями, которые могут различаться по величине в разных частях тела (латеральные склероции часто крупнее, чем медианные). По краям тела склероции превращаются в тонкие внутрикутикулярные палочки. Точечные склероции на самом деле являются проекциями мезокутикулярных опор (см. раздел о кутикуле в предыдущей главе). Могут быть и иные интракутикулярные склероции. Головные сенсиллы организованы обычно в два круга 6+10 или несколько реже (*Chromadoridae*) в три круга 6+6+4. В первом случае первый круг образован папиллами или очень короткими щетиночками, а со-



**Илл. 2.10.** *Lauratonemella spiculifer* (Gerlach 1959) (Lauratonematidae), самка. **А:** голова. **В:** задняя часть тела с половой системой. Масштаб: А — 10 мкм, В — 100 мкм (из: Чесунов, 1984).

единенные в один круг II и III сенсиллы — щетинки, где шесть II щетинок длиннее III щетинок. Во втором случае первый круг — папиллы, второй круг — папиллы или очень короткие щетиночки, третий круг — щетинки. Амфиды спиральные, вентрально закрученные, реже поперечно-щелевидные (*Chromadoridae*) или в виде запятой. Хейлостома чашевидная и укреплена двенадцатью радиальными рёбрами (*rugae*), которые могут быть склеротизированными и заострёнными спереди. Эзофастома неправильно коническая, обычно с крупным дорсальным зубом и двумя меньшими левым и правым субвентральными зубами. Реже зубы отсутствуют или в стоме имеется иное вооружение. Фаринкс на заднем конце, нередко с кардиальным бульбусом. Яичники всегда парные, антидромные, обычно расположены по разные стороны от кишки. Семенники парные или непарные. Обычно есть серия преанальных медиовентральных супплементов.

### Семейство *Chromadoridae* Filipjev 1917 (Илл. 2.11)

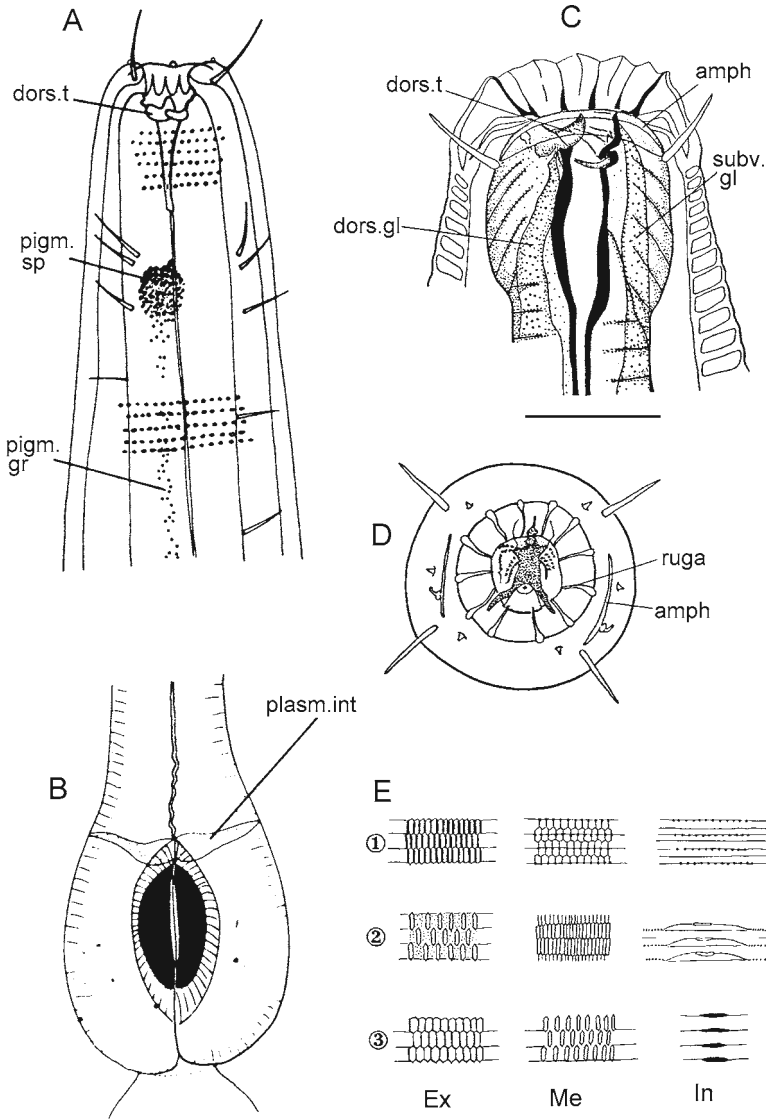
Кутикула всегда разнообразно орнаментирована, нередко сложным образом, часто с выраженной латеральной дифференциацией. Внутренние губные сенсиллы (I) в виде маленьких папилл, круги внешних губных (II) и головных (III) сенсилл чаще отдельные (тогда II в виде папилл и III в виде четырёх щетинок), реже II и III соединены в один круг из десяти щетинок, где шесть II щетинок длиннее четырёх III. Амфид чаще всего поперечно-щелевидный, реже имеет вид запятой, вентрально закрученный, но обыкновенно плохо различим. В эзофастоме у одних родов преобладает крупный дорсальный зуб, у других три зуба, примерно одинаковых. Пищевод у многих родов с кардиальным бульбусом, иногда двойным. Кардий маленький. Передний яичник справа, задний слева от кишки. Семенник всегда единственный, передний. У многих родов серия чашевидных преанальных медиовентральных супплементов.

Много родов и видов, очень обычные нематоды как в бентали, так и в фитали, как в море, так и в солоноватых и даже в пресных водах. Принято выделять несколько подсемейств.

*Spilipherinae* Filipjev 1918. Амфид позади головных щетинок, более или менее округлый по внешнему контуру. Роды: *Acantholaimus* Allgen 1933, *Spiliphera* Bastian 1865, *Trichromadorita* Timm 1961, *Tridentellia* Gerlach et Riemann 1973.

Отдельный интерес представляет род *Acantholaimus*. У этих нематод, в отличие от многих других хроматорид, довольно крупный, округлый униспиральный амфид. Другие признаки: сильно варьирующее у разных видов вооружение стомы, мощный пищевод с чередованием поперечных мышечных пучков и плазматических участков и очень широкие спикулы своеобразной формы. Однако наиболее необычны сперматозоиды: они очень крупные и сложно устроенные, сравнимы по размеру с диаметром тела и расположены в один ряд. Большинство видов *Acantholaimus* приурочено к бентали и абиссали Мирового океана (Gerlach et al., 1979).

*Chromadorinae* Filipjev 1917. Амфид поперечно щелевидный, на уровне головных щетинок, трудно различим. В ротовой полости три небольших плотных, почти



**Илл. 2.11.** Представители семейства Chromadoridae. **A:** *Chromadorina germanica* (Buetschli 1874), голова самки. **B:** *Ch. germanica*, бульбус пищевода. **C:** *Euchromadora robusta* Kulikov et al. 1998, голова латерально. **D:** *E. robusta*, апикальный вид головы. **E:** *E. robusta*, светомикроскопический вид туловищной кутикулы в разных частях тела и в разных фокусировках (1 — голова, 2 — середина тела, 3 — хвост; Ex — наружный слой, In — внутренний слой, Me — средний слой). **amph** — амфид; **dors.gl** — дорсальная пищеводная железа; **dors.t** — дорсальных зуб в стоме; **pigm.gr** — пигментные гранулы; **pigm.sp** — пигментное глазное пятно; **plasm.int** — плазматическая прослойка в мышечной ткани бульбуса; **ruga** — руга, продольное ребро в хейлостоме; **subv.gl** — субвентральная пищеводная железа. Масштаб: C, D — 20 мкм (A, B — из: Platt, Warwick, 1988, с изменениями. C–E — из: Kulikov et al., 1998).

равных зубчика. Роды: *Atrochromadora* Wieser 1954, *Chromadora* Bastian 1865, *Chromadorella* Filipjev 1918, *Chromadorina* Filipjev 1918, *Fusonema* Kreis 1928, *Prochromadora* Filipjev 1922, *Prochromadorella* Micoletzky 1924, *Punctodora* Filipjev 1929, *Timmia* Hopper 1961.

Euchromadorinae Gerlach et Riemann 1973. Кольца кутикулы орнаментированы продольно ориентированными палочками. Роды: *Actinonema* Cobb 1920, *Adeuchromadora* Boucher et De Bovÿe 1972, *Austranema* Inglis 1962, *Dicriconema* Steiner et Høeppli 1926, *Endeolophus* Boucher 1976, *Euchromadora* De Man 1886, *Graphonema* Cobb 1898, *Macquaria* Blome 2002, *Nygmatochus* Cobb 1933, *Parapimmanema* Inglis 1969, *Protochromadora* Inglis 1969, *Rhyps* Cobb 1920, *Steineridora* Inglis 1969, *Trochamus* Boucher et De Bovÿe 1972.

Harpagonchinae Platonova et Potin 1972. Роды: *Harpagonchoides* Platonova et Potin 1972 и *Harpagonchus* Platonova et Potin 1972. Три вида своеобразных нематод, эктосимбионтов полихет в Южном океане и Антарктике. Мощное ротовое вооружение, несомненно, используется для удержания на поверхности тела подвижных хозяев (Платонова, Потин, 1972).

Hypodontolaiminae De Coninck 1965. Мощный подвижный дорсальный зуб; стома окружена мощной мускулатурой, особенно толстой со спинной стороны. Роды: *Chromadorissa* Filipjev 1917, *Chromadorita* Filipjev 1922, *Deltanema* Kreis 1929, *Denticulella* Cobb 1933, *Dichromadora* Kreis 1929, *Hypodontolaimus* De Man 1886, *Innocuonema* Inglis 1969, *Megodontolaimus* Timm 1969, *Neochromadora* Micoletzky 1924, *Panduripharynx* Timm 1961, *Parachromadorita* Blome 1974, *Ptycholaimellus* Cobb 1920, *Spilophorella* Filipjev 1917.

### **Семейство Ethmolaimidae Filipjev et Stekhoven 1941**

#### **(Илл. 2.12 E)**

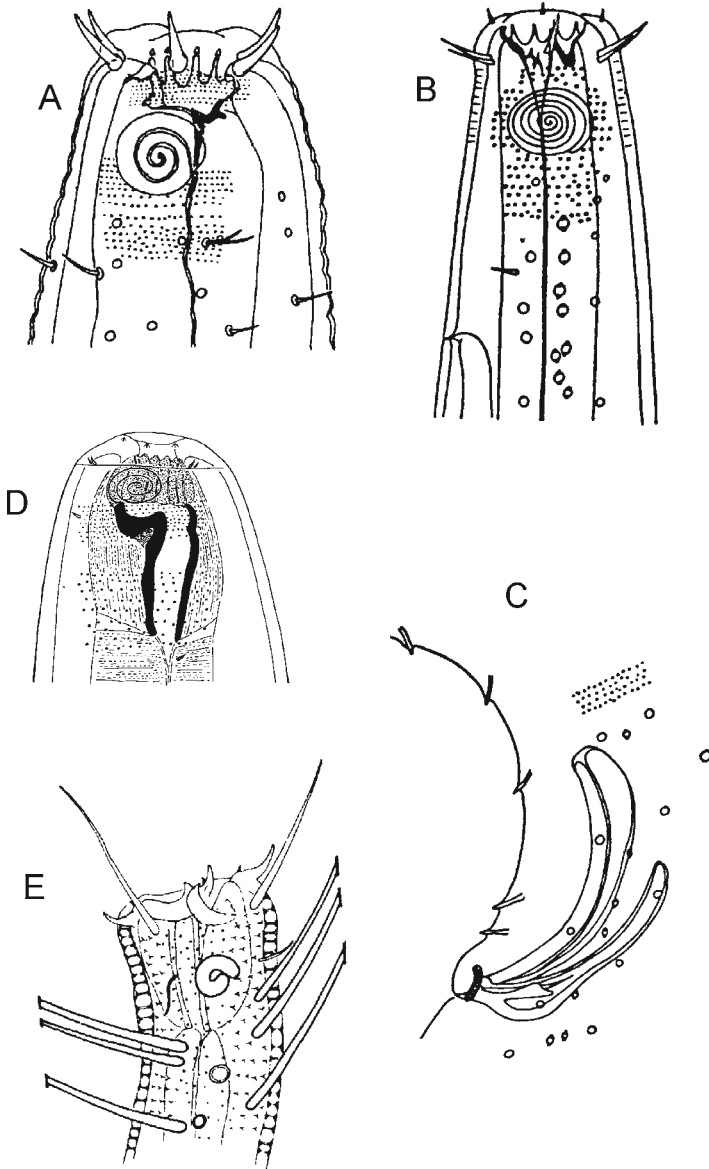
Шесть внешних губных папилл и четыре головные щетинки в два отдельных круга. Амфид округлый, вентрально закрученный в один оборот, позади головных щетинок. Эзофастома удлинённо коническая, с тремя почти равными, твёрдыми зубами в передней части. Пищевод с кардиальным бульбусом. Два семенника, передний направлен вперёд, задний наполовину отогнут назад. У самцов серия чашевидных преанальных медиовентральных супплементов.

Роды: *Ethmolaimus* De Man 1880, *Paraethmolaimus* Jensen 1994, *Trichethmolaimus* Platt 1982. В первых двух родах большая часть видов пресноводные и солоноватоводные, последний род чисто морской.

### **Семейство Neotonchidae Wieser et Hopper 1966**

#### **(Илл. 2.12 D)**

Шесть внешних губных папилл и четыре головные щетинки обычно в два отдельных круга. В эзофастоме большой дорсальный зуб; субвентральные зубы маленькие или отсутствуют. Фаринкс с кардиальным бульбусом. Амфид мультиспиральный, позади головных щетинок. Обычно два противоположно направленных семенника, реже один передний. У самцов серия чашевидных преанальных медиовентральных супплементов.



**Илл. 2.12.** Семейства Cyatholaimidae, Neotonchidae и Ethmolaimidae. **A:** голова самца *Cyatholaimus gracilis* (Eberth 1863) (Cyatholaimidae). **B-C:** самец *Paracanthonchus longicaudatus* Warwick 1971 (Cyatholaimidae), голова (**B**) и приклоакальная область (**C**). **D:** голова самца *Gomphonema typica* Wieser et Hopper 1966 (Neotonchidae). **E:** голова самца *Trichethmolaimus hirsutus* (Gerlach 1956) (Ethmolaimidae) (A–C, E — из: Platt, Warwick, 1988. D — из: Wieser, Hopper, 1966, с изменениями)



Роды: *Filitonchus* Platt 1982, *Gomphonchus* Platt 1982, *Gomphonema* Wieser et Hopper 1966, *Nannolaimus* Cobb 1920, *Neotonchoides* Platt, 1982, *Neotonchus* Cobb 1933.

### Семейство Cyatholaimidae Filipjev 1918

#### (Илл. 2.12 А–С)

I губные сенсиллы часто щетинковидные. II и III головные сенсиллы объединены в один круг из 10 щетинок, где II щетинки длиннее, чем III (есть одно-единственное исключение). Амфид мультиспиральный. В эзофастоме большой дорсальный зуб, а субвентральные зубы существенно меньше или отсутствуют. Фаринкс без терминального бульбуса. Два противоположных семенника, редко один передний. Часто имеется серия преанальных супплементов, трубчатых или папиллоидных. Часто дистальная часть рюлька с зубчиками. Четыре подсемейства.

Subfamily Pomponematinae Gerlach et Riemann 1973. Роды: *Kraspedonema* Gerlach 1954, *Minolaimus* Vitiello 1970, *Nannolaimoides* Ott 1972, *Pomponema* Cobb 1917.

Subfamily Paracanthonchinae De Coninck 1965. Роды: *Acanthonchus* Cobb 1920, *Biarmifer* Wieser 1954, *Paracanthonchus* Micoletzky 1924, *Paracyatholaimoides* Gerlach 1953, *Paracyatholaimus* Micoletzky 1922.

Subfamily Xenocyatholaiminae Gerlach et Riemann 1973. Род *Xenocyatholaimus* Gerlach 1953.

Подсемейство Cyatholaiminae Filipjev 1918. Роды *Cyatholaimus* Bastian 1865, *Longicyatholaimus* Micoletzky 1924, *Marylynna* Hopper 1967, *Metacyatholaimus* Stekhoven, 1942, *Paralongicyatholaimus* Stekhoven 1950, *Phyllolaimus* Murphy 1964, *Preacanthonchus* Micoletzky 1924, *Xyzzors* Inglis 1963.

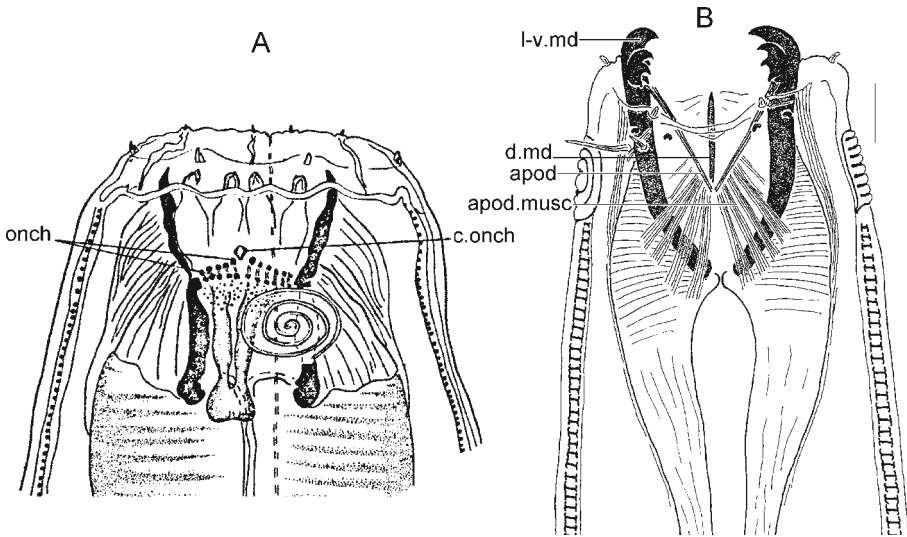
### Семейство Selachinematidae Cobb 1915

#### (Илл. 2.13)

Головные сенсиллы 6+10, папилловидные или щетинковидные, различные по длине. Амфид мультиспиральный. Ротовая полость объёмистая, вооружённая. Хотя в стоме нет нормальных для Chromadorida дорсального и двух субвентральных зубов или их гомологов, ротовая полость армирована склеротизированными рабдионами с возможными зубовидными выступами или мощными мандибулами. Пищевод очень мускулистый, иногда с задним и передним мышечными утолщениями. Средняя кишка состоит из крупных выпуклых клеток с чёткими границами. У самцов чаще два семенника. У самцов многих видов серия преанальных чашевидных супплементов.

Семейство объединяет специализированных хищников, питающихся другими нематодами. Селяхинематиды — малоподвижные нематоды с толстым цилиндрическим телом и широкой, как бы обрубленной головой. Некоторые роды, например, *Latronema*, выглядят даже гротескно, как разрезанные пополам. Большая голова с широко раскрывающимся ртом соответствует проглатыванию крупных пищевых объектов. Странная черта самого большого рода *Halichoanolaimus* — ректум и анус отсутствуют на всех возрастных стадиях, а средняя кишка, таким образом, является слепой.

В семействе выделяют два подсемейства.



**Илл. 2.13.** Представители Selachinematidae. **A:** Голова самки *Halichoanolaimus sonorus* Belogurov et Fadeeva 1980 (Choniolaiminae) латерально. **B:** голова *Cheironchus conicaudatus* Tchesunov et Okhlopkov 2006 (Selachinematinae) медианно. **apod.** — аподемы мандибул; **apod.musc** — мускулы, прикреплённые к аподемам мандибул; **c.onch** — центральный онх; **d.md** — дорсальная мандибула; **l-v.md** — латероventральная мандибула; **onch** — онхи, расположенные в два ряда. Масштаб: D — 10 мкм (A — из: Белогуров и Фадеева, 1980. B — из: Tchesunov, Okhlopkov, 2006, с изменениями).

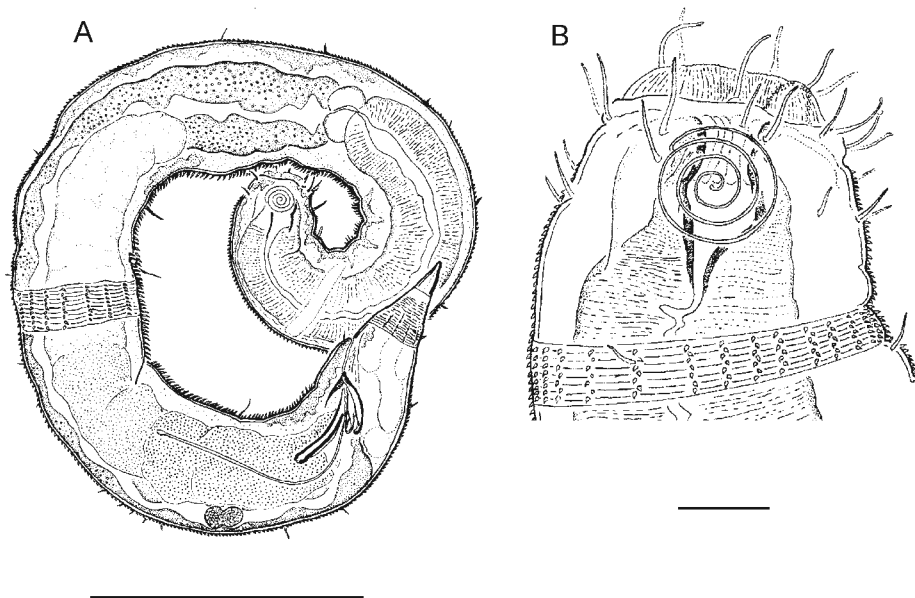
Подсемейство Choniolaiminae Stekhoven et Adam 1931 включает роды: *Choanolaimus* De Man 1880, *Choniolaimus* Ditlevsen 1918, *Cobbionema* Filipjev 1922, *Gammanema* Cobb 1920, *Halichoanolaimus* De Man 1886, *Latronema* Wieser 1954. У хониолаймин ротовая полость (эзофастома) радиально-симметрична и состоит из двух разделов, переднего широкого чашевидного и заднего более узкого, цилиндрического. Оба отдела укреплены продольными склеротизированными элементами (рабдионами), более мощными в переднем отделе; передние рабдионы часто с зубчиками на задних концах (илл. 2.13 A). Стома подвижна; при питании рот открывается, передние рабдионы широко раздвигаются, и зубчики выдвигаются наружу.

Подсемейство Selachinematinae Cobb 1915; роды: *Cheironchus* Cobb 1917, *Demonema* Cobb 1894, *Kosswigonema* Gerlach 1964, *Synonchiella* Cobb 1933, *Synonchium* Cobb 1920. В этой группе родов буккальное вооружение в виде двух или трёх зазубренных спереди челюстей, способных выдвигаться для захвата жертвы (илл. 2.13 B). По размерам селяхинематины обычно мельче, чем хониолаймины.

### Семейство Richtersiidae Kreis 1929

#### (Илл. 2.14)

Тело очень короткое, цилиндрическое или даже мешковидное. Кутикула тонко кольчатая и несёт продольные ряды мелких зубчиков. Головные сенсиллы в два



**Илл. 2.14.** *Richtersia inaequalis* Riemann 1966 (Richtersiidae), самец. **А:** общий вид самца. **В:** голова. Масштаб: А — 100 мкм, В — 10 мкм (рис. Ю. Р. Охлопкова, Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ).

круга 6+10, причём все сенсиллы обоих кругов являются щетинками, более или менее сравнимыми по длине. Амфид мульти- или униспиральный. Большое ротовое отверстие окружено шестью мягкими полукруглыми губами, а их снаружи окружает кутикулярный воротничок. Стома невооружённая, цилиндридная, с несклеротизированными стенками. Фаринкс короткий, цилиндрический, равномерно мышечный. Единственный передний семенник. Преанальных супплементов не бывает, но преанальные кутикулярные шипики у самцов могут быть увеличены.

Единственный род *Richtersia* Kreis 1929.

Лоренцен (Lorenzen, 1981) включил рихтерсию в семейство селяхинематид на основании сходства *Richtersia* и *Latronema* в строении губной области, щетинковидных сенсилл во всех головных кругах, наличия продольных рядов шипиков в кутикуле. Однако, как выяснилось (Ю. Р. Охлопков; собственные данные), по ультраструктуре кутикулы *Richtersia* и *Latronema* существенно различаются. Кроме того, рихтерсии отличаются от селяхинематид невооружённой и сильно упрощённой стомой, непарным семенником и отсутствием чашевидных преанальных супплементов. Поэтому здесь рихтерсииды сохранены как отдельное семейство.

## Отряд Desmodorida De Coninck 1965

Фиксированные формалином нематоды выглядят желтоватыми или коричневатыми. Кутикула с резкой поперечной кольчатостью; пунктация бывает крайне редко.

Головная кутикула обычно гладкая. Головные сенсиллы в три отдельных круга 6+6+4, где четыре сенсиллы заднего круга (щетинки) всегда заметно длиннее сенсилл двух передних кругов. Амфид вентрально закрученный, обычно олиго- или униспиральный. Хейлостома с двенадцатью продольными складками или рёбрами, которые, однако, не всегда чётко видны. В эзофастоме имеется более или менее выраженный дорсальный зуб, тогда как субвентральные зубы гораздо меньше или отсутствуют. Фаринкс мускулистый, с более или менее выраженным кардиальным бульбусом. Хвост конический. Рулёт без апофиза.

В пределах отряда три первых семейства связаны очевидным родством и потому могут объединяться в надсемейство *Desmodoroidea* Filipjev 1922 (например, Lorenzen, 1981), где специализированные *Draconematidae* и *Epsilonematidae* выводятся из более плезиоморфной группы *Desmodoridae*. Три остальных семейства объединяются в парафилетическое надсемейство *Microlaimoidea* Micoletzky 1922; взаимоотношения *Microlaimidae*, *Aponchiidae* и *Monoposthiidae* нуждаются в дополнительном исследовании.

### Семейство *Desmodoridae* Filipjev 1922

#### (Илл. 2.15 А–В)

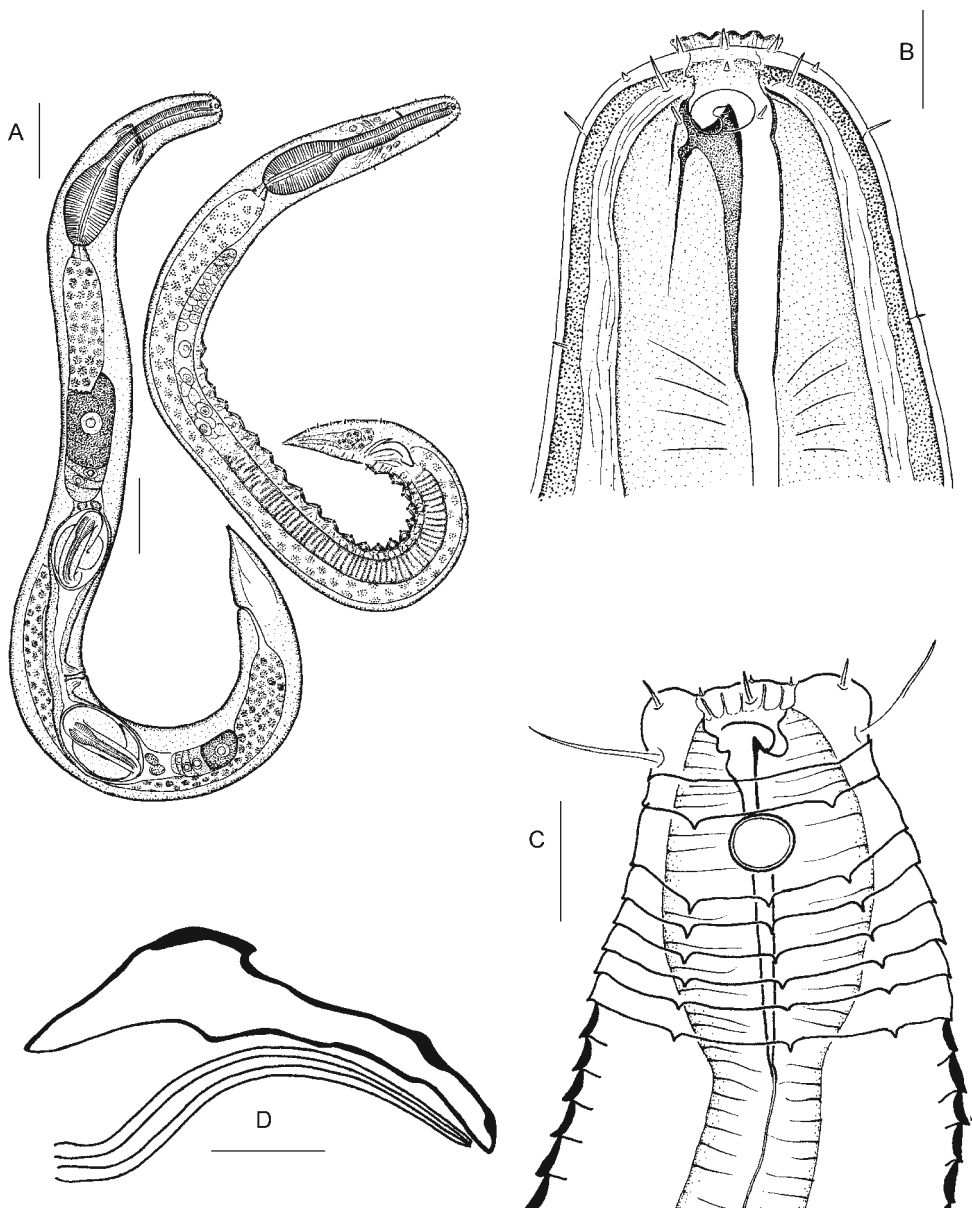
Тело цилиндрическое. Кутикула чётко-кольчатая, без пунктации, но нередко с шипиками, бахромой или другой продольной орнаментацией. Головная кутикула часто гладкая. Губная область часто мягкая, может слегка втягиваться и выдвигаться. Яичники парные. Единственный передний семенник. Специализированных амбулаторных щетинок на переднем и заднем концах тела нет. Локомоция типичная для нематод, змеевидная.

Подсемейство *Desmodorinae* Filipjev 1922. Кутикула чётко кольчатая; головная кутикула гладкая, нередко утолщенная и уплотнённая. Роды: *Acanthopharyngoides* Chitwood 1936, *Acanthopharynx* Marion 1870, *Amphispira* Cobb 1920, *Desmodora* De Man 1889 (очень большой род с шестью подродами), *Metadesmodora* Stekhoven 1942, *Paradesmodora* Stekhoven 1950, *Pseudodesmodora* Boucher 1975.

Подсемейство *Spiriniinae* Gerlach et Murphy 1965. Кутикула тонко кольчатая вдоль всего тела; головная кутикула не отличается от туловищной. Роды: *Alaimonema* Cobb 1920, *Chromaspirina* Filipjev 1918, *Metachromadora* Filipjev 1918 (шесть подродов), *Onyx* Cobb 1891, *Parallelocoilas* Boucher 1975, *Polysigma* Cobb 1920, *Pseudometachromadora* Timm 1952, *Sigmophoranema* Hope et Murphy 1972, *Spirinia* Gerlach 1963.

Подсемейство *Pseudonchinae* Gerlach et Riemann 1973. Кутикула очень тонко-кольчатая, может казаться гладкой; ротовая полость довольно большая, с кругом зубчиков (дентикул) по переднему краю эзофастомы и зубцами в средней части эзофастомы. Единственный род *Pseudonchus* Cobb 1920.

Подсемейство *Stilbonematinae* Chitwood 1936. Тело нитевидное, длинное; голова нередко дубинковидно расширена; амфиды часто в апикальной плоскости по краям маленького рта; ротовая полость очень узкая или практически отсутствует, дорсальный зуб практически не выражен. Роды *Adelphos* Ott 1997, *Catanema* Cobb 1920, *Eubostrichus* Greef 1869, *Laxus* Cobb 1894, *Leptonemella* Cobb 1920, *Robbea* Gerlach



**Илл. 2.15.** Семейства Desmodoridae и Monoposthiidae. **A, B:** *Metachromadora vivipara* (De Man 1907) (Desmodoridae). **A:** общий вид самца и самки *M. vivipara*. **B:** – голова самца *M. vivipara*. **C, D:** *Nudora septentrionalis* Tchesunov 1979 (Monoposthiidae). **C:** голова самки *N. septentrionalis*. **D:** рюльк и спикулы *N. septentrionalis*. Масштаб: А, С, D — 100 мкм, В — 10 мкм (А, В — из: Чесунов, Краснова, 1985. С, D — ориг. рис. Ш. В. Ковалёва, Горло Белого моря).

1956, *Squanema* Gerlach 1963, *Stilbonema* Cobb 1920. Стилбонематины известны своим замечательным симбиозом с бактериями, поэтому на этом подсемействе нужно отдельно остановиться. Даже под небольшим увеличением бинокюляра стилбонематины легко опознаются среди других нематод, благодаря своему очень длинному (до 10 мм) и тонкому нитевидному телу и булавовидной голове. Необычная особенность стилбонематин — многоклеточные сенсорно-железистые органы, расположенные шестью рядами вдоль тела. Очевидно, эти органы участвуют в поддержании отношений нематоды с эктосимбионтами (Nebelsick et al., 1992; Bauer-Nebelsick et al., 1995). У всех стилбонематин на поверхности кутикулы, в слизи, выделяемой сенсорно-железистыми органами, находятся симбиотические прокариоты — хемосинтезирующие бактерии. Подробнее о связи стилбонематин с прокариотами — см. главу 9.

Подсемейство *Molgolaiminae* Jensen 1978. По общему облику, круглому амфиду и конфигурации стомы похож на представителей *Microlaimidae* (куда его раньше и относили), однако обладает единственным семенником и парными антидромными яичниками. Род *Molgolaimus* Ditlevsen 1921.

Следующие два семейства объединяют нематод весьма необычной наружности. Их тела причудливы по форме и постоянно сложным образом изогнуты в медианной плоскости. При перемещении нематоды обращены к субстрату вентральной стороной. Двигаясь, нематоды сгибают и выпрямляют тело, попеременно прикрепляясь к субстрату передним и задним концом. Для прикрепления используются крепкие длинные амбулаторные щетинки с клейкими кончиками. По способу движения эти нематоды напоминают гусениц бабочек-пядениц, пиявок или ползающих бделлоидных коловраток.

Сходство обоих семейств друг с другом скорее конвергентное: по-видимому, они независимо произошли от генерализованных десмодорид.

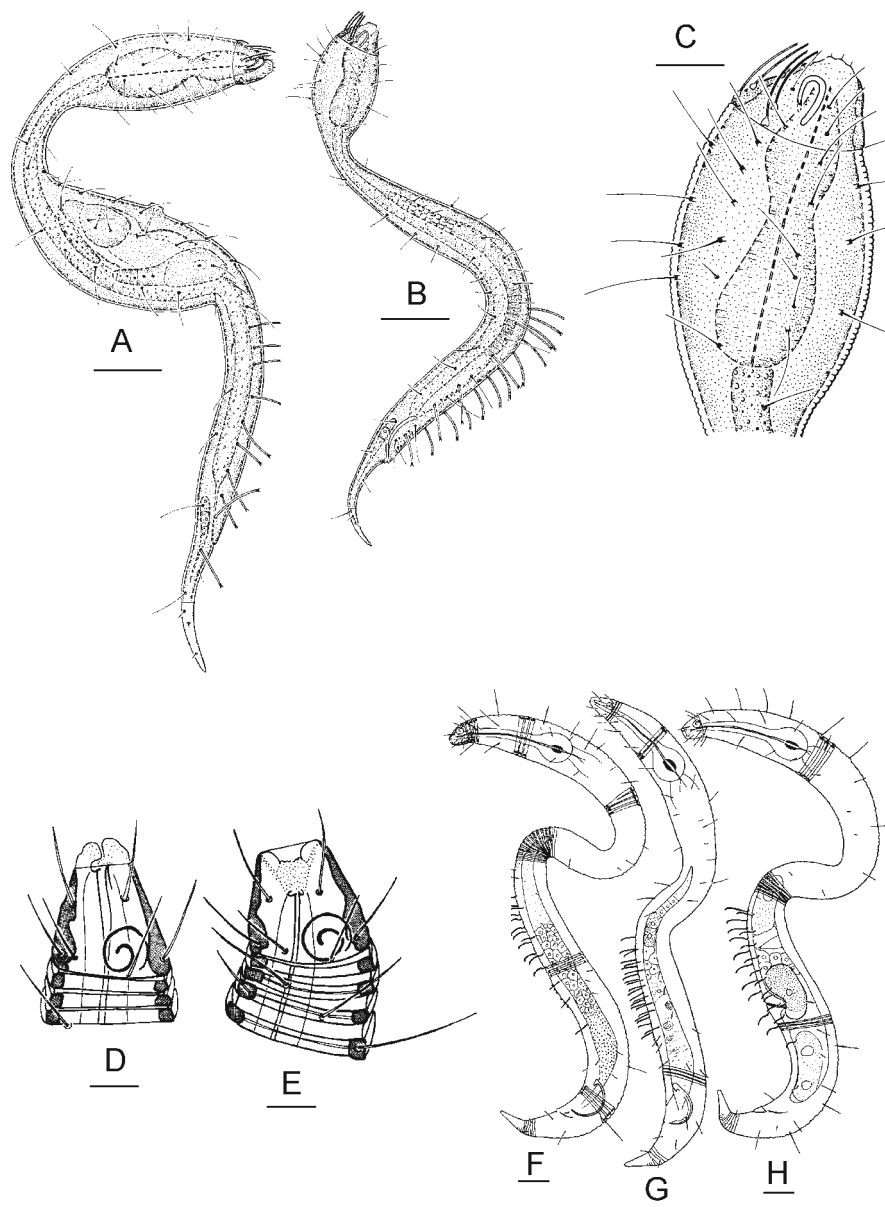
## Семейство *Draconematidae* Filipjev 1918

### (Илл. 2.16 А–С)

Тело изогнуто S- или Z-образно (реже в виде буквы эпсилон), где яичники находятся перед дорсальным изгибом, в середине тела. Кутикула грубо или тонко кольчатая, на головном конце гладкая. Передние амбулаторные щетинки на дорсальной стороне головного конца; задние субвентральные амбулаторные щетинки расположены позади той части тела, где у самок яичники (кроме *Dracognomus*). Амбулаторные щетинки появляются в онтогенезе со стадии J2 (Allen, Noffsinger, 1978). Два подсемейства.

*Draconematinae* Filipjev 1918: стома всегда маленькая и невооружённая; фаринкс всегда имеет два расширения, срединное и заднее. Роды: *Dracograllus* Allen et Noffsinger 1978, *Draconema* Cobb 1913, *Paradraconema* Allen et Noffsinger 1978.

*Prochaetosomatinae* Allen et Noffsinger 1978: стома всегда узкая и обычно снабжена маленьким дорсальным зубом (он особенно хорошо выражен у *Dracognomus*); фаринкс всегда с одним задним утолщением (только у *Dracognomus* есть и срединное утолщение). Роды: *Apenodraconema* Allen et Noffsinger 1978, *Bathychaetosoma* Decraemer et al. 1997, *Cephalochaetosoma* Kito 1983, *Cygnonema* Allen et Noffsinger 1978, *Dinetia* Decraemer et Goubault 1997, *Dracogalerus* Allen et Noffsinger 1978, *Dracognomus* Allen



**Илл. 2.16.** Семейства Draconematidae и Epsilonematidae. **A-C:** *Dracograllus chitwoodi* Allen et Noffsinger 1978 (Draconematidae). **A:** общий вид самки *D. chitwoodi*. **B:** общий вид самца *D. chitwoodi*. **C:** голова *D. chitwoodi*. **D-E:** *Epsilonema byssicola* Lorenzen 1973 (Epsilonematidae). **D-E:** головы *E. byssicola*. **F, G:** общий вид самцов *E. byssicola*. **H:** общий вид самки *E. byssicola*. Масштаб: A, B — 40 мкм, C — 20 мкм, D, E — 10 мкм, F, G, H — 20 мкм (A–C — из: Allen, Noffsinger, 1978. D–H — из: Lorenzen, 1973a).

et Noffsinger 1978, *Draconactus* Allen et Noffsinger 1978, *Notochaetosoma* Irwin-Smith 1918, *Prochaetosoma* Micoletzky 1922, *Tenuidraconema* Decraemer 1989.

### Семейство Epsilonematidae Steiner 1927

(Илл. 2.16 D–H)

Тело с резким брюшным изгибом в середине, отчего нематода имеет форму греческой буквы е (эпсилон), отчего и образовано название типового рода. Реже тело s-образно изогнуто. Кутикула резко кольчатая. Головная кутикула гладкая и утолщенная в виде головной капсулы. Ригидные амбулаторные в субвентральном положении сразу позади вентрального изгиба тела. Стома крошечная. Фаринкс с мощным кардинальным бульбусом (у *Metepsilonema* в фаринксе имеет место дополнительное срединное утолщение фаринкса). Яичники позади срединного изгиба тела. В постэмбриональном онтогенезе амбулаторные щетинки появляются только на стадии J2.

Два подсемейства. Epsilonematinae Steiner 1917 включает роды *Akanthepsilonema* Gourbault et Decraemer 1991, *Archepsilonema* Steiner 1931, *Bathyepsilonema* Steiner 1931, *Epsilonema* Steiner 1927, *Leptepsilonema* Clasing 1983, *Metepsilonema* Steiner 1927, *Perepsilonema* Lorenzen 1973, *Polkepsilonema* Verschelde et Vincx 1992, *Pternepsilonema* Verschelde et Vincx 1992, *Triepsilonema* Decraemer 1982.

Glochinematinae Lorenzen 1974: *Glochinema* Lorenzen 1974, *Metaglochinema* Gourbault et Decraemer 1986, *Keratonema* Gourbault et Decraemer 1986.

Эпсиломематиды очень маленькие нематоды, длина их тела 400–500 мкм. По заключению Лоренцена (Lorenzen, 1973a) областью происхождения и эволюции эпсилонематид является Южное полушарие, где сконцентрированы более примитивные виды, по организации переходные от десмодорид. Примитивные виды обитают на поверхности водорослей и сидячих животных, тогда как продвинутые связаны с донным песчаным осадком, особенно в стабильном песке в средней части приливо-отливной зоны.

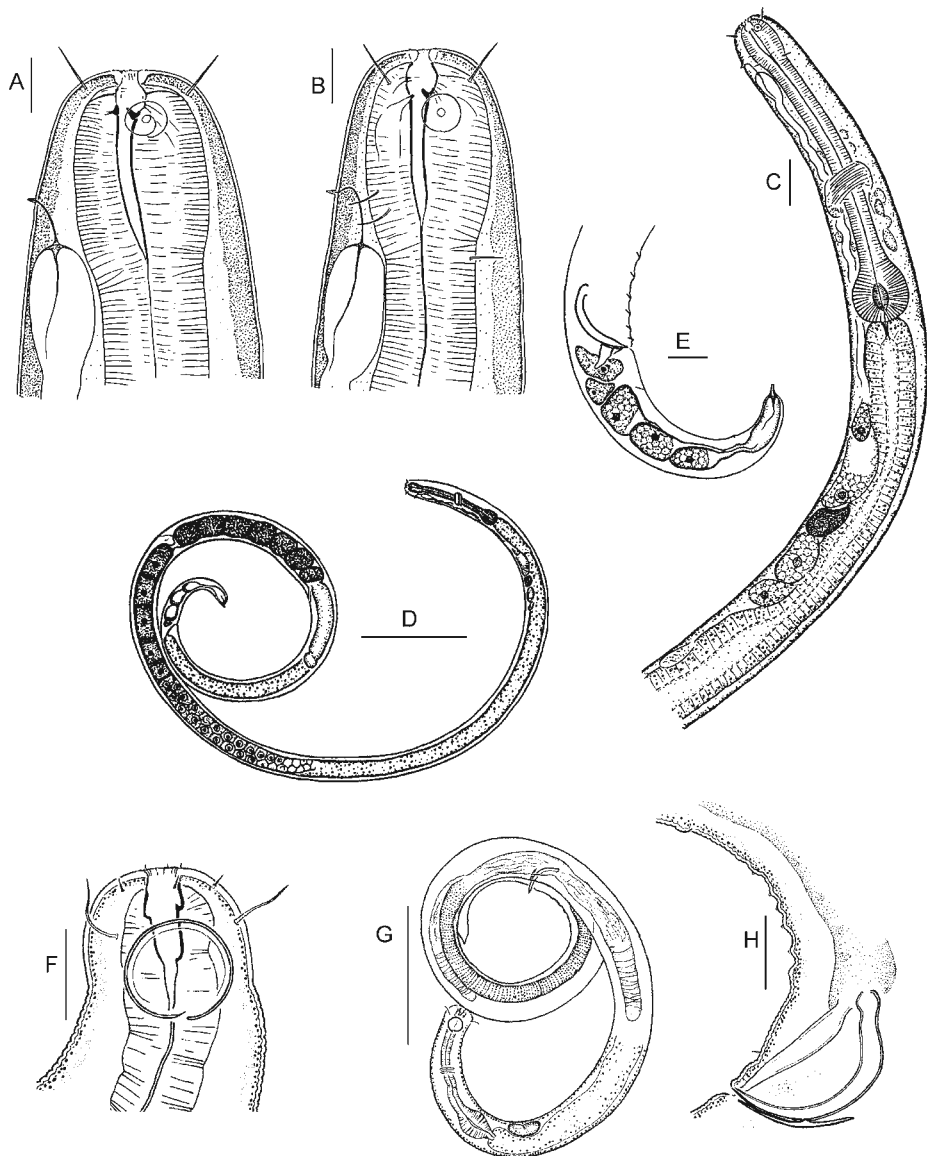
### Семейство Microlaimidae Micoletzky 1922

(Илл. 2.17 G–H)

Обычно желтовато-коричневые по цвету, по крайней мере, фиксированные формалином. Кутикула, как правило, чётко кольчатая (гладкая только у *Ixonema*), без латеральной дифференцировки; у некоторых видов кутикула с тонкой пунктацией. Головная кутикула гладкая, но не модифицированная в головную капсулу; головной конец слегка обособлен от тела. Головные сенсиллы в три отдельных круга, 6+6+4, где II сенсиллы в виде папилл или коротких щетинок, а III сенсиллы всегда щетинки, более длинные, чем II. Амфиды круглые, но обычно с постеродорсальным прерыванием; реже отчётливо уни- или даже мультиспиральные. Хейлостома с двенадцатью слабыми складками. В эзофастоме один небольшой дорсальный зуб и позади него два ещё меньших субвентральных зубчика. Фаринкс на заднем конце расширен в кардинальный бульбус. У самок два прямых яичника. У самцов обычно два противоположно направленных семенника (один прямой семенник только у *Aponema*).

Роды: *Acanthomicrolaimus* Stewart et Nicholas 1987, *Aponema* Jensen 1978, *Bathynox* Bussau et Vopel 1999, *Bolbolaimus* Cobb 1920, *Caligocanna* Bussau et Vopel 1999,





**Илл. 2.17.** Семейства Aronchiidae и Microlaimidae. **A-E:** *Synonema cosmopoliticum* Jensen 1989 (Aronchiidae). **A:** голова самца *S. cosmopoliticum*. **B:** голова самки *S. cosmopoliticum*. **C:** передняя часть тела самки *S. cosmopoliticum*. **D:** общий вид самки *S. cosmopoliticum*. **E:** — хвост самца. **F-H:** *Microlaimus affinis* Gerlach 1958 (Microlaimidae). **F:** голова самца *M. affinis*. **G:** общий вид самца *M. affinis*. **H:** копулятивный аппарат и преанальные супплекменты. Масштаб: A, B, F, H — 10 мкм, C, E — 20 мкм, D — 200 мкм, G — 100 мкм (A-E — ориг., из московского морского аквариума О. И. Шубравого. F-H — ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ).

*Calomicrolaimus* Lorenzen 1976, *Cinctonema* Cobb 1920, *Crassolaimus* Kreis 1929, *Ixonema* Lorenzen 1971, *Microlaimus* De Man 1880, *Pseudomicrolaimus* Sergeeva 1976.

Мелкие и очень мелкие нематоды, вездесущие в морских осадках. По встречаемости уступают, наверное, только семейству Chromadoridae, но, в отличие от последних, практически не живут в фитальных биотопах.

### Семейство Aponchiidae Gerlach 1963

(Илл. 2.17 А–Е)

Кутикула тонко-кольчатая или кажется гладкой. Головные сенсиллы в три раздельных круга 6+6+4, где I и II папиллы, а III щетинки. Амфид округлый или петле-видный, уни- или олигоспиральный. В хейлостоме слабая исчерченность, возможно, соответствующая двенадцати рёбрам хроматорид. В эзофастоме три небольших плотных зуба, из них наибольший дорсальный. Пищевод равномерно-мышечный, на заднем конце расширен в кардиальный бульбус. Ренетта у некоторых видов открывается порой на вершине конического выроста; с телом ренетты ассоциировано несколько сходных по фактуре цитоплазмы грушевидных клеток (их шейки далее не прослеживаются), а также один целомоцит с более тёмной цитоплазмой. Единственный передний яичник прямой; имеется поствульварная сперматека. Единственный передний семенник, загибающийся назад. У самцов серия медиовентральных преанальных супплементарных папилл.

Всего два рода, *Aponchium* Cobb 1920 и *Synonema* Cobb 1920 и менее десяти видов.

Очень редкие морские нематоды, обитающие преимущественно в обрастаниях известковых скелетов (раковины двустворчатых моллюсков, кораллы) и на других мёртвых и живых субстратах, преимущественно на тропических субтропических мелководьях, реже в морях умеренного пояса северного полушария. Судя по ротовой арматуре и, главное, содержанию кишки питаются эпифитными одноклеточными и нитчатыми водорослями (Jensen, 1989). Наши рисунки сделаны с особей *Synonema cosmopolitanum*, которые в середине 1980-х гг. в массе появились в морских аквариумах Москвы. Живые особи коричневатого цвета, а по бокам фаринкса, позади дорсального зуба у них по оранжевому пятну без линзы (возможно, фоторецепторы). Фиксированные и проведённые до глицерина нематоды бледнеют, а их пигментные пятна быстро выцветают. В аквариуме синонемы держались в переплетении нитчатых зелёных водорослей в области фильтра; это очень подвижные, активные нематоды.

### Семейство Monoposthiidae Filipjev 1934

(Илл. 2.15 С–D)

Нематоды выглядят матово-серыми. Кутикула резко кольчатая, кольца налегают краями друг на друга, как черепица; вдоль тела проходят рёбра или крылья, образованные V-образными насечками на кутикулярных кольцах. Головные кольца могут сливаться друг с другом, образуя подобие шлема. Головные сенсиллы в три раздельных круга 6+6+4, где I и II папиллы, III — щетинки. Амфиды небольшие, круглые, без признаков спиральности. Эзофастома с дорсальным зубом. Фаринкс с мышечным кардиальным бульбусом. Яичники антидромные, парные (*Rhinema*) или

один передний (остальные роды). У самцов слабые тонкие спикулы с мощным лодковидным рульком (*Rhinema*, *Nudora*) или спикулы отсутствуют, поскольку функционально полностью замещены выдвижным рульком (*Monoposthia*, *Monoposthioides*). Хвост конический.

Роды: *Monoposthia* de Man 1889, *Monoposthioides* Hopper 1963, *Nudora* Cobb 1920, *Rhinema* Cobb 1920.

## Отряд Plectida Malakhov 1982

Кутикула кольчатая; по крайней мере, у морских видов кольца не имеют пунктации; нередко кутикула с сильным светопреломлением; изредка кольчатость слабо выражена. Головные сенсиллы в три отдельных круга 6+6+4, где первые два круга папиллы, а третий обычно щетинок (редкие исключения, когда все три круга в виде папилл или второй и третий в виде щетинок). Амфиды вентрально закрученные, округлые или в виде запятой (униспиральные). Нередко имеются поровидные соматические сенсиллы. Стома трубчатая, нередко слабо выражена, у немногих родов и видов имеются разные зубовидные структуры, очевидно, негомологичные зубам хроматорид и десмоторид. Фаринкс часто с кардиальным мышечным или железистым расширением. Яичники антидромные, обычно парные.

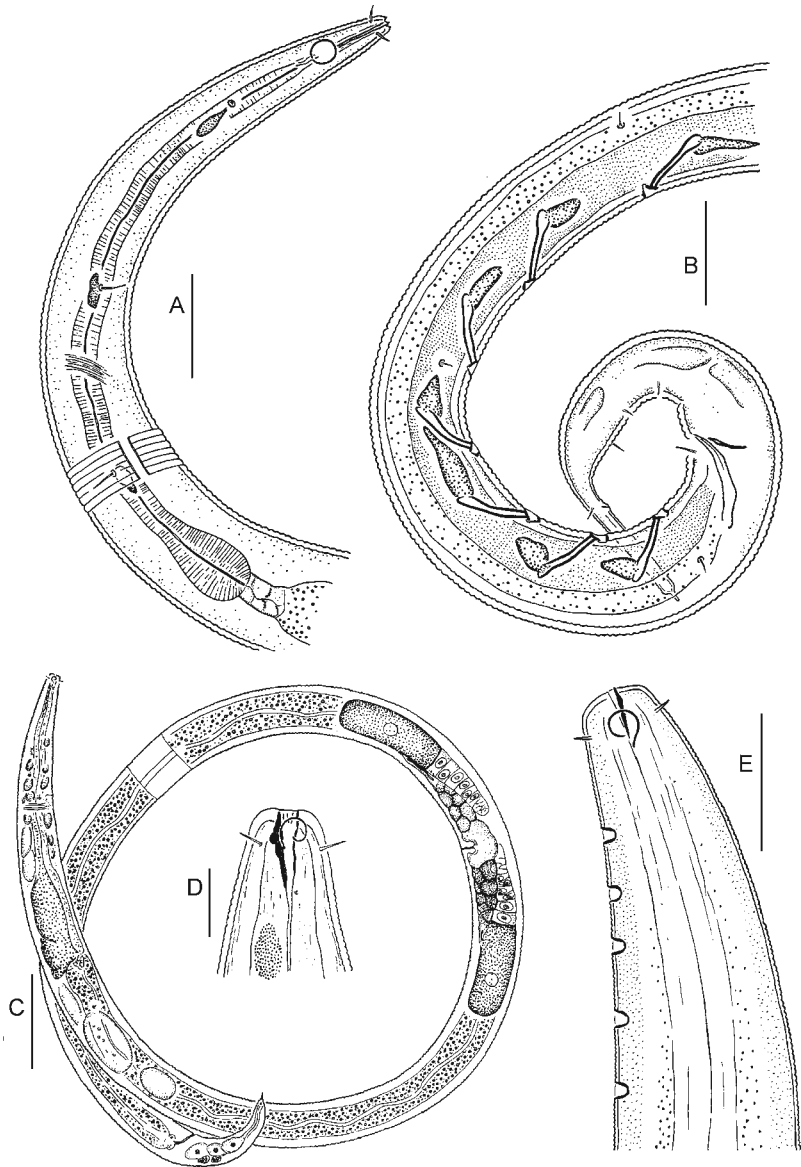
### Семейство Leptolaimidae Црley 1880

#### (Илл. 2.18 А–В)

Кутикула обычно с простой грубой кольчатостью, изредка кутикула кажется почти гладкой; часто выражены боковые поля кутикулы. Амфид позади головных щетинок. Пищевод равномерно-мышечный, часто с небольшим кардиальным бульбусом. Кардий обычно наружный, продолговатый. У многих видов имеются трубчатые преанальные супплекменты у самцов.

Leptolaimidae — обширное и крайне гетерогенное (парафилетическое по Lorenzen, 1981) семейство, виды которого обитают в очень широком диапазоне сред: в морских, солоноватых и пресных водоёмах, во влажном мхе и почве. Роды лептолаймид объединяются некоторой внешней похожестью: обычно они тонкие и субтильные, часто прозрачные, с суженным головным концом, слабо дифференцированной трубчатой стомой, преанальными трубчатыми супплекментами. В характеристиках семейства постоянны оговорки признаков — «чаще всего», «обычно», «иногда» и т.д. Признаки лептолаймид недавно обстоятельно проанализированы Головачовым и Бострёмом (Holovachov, Boström, 2004).

Из-за большого объёма и разнородности семейства его необходимо структурировать, разделив на подчинённые таксоны. Ниже представлен проект такого разделения на группы, условно обозначенные по родовым названиям, без формального установления новых подсемейств. Частью эти группы соответствуют ранее образованным таксонам. Эти группы не всегда можно однозначно диагностировать из-за наличия переходных видов и промежуточных видов. В какой-то степени ситуация в систематике семейства Leptolaimidae повторяет в меньшем масштабе



**Илл. 2.18.** Семейства Leptolaimidae и Camacolaimidae. **A, B:** *Leptolaimus elegans* (Schuurmans Stekhoven et De Coninck 1933) (Leptolaimidae), самец. **A:** передняя часть тела *L. elegans*. **B:** задняя часть тела *L. elegans*. **C, D:** *Camacolaimus tardus* De Man 1889 (Camacolaimidae), самка. **C:** общий вид *C. tardus*. **D:** голова *C. tardus*. **E:** *Deontolaimus papillatus* De Man 1880 (Camacolaimidae), самец. Масштаб: A, B, E — 20 мкм, C — 100 мкм, D — 10 мкм (A, B — ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ. C, D — ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ, из фораминиферы *Reophax curtus*, E — ориг., побережье Белого моря, Беломорская биостанция МГУ супралитораль, прибрежная солоноватая почва с корнями злака *Puccinella* sp.).

табе ситуацию в также разнородном отряде Plectida. Ниже перечислены только морские роды.

*Alaimella* Cobb 1920 (Alaimellinae Andr ssy 1976). Единственный род. Кутикула с чёткой грубой кольчатостью без латеральной мембраны; кольца могут быть с тонкой продольной исчерченностью. Стома не выражена. Пищевод с задним железистым расширением (пирумом). Кардий небольшой, сердцевидный, внутренний. Единственный задний яичник. Супплементов нет.

*Anomonema* Hopper 1963 (Anomonematinae Hopper 1963). Единственный род. Передний конец тела сужен в виде хоботка. Амфид с поперечно-овальной апертурой, в середине или в основании хоботка. Пищевод состоит из четырёх отделов: узкий прокорпус, расширенный мышечный корпус, узкий немышечный истмус с нервным кольцом, мышечный терминальный бульбус.

*Anonchus* Cobb 1913 (Anonchinae Andrassy 1973). Другие роды: *Assia* Gerlach 1957, *Haconmus* Andrassy 1973. Удлиненное цилиндрическое тело с усечённым головным концом. В хейлостоме шесть когтевидных склеротизаций. Эзофастома довольно объёмистая, со склеротизированными стенками. Тропические, приурочены к мангровым зонам и другим биотопам на границе суши и моря. В роде *Anonchus* большинство видов пресноводные.

*Cricolaimus* Southern 1914 (единственный род). Длинное (до 3 мм), прозрачное цилиндрическое тело. Ротовое отверстие щелевидное, очевидно, за счёт попарного слияния субвентральных и субдорсальных губ. В области хейлостомы толстое склеротизированное кольцо сложного строения. Пищевод с кардиальным бульбусом. Два вида, редкие и плохо изученные нематоды.

*Cynura* Cobb 1920. Другие роды: *Caribplectus* Andrassy 1973, *Plectolaimus* Inglis 1966. Крупные лептолаймиды длиной до 2–3 мм. Тело цилиндрическое, головной конец сужен. Кутикула чётко-кольчатая, с латеральной мембраной. Стома цилиндрическая или удлиненно-коническая. Пищевод цилиндрический, равномерно-мышечный, без бульбуса. Кардий внутренний. Медиовентральные супплементы спереди назад: 1) преанальные трубчатые, обычно сложно устроенные, 2) преанальная папилла, 3) одна или несколько постанальных папилл. Верхняя литораль, супралитораль, прибрежные дюны, преимущественно в тропиках и субтропиках.

*Leptolaimus* De Man 1876 (Leptolaiminae Црley 1880). Другие роды: *Antomicron* Cobb 1920, *Boveelaimus* Alekseev 1979, *Leptolaimoides* Vitiello 1971. Тело веретеновидное или удлинённо-веретеновидное. Кутикула грубо-кольчатая, у большинства видов имеется латеральная мембрана. Головные (III) сенсиллы в виде щетинок, реже папилл. Амфид позади головных щетинок, небольшой, округлый, нередко превращенный в задней части или в виде спирали в один оборот. Хейлостома невооружённая, эзофастома трубчатая, со слабо склеротизированными стенками. Пищевод тонкий мышечный, сзади расширен в небольшой мышечный терминальный бульбус. Преанальные супплементы альвеолярные спереди и трубчатые сзади, те или другие могут отсутствовать.

*Rhadinema* Cobb 1920. (Rhadinematidae Lorenzen 1981). Тело нитевидное, прозрачное. Чашевидная хейлостома с шестью кутикулярными рёбрами, соединёнными в основании кутикулярным кольцом. Эзофастома небольшая, коноидная. Пищевод тонкий, мышечный, без кардиального расширения. Хотя этот род выделен в

отдельное семейство (Lorenzen, 1981; Holovachov, Bostrum, 2004), по мнению Инглиса (Inglis, 1983) и моему мнению, род *Rhadinema* не более своеобразен, чем, например, *Alaimella*, *Cricolaimus* или *Anonchus* (последние два рода также имеют развитую арматуру хейлостомы), оставленные последними ревизиями в составе Leptolaimidae.

*Stephanolaimus* Ditlevsen 1918. Другой род: *Setostephanolaimus* Tchesunov 1994. Нитевидное, стекловидно прозрачное тело. Грубо-кольчатая кутикула, латеральной мембраны нет. Головные сенсиллы 6+4 или 6+6+4, где III или II+III в виде довольно длинных щетинок. Амфид в виде запятой (униспиральный), почковидный, подкововидный, асимметрично кармановидный или неясный. Стома маленькая коноидная или вообще не выражена. Тонкий цилиндрический пищевод без бульбуса. Кардий небольшой, наружный.

### **Семейство Camacolaimidae Micoletzky 1924**

#### **(Илл. 2.18 С–Е)**

Амфид униспиральный, в виде запятой, на уровне или впереди головных щетинок. Дорсальная стенка обычно превращена в продольный зуб или, по крайней мере, уплотнена. Тонкий пищевод к концу утолщается в продолговатый пирум, образованный в основном телом дорсальной пищеводной железы. Кардий внутренний. Семенники парные, оба направлены вперёд. Спиккулы тонкие, с вентрально повернутыми головками.

Роды: *Anguinoides* Chitwood 1936, *Camacolaimoides* De Coninck et Stekhoven 1933, *Camacolaimus* De Man 1889, *Dagda* Southern 1914, *Deontolaimus* De Man 1880, *Diodontolaimus* Southern 1914, *Listia* Blome 1982, *Neurella* Cobb 1920, *Onchiolistia* Blome 2002, *Onchium* Cobb 1920, *Procamacolaimus* Gerlach 1954, *Smithsoninema* Hope et Tchesunov 1999.

### **Семейство Haliplectidae Chitwood 1951**

#### **(Илл. 2.19 Е–F)**

Обычно нематоды окрашены в буроватые тона. Цилиндрическая стома почти не обособлена от просвета пищевода. Пищевод дифференцирован на отделы: 1) передний цилиндрический, 2) переднее небольшое мышечное вздутие, 3) широкий истмус с нервным кольцом, 4) мощный шаровидный мышечный бульбус, 5) продолговатый наружный кардий.

Роды *Haliplectus* Cobb 1913 и *Setoplectus* Vitiello 1971. Обитают преимущественно в грунте прибрежных дюн, в супралиторали и верхней литорали, у границы суши и моря.

### **Семейство Aegialoalaimidae Lorenzen 1981**

#### **(Илл. 2.19 А–D)**

Единственный род *Aegialoalaimus* De Man 1907. Амфид большой, круглый. Очень маленькая недифференцированная стома нечувствительно переходит в очень длинную слабо склеротизированную трубку, переходящую в просвет мышечного кардиального бульбуса. Пищеводная ткань вокруг трубки тонкая и слабо различима. Продолговатый наружный кардий.

Единственный род *Aegialoalaimus* De Man 1907.

**Семейство Cyartonematidae Tchesunov 1990****(Илл. 2.20 А–С)**

Кутикула гладкая. Тело тонкое, цилиндрическое. Голова треугольной формы. Большой круглый амфид. Стома не дифференцирована. Пищевод состоит из передней мышечной части, узкого истмуса с шейками фарингеальных желёз и конечного пирума, сложенного из тел фарингеальных желёз. Дорсальная и субвентральные железы открываются в просвет фаринкса на уровне головных щетинок. Средняя кишка слепая, ануса и ректума нет. Пора ренетты позади нервного кольца. Два очень больших целомацита между кардием и передней гонадой. Женские гонады своеобразного циартонематидного типа.

Роды: *Cyartonema* Cobb 1920, *Paraterschellingia* Kreis in Stekhoven 1935.

**Семейство Meyliidae De Coninck 1965****(Илл. 2.20 D–E)**

Очень близко предыдущему семейству, а отличается веретенновидным телом, кольчатой кутикулой со скульптурой в виде бугорков, шипиков или с покрытием из приклеившихся посторонних частиц. Главное различие: пищевод состоит из передней мышечной части и очень короткого суженного заднего отдела (истмуса) с нервным кольцом; зернистая дорсальная и стекловидные субвентральные пищеводные железы расположены свободно позади кардия по сторонам кишки.

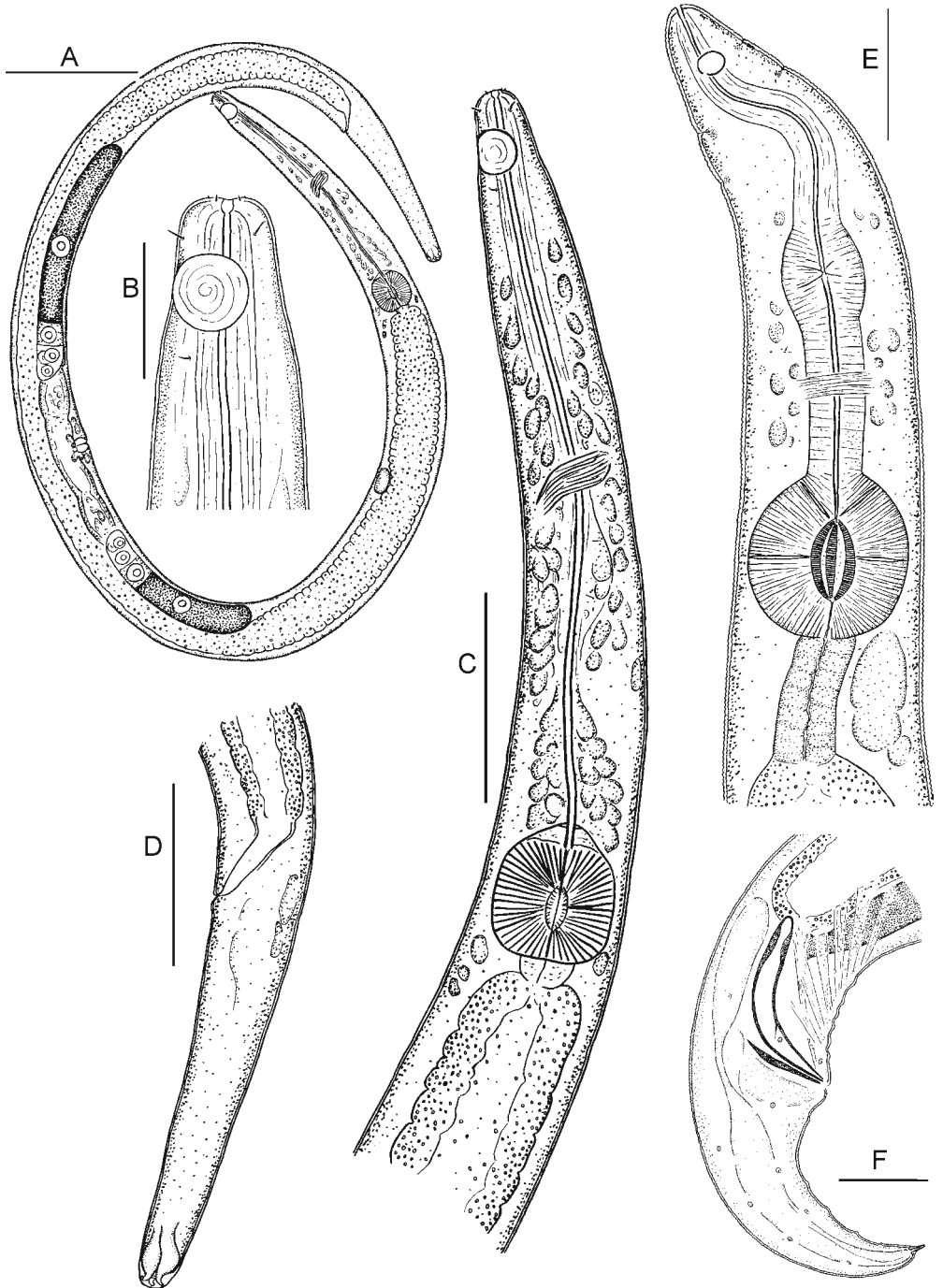
Роды: *Boucherius* Decraemer et Jensen 1981, *Gerlachius* Andróssy 1976, *Meylia* Gerlach 1956, *Noffsingeria* Decraemer et Jensen 1981.

**Семейство Paramicrolaimidae Lorenzen 1981****(Илл. 2.21 D–E)**

Тонкое длинное цилиндрическое буроватое тело, тонко-кольчатая кутикула. Голова как обрубленная. Три большие губы вокруг рта. Головные сенсиллы три раздельных круга 6+6+4, где I папиллы, а II и III щетинки, примерно равные. Амфид вентрально закрученный, в виде запятой или искривлённой груши. Стома узкая, слегка асимметричная, с клювовидными выступами в передней части. Пищевод короткий, цилиндровидный, мышечный. Ряд преанальных медиовентральных супплементарных органов в виде папилл на бугорках.

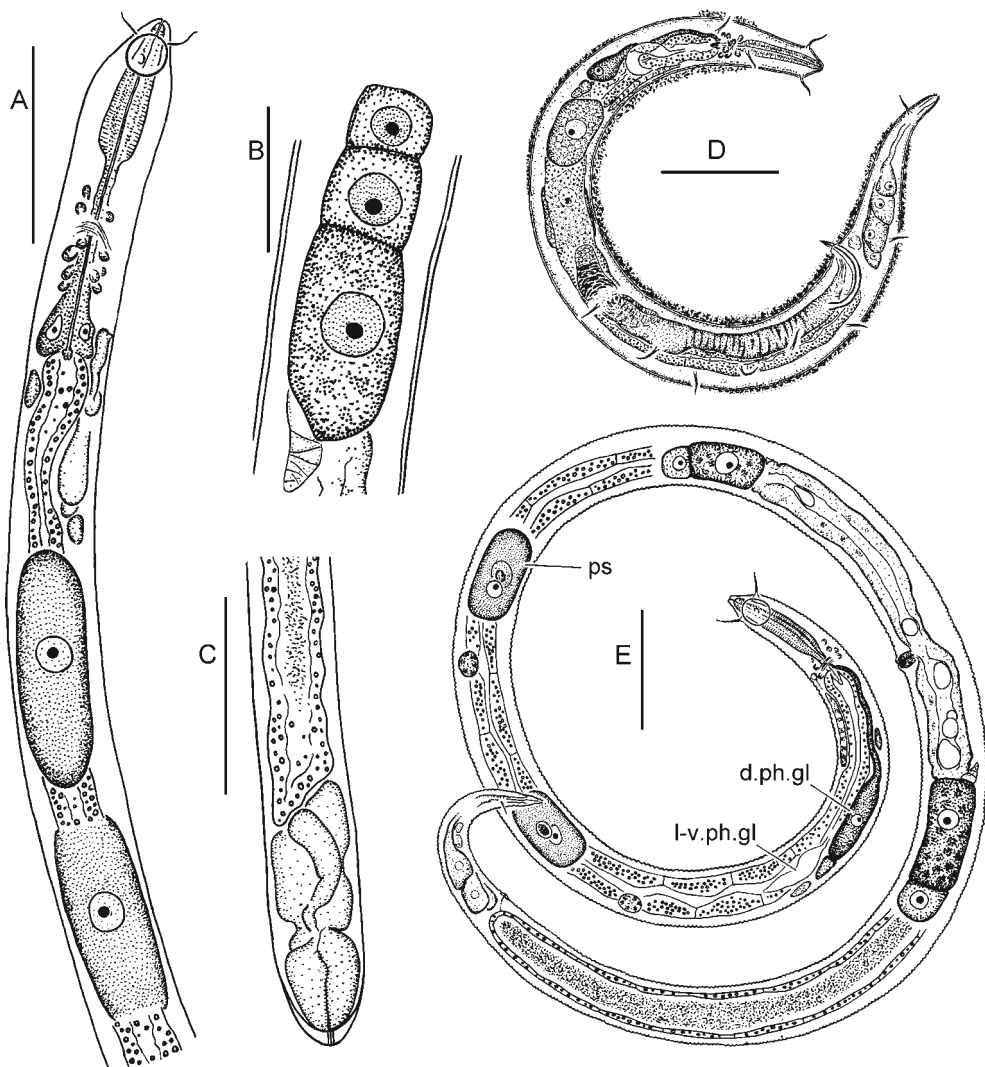
Единственный род *Paramicrolaimus* Wieser 1954 с тремя видами.

**Илл. 2.19.** Семейства Aegialoalaimidae и Haliplectidae. **A–D:** *Aegialoalaimus elegans* De Man 1907 (Aegialoalaimidae), самка. **A:** общий вид *Ae. elegans*. **B:** головной конец *Ae. elegans*. **C:** пищеводный отдел тела *Ae. elegans*. **D:** хвост *Ae. elegans*. **E, F:** *Haliplectus floridanus* Cobb in Chitwood 1956 (Haliplectidae), самец. **E:** пищеводная часть тела *H. floridanus*. **F:** хвост *H. floridanus*. Масштаб: А — 100 мкм; В, Е, F — 20 мкм; С, D — 50 мкм (А–D — из: Чесунов, 1990а. Е–F — ориг., Вьетнам, Нячанг, мангровая зона, заиленный песок).

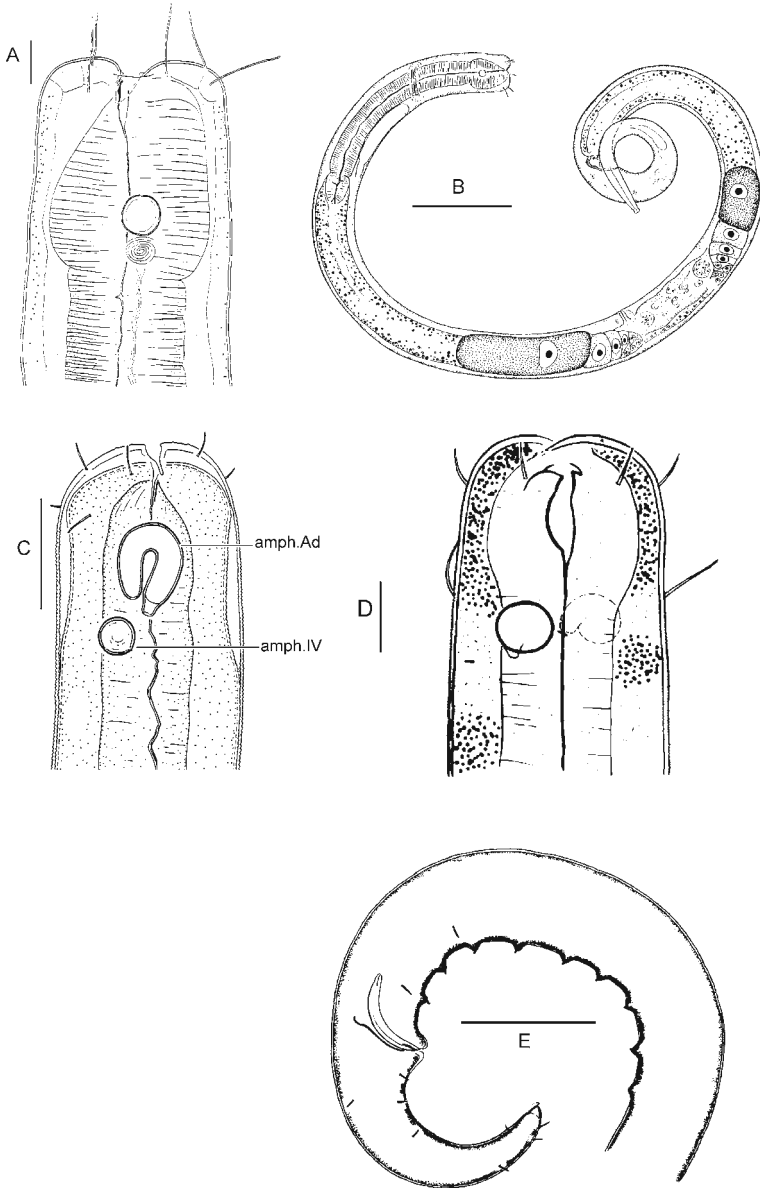


Илл. 2.19.





**Илл. 2.20.** Семейства Cyartonematidae и Meyliidae. **A–C:** *Cyartonema zosterae* (Allgöin 1929) (Cyartonematidae), самка. **A:** передняя часть тела *C. zosterae*. **B:** передний яичник *C. zosterae*. **C:** задняя часть тела *C. zosterae*. **D:** самец *Gerlachius lissus* (Gerlach 1956) (Meyliidae), общий вид. **E:** самка *Meylia alata* Gerlach 1956 (Meyliidae), общий вид. **d.ph.gl** — дорсальная пищеводная железа; **l-v.ph.gl** — латероventральная пищеводная железа; **ps** — целомоцит. Масштаб: A, C–E — 50 мкм, B — 20 мкм (из: Tchesunov, 1994).



**Илл. 2.21.** Семейства Tubolaimoididae и Paramicrolaimidae. **A–B:** самка *Tubolaimoides tenuicaudatus* (Allgöjn 1934) (Tubolaimoididae). **A:** голова *T. tenuicaudatus*. **B:** общий вид *T. tenuicaudatus*. **C:** голова самца *Chitwoodia tenuipharyngealis* Tchesunov 1993 (Tubolaimoididae), линяющего на взрослую стадию. **D–E:** *Paramicrolaimus mirus* Tchesunov 1988 (Paramicrolaimidae). **D:** голова самки *P. mirus*. **E:** хвост самца *P. mirus*. **amph.Ad** — амфид взрослой стадии; **amph.IV** — амфидиальная фовея на ещё не сброшенном экзувии IV стадии. Масштаб: A, C — 20 мкм, B — 100 мкм, D — 10 мкм, E — 50 мкм (A–C — из: Tchesunov, 1993. D–E — из: Чесунов, 1988).

### Семейство Tubolaimoididae Lorenzen 1981

#### (Илл. 2.21 А–С)

Тело цилиндрическое, почти не сужается к головному концу. Кутикула тонко-кольчатая. Рот окружён тремя большими губами, которые могут быть окружены кольцевой кутикулярной складкой. Головные сенсиллы 6+6+4, где I папиллы, а II и III сенсиллы — простые тонкие цилиндрические щетинки с апикальными порами, примерно равной длины в обоих кругах. Амфид круглый или петлевидный. Стома узкая и слабо дифференцирована, но её дорсальная стенка может быть сильнее склеротизирована. Пищевод цилиндрический, или мышечный, или тонкий и слабый, без видимой радиальной исчерченности. По наблюдениям Лоренцена (Lorenzen, 1981), дорсальная и субвентральные фарингеальные железы открываются в области стомы. Спикулы очень слабо склеротизированы.

Два рода, *Tubolaimoides* Gerlach 1963 и *Chitwoodia* Gerlach 1956, всего шесть видов.

### Семейство Ceramonematidae Cobb 1933

#### (Илл. 2.22)

Церамонематиды имеет очень характерный облик. Кутикула тела подразделена на жёсткие кольца, соединённые тонкими сочленовными мембранами из гибкой кутикулы. Каждое кольцо несёт восемь рёбер, которые последовательно во всех кольцах складываются в восемь килей, проходящих вдоль тела. Кутикула головы не подразделена на кольца, а образуем пулевидную головную капсулу. Из-за такой кутикулы церамонематиды кажутся панцирными. Головные сенсиллы 6+6+4, где I папиллы, II щетинки или папиллы, III щетинки. II и III разделены или сближены, но не соединяются в один круг. Амфиды чаще всего петлевидные, реже округлые или спиральные, или какой-нибудь другой формы. Стома не выражена, ротового вооружения нет. Пищевод тонкий, в передней половине мышечный, в задней части слабо мышечный или даже железистый. Два подсемейства.

*Ceramonematinae* Cobb 1933. II и III головные сенсиллы в виде одинаковых щетинок. Роды: *Ceramonema* Cobb 1920, *Dasyнемella* Cobb 1933, *Dasyнемoides* Chitwood 1936, *Metadasyнемella* De Coninck 1942, *Metadasyнемoides* Haspesslagh 1973.

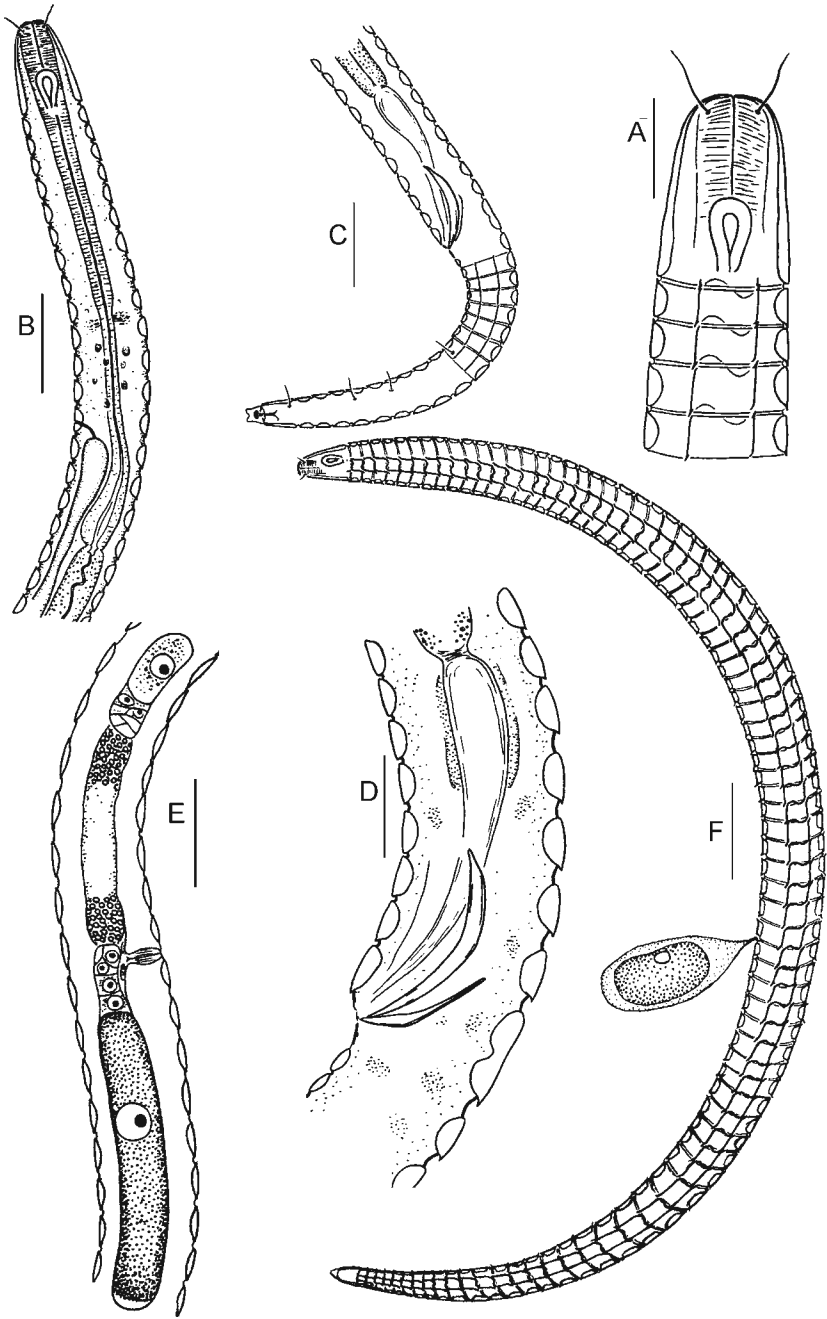
*Pselionematinae* De Coninck 1965. II сенсиллы в виде папилл, а III — щетинки. Роды: *Pselionema* Cobb 1933 и *Pterygonema* Gerlach 1954.

### Семейство Diplopetloididae Tchesunov 1990

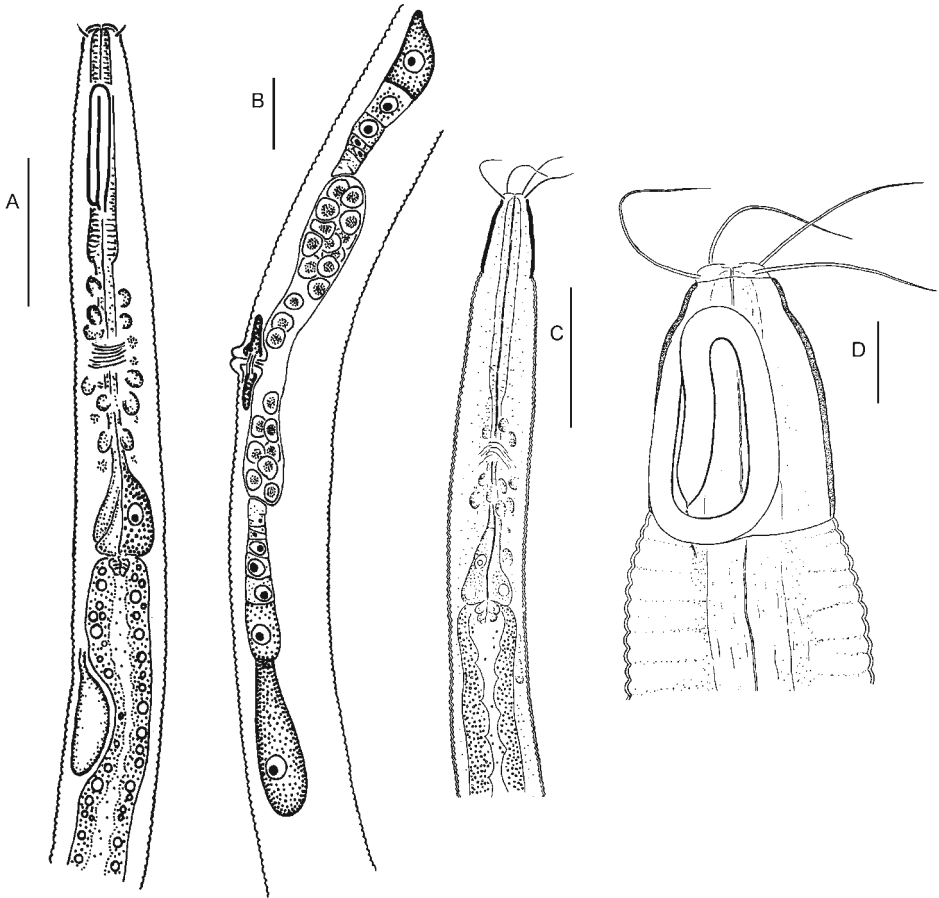
#### (Илл. 2.23 А–В)

Кутикула с тонкой или грубой кольчатостью. Четыре головные щетинки; передние головные сенсиллы представлены одним круглым из шести папилл или вообще не видны. Амфид большой, петлевидный, в виде перевёрнутой буквы U, вентрально загнутый. Рот маленький, очевидно, без губ. Пищевод в передней части мышечный, в задней части железистый. Ренетта, если она есть, открывается порой позади нервного кольца. Хвост конический, закруглённый на конце.

Единственный род *Diplopetloides* Gerlach 1962.



**Илл. 2.22.** *Pselionema simplex* De Coninck 1942 (Ceramonematidae). **A:** голова самца. **B:** передняя часть самца. **C:** хвост самца. **D:** ректум и копулятивный аппарат самца. **E:** женские гонады. **F:** общий вид взрослой самки с прикрепленным яйцом. Масштаб: A, D — 10 мкм, B, C, E — 20 мкм, F — 50 мкм (A–E — из: Tchesunov, 1995; F — из: Tchesunov, Miljutina, 2002).



**Илл. 2.23.** Семейства Diplopeltoididae и Tarvaïidae. **A-B:** самка *Diplopeltoides* aff. *nudus* (Gerlach 1956) (Diplopeltoididae). **A:** пищеводная часть тела *D.* aff. *nudus*. **B:** половые трубки *D.* aff. *nudus*. **C-D:** самка *Tarvaia kurilensis* Tchesunov 1991 (Tarvaïidae). **C:** пищеводная часть тела *T. kurilensis*. **D:** голова *T. kurilensis*. Масштаб: A, D — 10 мкм, B — 20 мкм, C — 50 мкм (A, B — ориг., Белое море, Беломорская биостанция МГУ; C, D — из: Чесунов, 1991).

### Семейство Tarvaïidae Lorenzen 1981

#### (Илл. 2.23 C-D)

Тело веретеновидное или тонкое цилиндрическое. Кутикула с чёткой крупной кольчатостью. Голова коническая, её кутикула утолщена и уплотнена в головной шлем в виде усечённого конуса. Четыре довольно длинные головные щетинки у основания губной области перед краем головного шлема. Амфид расположен на головном шлеме, он очень большой, в виде свободной, вентрально закрученной спирали, обычно в 1,25 оборота, причём свободный конец спирали (фовей) с наружной стороны амфида. Пищевод тонкий, слабо различим, в передней части он мышечный, в средней узкий, в задней части расширен в небольшой пирум.

Единственный род *Tarvaia* Allgjn 1929.

## Отряд Monhysterida Filipjev 1929

Кутикула кольчатая (изредка с продольной скульптурой) или гладкая. Головные сенсиллы 6+10 или 6+6+4, где I — папиллы или маленькие щетиночки, II и III — щетинки; в головной круг могут быть встроены дополнительные щетинки. Могут быть субцефалические щетинки, организованные в правильные круги. Амфид круглый, реже поперечно- или продольно-овальный, пузыревидный, с возможным постеродорсальным прерыванием канта, скрыто- или даже явно спиральный. Женские половые трубки прямые.

### Семейство Monhysteridae De Man 1876

(Илл. 1.16 F, 1.24, 1.29 C–D, 1.34 A–F, 5.3, 5.4, 12.1 C–E, 12.2)

И у самцов, и у самок гонада единственная передняя и расположена почти всегда справа от кишки. Кутикула чаще выглядит гладкой. Нередко имеются глазки. Стома окружена фарингеальной тканью. Средняя кишка из двух рядов клеток, дорсального и вентрального; самые передние клетки кишки часто дифференцированы в небольшое вздутие — прогастер. Ренетта обычно имеется и расположена справа от кишки. Каудальные железы открываются одним общим отверстием в спиннерете.

Как долго считалось (Lorenzen, 1978e), монхистериды не являются истинно морской группой, а обитают в основном в пресных, солоноватых, эстуарных местообитаниях. Есть даже почвенные виды. В море же монхистериды известны преимущественно в литоральных и супралиторальных местообитаниях, а также в местах скопления мёртвой органики и на поверхности других морских животных. Однако с началом экстенсивного исследования глубоководья выяснилось, что здесь обитает множество мелких и даже мельчайших видов монхистерин. Более, того, на абиссальных илах они могут численно преобладать. Монхистериды стали регистрироваться с началом применения новых методов сбора и выделения абиссальной мейофауны, в частности, применения мультикореров и ступенчатой промывки через серию сит, где наименьший размер ячеи 30 мкм.

Monhysterinae De Man 1876. *Monhystera* Bastian 1865, *Eumonhystera* Andrásy 1981, *Hieminema* Tchesunov et Portnova 2005, *Monhystrella* Cobb 1918, *Geomonhystera* Andrásy 1981, *Thalassomonhystera* Jacobs 1987. Эзофастома коноидная или воронковидная, со слабо склеротизированными стенками. В самом заднем отделе эзофастомы, в месте перехода в пищевод могут быть один-три микроонха. Вульва не склеротизирована. У самцов нет латероventральных папилл. Рулёк имеется или отсутствует.

Diplolaimelloidinae De Coninck 1965. *Cryonema* Tchesunov et Riemann 1995, *Diplolaimella* Allgen 1929, *Diplolaimelloides* Meyl 1954, *Gammarinema* Kinne et Gerlach 1953, *Monhystrium* Cobb 1920, *Odontobius* Roussel de Vauzeme 1834, *Tripylum* Cobb 1920. Эзофастома, по крайней мере, у личинок, разделена на передний воронковидный отдел и задний округлый с микроонхами. В разных родах преимущественное развитие получают либо передний, либо задний отделы эзофастомы. Вульва состоит из двух склеротизированных полуколец. У самцов по бокам клоаки латероventральные бурсальные крылья с папиллами, либо крыльев нет, но на их месте папиллы. В этой группе много симбиотических видов, часто довольно крупных, но есть и свободноживущие, в

частности, обитатели такой негостеприимной среды как морской лёд. Они рассмотрены в соответствующих главах.

*Hofmaenneria* Gerlach et Meyl 1954 и *Sphaerotheristus* Timm 1968 заслуживают объединения в отдельное семейство. Эзофастома объёмистая, призматическая или бочковидная, со склеротизированными стенками. Шейная пора позади нервного кольца. Оба рода ранее относились к семейству Xyalidae, наверное, по недоразумению, поскольку по всем ключевым признакам они соответствуют монхистеридам. По экологии *Hofmaenneria* и *Sphaerotheristus* сильно различаются: виды первого рода обитают преимущественно в крупных глубоких пресных и солоноватых озёрах с чистой водой, а виды второго рода на мангровых побережьях Бенгальского и Сиамского заливов.

### Семейство Xyalidae Chitwood 1951

#### (Илл. 2.24)

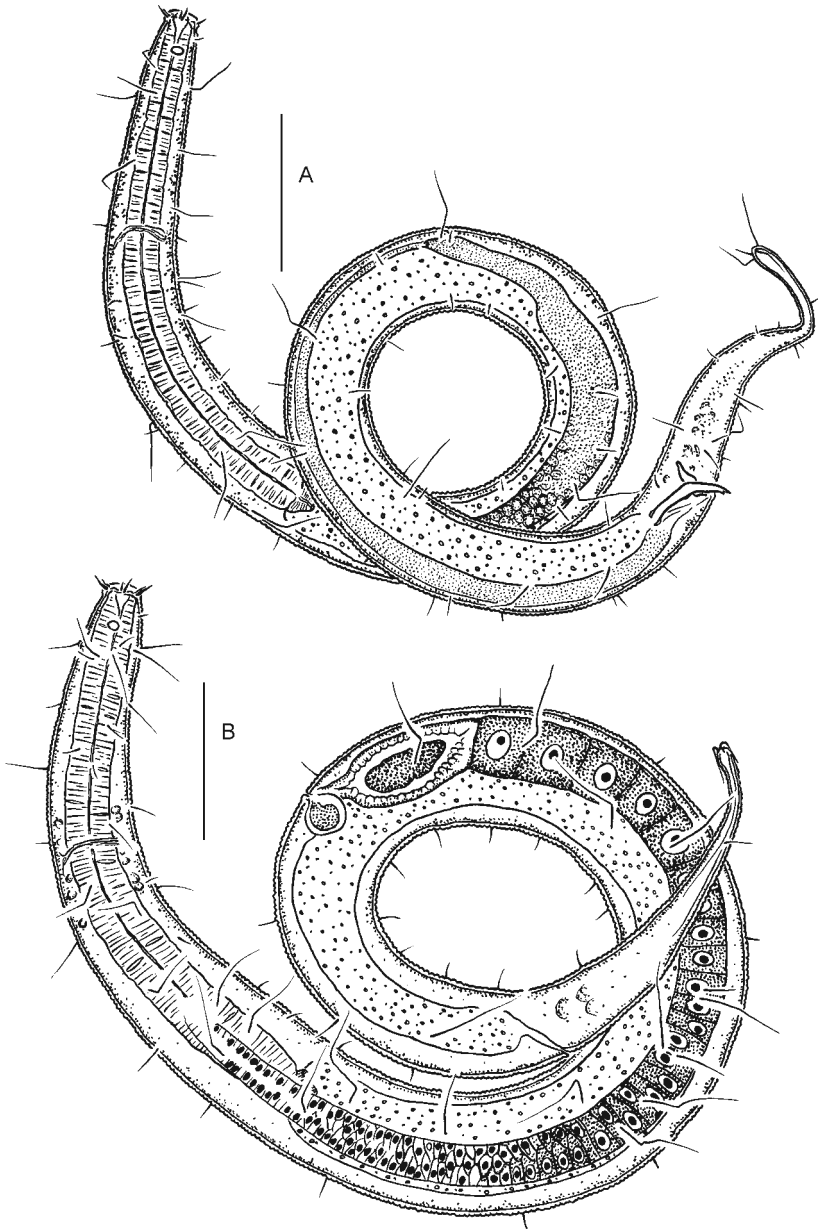
Семенников в большинстве случаев два, передний прямой слева от кишки, задний обращённый справа от кишки. Единственный передний яичник слева от кишки. Кутикула почти всегда кольчатая. В круг головных щетинок нередко встроены дополнительные щетинки. Ротовая полость обычно невооружённая, состоит из куполовидной хейлостомы и тетраэдрической эзофастомы. Ренетта в большинстве случаев отсутствует. Хвостовые железы, по-видимому, почти всегда открываются близкими, но раздельными порами.

Большое семейство, его виды многочисленны и обнаруживаются практически в каждой пробе морского грунта. Ксиалиды обитают не только в морях и океанах. Немало ксиалид живут в опреснённых водоёмах, где нередко доминируют по численности.

В семействе выделяются кластеры родов, которые различаются по строению хвоста и по экологии.

1) Хвост конический, заострённый, без терминальных щетинок (тип *Theristus*). Роды *Ammotheristus* Lorenzen 1977, *Dactylaimoides* Blome 2002, *Echinotheristus* von Thun et Riemann 1967, *Gonionchus* Cobb 1920(?), *Prorhynchonema* Gourbault 1982, *Paragonionchus* Blome 2002, *Pseudechinotheristus* Blome 2002, *Rhynchonema* Cobb 1920, *Spiramphinema* Wieser 1956, *Theristus* Bastian 1865, *Xenolaimus* Cobb 1920, *Xyala* Cobb 1920. Среда обитания — преимущественно чистый крупнозернистый песок с малым содержанием органического вещества. Некоторые роды вышли в маргинальные среды, требующие хорошо развитых фиксаторных органов (поверхность морских беспозвоночных, морской лёд), а также в почву. Основное направление эволюции в этой группе — усложнение строения кутикулы.

2) Хвост состоит из проксимальной конической и дистальной цилиндрической частей, кончик хвоста каплевидно вздут и несёт терминальные щетинки (тип *Daptonema*). Роды *Amphimonhystrella* Timm 1961, *Cobbia* De Man 1907, *Daptonema* Cobb 1920, *Elzalia* Gerlach 1957, *Filipjeva* Ditlevsen 1928, *Gnomoxyala* Lorenzen 1977, *Linhystra* Juario 1974, *Megalamphis* De Coninck 1965, *Mongolotheristus* Tsalolikhin 1985, *Paramonhystera* Steiner 1916, *Parelzalia* Tchesunov 1991, *Pseudosteineria* Wieser 1956, *Retrotheristus* Lorenzen 1977, *Scaptrella* Cobb 1917, *Steineria* Micoletzky 1922,



Илл. 2.24. Семейство Xyalidae: *Daptonema setosum* (Buetschli 1874), самец (А) и самка (В). Масштаб 100 мкм (ориг., Белое море, Кандалакшский берег, эстуарий Чёрной реки).



*Stylotheristus* Lorenzen 1977, *Wieserius* Chitwood et Murphy 1964, *Zygonemella* Cobb 1920. Преимущественная среда обитания — заиленный или сильно заиленный песок, ил. Основные направления эволюции — дифференциация ротовой полости и копулятивного аппарата.

3) В третью группу попадают роды, либо недостаточно изученные, либо промежуточные по строению хвоста, либо содержащие виды с разной формой хвоста: *Amphimohnystra* Allgйн 1929, *Cenolaimus* Cobb 1913, *Dactylolaimus* Cobb 1920, *Marisalbinema* Tchesunov 1991, *Metadesmolaimus* Stekhoven 1935, *Omicronema* Cobb 1920, *Promonhystra* Wieser 1956, *Valvaeolaimus* Lorenzen 1977. Возможно, дальнейшее исследование этих родов позволит сократить или даже ликвидировать третью группу за счёт разнесения её видов по двум первым.

### Семейство *Sphaerolaimidae* Filipjev 1918

(Илл. 1.21)

Кутикула тонко-кольчатая или оптически гладкая. Сенсиллы головного конца 6+10, при этом I сенсиллы в виде папилл, а II и III сенсиллы в виде коротких и малозаметных щетинок; однако немного позади расположен круг из восьми групп (реже восьми одинарных) длинных субцефалических щетинок. Ротовая полость в основном образована хейлостомой, очень объёмистая, бочковидная, со сложно дифференцированными стенками, где особенно выделяется отдел с толстыми грубо-зернистыми или губчатыми стенками («шагреновое кольцо»). Ренетта имеется. Обычно два семенника по разные стороны от кишки. Единственный передний яичник слева или справа от кишки. Поры хвостовых желёз раздельные.

Роды: *Doliolaimus* Lorenzen 1966, *Metasphaerolaimus* Gourbault et Boucher 1981, *Parasphaerolaimus* Ditlevsen 1918, *Sphaerolaimus* Bastian 1865, *Subsphaerolaimus* Lorenzen 1978.

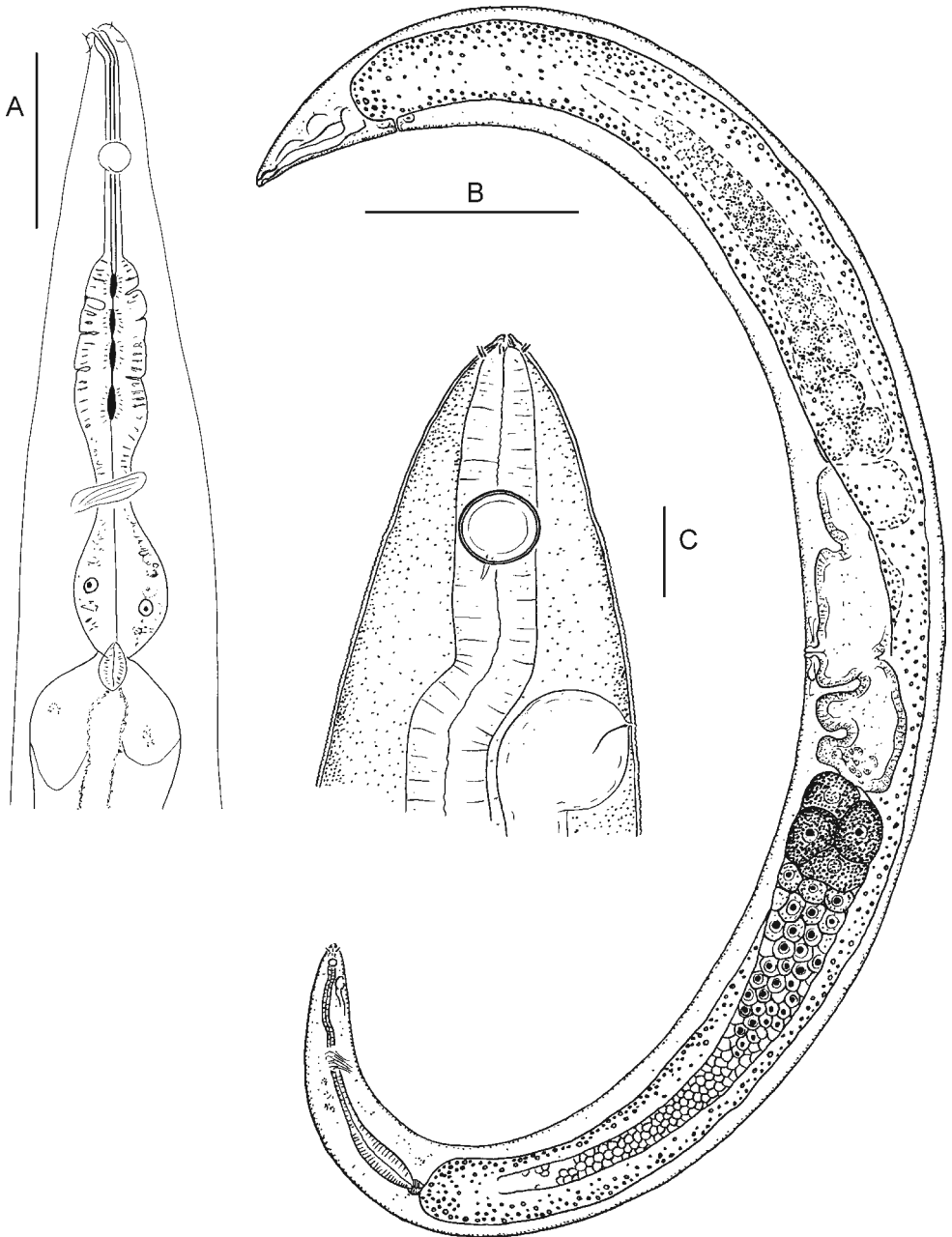
*Sphaerolaimidae* — специализированная к хищничеству филогенетическая ветвь, близкая к ксиалидам. Наиболее близкий к сферолаймидам род в пределах *Xyalidae* — *Steinera*, у неё также имеется восемь групп длинных субцефалических щетинок, ренетта и сходный тип копулятивного аппарата.

Подобно видам *Selachinematidae*, сферолаймиды активные хищники, питающиеся другими свободноживущими нематодами.

### Семейство *Bodonematidae* Jensen 1991

(Илл. 2.25 А)

Тело веретенновидное, толстое. Кутикула тонкая, гладкая. Головные сенсиллы 6+6+4, где I — папиллы, а II и III — короткие щетинки. Амфид округлый, в виде спирали в один оборот. Рот ведёт в длинную фарингальную трубку, окружённую пищеводной манжетой и занимающую примерно треть всей длины фаринкса. За передней трубчатой частью фаринкса следует средний отдел, состоящий из четырёх последовательных мышечных бульбусов, в каждом из которых линзовидное утолщение кутикулы. Далее назад пищевод сужается в истмус и снова расширяется в грушевидный пирум, где различимы ядра дорсальной и двух субвентральных железистых клеток. Передние четыре клетки кишки, отличающиеся гомогенной цитоплазмой,



**Илл. 2.25.** Семейства Bodonematidae и Fusivermidae. **A:** *Bodonema vossi* Jensen 1991 (Bodonematidae), пищеводный отдел тела самки. **B–C:** *Fusivermis fertilis* Tchesunov 1996 (Fusivermidae). **B:** *F. fertilis*, общий вид самки. **C:** *F. fertilis*, голова самца. Масштаб: A — 50 мкм, B — 200 мкм, C — 10 мкм (A — из: Jensen, 1991. B, C — из: Tchesunov, 1996).

образуют прогастер. Женские половые трубки прямые и парные, но передняя заметно крупнее задней. Соответственно, вульва сдвинута назад на 3/4 длины тела. Семенники парные, противоположные. Спиккулы короткие, дуговидные, рулѣк с дорсо-каудальными апофизом. Хвост тупоконический.

Типовой и единственный род *Bodonema* Jensen 1991 с единственным видом *B. vossi* Jensen 1991, открытый в глубоководье Норвежского моря.

### Семейство Fusivermidae Tchesunov 1996

#### (Илл. 2.25 В–С)

Тело веретеновидное, толстое, сильно суженное к обоим концам. Тонко-кольчатая кутикула. Десять очень коротких головных щетинок в одном круге. Амфид круглый. Ротовая полость крошечная, едва заметная. Пищевод мышечный, дифференцирован на длинный тонкий цилиндрический отдел и заднее овальное расширение. Кардий наружный, короткий. Экскреторная пора и ампула ренетты позади нервного кольца. Женские гонады парные прямые, большие, выпускают большое количество сравнительно мелких яиц. Рулѣк без дорсокаудального апофиза. Хвост короткий, конический.

Типовой и единственный род *Fusivermis* Tchesunov 1996 с единственным видом *F. fertilis* Tchesunov 1996. Известен только из Белого моря, на мягких грунтах от 10 м и глубже.

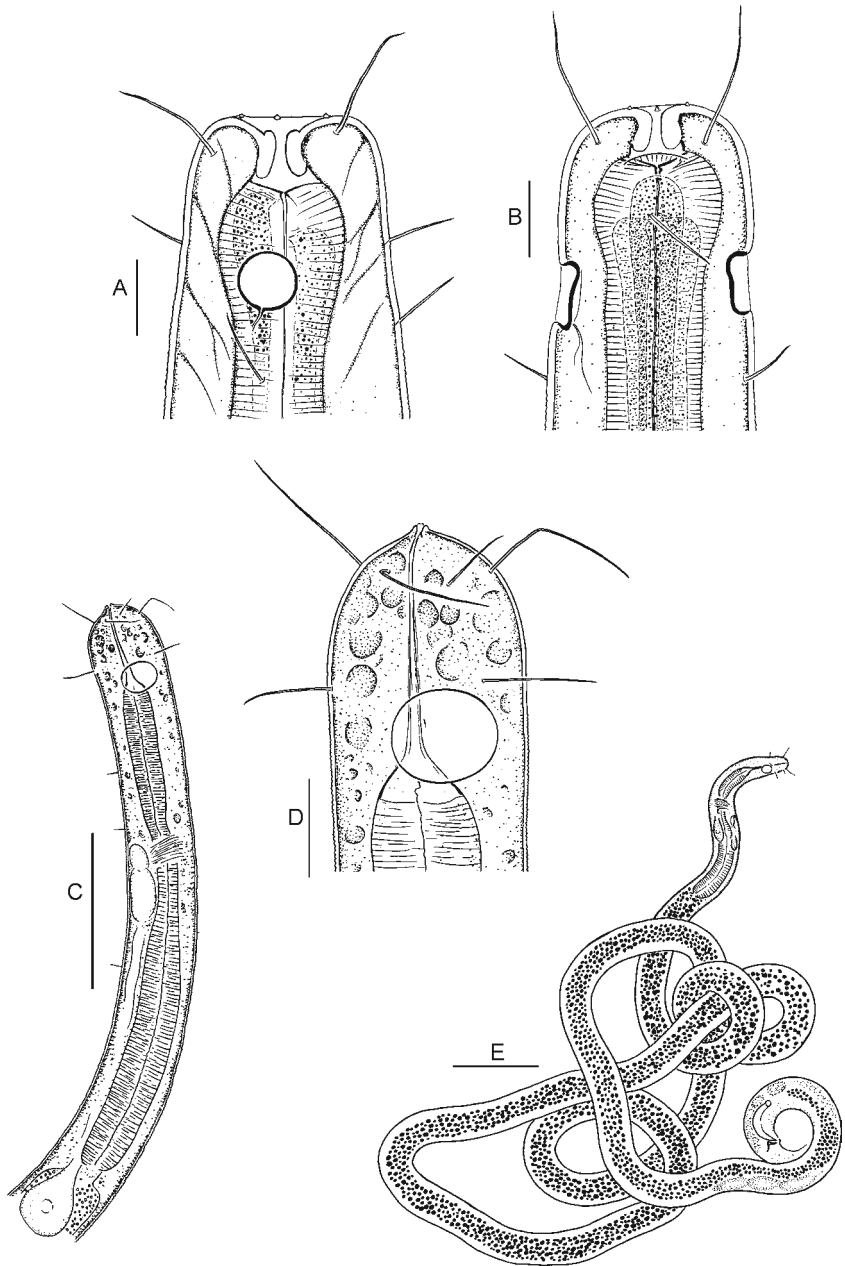
### Семейство Linhomoeidae Filipjev 1922

#### (Илл. 2.26 А–В)

Обычно очень длинное цилиндрическое тело с как бы обрубленным передним концом. Кутикула тонко-кольчатая, без латеральной дифференциации. Головные сенсиллы 6+6+4 или 6+10, где I — папиллы, II — папиллы или щетинки, III щетинки, обычно недлинные; в III или II+III круг иногда встроены дополнительные щетинки, которые могут изменять симметрию головного конца. Амфид или идеально круглый, или округлый с постеродорсальным прерыванием, в виде запятой, реже петлевидный или спиральный в один оборот. Ротовое отверстие маленькое, круглое, без губ. Кутикула вокруг рта модифицирована в виде ввёрнутого внутрь кольцевого валика, образующего маленькую тесную хейлостому. Эзофастома тоже маленькая, если вообще выражена. Пищевод равномерно-мышечный, может быть с кардиальным бульбусом. Кардий чаще наружный продолговатый, реже маленький внутренний. Экскреторная пора пре- или постневральная. Обычно два прямых яичника, реже один передний. Семенники обычно парные противоположные, реже один передний. Спиккулы всегда короткие, дуговидные, головчатые, рулѣк с дорсокаудальными апофизами. Супплементы, если есть, маленькие поровидные. Хвост удлинѣнно-конический, с утолщением на конце; однако хвост часто частично лизируется и укорачивается, принимая форму культи.

Три слабо очерченных подсемейства.

*Desmolaiminae* G. Schneider 1926. Головные сенсиллы 6+6+4, где I и II — папиллы, а III — щетинки. Стома со слабо выраженным эзофастомным отделом. Роды *Anticyathus* Cobb 1920, *Desmolaimus* De Man 1880, *Linhomoella* Cobb 1920, *Megadesmolaimus* Wieser 1954, *Metalinhomoeus* De Man 1907, *Prosphaerolaimus*



**Илл. 2.26.** Семейства Linhomoeidae и Siphonolaimidae. **A, B:** *Metalinhomoeus typicus* De Man 1907 (Linhomoeidae), головы самцов, видны концевые отделы пищеводных желёз (**A** — вид с латеральной стороны, **B** — с медианной стороны); **C, D:** *Siphonolaimus roervikensis* Allgén 1946 (Siphonolaimidae), самка (**C** — пищеводный район тела; **D** — голова). **E:** *Siphonolaimus* sp. (Siphonolaimidae), общий вид. Масштаб: A, B — 10 мкм; C, E — 100 мкм; D — 20 мкм (ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ).

Filipjev 1918, *Sarsonia* Gerlach 1967, *Terschellingia* De Man 1888, *Terschellingioides* Timm 1967.

Eleutherolaiminae Gerlach et Riemann 1973. Головные сенсиллы 6+4+4, где I — , II и III — щетинки; в головной области могут быть две дополнительные латеральные и/или медианные щетинки (гомология головным сенсиллам других нематод не вполне ясна). Объемистая призматоидная эзофастома со склеротизированными параллельными рабдионами. Роды *Eleutherolaimus* Filipjev 1922, *Metalaimus* Kreis 1928.

Linhomoeinae Filipjev 1922. Головные сенсиллы 6+10, где I папиллы, а II и III щетинки; в головной круг могут встраиваться дополнительные щетинки. Эзофастома может быть с небольшими склеротизациями и зубчиками. *Anticyclus* Cobb 1920, *Didelta* Cobb 1920, *Disconema* Filipjev 1918, *Halinema* Cobb 1920, *Linhomoeus* Bastian 1865, *Monhysteroides* Timm 1961, *Paralinhomoeus* De Man 1907, *Perilinhomoeus* Stekhoven 1950, *Prolinhomoeus* Timm 1961, *Sphaerocephalum* Filipjev 1918.

Довольно странная особенность многих линхомеид, например видов *Megadesmolaimus*: лизис и укорочение хвоста. Личинки обладают нормальным хвостом с терминальным утолщением и спиннеретой, тогда как у взрослых хвост с конца в большей или меньшей степени разрушается и превращается в бесформенную культю; спиннерета при этом исчезает (Чесунов, 1986б). У одного из видов *Paralinhomoeus* этот процесс упорядочен: у личинки хвост состоит из проксимальной конической и чётко обособленной дистальной цилиндрической частей, а у взрослых цилиндрическая часть аккуратно отпадает по месту сужения, и хвост остаётся коротким коническим (Hendelberg, 1977).

## Семейство Siphonolaimidae Filipjev 1918

### (Илл. 2.26 С–Е)

Тело очень длинное, цилиндрическое. Кутикула тонко-кольчатая, без боковых полей. Головные сенсиллы 6+6+4, где I — папиллы, а II и III — два тесно сближенных круга щетинок; обычно перед амфидом ещё шесть равных субцефалических щетинок (две медианные и по две латеромедианные с каждой стороны). Большой круглый амфид. Длинная тонкая шприцевидная эзофастома может чуть-чуть выдвигаться вперёд, при этом мягкая кутикула хейлостомы сминается в складки. Пищевод мышечный, слегка сужен в середине в области нервного кольца, а к заднему концу расширен в слабый продолговатый бульбус. Имеется трёхъярусная система мышц пищевода снаружи от его базальной мембраны. Короткий наружный кардий. Кишка и гиподерма с включениями, которые окрашивают нематоду в угольно-чёрный цвет. Амбула ренетты в области нервного кольца или позади него. Единственный передний яичник, как и единственный семенник слева кишки. Спикулы короткие, дуговидные, рулёк с дорсо-каудальными апофизами. Преанальные медиоventральные супплекменты маленькие, незаметные. Хвост конический, с терминальной спиннеретой, но часто лизируется, становясь тупо-закруглённым.

Типовой род *Siphonolaimus* De Man 1893. Сифонолаймус имеет общие черты с линхомеидами и даже может рассматриваться как специализированная ветвь в пределах Linhomoeidae.

К Siphonolaimidae отнесены также причудливые безротые нематоды *Astomonema* Ott et al. 1982 и *Parastomonema* Kito 1989. Они, однако, резко отличаются от сифонолаймид парными яичниками: скорее оба рода должны рассматриваться как специализированные линхомеиды. У видов обоих родов нет рта, пищевода и ректума, лишённая просвета кишка содержит внутриклеточных прокариотических симбионтов, за счёт хемосинтезирующей активности которых живут нематоды.

## Отряд Araeolaimida De Coninck et Schuurmans Stekhoven 1933

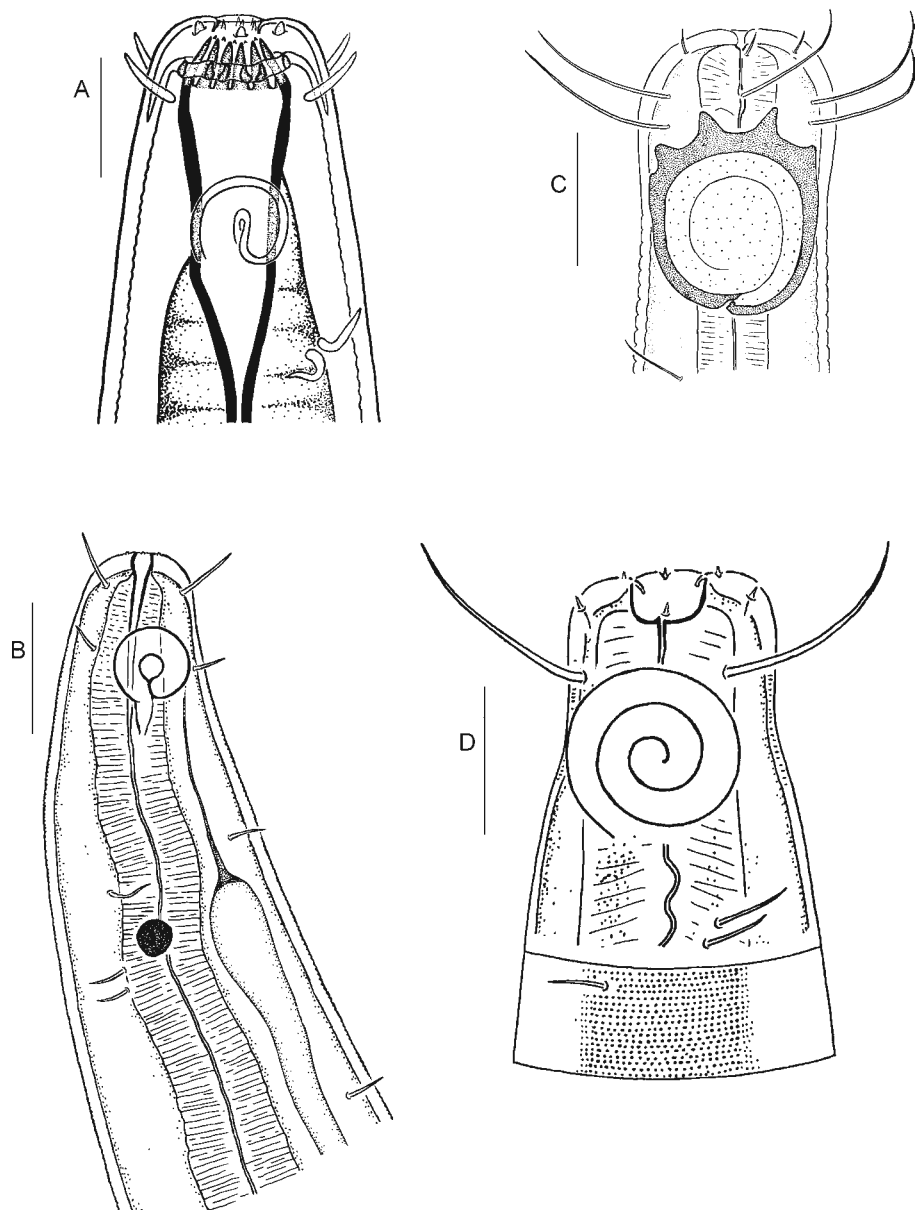
Кутикула кольчатая (может быть с продольной ребристостью) или гладкая. Головные сенсиллы 6+6+4, где I папиллы, II — папиллы, реже щетинки, III — щетинки. Амфид петлевидный или спиральный, реже округлый с постеродорсальным прерыванием канта (в виде запятой). Буккальная полость развита в разной степени; стома невооружённая или вооружённая, шестью одонтиями хейлостомы или меньшими онхами эзофастомы. Не бывает трубчатых преанальных супплементов у самцов. Женские половые трубки прямые, изредка может быть одна задняя гонада.

### Семейство Axonolaimidae Filipjev 1918

(Илл. 1.20, 2.27 А)

Кутикула тонко-кольчатая или гладкая, изредка с пунктацией. Головные сенсиллы 6+6+4, где I и II папиллы, а III — щетинки. Амфид в большинстве случаев большой петлевидный или подкововидный, но иногда редуцирован до неполной петли или поры. В онтогенезе петлевидному амфиду предшествует круглый, с постеродорсальным прерыванием в месте отходящего нерва. Хорошо развитая большая ротовая полость состоит из хейлостомы и эзофастомы. Хейлостома имеет форму усечённого конуса, а её стенки вооружены шестью (обычно) склеротизированными одонтиями, дистально заострёнными или двузубыми. Эзофастома в форме удлинённого тетраэдра или трехгранной призмы со склеротизированными стенками, наполовину окружена пищеводной манжетой. При раскрытии рта одонтии выворачиваются наружу перпендикулярно оси стомы. Пищевод тонкий, мышечный, иногда с задним бульбоидным вздутием. Позади стомы в пищеводе может быть слабое расширение пищевода с некоторой дифференциацией кутикулы. Экскреторная пора на уровне стомы или передней трети пищевода. Яичники парные или реже один задний. Семенники обычно парные и оба направлены вперёд, реже один передний. Спикулы дуговидные короткие, рулёт с дорсо-каудальными апофизами. Могут быть крошечные преанальные супплементы. Хвост конический или утончающийся в задней части с небольшим утолщением на конце.

Роды: *Aequalodontium* Smolanko et Belogurov 1993, *Apodontium* Cobb 1920, *Ascolaimus* Ditlevsen 1919, *Axonolaimus* De Man 1989, *Margonema* Cobb 1920, *Namibnema* Vincx et Furstenberg 1989, *Nicascolaimus* Riemann 1986, *Odontophora* Buetschli 1874, *Odontophoroides* Boucher et Helleouet 1977, *Parascolaimus* Wieser 1959, *Parodontophora* Timm 1963, *Pseudolella* Cobb 1920, *Synodontium* Cobb 1920, *Synodontoides* Hopper 1963.



**Илл. 2.27.** Отряд Araeolaimida, головы представителей четырёх семейств. **A:** *Axonolaimus sera* Tchesunov 1976 (Axonolaimidae), голова. **B:** *Coninckia macroseta* Tchesunov 2000 (Coninckiidae), голова самца. **C:** *Araeolaimus* sp. (Diplopeltidae), голова самки. **D:** *Sabatieria strigosa* Lorenzen 1972 (Comesomatidae), голова самца. Масштаб: A — 5 мкм; B–D — 10 мкм. (A — ориг. рис. О. И. Смоляноко, Каспийское море у Махач-Калы, водорослевые обрастания камней; B — ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ; C–D — из: Tchesunov, 2000).

**Семейство Coninckiidae Lorenzen 1981****(Илл. 2.27 С)**

Небольшие нематоды с удлинённым цилиндрическим телом. Кутикула гладкая или кольчатая. Головные сенсиллы 6+6+4, где I — папиллы, а II и III равные по длине щетинки в двух раздельных, но сближенных кругах. Амфид большой, мультиспиральный, часто на щитке утолщенной кутикулы. Стома не выражена. Пищевод тонкий, на заднем конце может быть расширен. Экскреторная пора на уровне задней части пищевода. Кардий внутренний. Парные прямые яичники. Парные противоположные семенники. Спикулы короткие, дуговидные или прямые. Супплементов нет, кроме преанального шипа.

Типовой и единственный род *Coninckia* Gerlach 1956 с шестью видами.

**Семейство Comesomatidae Filipjev 1918****(Илл. 2.27 D)**

Тело от веретеновидного до нитевидного. Кутикула пунктирована; точки обычно располагаются поперечными рядами, причём латеральные точки крупнее. Эти различимые в оптический микроскопом точки или бляшки — опорные палочки в полужидком матриксе мезокутикулы, соединяющие более плотные внешний и внутренний слои (Iken, 1978); на поверхность кутикулы эти палочки не выступают и потому не видны в сканирующий электронный микроскоп. Головные сенсиллы 6+6+4, I — папиллы, II — папиллы или щетинки, III — щетинки; II и III сенсиллы могут быть сближены в один круг. Амфид большой, мультиспиральный. Ротовая полость обычно небольшая, с зачаточными или явными, тремя или шестью зубовидными образованиями. Пищевод равномерно мышечный, постепенно расширяющийся назад. Экскреторная пора сразу позади нервного кольца. По крайней мере, у некоторых родов (*Sabatieria*) экскреторная система различно устроена у разных полов: у самцов она состоит из одной вентральной и двух субвентральных клеток, а у самок одна вентральная клетка. Парные противоположные яичники. Семенники парные, противоположные. Обычно имеется ряд преанальных супплементов, разных по строению в разных родах. Хвост обычно проксимально конический, дистально суженный, с терминальным каплевидным утолщением.

Роды: *Cervonema* Wieser 1954, *Comesoma* Bastian 1865, *Comesomoides* Gourbault 1980, *Dorylaimopsis* Ditlevsen 1918, *Expressonema* Smolanko et Belogurov 1991, *Hopperia* Vitiello 1969, *Laimella* Cobb 1920, *Metacomesoma* Wieser 1954, *Metasabatieria* Timm 1961, *Paracomesoma* Hope, Murphy 1972, *Paramesonchium* Hopper 1967, *Pierrickia* Vitiello 1970, *Sabatieria* Rouville 1903, *Scholpaniella* Sergeeva 1973, *Vasostoma* Wieser 1954.

**Семейство Diplopeltidae Filipjev 1918****(Илл. 2.27 В)**

Кутикула гладкая, тонко- или грубо-кольчатая, может быть с тонкой продольной ребристостью. I и II папиллы часто неразличимы, III — короткие щетинки. Амфид петлевидный (может быть на кутикулярном щитке) или в виде спирали в один оборот. Могут быть глазки. Ротовая полость узкая, маленькая или вообще не выражена;



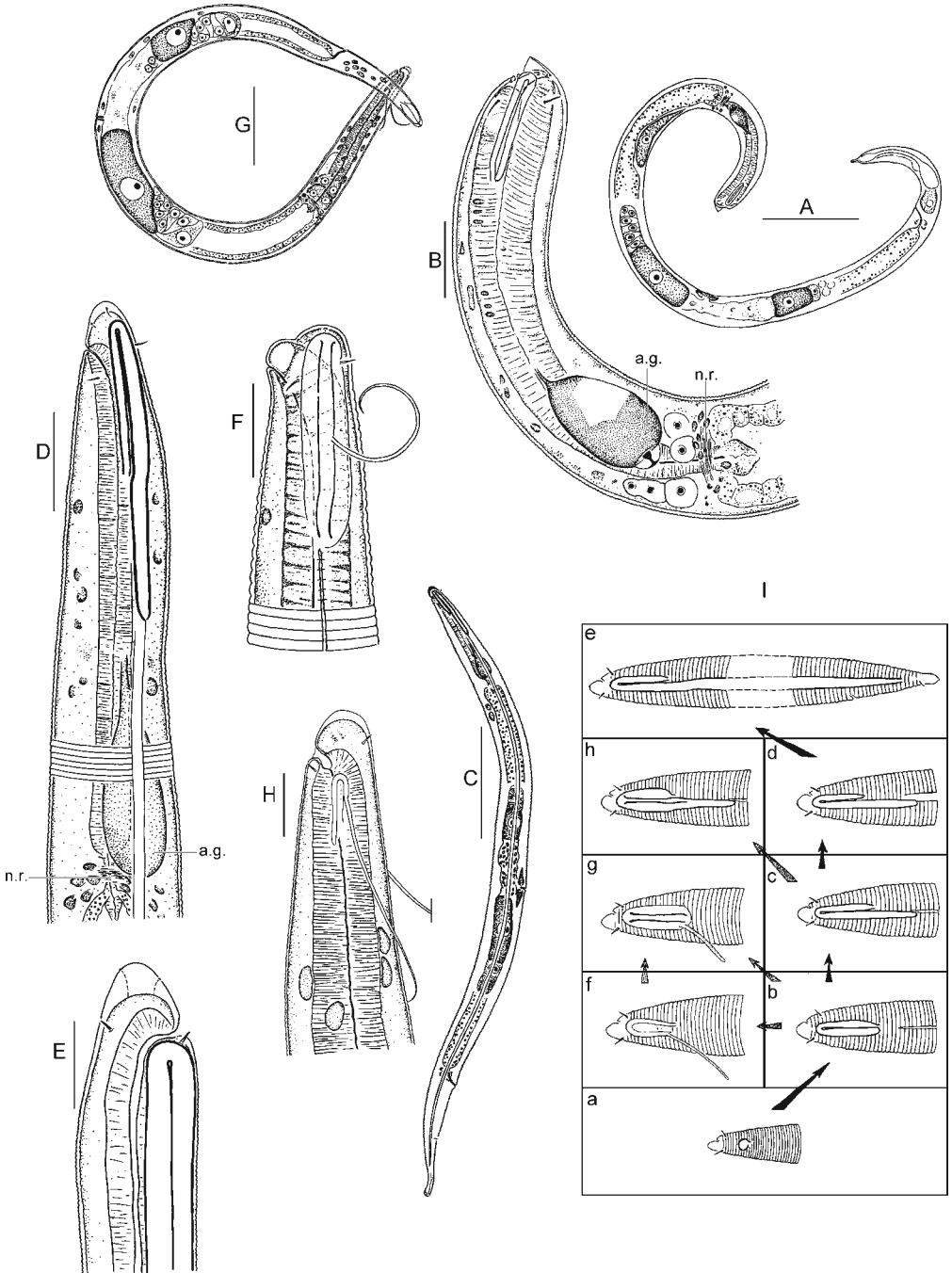
никакого вооружения нет. Пищевод равномерно мышечный, цилиндрический, редко с задним мышечным расширением, ещё реже с задним железистым расширением. Яичники прямые, парные, реже продольные. Два почвенных рода, все остальные морские.

Морские роды: *Araeolaimus* De Man 1888, *Campylaimus* Cobb 1920, *Diplopeltis* Cobb in Stiles et Hassal 1905, *Diplopeltula* Gerlach 1950, *Metaraeolaimoides* De Coninck 1936, *Morlaixia* Vincx et Goubault 1988, *Pararaeolaimus* Timm 1961, *Pseudaraeolaimus* Chitwood 1951, *Sotherniella* Allgén 1932, *Striatodora* Timm 1961.

Род *Campylaimus* отличается весьма необычными чертами, о чём стоит рассказать отдельно (илл. 2.28). Ротовое отверстие смещено на спинную сторону, в результате чего у нематоды имеется «рыло» — преоральный участок тела с терминально утолщенной кутикулой. Об адаптивном значении этого морфологического феномена можно только догадываться. Есть ещё несколько родов морских нематод, где рот более или менее смещён из терминального положения, и почти всегда на спинную сторону — это некоторые *Diplopeltula*, а также *Pseudocella* (Leptosomatidae) или *Theristus aculeatus* (Xyalidae). Вентральное смещение рта имеет место у *Morlaixia* (Diplopeltidae). В роде *Campylaimus* смещение рта выражено в наибольшей степени, однако и здесь можно найти форму, где рот только чуть-чуть скошен, *C. lefeveri*. Перемещение ротового отверстия влечёт за собой и другие нарушения радиальной симметрии головного конца: наклон плоскости головных щетинок, а у ряда видов и уменьшение числа внешних губных папилл. Например, у *C. inaequalis* только две

---

**Илл. 2.28.** Виды с дорсально смещённым ротовым отверстием. **A:** *Campylaimus cylindricus* Gerlach 1956 (Diplopeltidae), общий вид самки. **B:** тот же экземпляр *C. cylindricus*, передняя часть тела. **C:** неизвестный вид «*Campylaimus*» 1, общий вид самки; вентральная ветвь амфициальной фовеи отделена от латеральной мембраны в кутикуле тела. **D:** тот же экземпляр, передняя часть тела. **E:** неизвестный вид «*Campylaimus*» 2; вентральная ветвь амфициальной фовеи сливается с латеральной мембраной кутикулы. **F:** неизвестный вид «*Campylaimus*» 3, голова самца; трёхлопастная фовея амфида резко отделена от латерального гребня кутикулы, студенистое тело (*coepus gelatum*) амфида выдаётся наружу в виде усика. **G:** неизвестный род Diplopeltoidea, общий вид самки; фовея амфида короткая петлевидная; антидромные яичники. **H:** тот же экземпляр, головной конец. **a.g.** — тело амфициальной железы; **n.r.** — нервное кольцо. **I:** Гипотетическая схема эволюции амфида у *Campylaimus*-подобных нематод со спинным ртом (**a** — небольшой округлый амфид с постеродорсальным прерыванием, ещё не идентифицированный вид из Белого моря; **b** — короткий петлевидный равноплечий амфид, самка *Campylaimus cylindricus*; **c** — неравноплечий амфид с преобладанием вентральной ветви, латеральная дифференциация кутикулы в виде узкого гребня; **d** — неравноплечий амфид, латеральная дифференциация кутикулы в виде широкой мембраны; **e** — вентральная ветвь неравноплечего амфида слита с латеральной мембраной, большинство видов *Campylaimus*; **f** — небольшой петлевидный равноплечий амфид со свободно выдающимся *coepus gelatum*; **g** — слияние ветвей с образованием трёхлопастного амфида на основе равноплечего петлевидного; **h** — слияние ветвей неравноплечего петлевидного амфида с образованием трёхлопастного амфида, *Campylaimus rimatus*. Масштаб: AB C — 100 мкм, D, F — 20 мкм; E, H — 10 мкм; G — 50 мкм (A, B — юго-западная часть Северного моря, сублитораль, песчаный грунт; C–D, F — глубоководье юго-восточной Атлантики; E, G–H — Белое море; все ориг.).



Илл. 2.28.

хорошо различимые папиллы на головном конце, по одной с каждой латеральной стороны. У других видов *Campylaimus* отмечалось по две папиллы по бокам тела.

Амфиды *Campylaimus* представляют собой уникальную модификацию петлевидного типа, где вентральная ветвь настолько велика, что тянется через всё тело и кончается в задней части хвоста. Такой амфид кажется подобием боковой линии рыб, также сенсорного органа, тянущегося от головы до хвоста. Для *Campylaimus*-подобных форм можно построить трансформационный ряд из современных родов и видов, имитирующий эволюционное развитие такого амфида (илл. 2.28 I). Исходный вариант — короткий равноплечий петлевидный амфид. Правда, у *Campylaimus* такого амфида не бывает, но он есть во внешних родственных группах, у других *Diplopeltidae*, а также у *Diplopeltoidea* и *Axonolaimidae*. Следующий этап — удлинение вентральной ветви и превращение амфида в неравноплечий. Этот этап реализуется у некоторых видов *Campylaimus* (*C. minor*, *C. cylindricus*, *C. striatus*), а также у немногих родов близких семейств (*Diplopeltula*, *Diplopeltoidea*, *Parodontophora*, *Pseudolella*). У трёх вышеназванных видов *Campylaimus* имеется узкий латеральный кутикулярный гребень, проходящий непосредственно вдоль дорсального края вентральной стороны ветви амфида и далее назад через всё тело. У других видов на месте гребня широкая латеральная мембрана (у *C. cylindricus* она чаще отсутствует, а если есть, не доходит до амфида). У одного ещё нового неопубликованного вида *Campylaimus* в постэмбриональном развитии широкой мембране предшествует узкий гребень. Поэтому в трансформационном ряду латеральная мембрана следует за латеральным гребнем. Наконец, у большинства видов *Campylaimus* вентральная ветвь амфида полностью сливается с равной ей по ширине латеральной мембраной до полного исчезновения границы между ними, это наиболее типичный вариант амфида, обычно включаемый в родовой диагноз *Campylaimus*. Наконец, последняя стадия — амфид дополнительно усложнён широким промежутком между ветвями, отчего амфид становится как бы трёхколенным (*C. rimatus*, *C. mirus*).

Другая, весьма любопытная и ранее неизвестная особенность некоторых *Campylaimus* — огромные амфидиальные железы. Особенно большие и сложные они у *C. cylindricus* (илл. 2.28 В, D). С каждой стороны задней части пищевода вздутые тела желёз с зернистым содержимым. Хотя канальное соединение шейки железы с амфидом не прослеживается, нет сомнения в том, что это именно амфидиальные железы. Похожие гипертрофированные амфидиальные железы есть у самцов *Leptosomatium* (Enoplida); для этого рода даже предполагается, что они функционально замещают отсутствующую ренетту (Bongers, 1983).

Наконец, у *Campylaimus* очень оригинально устроен пищевод. На большем протяжении он цилиндрический, с радиальной мышечной исчерченностью. Однако самая задняя часть пищевода сужена, и именно здесь помещается нервное кольцо (илл. 2.28 В, D). Похожую ситуацию можно найти в семействе *Meuylidae*, но у них заднее смещение нервного кольца обусловлено просто редукцией задней части пищевода, в связи с тем, что пищеводные железы выходят за пределы этого органа и свободно лежат в полости тела. У многих десмосколецид нервное кольцо тоже смещается в заднюю суженную часть пищевода, очевидно, по той же причине, что у *Meuylidae*.

## Отряд *Desmoscolecida* Filipjev 1929

Тело чаще короткое и толстое, веретеновидное, либо недлинное цилиндрическое. Кутикула кольчатая, часто клейкая, с отложениями секрета, посторонними частицами или кутикулярной скульптурой в виде шпиков или бородавок. Головные сенсиллы 6+4, где передний круг папиллы (неизвестно, I или II) или 0+4, где сенсиллы III — щетинки. Амфид округлый или пузыревидный. Головные или соматические щетинки на цоколях. Рот маленький, обычно без губ; ротовая полость маленькая или не выражена. Ренетты нет. Яичники прямые, парные. Анальное отверстие на вершине конического выступа.

Помимо семейства *Desmoscolecidae*, которое является ядром отряда, в его состав включали *Meuiliidae* и даже *Cyartonematidae* (Decraemer, 1977; Inglis, 1983; Lorenzen, 1981; De Ley, Blaxter, 2002). Однако эти группы могут иметь лишь поверхностное сходство с десмосколецидами (Tchesunov, 1994); здесь оба семейства отнесены к *Plectida*. Семейство *Peresianidae* ранее, насколько мне известно, не относили к *Desmoscolecida*. Риманн с соавторами считали род *Peresiana* (ныне это младший синоним *Manunema*) переходным между *Leptolaimidae* и *Desmoscolecidae* (Riemann et al., 1971). В настоящей работе *Peresianidae* соединены с *Desmoscolecidae* на основании прямых яичников и наличия постаментов у щетинок (правда, у пересианид цоколи имеются у соматических щетинок, а у десмосколецид — у головных).

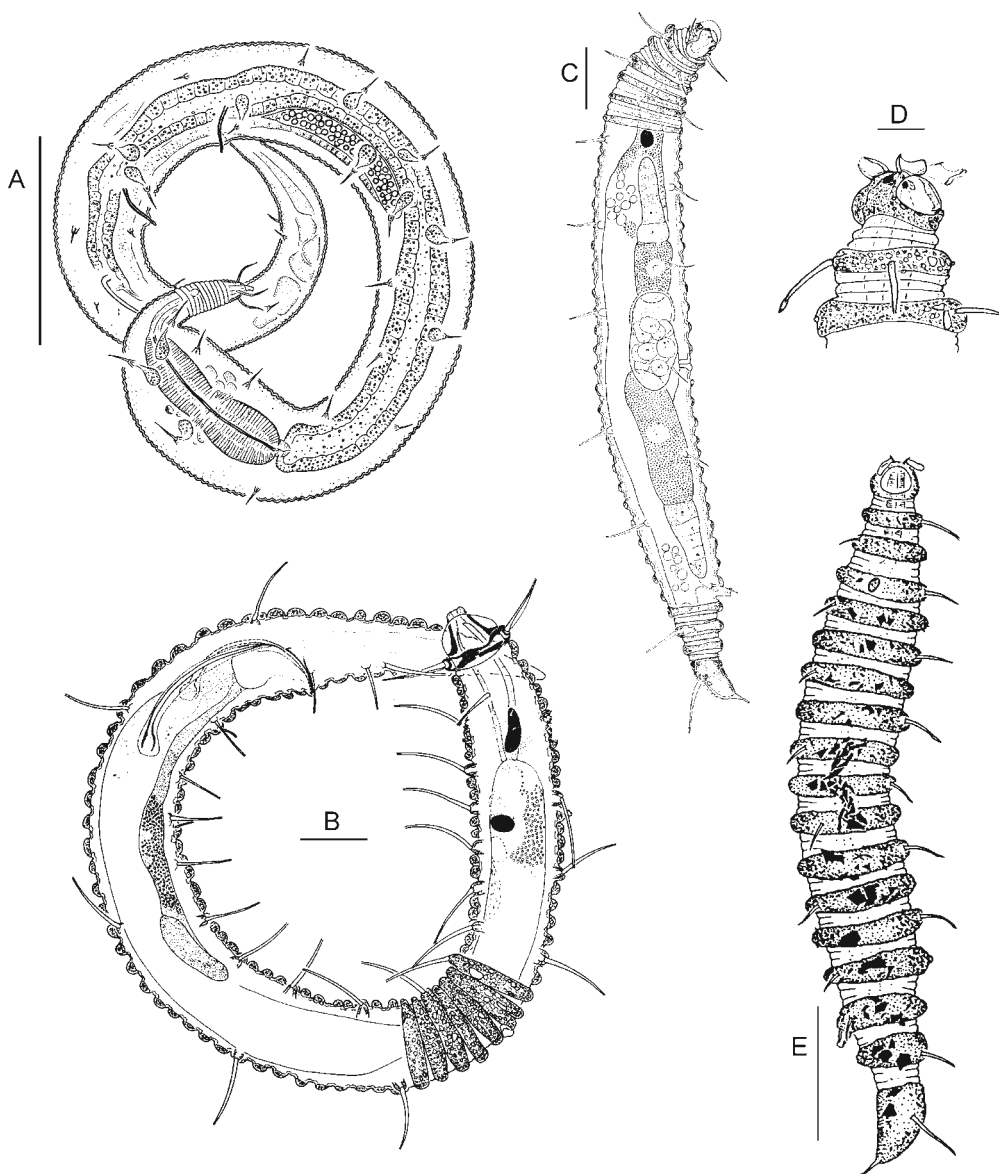
### Семейство *Desmoscolecidae* Shipley 1896

#### (Илл. 2.29 В–Е)

Нематоды крайне своеобразного облика, легко отличимые от видов других отрядов. Тело чаще короткое, толстое, веретеновидное, либо недлинное веретеновидное. Кутикула кольчатая, она либо с шпиками, иглами, бородавками, либо с отложениями клейкого секрета и приставшими посторонними частицами. В последнем случае клейкий секрет образует широкие и выпуклые кольцевые валики — десмы, а сама нематода своей резкой кольчатостью напоминает аннелиду или безногую личинку насекомого. Голова резко обособлена от тела. Головные сенсиллы в виде одного круга из шести папилл, которые могут быть не видны, и четырёх головных щетинок на постаментах (цоколях). Амфиды большие, пузыревидные. Рот маленький, ротовой полости нет. Пищевод короткий, в его задней части могут выступать пищеводные железы; иногда пищевод усложнённой формы (*Quadricomoides*). На уровне передней суженной части средней кишки (постфаринкс) два жёлто-коричневых тела, выглядящих как гомогенные капли. Ренетты нет. Яичники парные прямые. Анальное отверстие на вершине небольшого сосочка. У многих видов по бокам хвоста расположены органы в виде кружков — так называемые фазматы. На хвосте удлинённая терминальная трубочка спиннереты.

В отряде одно семейство *Desmoscolecidae* Shipley 1896 с тремя подсемействами.

Подсемейство *Desmoscolecinae* Shipley 1896. Кутикула с секреторными отложениями и прилипшими посторонними частицами. Субдорсальных соматических щетинок больше, чем субвентральных; есть пара субдорсальных щетинок на конечном кольце хвоста. Семенник один, передний. Роды *Desmolorenzia* Freudenhammer



**Илл. 2.29.** Семейства Peresianidae и Desmoscolecidae. **A:** *Manunema proboscidis* Gerlach 1957 (Peresianidae), общий вид самца. **B:** *Tricoma paracapitata* Decraemer et Tchesunov 1996 (Desmoscolecidae), общий вид самца. **C:** *Desmoscolex labiosus* Lorenzen 1969 (Desmoscolecidae), общий вид самки. **D:** голова самки *Desmoscolex petaloides* Lorenzen 1972. **E:** общий вид самки *D. petaloides*. Масштаб: А — 50 мкм, В, С — 20 мкм; D — 10 мкм, E — 40 мкм. (А — ориг., Белое море, Кандалакшский залив, Беломорская биостанция МГУ; В–Е — из: Decraemer, Tchesunov, 1996).

1975, *Desmoscolex* Claparede 1863, *Pareudesmoscolex* Weischer 1962, *Protricomoides* Timm 1970.

Подсемейство Greeffiellinae Filipjev 1929. Кутикула орнаментирована шипами, бородавками или зубчатой каймой на кольцах; отложений секрета и прилипших посторонних частиц нет. Субдорсальных соматических щетинок больше, чем субвентральных. Семенник один, передний. Роды *Calligyryus* Lorenzen 1969, *Greeffiella* Cobb 1920, *Greeffiellopsis* Schrage et Gerlach 1975, *Hapalomus* Lorenzen 1969, *Progreeffiella* Timm 1970.

Подсемейство Tricominae Lorenzen 1969. Кутикула почти всегда с секреторными отложениями и посторонними частицами. Субвентральных соматических щетинок больше, чем субдорсальных; на конечном хвосте хвоста нет щетинок. Два противоположно направленных семенника. Роды *Antarcticonema* Timm 1978, *Demanema* Timm 1970, *Desmogelachia* Freudenhammer 1975, *Desmotimmia* Freudenhammer 1975, *Haptotricoma* Lorenzen 1977, *Paratricoma* 1956, *Protricoma* Timm 1970, *Quadricoma* Filipjev 1922, *Quadricomoides* Decraemer 1976, *Tricoma* Cobb 1893, *Usarpnema* Timm 1978.

В организации и биологии десмосколецид много необычного. Многие из них очень малы. Например, в средиземноморском глубоководье открыта *Tricoma pygmaea* с длиной тела взрослых особей 145–230 мкм (Soetaert, Decraemer, 1989), это одна из самых мелких известных нематод. У многих родов в кутикуле выделяются так называемые главные кольца, они широкие и высокие, и разделены двумя-четырьмя более узкими и низкими промежуточными кольцами (интерзонами). Главные кольца покрыты отложениями секрета с приклеенными посторонними частицами, в совокупности образующими мощные кольцевые валики, десмы. При этом собственно кутикула тонка и ультраструктурно проста; в ней слабо дифференцирована слоистость, но под десмами обнаруживаются множественные везикулы (собств. набл.).

Локомоция десмосколецид своеобразна. Из-за своего короткого тела они не могут двигаться, змеевидно извиваясь, как другие нематоды. Вдоль тела располагаются мощные соматические щетинки, их число и положение постоянно и специфично для конкретных таксонов. Живые *Desmoscolex*, по литературным данным (Stauffer, 1924) и собственным наблюдениям, ползают по ровной поверхности спиной вниз и брюшной стороной вверх, как бы переступая соматическими щетинками.

Из-за плотной малопрозрачной кутикулы и мелких размеров у десмосколецид плохо различимо внутреннее строение. Однако, в анатомии *Desmoscolecidae*, видимо, есть много необычного. Так, пищевод очень короткий, а нервное кольцо сдвинуто назад, у *Tricominae* совсем к его заднему концу, напоминая ситуацию у *Campylaimus* (*Diplopeltidae*). Весьма сложно преобразован пищевод у *Quadricomoides*: в задней части пищевода его дорсальный сектор глубоко эвагинирует в просвет и срастается с противоположной стенкой в области субвентральных радиусов, при этом внутренний просвет пищевода подразделяется на три камеры (Decraemer, 1976).

У очень многих десмосколецид на уровне задней части пищевода — передней части средней кишки имеются два овальных желто-коричневых тела, обычно обозначаемых как оцеллы (глазки). Однако, как верно отметил Лоренцен (Lorenzen, 1981), эти структуры едва ли имеют отношение к фоторецепции, поскольку: 1) не имеют типичной формы пигментного бокала; 2) их наличие/отсутствие изменчиво внутри

вида; 3) имеются не только у мелководных, но и у глубоководных видов, где в абсолютно афотических условиях не бывает нематод с настоящими глазками. На ультратонких срезах эти структуры выглядят плотно-слоистыми телами без каких-либо видимых мембранных или цитоплазматических компонентов (собств. данные).

Немало любопытного в биологии десмосколецид. Самки откладывают небольшое число яиц, которые зачастую носят с собой прикреплёнными к телу специальными субвентральными щетинками в виде пружинок (*Desmoscolex*), либо просто приклеенными к задней части тела (*Tricoma part.*). Эмбрионы в этих яйцах имеют простую тонкую кутикулу. Личинки зачастую резко отличаются по кутикуле от взрослых: например, у личинок *Desmoscolex balticus* нет характерных главных колец с десмами, а вместо этого тонкая, тонко-кольчатая кутикула с мельчайшими шипиками (ранее такие личинки даже описывались под специальным родовым названием *Eudesmoscolex* — Lorenzen, 1971).

Однако среди десмосколецид есть не только причудливые и необычные по наружности виды. Например, виды рода *Protricoma* очень тонкие и изящные, кольчатость их кутикулы едва заметна — и вместе с тем, это настоящие десмосколециды с двумя пигментными тельцами на уровне начала средней кишки и фазматами на хвосте (Decraemer, Soetaert, 1989). Прототрикомы имеют более плезиоморфный облик по отношению к большинству десмосколецид.

Десмосколециды — в основном, морские нематоды, местами очень многочисленны в сублиторали и в глубоководье. Однако род *Desmoscolex* настоящий убиквист: большинство видов распределено в море, от литорали до абиссали, но, кроме того, есть виды из прибрежных солоноватых маршей, немногие настоящие почвенные и единичные настоящие пресноводные виды.

### Семейство *Peresianidae* Vitiello et De Coninck 1968

(Илл. 2.29 А)

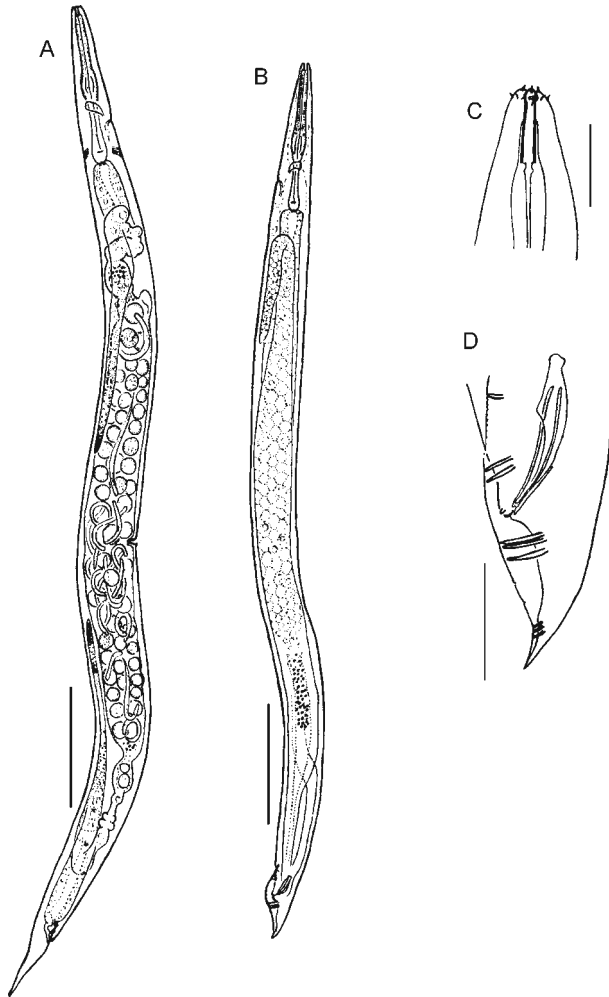
Очень мелкие нематоды (<0,5 мм) с толстым телом. Передняя часть тела вытянута в тонко-конический, очень подвижный хоботок, задняя часть пищеводного отдела, напротив, сильно вздута и является самой толстой частью тела. Передний и задний концы обычно закручены на брюшную сторону. Кутикула чётко-кольчатая, без латеральной дифференциации. Амфид далеко позади головных щетинок, округлый, с неясным, вентрально прерванным кантом. Соматические щетинки в два паралатеральных ряда с каждой боковой стороны тела, резко отличаются от головных: каждая из них на подставке-цоколе в виде усечённого конуса и связана с гиподермальной железой. Ротовое отверстие на вершине конического выступа; стома удлинённая, трубчатая со слабо склеротизированными стенками. Передняя часть пищевода (в хоботке) тонкая немышечная, остальная часть пищевода расширена, мышечная; нервное кольцо в средней части мышечного отдела, т.е. позади середины пищевода. Анальное отверстие у самок на вершине конического выступа. Семенник единственный, загнут назад. Спикулы тонкие, слабые, с вентрально подогнутыми головками. Могут быть два преанальных трубчатых супплементов. Яичники парные, прямые.

Единственный род *Manunema* Gerlach 1957 с тремя видами, очень похожими, но различающимися по наличию/отсутствию трубчатых супплементов.

## Отряд Rhabditida Chitwood 1933

Гигантский отряд, чья эволюционная радиация проходила преимущественно в наземных биотопах (в прежних системах это подкласс или класс Secernentea или Rhabditia). Очень значительная часть видов — паразиты неморских беспозвоночных и паразиты позвоночных (сухопутных и водных).

Головные сенсиллы в виде папилл или пор, а не щетинок. Амфид обычно в виде поры. Туловищные сенсиллы олигомеризованы и индивидуализированы до латеральных дейридов на уровне фаринкса и латеральных фазмидов на хвосте. Ренетта раз-



**Илл. 2.30.** *Pellioditis marina* (Rhabditidae). **A:** общий вид самки. **B:** общий вид самца. **C:** головной конец. **D:** хвост самца. Масштаб: A, B — 200 мкм; C — 20 мкм; D — 30 мкм (из: Platt, Warwick, 1983).



ветвлённая. Семенник единственный. У самцов часто парные латероventральные кутикулярные бурсальные складки с папиллами по обеим сторонам клоакального отверстия. Яичники парные или непарные, обычно загнутые (гомодромные), выпускающие много мелких яиц. Хвостовых желёз нет (илл. 2.30).

Морские рабдитиды не являются настоящими морскими нематодами. Это всего несколько свободноживущих или симбиотических видов, явно почвенного происхождения. В книге упоминаются виды *Pellioiditis* (инфраотряд Rhabditomorpha, верхняя литораль, супралитораль, гниющие штормовые выбросы) и *Crustorhabditis* (Rhabditomorpha, на жабрах береговых крабов), *Eudiplogaster* (Diplogasteromorpha, эстуарии), *Halenchus* (Tylenchomorpha, в ткани фукоидов), *Halicephalobus* (Cephalobomorpha, на жаберных ножках мечехвоста).

## Глава 3. Движения и поведение нематод

Нематод очень трудно наблюдать. Нормально их жизнь проходит в непрозрачной толще морского грунта, где черви перемещаются в интерстициях, тесных щелях между песчинками. В 1950-е гг., когда прямых наблюдений ещё почти не было, некоторые авторы пытались связать морфологию видов с особенностями внешней среды в контексте представления о жизненных формах. Этот подход оказался продуктивным на раннем этапе развития экологии нематод.

### Жизненные формы

Образ жизни разных видов можно попытаться вообразить на основании строения их тела. Для этого в биологии существует концепция о жизненных формах, первоначально введенная ещё Александром фон Гумбольдтом для растений разных географических областей. Применительно к животным, морской фауне и микроскопическому населению песка концепция жизненных форм апробирована Адольфом Ремане (Remane, 1952). Суть в том, что в сходных биотопах разные виды животных, не обязательно родственные между собой, могут иметь морфоэкологическое, а часто и физиономическое сходство. Поэтому, зная образ жизни одного вида, можно представить поведение и экологию другого вида, относящегося к той же жизненной форме. Например, в Европе обитает земляное роющее млекопитающее с вальковатым телом, укороченными лапами и редуцированными глазами — крот *Talpa europea*. В Южной Африке и Австралии имеются не родственные, но внешне похожие златокрот *Chrysochloris capensis* и сумчатый крот *Notoryctes typhlops*. Только по морфологии можно безошибочно предсказать, что оба последних вида аналогичны по образу жизни европейскому кроту. Сходные биотопы, даже в географически удалённых местах, имеют сопоставимые наборы жизненных форм. В морской нематологии также делались попытки найти соответствие между строением тела и средой.

Ещё Ремане (Remane, 1953: 173, цит. по Wieser, 1959a) выявил простые отношения между структурой биотопа и размером тела населяющих его животных мейофауны. В сублиторальном песке живут самые мелкие, а в сублиторальном иле — самые крупные мейо-организмы. Это объясняется тем, что обитание в интерстициях возможно только для очень мелких видов, тогда как в иле, где интерстиции пропадают, мейофауна связана с поверхностью осадка. Сходные результаты получены отдельно для остракод, гарпактикоидных копепоид и нематод (Wieser, 1959a). Самые же крупные нематоды с длиной тела более 2,1 мм преобладают не в грунте, а в ризоидах ламинарий, мелкорассечённых водорослях и в других подобных обрастающих твёрдых субстратов.

Уже на заре морской нематологии было отмечено, что на песке велика доля видов с длинными соматическими щетинками. Вольфганг Визер предположил, что такими щетинками нематоды могут заякориваться или приклеиваться к песчинкам (Wieser, 1959a). Далее, Визер же выделил экологически значимые особенности строения в виде типов ротового аппарата (это подробнее рассмотрено в главе 4

«Питание»), степени выраженности соматических щетинок, длины тела, скульптуры кутикулы, наличия или отсутствия глазков.

Естественно, что виды с глазками должны обитать в зоне проникновения света. По данным Визера, в литоральных биотопах Средиземного моря (Wieser, 1954) и побережья Чили (Wieser, 1959a) виды с глазками или глазным пигментом могут составлять 40–65% всего населения нематод. Однако, почти все «глазные» виды связаны с литоральными макрофитами, нитчатками или обрастаниями. А в литоральном песке почти нет таких видов. Сходным образом, Ремане (Remane, 1933, цит. по Wieser, 1959a) отметил уменьшение доли «глазных» видов турбеллярий, гастротрих, архианнелид и копепод на переходе от водорослей к песку. Возможно, причина в рассеянном нерегулярном свете, отражающемся от песчинок; такой свет снижает возможность эффективной ориентировки в пространстве. Так, крупные нематоды *Thoracostoma*, обладающие глазками с линзами, обитают на литоральных и сублиторальных водорослях, тогда как близко родственные, но безглазые виды рода *Pseudocella* живут преимущественно в сублиторали на мягком грунте. То же относится и к нематодам рода *Phanoderma*, где один подрод с глазами (*Phanoderma*), а другой без глаз (*Alyncooides*).

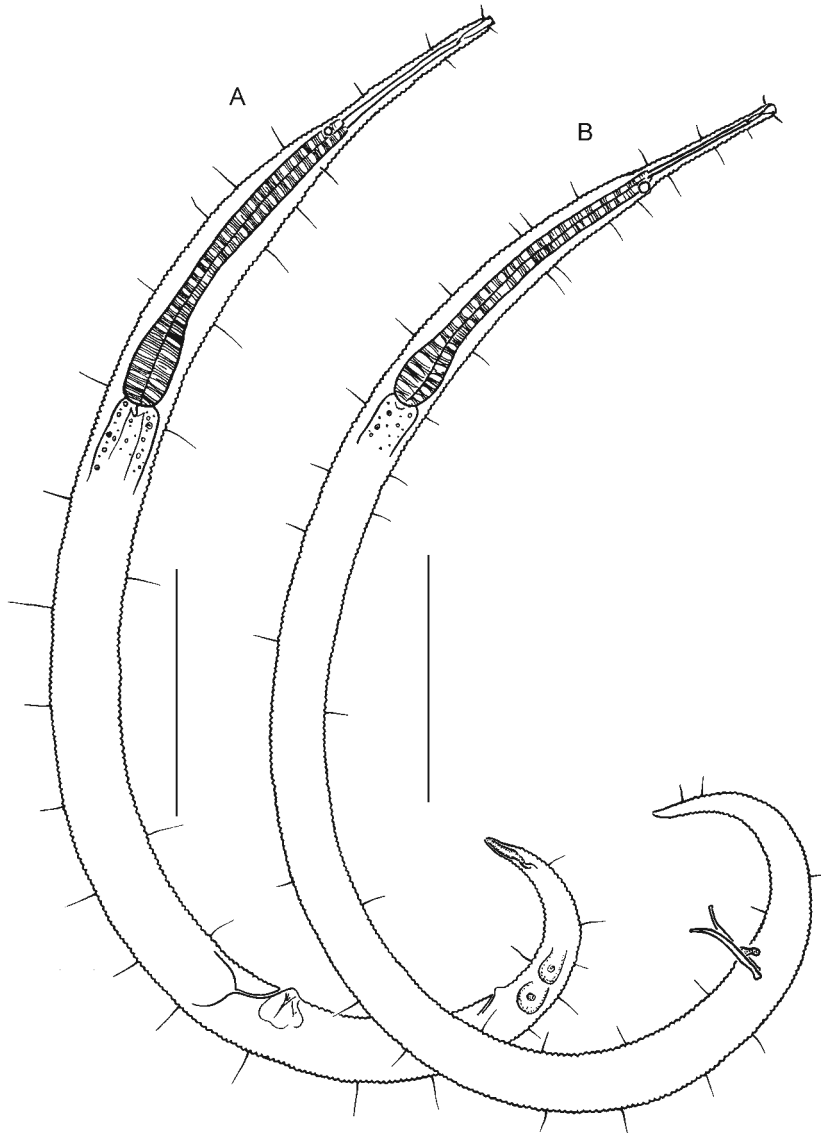
Детальная схема жизненных форм нематод предложена Герлахом (Gerlach, 1954), который взял за основу население песчаных мелководий Италии. Вот классификация Герлаха с небольшими комментариями:

1. Змеевидно ползающие (Stemmschlangler). Во всех средах этот тип составляет большинство или, по меньшей мере, самую существенную часть населения нематод.

Тело более или менее тонкое, вытянутое. Ползают в промежутках между частицами грунта, змеевидно извиваясь и отталкиваясь от неровностей субстрата изгибами тела. При этом частицы субстрата не смещаются. На гладком стекле ползают с трудом. Возможно более подробное подразделение. Например, маленькие цилиндрические толстые виды ползают медленно (*Sigmophora*). Другие, длинные при беспокойстве сворачиваются в шарик и таким образом уменьшаются при нападении на них (*Oncholaimus* и *Ascolaimus*).

2. Сверлящие (Bohrer). Толстое цилиндрическое тело, передний конец не суженный. Головные щетинки короткие. Хвост короткий, часто закругленный или каплевидный. Хвостовые железы развиты довольно слабо. Мощное змеевидное движение с расталкиванием и смещением частиц субстрата. Представители: *Synonchium*, *Halichoanolaimus*, *Dolicholaimus* и, видимо, *Aegialospirina bibulbosa*.

3. Длиннощетинковые (Langbeborstete Formen). Необычно сильное развитие соматических щетинок. У *Daptonema mirabilis* они длиннее, чем толщина тела (илл. 1.1 С). По предположению Герлаха, длинные туловищные щетинки, возможно, функционируют для закоривания и удержания тела на сильном течении, механически и/или приклеиваясь концами к песчинкам. Примеры: *Enoplolaimus psammae*, *Trichetmolaimus* spp., *Theristus aculeatus*, *Th. monstrosus*. Щетинки могут быть развиты асимметрично. Так, у *Th. aculeatus* увеличены дорсальные головные щетинки, а у *Th. monstrosus* — вентральные шейные. Виды этого типа составляют заметную долю в крупнозернистых, хорошо промываемых песках.



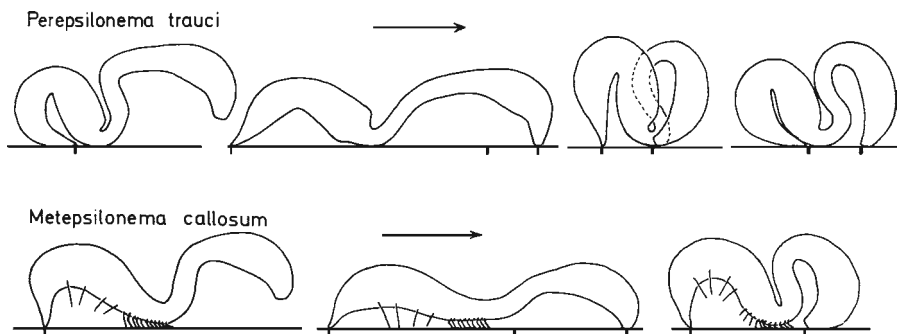
**Илл. 3.1.** *Rhynchonema lyngei* (Хуалиде) из Белого моря — нематода с тонкой головой в виде подвижного хоботка и резкими прыгающими движениями, типичная форма средне- и крупнозернистых осадков: **А** — самка; **В** — самец. Масштаб 100 мкм (ориг).

4. Прыгуны (Schneller). Очень мелкие нематоды с тонкой длинной шеей и коротким, вентрально закрученным хвостом. Характерен, например, *Theristus heterospiculum*. Длина этого теристуса всего 0,6 мм, он живет в песке с зернами 0,3-0,5 мм, т. е. для его движений достаточно интерстициального пространства. На стеклянном дне перемещается, как пиявка, поочередно прикрепляясь головой и хвостом, скручивая и раскручивая хвост. Часто очень быстрое движение, как бы прыжок - при резком распрямлении хвоста теристус сразу перемещается на двойную длину тела. Такие движения вкупе с хвостовым прикрепительным аппаратом подробно описаны у *Theristus caudosaliens* (Adams, Tyler, 1980). Способность мгновенно прикрепляться к песчинкам выражена в высшей степени. Прикрепленного теристуса трудно оторвать пипеткой. Другие представители — *Th. pictus* и *Microlaimus tenuicollis*. К этой же группе можно присоединить все виды *Rhynchonema* (илл. 3.1).

Другая, не совсем понятная черта этой жизненной формы — асимметрия копулятивного аппарата самцов у разных видов из разных семейств (Lorenzen, 1973b; Чесунов, 1984). Возможно, разница в размерах и форме правой и левой спикул как-то связана с латеральным загибом кончика хвоста, также характерной чертой «шнеллеров».

5. Пяденицы (Spanner). Семейства Epsilonematidae и Draconematidae. Тело характерной формы, неравномерной толщины, с усиленной билатеральной симметрией за счет удлинённых брюшных прикрепительных щетинок на переднем и заднем концах тела. При движении сгибают и выпрямляют тело, попеременно прикрепляясь крупными и крепкими (т. н. амбулаторными) щетинками переднего и заднего концов тела (илл.3.2). Предпочитаемые биотопы этих нематод — обросшие камни и другие твёрдые субстраты, ризоиды ламинарий, крупная обросшая ракушка, в меньшей степени крупнозернистый песок. «Пяденицы» существенно меньше на мелкозернистых песках и практически не бывает на илах.

6. Ходулочники (Stelzer). Представители семейства Desmoscolecidae. Передвигаются, брюхом вверх, переступая по субстрату спинными ходильными щетинками.



Илл. 3.2. Шагающие (пяденичные) движения эпсиломематид с попеременным прикреплением головными и задними брюшными амбулаторными щетинками (из: Lorenzen, 1973a).

С 1970-х гг. появились более тщательные наблюдения живых нематод в условиях, приближенных к природной среде. Эти исследования пролили новый свет на поведение и экологию многих видов.

## Движения нематод среди частиц осадка

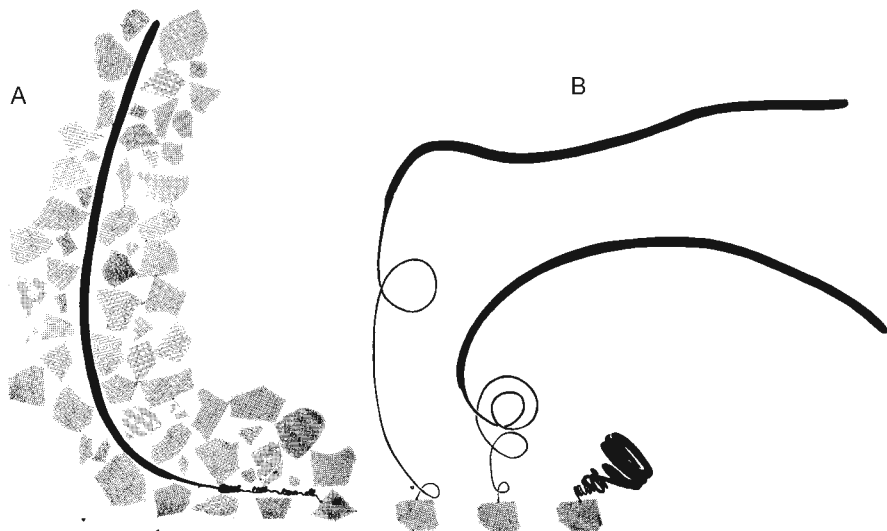
Большинство видов нематод малы, не более 1,5 мм в длину и менее 50 мкм в толщину. Они практически не способны раздвигать частицы песка, но свободно передвигаются по системе интерстициальных пространств. Морской грунт менее плотный, чем почва. Поэтому морские нематоды по способности проникать в плотные субстраты уступают почвенным видам. Например, *Metoncholaimus scissus* в 0,5% агаре ползает свободно, в 1–1,5% агаре — с трудом, а в 2% агар вообще не проникает (Норпер, Meyers, 1966b). Змеевидно извиваясь, нематоды легко скользят между песчинками, как головой вперёд, так и, не разворачиваясь, хвостом назад (например, Норпер, Meyers, 1966b; собственные наблюдения). При движении нематоды вперёд её голова нередко проделывает характерные поисковые движения.

Непосредственно наблюдать поведение морских нематод очень трудно, поскольку нормально эти черви живут в трёхмерной среде, в толще грунта, где их тела со всех сторон окружены частичками субстрата. Вне своего обычного субстрата, помещённые на стеклянное дно чашки Петри, нематоды оказываются в совершенно непривычной обстановке, где они даже не могут ползать и, образно говоря, не знают, что делать.

Может быть, поэтому первая гипотеза об образе жизни нематод была в значительной мере умозрительной. Штайнер (Steiner, 1921) постулировал для водных нематод полусидячий (hemisessil) образ жизни. Нематода прикрепляется к субстрату клейким секретом кончика хвоста, а её тело ориентировано вертикально вверх в толщу воды. Штайнер действительно наблюдал движения живых *Monhystera*, однако в основном его представление подкреплялось морфологическими данными: конструкцией глазных пятен, радиальным расположением головных щетинок, ориентацией эпибионтов на теле нематоды. Кстати, именно с предполагаемым сидячим образом жизни Штайнер связал формирование радиальной симметрии у водных нематод.

Последующие авторы подтверждали склонность нематод прикрепляться кончиком хвоста к песчинкам. Особенно выигранным такое поведение может быть для видов из зоны сильных течений и прибоя. Так, литоральные *Manunema annulatum* и *Metepsilonema emersum* настолько крепко приклеиваются к песчинкам (не только хвостом, но и щетинками, ассоциированными с железами), что пробы с этими видами для адекватного количественного учёта приходилось промывать пресной водой (Blome, 1983). В этом отношении нематоды полностью разделяют общую биологическую особенность всех интерстициальных животных.

Однако выяснилось (Riemann, 1974), что действительно частично сидячий образ жизни свойствен и обитателям тонкозернистых осадков, в частности, видам *Trefusia*. Это длинные нематоды с очень длинными и тонкими, жгутовидными хвостами.



**Илл. 3.3.** Движения длиннохвостых *Trefusia* среди частиц осадка: **А** — тrefузия в окружении мелких частиц тонкозернистого осадка; **В** — три стадии спирализации тrefузии, прикреплённой кончиком хвоста к песчинке. (из: Riemann, 1974).

Нематода крепко прикрепляется кончиком хвоста к субстрату, а передним концом совершает поисковые движения. При этом хвост частично скручивается в спираль. Время от времени нематода меняет место: медленно вытягивается, скользит по синусоиде между частицами осадка, опираясь на них изгибами тела, хвост распрямляется и, в конце концов, отрывается от субстрата. Переместившись на пару миллиметров, нематода вновь на некоторое время занимает стационарное положение. При круговых поисковых движениях нематода может на несколько минут вытягиваться вертикально вверх, так что её тело до ануса оказывается в толще воды над грунтом — червь принимает позу архетипического поведения нематод, сконструированную Штайнером! При поисковых движениях тrefузия, оставаясь прикреплённой, постоянно вытягивается наружу и втягивается обратно к месту прикрепления. Втягивание достигается скручиванием хвоста в тугую спираль; при тревоге это может происходить очень быстро (илл. 3.3.). На илах, где капиллярная система интерстициальных пространств развита слабо, длиннохвостые нематоды (помимо *Trefusia* это, например, *Halalaimus*, *Acantholaimus*, *Spiliphora*, *Longicyatholaimus*) с предположительно полусидячим образом жизни могут иметь преимущества (Riemann, 1974). В этой связи оказалось интересно вертикальное распределение нематод в толще грунта в абиссали Северной Атлантики (Thistle, Sherman, 1985). Это участки морского дна с сильными придонными течениями. Здесь в поверхностном сантиметре преобладают виды со сравнительно короткими хвостами, а в слое 1-2 см оказались непропорционально обильны виды с очень длинными нитевидными хвостами. Авторы предположили, по аналогии с наблюдениями Римана над тrefузиями, что длиннохвостые виды заякориваются в толще грунта, а питаются с его

поверхности, где пища более обильна. При этом для нематоды сохраняется возможность быстро втянуться внутрь во время опасности. Преимуществами такого поведения могут быть уход от поверхностных хищников и избегания вымывания сильным придонным течением.

## Ландшафтообразующая деятельность

У нематод, как и у других мейо-организмов, есть прямые и обратные связи со средой их обитания, донным осадком. Конечно, видовой состав и численность нематод в значительной мере определяется физико-химическими характеристиками грунта, такими как гранулометрический состав частиц, содержание органического вещества и т.д. Однако и сами мейо-организмы в свою очередь преобразуют среду и в какой-то мере организуют своё жизненное пространство.

При этом разные животные ведут себя по-разному. Так, по аквариальным наблюдениям (Cullen, 1973), рачки остракоды и копеподы всё время перемешивают осадок. Нематоды же действуют в основном по-другому. Они быстро создают частую и сложную сеть из нитевидных ходов или норок между поверхностными и частичками осадка. В этих ходах нематоды передвигаются с большой скоростью 2–3 мм/сек. Норки нематод существуют несколько часов, пока не разрушаются другими животными. Такая сетчатая система ходов, очевидно, способствует водообмену в осадке. Созидательная активность нематод и некоторых других мейо-организмов является существенным фактором образования коричневого кислородного поверхностного слоя грунта толщиной 0,5–1,5 см. В аквариумных условиях поверхностный слой в присутствии нематод образуется за несколько часов (Cullen, 1973). В экспериментах Алкемаде с соавторами (Alkemade et al., 1992b) деятельность нематод по преобразованию среду не только продемонстрирована, но и оценена количественно. Нематоды и перемешивают осадок, и устраивают в нём систему ходов, где своим неустанным движением способствуют движению воды в каналах. Например, в присутствии *Diplolaimella dievengatensis* на разлагающемся растительном детрите коэффициент диффузии кислорода оказался в 1,4–1,7 раза выше, чем в контроле без нематод.

В грунте нематоды создают ходы, норки и трубки с помощью слизеотделяющих желёз. В организме нематоды есть несколько крупных, интенсивно функционирующих желёз: пищеводные, шейная, гиподермальные и хвостовые. Каждая из них является довольно большой (или очень большой) клеткой, состоящей из тела с ядром, длинной шейки с внутриплазматическим каналом, конечной ампулы с эвакуативным аппаратом (нередко с внутриклеточным клапаном) и наружной поры. Нематоды постоянно склеивают своей слизью мелкие частицы осадка в более крупные комочки или агглютинаты размером до нескольких миллиметров в диаметре. Это детально описано, в частности, для *Adoncholaimus thalassophygas* (Lopez et al., 1979). При движении нематода непрерывно выделяет слизь из своих желёз, особенно хвостовых и пищеводных. При образовании комочков нематода прикрепляется задним концом, а передним концом всё время качает и крутит, ловя и приклеивая частицы.

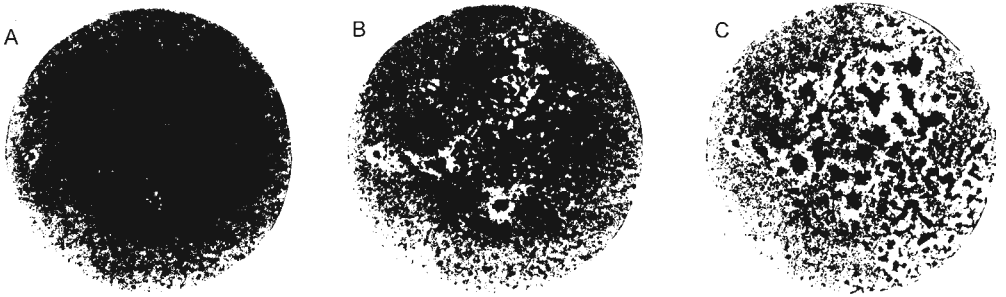


Этот процесс можно наблюдать в чашке Петри на изолированных экзemplярах (Riemann, Schrage, 1978; Riemann, Helmke, 2002). Клейкие, изначально прозрачные тяжи слизи быстро адсорбируют мелкие органические и органические частицы, бактерии и макромолекулы и за счёт этого становятся хорошо различимыми. Очень наглядно выделение слизи у *Leptosomatum bacillatum* (Leptosomatidae). Эти крупные нематоды в Северном море обитают в Северном море преимущественно в губках *Halichondria panicea* (Bongers, 1983b). Извлечённые из губки и помещённые на дно стеклянного сосуда нематоды в первые минуты стремятся вверх, быстро извиваясь и всплывая. Потом движения замедляются, нематоды опускаются на дно и сразу прикрепляются к стеклу спиннеретой. Нематоды касаются головной точки прикрепления, потом снова вытягиваются. При этом от хвоста к голове вдоль тела протягивается липкая нить. Круговыми движениями нематода наматывает на себя нить, которая становится видимой благодаря налипающим частицам. Через несколько минут нить оборачивается вокруг червя так плотно, что он становится невидимым из-за адсорбированных частиц. Бонгерс считает, что нить формируется из секрета латероventральных пищеводных желёз. Хотя прямых наблюдений нет, представляется вероятным, что живущая в каналах губки *L. bacillatum* улавливает из потока воды пищевые частицы в спряденную слизевую нить.

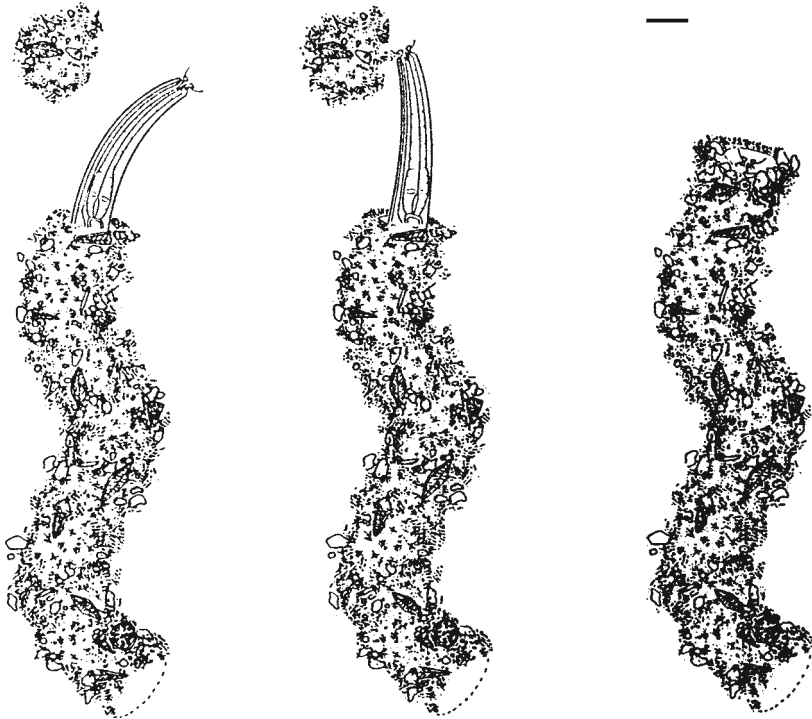
В грунте слизевые нити нематод склеивают мелкие частицы в более крупные агрегации. Риманн и Шраге помещали несколько десятков нематод в чашку Петри с тонким порошком осадка на дне (в качестве осадка применялся каолин, диатомовая земля и пудра из стеклянных шариков диаметром 20 мкм). Через несколько часов равномерно покрывающий дно порошок стал комковатым: ползающие нематоды склеили частички порошка в более крупные агрегации (илл. 3.4).

Другая форма организации и усложнения среды нематодами — строительство трубок из частиц осадка (Riemann, 1974; Nehring et al., 1990; Nehring, 1993). Виды из самых разных семейств склеивают для себя трубки из частиц осадка выделениями своих желёз. В общем, обитание в агглютинированных трубках типично для многих нематод в тонкозернистых осадках. Эти трубки очень нестойки и сразу разрушаются при самой осторожной промывке пробы донного грунта (поэтому они обнаружены совсем недавно). Однако их строительство легко наблюдать в чашке Петри.

Неринг с соавторами (Nehring et al., 1990; Nehring, 1993) проследили строительство трубок у *Ptycholaimellus ponticus* и *P. jacobii* (Chromadoridae). Слизь у этих нематод, видимо, выходит из отверстия ренетты, расположенного близко к губам. При наращивании трубки нематода прикрепляется к ней изнутри кончиком хвоста (спиннеретой), вытягивает тело и покачивает головой. Далее нематода захватывает головой комочек детрита (именно головой, а не ртом, частица удерживается клейкой субстанцией ренетты), втягивается немного обратно в трубку и прикрепляет комок к её переднему свободному краю. Трубка получается длиной до 1 см и диаметром около 50 мкм, синусоидно извитая, как бы повторяющая движения нематоды. В толще грунта трубка ориентирована вертикально, её верхний конец слегка выступает над поверхностью осадка. Встречаются и разветвлённые трубки (илл. 3.5). Плотность населения обоих видов *Ptycholaimellus* около 400 особей на 1 см<sup>2</sup>. Суммарная внутренняя поверхность трубок в пять раз больше поверхности осадка. Нематоды



**Илл. 3.4.** Этапы агрегации мелких частиц осадка в более крупные в результате деятельности нематод: **А** — осадок на дне чашки Петри до внесения нематод; **В** — тот же осадок через семь часов после внесения нематод; **С** — тот же осадок спустя 27 часов по внесении нематод (из: Riemann, Schrage, 1978).



**Илл. 3.5.** Последовательность действий нематоды *Ptycholaimellus ponticus* (Chromadoridae) при строительстве трубки (объяснение в тексте). Масштаб 50 мкм (из: Nehring, 1993).

не только строят собственные трубки, но и активно заселяют чужие, готовые, например, подходящие по размеру трубки тубифицидных олигохет (Lopez et al., 1979).

Такая средообразующая деятельность имеет большое значение для всего микроскопического населения грунта. В результате укрупнения частиц в тонкозернистом осадке появляется система пространств между агрегатами. В структурированный осадок на большую глубину проникает вода с кислородом, отчего в грунте активизируется бактериальная жизнь, и он становится доступным для множества других организмов мейофауны, неспособных самостоятельно создавать своё жизненное пространство. Сейчас малоподвижный или полусидячий образ жизни и изменение свойств осадка за счёт создания разных трубок и конгломератов из слепленных слизи частиц грунта показано и для глубоководных нематод (Bussau et al., 1995).

## Клубки нематод

Для некоторых нематод, в первую очередь, членов семейства Oncholaimidae характерна тенденция собираться в клубки (Meyers et al., 1970; Jensen, 1984a; Lorenzen et al., 1987; Bett, Moore, 1988; Prein, 1988). Наиболее в этом отношении известна *Pontonema vulgare*, крупная длинная (12–15 мм) нематода с литорали и верхней сублиторали бореальной Атлантики. Этот вид приурочен к мягким грунтам, обогащённым органическим веществом и отмеченным периодическим дефицитом кислорода. Понтонема — одна из очень немногих нематод, чьё поведение можно наблюдать непосредственно в месте её обитания, с помощью водолазной техники. По характеру питания *Pontonema vulgare* типичный падальщик (Jensen, 1987b; Lorenzen et al., 1987; Prein, 1988). Нематоды сползаются в клубки из десятков и сотен особей на мёртвых и ослабленных животных.

Однако не всегда агрегации нематод возникают именно на трупах. По наблюдениям аквалангистов в Кильской бухте (Lorenzen et al., 1987; Prein, 1988) в местах с частым апвеллингом донной воды, при понижении содержания кислорода понтонемы образуют огромные скопления, напоминающие белёсые ковры диаметром 2–3 м и толщиной в несколько миллиметров. В сосуде с морской водой без грунта понтонемы образуют скопления спонтанно, без связи с питанием, очевидно, по причине положительного тигмотаксиса. В клубках черви стараются достичь максимального контакта телами. Группы особей лежат рядом продольно, часто придавая агрегации правильный вид. Более половины особей в клубках ювенильные; поэтому вряд ли причиной формирования клубков является половое поведение.

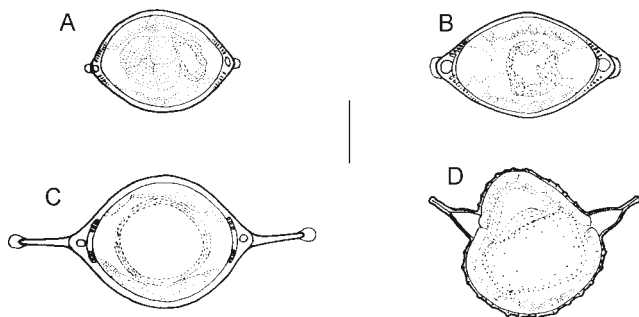
## Нематоды в толще воды

Если нематода каким-то образом оказывается в толще воды, она может свернуться в плотный шарик и быстро погрузиться на дно. Особенно свойственна такая манера видам с длинным нитевидным телом. Например, я наблюдал этот поведенческий модус у *Trefusia zostericola* с песчаной литорали Белого моря. Трефузии длинные и довольно вялые нематоды. Они живут на участках грубозернистого песка, в

местах относительно сильного движения воды над дном. По-видимому, сворачивание нематоды в плотный комок, когда она перестаёт ощущать своим телом субстрат — приспособительная поведенческая реакция, направленная на быстрое возвращение в родную среду. Нитевидные линхоемиды, обитатели мест с тонкозернистым осадком и слабым придонным течением, такой особенностью не обладают. Хоппер и Мейерс (Hopper, Meyers, 1966b) описали поведение в толще воды длинной и тонкой онхолоймиды *Metoncholaimus scissus*. Насильственно изгнанная из грунта нематода сразу сворачивается в компактный мячик и быстро погружается на дно. В цилиндре высотой 22 см живые свернувшиеся нематоды погружались до дна в среднем 60 сек, а мёртвые расправленные — 145 сек. Погружение идёт ещё быстрее, если нематода прикреплена кончиком хвоста к песчинке.

Но некоторые нематоды, в частности, мелкие монхистериды, как будто чувствуют себя достаточно уверенно без контакта с грунтом и даже могут проводить достаточно много времени в толще воды. Очень маленькая *Monhystera parelegantula* (средняя длина взрослых самок 420 мкм) — хороший пловец, она преодолевает дистанцию в 10 мм за несколько секунд (Vranken et al., 1981). Также свободно держится в воде *M. microphthalmma*. А более грузная *Geomonhystera disjuncta* почти не плавает — помещённая в толщу воды, она обычно просто сворачивается и тонет. При культуральном содержании *M. parelegantula* в чашках Петри часть особей постоянно плавали над агаром, быстро и мощно извиваясь. Однако такое движение требует, видимо, слишком больших энергетических затрат — у плавающих в толще воды особей повышена смертность. Самки *M. parelegantula* могут даже откладывать яйца в воду, но из таких яиц понижен выход личинок. Очевидно, плавание монхистер — это уход от перенаселения и поиск субстрата. Если в жидкую культуральную среду положить кусочек плотного агара, нематоды собираются на нём.

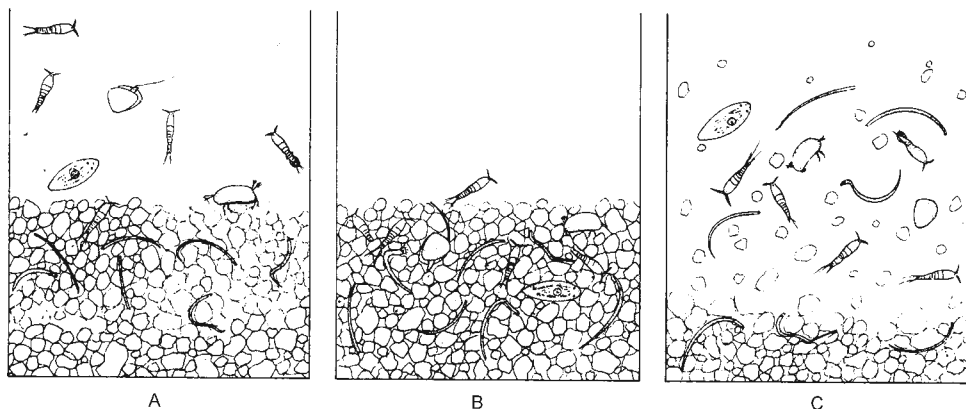
Прямое доказательство активного и целеустремлённого плавания нематод получено Енсенем (Jensen, 1981a). Эксперимент состоял в помещении 25 особей перифитонного вида *Chromadorita tenuis* вместе с небольшим количеством осадка на дно маленького кубического аквариума с длиной стороны 10 см. В центре аквариума под поверхностью воды подвешивался сетчатый контейнер с очищенной от животного населения водорослью кладофорой (*Cladophora glomerata*), обычной средой для *Ch. tenuis*. Контейнер никак не контактировал со стенками аквариума. Спустя 24 часа по введению нематод почти все они переселились со дна аквариума в контейнер с кладофорой, очевидно вплавь. Причём это было именно направленное в толще воды к водоросли: в контрольных опытах нематоды не обнаруживались в пустых контейнерах. По наблюдениям в чашке Петри нематоды плавают, быстро извиваясь, со скоростью 5 см/мин. У многих видов семейства Chromadoridae есть выдающиеся латеральные гребни в кутикуле (илл. 3.6), которые, как предполагается, позволяют нематодам держаться на воде (Riemann, 1976). Как показали полевые наблюдения, *Ch. tenuis* в восточной части Балтийского моря с мая по октябрь живёт в перифитоне кладофоры, где активно питается и размножается. Осенью макрофиты, в том числе нитчатые водоросли отмирают, а хромадорита опускается на дно, где проводит зиму среди растительного детрита. Весной с возрождением погружённой растительности нематоды переселяются из грунта на макрофиты. Хотя основ-



**Илл. 3.6.** Поперечный срез тела видов Chromadorida: **A** – *Neochromadora munita*, самец; **B** – *Chromadorella vanmeterae*, самка; **C** – *Neochromadora angelica*, самец; **D** – *Pomponema carinatum*, самка. Масштабная линейка 20 мкм (из: Riemann, 1976).

ная пища хромадориты эпифитные диатомовые водоросли, очевидно при плавании нематоды направляются химическими выделениями самой кладофоры: ведь в опытах она была очищена от всех посторонних организмов. Весной нематоды перебираются на молодые макрофиты ещё появления на них микроэпифлоры. В том же месте, что *Ch. tenuis*, но постоянно в бентосе живёт близкий вид *Ch fennica*. Донный вид совсем не плавает.

Всё же донные виды нематод периодически попадают в толще воды. По-видимому, это происходит в результате случайного пассивного вымывания червей сильным течением и в зоне прибрежного волнения; в отличие от некоторых других мейо-организмов, например турбеллярий и копепоид, нематоды донных осадков сами не всплывают над грунтом. В специальном эксперименте (Armonies, 1988) показано, что число нематод в воде над грунтом увеличивается с усилением течения (илл. 3.7). Очень



**Илл. 3.7.** Мейофауна литорали в разные моменты приливно-отливного цикла: **A** — течение слабое, некоторые организмы активно переходят из грунта в воду; **B** — среднее по интенсивности течение подавляет активные миграции; **C** — сильное течение размывает осадок и поднимает в воду мейофауну (из: Armonies, 1994).

возможно, пассивный перенос нематод в виде взвеси в толще воды является фактором расселения этих животных. Так, для *Metachromadora vivipara*, *M. chandleri* и *M. obesa* отмечено довольно высокое обилие в толще воды, которое меняется в соответствии с приливно-отливной периодичностью; очевидно, метахромадоры попадают в воду, периодически вымываясь из осадка во время усиления течений (Warwick, Gee, 1984; Eskin, Palmer, 1985).

В результатах нескольких недавних работ оказалось, что нематоды не так уж пассивны: у них могут быть поведенческие адаптации, регулирующие переход из одной среды в другую. В принципе, могут реализоваться две разные адаптивные стратегии: 1) при усилении движения воды уходить глубже в осадок, спасаясь от эрозии грунта, 2) при усилении движения воды покидать осадок, чтобы унести водой (Ullberg, Olafsson, 2003 и другие процитированные здесь работы). Более того, экспериментально показано, что нематоды могут выбирать место оседания. Взвесь отмытых от осадка нематод (примерно 40 видов, Балтийское море) помещалась в большой цилиндрический сосуд высотой 1 м и диаметром 0,5 м. Нематоды медленно погружались на дно, где установлены четыре небольшие чашки: 1) без осадка; 2) с осадком, лишённым органического материала; 3) с осадком, к которому добавлен концентрат пелагических диатомей; 4) с осадком и концентратом из бентосных диатомей, преимущественно, *Amphipleura rutilans*. Через два часа большинство нематод достигли дна, где в четвёртой чашке их оказалось в семь раз больше, чем в остальных. Мелкие виды, в общем, показали более чёткое предпочтение четвёртой чашки, чем крупные. Крупные виды, наверное, не так свободно могут выбирать направление движения в толще воды, поскольку для их тел вязкость среды недостаточна. Интересно, что один из видов («*Trichotheristus*»), наоборот, определённо избегал именно четвёртой чашки — для этой нематоды бентосные диатомеи действовали как репеллент (Ullberg, Olafsson, 2003).

## Глава 4. Питание

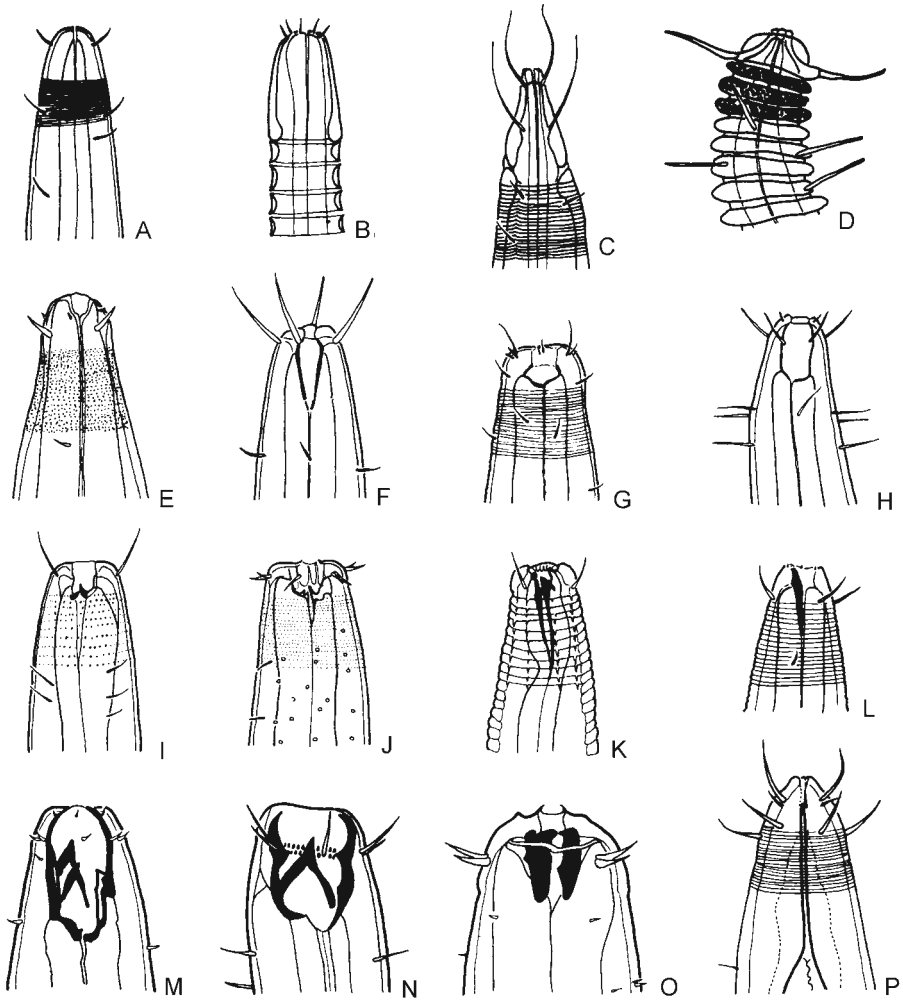
### Связь типа питания с морфологией нематод

Исследование питания морских нематод уже имеет свою историю, в ходе которой менялись подходы, методы и парадигмы.

Важнейший вклад в изучение питания морских нематод внёс В. Визер (Wieser, 1953). Он собрал имеющиеся к тому времени немногие наблюдения и разделил все роды нематод на четыре группы на основании строения ротового аппарата. Каждой из групп Визер приписал свой тип питания. Вот эти группы (илл. 4.1). 1А: ротовая полость как таковая не выражена — это тонко сортирующие детритофаги, которые питаются мелкими частицами размером с бактерий. 1В: ротовая полость имеется, невооруженная — это неизбирательные детритофаги, которые питаются разными по размеру частицами. 2А: ротовая полость с вооружением в виде небольших зубов, онхов, одонтий — «соскрёбыватели», они питаются средними или более или менее крупными частицами, которые могут отрываться от субстрата (например, водорослями). 2В: ротовая полость вооружена большими и сильными зубами, онхами, челюстями - хищники, трупоеды и всеядные, питаются, в частности, другими многоклеточными животными, в первую очередь, нематодами (илл. 4.2). Эта классификация, в общем, подтверждается в более поздних работах по прямому наблюдению питания нематод. Схема Визера получила широкое признание; в дополненном и уточненном виде она применяется по сей день. Объективность связи типа питания с типом ротового аппарата подкреплена исследованием уровня метаболизма у представителей разных трофических типов (илл. 6.6, Wieser, Kanwisher, 1961; подробнее см. главу 6).

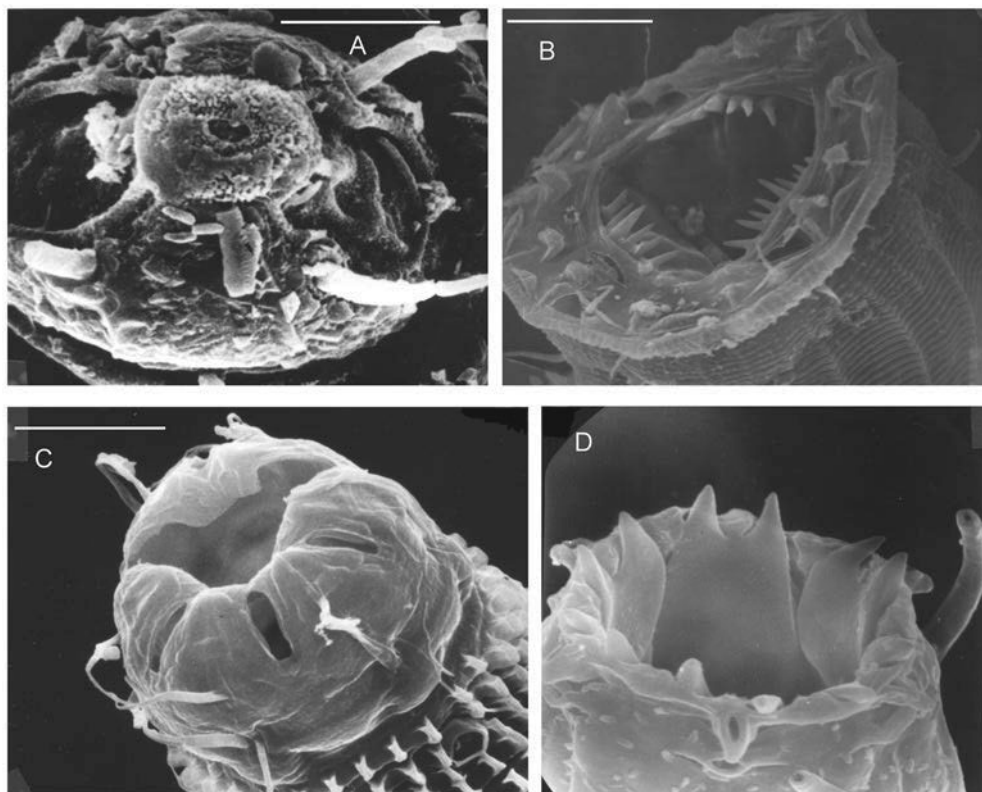
Однако с течением времени накапливались данные, не вполне укладывающиеся в схему Визера. Так, например, фон Тун (von Thun, 1968, цит. по Juario, 1975) показал, что сходные по ротовому аппарату *Chromadorita tenuis* и *Neochromadora izhorica* имеют различный рацион: первый вид питается диатомеями, а второй — бактериями и мертвыми тканями животных. Или из также похожих по строению стомы и очень близких таксономически *Monhystrilla parelegantula* и *Monyhstera parva* первый вид питается беспанцирными водорослями, а второй — диатомеями (Vranken, Neir, 1985). С другой стороны, такие разные по ротовому вооружению виды как *Chromadorita tenuis* (Chromadoridae), *Eudiplogaster pararmatus* (Diplogasteridae) (у обоих видов стома вооружена подвижными зубами) и *Daptonema biggi* (Xyalidae) (стома невооруженная) питаются сходными объектами — панцирными диатомовыми водорослями (Jensen, 1987a), хотя механизм обработки и поглощения пищи у всех трёх видов различен.

Йенсен (Jensen, 1987a) посчитал подразделение детритофагов на избирательные (1А) и неизбирательные (2А) слишком произвольным и отказался от него, объединив две трофические группы в одну. Далее Йенсен проанализировал группу хищников (2В) и разделил эту группу на две, хищников и падальщиков, что более адекватно отражает специфику их питания. Таким образом, согласно Йенсену, морские свободноживущие нематоды по типу питания делятся на следующие четыре группы:



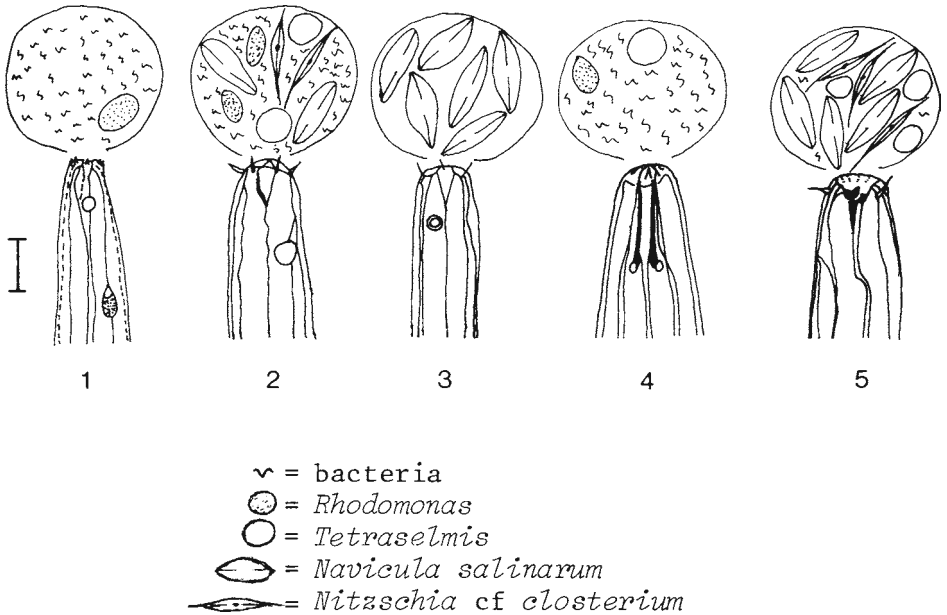
**Илл. 4.1.** Трофотипы морских нематод, устанавливаемые по классификации Визера. **A–D** — тип 1А (селективные детритофаги). **E–H** — тип 1В (неселективные детритофаги). **I–L** — тип 2А (соскрёбыватели). **M–P** — тип 2В (хищники, падальщики и всеядные). Таксоны: **A:** *Araeolaimus*, **B:** *Ceratonema*, **C:** *Xennella*, **D:** *Tricoma*, **E:** *Sabatieria*, **F:** *Ascolaimus*, **G:** *Paralinhomoeus*, **H:** *Eumorpholaimus*, **I:** *Chromadora*, **J:** *Paracanthocheilus*, **K:** *Monoposthia*, **L:** *Catacolaimus*, **M:** *Oncholaimus*, **N:** *Eurystomina*, **O:** *Enoplus*, **P:** *Siphonolaimus* (из: Kito, 1984).





**Илл. 4.2.** Ротовое отверстие и вооружение передней части буккальной полости (СЭМ): **А:** *Desmoscolex* sp. (Desmoscolecidae) из Белого моря, избирательный детритофаг с маленьким ротовым отверстием (по краю периротального туберкулятного поля три бактерии, возможный объект питания нематоды). **В:** *Latronema aberrans* (Selachinematidae) из Белого моря — очень большой рот и три ряда острых зубов указывают на хищничество. **С:** *Xyala striata* (Xyalidae), Белое море — большой рот, закрывающийся шестью губами и невооружённая стома характерны для неизбирательного детритофага. **Д:** *Axonolaimus sera* (Axonolaimidae) из Каспийского моря — при раскрытии рта выворачиваются шесть двузубых одонтий, что, видимо, позволяет нематодe соскрёбывать прикреплённые к субстрату частицы (ориг).

осадкоеды (deposit-feeders), соскрёбыватели (epistrat-feeders), падальщики (scavengers) и хищники (predators). У осадкоедов в стоме нет никакого вооружения. Осадкоеды питаются частичковым материалом; они целиком проглатывают частички разного размера, не повреждая их. У соскрёбывателей стома вооружена подвижными зубами. Нематоды этой группы как-то прокалывают или раздавливают пищевые объекты и выпивают их содержимое. Падальщики обладают зубами или онхами в ротовой полости. Эти нематоды высасывают мёртвых или даже живых, но ослабленных животных. Ювенильные стадии падальщиков могут питаться иначе, бактериями или растворённым органическим веществом. Хищники обычно обладают



Илл. 4.3. Рацион пяти видов нематод: 1 — *Diplolaimelloides bricieii*, 2 — *Geomonhystera disjuncta*, 3 — *Monhystera parva*, 4 — *Pellioiditis marina*, 5 — *Chromadora nudicapitata*. Масштаб: 10 мкм (из: Bouwman et al., 1984b)

объёмистой ротовой полостью, часто с мощным вооружением. Они ловят и целиком проглатывают живые жертвы.

Ещё одна концепция трофической классификации морских нематод предложена Ромейн и Боувменом (Romeyn, Bouwman, 1983). Их схема весьма логична и в несколько упрощённом переложении выглядит так. При питании нематоды захватывают ртом и проглатывают частицы разного размера. Разные виды имеют разные размерные спектры пищевых частиц. Чем больше размер проглатываемых частиц, тем больше должны быть диаметр ротового отверстия и ротовой полости и, соответственно, наружный диаметр головного конца. Выборочность питания нематод в значительной мере связана с размером пищевых объектов: одни виды физически способны проглатывать частицы всего размерного диапазона, тогда как другие могут использовать только большую или меньшую часть этого спектра (илл. 4.3). Далее, степень избирательности питания может быть определена по частоте насосных пульсаций фаринкса. Постоянная активность фаринкса с частотой пульсаций более 60 в минуту предполагает постоянное поглощение частиц и неизбирательное питание, когда верхний размер частиц ограничен только шириной рта и стомы. Прерывистая насосная активность, когда пульсации наблюдаются только после столкновения с частицами, указывает на более выборочную пищевую стратегию. Таким образом, выделяются две главные трофические стратегии нематод: выборочное (селективное) питание и безвыборочное (неселективное) питание.

## Способы определения рациона

Теперь рассмотрим способы прямого определения диеты морских нематод.

Довольно рано начали пытаться исследовать содержимое кишки (Perkins, 1958; Hopper, Meyers, 1967a; Tietjen, 1967; Deutsch, 1978; Lopez et al., 1979). Исследовать содержимое кишки под микроскопом в принципе возможно, даже у интактных нематод, поскольку их тела полупрозрачны. Однако таким путём можно уверенно идентифицировать только более или менее крупные твёрдые объекты, вроде раковинок диатомей или плотные останки проглоченных животных (щетки олигохет, челюсти коловраток, спикулы нематод-жертв и т.д.); у большинства же нематод содержимое кишки представляет собой бурую или зеленоватую спрессованную массу тонко- или грубодисперсного материала из неопределимых частиц. Иногда пищевые остатки не дают адекватного представления о питании нематоды. Так, у хищника *Enoploides longispiculosus* в кишке регулярно обнаруживаются пеннатные диатомеи — однако при более детальном исследовании оказалось, что они происходят из кишки проглоченных и уже переваренных нематод и олигохет (Moens et al., 1996).

Для более точной качественной и количественной оценки питания нематод можно содержать в лабораторных условиях, кормить их определёнными видами пищи и регистрировать состояние популяции. Так, морские нематоды в культурах содержались на бактериях, дрожжах и водорослях (Chitwood, Murphy, 1964; Hopper, Meyers, 1966a; Tietjen, 1967; Tietjen, Lee, 1972; Tietjen et al., 1970; Gerlach, Schrage, 1971, 1972; Hopper et al., 1973; Nicholas et al., 1988). По-другому, Титъен и Ли (Tietjen, Lee, 1977b) в лабораторных экспериментах сначала выдерживали нематод 24 часа в стерильной морской воде, а затем предлагали им разные объекты (бактерии, диатомеи, хлорококковые водоросли), помеченные изотопом фосфора  $^{32}\text{P}$ . Спустя один-три дня после кормления нематоды отбирались в сцинтилляционную камеру и подсчитывались. Мёртвые особи служили контролем — показателем того, что радиоактивность показывается веществом, проглоченным в кишку, а не прилипшим к кутикуле нематоды. Для выяснения источника потребляемого нематодой органического материала (например, это животные с протистами или микроскопические водоросли) ныне во многих работах используется соотношение стабильных изотопов азота и углерода (Riera, Hubas, 2003; Moens et al., 2005).

Именно при культивировании выяснились многие интересные и важные факты питания нематод. В частности, оказалось, что ювенильные и взрослые стадии могут питаться разными объектами, несмотря на то, что тип ротового аппарата не меняется в онтогенезе. По результатам содержания в лаборатории оказалось, что *Oncholaimus oxuyuris* на старших ювенильных и взрослых стадиях может существовать целиком за счёт хищничества на более мелких нематодах, тогда как младшим ювенильным стадиям необходима более мелкая частичковая пища в виде бактерий и одноклеточных водорослей (Heip et al., 1978).

Питание нематод инфузориями также открыто при лабораторном содержании нематод в культурах (Hopper, Meyers, 1966b; Gerlach, Schrage, 1971, 1972; Bouwman et al., 1984a). Хоппер и Мейерс наблюдали, как ювенильные особи *Metoncholaimus*

*scissus* поедали инфузорий, облепивших тела умерших нематод; при этом взрослые особи того же вида кормились бактериями и дрожжами (Hopper, Meyers, 1966b). При внесении нематод *Enoploides longispiculosus* (считается хищником) в культуры шести видов инфузорий, численность инфузорий в чашках Петри быстро снижалась. В присутствии этих нематод начинали попадаться фрагменты инфузорий, что свидетельствует о том, что эноплоидес может разрывать и глотать свои жертвы кусками. Из шести видов инфузорий в присутствии нематод падала численность пяти видов, сильно отличающихся друг от друга по строению, характеру движения и питанию; шестой вид, самый мелкий, не уменьшался в числе, очевидно потому, что из-за своего размера просто не замечался нематодой (Hamels et al., 2001).

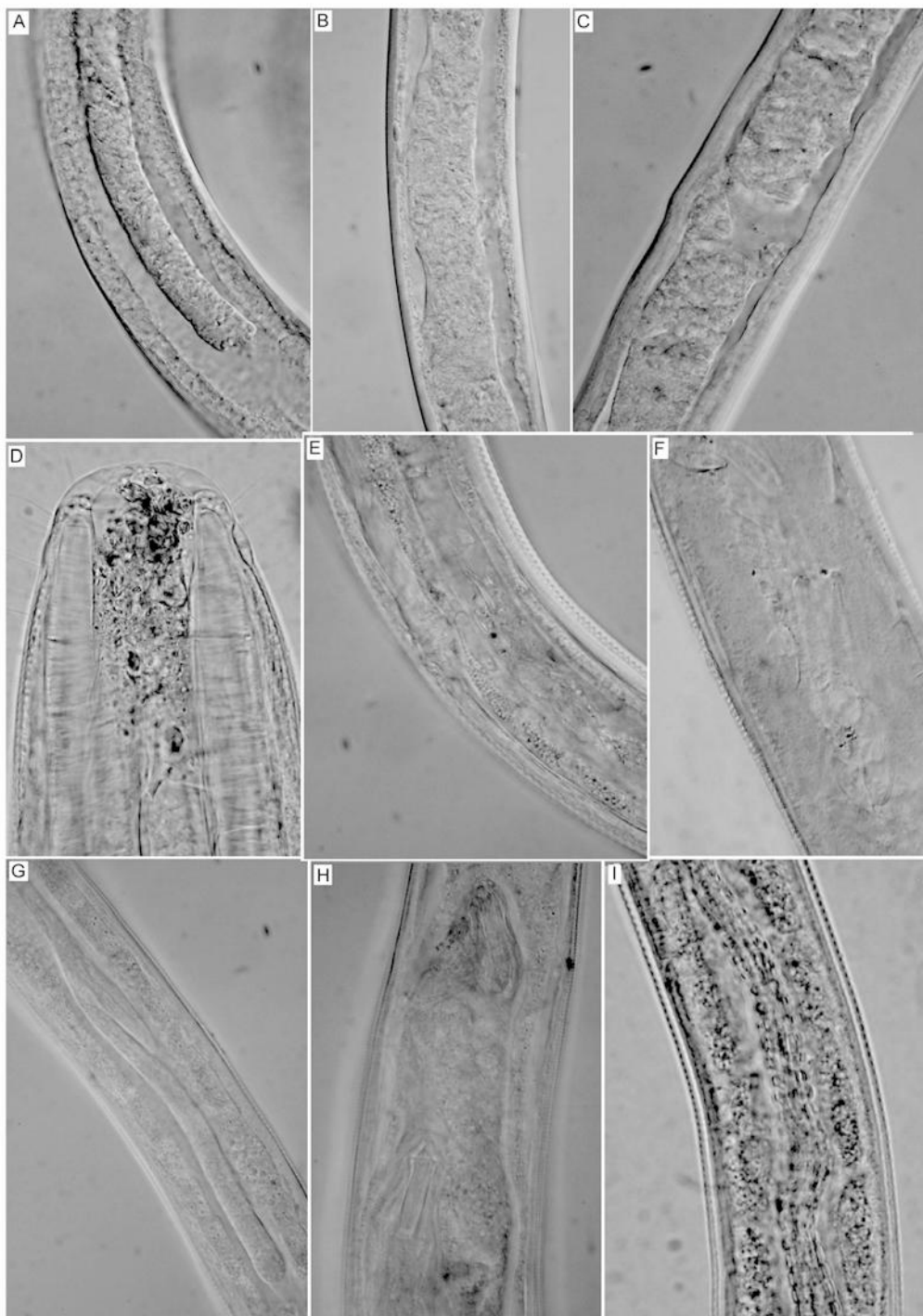
Иногда нематоды в культуре зачем-то проглатывают пузырьки воздуха. У того же *Metoncholaimus scissus* пузырьки быстро проходят в фаринксе, далее двигаются по кишке, постепенно уменьшаясь в размере, а потом в середине или задней трети кишки совершенно поглощаются и пропадают (Hopper, Meyers, 1966b).

Важное значение имеет непосредственное наблюдение питающихся нематод под микроскопом. Делать это нелегко, поскольку нормально жизнедеятельность нематод проходит в толще субстрата. Несколько проще наблюдать нематод, обитающих не в грунте, а в обрастаниях и на макрофитах. Такие виды могут свободно себя вести и питаться на плоском дне стеклянной чашки, где можно следить за их поведением с помощью инвертированного микроскопа. Иногда получается успешно наблюдать питание грунтовых нематод на поверхности агар-агара в чашке Петри. Так были получены замечательные результаты по технике и ритмам питания нематод бактериями, инфузориями и одноклеточными водорослями, которые излагаются ниже.

## Осадкоеды

У нематод этой большой трофической группы, даже у фиксированных особей, в пищевode и кишке часто можно видеть массу проглоченных частиц, спрессованных в комки (илл. 4.4 А–С). Виды с малым ртом и неразвитой стомой преимущественно бактериофаги. Правда, бактерии могут быть более или менее существенным компонентом питания и у других трофических групп.

Более точно определить характер питания осадкоедов можно при наблюдении живых особей, а также в эксперименте. Ромейн и Боувмен наблюдали разных нематод на тонкой плёнке агар-агара (Romeyn, Bouwman, 1983). Под микроскопом было видно, как разные виды нематод захватывали простейших, диатомей и других нематод. Предлагаемые в качестве пищи бактерии и диатомеи были помечены изотопом  $^{14}\text{C}$ . Среди исследуемых видов нематод были *Monhystera microphthalma* и *Dipolaimelloides bruciei* (оба вида из Monhysteridae), у которых маленький рот и слабо развитая стома. Это типичные осадкоеды, способные к питанию только мелкими частицами. Оба вида поглощают бактерий — при этом их фаринкс пульсирует с постоянной частотой. Активного поиска и выбора пищи у них нет, имеет место только пассивная селекция частиц, обусловленная диаметром ротового отверстия и буккальной полости. Пищевая стратегия третьего вида, *Geomonhystera disjuncta*



Илл. 4.4.

(Monhysteridae), тоже неизбирательная. Но, поскольку рот и стома у *G. disjuncta* шире, то проглатываются и более крупные частицы — диатомеи. Все три вида изолированы с разных макрофитов. На поверхности растений, в отличие от донного грунта, большинство частиц подходящего для нематодного рта размера являются съедобными. Это и делает возможной неселективную стратегию питания.

В донном осадке условия питания качественно иные. Здесь, в отличие от поверхности макрофитов, соотношение съедобных и несъедобных одноразмерных частиц сдвинуто в сторону вторых. Нематода должна отличать бактерий от глинистых частиц. Поэтому в грунте относительно больше, чем на водорослях, селективных стратегов. Как говорилось выше, у осадкоедов ротовая полость или отсутствует или развита в разной степени, но у них нет никакого ротового вооружения. Осадкоеды проглатывают пищевые частицы целиком, не раздавливая их. При этом размер потребляемых частиц зависит от ширины рта и размера стомы. Однако у некоторых осадкоедов стома может расширяться. Такие нематоды (например, *Daptonema trabeculosum*) могут глотать неповреждённые водоросли, не только округлые и компактные клетки, но и даже нити *Oscillatoria* или *Beggiatoa* (Nehring, 1992b).

Примером неизбирательного бактериофага может быть солоноватоводный вид *Pellioiditis marina* (Rhabditidae). Нематоды *P. marina* почти постоянно глотают бактерий, а также другие микроскопические организмы, например одноклеточные водоросли. В лабораторном эксперименте (Tietjen, Lee, 1975) *P. marina* поглощала меченые латексные гранулы, только если они имитировали по размерам бактериальные клетки (1–3 мкм). Бактерии проглатываются неповреждёнными, а их оболочки разрушаются только в кишке — у нематод бактериофагов вырабатывается специальный фермент β-глюкуронидаза, гидролизующий мукополисахаридную часть стенки бактериальных клеток (Jennings, Deutsch, 1975). *P. marina* обычно обитает на разлагающемся растительном материале, в условиях очень высокой концентрации бактерий. Оптимальная плотность бактерий для этой нематоды  $10^{11}$  клеток/мл. При такой концентрации фаринкс нематоды делает 200 пульсаций в минуту, при температуре 25°C. Нематода ритмично глотает окружающий её суп. При понижении плотности бактерий до  $10^9$  клеток/мл частота пульсаций резко снижается. При дальнейшем снижении плотности бактерий частота пульсаций фаринкса снижа-

---

**Илл. 4.4.** Содержимое кишечного тракта разных видов. **А:** В кишке *Odontophora* sp. (Нячанг, Вьетнам) тонкозернистая масса пищевого материала спрессована в плотную колбаску. **В:** Содержимое кишки нематоды семейства Enchelidiidae, Нячанг, Вьетнам. **С:** Содержимое кишки *Parodontophora* sp., Нячанг, Вьетнам. **Д:** *Paramonhystera* sp. (неизбирательный детритофаг из абиссали Северного Ледовитого океана) заглатывает массу среднеразмерных частиц. **Е:** Слабо склеротизированные части неизвестных пищевых объектов в кишке *Elzalia* sp. (Нячанг, Вьетнам). **Ф:** Целиком проглоченные диатомеи в кишке *Daptonema procerum* (Xyalidae), Белое море. **Г:** Нематоды-жертвы в кишке хищного *Halichoanolaimus* sp. (Нячанг, Вьетнам). **Н:** Проглоченные особи *Parodontophora* sp. (различимы их буккальные капсулы) в кишке *Gammanema* sp., Нячанг, Вьетнам. **И:** Панцирная нематода-жертва Ceramonematidae gen. sp. в кишке активного хищника *Gammanema rapax* (Selachinematidae), Белое море (все ориг).

ется ещё, но уже незначительно. Если в среде всего  $10^6$  клеток/мл, то фаринкс пульсирует с частотой всего 20 сокращений в минуту. При этом нематода активно двигает головой — скорее, это поисковое поведение, чем настоящее питание (Moens et al., 1996). Моенс и Винкс (Moens, Vincx, 2000b) исследовали параметры питания двух видов-бактериофагов в сравнительном аспекте. По данным этих авторов, у *Diplolaimelloides meyli* (Monhysteridae) максимум эффективности ассимиляции пищи достигается при плотности бактерий  $5 \times 10^8$  клеток/мл и остаётся постоянной при более высоких значениях плотности. У *Pellioiditis marina* зарегистрирован хорошо выраженный пик ассимиляции при  $2,5 \times 10^9$  клеток/мл, причём и при меньших, и при больших плотностях бактерий ассимиляция снижается. Моенс и Винкс делают заключение, что фундаментальная экологическая ниша у *P. marina* более узкая, а у *D. meyli* более широкая.

Титъен и Ли (Tietjen, Lee, 1977b) исследовали питание двух видов бактериофагов *Pellioiditis marina* и *Thalassomonhystera denticulata*. В равных температурных условиях скорость потребления пищи у первого вида 0,018–0,81, а у второго 0,057 мкг/особь/день. У *P. marina* ротовое отверстие несколько больше, чем у *M. denticulata* — поэтому в рационе первого вида больше примесь водорослевых клеток, диатомовых и хлорококковых. *Diplolaimelloides meyli* и *Geomonhystemra disjuncta* тоже питаются преимущественно бактериями, но процесс питания у них более прерывистый, а размерный спектр пищевых объектов шире, чем у *P. marina* (Moens, Vincx, 1997). У других осадкоедов, например, представителей семейства Xyalidae рот и стома ещё шире. Эти виды целиком глотают относительно крупные клетки инфузорий, динофлагеллят, дрожжей, хлорококковых или диатомовых водорослей. Такие пищевые объекты (особенно те, что снабжены плотными оболочками или панцирями) могут быть хорошо различимы внутри кишки.

К осадкоедам можно отнести также виды, питающиеся инфузориями. По размеру этот объект сопоставим с одноклеточными водорослями или превышает их, но обычно у инфузорий нет твёрдых покровных панцирей или раковин. Выше отмечалось факультативное питание инфузориями для *Metoncholaimus scissus* и *Enoploides longispiculosus*. Наверное, эта пищевая специализация имеет большее распространение среди морских нематод, чем считалось совсем недавно. Преимущественно инфузориями питаются, по-видимому, *Anoplostoma viviparum*, *Tripylodes marinus* и *T. gracilis*. Наблюдалось, как взрослые особи последнего вида поглощали до 70 *Paramecia*-подобных клеток размером 40–80 мкм в течение пяти минут; при этом отвергались диатомеи того же размера (Moens, Vincx, 1997).

## Соскрёбыватели

Те нематоды, чья ротовая полость вооружена зубами, зубчиками, одонтиями и дентикулами, например, представители семейства Chromadoridae, питаются в основном водорослями, то есть более крупными частицами, чем бактерии. Обычно у этих нематод относительно большое ротовое отверстие и более или менее выраженная стома, позволяющая вмещать клетки разного размера. Соскрёбыватели, в отличие от детритофагов, не глотают пищевые частицы целиком, а предварительно

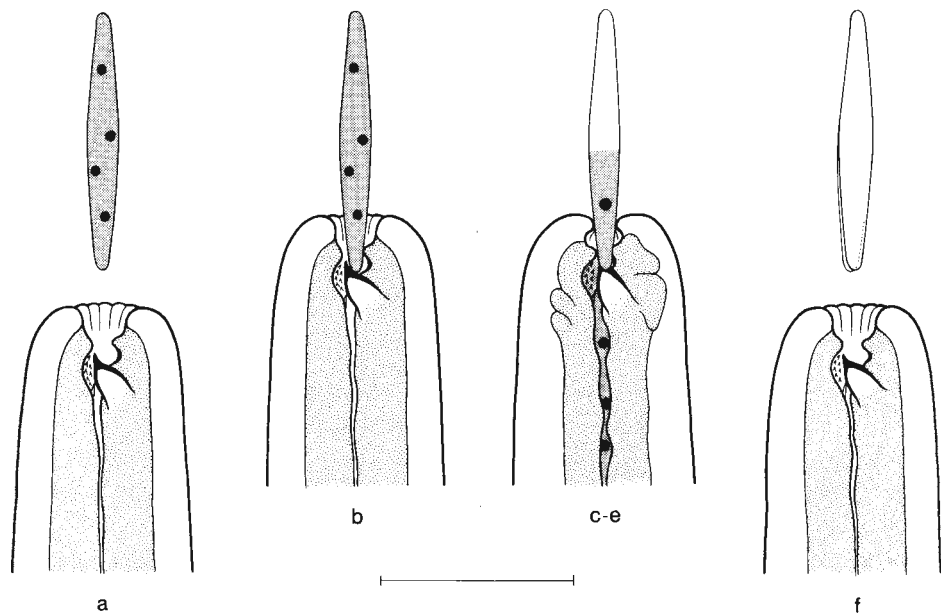
раздавливают или размельчают их в ротовой полости с помощью зубов. Процесс первичной обработки может включать и отрывание пищевого объекта от твёрдого субстрата. В принципе, соскрёбыватели могут питаться и бактериями, но только в том случае, если бактерии адсорбированы на субстрате, а не взвешены в суспензии, как это показано для *Chromadorina germanica* (Chromadoridae) (Alongi, Tietjen, 1980). Особенно велика доля клеток микрофитобентоса в питании нематод (и велика доля соскрёбывателей в сообществе) на крупнозернистых осадках прибрежных мелководий (Moens et al., 2005).

Йенсен (Jensen, 1982a) в деталях описал действия перифитонной нематоды *Chromadorita tenuis* (Chromadoridae) при питании диатомовой водорослью *Nitzschia*. Сначала хромадорита находит ртом один из концов раковинки диатомеи. Затем нематода втягивает конец раковинки в ротовую полость и устанавливает его между дорсальным зубом и дорсальной стенкой стомы. Губы и рёбра хейлостомы сжимаются, удерживая диатомею. Дорсальный зуб один, два или три раза нажимает на раковинку и повреждает её поясок, скрепляющий створки. В результате две створки расходятся. Содержимое раковинки втягивается в стому и одним-двумя насосными сокращениями фаринкса. Внутренний канал фаринкса заполняется цитоплазмой диатомеи, которая проходит далее в кишку. Разделённые, но неповреждённые створки остаются лежать на субстрате. Нематода ищет следующую диатомею (илл. 4.5). В результате в кишке диатомофага *Ch. tenuis* раковинок нет, но зато обнаруживаются липидные капли, очень похожие на включения в цитоплазме диатомей. Похожим образом действует и другая хромадорида, *Hypodontolaimus balticus* (Nehring, 1992a).

Питание диатомеями доказано ещё для нескольких видов, не имеющих видимых проглоченных раковинок в кишке. Например, на мангровой литорали Нового Южного Уэльса в Австралии обитает массовый вид *Desmodora cazca* (Desmodoridae). В течение нескольких месяцев десмодору содержали в лабораторных условиях в склянках с природным илом (Nicholas et al., 1988). Размножение нематод заметно усиливалось при регулярном добавлении культуры диатомей *Cylindrotheca* sp. Диатомей метили глюкозой с радиоактивным изотопом углерода  $^{14}\text{C}$  — через неделю после начала эксперимента радиоактивный изотоп обнаруживался в нематодах.

Диатомовые водоросли поедаются множеством видов нематод с самыми разными ротовыми вооружениями. Техника обработки диатомей при питании соответственно тоже различна. Например, *Dichromadora geophila* (Chromadoridae) и солонатоводный вид *Eudiplogaster pararmatus* (Diplogasteridae) сначала прокалывают зубом раковину диатомеи, а потом через отверстие выпивают содержимое. В поиске пищи *E. pararmatus* действует путём проб и ошибок (Nehring, 1992a). Медленно проползая вперёд, нематода делает небольшие короткие движения головой, пока не наткнется на какую-нибудь частицу. Если это мягкий комок, амёба, то нематода сразу отворачивается от неё. Если это более или менее твёрдая частица, нематода берёт её губами. Далее, если частица оказалась песчинкой, она выбрасывается, а если это диатомея, то она втягивается глубже в ротовую полость и прокалывается остриями зубов. Содержимое всасывается сокращениями фаринкса в кишку. Размер и форма диатомеи не имеют значения, все попавшиеся раковинки одинаково прокалываются и высасываются. За час нематода выпивает шесть-семь диатомей.





**Илл. 4.5.** Последовательные этапы проглатывания диатомей *Nitzschia* sp. нематодой *Chromadorita tenuis*. Масштаб 25 мкм (по Jensen, 1982a).

Некоторые виды, особенно те, у кого мускулатура мощно утолщена вокруг стомы, просто разбивают раковинку и высасывают цитоплазму. Именно так, поступает *Chromadorita guidoschneideri* (Chromadoridae) — в отличие от близкой *Ch. tenuis*, которая аккуратно раскрывает створки, оставляя их неповреждёнными. *Dichromadora cephalata* дырявит и выпивает как диатомей, так и, реже, клетки цианобактерий, дрожжей и др. объекты. *Hypodontolaimus balticus* более крупные диатомей разбивает, а более мелкие глотает целиком (Moens, Vincx, 1997). Наконец, *Paracyatholaimus proximus* просто глотает диатомей (Romeyn, Bouwman, 1983), чем скорее напоминает по способу питания осадкоедов, например *Daptonema setosum*. Другой вид с невооружённой стомой, *Daptonema procerum* (Xyalidae) также глотает мелких диатомей целиком — их створки хорошо различимы в просвете кишки (илл. 4.4 F).

Соскрёбывателей можно успешно разводить в культуре. Титъен и Ли (Tietjen, Lee, 1973, 1977b) содержали в лаборатории *Chromadora macrolaimoides* и *Chromadorina germanica* (оба из Chromadoridae), предлагая им разные пищевые объекты. Оба вида оказали предпочтение диатомеям и хлорофитным водорослям. Нематоды *Ch. germanica* потребляли водоросли со скоростью 2,16 мкг/особь/день, а бактерии — 0,002 мкг/особь/день. У *Ch. macrolaimoides* интенсивность питания ещё выше. По калорийности водоросли распределились от 765 (диатомея *Cylindrotheca closterium*) до 3968 (хлорофитная водоросль *Nanochloris* sp.) кал/г беззольной массы.

Оба вида проявили определённые предпочтения в поедании водорослей, однако избирательность не связана с калорийностью. Так нематоды *Ch. macrolaimoides*

предлагалось 20 видов водорослей (Tietjen, Lee, 1973). Из них охотно (со скоростью равной или превышающей массу одной нематоды в день) нематода поглощала пять видов диатомей и пять видов хлорофитов. Особенно быстро поедались диатомей *Nitzschia closterium* и *N. acicularis*, со скоростями соответственно 4,2 и  $2,3 \times 10^4$  клеток/особь/день или 2,7 и 1,4 мг/особь/день. Следующий по привлекательности для *Ch. macrolaimoides* объект питания — диатомея *Cylindrotheca closterium*. Из хлорофитов эта нематода предпочитала два вида *Nannochloris* ( $1,4$  и  $2,4 \times 10^4$  клеток/особь/день), однако малый размер хлорофитных клеток уменьшает их долю в массе поглощаемой пищи. Бактерии же не составили существенной доли в питании *Ch. macrolaimoides*.

## Падальщики

Типичными падальщиками являются, в частности, представители семейств Oncholaimidae и, видимо, Enchelidiidae с тремя онхами в обширной ротовой полости. Они могут, правда, питаться и живыми нематодами, но делают это иначе, чем настоящие хищники, описанные в следующем разделе. Визер (Wieser, 1953) обозначил онхолаймид и энхелидиид хищниками, основываясь на сходстве ротовых аппаратов онхолаймид и почвенных мононхид (*Mononchida*, *Dorylaimia*), достоверных активных хищников. Однако зуб (или онх) у мононхов твёрдый и не содержит внутреннего канала, тогда как каждый зуб (онх) онхолаймид и энхелидиид пронзан тонким каналом фарингеальной железы с субапикальным выводным отверстием. У мононхид же фарингеальные железы открываются в средней части фаринкса. У мононхид зубы служат для прокалывания и удержания живой добычи, а у онхолаймид, по-видимому, для начальной инъекции энзимов (Jennings, Colam, 1970). В отличие от мононхид, онхолаймиды, если частично и питаются нематодами, не могут существовать исключительно на этом корме. Давно замечено, что онхолаймиды собираются на трупах беспозвоночных и рыб, а также нередко концентрируются на скоплениях растительных гниющих материалов на дне моря.

Онхолаймиды — одни из наиболее биологически изученных морских нематод. Они хорошо выживают и даже разводятся в лабораторных условиях; у онхолаймид напрямую наблюдали питание, анализировалось содержимое кишки, исследовалась ультраструктура и гистохимия алиментарного тракта (Lopez et al., 1979).

Сразу несколько работ сделано по питанию солоноватоводного *Adoncholaimus thalassophygas* (Lopez et al., 1979; Romeyn, Bouwman, 1983; Riemann et al., 1990). Эти нематоды собираются на разных гниющих материалах животного происхождения. Вот в какой последовательности действий происходит захват пищи (Soomans, Neuns, 1983): 1) рецепция растворённого органического вещества, испускаемого разлагающимся пищевым объектом; 2) передняя часть ротовой полости расширяется; 3) фарингеальная мускулатура сокращается в два этапа — сначала стенки задней части стомы телескопически надвигаются на внутреннюю сторону стенок передней части, в результате чего большой онх высовывается из ротового отверстия, потом секрет фарингеальной железы через внутренний канал онха проникает в пищевой комок; 4) стенки задней части стомы скользят обратно назад, создавая разре-

жение в расширенной ротовой полости, куда и втягивается пищевой комок; далее сокращением фарингеальной мускулатуры пищевой комок проталкивается во внутренний просвет пищевода и через кардий в кишку.

Движения фаринкса *Adoncholaimus thalassophygas* удобно наблюдать, когда эта нематода сталкивается с другой нематодой, мёртвой или повреждённой (Lopez et al., 1979). Когда адонхолаймус касается своей головой кутикулы нематоды-жертвы, его фаринкс делает несколько насосных пульсаций. В течение нескольких минут кутикула жертвы прорывается, возможно, под ударами большого онха. Адонхолаймус получает доступ к внутреннему содержимому кишечника нематоды-жертвы, которое и проглатывает. По наблюдениям над питанием адонхолаймуса разными видами нематод можно заключить, что именно содержимое кишечника является предпочитаемой частью тела жертвы. Содержимое кишки взятых из моря *A. thalassophygas* выглядит обычно как спрессованная масса мелких (0,5–3 мкм) частиц, разных по цвету и светопреломлению, куда вкраплены удлинённые бактерии, щетинки олигохет, панцири диатомей, один раз даже отмечен мастакс коловратки (Lopez et al., 1979).

По многим наблюдениям онхолаймиды привлекаются на расстоянии к разным гниющим материалам, и животным, и растительным (Meyers et al., 1970; Heip et al., 1985). Очевидно, нематоды определяют места бактериальной деградации на расстоянии, по выходу CO<sub>2</sub> (Riemann, Schrage, 1988). Особенно показательно поведение очень крупной нематоды *Pontonema vulgare*, образующей массовые скопления на гниющих растительных субстратах, трупах животных и даже на ещё живых, но ослабленных организмах (Lorenzen et al., 1987; Prein, 1988). Понтономы проникают в мёртвую рыбу передней частью тела через рот, жабры и клоакальное отверстие. При этом задняя часть тела остаётся вне трупа. Интересно, что нематоды проникают, в основном, в свежие тела животных. Трупы, разлагающиеся дольше недели, теряют привлекательность для понтоном. Сходное поведение показано и для другого вида *Pontonema*: в заливе Фанди (атлантическое побережье Канады) *P. vacillatum* в массе залезает в мантийную полость, в сифоны и внутрь ткани мантийных складок песчаной ракушки *Mya arenaria*, где проводит много дней, питается и размножается (Anderson, Bourne, 1960).

Известно, что ряд онхолаймид живёт на колониях мшанок, где питается мёртвыми и живыми зооидами (Schuurmans Stekhoven, 1933a, 1933b; Menon, 1973). Для некоторых форм (*Pelagonema*) это основное место жизни и питания. Однако способ поедания зооидов не отличается от питания падалью. Секрет фарингеальных желёз медленно растворяет ткани мшанки, которые далее в полужидком состоянии поглощаются нематодой.

Спектр питания нематод категории падальщиков обычно весьма широк: от бактерий до живых многоклеточных организмов. Онхолаймиды могут поедать и живых нематод. Так *Oncholaimus oxyuris* содержали в культуре, где взрослых и старшие ювенильные особи кормили рабдитидными нематодами *Panagrellus redivivus*. Из этого и сделано заключение, что *O. oxyuris* хищник (Heip et al., 1978). Однако младшие ювенильные стадии не способны жить на таком корме: они питаются бактериями и диатомовыми водорослями. По мнению Йенсена (Jensen, 1987b) ювенильные стадии Oncholaimidae и Enchelidiidae питаются преимущественно

растворённым органическим веществом, в том числе эксудатами бактерий и водорослей. Кстати, в популяциях онхолаймид и энхелидиид, как замечает Йенсен, более 70% составляют именно ювенильные особи. С другой стороны, *Metoncholaimus scissus* в основном безвыборочно поглощает тонкий осадок и детритный материал (Meyers et al., 1970). *M. scissus* может питаться и инфузориями, но они составляют небольшую часть рациона (Hopper, Meyers, 1966b). Изредка в кишке *M. scissus* встречались останки некоторых протистов, фрустулы диатомеи *Diploneis* sp., а также фрагменты других мейоорганизмов в частности, спикулы нематоды *Theristus fistulatus* (Xyalidae). Однако эти организмы не составляют основы питания метонхолаймуса (Meyers et al., 1970).

Недавно изучено трофическое поведение *Adoncholaimus fuscus*, у которого соединяются потребление мёртвого органического материала с бактериофагией, поглощением протистов и хищничеством (Moens et al., 1999). Это активная нематода, всегда находящаяся в движении. Голова адонхолаймуса всё время совершает поисковые движения — как у голодного *Metoncholaimus scissus* (Hopper, Meyers, 1966b). *A. fuscus* поедает мёртвых и живых фораминифер, залезая головой в апертуру раковинки. В культуре адонхолаймуса кормили мелкими монхистеридными нематодами *Diplolaimelloides meyli* (Moens et al., 1999). *Adoncholaimus fuscus*, в отличие от *A. thalassophygas* (Lopez et al., 1979) и *Oncholaimus oxyuris* (Heip et al., 1985), не повреждает жертву при нападении, а глотает её целиком — но это, наверное, зависит от соотношения размеров хищника и жертвы. *A. fuscus* нередко атаковал, повреждал, убивал, но не поедал взрослых *D. meyli*, тогда как ювенильные особи того же вида быстро убивались и заглатывались целиком, примерно за 20 сек. Когда 20 голодных особей *A. fuscus* поместили в культуру *D. meyli*, через три минуты 18 из этих 20 адонхолаймусов поймали по жертве. Однако в природных условиях нападений *A. fuscus* на нематод не наблюдалось. Таким образом, граница между падальщиками и хищниками весьма условна.

## Хищники

Довольно давно известно, что среди морских нематод есть виды, специализирующиеся на питании другими нематодами. Хищничество как тип питания наиболее легко и очевидно устанавливается благодаря тому, что при микроскопическом наблюдении в кишке хорошо видны твёрдые непереваренные остатки и целые, недавно проглоченные нематоды (илл. 4.4 G–I).

По-видимому, одним из первых отметил факт хищничества морских нематод де Ман в своей монографии по фауне залива Зейдер-Зе в Нидерландах (de Man, 1922). Отдельные наблюдения можно найти и в других ранних работах. Так, Дитлевсен обнаружил в кишке *Halichoanolaimus longicauda* спикулы *Cyatholaimus*, а в кишке *Enoplolaimus latignathus* — кутикулярную обкладку стомы и фаринкса одного из видов *Oncholaimus* (Ditlevsen, 1911, 1919, цит. по Allgjn, 1939b). Хищничество *Sphaerolaimus* установлено Схьюорманс Стекховеном (Schuurmans Stekhoven, 1929).

Специализированными хищниками, нападающими других нематод, являются виды семейств Selachinematidae и Sphaerolaimidae, а также, в большой мере, Enoplidae

и Thoracostomopsidae. У хищных нематод большая голова (иногда нематода спереди кажется разрезанной пополам) и широко раскрывающийся рот. Тело обычно относительно толстое и цилиндрическое. Конечно, голова увеличена не за счёт мозга (у нематод нейроны помещаются далеко позади, в области нервного кольца, в середине фарингеального отдела; в голову же проникают только афферентные и эфферентные отростки нервных клеток), а за счёт захватывающих частей и приводящих их в движение мускулов. Хищники ловят и удерживают добычу, других нематод с помощью выдвигающих клыков, мандибул и специальных пластинок. Для тех немногих видов хищных морских нематод, питание которых наблюдалось в лабораторных условиях (*Enoploides longispiculosus*), показано, что атака на жертву следует только при столкновении с ней. Далеко не каждое прикосновение к жертве влечёт атаку: для облигатного хищника *E. longispiculosus* нападениями завершаются менее 10% контактов с жертвами, а для факультативного хищника и падальщика *Adoncholaimus fuscus* — даже менее 1% (Moens et al., 2000). Случаев обнаружения жертвы на расстоянии для *E. longispiculosus* не выявлено. Однако хищные наземные виды могут опознавать нематоду-жертву на расстоянии (Bilgrami, Jairajpuri, 1988).

Чаще всего жертва проглатывается целиком. У многих видов переваривание жертвы секретом фарингеальных желёз начинается уже в ротовой полости, хотя часто жертва обнаруживается в кишке во вполне сохранившемся состоянии, позволяющем определить её до вида. Почему-то у некоторых селяхинематид, а именно у большого рода *Halichoanolaimus* нет ануса и ректума, а кишечник, таким образом, слепой (Gourbault, Vincx, 1985), что указывает на своеобразии процесса пищеварения. У других хищников нормальный сквозной кишечник.

Как уже отмечалось ранее (Warwick, 1971; Kennedy, 1994), доля хищных видов сильно варьирует в разных сообществах нематод; больше всего хищников в высоких по видовому разнообразию крупнозернистых (песчаных) грунтах. Как раз в таком месте, в песчаном биотопе сублиторали Белого моря мы исследовали содержимое кишки у нескольких видов селяхинематид и получили следующие результаты (собственные данные). У самого массового вида *Gammaneta rapax* (просмотрено 252 нематод) содержимое обнаружено в кишке у 54,7% особей, в пищевом комке преобладают проглоченные нематоды. У немного менее обильной селяхинематиды *Halichoanolaimus robustus* (119 нематод) пища обнаружена у 85,7% особей, в ней преобладают проглоченные нематоды. Явной избирательности в питании этих двух видов нет: нематоды-жертвы относятся к 17 семействам с разной формой тела, разной скульптурой кутикулы и разной степенью развития соматических щетинок. Набор видов жертв почти адекватно отражает состав и соотношение мелких видов нематод в таксоценозе; возможно, отвергаются только десмосколециды. Диаметр тела проглоченных нематод-жертв составляет 16–105% диаметра головы хищника. Длина тела жертвы может достигать 155% длины хищника. В кишке одной селяхинематиды можно найти до пяти проглоченных нематод. Жертвы затягиваются в рот и кишку хищника с равной вероятностью головой и хвостом вперёд, но реже хватаются за середину тела и проталкиваются в кишку сложенными вдвое. *H. robustus* довольно часто поедает ювенильных особей своего вида. Неожиданный результат получен по *Latronema aberrans*. Этот вид имеет типичный, даже утрированный

облик хищника: короткое и толстое тело не сужается к широкому головному концу, а потому выглядит как бы разрезанным пополам; из широко раскрытого рта выглядывают острые длинные зубы (илл. 4.2 В). Пищевой комок оказался у 42,1% (из 121 особи), однако, в нём преобладали не нематоды, которых почти не было, а обломки и частицы разного, чаще неизвестного происхождения. Несмотря на, казалось бы, очень однозначную морфологию, *L. aberrans* по трофическому типу может оказаться соскрёбывателем или даже детритофагом (Охлопков, 2003). Похожий пример несоответствия морфологии хищника фактической диете есть и в другом семействе: *Enoplus paralittoralis* (Enoplidae) в лабораторных условиях питался, по видимому, преимущественно микробами (Hopper, Cefalu, 1973).

К категории хищников относят также семейства Enoplidae и Thoracostomopsidae. Уорвик (Warwick, 1989) привёл пример обнаружения в глубоководье особи *Epracanthion* sp. (Thoracostomopsidae) весом 42 мкг. В кишке нематоды оказались челюсти полихеты *Glycera*, которая, судя по размеру челюстей, должна весить 30,1 мкг! Правда, в данном случае нематода могла съесть не живую полихету, а её труп или даже только часть трупа.

Однако нематоды семейств Enoplidae и Thoracostomopsidae только часть своих пищевых потребностей покрывают за счёт хищничества. В экспериментах с меченым атомом углерода, показано, что признанный хищник *Enoploides longispiculosus* поглощает  $^{13}\text{C}$ , включенный в состав одноклеточных водорослей, с той же скоростью, что и остальные нематоды того же сообщества, детритофаги и соскрёбыватели (Moens et al., 2002). Быстрота обнаружения меченого углерода в тело *E. longispiculosus* свидетельствует, что эта нематода питается микрофитобентосом без посредников. Этот же *E. longispiculosus*, как показано в другой работе (Hamels et al., 2001) может очень активно питаться инфузориями. В культуре при совместном содержании инфузории *Euplotes mutabilis* и нематоды *Monhystera* sp. интенсивность питания эноплоидеса на инфузориях падала, только если содержание нематод-жертв поднималась до 30 экземпляров/мл и выше (очевидно, именно такая плотность населения жертв делает хищничество энергетически оправданным). При реально высокой плотности *Enoploides longispiculosus* и документированной плотности потенциальных нематод-жертв в природных условиях этот хищник просто не может обеспечивать свои пищевые потребности только за счёт нематод. И всё же *E. longispiculosus* более эффективен как хищник, чем также хорошо изученный *Adoncholaimus fuscus*: первый вид может нормально существовать на основе существенно меньшей концентрации нематод-жертв. Поэтому *A. fuscus* квалифицируется как падальщик и факультативный хищник (Moens et al., 1999).

Питание крупного *Enoplus brevis* (Enoplidae) тщательно изучено Хельвиг-Армонис с соавторами (Hellwig-Armonies et al., 1991). Это массовый вид на солоноватых маршах побережья Северного моря. Авторы просмотрели в тотальных препаратах содержимое кишки у 751 особи летом и у 1140 особи зимой. В кишке эноплюсов обнаружены цианобактерии *Microcoleus* и *Oscillatoria*, пеннатные диатомеи, нематоды в виде целых особей и остатков (спикулы, буккальные капсулы), коловратки и их челюсти, щетинки олигохет, растительный детрит, изредка остатки турбеллярий и копепод. По мере прохождения по кишке цианобактерии и диатомеи теряют цвет.

Весь пищевой комок к заднему концу кишки становится желтоватым или зеленоватым, что свидетельствует о переваривании водорослей. Рацион нематод меняется с возрастом: у ювенильных особей в кишке существенно больше цианобактерий, а у взрослых становится больше диатомей и останков многоклеточных животных. Соотношение компонентов пищи меняется и по сезонам. На верхней границе обитания в четыре раза больше животных с пустой кишкой. На слабых поднятиях грунта на марше в пище нематод преобладают цианобактерии и диатомеи, тогда как в понижениях и лужицах в кишке эноплюсов больше нематод и олигохет. Эноплюсы живут во всех микроместообитаниях марша, а содержание их кишки полностью отражает состав пищи в месте обитания. Видовой состав проглоченных нематод существенно отличается от фонового спектра. Хищник избегает *Microloaimus globiceps* (Microloaimidae), *Chromaspirina thieryi* (Desmodoridae), *Haliplectus dorsalis* (Haliplectidae), *Theristus* spp. (Xyalidae) (у трёх из этих видов коричневатая кутикула) и, наоборот, предпочитает *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae), *Syngolaimus striatocaudatus* (Ironidae), *Chromadora nudicapitata* (Chromadoridae), *Tripylloides marina* (Tripylloidae) и тиленхид. Кроме того, эноплюсы атакуют и поедают живых олигохет, но только маленьких, не длиннее их собственного тела. По наблюдениям Йенсена (Jensen, 1984a) над *Enoplus brevis*, обитающем на макрофитах в восточной части Балтийского моря, основная пища этого вида — олигохеты семейства Naididae. По пищевой стратегии *E. brevis* скорее может квалифицироваться как оппортунист. У близкого вида *Enoplus meridionalis* также меняется рацион с возрастом: ювенильные особи питаются как сокребыватели, а взрослые хищничают (Ott, 1967). Смещение с возрастом в сторону хищничества имеет место и у почвенных мононхидных нематод (Yeates, 1987).

Условия и избирательность в питании нематодами изучалась у двух видов, облигатного хищника *Enoploides longispiculosus* и факультативного хищника *Adoncholaimus fuscus* в культуральных условиях на материале из эстуария западной Шельды, Бельгия (Moens et al., 2000). Оказалось, что у обоих хищников интенсивность питания нематодами сильно зависит от числа жертв. Кроме того, интенсивность хищничества зависит от температуры (максимум приходится на диапазон 10–20 °C), и от освещённости (в темноте интенсивность хищничества выше).

В эксперименте обоим хищным видам предложена смесь четырёх видов нематод-жертв в равной пропорции. У *Adoncholaimus fuscus* уверенного предпочтения не выявлено, а для облигатного хищника *Enoploides longispiculosus* привлекательность жертвы уменьшается в ряду *Monhystera* sp. > *Pellioiditis marina* > *Diplolaimella dievengatensis* ? *Chromadora nudicapitata*. Здесь нет выбора по размеру, поскольку по массе жертвы располагаются в ряд *P. marina* (средняя масса особи 10,15 мкг) > *Ch. nudicapitata* (10,054 мкг) > *Monhystera* sp. (0,047 мкг) > *D. dievengatensis* (0,032 мкг). Избирательность питания *E. longispiculosus* также не связана со степенью двигательной активности вида-жертвы. Наверное, выбор жертвы для этой нематоды основан на истинном пищевом предпочтении (Moens et al., 2000).

Целенаправленный поиск жертв у хищника, видимо, подразумевает большую двигательную активность и требует больших энергетических затрат. Так, Ким и Шираяма (Kim, Shirayama, 2001) исследовали интенсивность метаболизма (по скорости потребления кислорода в микрокамере) у шести видов нематод из одного суб-

литорального сообщества и нашли, что по этому показателю *Mesacanthion* sp. (Thoracostomopsidae), особенно на ювенильной стадии, опережает другие виды сообщества (*Polygastrophora* sp., *Symplocostoma* sp., *Metachromadora* sp., *Monoposthia* sp., *Theristus* sp.), относящиеся к другим трофическим группам. Однако у другого хищника, *Halichoanolaimus longicaudata* (Selachinematidae) оказалось всё наоборот: по интенсивности дыхания этот вид оказался на последнем месте в сообществе нематод солёного марша побережья Массачусетса, уступив и всеядным, и соскрёбывателям, и бактериофагам (Wieser, Kanwisher, 1961). Хотя прямых наблюдений нет, можно предположить, что у разных хищников могут быть разные тактики: у одних активный поиск, а у других спокойное ожидание жертв.

## Физиология пищеварения

Физиология пищеварения у свободноживущих нематод исследована хуже, чем их рацион. Основные работы по этой теме выполнены всего на нескольких видах (Jennings, Colam, 1970; Deutsch, 1978; Nuss, 1985).

Вот как идёт переработка пищи у осадкоеда *Diploilaimella* sp. (Monhysteridae; Deutsch, 1978). Пища попадает в кишку в виде неповреждённых клеток бактерий. В ротовой полости бактерии обволакиваются секретом дорсальной фарингеальной железы, а далее в просвет фаринкса добавляется секрет субвентральных желёз. Возможно, эти железы выделяют компоненты пищеварительных ферментов, которые далее активируются, соединяясь друг с другом в просвете кишки или на пищевых частицах. Кардий нематод работает как клапан, препятствующий обратному ходу пищи. Однако у *Diploilaimella* sp. задняя часть клапана построена из секреторных клеток, которые, возможно, производят пищеварительные ферменты. Железистые клетки в составе кардия обнаружены и у некоторых других морских нематод.

По контрасту с многообразием ротовых аппаратов, средняя кишка у морских нематод всегда устроена удивительно просто: это трубка из эпителиальных клеток, более или менее одинаковых на всём её протяжении. Правда, у нематод семейства Monhysteridae самые передние клетки средней кишки отличаются от последующих, даже на световом уровне (Riemann, 1970). В частности, у *Diploilaimella* sp. передние две пары клеток секреторные, а все остальные преимущественно всасывающие (Deutsch, 1978); секреторная активность самых передних клеток кишки документирована и для другой монхистеридной нематоды *Thalassomonhystera denticulata* (Jennings, Deutsch, 1975). У других нематод вся кишка построена из сходных между собой железисто-всасывающих клеток. В кишке нематод часто отмечались умирающие клетки, которые вытесняются в просвет кишки. Возможно, клетки сначала функционируют как всасывающие и переваривающие пищу в лизосомах. Затем эти клетки становятся секреторными, местом упаковки энзимов, которые в конце концов освобождаются в просвет кишки. После этого клетки умирают (Deutsch, 1978). На апикальной поверхности клеток кишечного эпителия имеются микровилли, вдающиеся во внутреннюю полость кишки. У разных видов микровилли могут быть длинные или короткие, расположены густо или редко (Nuss, 1985). Их длина



и густота различны даже у разных возрастных стадий одного вида.

Какой тип пищеварения свойствен морским нематодам, внутриклеточный, пристенный, полостной? Долгое время было принято считать, что у нематод вообще нет внутриклеточного пищеварения. Однако в начале 1970-х гг. появились первые указания на эндоцитоз у нематод, в частности, у морских и солоноватоводных свободноживущих видов *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae; Jennings, Colam, 1970), *Chromadorina germanica* (Chromadoridae) и *Diplolaimella* sp. (Deutsch, 1978). Так у *Diplolaimella* sp. в кишечных клетках большое количество лизосом с положительной реакцией на кислую фосфатазу, что указывает на внутриклеточную фазу пищеварения. Кроме того, у особей, содержащихся на разных кормах, в кишечных клетках выявлены разные включения: у тех червей, что питались бактериями, есть включения гомогенного материала, а у тех, что питались водорослями — включения тонкозернистой фактуры (Deutsch, 1978).

Нусс (Nuss, 1985) исследовал строение кишки у нескольких видов водных нематод, а также провёл эксперименты по поглощению этими нематодами белков пероксидазы хрена и ферритина. С помощью ультрагистохимических методов зарегистрировано поглощение макромолекул клетками кишечного эпителия (эндоцитоз) у морских видов *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae) и *Adoncholaimus thalassophygas* (Oncholaimidae), и пресноводного *Tobrilus gracilis* (Tobrilidae). Однако типичные эндоцитозные пузырьки найдены только у анопlostомы. Таким образом, у большинства водных нематод пищевые частицы размером с бактерии сначала разрушаются в просвете кишки, а уже затем эндоцитируются в виде более мелких фрагментов.

В просвете кишки в области микровиллей у нематод образуется пристенная неклеточная субстанция — гликокаликс (King, 1982; Deutsch, 1978; Nuss, 1985). Он может быть рыхлым или плотным, а иногда настолько плотным, что напоминает перитрофическую мембрану в кишечнике насекомых. Однако у онхалаймиды *Pontonema vulgare* (Jennings, Colam, 1970) и некоторых неморских видов гликокаликса не найдено. Часто в гликокаликсе имеется фибриллярный материал или система мембран, которые ориентированы параллельно внутренней поверхности кишки и могут быть уложены в пачки. По-видимому, эти мембраны образуются на кончиках микровиллей — по крайней мере, мембраны соединены с плазмалеммой микроворсинок. Очевидно, по мере роста мембраны отделяются от микровиллей и складываются в пачки или сворачиваются в трубки, которые можно наблюдать на ультратонких срезах. У голодающих нематод толщина гликокаликса уменьшается (Deutsch, 1978).

Считается, что гликокаликс играет очень важную роль в пищеварении — как молекулярное сито, а также как субстрат или среда для пристенного пищеварения. На электронно-микроскопических срезах *Anoplostoma viviparum*, *Eleutherolaimus stenosoma* (Linhomoeidae) и пресноводных *Tobrilus* spp. в просвете кишки видны бактерии, обернутые мембранами (очевидно, мембранами гликокаликса). Бактерии в мембранных свёртках находились на разных стадиях переваривания. Только у *E. stenosoma* мембранные свёртки с бактериями обнаружены внутри клеток кишечного эпителия (Nuss, 1985) — таким образом, этому виду свойствен фагоцитоз. У остальных

нематод в процессе эндоцитоза поглощаются только мелкие частицы — макромолекулы размером в несколько нанометров.

Проглоченные микроорганизмы в просвете кишки ещё долго кажутся неповреждёнными (Deutsch, 1978; Lopez et al., 1979). Известно, что в кишке свободноживущих нематод имеется и живая микрофлора (Caugol, Dreyfus, 1975, цит. по Nuss, 1985). Всё это указывает на низкую концентрацию ферментов в просвете средней кишки. С другой стороны, для иных, правда, пресноводных нематод показано (Dunkan et al., 1974, цит. по Nuss, 1985), что прохождение пищи по короткой и прямой средней кишке может быть настолько быстрым (минуты), что даже имеющиеся энзимы не оказывают полного действия. Гистохимически показано наличие неспецифических ферментов эстераз в кишке *Pontonema vulgare*, *Diplolaimella* sp. и *Chromadorina germanica* (Jennings, Colam, 1970; Deutsch, 1978). Правда, локализация эстераз в кишке осталась неизвестной. Далее, у *Thalassomonhystera denticulata* (Monhysteridae) установлено (Jennings, Deutsch, 1975), что самые передние клетки средней кишки выпускают  $\beta$ -глюкуронидазу. Этот фермент разрушает полисахаридную оболочку бактерий.

Конечным этапом процесса пищеварения является дефекация. В работе по питанию *Adoncholaimus thalassophygas* дефекация регистрировалась редко (Lopez et al., 1979). Одна нематода, за которой следили в течение часа, постоянно двигалась и питалась — но выхода экскрементов не было. Семь взрослых адонхолаймусов с полным кишечником посадили в висячую каплю с чистой водой и свежими целлюлозными волокнами в качестве субстрата. За 21 час появилось только четыре фекальных отложения (за это время нематоды успели также отложить яйца). По расчётам, *A. thalassophygas* опорожняет не более 20% всего объёма содержимого кишечника в день. Собственно фекалия состоит из волокнистого материала с коричневыми каплями (липиды?) и бактерие-подобными частицами; иногда видны и живые спиральные бактерии. Скоро после выделения эти фекалии обрастают колониями разных видов микробов. Очевидно, по крайней мере, часть бактерий проходят живыми через кишечный тракт.

## Объём и скорость потребления пищи

Сколько пищи потребляет нематода за свою жизнь? На этот счёт есть разные данные.

Первая ювенильная стадия J1 *Chromadorita tenuis* (Chromadoridae) в течение первого дня после вылупления поглощает 1 мкг сырой массы цитоплазмы диатомей, что в 20 раз превышает массу её тела. При этом собственная масса самой нематоды почти удваивается. За время всего постэмбрионального онтогенеза масса тела нематоды увеличивается в 40 раз. По мере дальнейшего роста количество потребляемой пищи увеличивается и в пострепродуктивный период достигает 3,3 мкг в день. По мере роста количество потребляемой пищи по отношению к массе тела постепенно уменьшается и за время четвёртой ювенильной и взрослой стадий масса проглоченной цитоплазмы уже только в два раза превышает массу тела (Jensen, 1984b).

Однако эти данные нельзя экстраполировать на всех нематод, поскольку скорость питания различается у видов со сходными пищевыми объектами. Так, *Pellioiditis marina* (Rhabditidae), *Diplolaimella brucei* и *Geomonhystera disjuncta* (оба из Monhysteridae) поглощают бактерий со скоростью соответственно 1700, 500 и 300 клеток в час (Bouwman et al., 1984b).

Можно подсчитать потребление пищи суммарно сразу для всего сообщества нематод. Урвик с соавторами (Warwick et al., 1979) попытались оценить количество пищи для нематод одного эстуария, исходя из показателей продукции и дыхания. При этом ассимиляция принята равной сумме продукции и дыхания, а эффективность ассимиляции равной 60% или 29,705 г  $C_{\text{орг}}/м^2/год$ . Если пища по содержанию воды и углерода сходна с телом нематоды, т. е. отношение сухого веса к сырому равно 0,25, а углерод составляет 40% сухого веса (это ранее известные данные), то годовое поглощение пищи составит примерно 300 г/м<sup>2</sup>/год сырого веса или 40 сырых биомасс (примерно 8г/м<sup>2</sup> сырого веса). А макробентос в том же месте потребляет около десяти сырых биомасс, то есть только в два раза больше пищи, чем нематоды. Однако если, как в данном эстуарии, в сообществе нематод преобладают соскребыватели и неселективные детритофаги, чей рацион в значительной степени состоит из диатомовых водорослей, результат надо корректировать. Дело в том, что диатомеи имеют большое зольное содержание (>50%) из-за своих кремнезёмных раковин; таким образом, содержание углерода в них только 20% сухого веса. Тогда более реалистичным будет оценивать годовое поглощение пищи в 600 г/м<sup>2</sup> сухого веса.

Есть другие расчёты, опирающиеся на конкретные виды. Бактериофаг *Pellioiditis marina* в лабораторной культуре потреблял пищи в десять раз больше массы собственного тела, а диатомофаг *Chromadora macrolaimoides* — в 50 раз больше собственной массы (Tietjen et al., 1970; Tietjen, Lee, 1973, 1977b). На основании этих результатов Титъен с соавторами подсчитали, что годовое потребление пищи всем нематодным сообществом может составить 30000 г/м<sup>2</sup>, что в 50 раз больше данных, полученных из определения продукции. Даже если в расчёте продукции не учитываются расходы на экскрецию, выделение слизи и т. д., расхождение не снимается. Очевидно, в природе питание идёт с меньшей скоростью.

## Поглощение растворённого органического вещества

Уже довольно давно показано поглощение растворённого органического вещества (РОВ) морскими нематодами (Chia, Warwick, 1969; Tietjen, Lee, 1975; Lopez et al., 1979). Все эти работы сделаны на обитателях кислородного слоя осадка, а поглощение РОВ, очевидно, во всех случаях проходило при глотании морской воды через рот. Экспериментально показано общее поглощение РОВ всем сообществом мейофауны, где нематоды были главным компонентом. При этом процесс утилизации РОВ микроскопическими животными никак не был опосредован бактериями (Montagna, 1984).

Крупная онхолаймида *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) поглощает глюкозу, меченную <sup>14</sup>C из раствора; автораддиография показала, что место всасывания — кишка

(Chia, Warwick, 1969). Авторы заключили, что нематода получает растворённую глюкозу, глотая воду. Предварительные эксперименты выявления растворённой глюкозы проведены также на родственной нематоде *Adoncholaimus thalassophygas* (Oncholaimidae; Lopez et al., 1979). Для последнего вида показано поглощение и другого органического вещества из водного раствора: в опытах Римана с соавторами (Riemann et al., 1990) меченая аминокислота поглощалась нематодами против градиента концентрации.

Особенный интерес, конечно, вызывает вопрос о поглощении растворённого органического вещества из окружающей воды через стенку тела нематоды. Давно известно, что у некоторых водных нематод из воды в тело через кутикулу легко проникают красители. Трансэпидермальное поглощение органического вещества в тело доказано для паразитов — филярий (Howells et al., 1983, цит. по Nuss, 1985) и мермитид (Rutherford, Webster, 1974; Rutherford et al., 1977; Gordon et al., 1982); мермитиды воспринимают через стенку тела даже ферритиновые частицы (Poinar, Hess, 1977).

Йенсен предположил трансэпидермальное поглощение РОВ для тиобиотических нематод, обитающих в области перехода от кислородной к сульфидной зонам, где повышена активность микробов. Гипотеза Йенсена имела преимущественно морфологические обоснования. Тиобиотические нематоды в своём большинстве обладают тонким нитевидным телом с увеличенным отношением поверхности к объёму, что интерпретируется как адаптация к дыханию и к восприятию РОВ из окружающей среды непосредственно через стенку тела (Jensen, 1986). Удлинение тела означает укорочение дистанции диффузии. При увеличении поверхности тела увеличивается поверхность всасывания растворённого органического вещества. Среда обитания тиобиотических нематод насыщена растворённой органикой, которая интенсивно поглощается другими животными этого биотопа, например, полихетами. Поэтому и для нематод весьма вероятен тот же тип питания.

Прямых же свидетельств непосредственного трансэпидермального поглощения органического вещества у водных свободноживущих нематод почти нет. Нусс (Nuss, 1985) ультрагистохимическими методами показал проникновение ферритина через кутикулу и эпидермис в отдельных участках тела особей *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae). Вместе с собственно молекулами ферритина в везикулах эпидермиса обнаружен фермент аминоксипептидаза. Неизвестно, каким путём протеиновые молекулы могли бы проходить сквозь плотную кутикулу. Нусс предполагает, что при сгибании тела нематоды кутикула то сжимается, то растягивается и тем самым действует как ритмичный насос, втягивающий частицы через периодически открывающиеся мельчайшие поры.

# Глава 5. Размножение, развитие и жизненный цикл

## Соотношение полов

Среди морских нематод большинство составляют амфимиктические или раздельнополюе виды. Однако достаточно обычны апомиктические (партеногенетические) виды, а также виды, способные к обоим типам размножения (Hopper, Meyers, 1966a). В последней группе тип размножения в популяции зависит от многих обстоятельств.

В естественном местообитании (Флорида) *Monhystrella parelegantula* (Monhysteridae), *Chromadorina epidemos* (Chromadoridae) и *Viscosia macramphida* (Oncholaimidae) размножаются при участии самцов. Однако в лабораторных условиях самцы пропадают, а репродуктивный тип меняется от амфимиксиса на апомиксис (Hopper, Meyers, 1996a). То же самое сообщалось для *Monhystera filicaudata* (Tietjen, 1967). В культуре *M. parelegantula* (Vranken et al., 1981) размножается в основном партеногенетически. Самцы были в небольшом количестве в одной из начальных культур. Далее на 20 последовательных поколений появился всего один самец, в уже стареющей культуре со старым агаром и ухудшенными пищевыми условиями. Вранкен с соавторами предполагают, что появление самцов вызывается метаболитами при высокой плотности популяции. Возможно, партеногенез более обычен у морских нематод, чем принято считать, даже в тех видах, где самцы известны.

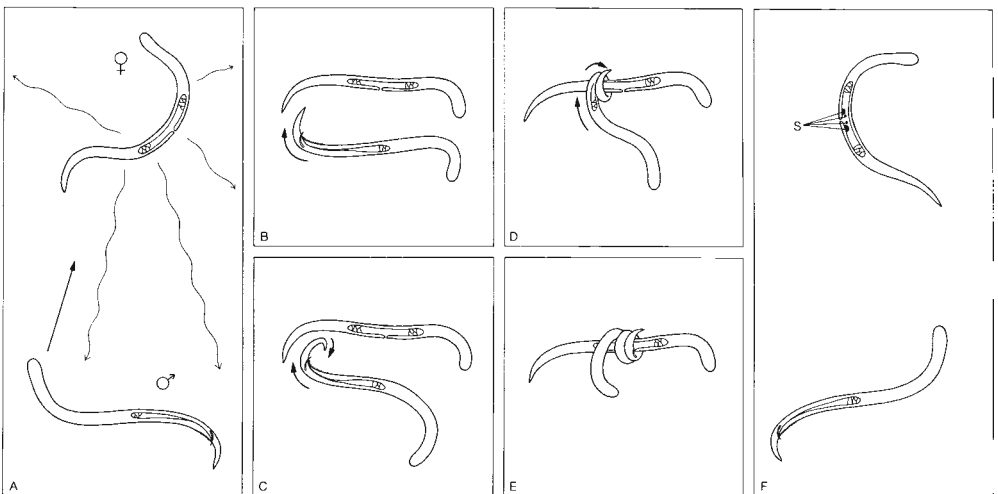
По крайней мере, у некоторых нематод соотношение полов в потомстве зависит от температуры (Moens et al., 1996). Например, у рабдитиды *Pellioditis marina* (Rhabditidae) в культуральном содержании доля самцов меняется от 42% при 10 °C до 60% при 25 °C, а соотношение 1:1 наблюдается при промежуточных температурах. У *Diplolaimelloides meyllii* (Monhysteridae) зависимость соотношения полов от температуры выражена более резко: для самцов менялась от 25% при 16 °C до 65% при 25 °C; при 10 °C и 20 °C самцы составили соответственно 33% и 50%. Эти соотношения полов оказались неслучайными, в эксперименте они предсказуемо возобновлялись при данных температурах. Преобладание самцов в течение большей части года отмечалось для некоторых довольно крупных нематод семейства Oncholaimidae — подробнее об этом см. в разделе «Жизненные циклы».

## Поиск самки и копуляция

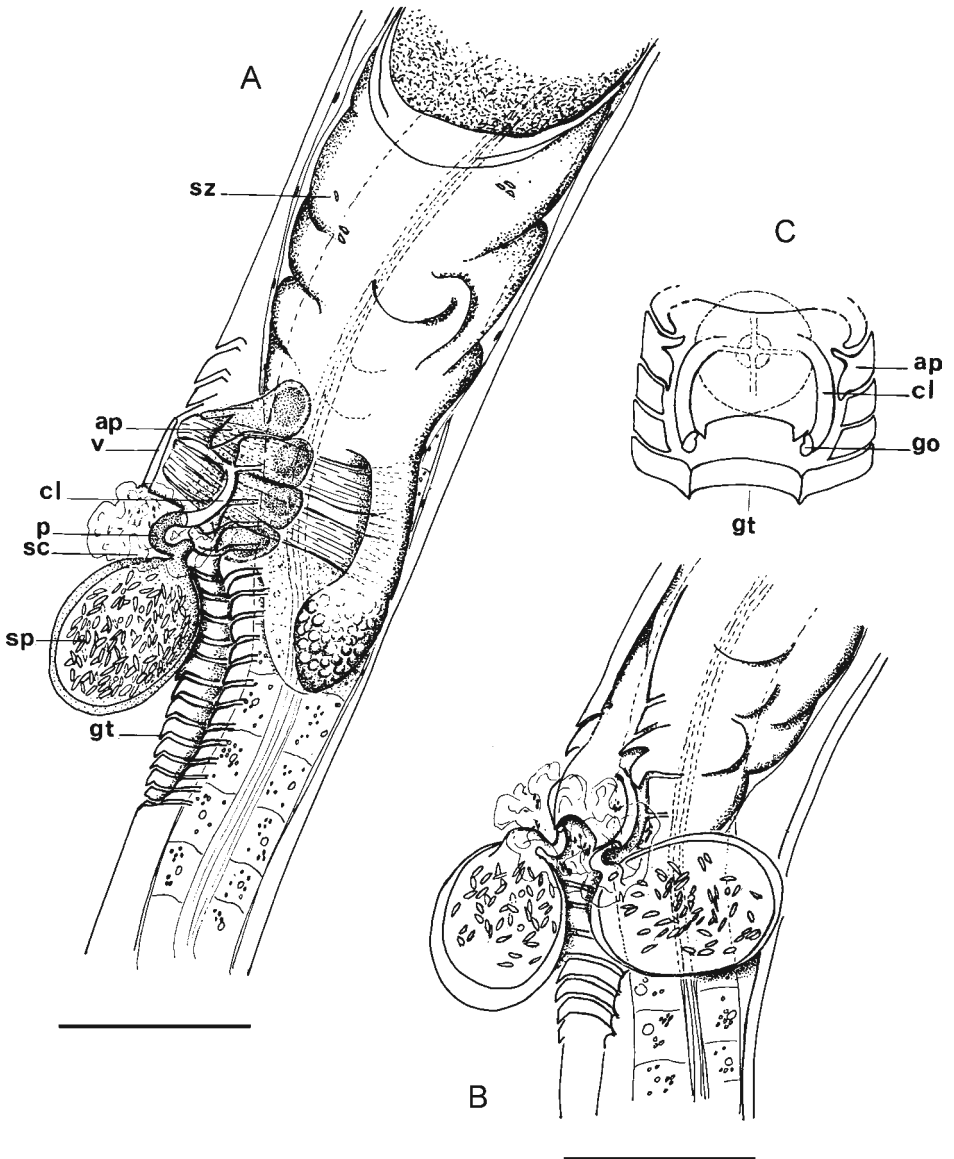
Маленькую солоноватоводную нематоду *Chromadorita tenuis* (Chromadoridae) из Балтийского моря сравнительно легко наблюдать, поскольку она живёт не в толще грунта, а в обрастаниях. Йенсен (Jensen, 1982b) содержал её в чашках Петри на агаре при невысокой солёности. В природных условиях на одного самца приходится две самки. Как и у всех морских нематод, в онтогенезе хромадориты четыре ювенильные стадии и пятая взрослая. Уже на четвёртой стадии хорошо различимы половые органы, однако половое отверстие самки (вульва) и супплементарные органы

самцов ещё закрыты кутикулой. После линьки на взрослую стадию половое отверстие самки открывается, а вокруг него хорошо видны четыре вульварные железы с коротким каналом, открывающимся в области вульвы. По-видимому, эти железы выделяют видоспецифичные водорастворимые феромоны, притягивающие самцов. У всех нематод оплодотворение внутреннее.

Судя по всему, девственная самка распространяет вокруг себя облако феромонов (половых аттрактантов). Попад на периферию поля феромонов, самец сразу переключается на поиск источника запаха (илл. 5.1). Самец ползёт к самке нормальным образом, т.е. головой вперёд. По-видимому, феромоны сначала действуют на его органы дистантной хеморецепции, амфиды. Недаром у большинства видов морских нематод у самцов амфиды заметно больше, чем у самок. Самец движется к самке по градиенту концентрации феромонов, к центру запахового поля. В непосредственной близости самки концентрация феромонов, по-видимому, становится запредельно высокой для головных рецепторов, в результате чего они как бы отключаются. Самец разворачивается и движется уже задним концом вперёд к цели. В околоанальной области у самца много других хеморецепторов, очевидно, близкого и контактного действия. Хвост самца быстро сворачивается и разворачивается. Наконец, самец касается самки хвостом и быстро закручивается вокруг неё задней частью своего тела. При этом передняя свободная половина тела самца ориентирована под прямым углом к телу самки. Самец скользит вдоль тела самки в поисках полового отверстия. Очевидно, непосредственная идентификация вульвы происходит с помощью короткой преанальной медиовентральной щетинки, а прикрепление с помощью супплементарных органов. Наконец, движение самца остановлено, в



**Илл. 5.1.** Последовательность событий в половом поведении *Chromadorita tenuis*. **А** — феромоны самки привлекают самца на расстоянии. **В–С** — прекопуляционные движения. **Д–Е** — копуляция. **Ф** — самец и самка расходятся после спаривания. **s** — сперматеки самки заполнены сперматозоидами (из: Jensen, 1982b).



**Илл. 5.2.** Вульварная область *Prorhynchonema warwicki* (Xyalidae) с прикрепленными сперматофорами. **А:** латеральный вид. **В:** латеро-вентральный вид. **С:** вентральный вид. **ap** — апофиз кутикулярного кольца; **cl** — латеральный канал; **go** — субвентральный гонопор; **gt** — вентральное углубление; **p** — стебелёк сперматофора; **sc** — масса секрета с бактериями; **sp** — сперматофор; **sz** — сперматозоиды; **v** — вульва. Масштаб А, В — 10 мкм (из: Goubault, Renaud-Mornant, 1983).

вульву вводятся спикулы, и происходит оплодотворение. Самка остаётся совершенно безучастной во время всех этих событий: она может даже продолжать питание. Самцы вообще более активны, чем самки, по крайней мере, если тех и других сравнивать в их прекопуляционный период. У самцов, как правило, крупнее и иногда сложнее устроены амфиды (органы дистантной хеморецепции), с помощью которых, видимо, самка определяется на расстоянии. Ким и Шираяма (Kim, Shirayama, 2001), экспериментально измерявшие интенсивность дыхания у ряда видов, нашли, что у эноплид *Symplocostoma* sp., *Polygastrophora* sp. и *Mesacanthion* sp. самцы превышают самок по интенсивности метаболизма. Интересно, что у всех трёх видов самцов в популяции гораздо меньше, чем самок.

После спаривания особи расстаются навсегда. У самки все четыре сперматеки и даже центральная часть матки заполнены сперматозоидами. Избыток спермы в матке вскоре удаляется. Очень быстро после оплодотворения вульварные железы прекращают выпуск феромонов и исчезают. Каждая самка оплодотворяется один раз в жизни; после этого она теряет привлекательность для самцов.

Недавно у одной из интерстициальных морских нематод (*Prorhynchonema warwicki*, Хуалиды) обнаружен крайне необычный для круглых червей способ оплодотворения с помощью сперматофоров (Gourbault, Renaud-Mornant, 1983). При спаривании самец с помощью своеобразных спикул откладывает по сторонам вульвы один или два яйцевидных мешочка на стебельках — сперматофоры с мелкими сперматозоидами. Вульварная область самки структурно модифицирована (илл. 5.2). Ниже описана ещё более своеобразная форма оплодотворения у онхолаймид.

## **Оплодотворение у онхолаймид (Oncholaimidae), обладающих демановской системой**

У части родов семейства Oncholaimidae имеется довольно странное, конструктивно сложное образование — демановская система органов (или демановский орган) (илл. 2.5), неизвестное ни у каких других нематод. Как недавно выяснилось, способ оплодотворения таких онхолаймид совершенно уникален. Рассмотрим строение и функцию демановской системы на примере *Oncholaimus oxyuris*, лучше изученного в этом отношении (Coomans et al., 1988).

У этого вида, как у всех *Oncholaimus*, единственная передняя половая трубка. От матки назад вдоль кишки тянется тонкая трубка — маточный канал (ductus uterinus). Задний конец маточного канала преобразован в так называемую уветту (uvette) — овальное образование из выпуклых клеток (в виде виноградной грозди) с тонким внутренним просветом, ведущим в широкую трубку главного канала (main duct, efferentus principalis). Этот последний сужается вперёд в тонкостенный кишечный канал (ductus entericus) и кончается специальным органом осмосием (osmosium), контактирующим со стенкой кишки. Назад главный канал тянется к анальной области, где расходится в несколько (от одного до семи) узких терминальных каналов, кончающихся наружными порами в спинной части анальной области и хвоста. У *O. oxyuris* копуляция осуществляется не через вульву, как обычно у нематод, а



через терминальные поры, куда и вводятся спикулы (Maertens, Coomans, 1979).

Самец ощущает самку задней частью тела. Когда последняя проходит близко от его хвоста, самец переключается на самку, пытаясь зацепить и сдавить её своим хвостом. Если самка не готова к спариванию, она вырывается и уползает или остаётся неподвижной, отчего самец прекращает попытки. Видимо, самец не умеет отличать половозрелых самок от самцов или ювенилей и потому готов к спариванию с кем угодно. Успех спаривания целиком определяется поведением самки. Позитивный ответ на предложение состоит в том, что самка медленно движется вперёд, отчего хвостовой захват самца смещается по её телу назад. Далее самка несколько раз отрывисто дёргается, отчего захват самца становится ещё крепче, возможно, и за счёт клейкого секрета хвостовых желёз. После этого самец, работая спикулами около 10 минут, прокалывает стенку тела самки, в результате образуется круглая или неправильная пора с воронковидной полостью под ней. Далее оба партнёра на некоторое время неподвижны; спикулы самца при этом погружены кончиками в тело самки. Через семяпровод в тело самки перетекает сначала зернистая субстанция, затем сперматозоиды, после чего партнёры снова отдыхают в неподвижности, а затем рассоединяются и расстаются.

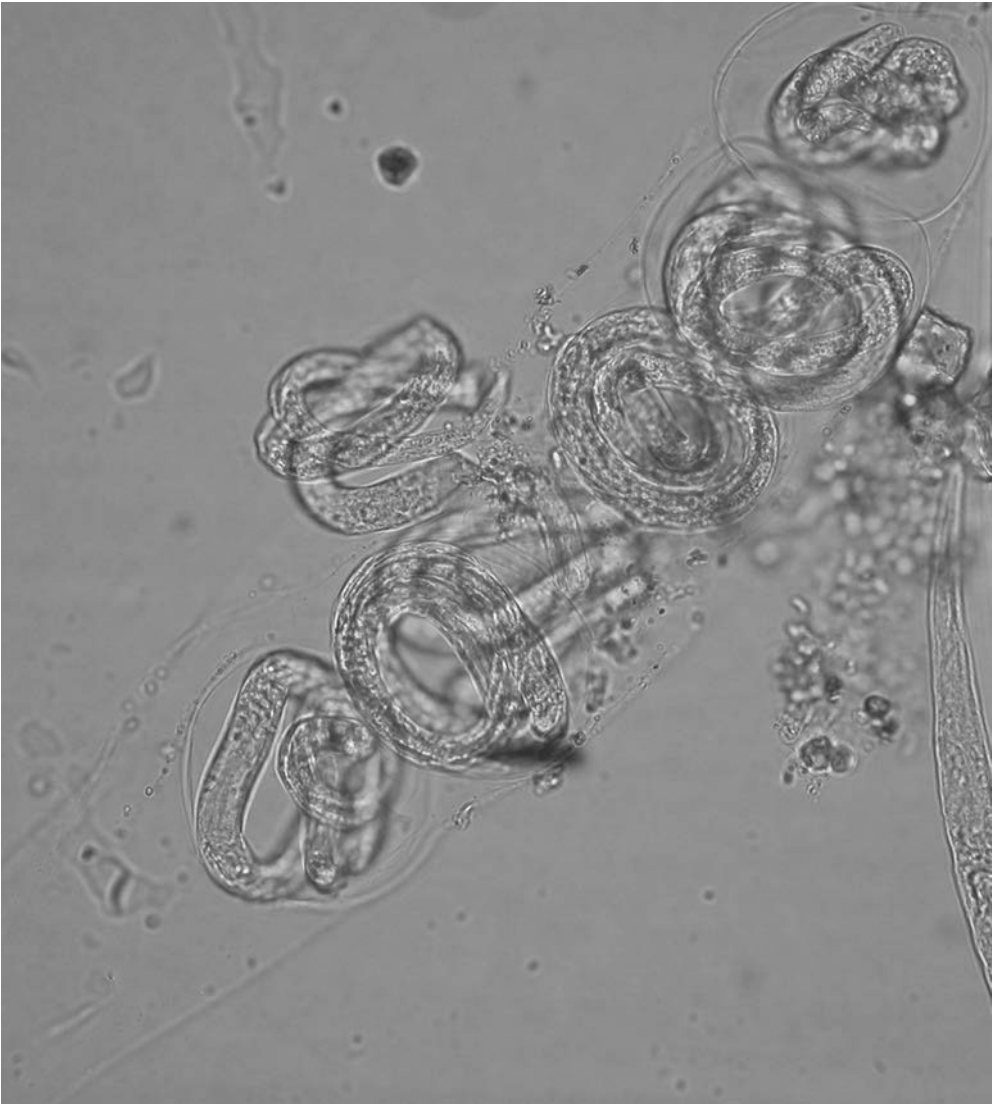
У девственной самки терминальных пор и каналов нет, задний конец главного канала слепой. Сперма, попавшая при копуляции в тело самки, далее попадает в главный канал. Путь сперматозоидов проходит внутри секрета, инъецированного в виде зернистой субстанции в тело самки перед эякуляцией. При коагуляции секрет превращается в трубку с волокнистыми стенками. После прохождения сперматозоидов стенки терминального канала спадаются. Остатки секрета слегка выдавливаются наружу и застывают в виде сгустка — раневой пробки. Число пор с пробками и терминальными каналами указывает на число проколов спикулами.

Попавшие в главный канал сперматозоиды собираются вокруг уветты. Один за другим сперматозоиды проникают в маточный канал и далее в матку, где происходит оплодотворение яиц. Избыточные сперматозоиды двигаются по кишечному каналу вперёд и через осмосиум попадают в просвет кишки.

## Откладка яиц и забота о потомстве

Когда яйцо появляется на свет, его наружная студенистая оболочка сильно разбухает. Очевидно, это оболочка имеет защитное значение. Все яйца в кладке склеены или даже окружены общим прозрачным студенистым покрытием (илл. 5.3). Обычно кладка прикреплена к субстрату, например, к песчинке или кусочку растительного детрита.

У беременной самки появляется новая доминанта в поведении: надо найти место для кладки яиц. Нередко самки с оплодотворёнными яйцами в матке показывают большую двигательную активность, чем самцы или неоплодотворённые самки. Самки определённых видов целенаправленно мигрируют в другие среды. Например, зрелые самки живородящей *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae) в тонкозернистом осадке на литорали Великобритании перемещаются в глубинный сероводородный



**Илл. 5.3.** Кладка яиц *Cryonema crassum* (Monhysteridae) с поздними эмбрионами (Белое море, лёд) (ориг).

бескислородный слой, тогда как самцы и незрелые самки остаются в поверхностном кислородном слое осадка. Как будто для рождения личинок беременные самки опускаются в более стабильный и спокойный биотоп. Родившиеся личинки перемещаются в кислородный слой (Surey-Gent, 1981).

На мелководье побережья Флориды Мейерс и Хоппер ставили опыты по привлечению нематод на установленные в грунте целлюлозные диски из фильтровальной бумаги, заражённые двумя видами морских грибов (Meayers, Hopper, 1966).

На целлюлозный субстрат с грибами быстро собираются беременные самки массового здесь вида *Metoncholaimus scissus* (Oncholaimidae), тогда как самцы, незрелые самки и ювенильные особи оставались в песке. У самки *M. scissus* в матке одновременно может быть 5–20 яиц, иногда до 50 яиц. При откладке самка быстро выпускает яйца один за другим, которые образуют кучку со слизистым или студенистым покрытием. Изредка после этого в матке ещё остаются единичные яйца. Иногда попадают яйца, отложенные поодиночке. После откладки самка, видимо, умирает. Жизненный цикл *M. scissus* длится менее года (Hopper, Meyers, 1966b).

Сразу в нескольких группах нематод выявлен феномен заботы о яйцах с развивающимися эмбрионами. Среди десмодорид (Desmodoridae) забота о потомстве известна у *Croconema ovigerum*, *C. otti*, *Pseudochromadora incubans* и *Psammonema ovisetosum* (Ott, 1976; Gourbault, Vincx, 1990; Verschelde, Vincx, 1995). У обоих видов *Croconema* и у *P. incubans* яйца приклеены в ряд вдоль брюшной стороны тела самки. У *P. ovisetosum* вся дидельфная половая система смещена назад и размещается в раздутой преанальной части тела; яйца расположены в длинный ряд перед вульвой и удерживаются длинными брюшными щетинками. По-другому прикрепляют яйца некоторые церамонематиды (Ceramonomatidae), в частности, *Pselionema*. Эти нематоды не очень плодовиты. Самка откладывает одновременно одно, два или три яйца, каждое в индивидуальной прозрачной капсуле со стебельком, прикрепляющимся в области вульвы (илл. 2.22; Chesunov, Miljutina, 2002). Наконец, давно известна забота о потомстве у десмосколецид. У самок *Desmoscolex* (Desmoscolecidae) на брюхе перед вульвой есть две длинные щетинки, направленные косо назад. Этими щетинками, как пружинами, удерживаются одно-два отложенных яйца.

У *Desmodora schultzi* (Desmodoridae) наблюдалось не совсем понятное явление, возможно, также связанное с инкубацией яиц (Blome, Riemann, 1987). У всех взрослых самок на брюшной стороне тела позади вульвы прикреплён небольшой комок склеенного осадка. В этом месте туловища правильные латероventральные и субвентральные ряды тонких кутикулярных шипиков замещены более длинными и беспорядочными волосками, образующими что-то вроде корзины для удержания комка. Частицы осадка склеены слизью, а сам комок обычно густо заселён колониями микроорганизмов. Ни у самцов, ни у ювенильных особей никаких комков на теле нет, а их брюшные шипики не модифицированы. Бломе и Риманн предположили, что образование комков как-то связано с репродуктивной функцией самок. Либо самки откладывают туда яйца (однако этого не наблюдалось), либо бактериальные колонии комка снабжают самку дополнительным питанием на время созревания ооцитов.

## Число и размеры яиц

У морских нематод может быть два типа откладки яиц (Warwick, Buchanan, 1971).

1) У самки в матках накапливается много яиц. Самка выпускает их вместе одной кладкой, после чего умирает. 2) Яйца откладываются в течение более растянутого срока, поодиночке или малыми порциями. Виды первой группы имеют более длительные жизненные циклы (часто около года) — это, например, *Enoplus communis*

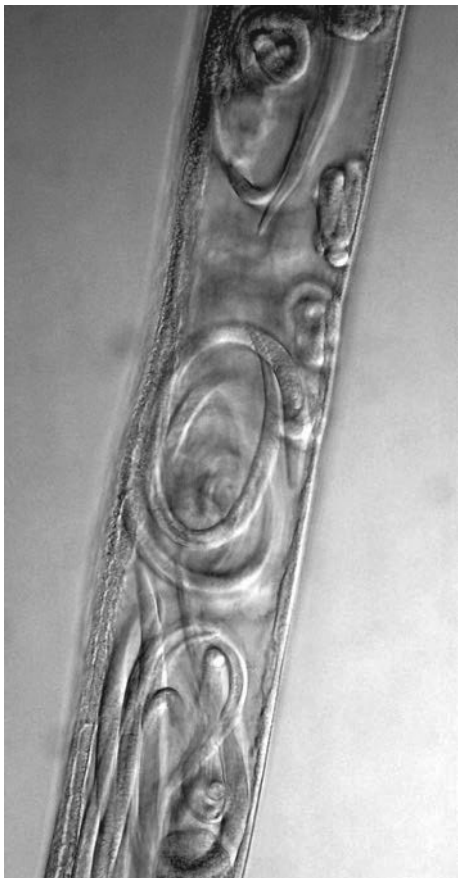
(Ecnoplidae), который на побережье Новой Англии размножается весной (Wieser, Kanwisher, 1960), или вышеупомянутый *Metoncholaimus scissus*. Ко второй группе относятся, в частности, *Geomonhystera disjuncta* (Monhysteridae) и *Theristus pertenuis* (Xyalidae). Их самки откладывают яйца поодиночке (Gerlach, Schrage, 1971).

По результатам лабораторных экспериментов (Wieser, Kanwisher, 1960; von Thun, 1968 — цит. по Bouwman, 1983; Smol et al., 1980) самки крупных *Adoncholaimus thalassophygas* и *Oncholaimus oxyuriis* (оба Oncholaimidae) дают за жизнь 25 яиц. Самка *G. disjuncta* за свою жизнь, при температуре 17–22 °С откладывает в среднем 37 яиц (другие данные по этому виду — см. гл. 6). У более мелких видов *Pellioiditis marina* (Rhabditidae) и *Monhystrella microphthalmia* с короткими жизненными циклами, обитающих на фукусах, самки продуцируют до 100 яиц за жизнь (Tietjen, 1970 и van Brussel, 1979 — цит. по Bouwman, 1983). Прямой связи между размером тела, числом, и размером яиц у нематод нет; очень мелкие виды нередко откладывают относительно крупные и немногочисленные яйца. Так, самка *Chromadora macrolaimoides* (Chromadoridae), живущая в обрастаниях, за жизнь откладывает всего 9–18 яиц (Tietjen, Lee, 1973).

Эволюцию размера яиц можно представить как компромисс между двумя разнонаправленными силами отбора: увеличением плодовитости с уменьшением размера яиц и повышением выживаемости ювенильных особей с увеличением размера яйца. Если для ювенильной особи риск быть съеденной велик, преимущество получают виды с немногочисленными большими яйцами. Если риск пасть жертвой хищника невелик, преимущество получают виды с многочисленными мелкими яйцами. Так в песчаных осадках, где много мейобентосных хищников, можно ожидать, что у нематод в среднем окажутся относительно более крупные яйца, чем у видов с илов (Warwick, 1989). Это теоретическое ожидание подтверждено анализом видового состава нематод на разных грунтах в одном из эстуариев (Warwick, Price, 1979).

## Живорождение

Ещё один аспект биологии размножения — откладка либо оплодотворённых яиц с последующим стартом эмбрионального развития, либо живорождение, когда самка рождает уже активных живых ювенильных особей первой стадии. В последнем случае всё эмбриональное развитие, вплоть до освобождения личинок первой стадии от яйцевых оболочек, проходит в матках (илл. 5.4). Некоторые виды, например, *Diplolaimelloides* spp. (Monhysteridae) откладывают яйца с начавшимся дроблением, на стадии от четырёх или более бластомеров. В общем, живородящие виды составляют меньшинство среди морских нематод. Обычно в прибрежной зоне с её более или менее резко меняющимися условиями живородящих видов относительно больше, чем на глубине. Так, в приливно-отливной зоне Белого моря есть сразу несколько таких видов: *Anoplostoma viviparum* (Anoplostomatidae), *Paracanthonus caecus* (Cyatholaimidae), *Metachromadora vivipara* и *Spirinia parasitifera* (оба последних вида из Desmodoridae). Всё это массовые виды, занимающие важное место в литоральном сообществе. Однако изредка живородящие виды могут встречаться даже в абиссали, но в локально специфических условиях — например, в грязевом



**Илл. 5.4.** Живородящая *Geomonhystera ex gr. disjuncta* (Monhysteridae): матка самки заполнена свободно перемещающимися личинками. Белое море, Беломорская биостанция МГУ, скопление гниющих ламинарий в сублитерали (ориг).

Яйцо эллипсоидное, находится внутри прозрачных оболочек. Первые деления более или менее равномерные и обычно синхронные. Борозда первого деления дробления проходит перпендикулярно, под углом или даже вдоль длинной оси яйца, разделяя его на два равных бластомера. У зиготы после её активации и у ранних

вулкане Хаакон Мосби на глубине 1250 м в Норвежском море. Здесь, в восстановленных условиях (выход метана) с повышенным содержанием органического вещества в сообществе нематод резко преобладает живородящий вид *Geomonhystera* (собств. данные).

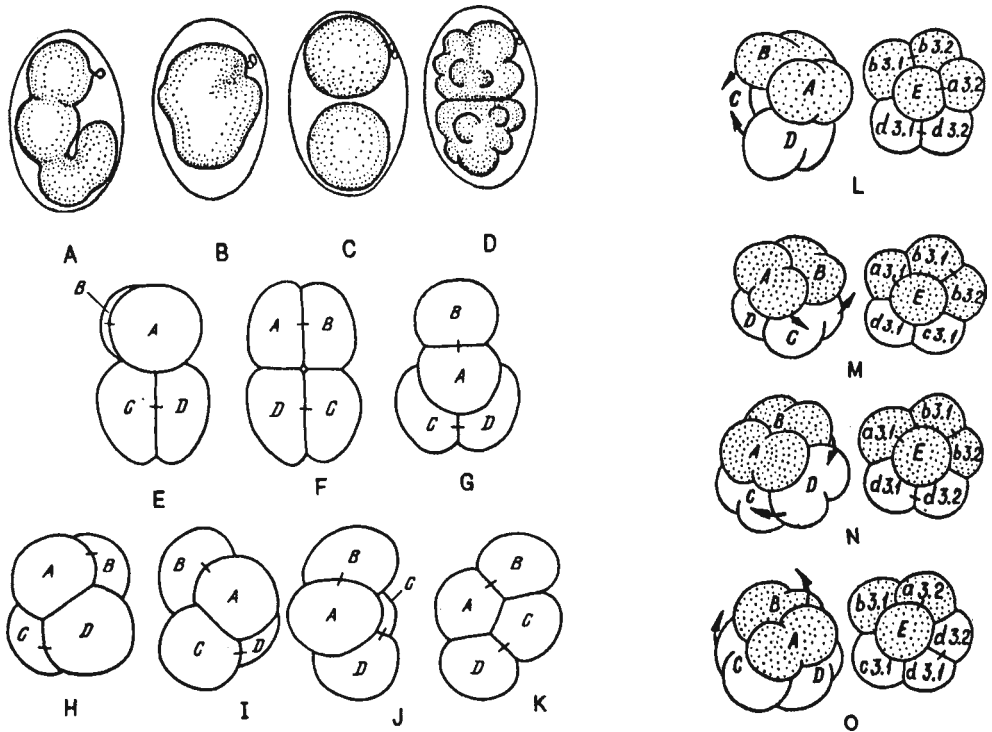
У большинства видов нематод форма рождения потомства строго закреплена. Однако *Geomonhystera disjuncta* (Monhysteridae) может переходить от откладки яиц к живорождению при понижении температуры до 3–5 °С (Gerlach, Schrage, 1971).

## Эмбриональное развитие

После оплодотворения яйцо перемещается в матку. У неживородящих видов в матке может накапливаться несколько, даже несколько десятков оплодотворённых яиц, каждое из которых содержит два ядра (пронуклеуса); при этом женское ядро часто размещается в центре яйца, а мужское на периферии. Мейоз женского ядра останавливается на стадии телофазы первого деления, а завершается уже после откладки яйца. У яиц в матке ядро или ядра видны гораздо хуже, чем у ооцитов — наверное, из-за того, что крупнозернистая цитоплазма яйца становится практически непрозрачной.

Яйцо практически не имеет признаков анимально-вегетативной полярности: желток обычно равномерно распределён в цитоплазме, а место выхода полярных телец варьирует у разных видов. В последние три десятилетия изучен эмбриогенез сразу нескольких видов морских нематод, в основном, трудами Малахова, Воронова и их соавторов (Малахов, 1986; Воронов и др., 1989; Malakhov, 1998; Voronov, Panchin, 1998; Voronov, 1999; Yushin et al., 2002a, 2002b). Вот как развиваются яйца видов отряда Enoplida (в основном, по наблюдениям над *Enoplus brevis*, *Pontonema vulgare* и *Anoplostoma viviparum*, илл. 5.5):

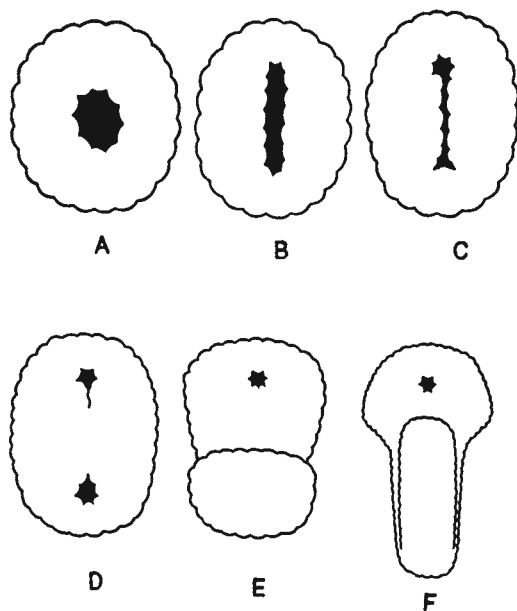
Яйцо эллипсоидное, находится внутри прозрачных оболочек. Первые деления более или менее равномерные и обычно синхронные. Борозда первого деления дробления проходит перпендикулярно, под углом или даже вдоль длинной оси яйца, разделяя его на два равных бластомера. У зиготы после её активации и у ранних



**Илл. 5.5.** Ранние стадии дробления яйца нематод отряда Enoplida. **A-D:** *Enoplus demani* (Enoplidae). **A:** выход первого полярного тельца; **B:** выделение второго полярного тельца; **C:** стадия двух blastомеров сразу после первого деления; **D:** поверхностная цитоплазматическая активность интерфазных blastомеров; **E-F:** расположение blastомеров сразу после второго деления; **H-K:** расположение blastомеров перед третьим делением; **L-O:** варианты третьего деления (стрелки показывают направление движения blastомеров, потомки blastомера АВ пунктированы) (из: Malakhov, 1998).

blastомеров в интервалах между делениями их цитоплазма приходит в движение: на поверхности появляются и исчезают разнообразные выступы и лопасти. После второго деления дробления образуются четыре равных blastомера, организованные в тетраэдрические, ромбические и Т-образные фигуры. После второго деления разные варианты фигур обнаруживаются в кладке одной самки. Сами blastомеры после второго деления перемещаются, в результате чего фигуры превращаются друг в друга. После третьего деления образуется компактная группа из восьми равных blastомеров, один из которых является зачатком энтодермы. К четвёртому делению зачаток энтодермы становится двухклеточным. До стадии примерно 30 клеток энтодермальный зачаток остаётся на поверхности, после чего начинает погружаться внутрь — это начало гастрюляции.

По трактовке Малахова (Малахов, 1986; Malakhov, 1998) у эноплид при погружении зачатка энтодермы образуется blastопор, который первоначально выглядит

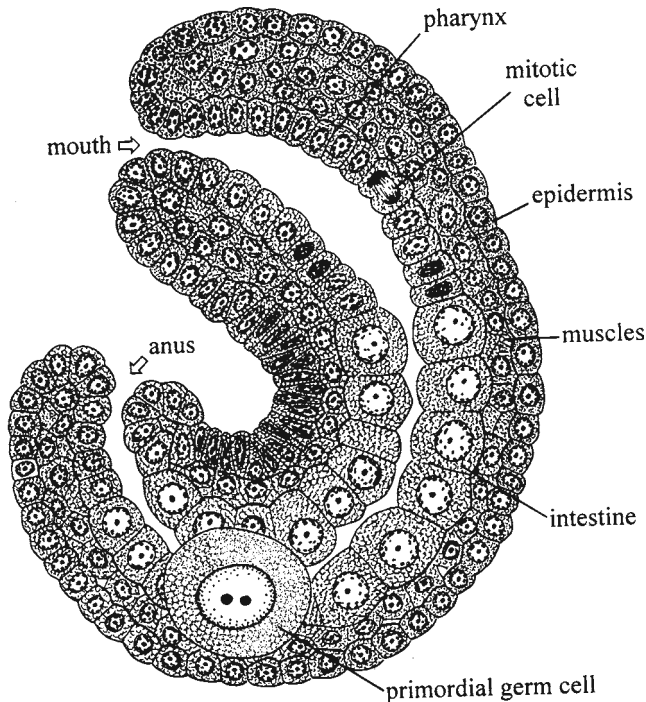


**Илл. 5.6.** Образование щелевидного бластопора (А–В), закрытие бластопора посередине (С–D) и сгибание эмбриона *Pontonema vulgare* (F) (из: Малахов, 1986).

как округлый, а потом вытягивается вдоль оси тела и становится щелевидным. Клетки с боковых краёв щелевидного бластопора погружаются внутрь и дают начало мезодерме. Клетки, погружающиеся на переднем конце бластопора, наверное, дают начало глотке. Далее боковые края бластопора сближаются и смыкаются посередине. На месте бластопора остаются переднее и заднее отверстия, их них переднее превращается в рот, а заднее — в анус (илл. 5.6).

Воронов и Панчин (1995), изучавшие развитие *Enoplus brevis* с мечением отдельных бластомеров люцифером жёлтым, излагают эти события иначе. На самом деле, у нематод нет настоящего щелевидного бластопора в классическом виде, в виде образования, дающего начало сквозной кишке путём замыкания с боков. Зачаток энтодермы полностью закрывается другими клетками вскоре после его погружения вглубь, а затем на том месте, где он был, идёт погружение мезодермы и формируется углубление, постепенно вытягивающееся вдоль. Таким образом, дно вентральной щели (это обозначение взято из развития модельного вида, рабдитиды *Caenorhabditis elegans*) выстлано не энтодермой, а мезодермой. Вентральная щель действительно замыкается с боков, но рот и анус прорываются заново, вне связи с ней. Вентральная щель, она же «бластопор», не имеет отношения к формированию сквозного кишечника. Эта трактовка в значительной степени опирается на сопоставление с хорошо изученным эмбриогенезом *C. elegans*.

После замыкания бластопора эмбрион изгибается на брюшную сторону, превращаясь в характерную стадию головастика. В задней трети тела зародыша выделяются

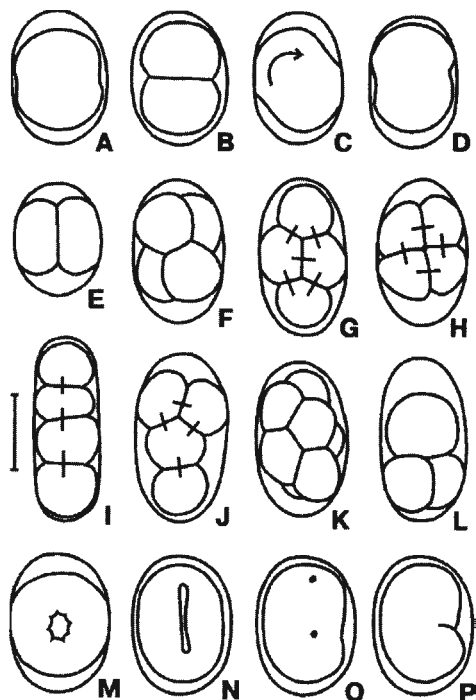


**Илл. 5.7.** *Enoplus demani*, продольный срез эмбриона на стадии головастика. **anus** — анус; **epidermis** — эпидермис; **intestine** — средняя кишка; **mitotic cell** — митоз в клетке; **mouth** — рот; **muscles** — мышцы; **pharynx** — проктодеум; **primordial germ cell** — клетка полового зачатка (из: Yushin et al., 2002a).

две крупные клетки справа и слева от зачатка средней кишки, из них развивается половая система. Ещё позже проявляется зачаток нервной системы в виде латеральных групп клеток вокруг стомодеума (зачатка глотки) и ряда узких столбчатых клеток вдоль брюшной стороны зародыша (илл. 5.8). Деление клеток замедляется к моменту замыкания вентральной щели; дальнейшее развитие заключается в основном в морфогенезе и дифференциации клеток. Так обстоит дело у всех нематод, от эноплюса до ценорабдитиса. У эноплюса при температуре 18 °С развитие до окончания клеточных делений (т.е. до замыкания вентральной щели) продолжается около трёх суток, а до вылупления из яйца — около 20 суток.

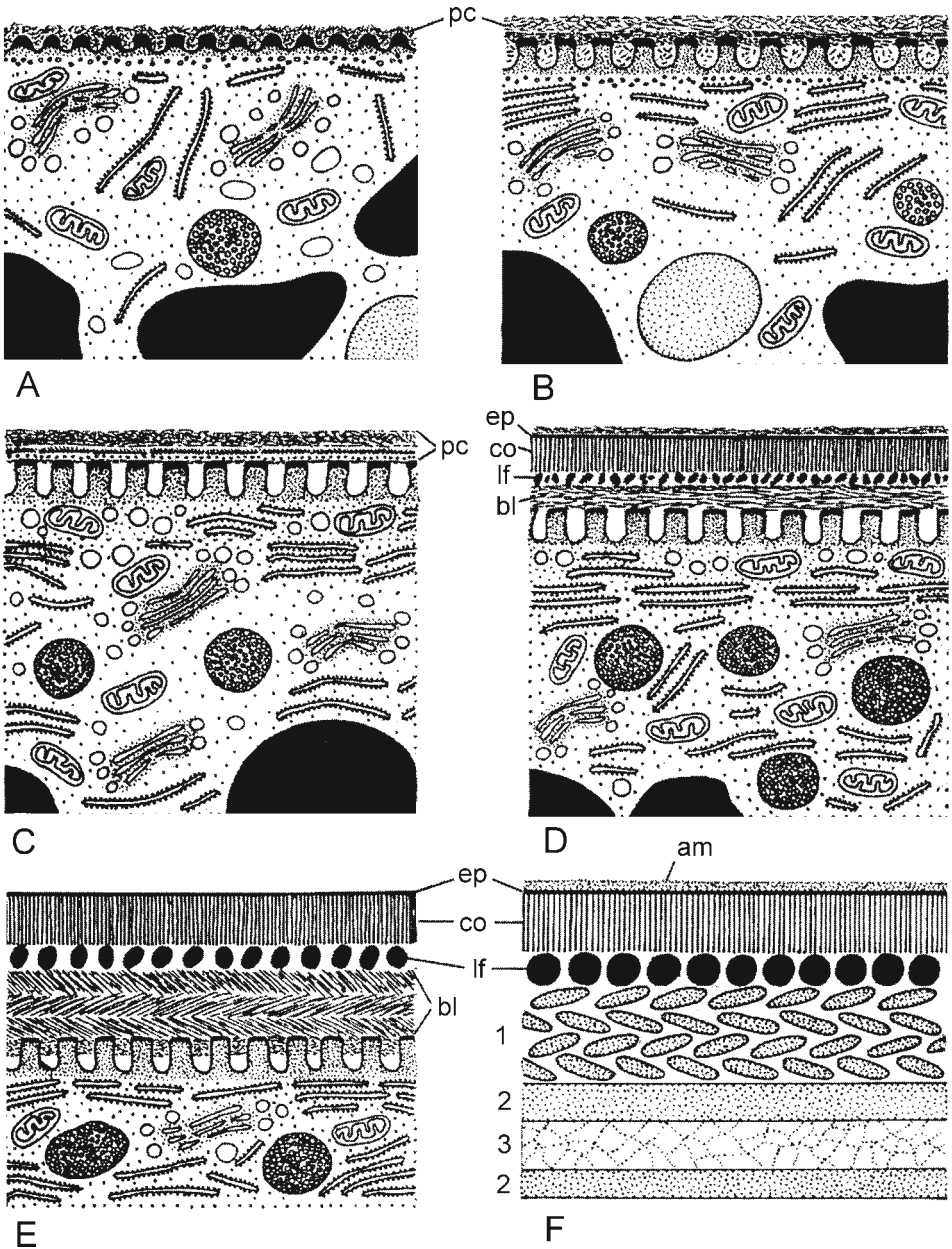
Эмбриональный органогенез у морских нематод пока исследовался очень неравномерно. Изучалась преимущественно закладка кутикулы (Юшин, Малахов, 1989, 1992; Yushin et al., 2002), преимущественно у эноплид (*Enoplus demani*), это дало весьма интересные результаты. Знаменательно то, что на начальной стадии формирования кутикулы на апикальной поверхности эпидермальных клеток появляются короткие микровилли. В цитоплазме эпидермальных клеток образуются многочисленные цистерны шероховатой эндоплазматической сети, цистерны аппарата Гольджи, мультивезикулярные тела и везикулы, где собирается материал будущей кутикулы.





**Илл. 5.8.** Дробление *Enoplus brevis*. А-L: раннее дробление. А-В: обычная форма первого деления; А: появление борозды дробления; В: стадия двух бластомеров; С-D: если борозда первого деления не перпендикулярна продольной оси яйцевой оболочки, зигота поворачивается (направление поворота показано стрелкой); Е: если плоскость борозды деления строго параллельна оси оболочки яйца, два бластомера располагаются перпендикулярно оси яйцевой оболочки; F-J: на четырёхклеточной стадии бластомеры расположены в фигуре тетраэдра (F), ромба (G), квадрата (H), в линию (I) или в виде буквы Т (J); K: пример восьмиклеточного эмбриона; L: в результате асинхронных делений может получиться трёхклеточный эмбрион; М-Р: более поздние стадии развития (вид с брюшной стороны, передний конец вверх); М: начало образования вентральной щели; N: закрытие вентральной щели; O: стадия фасоли (рот и анус в виде двух чёрных пятен); P: стадия головастика. Контакты между бластомерами показаны черточками. Масштаб 100 мкм (из: Voronov, Panchin, 1998).

Зародышевая волокнистая кутикула образуется поверх кончиков микровиллей, не заполняя пространства между ними. Далее микровилли уплощаются апикально, промежутки между ними становятся прозрачными. Кутикула стратифицируется, постепенно становясь всё сложнее. Дифференциация слоёв продвигается в направлении от наружной зоны внутрь. К концу формирования кутикулы микровилли пропадают (илл. 5.9). У некоторых других нематод субкутикулярные микровилли также отмечались, в эмбриогенезе и/или при линьке (обзор у Yushin et al., 2002b). Во взрослом состоянии у нематод, как и у других линяющих первичнополостных червей и членистоногих, ныне объединяемых в Ecdysozoa, микровиллей в кутикуле нет. У других беспозвоночных, первичноротых и вторичноротых, распространена волокнистая кутикула с



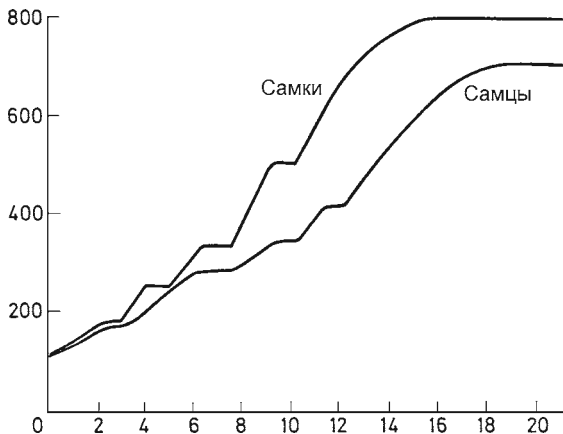
**Илл. 5.9.** Стадии формирования туловищной кутикулы *Enoplus demani* (Enoplidae) в эмбриональном развитии. Реконструкция по электронно-микроскопическим срезам. **А:** стадия петли 3 (three-fold embryo); апикальная мембрана формирует округлые микровиллы с прилегающей с волокнистой кутикулой. **В:** стадия петли 4 (four-fold loop); апикальные концы микровилл утолщены и содержат плотный материал, прилегающая кутикула представлена волокнистым слоем однородной толщины. **С:** стадия кренделя 1 (Pretzel

1); промежутки между микровиллями стали прозрачными, начальная стадия стратификации в прилегающей кутикуле. **D**: стадия кренделя 2 (Pretzel 2); кутикула состоит слоёв осмиофильной эпикутикулы, полосатого кортекса, прозрачного промежутка с продольными волокнами, волокнистого базального слоя. **E**: стадия кренделя 3 (Pretzel 3); кортекс, продольные волокна и базальный слой заметно утолщены, базальный слой стратифицирован. **F**: вышедшая из яйца первая ювенильная стадия (J1); эпикутикула покрыта аморфным материалом, полосатый кортекс лежит на слое толстых продольных волокон, базальный слой состоит из системы косых волокон (1) и двух гомогенных слоёв (2), разделённых прозрачным пространством с рассеянным волокнистым материалом (3). **am** — аморфный материал; **bl** — базальный слой; **co** — кортекс; **ep** — эпикутикула; **lf** — продольные волокна; **pc** — прилегающая кутикула (из: Yushin et al., 2002b).

пронизывающими её длинными микровиллями. Эмбриональные короткие микровилли нематод могут даже расцениваться как рекапитуляция предковой микровиллярной кутикулы всех беспозвоночных (Yushin et al., 2002b).

Помимо эноплид, эмбриональное развитие изучалось у представителей других отрядов морских нематод — *Hypodontolaimus inaequalis* и *Paracanthonchus* sp. (Chromadorida), *Desmodora serpentulus* и *Spirinia parasitifera* (Desmodorida), *Daptonema setosum* (Monhysterida), *Axonolaimus paraspinosus* (Araeolaimida), *Domorganus oligochaetophilus* (Plectida) (Малахов, 1981; Милютина, 1981; Валовая и Малахов, 1990).

Примечательно, что по особенностям эмбриогенеза эноплиды отличаются от всех остальных морских отрядов, что, в общем, соответствует разделению морских нематод на две главные филогенетические ветви (классы) Enoplea и Chromadoreae по молекулярным данным. Дробление яиц морских Enoplida изменчиво — у одного вида четырёхклеточный зародыш может принимать конфигурацию тетраэдра, ромба, Т-образную (илл. 5.8). Интерфазные бластомеры эноплид проявляют цитоплазматическую активность и перемещаются после делений. Судьбы бластомеров у раннего эмбриона не детерминированы (кроме зачатка энтодермы). Граница между потомками двух первых бластомеров в зародыше эноплид может проходить или поперёк, или наклонно, или даже вдоль, а не только поперёк, как у остальных нематод. Положение материала будущей энтодермы на стадии двуклеточного зародыша изменчиво: он может располагаться как в переднем, так и в заднем бластомере. Билатеральная симметрия дробящегося яйца эноплид устанавливается сравнительно поздно, с началом вытягивания бластопора (вентральной щели). Эти черты развития яйца эноплид часто расцениваются как более примитивные, по сравнению с эмбриогенезом хроматорий (критическое обсуждение этой темы — см. Алёшин, 2004). У отрядов Chromadoreae фигуры дробления более стабильны. После стадии пяти бластомеров устанавливается плоскость билатеральной симметрии, и дробление становится строго упорядоченным. Материал будущей энтодермы на стадии двуклеточного зародыша находится всегда в заднем бластомере. При гастрюляции щелевидный бластопор как таковой не образуется. В целом, эмбриогенез морских хроматорид, десмодорид, плектид, монхистерид и ареолаймид более сходен с развитием рабдитид и тех паразитических нематод, что ранее объединялись в большую группу Secernentea, чем с развитием морских эноплид.



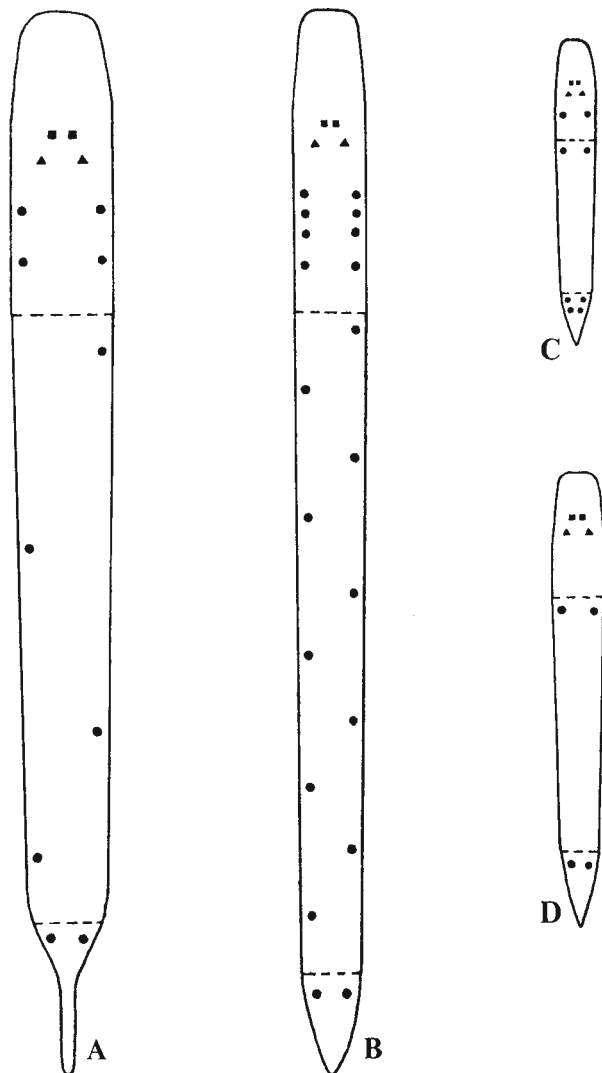
**Илл. 5.10.** Линейный рост *Chromadora macrolaimoides* в культуре при 25 °C и 26%. Вертикальная ось — длина тела в мкм, горизонтальная ось — время после вылупления в сутках (из: Tietjen, Lee, 1973).

## Постэмбриональный онтогенез

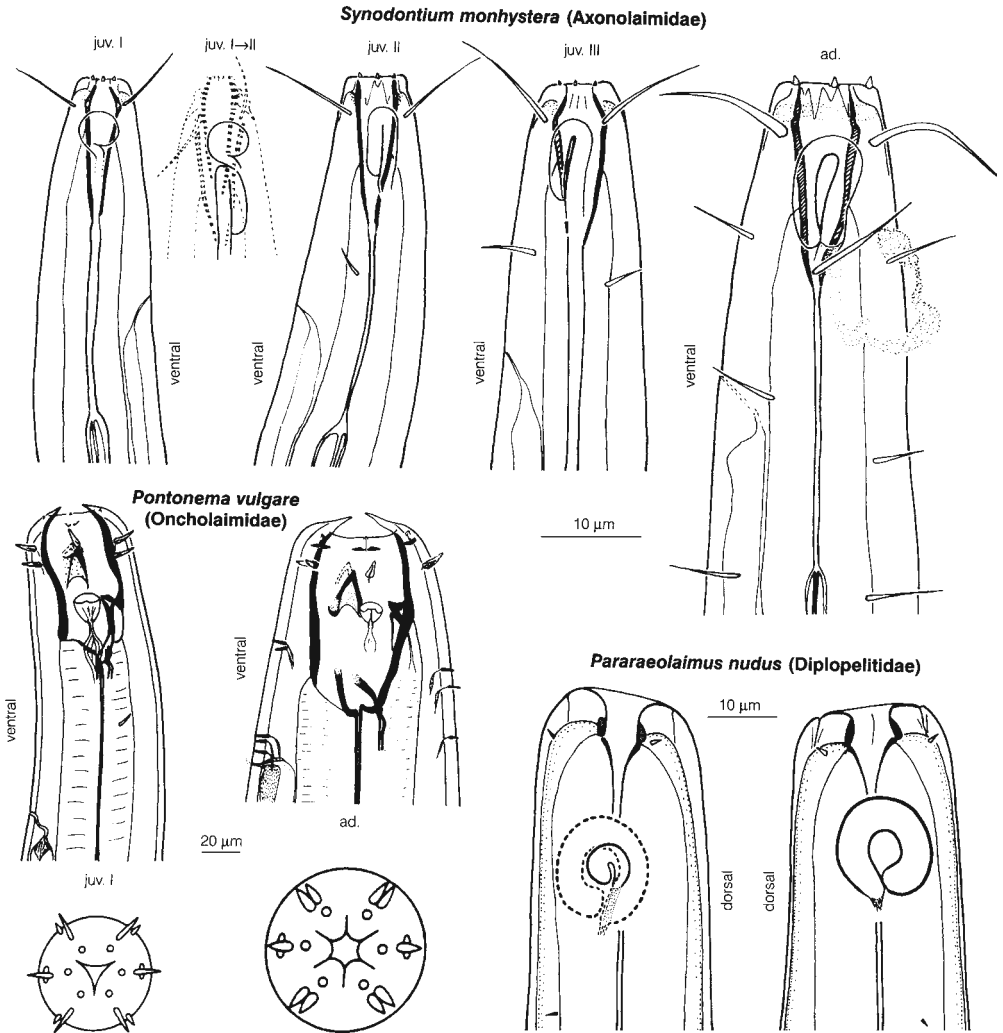
Морские виды в течение своей жизни линяют четыре раза, как это нормально для Nematoda. Линьки разделяют четыре личиночные (ювенильные) и последнюю взрослую стадии.<sup>8</sup> От стадии к стадии нематода растёт (илл. 5.10). Однако ни вес, ни размеры тела не дают хорошей основы для идентификации стадий из-за постоянного роста между линьками. В ходе развития у нематод увеличивается число клеток во многих органах — в гиподерме, кишке и, конечно, в половом зачатке. По мере личиночного онтогенеза возрастает число туловищных и цервикальных сенсилл — соответственно, также увеличивается число составляющих их сенсорных нейронов и других специальных клеток.

Например, у личинки первой стадии J1 *Enoplus brevis* (Enoplidae) число и расположение гиподермальных клеток впереди нервного кольца и в хвостовом отделе (но не в кишечном отделе) строго постоянно. Кроме того, у этой личинки строго постоянно число и расположение рецепторов, которых ровно 38. Это головные папиллы и щетинки 6+10, два амфида, по пять соматических щетинок и по пять метанем на каждой боковой стороне тела. Однако общее число клеток гиподермы (без учёта муфтовых клеток сенсилл) даже у стадии J1 варьирует, за счёт изменчивости числа клеток кишечного отдела, от 158 до 172. Число гиподермальных клеток, сенсилл и

<sup>8</sup> Хотя в нематологии нередко, в том числе и в этой книге, неполовозрелые стадии нематод для краткости называются личинками, это не совсем верно, поскольку они морфологически мало отличаются от взрослых и ведут тот же образ жизни в той же среде (по крайней мере, свободноживущие виды). Более корректно «личинок» именовать ювенильными особями, тогда стадии постэмбрионального онтогенеза обозначаются как J1, J2, J3, J4, Ad.



**Илл. 5.11.** Схема распределения катехоламиновых нейронов у J1-стадий разных видов нематод. **A:** *Enoplus brevis* и *E. communis*. **B:** *Pontonema vulgare* и *Adoncholaimus lepidus*. **C:** *Paracanthonchus macrodon*. **D:** *Metachromadora vivipara*, *Daptonema setosum* и *Sphaerolaimus balticus*. Прерывистые линии означают уровни кардия и ануса. ■ — вентральные головные нейроны, ▲ — дорсальные головные нейроны, ● — соматические нейроны (из: Voronov, Nevzlin, 1994).



**Илл. 5.12.** Постэмбриональное развитие головных структур у трёх видов нематод (по Lorenzen, 2000).

нейронов у *Enoplus brevis* увеличивается в ходе роста и развития особи, а на последней, взрослой стадии подвержено индивидуальной изменчивости (Воронов и др., 1989). Похожим образом, у других исследованных видов морских нематод из разных отрядов (*Enoplus communis*, *Pontonema vulgare*, *Adoncholaimus lepidus*, *Metachromadora vivipara*, *Paracanthonus macrodon*, *Daptonema setosum*, *Sphaerolaimus balticus*) на стадии личинки J1 число и расположение катехоламинэргических нейронов почти (но не строго) постоянно и специфично для вида, а по мере дальнейшего онтогенеза число этих нейронов растёт (илл. 5.11, Voronov, Nevzlin, 1994). В общем, по числу и распределению нервных и сенсорных клеток личинки

морских свободноживущих нематод более похожи на личинок и взрослых рабдитиных нематод, чем на свои взрослые стадии.

В процессе роста изменяются пропорции тела за счёт аллометрического (относительно более быстрого) увеличения кишечного отдела, и дифференцируются половые органы. Именно по степени развития полового зачатка можно наиболее точно судить об онтогенетической стадии нематоды (илл. 1.34 А–F).

У большинства видов в личиночном развитии не происходит заметных изменений в строении органов. Так, в тщательно выполненных наблюдениях онтогенеза *Monhystera parelegantula*, *M. parva*, *Halalaimus Algeriensis*, *Viscosia viscosa* (Vranken et al., 1982; Coomans, Jacobs, 1983; Smol, Sharma, 1984; Jacobs et al., 1990) показано, что ювенильные стадии этих видов действительно выглядят как уменьшенные подобию взрослых, лишь незначительно отличающиеся пропорциями и величиной генитального примордия. (Однако ювенильные стадии значительно отличаются от взрослых размером тела и развитием гонад).

У других некоторых нематод в онтогенезе происходят знаменательные изменения в строении и расположении головных сенсилл (илл. 5.12). Так, у многих эноплид с паттерном головных сенсилл 6+10 на взрослой стадии (Oncholaimidae, Enoplidae, Thoracostomopsidae) у личинок первой стадии расположение головных щетинок 6+6+4; в ходе дальнейшего развития происходит сближение II и III сенсилл с образованием дефинитивного состояния 6+10 (Lorenzen, 1981, 2000). Согласно «биогенетическому закону» Мюллера-Геккеля, такое онтогенетическое развитие может трактоваться как свидетельство примитивности (плезиоморфии) состояния 6+6+4 и продвинутой (апоморфии) 6+10. В тех семействах, где есть дополнительные щетинки, встроенные в круг основных II+III (*Xyalidae*, *Linhomoeidae*), или организованные в правильные круги цервикальные щетинки (*Xyalidae*, *Sphaerolaimidae*), эти сенсиллы также появляются постепенно по ходу линек (Lorenzen, 1978a; Hendelberg, 1979).

Амфид тоже может изменяться в онтогенезе. Давно известно, что у ранних личинок амфид часто занимает положение далеко позади головных щетинок, а в постэмбриональном развитии от стадии к стадии продвигается вперёд (Chitwood, Chitwood, 1950; Lorenzen, 1981). Чаще всего амфид однотипный на всех пяти стадиях (например, кармановидные амфиды *Enoplida*). Однако иногда его форма существенно меняется в ходе онтогенеза. Например, у некоторых аксонолаймид и диплопелтид амфид J1 в виде запятой (округлый с постеродорсально отходящим нервом), а со второй личиночной стадии до взрослых петлевидный (Lorenzen, 1981, 2000). У десмодорид и драконематид амфид обычно в виде спирали в один оборот, но на первой личиночной стадии амфид может быть округлый (Clasing, 1980). У *Chitwoodia tenuipharyngealis* (*Tubolamoididae*) округлый амфид меняется на петлевидный, но поздно, с линькой J4 на взрослую стадию (илл. 2.21 C, Chesunov, 1993). У нематод с мультиспиральным амфидом отмечено увеличение числа оборотов по ходу личиночного развития (Vincx et al., 1982).

Помимо головных сенсилл, в некоторых сильно специализированных семействах в ходе постэмбрионального развития изменяется кутикула (*Desmoscolecidae* и *Ceramonematidae*), дифференцируются ходильные щетинки (*Draconematidae* и

Epsilonematidae), преобразуется ротовая полость у некоторых Monhysteridae, укорачивается хвост у некоторых Linhomoeidae.

## Жизненные циклы

Мелкие и крупные виды нематод различаются по длительности своих жизненных циклов (от яйца до яйца). Сначала рассмотрим мелкие виды.

Перифитонная *Chromadorita tenuis* (Chromadorita) с побережья Финляндии, чьё спаривание описано начале этой главы, откладывает первое яйцо через два дня после оплодотворения (Jensen, 1983b). При температуре воды 18 °C первое деление зиготы на два бластомера происходит спустя два с небольшим часа после откладки. Через двое суток червеобразный зародыш уже шевелится, а спустя трое с половиной суток ювенильная особь первой стадии выходит из яйца в большой мир. При температуре 10 °C эмбриональное развитие затягивается до десяти, а при 2 °C — до 15 дней.

Сразу по вылуплении ювенильные нематоды *Chromadorita tenuis* активно ползают, плавают и питаются диатомеями. Их образ жизни в принципе такой же, как у взрослых. На каждой личиночной стадии, включая эмбриональную, в ротовой полости личинки позади действующего зуба имеется замещающий зуб. У только что вылупившейся личинки замещающий зуб расположен довольно далеко позади действующего; непосредственно перед линькой новый зуб продвигается вперёд и занимает позицию сразу позади функционирующего зуба. В ходе линьки внутренняя кутикулярная обкладка ротовой полости тоже обновляется, но не сбрасывается, а проглатывается (и спустя два часа появляется в фекальном комке). Далее, отстаёт наружная кутикула, и нематода вылезает из неё. На четвёртой стадии уже хорошо различаются самцы и самки, однако их вторичные половые органы ещё покрыты кутикулой: у самок вульва, а у самцов супплементарные органы. Рост червей сильно ускоряется на четвёртой стадии. После четвёртой линьки нематоды окончательно созревают, спариваются и откладывают яйца. Минимальная длительность жизненного цикла *Ch. tenuis* от яйца до яйца зависит от температуры воды и составляет 20 дней при 18 °C, 39 дней при 10 °C и 59 дней при 2 °C (о связи жизненного цикла с температурой, см. также гл. 6). Любопытно, что виргинные (девственные) самки вырастают крупнее тех, что откладывают яйца (Jensen, 1984b). Очевидно, это происходит потому, что у неоплодотворённых самок яйца, поступающие в проксимальную часть матки, далее не выходят, а рассасываются (Jensen, 1982b) — таким образом, заключённая в них энергия конвертируется в дополнительный соматический рост.

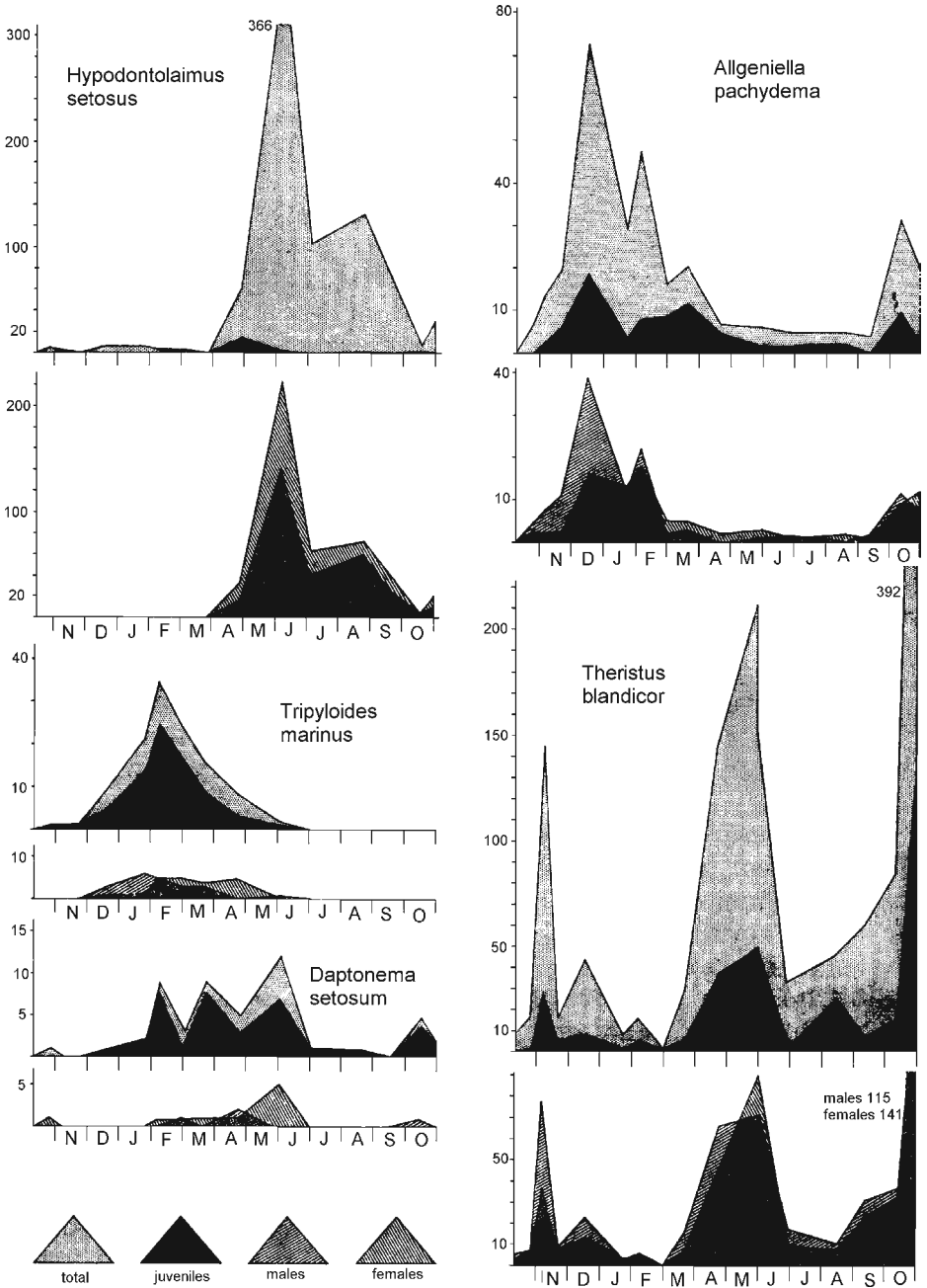
Жизненный цикл другой, более тепловодной перифитонной хроматориды *Chromadora macrolaimoides* (Chromadoridae) изучался в Нью-Йоркской бухте (Tietjen, Lee, 1973). При летней температуре 25 °C откладка яиц начинается спустя 24–48 часов после копуляции и продолжается четыре–пять дней. Выход из яйца происходит примерно через четыре дня; первая линька через два дня после вылупления; последняя, четвёртая линька у самок примерно через девять, у самцов через одиннадцать дней по вылуплении; самки становятся половозрелыми на 13-й, самцы на 16-й день после вылупления. После последней линьки нематоды ещё



продолжают расти и достигают максимальной длины на 16-й (самки) и 18-й (самцы) день. Таким образом, среднее время развития от откладки яиц до достижения максимального размера составляет 20 и 22 дня соответственно для самцов и самок. Копуляция происходит по достижении максимального размера или несколько позже. Повторных копуляций не наблюдалось. Примерно 90% отложенных яиц завершают эмбриональное развитие успешным вылуплением. Соотношение полов 1:1. Время индивидуальной жизни особи при 25 °С и солёности 26‰ в среднем составляет 45 дней при разбросе 35–54 дня, а время генерации (от яйца до яйца) — 18–25 дней (Tietjen, Lee, 1973).

Из более крупных видов жизненный цикл изучен, например, у *Leptosomatium bacillatum* (Leptosomatidae) (Bongers, 1983b). Эти крупные, более одного сантиметра в длину, нематоды во множестве обитают в губках *Halichondria panicea* в Северном море. Ювенильные особи появляются на свет с июля по сентябрь, когда температура воды поднимается до максимума. Очевидно, после периода размножения жизнь самки заканчивается. Предположение основано на том, что крупные самки длиннее 10 мм осенью становятся редкими, а в холодное время преобладают мелкие самки. Ювенильные особи достигают половой зрелости в июне. Самки накапливают много яиц в матках, откладывают их сразу одной кладкой, после чего умирают. Ювенильные особи редко бывают больше 10 мм, тогда как самки достигают в длину 14 мм. Отсюда Бонгерс заключает, что самки продолжают расти и на взрослой стадии. У самцов же на взрослой стадии роста нет: их пищевод и кишка атрофируются, таким образом, нормальное питание затруднено. Рост морских нематод на взрослой стадии отмечен также у *Enoplus comminis* (Enoplidae), *Pontonema alaeospicula* (Oncholaimidae) и других крупных видов (Filipjev, Michailova, 1924; Skoolmun, Gerlach, 1971; Bett, Moore, 1988).

Для долгоживущих бентосных видов возможно в полевых исследованиях определить число генераций в году. Для короткоживущих видов это трудно из-за того, что генерации обычно перекрываются. Поэтому такие виды удобнее изучать в лабораторных культурах. Выращивая нематод при разных температурах и солёностях (которые изменяются в течение года по сезонам), можно получить и число поколений в году, и реалистичную оценку годовой продукции видов нематод. Так для *Chromadorina germanica* (Chromadoridae) с учётом годового хода температур показано, что на год приходится примерно 13 генераций (Tietjen, Lee, 1977a). Относительно крупные виды семейств Enoplidae и Oncholaimidae дают одну-три генерации в год или даже, в суровых климатических условиях, одну генерацию за два года (Wieser, Kanwisher, 1960; Hopper, Meyers, 1966a; Gerlach, 1971; Skoolmun, Gerlach, 1971; Малахов, 1974 а, б; Fadeeva, 2005). Однако разнообразие жизненных циклов весьма велико, и не всегда периодичность размножения связана с размерами. Так, относительно мелкие виды *Tripylodes marinus*, *Sabatieria vulgare* и *Allgeniella tenuis* на литорали Северного моря, судя по сезонной динамике численности и распределению стадий имеют пик размножения зимой. На литорали морей умеренного климатического пояса, где летние и зимние условия существенно, зачастую резко, различаются, очень многие виды размножаются круглый год, однако интенсивность размножения повышается дважды в контрастно различной обстановке — летом и



Илл. 5.13. Динамика численности самцов, самок и ювенильных стадий пяти видов нематод на литорали эстуария Везера (немецкое побережье Северного моря). Вертикальная ось: число особей на 600 см<sup>2</sup> грунта. Горизонтальная ось: NDJFMAMJJASO — ноябрь, декабрь, январь, февраль, март, апрель, май, июнь, июль, август, сентябрь, октябрь (из: Skooldun, Gerlach, 1971).

зимой, с понижением репродуктивной активности весной и осенью. Примеры таких видов — *Enoploides spiculohamatus*, *Oncholaimus brachycercus*, *Viscosia viscosa*, *Paracyatholaimus proximus*, *Theristus blandicor*, *Daptonema setosum* (илл. 5.13, Skoolmun, Gerlach, 1971). В гораздо более суровом Белом море воспроизводство небольшой по размеру, литоральной *Metachromadora vivipara* происходит круглый год, но интенсивность размножения также возрастает дважды, в летне-осенний период температурного оптимума и зимой, когда литораль покрыта льдом (Краснова, 2006).

В нематологической литературе совсем немного таких исследований популяционной динамики, которые охватывают период более года. Очевидно однако, раз условия из года в год варьируют, плотность и продукция популяций тоже должны меняться. Только при долгосрочном наблюдении можно выяснить реакцию вида на изменения во внешней среде. Такая тщательная работа проведена на *Oncholaimus oxyuris* (Oncholaimidae) в мелком солоноватом водоёме на побережье Бельгии (Smol et al., 1981). За четырёхлетний срок наблюдения выявлено, что *O. oxyuris* постоянно преобладает над другими видами нематод; плотность его населения вариировала от 171 до 608 тысяч особей на квадратный метр. Популяция *O. oxyuris* имеет два пика общей численности — летом и зимой, и два периода размножения — весной и осенью. В среднем популяция примерно на 70% состоит из ювенильных особей. В течение зимы популяция состоит из самцов, младших ювенильных стадий, родившихся осенью, и старших ювенильных стадий J4 прошлой весенней генерации. К началу новой весны старшие личинки первыми становятся взрослыми, тогда как младшие личинки осеннего рождения линяют на взрослую стадию только ближе к концу весеннего периода размножения. Весенний репродуктивный период растянут с марта по июнь. Первые родившиеся в начале весны особи могут размножиться и завершить свой жизненный цикл уже следующей осенью, тогда как нематоды поздневесеннего потомства обычно становятся взрослыми лишь почти через год — после зимовки, в начале следующей весны. В этом случае динамика популяции представляет чередование следующих событий: ранневесеннее рождение > осеннее рождение в том же году > поздневесеннее рождение на следующий год > ранневесеннее рождение ещё через год, то есть цикл замыкается.

Таким образом, на основании полевых наблюдений показано, что за два года осуществляется три жизненных цикла нематоды. Этой интерпретации не противоречат и данные лабораторных наблюдений за продолжительностью жизненного цикла. Лабораторные эксперименты и расчёты скорости роста нематод в зависимости от температуры показали (Heip et al., 1978), что у *Oncholaimus oxyuris* при среднегодовой температуре 11,2 °C будет одна генерация в году, а при 13,9 °C — две. Последняя температура только ненамного выше реальной среднегодовой, поэтому вывод о полутора генерациях в году для *O. oxyuris* для данного места также оправдан (Smol et al., 1981). Сходным образом, для близкого вида *Oncholaimus brachycercus* в эстуарии Везера на немецком побережье Северного моря показано одно или два поколения в году в зависимости от температуры (Skoolmun, Gerlach, 1971).

Самка *Oncholaimus oxyuris* откладывает яйца несколькими массами, из них первая самая большая. Самка за свою жизнь производит, самое большее, до 37 яиц. Это немного, по сравнению с другими онхолаймидами: например, *Pontonema alaeospicula*

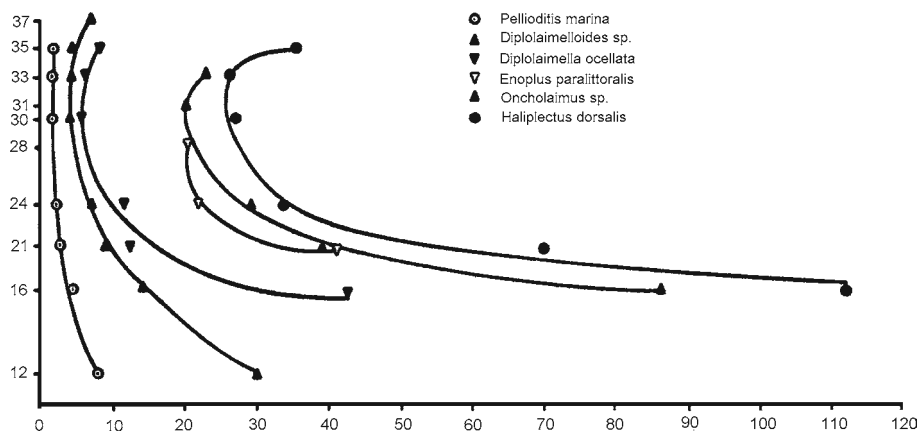
откладывает яйца порциями по 10–30 штук, всего за жизнь 100–200 штук (Bett, Moore, 1988). Нормально самка *Oncholaimus oxyuris* оплодотворяется самцом один раз в жизни. Однако, при резкой смене условий культивирования у нематод может происходить повторное спаривание (De Fenseca, 1975; Absillis, 1975 — цит. по Smol et al., 1981), но это не сказывается на численности потомства.

Любопытная особенность *Oncholaimus oxyuris* состоит также в том, что в течение всего года самцов больше, чем самок (Heip et al., 1978; Smol et al., 1981). Объяснить это непросто: ведь в принципе естественный отбор должен благоприятствовать равному соотношению полов или преобладанию самок. Видимо, причина сдвига в соотношении полов *O. oxyuris* в пользу самцов заключается в их большей продолжительности жизни. У *O. oxyuris* поддерживается высокая плотность и одновременно низкий репродуктивный потенциал популяции. В апреле-июне доля самцов минимальна, опускается до 55% от всех взрослых особей. В октябре-ноябре у самцов второй, более слабый минимум (80% всех взрослых особей), а в остальные времена года, т.е. вне периодов размножения, самцы составляют практически 100% всего взрослого населения. Соответственно, самки появляются весной, когда они по численности почти догоняют самцов, и, в меньшем количестве, осенью. Самки *O. oxyuris* созревают позднее самцов: им требуется больше энергии и времени для построения более крупного тела. По достижении окончательного размера следует короткий период интенсивного размножения, и, вслед за последней яйцекладкой самки быстро умирают. Преобладание самцов отмечалось и для других онхолаймид — *Metoncholaimus scissus* и *Pontonema alaeospicula* (Meyers et al., 1970; Bett, Moore, 1988). Кроме того, постоянное преобладание самцов в соотношении полов 2:1 документировано у монхистеридной нематоды *Diplolaimelloides brucei*, независимо от условий культивирования и плотности популяции (Warwick, 1981a).

## Влияние температуры и солёности на жизненный цикл

Длительность жизненного цикла зависит от вида нематоды, от температуры и солёности воды, а также, наверное, ещё от каких-то других, пока неисследованных факторов.

Хоппер с соавторами (Hopper et al., 1973) изучали жизненные циклы шести видов нематод в диапазоне температур от 12° до 39 °С. Все виды были взяты из одного места, с мангового мелководья во Флориде. Длительность циклов от яйца до яйца при одной температуре сильно различалась у разных видов. Так, при 24 °С время генерации у *Pellioiditis marina* оказалось всего 2,25 суток, у *Diplolaimelloides* sp. — 7 суток, у *Diplolaimella ocellata* — 11,5 суток, у *Enoplus paralittoralis* — 22 суток, у *Oncholaimus* sp. — 29 суток, у *Haliplectus dorsalis* — 34 суток. Интересно, что здесь нет чёткой прямой зависимости времени генерации от размера конкретного вида. Размножение разных видов имело место при следующих диапазонах температур: *P. marina* — 12–35 °С, *Diplolaimelloides* sp. — 12–37 °С, *Diplolaimella ocellata* — 18–35 °С, *E. paralittoralis* 21–31 °С, *Oncholaimus* sp. — 18–33 °С, *H. dorsalis* — 18–35 °С. Самое быстрое развитие и рост нематод зарегистрированы в диапазоне



**Илл. 5.14.** Длительность жизненных циклов шести видов морских нематод при разных температурах и солёности 15‰. Вертикальная ось — температура в °C, горизонтальная ось — время в сутках (из: Nopper et al., 1973).

24–31 °C (илл. 5.14). В другом исследовании, проведённом в том же месте, у крупного вида *E. paralittoralis* при 21 °C жизненный цикл занял 40 суток (размах 27–59 суток), при 24 °C — 23(19–24) суток, при 28 °C — 22(19–24) суток (Nopper, Cephalu, 1973). У крупного вида *Oncholaimus oxyuris* на побережье Бельгии время одной генерации меняется от 570 суток при 5 °C до 101 суток при 25 °C (Heip et al., 1978).

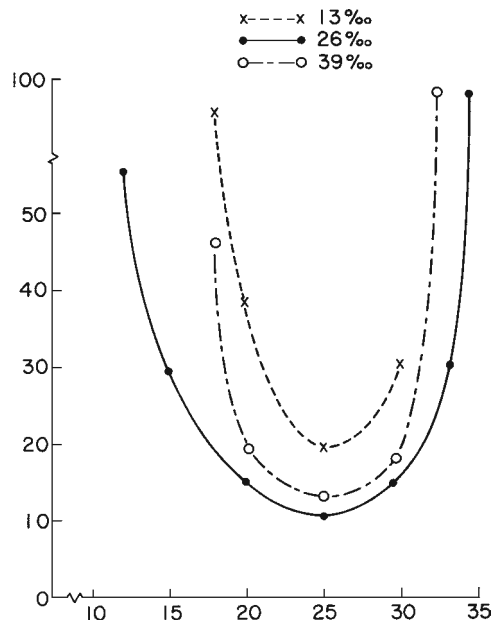
Герлах и Шраге (Gerlach, Schrage, 1971) исследовали жизненные циклы двух массовых видов нематод на литорали Северного моря, *Theristus pertenuis* (Xyalidae) и *Geomonhystera disjuncta* (Monhysteridae). При летних температурах у *Th. pertenuis* время генерации в два раза длиннее, чем у *G. disjuncta*. При снижении температуры от 19 °C до 10 °C время генерации *Th. pertenuis* удлиняется с 23 до 47 дней, примерно в соответствии с правилом Вант-Гоффа. Однако у *G. disjuncta* зависимость иная: при снижении температуры от 19 °C до 10 °C наблюдалось весьма небольшое увеличение времени генерации с 13 до 17 дней; даже при падении температуры до 7 °C жизненный цикл длится не более 22 дней. При 1 °C время генерации *G. disjuncta* 77 дней, при 0 °C — 135 дней. Таким образом, у двух разных видов из одного места замедление жизненного цикла при низких температурах идёт с разными скоростями (Gerlach, Schrage, 1971). Другие авторы сообщили о большем времени жизненного цикла у *G. disjuncta*: согласно Читвуду и Мэрфи, при 20–24 °C у калифорнийских нематод время генерации составляет 30 дней (Chitwood, Murphy, 1964)<sup>9</sup>. Согласно фон Туну, содержащему культуру *G. disjuncta*, при 20–22 °C время генерации составляет 18–28 дней (в среднем 23 дня), что примерно совпадает с результатами Герлаха и Шраге (von

<sup>9</sup> Такая большая длительность жизненного цикла, полученная в этой и некоторых других ранних работах (Норпер, Меуерс, 1966а; Tietjen, 1967) может быть следствием субоптимальных условий культивирования (Heip et al., 1985).

Thun, 1968 — цит. по Gerlach, Schrage, 1971). Минимальное время генерации по данным фон Туна 18 дней, по результатам Герлаха и Шраге 13 дней. Расхождение во времени жизненного цикла одного вида, возможно, вызвано разным происхождением испытуемых нематод: материал фон Туна взят в январе-марте в гавани Бремерхавена (солёность 5‰), а нематоды Герлаха и Шраге собраны в сентябре на Гельголанде (солёность 32‰). По времени генераций при разных температурах можно рассчитать число генераций в году у обоих видов с литорали Гельголанда — двенадцать генераций у *G. disjuncta* и пять у *Th. pertenuis* (Gerlach, Schrage, 1971).

Итак, жизненный цикл морских нематод, в общем, ускоряется при повышении температуры. Однако когда температура приближается к верхнему пределу, где ещё возможно размножение, жизненный цикл снова слегка замедляется. В диапазоне 33–35 °С жизненный цикл у всех исследованных нематод из мангрового мелководья Флориды становится неустойчивым: повторное тестирование то давало, то не давало полного цикла. Такие неповторяющиеся результаты указывают на стрессовые условия. Взрослые особи могут выживать при температуре, на 2–7 °С превышающей максимальную температуру размножения. По-видимому, слишком высокая температура ингибирует развитие яиц или созревание ювенильных стадий (Horper et al., 1973).

Теперь рассмотрим данные по действию экстремально низких температур на жизненный цикл. Герлах и Шраге (Gerlach, Schrage, 1972) показали, что у видов с германского побережья Северного моря при 7 °С жизненный цикл может растягиваться очень долгий срок, до 13–20 месяцев. Если в оптимальных культуральных условиях (17–22 °С) у *Theristus pertenuis* время генерации составляет 23 дня, а у *Geomonhystera disjuncta* — всего 13 дней, то при 7 °С их жизненный цикл затягивается соответственно до 71 и 23 дней. Жизненный цикл при 7 °С у *Oncholaimus brachycercus* (Oncholaimidae) продолжается 13 месяцев, у *Desmodora scaldensis* (Desmodoridae) — 20 месяцев, а у *Halichoanolaimus robustus* (Selachinematidae) ещё больше (однако у этих нематод неизвестна длительность жизненных циклов при оптимальных температурах). При 0 °С (зимняя температура) жизненные циклы этих видов ещё более затягиваются. Очевидно, при 0 °С многие нематоды умеренной зоны (Северное море) просто поддерживают



Илл. 5.15. Вычисленное время генерации *Chromadorina germanica* при разной солёности и разной температуре. Вертикальная ось — время в сутках, горизонтальная ось — температура в °С (из: Tietjen, Lee, 1977a).

индивидуальное существование, но не размножаются и не растут. Герлах и Шраге так оценили длительность жизненного цикла с учётом годового графика температур Северного моря: для *O. brachycercus* одна генерация в год (в тёплые годы может быть две генерации), для *D. scaldensis* и *H. robustus* одна генерация в два года или даже ещё больший срок. Индивидуальная жизнь одной нематоды у некоторых видов может длиться 2,5 года (Gerlach, Schrage, 1972).

Репродуктивный потенциал популяции зависит не только от температуры, но и от солёности (илл. 5.15). Так, для *Chromadorina germanica* (Chromadoridae) с атлантического побережья Северной Америки оптимальная солёность 26‰. При уменьшении и при увеличении солёности при постоянной температуре время генерации увеличивается в обе стороны. Однако скорости роста популяции при солёностях 26‰ и 39‰ меньше различаются, чем при 26‰ и 13‰ (Tietjen, Lee, 1977a). Похожий результат получен для *Thalassomonhystera denticulata* (Monhysteridae) из того же места (Tietjen, Lee, 1972). При 25 °С длительность жизненного цикла *Th. denticulata* была такой: 11 суток при 26‰, 20 суток при 13‰, 17 суток при 39‰. В прохладной воде при 15 °С жизненный цикл длиннее: 18 суток при 26‰, 36 суток при 13‰ и 34 сутки при 39‰. Однако, при 5 °С влияние солёности исчезло (Tietjen, Lee, 1972). Таким образом, *Ch. germanica*, *Th. denticulata* и *Geomonhystera disjuncta* лучше адаптированы к средним и верхним значениям солёностного диапазона, чем к нижним. Моенс и Винкс (Moens, Vincx, 2000a), тщательно исследовавшие жизненный цикл двух эстуарных нематод в разных условиях, нашли, что солёность в пределах 10–30‰ сравнительно мало влияет на время развития, плодовитость и соотношение полов у *Pellioiditis marina* и *Diplolaimelloides meyllii*, но близкие к крайним значениям солёности диапазона 0–40‰ сильно понижают жизнеспособность ювенильных стадий.

Кролл и Виглерчио (Croll, Viglierchio, 1969) показали, что крупные литоральные нематоды *Deontostoma californicum* (Leptosomatidae) с тихоокеанского побережья Северной Америки способны успешно поддерживать осмотическое равновесие в гипертонических растворах. Однако в гипотонической среде ниже 0,6М NaCl осморегуляция нарушается. Возможно, понижение репродуктивного потенциала *Ch. germanica* и *M. denticulata* при низкой солёности — то же явление, что у *Geomonhystera disjuncta* (von Thun, 1968; Gerlach, Schrage, 1971), результат того, что большая часть энергии идёт на осморегуляцию за счёт трат на размножение.

## Смерть

В пострепродуктивный период нематоды становятся вялыми, их двигательная активность снижается (наблюдения над *Geomonhystera disjuncta* и *Theristus pertenuis* Gerlach, Schrage, 1971). Потом ползание вообще прекращается, у стремительно стареющей нематоды шевелится только голова, в ответ на прикосновение. Наконец, всякое движение останавливается, нематода умирает.

# Глава 6. Энергетика, демография, продукция

Энергетика имеет фундаментальное значение для понимания функционирования живых систем на всех уровнях организации, от индивида до сообщества и экосистемы. Потоки энергии, идущие через водные организмы, как и потоки поглощаемых веществ, измеряются и дают первичный материал для построения экосистемных и ландшафтных моделей.

Однако энергетические исследования всегда трудны технически, занимают много времени и, кроме того, подвержены всяким капризам. Применительно к морским нематодам, эти трудности дополнительно усилены малыми размерами объектов (Feller, Warwick, 1988). Поскольку в энергетике результаты во многом зависят от техники исследования, в начале рассмотрим методы работы в этой области.

## Получение первичных данных

### Показатели количества живого вещества

Количество живого вещества (в нашем случае, нематод) более корректно измерять в единицах энергии, заключённой в химических связях молекул этого вещества. Поскольку это обычно трудоёмко и трудно достижимо, чаще всего количество живого вещества выражается в единицах массы или количестве органического углерода ( $C_{\text{орг}}$ ).

Для энергетических работ более точно использовать не сырой, а сухой вес (массу). Сухой вес крупных видов (например, *Enoplus*) можно измерить напрямую на электронных или кварцево-волоконных весах с точностью  $\pm 0,1$  мкг. Перед взвешиванием нематоды высушиваются в печи при 60–100 °С и далее хранятся в эксикаторе. Надо иметь в виду, что вес формалинных животных превышает вес нефиксированных на 44% (сухой вес) или на 29% (сухой беззольный вес).

Нематоды большинства видов слишком малы для прямого взвешивания. Их масса определяется по объёму, который вычисляется по рисунку с масштабной линейкой. Форма тела аппроксимируется к геометрической фигуре. В зависимости от нужной степени точности, примерная оценка объёма ( $V$ , нл) может быть получена измерением длины ( $L$ ) и максимальной ширины ( $W$ ) тела, и далее из формулы  $V = LW^2/16 \times 10^5$ , где  $L$  и  $W$  в мкм (Andrössy, 1956) или  $V = 530LW^2$ , где  $L$  и  $W$  в мм (Warwick, Price, 1979). Объём переводится в сухой вес с учётом удельного веса 1,13 г/мл и доли сухого веса от влажного в 20–25% (Wieser, 1960).

С разной степенью точности массу можно конвертировать в количество углерода, азота и энергии. Однако их можно напрямую определить опытным путём. Углерод примерно составляет 40%, а азот 10% сухой массы тела. Большинство анализаторов углерода, водорода и азота даёт надёжные результаты для особей с сухим весом более 10 мкг. А средний сухой вес одной морской нематоды около 0,5 мкг — поэтому для определения нужно иметь не менее 20 особей (Feller, Warwick, 1988). Однако сейчас в энергетических работах начинают применяться мощные методы



масс-спектрометрии, позволяющие, например, точно измерить весь углерод в теле одного новорожденного веслоногого рачка или нематоды.

## Энергетический бюджет

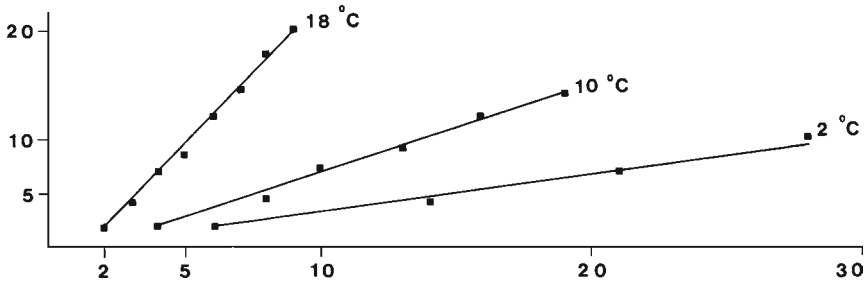
В постоянных условиях для нематод должно выполняться универсальное уравнение Винберга:  $C = P + R + F + U$ , где  $C$  — количество поглощённой пищи,  $P$  — общая продукция (произведённое органическое вещество, в свою очередь, определяется суммой двух компонентов, приросту массы тела ( $P_g$ , соматический рост) и массе продуктов размножения ( $P_r$ , репродуктивный выход),  $R$  — дыхание,  $F$  — фекалии,  $U$  — экскреция. Все эти составляющие выражаются в едином энергетическом эквиваленте. Абсорбция ( $Ab$ , поглощение) — та часть усвоенной энергии, которая не выводится в виде фекалий;  $Ab = C - F$  или  $Ab = P + R + U$ . Ассимиляция ( $A$ ) — часть поглощённой энергии, идущей на продукцию и дыхание;  $A = C - F - U$  или  $A = P + R$ . Если по  $P$  и  $R$  есть опубликованные данные по нескольким видам, то величины  $F$  и  $U$  у нематод, как будто, пока не измерялись.

## Прирост массы тела

Скорость соматического роста, конечно, лучше всего определяется в естественных условиях для особей, чей возраст известен на начало интересующего периода, например, методом метки и повторной поимки. Для свободноживущих нематод этот метод по понятным причинам неприменим, слишком велики технические трудности. Но можно определять скорость соматического роста в лабораторной культуре. Если особь можно изолировать, рост оценивается по увеличению размера через определённый период времени. Или другой вариант. Большое число особей культивируется совместно при неограниченном снабжении пищей, и далее через определённые промежутки особи случайно отбираются из культивируемой популяции. Этот метод имеет то преимущество над случайным отбором особей в природе, что в чашки Петри изначально помещаются особи известного размера, и тем, что здесь нет эмиграции и иммиграции. Для определения выживаемости и смертности определяется часть особей, оставшимися живыми в популяции за известный период времени по отношению к числу особей на старте периода. Именно так определялся прирост массы в популяции в рассматриваемых ниже продукционных исследованиях морских нематод.

## Репродуктивный выход

Репродуктивный выход выражается в выпуске сперматозоидов и яиц (у других животных может присоединяться выпуск сперматофоров и яйцевых капсул). Для морских нематод, по-видимому, общим правилом является то, что самки один раз в жизни осеменяются и дают потомство, после чего быстро умирают. Другое дело, что этот «один раз» может быть более или менее продолжительным (Warwick, Buchanan, 1971). После оплодотворения в матке самки появляются готовые яйца,



**Илл. 6.1.** Плодovitость *Chromadorita tenuis* при разной температуре. Вертикальная ось — суммарное число отложенных яиц, горизонтальная ось — время после осеменения в сутках (из: Jensen, 1983b).

которые или накапливаются и откладываются все вместе, или входят в матку из яйцевода последовательно и откладываются одно за другим в течение некоторого времени, составляющего значительную часть длительности взрослой стадии. Зрелые яйца в матке обычно хорошо видны даже при малом увеличении микроскопа. У видов с коротким временем размножения период откладки яиц можно установить взятием проб популяции через интервалы, меньшие времени развития яиц. Доля самок с яйцами в матке будет меняться в зависимости от того, начало это или конец репродуктивного периода. Действительная плодovitость (число яиц, отложенных в единицу времени) может меняться в течение репродуктивного периода — обычно она постепенно убывает. Кроме того, действительная плодovitость варьирует в зависимости от пищевых условий, солёности и других факторов (илл. 6.1). Виды с длинным периодом размножения представляют более трудную ситуацию. Для определения их плодovitости можно содержать зрелых самок в лабораторной культуре и считать число появляющихся детей. Тогда, правда, возможна недооценка реальной плодovitости, особенно из-за смертности яиц и из-за того, что какая-то часть новорожденных умирает, не дождавшись подсчёта. Однако далеко не все виды морских нематод легко культивируются.

## Дыхание, обмен веществ, калориметрия

Для аэробных нематод правильной мерой метаболической активности может быть скорость потребления кислорода. Обычные манометрические респирометры недостаточно чувствительны для морских нематод. Вернее, их можно использовать, если есть возможность получения очень большого числа особей в лабораторной культуре. Но имеются и более чувствительные версии таких аппаратов, например, дифференциальные волюмометрические респирометры, один из которых применялся для культивируемого вида *Diplolaimelloides brucei* (Warwick, 1981a). Для измерения дыхания единичных особей свободноживущих нематод среднего размера рекомендуется более точная техника в виде картезианских поплавков разных типов, некартезианских градиентных поплавков, кислородных электродов и кое-что ещё (Moens et al., 1996).

Однако среди нематод есть факультативно и облигатно анаэробные виды, для которых методы определения метаболизма по дыханию неприменимы. Прямо оценить метаболическую активность можно измерением скорости рассеяния тепла биологических процессов с помощью микрокалориметра. Это неспецифический метод, не зависящий от природы метаболических путей (аэробных или анаэробных), и потому пригодный для всех нематод. Другое преимущество микрокалориметрии состоит в том, что организмы содержатся в более комфортных условиях, приближенных к природным, а не в маленьких ампулах картезианских поплавков. Но для более или менее точного определения калорийности в микрокалориметре нужно 5–10 мг массы — это около 10000 среднеразмерных нематод! Таким образом, метод подходит либо для очень крупных видов, либо для легко культивируемых видов, которых можно получать в больших количествах и нетрудно очищать от среды. Непрямым путём калорийность можно вычислить из CHN-анализа (углерод-водород-азот), для чего требуется меньше материала. Наконец, эмпирически установлено для разных животных, в том числе из мейофауны, что 1 мг беззольной сухой биомассы приблизительно соответствует 25 джоулям (Feller, Warwick, 1988).

## Расчёт продукции и Р/В-коэффициент

Под продукцией понимается скорость образования новой биомассы или прирост биомассы всех особей популяции за определённый период времени, включая особей, проживших от начала до конца периода, родившихся за это время и исчезнувших за это время. Ещё одной важной энергетической характеристикой популяции или сообщества является Р/В-коэффициент — отношение продукции за определённый период времени к средней за этот период биомассе или скорости оборота живого вещества. Обычно Р/В определяется на годовой период, но для нематод с их большим числом поколений и сезонными флуктуациями биомассы, видимо, правильнее подсчитывать Р/В на генерацию — это значение будет менее вариабельным. Прямо измерить продукцию и Р/В у нематод в их естественной среде трудно, из-за чего оценки обычно делаются косвенными методами. В принципе для подсчёта продукции на некоем интервале времени надо из конечной биомассы вычесть сумму начальной биомассы и потерь на смертность на этом интервале, а полученную разность поделить на продолжительность интервала, чтобы получить скорость. Это можно сделать для замкнутой популяции, без эмиграции и иммиграции. Если начальную и конечную биомассу определить можно, то основная трудность заключается именно в определении потерь уже сформированной биомассы на интервале.

Есть и не прямые методы определения продукции для мейобионтов с постоянным размножением (Herman et al., 1984). Они основаны на гипотетическом предположении о постоянстве отношения между дыханием и продукцией или между размерами взрослых и годовым Р/В-коэффициентом. При таких допущениях можно определять продукцию только по дыханию.

В естественных популяциях измерение дыхания или определение продукции биомассы из анализа роста и смертности довольно трудоёмко. Поэтому часто при-

меняется более простой метод оценки продукции, с помощью P/B-коэффициента. Можно измерять биомассу через промежутки времени и экстраполировать P/B-коэффициент, известный у сходных видов, на исследуемую популяцию. Ясно, что у вида с несколькими генерациями в году будет более высокий P/B-коэффициент, чем у вида с одной генерацией в два года.

На основе неопубликованной, но широко цитируемого диссертационной работы фон Туна (von Thun, 1968) Герлах подсчитал для *Chromadorita tenuis* P/B-коэффициент на период одного жизненного цикла равным 3, что было распространено и на другие виды нематод. Далее, приняв, что виды мейофауны имеют в среднем три поколения в году, Герлах получил известное значение коэффициента P/B = 9/год (Gerlach, 1971), что с тех пор довольно широко используется для оценки продукции нематод и вообще мейофауны. Уорвик и Прайс на основании соотношения между дыханием и продукцией получили близкое значение годового P/B = 8,7 (Warwick, Price, 1979).

Несколько более изощрённый подход состоит в калькуляции P/B одной генерации из эмпирического отношения между массой тела половозрелых особей  $M_s$  и P/B-коэффициентом. Это отношение описывается как  $P/B = aM_s^b$ , где (для беспозвоночных)  $a = 0,65$ ,  $b = -0,37$ , а  $M_s$  выражается в килокалориях. Если известно число генераций в году, можно получить более точную оценку годовой продукции. Правда, именно определение числа поколений в году может представить серьёзное затруднение (Vranken, Heip, 1986a).

## Экологическая эффективность

Это мера эффективности переноса энергии от одного трофического уровня к другому, которая переходит к потребителям следующего уровня. Обычно экологическая эффективность составляет 5–20%, чаще всего принимается величина 10%. Её значение зависит от совершенства разных физиологических процессов, в частности, от продукционной эффективности (или эффективности использования ассимилированной пищи на производство органического вещества,  $P/(P+R)$ ) и эффективности ассимиляции  $(C-F)/C$ . Часто считается, что у нематод и вообще мейофауны продукционная эффективность очень высока, т.е. большая часть энергии идёт на рост, а не на дыхание (Feller, Warwick, 1988).

### Пример: жизненный цикл, демография, поглощение пищи, дыхание, продукция *Geomonhystera disjuncta*

Для примера рассмотрим энергетику *Geomonhystera disjuncta*. Этот вид хорошо известен как бактериофаг, приуроченный к обогащённым органическим веществом средам в море и солоноватых водах. *G. disjuncta* легко культивируется в лабораторных условиях. По аутоэкологии (и во многом другом) это один из наиболее полно изученных видов морских нематод (Vranken, Heip, 1986a; Vranken et al., 1988a; Herman, Vranken, 1988).

## Техника культивирования

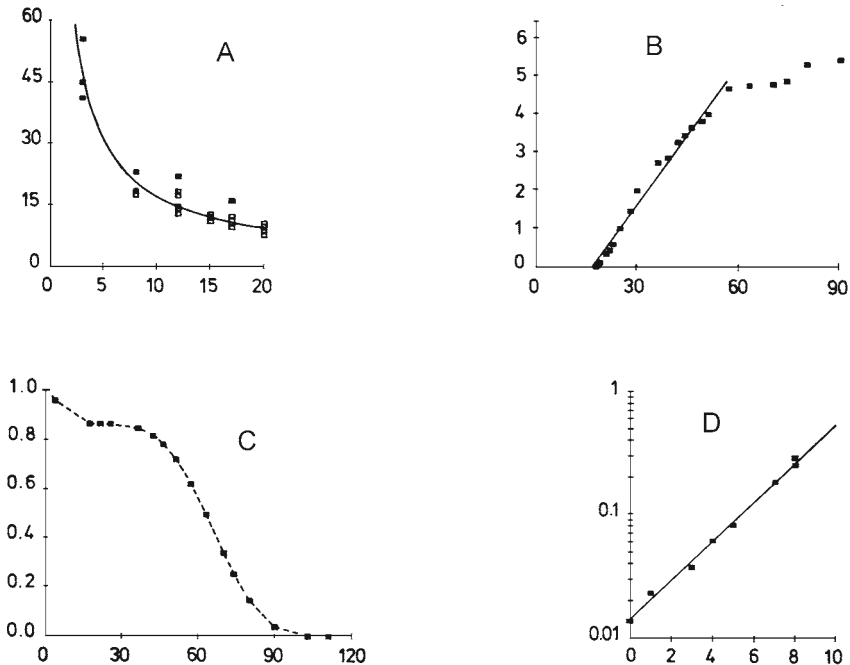
Агнотобиотическую (нестерильную) культуру *Geomonhystera disjuncta* можно поддерживать в малых чашках Петри на 0,4% бакто-агаре. Среда представляет собой агар, приготовленный на морской воде из места естественного обитания нематоды. Агар обогащается смесью разных солей на глицерине (Vlasblom medium) и микстурой из разных стеролов. Для питания нематод в моноксенной (с одним видом микробов) культуре лучший результат дала бактерия *Alteromonas haloplanctis* (рРНК-группа ISC2), изолированная из того же места, что и нематода. Перед начальным внесением нематод в культуру их освобождали от природных бактерий (аксенизировали) на чистом агаре с антибиотиками. Через правильные промежутки времени культуры обновлялись переносом 20 самок и 10 самцов в новую чашку на новую среду (Vranken et al., 1988a).

## Параметры жизненного цикла и популяции

Приведённые ниже показатели получены при культивировании *Geomonhystera disjuncta* при 12 °С в условиях неограниченного снабжения пищей (Vranken, Heip, 1986a). Яйца откладываются на стадии одной клетки. Длительность эмбрионального периода 3,5 суток. Самка становится половозрелой через 17,2 суток после вылупления из яйца. На личиночных стадиях соматический рост идёт экспоненциально, его скорость, таким образом, соответствует суточному Р/В-коэффициенту. При 12 °С, в агнотобиотической культуре одна самка за свою жизнь продуцирует в среднем 218 яиц. В моноксенной культуре на *Alteromonas haloplanctis*, которая очень благоприятна для роста популяции нематоды, но не очень репрезентативна для природных условий, одна самка может отложить за свою жизнь 400–500 яиц. Средний сырой вес только что отложенного яйца 23 нг. Если средний сырой вес взрослой самки 0,3 мкг, то за репродуктивный период своей жизни она 17 раз воспроизводит массу своего тела. Размножение самки продолжается более 70 дней. В течение первых 40 дней самка производит примерно 5,1 яйца в сутки. В последние 30 дней производительность падает до одного яйца в сутки. Успешно завершают развитие 96% яиц. Смертность личинок около 10%. Таким образом, общая смертность на предвзрослой стадии равна 14%. На протяжении периода размножения смертность почти нулевая. Среднее время генерации от яйца до яйца 20 дней.

На личиночных стадиях рост экспоненциальный, а по достижении половой зрелости рост замедляется, но не прекращается (Илл. 6.2). В среднем личинки прибавляют в сутки 0,61 часть своей массы, а взрослые в возрасте 10–12 дней — только 0,17 своей массы (Herman, Vranken, 1988).

При 12 °С в популяции со стабильной демографической структурой взрослые особи составляют 5% всей численности, личинки 48% и яйца 47%. Средний вес только что вылупившейся личинки 14 нг — это меньше среднего веса яйца, поскольку яйцо во время развития не потребляет пищи извне, а расходует собственные запасы. Вес средней личинки 47 нг, средний вес взрослой особи (самцы и самки) чуть менее 300 нг. По сырому весу 21% популяции составляют яйца, 51%



**Илл. 6.2.** Динамика жизненного цикла *Geomonhystera disjuncta* при 30%. **А:** связь времени развития самок  $T_{\min}$  с температурой (абсцисса — температура в °С, ордината — время развития в сутках). **В:** кумулятивная продукция яиц на одну самку при 12 °С (абсцисса — возраст в сутках, ордината — суммарная масса отложенных одной самкой яиц к моменту возраста в мкг сырого веса). **С:** выживаемость самок при 12 °С (абсцисса — возраст в сутках, ордината — доля выживших к моменту возраста). **Д:** соматический рост личинок при 17 °С (абсцисса — возраст от вылупления в сутках, ордината — сырой вес особи в мкг) (из: Vranken, Heip, 1986a).

личинки, 28% взрослые особи. 73% массы взрослых составляют самки и 27% самцы. Приращение массы популяции составляет 18% популяции в сутки, а это очень близко к суточному  $P/B = 0,176$ , вычисленному при суммировании весовой продукции на всех стадиях (Vranken, Heip, 1986a).

### Жизненный цикл зависит от температуры

Длительность жизненного цикла измеряется несколько по-разному: от исходной яйценосной самки до первой яйценосной самки следующего поколения (или от исходного яйца до первого яйца новой генерации), или до момента, когда половозрелыми становятся 50% дочерей следующего поколения, или до вылупления 50% яиц следующего поколения. Чаще используется первый показатель, минимальное время генерации или минимальное время развития  $T_{\min}$ .

Срок эмбрионального развития и срок развития от яйца до взрослых самок отчётливо зависят от температуры в диапазоне от 3 до 20 °С (илл. 6.2). Эта зависимость

**Таблица 6.1.** Значения коэффициентов «а» и «b» в отношении  $t_{\min} = aT^b$  между временем развития  $t_{\min}$  (в сутках) и температурой.  $r^2$  коэффициент детерминации.  $T_m$  и  $T_o$  — оптимальная и нижняя пороговая температуры.  $D(t)$  число личиночных периодов в году, реализуемое в природе (из Vranken, Heip, 1986a, упрощено)

Вид	a	b	$r^2$	$T_m$	$T_o$	$D(t)$
<i>Diplolaimella dievengatensis</i>	4679	-1,96	0,75	28 °C	10 °C	10
<i>Monhystrella parelegantula</i>	208053	-3,11	0,94	35 °C	10 °C	6
<i>Monhystera parva</i>	1755	-1,74	0,97	22 °C	5 °C	16
<i>Geomonhystera disjuncta</i>	118	-0,84	0,90	21 °C	<0 °C	23
<i>Chromadora nudicapitata</i>	1167	-1,49	0,92	22 °C	0-3 °C	13
<i>Paracanthonchus caecus</i>	2357	-1,28	0,89	25	5	3,5

описывается аллометрической функцией  $t_{\min} = aT^b$ , где  $T$  — температура в °C, а параметры  $a$  и  $b$  даны в таблице 6.1 (Vranken, Heip, 1986a; Vranken et al., 1988a). В другой работе культура *G. disjuncta* поддерживалась и при более низких температурах, от -1 до +1 °C (Gerlach, Schrage, 1971).

## Питание, усвоение пищи и рост

Усвоение пищи у *Geomonhystera disjuncta* измерено при их кормлении бактериями с радиоактивными метками (Herman, Vranken, 1988). Эффективность ассимиляции пищи оказалась низкой, около 25%.

Время развития зависит не только от температуры, но и от трофических условий: от конкретного штамма кормовых бактерий (табл. 6.2) и в ещё большей степени от плотности бактериальных клеток (табл. 6.3). *Geomonhystera disjuncta* очень

**Таблица 6.2.** Среднее время развития ( $T_{\min}$ ) и 95% доверительный интервал *G. disjuncta*, выращиваемой на моноксенных культурах восьми разных штаммов бактерий при 17 °C. Каждая средняя базируется на четырёх повторных культурах, в каждой по 30 нематод (из Vranken et al., 1988a)

Бактериальный штамм	Самки		Самцы	
	Среднее	95%CI	Среднее	95%CI
ISC2	7,35	0,15	7,13	0,16
<i>Escherichia coli</i>	8,41	0,24	7,98	0,20
<i>Micrococcus</i> sp.	8,13	0,19	8,17	0,24
<i>Ps. fluorescens</i>	7,81	0,23	7,73	0,17
<i>Ps. marina</i>	7,82	0,19	7,40	0,18
KB1a1	7,62	0,19	7,43	0,18
KB1a3	8,68	0,21	7,85	0,17
KB1a5	7,61	0,22	7,65	0,20

**Таблица 6.3.** Средний срок развития ( $T_{\min}$ ) самок и самцов *Geomonhystera disjuncta* в сутках, при 17 °С, в зависимости от плотности бактериальных клеток. Каждая средняя базируется на четырёх повторных культурах, в каждой по 30 нематод (из Vranken et al., 1988a)

Нематоды	Плотность бактерий ISC2 (число клеток в 1 мл)						
	$10^{11}$	$10^{10}$	$5 \times 10^9$	$10^9$	$5 \times 10^8$	$10^8$	$10^7$
Самки	7,61	7,70	7,76	8,01	8,17	8,62	10,55
Самцы	7,61	7,65	7,75	8,58	8,82	9,52	10,21

чувствительна к условиям питания: без специальных добавок этот вид нематод может существовать из опробованных штаммов бактерий только на *Alteromonas haloplanctis* ISC2. При плотности бактерий порядка  $10^6$  клеток/мл эта нематода вообще не выживает, а когда плотность приближается к  $10^7$  клеток/мл, часть нематод не достигает половой зрелости: они долго остаются личинками и потом умирают, так и не достигнув взрослой стадии.

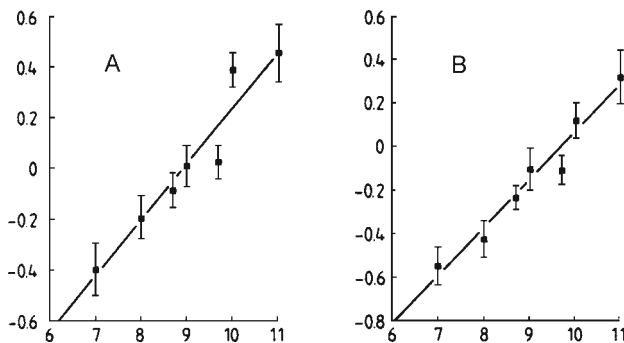
Масса тела взрослых нематод также зависит от условий питания (для *G. disjuncta* эти условия выражаются в плотности бактериальных клеток), причём для самок и самцов зависимости немного различаются:

$$\log(W) = -1,955 + 0,219\log(D) \quad (\text{самки})$$

$$\log(W) = -2,143 + 0,221\log(D) \quad (\text{самцы}),$$

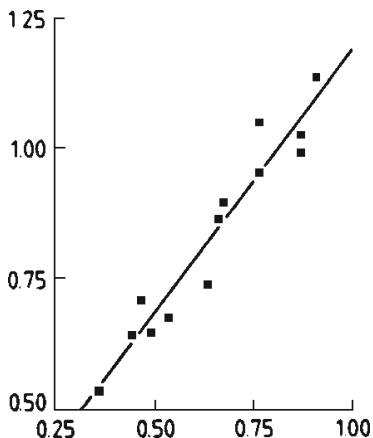
где  $W$  — сырой вес в мкг,  $D$  — плотность бактерий (число клеток в 1 мл).

У *G. disjuncta* масса тела очень широко варьирует в зависимости от плотности бактерий в среде (илл. 6.3). При плотности  $10^{11}$  клеток/мл нематоды вырастают в



**Илл. 6.3.** Соотношение массы тела самок (А) и самцов (В) *Geomonhystera disjuncta* и плотностью бактериальных клеток в пищевой суспензии штамма ISC2 при 17°С (абсциссы — логарифм числа бактериальных клеток на миллилитр, ординаты — логарифм сырого веса особи, мкг), (из: Vranken et al., 1988a).





**Илл. 6.4.** Соотношение интенсивности дыхания (в картезианском поплавке) и массы тела *Geomonhystera disjuncta*. Абсцисса —  $\log(W_i^{0.75})$ , где  $W$  — сырой вес особи в мкг. Ордината —  $\log(R_i)$ , где  $R$  — потребление  $O_2$  особью в нл/час (из: Herman, Vranken, 1988).

семь раз крупнее по массе тех особей, что воспитывались при нижнем возможном пределе плотности бактерий в  $10^7$  клеток/мл (Vranken et al., 1988a)<sup>10</sup>. Однако у других нематод-бактериофагов масса и размер тела в гораздо меньшей мере зависят от плотности бактерий (Schiemer, 1982). Если сравнить, например, с *Caenorhabditis briggsae*, у *G. disjuncta* при высокой плотности бактерий большая доля продукции самки канализуется в соматический рост, а не в увеличение выпуска яиц. У этого вида более крупное тело не означает ни большей продолжительности жизни взрослых особей, ни большей всхожести яиц. Усиленный рост тела *G. disjuncta* кажется побочным продуктом без очевидного адаптивного смысла. Возможно, *G. disjuncta* в природе адаптирована к более низкой концентрации бактерий, чем изученные Шимером почвенные бактериофаги *Caenorhabditis briggsae* и *Plectus palustris*.

## Дыхание

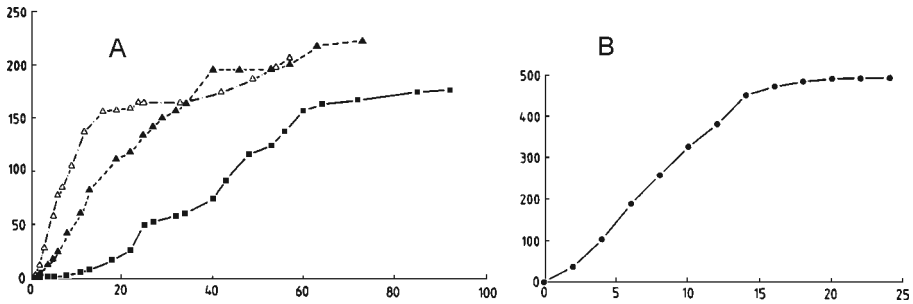
Интенсивность дыхания *Geomonhystera disjuncta* связана с массой тела формулой  $R = aW^b$ ,

где  $R$  выражается в количестве кислорода ( $O_2$ , нл), поглощённого одной особью за один час,  $W$  — сырой вес в мкг, а значения параметров  $a$  и  $b$  при  $17^\circ C$  соответственно 1,53 и 0,75 (илл. 6.4). По отношению к массе тела количество поглощённого за один час кислорода оказалось равным 0,7% от массы особи в 15 мкг и 1,3% массы тела маленькой личинки 0,1 мкг сырого веса (Herman, Vranken, 1988). Однако эти параметры зависят от температуры.

## Скорость размножения

Следующий параметр жизненного цикла, имеющий отношение к продуктивности вида — скорость откладки яиц. Она тоже варьирует в зависимости от условий питания и температуры (илл. 6.5). При равных температурных условиях, но в разных бактериальных культурах среднее число ежедневно выпускаемых яиц может различаться в 3,5 раза. Во всех случаях в начале репродуктивного периода число отложенных за сутки яиц почти постоянно. Длительность этой фазы зависит от условий культивирования. Потом ещё долго самка продолжает выпускать яйца, но уже понемногу; поздние яйца вносят очень небольшой вклад в общую продукцию

<sup>10</sup> Весьма интересный результат для таксономистов, которые различают близкие виды преимущественно по размерам тела и органов.



**Илл. 6.5.** Кумулятивные кривые откладки яиц (число яиц на самку) *Geomonhystera disjuncta* по мере жизни самки: А - агнотобиотические культуры при температуре 3 °С (заштрихованные квадраты), 12 °С (заштрихованные треугольники) и 17 °С (пустые треугольники); В — моноксенная культура при высокой плотности оптимальных для питания бактерий штамма ISC2 при 17 °С. Обратите внимание на разницу в Y-осях на двух графиках; абсциссы — время в сутках, ординаты — число отложенных самкой яиц к моменту возраста (из: Vranken et al., 1988a)/

яиц.

Средняя продолжительность жизни взрослых, в общем, обратно пропорциональна продукции яиц. Самцы *Geomonhystera disjuncta* созревают быстрее самок и живут дольше (Vranken et al., 1988a).

## Продукция

Эффективность продукции  $P/(P+R)$  у *Geomonhystera disjuncta* оказалась высокой: 60% для всей популяции со стабильной возрастной структурой и до 75% у размножающихся самок. Видимо, это общая особенность нематод (Schiemer, 1983; Warwick, 1981a).

Суточный  $P/B$ -коэффициент варьирует от 0,006 при 3°C до 0,29 при 17 °С. Это линейная функция:  $P/B$  (сутки<sup>-1</sup>) = 0,006 + 0,016T, где T — температура в °С. С учётом помесечной динамики температуры (влияющей на скорость развития) в исходном местообитании на южном побережье Северного моря, годовой  $P/B$  = 69 (Vranken, Neip, 1985).

## Многообразие в жизненных циклах, демографии и продукции в сообществе морских нематод

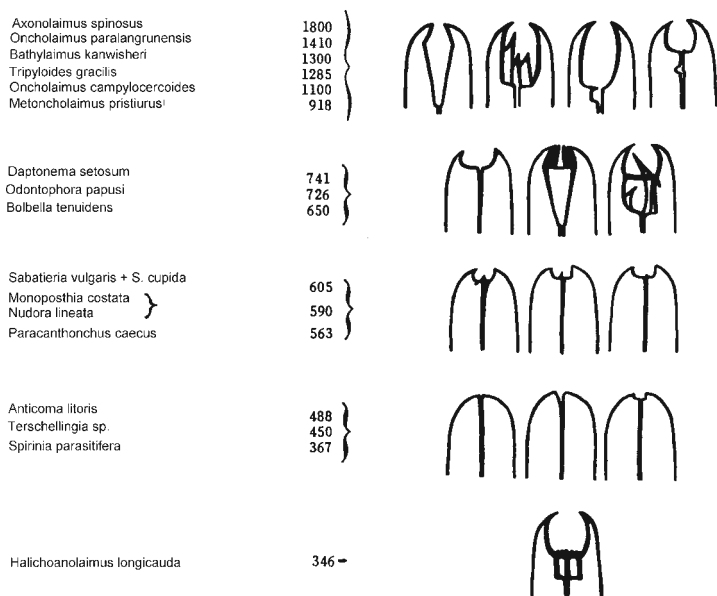
### Разные виды сообщества различаются по интенсивности дыхания

Классическая работа по синфизиологии сообщества нематод выполнена на литорали (солёном марше) Массачусетса Визером и Канвишером (Wieser, Kanwisher, 1961). Численность нематод здесь очень велика и сравнима с той, что регистрируется в почве продуктивного травяного пастбища. Общая плотность населения нема-

год в этом месте —  $1,4-12,1 \times 10^6$  особей/м<sup>2</sup>. Общая биомасса нематод (сырой вес) 18,4 г/м<sup>2</sup> в ноябре и 8,7 г/м<sup>2</sup> в июне, что примерно в 10 раз выше, чем на мягком грунте верхней сублиторали в этом же месте. Суммарное потребление кислорода всеми нематодами при 20 °С составило от пробы к пробе 5,1–13,9 см<sup>3</sup>/м<sup>2</sup>/час. В целом нематоды составили 25–33% биологической активности грунта.

По удельной интенсивности дыхания разные виды показали большой размах, выраженный в потреблении кислорода от 370 до 1800 мм<sup>3</sup>/г/час при 20 °С, причём эта величина очень мало зависит от массы тела и совсем не зависит от соотношения объёма и поверхности тела. В чашке Петри виды с интенсивностью дыхания 300–500 мм<sup>3</sup>/г/час более медлительны чем те, у кого эта величина >700 мм<sup>3</sup>/г/час, а виды, поглощающие кислород со скоростью >1200 мм<sup>3</sup>/г/час, вообще всегда находятся в движении. Виды с таким интенсивным дыханием всё время плавают; даже если они остаются на месте, то непрерывно извиваются всем телом (*Axonolaimus spinosus*, *Oncholaimus paralangrunensis*) или постоянно сворачиваются и разворачиваются (*Tripyloides gracilis*, *Bathylaimus kanwisheri*). А вот *Spirinia parasitifera* и *Anticoma litoralis* большую часть времени лежат на дне чашки без движения в ригидном состоянии, или надолго сворачиваются вокруг кусочков детрита и частиц осадка.

Знаменательно, что уровни потребления кислорода коррелируют с типом питания, выраженным в строении стомы (см. трофические типы Визера в главе 4). Большая ротовая полость в общем типична для видов с более интенсивным, а неразвитая стома — для видов с низкоинтенсивным дыханием (единственное исключение:



**Илл. 6.6.** Среднее потребление кислорода в мм<sup>3</sup> O<sub>2</sub>/г/час разными видами нематод на приморском марше у Вудс-Хола (Массачусетс) со схематичным изображением их ротового аппарата (из: Wieser, Kanwisher, 1961).

*Halichoanolaimus longicaudata*). Три вида с уровнем потребления кислорода от 350 до 500 мм<sup>3</sup>/г/час относятся к трофическому типу 1А, где стома либо мала, либо отсутствует (например, *Spirinia*). Виды со средним потреблением кислорода 600 мм<sup>3</sup>/г/час относятся к группе 2А со средней по размеру буккальной полостью с небольшими зубами. Остальные виды с уровнем потребления кислорода выше 650 мм<sup>3</sup>/г/час относятся к трофическим типам 1В и 2В с большой стомой, с зубами или без них (илл. 6.6). Очевидно, разные типы ротовой полости и ротового вооружения представляют разные типы питания, для обеспечения которых нужны разные количества кислорода. Визер и Канвишер объясняют это тем, что виды с большой стомой могут быть неселективными детритофагами, потребляющими большое количество материала, из которого переваривается только одна фракция. В то же время виды с маленькой стомой могут быть селективными детритофагами или соскрёбывателями, у них выше соотношение усвояемого и неусвояемого поглощённого материала. Наверное, неселективные потребители должны поглощать больше пищи, и соответственно затрачивать больше энергии на поисковые и глотательные движения, и перемещения. Более новые измерения дыхания у разных видов нематод (Kim, Shirayama, 2001) более или менее соответствуют распределению уровней метаболизма по трофическим типам.

### **Длительность жизненного цикла и размер тела**

В среднем минимальная длительность жизненного цикла морских нематод варьирует от недели у рабдитид до нескольких месяцев у крупных онхолаймид. Общая тенденция такова: крупные виды развиваются в общем медленнее и имеют более длинные жизненные циклы, чем мелкие. Например, у довольно крупной онхолаймидной нематоды *Oncholaimus oxuris* с сырым весом тела 20 мкг (сухая масса 3,5 мкг) время генерации при 20 °С составляет 114 дней (Heip et al., 1978). А у мелкой *Diplolaimella* sp. с сырым весом взрослых 0,5 мкг, при той же температуре время генерации 10 дней (Vranken et al., 1984, цит. по Vranken, Heip, 1985). Скорость эмбрионального развития также обратно пропорциональна размеру яйца (Gerlach, Schrage, 1971; Heip et al., 1978; Vranken, Heip, 1985).

### **Как температура влияет на длительность жизненного цикла у разных видов**

У всех изученных видов при повышении температуры скорость онтогенеза так или иначе возрастает, а жизненный цикл соответственно укорачивается (табл. 6.4). При этом у всех видов более сильное ускорение развития получается при повышении температуры в нижней части возможного температурного диапазона. Оптимальной температурой по определению будет та, при которой достигается наибольшая скорость онтогенеза. У всех исследованных видов (все они с побережья Бельгии) оптимальная температура оказалась выше 20 °С, а у *Monhystrella parelegantula* даже выше 30 °С. Нижняя пороговая температура, при которой развитие останавливается ( $T_0$ , биологический нуль), варьирует от 10 °С у *Diplolaimella dievengatensis* и *M. parelegantula* до <0 °С у *Geomonhystera disjuncta* (Vranken, Heip, 1986a).

**Таблица 6.4.** Минимальное время генерации  $t_{\min}$  самок разных видов при разной температуре культивирования (n — число исследованных самок) (из Vranken, Heir, 1986a, упрощено)

Вид	Солёность, ‰	Температура, °C	$T_{\min} \pm SD$	n
<i>Diplolaimella dievengatensis</i>	20	15	27,9±5,7	123
		20	10,2±1,2	113
		25	7,8±2,5	174
		30	6,6±1,7	137
<i>Monhystrella parelegantula</i>	30	15	54,3±7,3	39
		20	18,1±2,9	275
		25	7,9±0,9	539
		30	6,3±0,9	467
<i>Monhystera parva</i>	30	35	5,3±0,9	550
		8	50,6±6,7	87
		12	19,6±4,7	238
		17	12,7±2,0	152
<i>Geomonhystera disjuncta</i>	30	22	8,8±1,6	229
		3	52,3±8,4	287
		8	18,6±3,9	56
		12	17,2±4,5	662
<i>Chromadora nudicapitata</i>	30	15	11,8±2,1	241
		17	10,9±2,4	226
		20	9,3±2,2	291
		3	153,6,3±18,7	22
<i>Paracanthochus caecus</i>	20	8	76,9±7,6	95
		12	24,7±3,0	127
		17	17,3±2,4	323
		22	9,7±1,0	148
<i>Paracanthochus caecus</i>	20	10	131,9±16,0	93
		15	65,7±3,6	82
		20	51,1±5,6	66
		25	41,9±4,2	92

Связь между температурой ( $T$ , °C) и минимальным временем полного развития от яйца до яйца ( $t_{\min}$ , сутки) можно представить как аллометрическое отношение  $t_{\min} = aT^b$ . Коэффициент «а», сильно варьирующий от вида к виду, может считаться временем полного развития при 1 °C, а показатель «b» — мерой зависимости жизненного цикла от температуры (Heir et al., 1985).

Разные виды сильно различаются по степени зависимости жизненного цикла от температуры среды (Табл. 6.4) и по своим нижним пороговым температурам. У *Geomonhystera disjuncta* показатель «b» (в функции  $t_{\min} = aT^b$ ) заметно ниже, чем у оппортунистической *Monhystrella parelegantula*, которая может обитать даже в горячих солёных источниках с температурой выше 30°C. Биологический нуль у *M. parelegantula* примерно 14 °C. У *Pellioditis marina* показатель «b» (-1,59) промежуточный между двумя предыдущими видами. Жизненный цикл *P. marina*

краткосрочен уже при низких температурах, поэтому способность этого вида к ускорению ограничена. У тропических видов или тропических популяций широко распространённых видов (*Haliplectus dorsalis*, *Oncholaimus* sp., *Diplolaimella ocellata*, *Diplolaimelloides* sp., *Pellioiditis marina*) значения «*b*» статистически более высокие, чем у обитателей умеренной зоны. А вот на развитие *Geomonhystera disjuncta* температура не имеет сильного действия: этот вид способен размножаться даже при температуре замерзания воды (Gerlach, Schrage, 1971). *M. parelegantula* представляет особый случай: её температурный оптимум  $\pm 35^\circ\text{C}$  даже выше, чем у тропических популяций и видов. У хромадорид значения «*b*» ниже, чем у монхистерид, и ещё ниже, чем у тепловодных видов (Vranken, Heip, 1985).

Приложив показатели «*a*» и «*b*» к графику годовой температуры, можно для разных видов нематод получить суточную скорость развития как функцию времени. Далее, если интегрировать суточную скорость развития в периоды года, можно найти максимальное число генераций в году. У изученных видов (Vranken, Heip, 1986a) оно варьирует от 3,5 до 23, что соответствует годовому Р/В-коэффициенту от 10 до 69.

### Жизненные циклы и продукция у разных видов нематод

Для *Geomonhystera disjuncta* и для пяти других видов нематод были подсчитаны чистая скорость размножения ( $R_0 = \sum l_x \cdot m_x$ , где  $l_x$  — удельное выживание или доля особей в популяции, выживших к возрасту  $x$ , а  $m_x$  — удельная рождаемость или число потомков на одну самку в возрасте  $x$ ) и внутренняя скорость естественного роста в нелIMITИРУЮЩЕЙ среде ( $r = dN/Ndt$ ), рассматривается как разность между удельной мгновенной скоростью рождаемости /скорость рождаемости в единицу времени на одну особь/ и мгновенной скоростью смертности) (табл. 6.5).

В оптимальных условиях самка *Diplolaimella* sp. откладывает около 300 яиц, *G. disjuncta* — примерно 200, *Monhystera parva* — 170, *Monhystrella parelegantula* — 50, *Chromadora nudicapitata* — около 400 яиц за жизнь. Суточная продукция яиц зависит от температуры, от 2,5 яйца/сутки при  $15^\circ\text{C}$  до 13,6 яйца/сутки при  $30^\circ\text{C}$  у *Diplolaimella* sp. и от 2,7 до 9,2 яйца в сутки при  $3^\circ\text{C}$  и  $7^\circ\text{C}$  у *G. disjuncta* (Vranken, Heip, 1985). Чистая скорость размножения варьирует по видам от 37 у партеногенетической *M. parelegantula* до 246 у самой продуктивной бисексуальной *Chromadora nudicapitata* (Vranken, Heip, 1986a).

Умножение суточной скорости рождений на минимальное время генерации  $T_{\min}$  даёт увеличение популяции за одну генерацию. Оно варьирует от 2,2 у *Monhystrella parelegantula* до 3,3 у *Chromadora nudicapitata*. У *Pellioiditis marina*, обитателя гниющих штормовых выбросов, Р/В на  $T_{\min}$  составляет 4,1 — это высшее значение для морских нематод. Среднее значение Р/В на одну генерацию у литоральных нематод равно 3,1, а если исключить *P. marina*, то 2,9. Суточную скорость рождений, если известна длительность периода роста, можно использовать для вычисления годового Р/В-коэффициента. Он варьирует для пяти исследованных видов примерно от 40 до 60 (Vranken, Heip, 1986a). А если учесть все существующие измерения по всем морским и солоноватоводным видам в разных условиях (Heip et al., 1985; Vranken, Heip, 1985, 1986a), диапазон годового коэффициента Р/В окажется от 1,5 для очень

**Таблица 6.5.** Характеристики жизненного цикла свободноживущих нематод при постоянной солёности ( $S$ ) и температуре ( $T$ );  $R_0$ : чистая скорость размножения;  $r_m$ : внутренняя скорость естественного роста в нелимитирующей среде в течение суток;  $F_{(0)}^*$ : скорость рождений в сутки; P/B-коэффициент за генерацию ( $t_{\min}$ ); p.a.m.: - суммарная смертность яиц и личинок (из Vranken, Heip, 1986a)

Вид	S(‰)	T(°C)	$R_0$	$r_m$	$F_{(0)}^*$	P/B на $t_{\min}$	p.a.m. (%)	Источник
<i>Diplolaimella dievengatensis</i>	20	20	65	0,238	0,257	2,6	12	Vranken, Heip, 1986a
<i>Monhystrella parelegantula</i>	30	30	37	0,307	0,347	2,2	5	Vranken, Heip, 1986a
<i>Geomonhystera disjuncta</i>	30	12	123	0,171	0,181	3,1	14	Vranken, Heip, 1986a
<i>Monhystera parva</i>	30	12	76	0,156	0,156	3,1	1,5 1986a	Vranken, Heip, 1986a
<i>Chromadora nudicapitata</i>	30	12	246	0,135	0,135	3,3	1	Vranken, Heip, 1986a
<i>Pellioditis marina</i>	20	25	400	0,914	0,914	4,1	0 1983	Vranken, Heip, 1983

крупной онхолаймиды *Pontonema vulgare* до 69 для быстроразвивающейся и короткоцикловой *Geomonhystera disjuncta* (среднее геометрическое из всех видов 16,4).

Как и длительность жизненного цикла, P/B-коэффициент у нематод чётко коррелирует с размером тела:  $\log P/B = -1,288 - 0,440 \log M_s$ , где  $M_s$  — масса половозрелой особи в килокалориях.

Для видов сходного размера скорость воспроизводства массы (или суточный P/B-коэффициент) является линейной функцией температуры (Vranken, Heip, 1986a). Суточный P/B-коэффициент по массе потомства (подсчитанный по скорости рождений) у *Chromadora nudicapitata* при 12 °C будет 0,135, у *Monhystera parva* при той же температуре P/B = 0,160, у *Monhystrella perelegantula* при 30 °C P/B = 0,310 (Vranken, Heip, 1985).

P/B-коэффициент у свободноживущих нематод в общем не высок. Низкое значение P/B-коэффициента у нематод определённо не является следствием низкой продукционной эффективности P/(P+R). Однако если эффективность продукции у нематод не ниже, чем у других беспозвоночных, то эффективность ассимиляции может быть низкой, 6–26% (Tietjen, 1980b). При этом существенным фактором для ассимиляции может быть количество пищи: почвенный *Plectus palustris* при высокой плотности бактериальных клеток ассимилировал энергию с эффективностью 12%, а при низкой плотности эффективность была 52% (Schiemer et al., 1980). У других микроскопических водных животных эффективность ассимиляции обычно выше, например, у коловратки *Brachionus calyciflorus* 25–78%, а у ветвистоусого рачка *Daphnia pulex* 79% (см. Vranken, Heip, 1986a). Низкая эффективность ассимиляции объяснялась большой скоростью дефекации. Пища слишком быстро прохо-

дит по кишке, отчего энзимы, концентрация которых и так невысока, могут действовать только весьма короткое время (Deutsch, 1978). Правда, неясно, как связаны низкая эффективность ассимиляции и низкая продукция.

## Продукция сообществ нематод: пример

Вранкен с соавторами (Vranken et al., 1986) подсчитали годовую продукцию двух сообществ нематод в умеренной климатической зоне, одного в заиленном осадке на бельгийском побережье Северного моря (Vincx, Neir, 1984) и другого в перифитоне саргассов у побережья Японии (Kito, 1982).

Для оценки продуктивности видов нематод в море определена линейная регрессия между минимальным временем генерации ( $T_{\min}$ ) и массой взрослой самки ( $W$ , мкг сырого веса) для видов обоих сообществ, при температуре  $t$  °C:

$$\log T_{\min} = 2,202 - 0,0461 t + 0,627 \log W$$

$$(R^2 = 0,88; F(2,46) = 173; n = 49; Q_{10} = 2,95)$$

В полученном уравнении имеет место сильная зависимость скорости развития от массы тела, что показывает определяющее влияние спектра размеров (биомасс) в сообществе нематод на продукцию сообщества. Уравнение базируется на литературных данных по 15 популяциям, относящимся к 12 видам. При  $P/B=3$  (на генерацию) и скорости жизненного цикла  $1/T_{\min}$  можно получить реалистичную величину суточной продукции. В более стабильном сообществе донного осадка годовая удельная продукция оказалась в три раза ниже, чем в подверженном сильным сезонным колебаниям фитальном сообществе. При этом продукция обоих нематодных сообществ получилась гораздо выше, чем при обычно принимающемся годовом коэффициенте  $P/B = 9$ .

Донный осадок в месте нахождения изучаемого бентального сообщества характеризуется средним размером частиц 45 мкм, и здесь имеет место загрязнение. Разнообразие нематод здесь невысоко, доминируют *Sabatieria punctata* (84,5%) и *Daptonema tenuispiculum* (8,4%). Средняя биомасса 1,10 г/м<sup>2</sup> (сырой вес). Размерно-возрастная структура биомассы (самцы, самки, личинки) определялась ежемесячно.  $P/B$ -коэффициент подсчитан для каждого месяца как  $1/T_{\min} \times D \times 3$ , где  $D$  — число дней в месяце. Суммарная годовая продукция на 1 м<sup>2</sup> оказалась равной 22,2 г/год, а годовой  $P/B = 20$ .

Фитальное сообщество нематод имеет чёткую сезонность с максимальной численностью нематод весной и летом — зимой же сообщество полностью исчезает. Доминируют пять видов в убывающей последовательности *Monhystera refringens*, *Chromadora nudicapitata*, *Araeolaimus elegans* и *Theristus acer*. Виды фитального сообщества в среднем более мелкие, чем в донном осадке, что сказывается на удельной продукции. Средняя биомасса (сырой вес), определённая по месячным пробам, оказалась 157 мг/м<sup>2</sup>, годовая продукция нематод 9,144 г/м<sup>2</sup>, а годовой  $P/B = 58$ .



# Глава 7. Пространственное распределение и сообщества нематод в донном осадке

## Сообщества нематод

Исследование ассоциаций видов нематод началось уже давно и шло параллельно изучению фауны. С начала XX в. в большинстве крупных фаунистических работ (например, у Филиппева, 1918/1921) имеются разделы по приуроченности видов к определённым субстратам и совместной встречаемости. Первые данные экологии нематод европейских морей подытожены Герлахом (Gerlach, 1953, 1954, 1958). Видовой состав и разнообразие сообщества нематод определяются в основном фактурой субстрата и подвижностью омывающей его воды. (А в море характер субстрата как раз и определяется интенсивностью движения воды). Более того, фауны нематод одного типа субстрата из отдалённых друг от друга морей могут больше совпадать по родовому и видовому составу, и структуре разнообразия, чем население разных сред на расстоянии десятка метров друг от друга. Так, в бореальных водах по обеим сторонам Атлантического океана на илистых грунтах часто доминируют одни и те же виды. На илах Нью-Йоркской бухты преобладают те же самые виды, что в аналогичных биотопах Европы — *Sabatieria pulchra*, *Terschellingia communis*, *Tripylloides gracilis* (Tietjen, 1977).

По сложившимся представлениям в море выделяются три типа сообществ нематод, которые определяются соответственно тремя типами субстрата. Правда, между типами субстратов и сообществ нет резких границ, а есть переходы и промежуточные состояния, особенно между первым и вторым типами.

1. Сообщества грубозернистых осадков: крупного песка, битой ракушки, гравия. Такие отложения создаются в местах прибоя и сильных придонных течений. Мелкие иловые частицы здесь не оседают, а вымываются течением. В грубозернистых осадках пространства между частицами велики, в них свободно циркулирует вода и легко идёт газообмен. Благодаря этому мейофауна грубозернистого осадка проникает внутрь субстрата на глубину нескольких дециметров.

2. Сообщества тонкозернистых осадков: заиленного песка и ила. Эти фации образуются в местах более спокойного движения воды, на большей глубине, в понижениях дна и в закрытых заливах. Здесь идёт интенсивное осадконакопление из опускающихся из толщи воды мелких частиц, которые далее не вымываются. Интерстициальные пространства малы, циркуляция воды между грунтом и поверхностью затруднена. Обычно на небольшой глубине под поверхностью имеет место дефицит кислорода — в нижних слоях грунт чёрный и насыщен сероводородом. Мейофауна проникает вглубь всего на несколько сантиметров, причём её численность и разнообразие быстро убывают по вертикали. Строго говоря, это верно только для литорали и, в какой-то степени, для сублиторали. В глубоководных илах сероводородное заражение не выражено, окисленный слой простирается на большую глубину, а распределение нематод (и мейобентоса) выглядит так-

же, или даже еще более контрастно — в верхнем сантиметре обитает до 90% всех организмов.

3. Сообщества фитали — население поверхности талломов и ризоидов крупных водорослей-макрофитов, зарослей нитчатых водорослей, а также поверхности листьев и стеблей морских трав. Сюда же относятся сообщества обрастаний твердых субстратов в виде скал, камней, погруженных бревен, и животных — раковин моллюсков, перидермы гидроидов, туники асцидий и т.д. Фитальные сообщества рассматриваются в отдельной главе.

## Распределение по типам осадка

Тип осадка определяется размером составляющих его частиц. На важность такого параметра среды как размер частиц грунта (гранулометрия или механический состав) обращалось внимание уже в самых первых работах по распределению видов. Так, Визер в исследовании мейофауны на литорали и в сублиторали залива Пьюджет-Саунд (штат Вашингтон, Тихоокеанское побережье США) установил критический размер песчинок в 200 мкм, который является верхней и нижней границей в распределении разных видов нематод (Wieser, 1959d). От размера частиц зависит размер промежутков между ними (интерстиций), которые являются жизненным пространством нематод и других интерстициальных животных. Кроме того, при размере частиц более 200 мкм песок быстро подсыхает, а при размере менее 200 мкм долго удерживает воду — это очень важно для населения приливно-отливной зоны. Частицы в плохо сортированном осадке (где песок смешан с гравием и илом) упакованы плотнее, суммарный объем поровой воды или интерстиций составляет 20% общего объема осадка. В хорошо сортированном крупнозернистом осадке суммарный объем интерстиций может достигать до 45% общего объема (Giere, 1993).

При анализе гранулометрии грунта особенно важно учитывать самую тонкую фракцию, а именно иловый компонент — частицы размером меньше 0,1 мм. Появление в песке 2% весовой доли ила уже кардинально меняет условия жизни в осадке: фауна такого песка уже совсем другая (Gerlach, 1958). Дело в том, что самые мелкие иловые частицы забивают интерстициальные пространства между песчинками, тем самым, делая невозможным обитание многих видов. Эмпирически установлено (Wieser, 1960) при исследовании фауны залива Баззардс (атлантическое побережье США), что если в двух пробах разница в содержании ила и глины будет более 40%, то в них будет не более 20% (в среднем 15%) общих видов нематод. Если разница в содержании ила и глины в двух пробах меньше 30%, в пробах будет уже более 20% (в среднем 35%) общих видов.

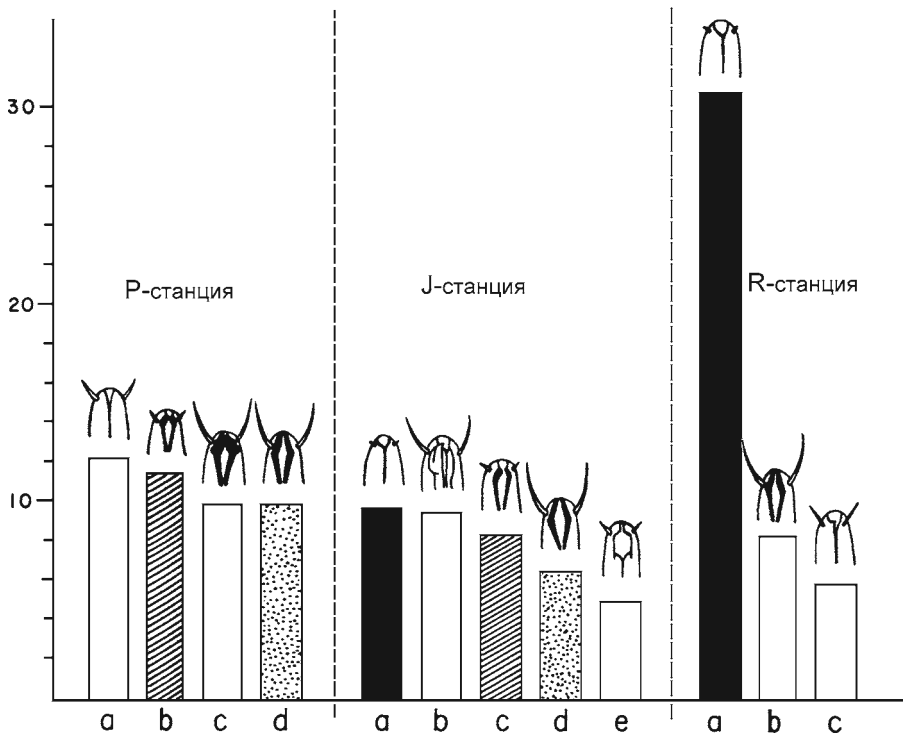
От гранулометрии зависит и численность нематод. На открытой песчаной литорали в Южной Африке максимальная плотность нематод (и копепоид) приурочена к поясу со средним размером песчинок 248 мкм. При отклонении от этой медианы в обе стороны численность нематод и других мейобентосных животных понижается (Hennig et al., 1983, цит. по Moore, Bett, 1989).

В песке и битой ракушке прибойной зоны нематод может быть относительно меньше, чем гарпактикоидных копепод. Из других групп мейофауны в этом биотопе, например, в Северном и Балтийском морях (Gerlach, 1953), много разных турбеллярий, инфузорий *Trachelocerca* и других родственных кариореликтидных цилиат, остракод, гастротрих *Turbanella*, тардиград *Batillipes mirus*, архианнелид *Protodrilus*, интерстициальных медуз *Halammohydra*. Из нематод наилучшие условия здесь находят *Mesacanthion latignathum*, *Oncholaimus campyloceroides*, *Stephanolaimus elegans*, *Eumorpholaimus sabulicolus*, *Theristus longisetosus* и *Siphonolaimus niger*. Некоторые жизненные формы приурочены именно к пескам, например виды с очень длинными соматическими щетинками (илл. 1.1 С, 2.12 Е) или со сложной скульптурной кутикулой. На средних и грубых песках прибрежных мелководий вблизи Нью-Йорка наиболее обильными семействами оказались Chromadoridae и Desmodoridae. В том же районе на заиленных и тонких песках доминировали виды семейства Comesomatidae и, в меньшей степени, Tripylidae, а доля Chromadoridae и Desmodoridae была понижена (Tietjen, 1980a). Ещё одна любопытная черта фауны крупнозернистых песков — в этих сообществах относительно больше хищных видов нематод, чем на илах (Warwick, 1989; Vincx et al., 1990).

Визер (Wieser, 1960) на материале из залива Баззардс собрал виды в три экологические группы: 1) виды песков; 2) виды тонких осадков; 3) эвритопные виды (илл. 7.1). Характерные представители песчаного грунта — виды родов *Synonchiella*, *Latronema*, *Pomponema*, *Leptonemella*, в большой мере и *Odontophora*. Характерные формы сублиторальной иловой фауны — широко распространённый вид *Terschellingia longicaudata*, множество видов *Sabatieria*, а также *Sphaerolaimus* spp., *Metalinhomoeus* spp. и другие. Эти формы характерны для иловых осадков также и в других местах Северной Атлантики, побережья Чили и т. д. Обычно на илах более 40% нематодного населения составляют один-два вида *Sabatieria* (Jensen, 1981b). С ростом глубины виды *Sabatieria* начинают доминировать, а доля *Terschellingia longicaudata* и других линхомоеид (Linhomoeidae) уменьшается.

Песчаные грунты характеризуются набором стенотопных видов, не встречающихся на илах. С другой стороны, те виды, которые обильны на илах, могут оказаться и на песке, но в значительно меньшем количестве. Кроме того, есть некоторое число эвритопных видов, которые одинаково процветают и на песчаных, и на илистых грунтах (Gerlach, 1958; Wieser, 1960; Platt, 1977). Лоренцен исследовал фауну нематод в Северном море на глубине 23–27 м. На грубозернистом песке оказалось 50 более или менее обычных здесь видов, с частотой встречаемости более 25%; из них 33 вида было стенотопных, т.е. отсутствующих на осадках других типов, а 12 самых массовых видов составили 75% всех особей сообщества. В более тонком, мелкозернистом песке эти показатели оказались соответственно 50, 35, 12, в заиленном песке — 27, 6, 9, и, наконец, на иле — 9, 1, 3 (Lorenzen, 1974).

Видовое разнообразие нематод на чистых и заиленных песках всегда выше, чем на илах (Wieser, 1960; Warwick, Buchanan, 1970; Heip et al., 1982; Heip, Decraemer, 1974; Heip et al., 1985; Juario, 1975; Tietjen, 1977; 1980a; Eskin, Coull, 1987). Например, в сублиторали Северного моря на глубине 23–27 м, на одну пробу крупнозер-



**Илл. 7.1.** Доминирующие виды в трёх точках у Массачусетса (атлантическое побережье США). В точках на песчаном грунте (P и J) разнообразие выше, чем на илистом грунте (R), где имеет место доминирование одного вида. Вертикальная ось — % доля каждого вида в сообществе. Виды на станции P: a — *Anticoma litoris*, b — *Dorylaimopsis metatypicus*, c — *Odontophora pugilator*, d — *O. papusi*. Виды станции J: a — *Terschellingia longicaudata*, b — *Neochromadora pistillata*, c — *Dorylaimopsis metatypicus*, d — *Odontophora papusi*, *Filipjevinema poter*. Виды станции R: a — *Terschellingia longicaudata*, b — *Odontophora loeffleri*, c — *Sabatieria ornata* (из: Wieser, 1960).

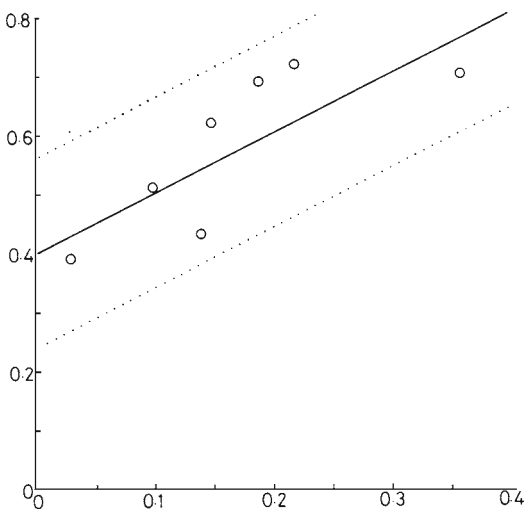
нистого песка площадью 25 см<sup>2</sup> и глубиной взятия 2–5 см приходился в среднем 41 вид, на такую же по размеру пробу тонкого песка — 49 видов, равную пробу заиленного песка — 53 вида, равную пробу ила — 23 вида (Lorenzen, 1974). Здесь же, для южной части Северного моря показано, что разнообразие прямо пропорционально среднему размеру песчинок и обратно пропорционально доле самой тонкой фракции (ила) в осадке (табл. 7.1).

Считается, что песок, по сравнению с илом, является более сложным и разнообразным биотопом (Wieser, 1960). Сами донные осадки могут различаться по разнообразию и соотношению размеров составляющих частиц. Если преобладает один размерный класс, такой осадок называется гомогенным или хорошо сортированным, а если в осадке смешаны частицы, разные по величине — гетерогенным или плохо сортированным (о количественных показателях механического состава грунта см., например, у Гальцовой, 1991). В гетерогенных по гранулометрическому

**Таблица 7.1.** Показатели разнообразия сообщества нематод в местах с разным механическим составом донного осадка в Северном море на глубинах 2-15 м (по Heip, Decraemer, 1974, упрощено)

Индекс разнообразия Шеннона-Уивера (H)	Выровненность (e)	Медиана размера зёрен песчаной фракции (Md, в мм)	% доля ила (S)
1,22	0,51	0,120	83,8
1,40	0,57	0,134	31,0
2,95	0,76	0,163	3,0
3,69	0,82	0,257	0,5
4,18	0,86	0,312	0,7

составу осадков разнообразие нематод в общем выше, чем в гомогенных, будь то пески или илы. Это может быть выражено не только в числе видов, но и, например, в разнообразии или диапазоне размеров тела (Ward, 1975, илл. 7.2). Следуя принципу Гаузе, нематологи Визер, Хоппер и Мейерс (Wieser, 1960; Hopper, Meyers, 1967b) объясняют это тем, что гетерогенный осадок предоставляет больше микроместообитаний и, соответственно, больше экологических ниш. Эти авторы также пришли к выводу, что нематофауна становится более разнообразной с уменьшением доли илистых (тонких) фракций в осадке.



**Илл. 7.2.** Отношение между диапазоном размеров нематод и гетерогенностью осадка. Вертикальная ось — стандартное квадратичное отклонение от средней длины тела нематод. Горизонтальная ось — мера гетерогенности осадка  $QDo/(Mdo \times Silt\%)$ , где  $QDo$  — квартильная девиация, а  $Mdo$  — медианная девиация в размере зёрен осадка,  $Silt\%$  — весовая доля илистых/глинистых частиц в осадке (из: Ward, 1975).

Хотя обратная пропорциональная связь между видовым разнообразием и содержанием илистых частиц регистрировалась много раз в разных исследованиях (Heip, Decraemer, 1974; Tietjen, 1977), всё же есть и противоположные толкования: по мнению Буше и Лембсхеда (Boucher, Lambshhead, 1995), объективно на песках не больше видов, чем на илах; представление же о видовой бедности илов исходит, возможно, от изучения мягких грунтов эстуариев и загрязнённых районов, где разнообразие понижено по другим причинам.

Таким образом, нематодное население песков характеризуется

общем высоким разнообразием, большой долей стенотопных видов, низкой степенью доминирования. Напротив, сообщества илов отмечены относительно небольшим разнообразием, малой долей специфичных видов и высокой степенью доминирования.

Помимо механического состава грунта, другим важным фактором, определяющим характер сообщества нематод, является содержание органического вещества в донном осадке. Обычно с увеличением приноса органических частиц происходит повышение численности и понижение видового разнообразия — это так называемый парадокс обогащения, установленный на мейобентосных копеподах (Hockin, 1983 — цит. по Gee et al., 1985). Во многих прибрежных районах ныне имеет место искусственное чрезмерное обогащение органическим веществом, вызванное человеческой деятельностью — тогда это называется органическим загрязнением. Обратная связь разнообразия нематод с содержанием органического вещества отмечена, например, для Северного моря (Heip, Decraemer, 1974) и Нью-Йоркской бухты (Tietjen, 1977). Поскольку содержание органического вещества часто коррелирует с механическим составом грунта, выделить самостоятельное влияние этих факторов на распределение видов и сообществ очень трудно. Такие попытки сделаны в работе Титьена по нематодным сообществам мелководной акватории близ Нью-Йорка, где в осадках оба показателя варьировали независимо друг от друга (Tietjen, 1980a), и в экспериментальных контейнерах с искусственным добавлением органики в виде порошка фукоидной водоросли (Gee et al., 1985). Титьен показал значимую отрицательную корреляцию разнообразия нематод с содержанием органического вещества и для среднего, и для заиленного песка. У Джи с соавторами получилось, что нематоды, в отличие от донных копепод, реагируют на увеличение содержания органического вещества в грунте медленно и не очень отчётливо.

Наконец, согласно ныне общепринятым экологическим представлениям, фаунистическое разнообразие определяется также краткосрочными и долгосрочными флуктуациями физических параметров среды. Эта зависимость протестирована на населении литоральных нематод побережья Северной Каролины в США (Ott, 1972b). На литорали имеет место постоянная игра разноплановых предсказуемых и непредсказуемых изменений параметров среды. К первым относятся колебания, связанные с приливо-отливным циклом, ко вторым — погодные флуктуации. Совершенно очевидно, что влияние непредсказуемых факторов более проявляется на поверхности, чем в глубине осадка, и более на верхней литорали, чем на нижней. Таким образом, в пределах приливо-отливной зоны наименее предсказуемые условия следует ожидать на поверхности грунта в верхней литорали, а наиболее предсказуемые — в глубине осадка на нижней литорали. Во всех случаях разнообразие нематод оказалось выше на тех трансектах, что проложены на закрытых, а не на открытых пляжах. И на закрытых, и на открытых пляжах, в пределах одного вертикального слоя разнообразие нематодного сообщества возрастало от верхней литорали к нижней. И, наконец, получен весьма неожиданный и неочевидный результат: в целом разнообразие повышалось от поверхностного сантиметра к более глубокому горизонту.

## Микромасштабное горизонтальное распределение

Почти всегда, на любых грунтах нематоды размещены не равномерно, а пятнисто, в виде агрегаций. При этом паттерн пятнистости у разных видов различен (Blome et al., 1999). В то время как пространственное распределение в масштабе метров и километров зависит в основном от физических параметров, мелкомасштабное распределение, в основном, определяется взаимодействиями между организмами и микроместообитаниями (Ott, 1972a). Например, *Anoplostoma viviparum* встречается в таких микроместообитаниях, где придонные течения аккумулируют детрит, независимо от гранулометрического состава подлежащего осадка (Surey-Gent, 1981). Неоднородность среды, определяющая неравномерность размещения нематод, в первую очередь создаётся микротопографией морского дна (Hogue, Miller, 1981; Sun et al., 1993) и биогенными структурами (Reise, 1981; Reidenauer, 1989). Далее, в создании пятнистости участвуют межвидовые и внутривидовые отношения (Heip, 1975), а также взаимодействия на трофическом уровне — именно размещение бактерий, диатомей и других протистов, скорее всего, является причиной пятнистого распределения нематод на визуально совершенно однородном грунте (Blanchard, 1990; Blome, Faubel, 1996). Вот несколько примеров микромасштабного распределения:

Помимо общих ландшафтных особенностей, таких как размер и форма частиц осадка, размер поровых (интерстициальных) пространств и т.д., на распределение нематод влияют микротопографические особенности — корни и стебли растений, норы и насыпи макробентосных беспозвоночных. Корни, норы и трубки создают специфические микроместообитания и пути миграции нематод. Физические детали микрорельефа, маленькие холмы и впадины также небезразличны для населения грунта. Так, Хог и Миллер задались целью выяснить, имеют ли значение для нематод волновые знаки ряби на поверхности песчаного грунта на мелководье (Hogue, Miller, 1981). Работа проделана на нижней литорали Орегона (тихоокеанское побережье США). Пробы отбирались тонкой трубкой-корером диаметром 6 мм тесно одна за другой, на трансекте, перпендикулярной линиям ряби. Песчаные волны ряби были одинаковы по размерам в течение трёх месяцев наблюдений: длина волны 8 см, высота 1 см. За один приливно-отливный цикл песчаная волна перемещается на 2–4 см. Оказалось, что нематоды также распределены полосами: в линиях высокой и низкой численности плотность населения нематод различается в пять раз. В ложбинах максимальная численность нематод приурочена к поверхностному слою 0–0,6 см, а в гребнях на глубине 1,2–1,8 см — то есть, на горизонте, соответствующем максимальной численности в ложбине. Однако максимумы и минимумы численности нематод не соответствуют топографическим гребням и ложбинам. Авторы предложили следующее объяснение для распределения нематод. Частичковый органический материал, включая фекальные pellets макробентоса, скатывается в ложбины. Часть этого материала остаётся на месте и засыпается при обрушении песка с движущегося гребня (судьба органического материала выяснялась наблюдениями над окрашенными частицами). С новым приливно-отливным циклом

процесс повторяется. Предполагается, что нематоды привлекаются к захороненному материалу и ассоциированной с ним бактериальной флоре. Таким образом, пространственная периодичность обилия нематод соответствует не рельефной регулярности гребни/ложбины, а скорее, пространственной периодичности отложений органического детрита. В вертикальном распределении максимумы обилия нематод также соответствуют горизонту захоронения органического детрита.

Нематоды в своём распределении реагируют на биогенные структуры микроландшафта морского дна. На заиленном песке литорали Северного моря в массе обитает крупная полихета *Arenicola marina*. Этот червь живёт в U-образной норке, где головному концу соответствует воронка, а заднему концу — конический холмик. Червь всё время глотает скатывающийся на дно воронки песок и переваривает в нём органические частицы. Пятясь задом вверх, червь откладывает на вершине холмика фекальные колбаски из песка, прошедшего через кишечник. На той же литорали, густо заселённой пескожилом обитает массовая нематода *Chromadora lorenzeni*. Этот вид сосредоточен в поверхностном слое грунта. Однако распределение *Ch. lorenzeni* неравномерно: нематода избегает как воронок, так и фекальных выходов пескожила (Jensen, 1980). В воронке существует опасность быть проглоченной вместе со сползающим песком, а на холмике в песке просто нечего есть.

Относительно влияния корневой системы сосудистых макрофитов на распределение нематод существуют противоречивые данные. В восточной солоноватой части Балтийского моря, на заиленном грунте, поросшем рдестами *Potamogeton perfoliatus*, нематода *Sabatieria pulchra* агрегируется вокруг кончиков корней, проникающих глубоко в восстановленную зону грунта. Здесь можно найти до 70 особей в одном кубическом миллиметре. По-видимому, нематод привлекают специфические условия в виде выпуска растворённого органического вещества, градиента  $O_2$ - $CO_2$ , хемосинтезирующих бактерий и т. д. (Teal, Wieser, 1966; Jensen, 1984a). Однако корни морской травы зостеры *Zostera moltii* не влияют на фауну нематод (Reise, 1981).

## Горизонтальные миграции нематод

Горизонтальные перемещения нематод можно исследовать, например, в опытах по колонизации. Так, Олафссон и Мур работали на западном побережье Шотландии. На дне в sublиторали они разместили специальные ящики, заполненные осадком, взятым в том же месте. Осадок был предварительно глубоко заморожен и таким образом лишён всей фауны. Уже через месяц в ящиках установилось высокое разнообразие нематод, сравнимое с фоновым. Плотность населения нематод окончательно восстановилась позже, через несколько месяцев. Однако разные массовые виды нематод заселяли ящики с разной скоростью, что поначалу создало диспропорции в соотношении видов. *Molgolaimus* sp., *Terschellingia longicaudata*, *Metalinhomoeus* sp., *Setosabatieria hilarula* оказались активными мигрантами, тогда как также очень обильный *Dorylaimopsis punctata* достиг своей нормальной численности только через несколько месяцев. Медлительность последнего вида объясняется его вертикальным распределением: *D. punctata* обитает в глубинных слоях осадка —



соответственно, путешествие через неблагоприятный для него поверхностный слой не может быть массовым быстрым переселением (Olafsson, Moore, 1992).

Причиной агрегированного распределения может быть пятнистое распределение пищевых объектов. Герлах (Gerlach, 1977b) провёл опыты по привлечению нематод к гниющей органике. На литорали Бермудских островов в песок зарывались решётчатые контейнеры с кусками рыбы. Из всех видов наиболее активно перемещалась к гниющей органике *Sabatieria migrans*. По-видимому, *S. migrans* привлекалась не выделением веществ гниения, а вспышками размножения бактерий и жгутиконосцев. Остальные виды привлекались к приманке менее эффективно или вовсе не привлекались. На мелководье Флориды обитает *Metoncholaimus scissus*. Эта нематода быстро переселялась из осадка на целлюлозные маты с колониями диатомей *Pleurosigma balticum*. Интересно, что при этом *M. scissus* сам не питается на прямую диатомеями. По-видимому, водоросль создаёт для нематод благоприятную физико-химическую среду (Meyers et al., 1970).

Описаны также правильные горизонтальные перемещения нематод в связи с приливно-отливным циклом. Однако эти миграции носят пассивный характер. Ригер и Отт наблюдали распределение и миграции турбеллярий и нематод на песчаном пляже Адриатического моря близ Венеции (Rieger, Ott, 1971). Здесь на литорали вдоль заплеска имеется невысокий вал из наносов ракуши и песка. С каждым отливом и приливом вал перемещается вниз или вверх по литорали. Два вида нематод, связанные с этим подвижным субстратом, *Theristus curvispiculum* и *Th. pictus*, в течение суток регулярно перемещаются по горизонтали с амплитудой примерно в два метра. Привязанность к перемещающейся границе большой воды отмечена также для *Enoplolaimus litoralis* на литорали острова Зильт в Северном море (Blome, 1983).

В местах с выраженным чередованием времён года некоторые виды совершают ежесезонные горизонтальные перемещения. Так в эстуарии Эльбы *Adoncholaimus thalassophygas* к зиме переходит со средней литорали на нижнюю литораль и в сублитораль. Сходным образом ведёт себя *Pareudiplogaster pararmatus* (Blome, Faubel, 1996). Противоположные горизонтальные сезонные миграции прodelьывает *Sabatieria celtica* на литорали острова Зильт (Blome, 1983): в летнее время этот вид населяет нижнюю часть песчаной литорали (ватт), а зимой и весной скапливается в верхней части ватта и в месте перегиба к пляжу, то есть перемещается вверх по приливно-отливной зоне. В более холодном Белом море в конце августа также наблюдаются перемещения нематод (например, *Axonolaimus paraspinosus* и *Sabatieria pulchra*) из верхних горизонтов литорали в нижние и из литорали в верхнюю сублитораль (Гальцова, 1981; Мокиевский, 1988). Поэтому в конце лета разнообразие нематод на средней литорали несколько понижается, в нижней зоне немного повышается, в результате чего фаунистические различия между горизонтами сглаживаются.

## Вертикальное распределение в толще грунта

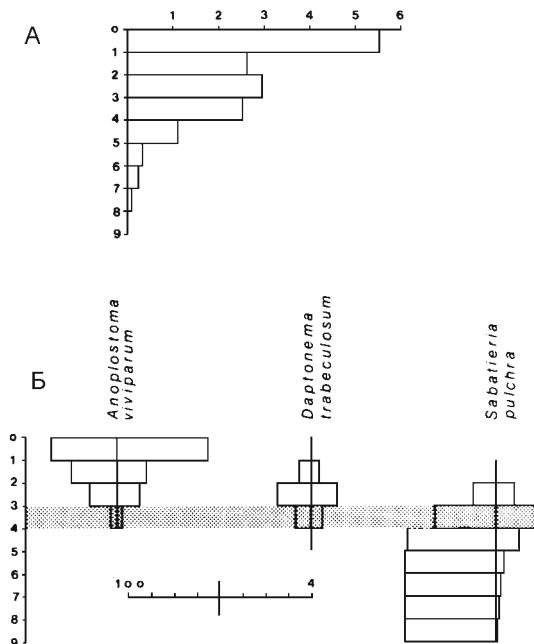
Хорошо известно, что нематоды могут проникать глубоко в толщу осадка, как на литорали (Wieser, Kanwisher, 1961; Teal, Wieser, 1966; Tietjen, 1969; Boaden, Platt,

1971; Ott, 1972a; Wieser et al., 1974; Platt, 1977; Blome, 1983), так и в сублиторали (Jensen, 1981b, 1983a, 1984a; Bouwman, 1983; Warwick, Gee, 1984) и даже в абиссали (Thistle, Sherman, 1985). Нематоды глубже всех других мейобентосных животных проникают в толщу осадка. Однако почти всегда основная масса населения нематод, более 50% приурочена к самому верхнему поверхностному слою грунта (исключение — крупнозернистые пески, высыхающие в отлив).

Одно из первых исследований вертикального распределения нематод в толще грунта принадлежит Отту (Ott, 1972a). Работа сделана на участке тонкопесчаной литорали Северной Каролины (атлантическое побережье США), защищённом от сильного волнения. Большинство нематод, от 30 до 60% всего населения сосредоточены в верхнем сантиметре осадка. Отдельные виды имеют широкие или узкие вертикальные диапазоны в толще грунта. Оказалось также, что нижний сульфидный слой песка на литорали населён не обеднённой поверхностной фауной, а собственными характерными видами.

На литорали Северной Ирландии Платт (Platt, 1977) выделил три типа вертикального распределения нематод в толще осадка: Группа I — виды, преимущественно обитающие в поверхностном слое осадка 0–1 см, где сосредоточено 80% всех особей (*Axonolaimus paraspinosus*, *Neochromadora poecilosoma*). Виды группы II снижают свою численность по вертикали сверху вниз в толще осадка более плавно, чем виды группы I; в поверхностном слое осадка у них сосредоточено 20–80% особей (*Spirinia parasitifera*, *Metalinhomoeus filiformis*). Немногочисленные виды группы III глубинные; в поверхностном слое 0–1 см обнаруживается менее 20% всех особей (*Microilaimus cuanensis*). Из массовых видов 53% составляют группу I, 40% — группу II и только 7% — группу III. Трофические типы неравномерно распределены по вертикали в толще грунта, что очевидно связано с распределением объектов питания. В слое 0–1 см 30% составляют соскрёбыватели, 54,4% — осадкоеды (1A+1B) и 15,6% — хищники/всеядные. В нижележащем слое 1–2 см доля соскрёбывателей уменьшена до <16,4%, осадкоеды составляют 73,1%, а хищники/всеядные — 10,3%. Далее вглубь осадка, в следующих трёх сантиметровых слоях доля осадкоедов постепенно снижается до 65,9% — 52% — 47,8% (что не совсем понятно), доля соскрёбывателей соответственно растёт (25,1% — 32,3% — 39,8%), доля хищников и всеядных также немного повышается до 9% — 15,7% — 12,4% (Platt, 1977). Снижение доли соскрёбывателей с глубиной от горизонта 0–1 см к 1–2 см, видимо, связано уменьшением числа микроорганизмов и одноклеточных водорослей, прикреплённых к песчинкам. Некоторые виды нематод, особенно представители семейства Chromadoridae, почти полностью ограничены поверхностным слоем. Однако глубже 2 см доля соскрёбывателей опять возрастает, на этот раз в основном за счёт родов *Microilaimus*, *Monoposthia*, *Paracanthochus* и *Pomponema*. Возможно, они питаются иначе, чем поверхностные соскрёбыватели — *Microilaimus* как осадкоед, а три других рода как всеядные.

Часто в толще донного осадка, в пределах обитания нематод нет резких вертикальных градиентов по солёности, температуре, гранулометрии и даже содержанию органического вещества ( $C_{орг}$ ). Но наиболее очевидным фактором, резко изменяющимся в колонке грунта, является содержание кислорода и сероводорода, что



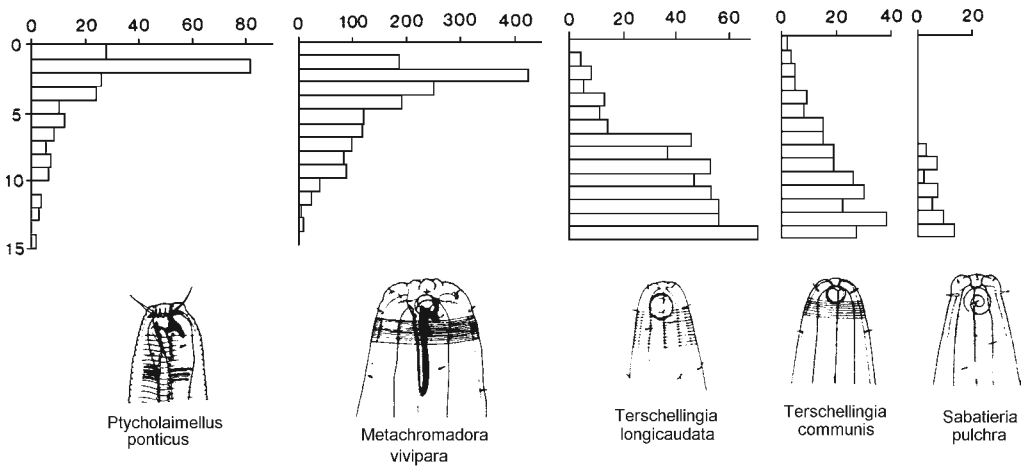
**Илл. 7.3.** Вертикальное распределение нематод в толще грунта на мелководье Балтийского моря у побережья Финляндии. **А:** сумма всех нематод. **Б:** Три бентических вида. Вертикальная ось — глубина донного осадка в см. Горизонтальная ось — плотность населения в  $10^5$  особей на квадратный метр (**А**) и в % от общей плотности (**Б**). RPD-слой показан пунктирцией (из: Jensen, 1984a).

ма редокс-потенциала живут другие комесоматиды *Sabatieria pulchra* и *S. punctata*, а также линхомеиды *Desmolaimus zeelandicus* (это мезогалинный вид, обычно встречается на литорали) и *Terschellingia longicaudata*. На илистой литорали эстуария Теймар в Великобритании (Warwick, Gee, 1984) *Ptycholaimellus ponticus* имеет центр распределения в верхних нескольких миллиметрах осадка, тогда как другие доминирующие виды размещены ниже. Из них *Metachromadora vivipara* находится ближе всего к поверхности. *Terschellingia longicaudata* и *T. communis* обитают ниже, а *Sabatieria pulchra* ещё ниже, она здесь появляется только глубже 15 мм; все три вида проникают до глубины 35 мм (илл. 7.4).

Боувман (Bouwman, 1983), исследуя сообщества морской, открытой части эстуария Эмса (Нидерланды), нашёл, что в глубоких подповерхностных слоях осадка обитают виды *Sabatieria longispinosa*, *Odontophora rectangula*, *Trefusia multipapillatum*, *Paramonhystera riemanni* и *Daptonema* sp. Все эти нематоды длинные, нитевидные, с большим индексом «а» (отношение длины тела к его максимальному диаметру). Напротив, у поверхностных видов значения «а» ниже, чаще варьируют в пределах значений 30–40. Тонкие виды с большим отношением поверхности к

выражается в значениях редокс-потенциала. На илисто-песчаной литорали нередко только поверхностный слой 0–1 см (или даже 0–0,5 см) насыщен кислородом (окисленный слой). Ниже содержание кислорода резко падает, и далее вниз осадок пропитан сероводородом (восстановленный слой). Горизонт резкой смены кислородного режима на сероводородный называется R.P.D. слоем (redox potential discontinuity layer). Положение R.P.D. оказывает важнейшее влияние на вертикальное распределение нематод (илл. 7.3); впервые это показано в начале 1970-х гг. (Fenchel, Riedl, 1970; Boaden, Platt, 1971; Ott, Machan, 1971).

На заиленных грунтах у побережий Северной Европы нематоды часто распределены таким образом (Jensen, 1981b): К поверхностному окисленному слою приурочены *Sabatieria ornata* и родственные виды того же семейства *Dorylaimopsis ornata* и *Cervonema macramphis*, тогда как ниже, в слое перело-

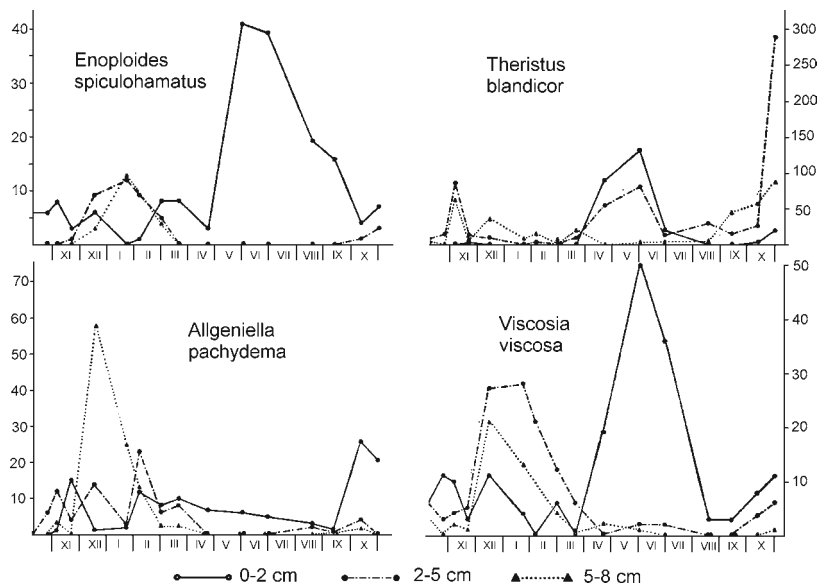


**Илл. 7.4.** Вертикальное распределение пяти видов в 1,5 см слое осадка на илистой литорали эстуария Теймар, Великобритания. Горизонтальная ось: число особей на усреднённую трубку внутренним диаметром 22 мм (ось для *Metachromadora vivipara* отличается от других). Вертикальная ось: глубина осадка в мм (из: Warwick, Gee, 1984, с изменениями).

объёму тела, по-видимому, имеют преимущества в среде с пониженным содержанием кислорода. В фауне подповерхностных слоёв осадка около 50% фауны составляют виды отряда Monhysterida, 25% — Chromadorida, 20% — Araeolaimida и совсем мало видов Desmodorida и Enoplida. В средней части эстуария, ближе к устью Эмса, где разнообразие нематод меньше, в нижних анаэробных слоях осадка доминирует один вид — *Sabatieria pulchra* (Bouwman, 1983). Весьма интересное наблюдение сделано по вертикальному распределению нематод в толще грунта в абиссали Северной Атлантики (Thistle, Sherman, 1985). Здесь в поверхностном слое 0–1 см преобладали виды со сравнительно короткими хвостами. В слое же 1–2 см на передний план выходят виды с очень длинными нитевидными хвостами. Авторы предположили, что длиннохвостые нематоды закориваются задним концом глубоко в толще грунта, а питаются с поверхности, где пища более обильна.

## Сезонные изменения в вертикальном распределении

В морях умеренных широт схема вертикального распределения может изменяться по временам года (Skoolmun, Gerlach, 1971; Sharma, Webster, 1983). Так, по наблюдениям Скоолмуна и Герлаха, в эстуарии Везера (германское побережье Северного моря), с марта по август плотность нематод в поверхностном слое 0–2 см выше, чем в нижележащих слоях. Однако осень и зимой распределение меняется: с октября по январь в нижних слоях нематод становится больше, чем у поверхности. Что касается конкретных видов, то, например, *Enoploides spiculohamatus*, с апреля по октябрь



**Илл 7.5.** Годовая динамика численности четырёх видов нематод в трёх слоях осадка на литорали Северного моря. Верхний слой 0–2 см, средний слой 2–5 см, нижний слой 5–8 см. Вертикальная ось — число особей в каждом слое из пробы площадью 75 см<sup>2</sup>. Горизонтальная ось — месяцы года (из: Skoolmun, Gerlach, 1971, с изменениями).

обнаруживается исключительно в поверхностном слое, а в январе — только глубже 2 см. Почти все особи *Allgeniella pachydema* с апреля по июнь сосредоточены под поверхностью, а в декабре/январе их становится больше в глубинном слое. *Viscosia viscosa* также с апреля по сентябрь предпочитает поверхностный слой, а с ноября по март — средний слой (илл. 7.5 — Skoolmun, Gerlach, 1971). Напротив, *Theristus blandicor* с апреля по июнь имеется в поверхностном слое в небольшом количестве, но преобладает в среднем слое 2–5 см; с декабря по март этот вид опускается ещё глубже, на горизонт ниже 5 см. *Th. blandicor* вообще проникает глубже всех в других нематод в толщу осадка, достигая слоя 30 см (см. также Rachor, 1971). Другой пример: в проливе Каттегат, в области метанового сипинга на глубине 10–12 м обитает *Theristus anoxybioticus*. Взрослые самцы и самки этого вида встречаются в апреле-мае и в самом верхнем слое осадка. В остальное время года вид представляют только ювенильные стадии, распределенные только в более глубоких бескислородных слоях осадка (Jensen, 1995). У остальных видов сезонная смена вертикального распределения не так сильно выражена.

Аналогичный феномен перемещения нематод в холодное время года в более глубокие слои отмечен на литорали Северной Ирландии и острова Зильт в Северном море (Platt, 1977; Blome, 1983). Зимнее погружение нематод в толщу осадка обычно связывают или с температурой, или с опусканием нижней границы кислородного слоя.

Титъен исследовал распределение нематод в эстуарии Новой Англии (атлантическое побережье США) и нашёл, что в поверхностном слое осадка преобладают те виды, чья численность повышается в весенне-летний период, то есть соскрёбыватели по типу питания. В это время в нижних слоях относительно больше осадкоедов, в целом менее чувствительных к низким значениям окислительно-восстановительного потенциала Eh. Общая численность нематод в поверхностном слое резко повышена, по сравнению с нижележащими слоями. В весенне-летний период вертикальный градиент Eh в толще осадка наиболее резкий. Осенью-зимой градиент Eh сглаживается, и вертикальное распределение нематод становится более равномерным (Tietjen, 1969). Визер с соавторами (Wieser et al., 1974) на литорали Бермудских островов также нашли соответствие вертикального распределения нематод вертикальному распределению Eh. Так, *Theristus erectus* (Xyalidae) обитает в слое 0–0,5 см, тогда как максимум численности *Nannolaimoides decoratus* (Cyatholaimidae) и *Paramonhystera* sp. (Xyalidae) находится ниже, а *Tripyloides* sp. (Tripyloididae) и *Spirinia* sp. (Desmodoridae) распределены по вертикали более равномерно.

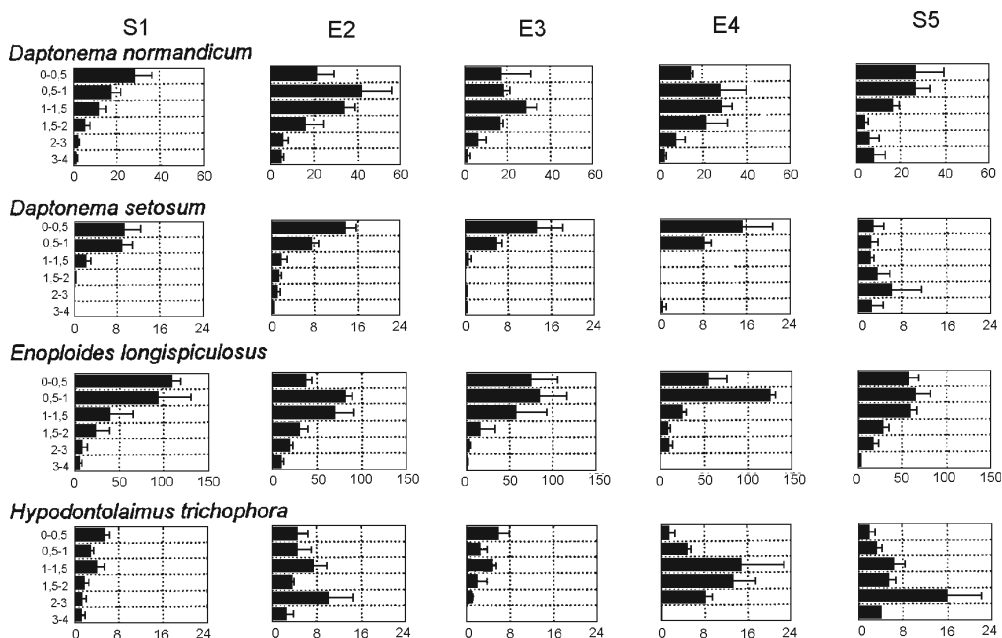
## Суточные вертикальные миграции в толще грунта

Регулярные вертикальные перемещения нематод в толще осадка в приливно-отливной зоне моря — весьма интересный, но пока мало изученный феномен. Конечно, это не такое масштабное и всеобъемлющее явление, как суточные вертикальные миграции зоопланктона в толще воды. Основной фактор, задающий ритм вертикальных перемещений нематод — правильные чередования приливов и отливов. Дополнительных факторов, которые могут быть не менее существенны, очень много, например, нагревание и подсыхание осадка на малой воде в жаркую солнечную погоду, понижение солёности при выпадении дождя во время отлива, возможные миграции объектов питания — диатомей и инфузорий. Часто считается, что нематоды должны уходить глубже в грунт при любом ускорении придонного течения, приливного или отливного, чтобы избежать вымывания в толщу воды.

Одно из первых наблюдений суточной перестройки вертикального распределения принадлежит Ригеру и Отту (Rieger, Ott, 1971). На песчаной литорали в северной Адриатике установлены правильные перемещения турбеллярий и нематод в связи с приливно-отливным циклом. В целом, турбеллярии более подвижны, чем нематоды. Причём эти миграции оказались разнонаправленными у разных видов. Вдоль уреза воды на литорали тянется узкий и невысокий вал из ракуши с песком. С отливом и приливом вал перемещается вниз и вверх. Когда вал подсыхает, турбеллярии переходят из него в подлежащий песок; при этом нематод в толще вала тоже становится меньше. В толще основного песчаного грунта на литорали обитает *Theristus levis*. Когда вода прибывает, эта нематода активно движется к поверхности, а при уходе воды возвращается вниз. У другого вида, *Microloaimus criminalis* миграции идут в противоположном направлении: в прилив эта нематода уходит в глубину осадка, а в отлив — вверх.

В морях с достаточно сильными суточными приливо-отливными колебаниями воды и хорошо выраженной периодически осушаемой зоной (литоралью) у нематод наблюдаются более очевидные вертикальные перемещения. Первые работы на эту тему выполнены на литорали Южной Африки (McLachlan et al., 1977; Dye, 1978). Там, благодаря сильной инсоляции и высокой температуре, поверхностный слой осадка во время отлива высыхает, в связи с чем нематоды и другие интерстициальные организмы перемещаются вниз. В прилив они снова поднимаются и распределяются вплоть до поверхности осадка.

Однако приливо-отливные вертикальные миграции обнаружены и на илисто-песчаной литорали, где на малой воде грунт никогда не высыхает (Гальцова, 1982; Мокиевский, 1988; Гальцова, 1991; Steyaert et al., 2001). Мокиевский сравнивал вертикальное распределение нематод на литорали Белого моря, как на малой, так и на большой воде. Вертикальные миграции нематод неодинаково хорошо прослеживаются в разных частях литорали. На среднем горизонте литорали во время прилива распределение тотальной численности нематод практически не меняется. На верхней литорали нематоды поверхностного слоя в прилив частично уходят вниз, более равномерно распределяясь в толще грунта. Большинство массовых видов (но не



**Илл. 7.6.** Динамика вертикального распределения некоторых видов нематод в течение суток, в связи с приливо-отливным циклом на литорали эстуария Шельды. S1 — окончание отливного течения (10 час 30 мин), E2 — малая вода (11 час 30 мин), E3 — малая вода, дождь (14 час 30 мин), E4 — малая вода (15 час 30 мин), S5 — полная вода (18 час 30 мин). Горизонтальная ось: число особей на 10 см<sup>2</sup>. Вертикальная ось: глубина осадка в см (из: Steyaert et al., 2001).

все!) на верхней литорали совершает регулярные вертикальные миграции, в соответствии с приливно-отливным циклом. Миграции отдельных видов заключаются в том, что нематоды, на малой воде сосредоточенные в каком-либо одном слое грунта, на полной воде рассредоточиваются более равномерно по нескольким слоям. При этом нематоды, на малой воде приуроченные к поверхностному грунту, в прилив опускаются вниз, а виды нижних слоёв осадка частично поднимаются ближе к поверхности. Обитатели нижнего яруса *Theristus blandicor* и *Sabatieria pulchra* при вертикальных перемещениях не выходят за пределы своего яруса и не пересекают границы окисленной и восстановленной зон. Напротив, *Dichromadora setosa* на отливе собрана преимущественно на горизонте 0,5–3 см, в полную воду свободно поднимается к самой поверхности грунта, где концентрируется. *Anoplostoma rectospiculum* на малой воде собрана в поверхностном слое; глубже попадают лишь единичные экземпляры. В прилив *A. rectospiculum* равномерно распределяется по глубины 3 см, а единичные особи проникают ещё ниже, до 7 см, глубины прохождения пробоотборника (Мокиевский, 1988).

На илисто-песчаной литорали в эстуарии Шельды (Нидерланды) схема миграций оказалась противоположной (Steyaert et al., 2001). На полной воде суммарное население нематод показывает максимальную плотность в поверхностном слое осадка. На малой воде нематоды перераспределяются глубже, а максимальная плотность регистрируется в слое 0,5–1 см. В частности, массовые *Enoploides longispiculosus*, *Daptonema normandicum* и некоторые другие виды в прилив поднимаются вверх. Однако поведение *Daptonema setosum* обратное: при залипании литорали приливной волной этот вид мигрирует вниз, в толщу осадка (илл. 7.6). Совершенно очевидно, что вертикальные миграции нематод чрезвычайно разнообразны по интенсивности, по диапазону и по направленности. Их характер зависит не только от конкретных видов, но и от сезона, погоды, географического положения места и свойств грунта.

## Сезонные изменения видового состава и численности нематод в грунте

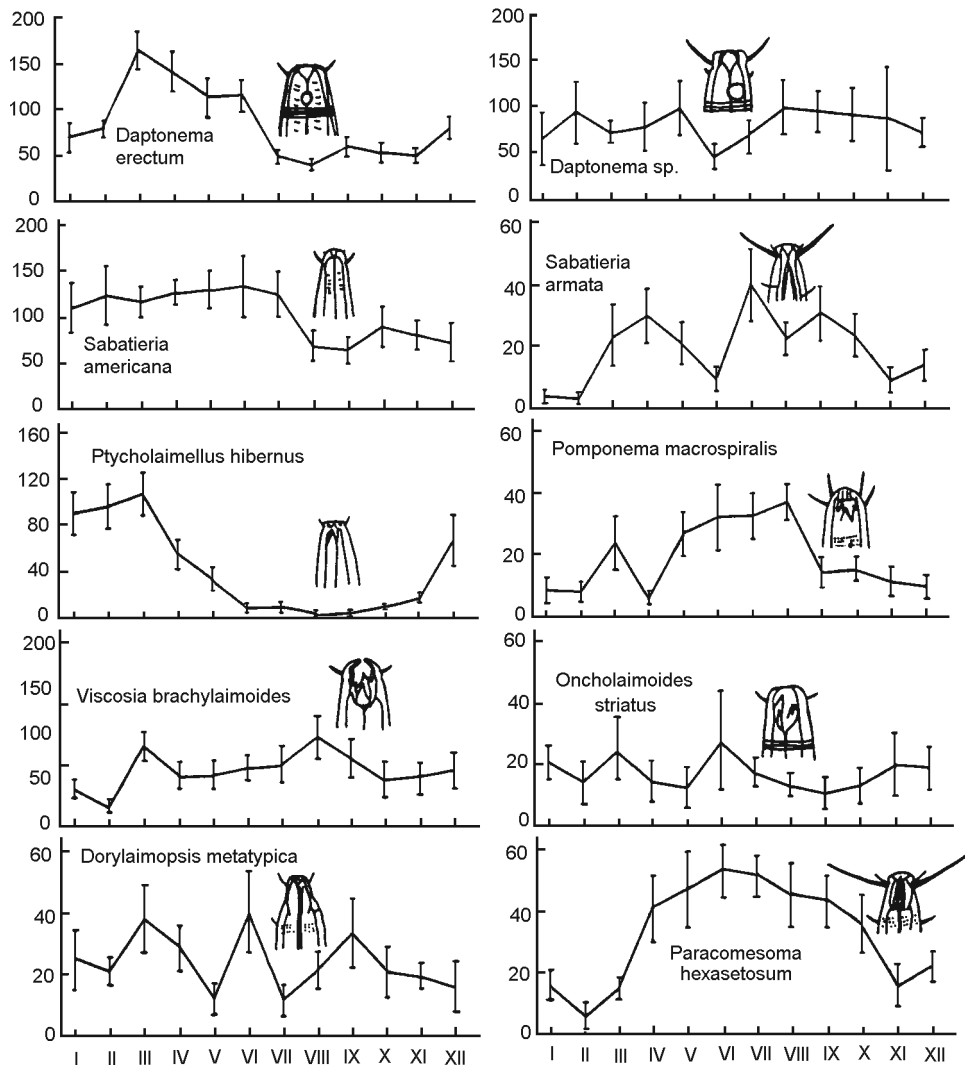
Наконец, надо остановиться на сезонной динамике населения нематод в морском осадке. Уорвик и Бьюкенен каждые два месяца в течение года отбирали пробы илистого осадка на глубине 80 м у побережья Великобритании — и не выявили никаких изменений ни в общей численности, ни в видовом составе, ни в соотношении массовых видов. Более того, в популяциях массовых видов доля зрелых самок с готовыми к откладке яйцами также не менялась по месяцам — то есть эти виды размножались равномерно в течение года, что и объясняет отсутствие выраженных сезонных изменений (Warwick, Buchanan, 1971).

В другом месте в двух точках верхней сублиторали (глубина 0,5 м) на юго-восточном побережье США сообщество нематод изучали в течение трёх полных лет, на песке и на иле (Eskin, Coull, 1987). Общая плотность населения нематод в первые два года наблюдения была примерно равной в обоих биотопах, а в последний



ИЛ

ПЕСОК



**Илл. 7.7.** Сезонная динамика численности доминирующих видов на илистом и песчаном грунте в верхней сублиторали на юго-восточном побережье США. По оси ординат число особей на 10 см<sup>2</sup>. Горизонтальная ось – месяцы года (из: Eskin, Coull, 1987).

год одновременно повисилась там и там. Ни суммарное население нематод, ни численность доминирующих видов не коррелировали с динамикой бактерий или диатомей в грунте. Получилось, что на иле население нематод более отчётливо меняется по сезонам, чем на песке. Если на песке только один вид *Paracomesoma hexasetosum* показал явные сезонные колебания, то на иле таких видов три из шести доминирующих:

*Daptonema erecta*, *Sabatieria americana* и *Ptycholaimellus hibernus* (илл. 7.7). На иле общая численность нематод была выше зимой — и почти все доминирующие виды именно зимой достигали максимального обилия (кроме *Sabatieria kellei*, у неё пик численности приходится на осень). На песке четыре из пяти доминирующих видов достигают максимальной численности летом или осенью, как и всё нематодное население. Существенно понижается общая численность на песке только зимой. Возможно, частые гидродинамические возмущения в песке поддерживают фауну нематод в более или менее стабильном состоянии.

Ещё более значительные сезонные изменения показаны у нематод приливно-отливной полосы Белого моря, где температура воздуха и воды меняется по сезонам гораздо более резко (Мокиевский, 1990). Зимой литораль покрывается сплошным льдом, причём если на нижнем и среднем горизонте во время прилива лёд всплывает, а грунт остаётся всё время влажным, то на верхнем горизонте лёд постоянно лежит на глубоко промёрзшем грунте. В течение года происходят существенные изменения в соотношении видов. В летнее время на среднем горизонте литорали преобладают *Metachromadora vivipara*, *Paracanthochus macrodon*, *Anoplostoma rectospiculum*, а зимой им на смену приходят *Sabatieria vulgaris* и *Theristus blandicor*, которые летом держатся в нижнем восстановленном слое осадка. Картина вертикального распределения в грунте зимой полностью меняется: поверхностные виды *M. vivipara* и *A. rectospiculum* зимой уходят глубже в осадок, а *Th. blandicor*, *Tripyloides septentrionalis* и *S. vulgaris*, летом обитающие в нижнем слое осадка, поднимаются к поверхности. В конце апреля, когда литораль ещё покрыта льдом, вертикальное распределение нематод снова переходит к летнему варианту.

## Пространственно-временные отношения близких видов

Тесное сосуществование близких видов нематод в донном осадке — довольно обычное явление. В составе естественных сообществ, нередко, отмечаются два или более близкородственных видов (например, Wieser, 1960; Ott, 1972a; Boucher, 1972; Kito, 1982; Juario, 1975; Jensen, 1988). В соответствии с известным принципом Гаузе следовало бы ожидать, что эти виды должны занимать разные экологические ниши. В ряде случаев действительно показано, что близкие виды расходятся по микробитомам (которые часто ненамеренно объединяются в одной пробе), по времени (сезонности), по предпочитаемому объекту питания или по морфологии ротового аппарата, что также предполагает разделение по объектам питания.

Как и у любых других животных, у видов нематод одного сообщества, по-видимому, могут складываться конкурентные отношения. Визер (Wieser, 1960) нашел, что в заливе Баззардс (Массачусетс, атлантическое побережье США) в одном грунте вместе живут два вида *Odontophora* — *O. pugilator* и *O. papusi*. Оба вида могут быть одинаково обильны в одной пробе площадью 10 см<sup>2</sup>. Однако они различаются по ротовому вооружению: у *O. pugilator* более сильные одонтии, чем у *O. papusi* — это может быть связано с питанием разными объектами. При частой совместной встречаемости видов *Sabatieria* один вид обилен, другой редок, что может предполагать

конкурентные отношения (Wieser, 1960). В глубоководье Норвежского моря на одной станции выявлены сразу четыре вида *Acantholaimus*, сильно различающиеся между собой по размерам тела и головы, а также по строению ротового аппарата (Jensen, 1988); похожая ситуация с видами *Acantholaimus* в глубоководье Средиземного моря (Soetaert, Heip, 1995). Очевидно, все четыре сосуществующих вида различаются между собой по спектрам питания.

Виды одного рода могут обнаруживаться в одной пробе, но реально занимать разные микроместообитания. Так, на заиленных грунтах побережий Европы от Балтийского до Черного моря нередко в одной точке встречаются два или более видов *Sabatieria*. Например, *S. ornata* в верхнем окисленном слое осадка, а *S. pulchra* глубже, в слое скачка редокс-потенциала (Jensen, 1981b). Буше также объяснял совместную встречаемость в пробах близких видов *Sabatieria* и *Tricoma* различиями в вертикальном распределении (Boucher, 1972). Разделение видов *Sabatieria* в толще осадка обнаружено и на больших глубинах в менее стратифицированном грунте: в батимальной зоне Средиземного самый мелкий вид *S. pisinna* обитает у поверхности, а более крупные виды — глубже (Soetaert, Heip, 1995).

На илистом осадке верхней сублиторали Южной Каролины (США) два вида одного рода, *Sabatieria americana* и *S. kellesti* обитают совместно, но достигают максимального обилия в разные месяцы (Eskin, Coull, 1987). У Гальцовой (1991) есть интересный пример совместного обитания двух близких видов *Hypodontolaimus inaequalis* и *H. balticus* (Chromadoridae) на литорали Белого моря. Оба вида имеют примерно одинаковые размеры и сходный ротовой аппарат, а различаются преимущественно по копулятивному аппарату и супплементам самцов. В начале лета *H. balticus* доминировал на всей литорали, а *H. inaequalis* встречался местами на границе верхнего и среднего горизонта, а также в нижнем горизонте. Позже летом и осенью соотношение изменилось: *H. inaequalis* занял доминантное положение по всей литорали, тогда как *H. balticus* при совместной встречаемости имел гораздо меньшую плотность и оттеснялся в другие места литорали и верхнюю сублитораль. Размещение обоих видов в толще грунта также различно. *H. inaequalis* в июле-августе распределён по всей обитаемой толще осадка до 3 см в глубину, а *H. balticus* — в тонком поверхностном слое. Вертикальные миграции в толще грунта в ходе приливно-отливного цикла у обоих видов находятся в противофазе. Пик размножения у *H. balticus* приходится на июнь, а у *H. inaequalis* — на июль-август.

Однако очень часто сосуществование в одном месте двух или большего числа близких видов не имеет видимых оснований для отнесения их к разным нишам и потому, как кажется, противоречит принципу Гаузе. Таких примеров слишком много, чтобы относиться к ним, как к исключениям. Например, на заиленном песке в сублиторали юго-восточной части Северного моря в массе обитают и доминируют в нематодном сообществе сразу три вида *Microlaimus*: *M. turgofrons*, *M. torosus* и *M. honestus*. Все три вида очень сходны по строению ротового аппарата, и все три вида приурочены к верхним 2 см осадка, где не расходятся по микроместообитаниям; нет никаких признаков подавления одного вида другим или конкуренции (Juarigó, 1975). В южной части Мексиканского залива на глубинах 30–53 м, в близко взятых

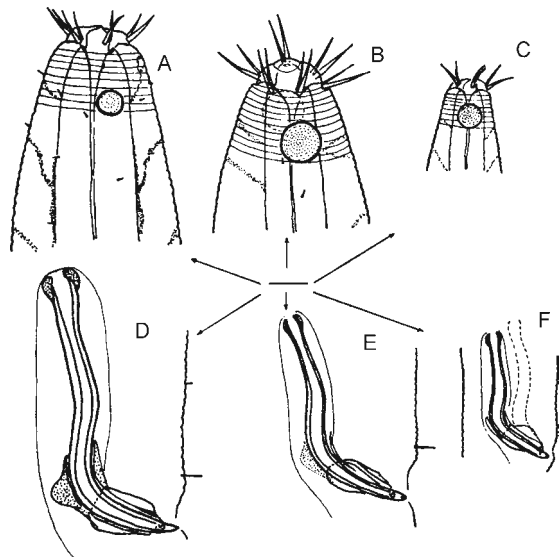
пробах обнаружено вместе три вида (из пяти известных видов) достаточно редкого рода *Elzalia* (Castillo-Fernandez, Lamshead, 1990). Самки этих видов практически одинаковы, а самцы различаются в основном деталями строения копулятивного аппарата.

По заключению Визера (Wieser, 1960), чем более гетерогенным является биотоп, тем больше в нем отклонений от принципа Гаузе. На защищенной от волнения тонкопесчаной литорали Северной Каролины Отт (Ott, 1972a) зарегистрировал совместное обитание двух и более видов из родов *Hypodontolaimus*, *Microilaimus*, *Theristus*, *Parapomponema*, *Terschellingia*. Конкуренция предполагается у двух видов, *Terschellingia longicaudata* и *T. brevicaudata*. Первый вид обитает в верхнем сантиметровом слое нижней литорали и в подповерхностном горизонте от верхней до нижней литорали. Ядро распределения второго вида приурочено к средней литорали, где численность первого вида понижена.

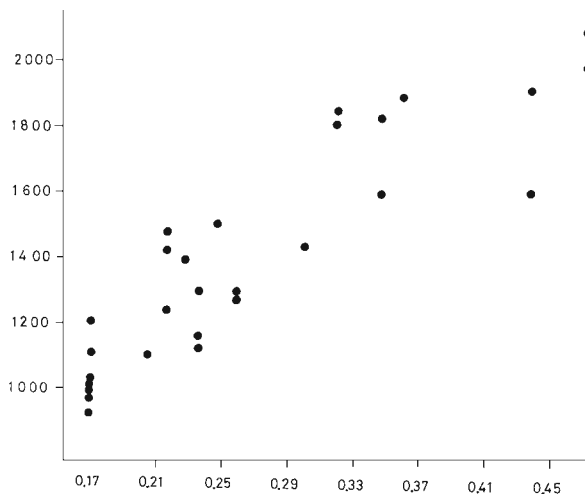
Однако в большинстве случаев ядра распределения двух видов одного рода расходятся по горизонтали или по вертикали — перекрываются лишь периферии распределения, где в зонах низкой численности конкуренция должна быть ослаблена. Или виды одного рода различаются такими деталями ротового аппарата, которые могут отражать расхождения в питании (*Microilaimus*, *Theristus*, *Parapomponema*).

## **Внутривидовая изменчивость нематод может быть связана с биотопом**

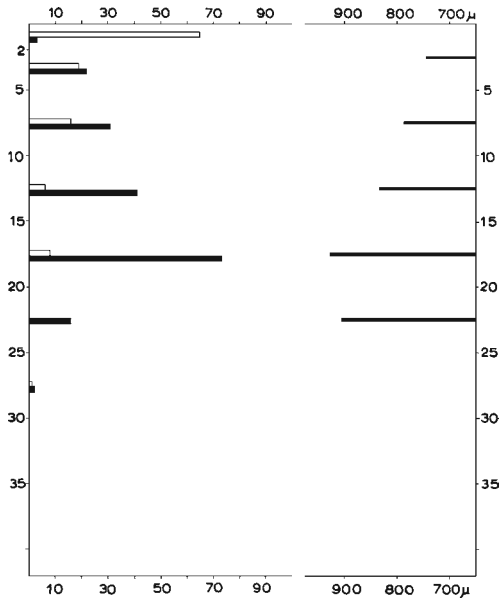
Таксономисты разделяют близкие виды и описывают новые виды нематод обычно на основании различий в абсолютных размерах и соотношений размеров органов, а также по некоторым меристическим признакам (например, по числу супплетментарных органов самцов). Но надо учитывать, что мерные характеристики, длина тела и соотношение размеров может существенно зависеть от каких-то внешних факторов, которые могут различаться в очень близких друг другу точках. Так, Лоренцен (Lorenzen, 1969) изобразил три особи *Daptonema oxycerca* из трёх проб, взятых на литорали Северного моря близко друг к другу (илл. 7.8). В принципе, эти размерные различия между особями были бы достаточны для отнесения их к разным видам, если бы эти особи происходили из удалённых друг от друга морей, а не из одного хорошо изученного побережья. В главах 4 и 6 упомянута зависимость размера и массы тела *Geomonhystera disjuncta* от условий питания (концентрации бактериальных клеток). Наконец, есть интересные примеры связи размера с другими, нетрофическими параметрами внешней среды. Длина тела *Monoposthia mirabilis* на хорошо сортированном песчаном грунте Северного моря положительно коррелирует со средним размером зёрен осадка (илл. 7.9 — Vanreusel, Vincx, 1989). Здесь меньшие по длине тела и, соответственно, с меньшим диаметром тела особи обитают в осадке с меньшим средним размером зёрен с меньшими по размеру капиллярными пространствами (интерстициями) между ними. Другой пример касается *Theristus blandicor*, обитающего глубоко под поверхностью осадка (Rachor, 1971).



**Илл. 7.8.** Пространственная изменчивость *Daptonema oxycerca* (Xyalidae). **A, D:** самец с телом длиной 1250 мкм. **B, E:** самец длиной 1025 мкм. **C, F:** самец длиной 635 мкм. Крупные особи встречаются на литорали Северного моря в перенасыщенном водой иле; мелкие — там же, на верхней литорали и солёном травяном марше в иле с меньшим содержанием воды. По объёму тела самая крупная самка в 50 раз превышает самого мелкого самца (из: Lorenzen, 1969).



**Илл. 7.9.** Корреляция длины тела самок *Monoposthia mirabilis* со средним размером зёрен песка в двух точках у побережья Бельгии и Нидерландов. Вертикальная ось: длина тела в мкм. Горизонтальная ось: средний размер песчинок в мм (из: Vanreusel, Vincx, 1989, с изменениями).



**Илл. 7.10.** Вертикальное распределение *Theristus blandicor* (Xyalidae) в толще литорального грунта, Северное море. Слева: число особей *Th. blandicor* (зачернённые прямоугольники) и особей всех других нематод вместе (белые прямоугольники); на горизонтальной оси число особей в данном слое осадка. Справа: средняя длина тела взрослых *Th. blandicor* в каждом слое (число промеренных особей по слоям сверху вниз: 10, 10, 12, 19, 11). Вертикальная ось слева и справа: глубина грунта в см (из: Rachor, 1971).

Максимум численности *Th. blandicor* приходится на горизонт 15–20 см в толще осадка и здесь же длина тела нематод максимальна (илл. 7.10). Вверх и вниз от этого горизонта средняя длина тела уменьшается параллельно понижению численности этих нематод. Такое распределение по размерам свидетельствует, во-первых, о возможных оптимальных трофических условиях на глубине 15–20 см (а не со средним размером зёрен, который постепенно понижается по вертикали вглубь осадка) и, во-вторых, о том, что *Th. blandicor* практически не совершает активных перемещений по вертикали в толще осадка.

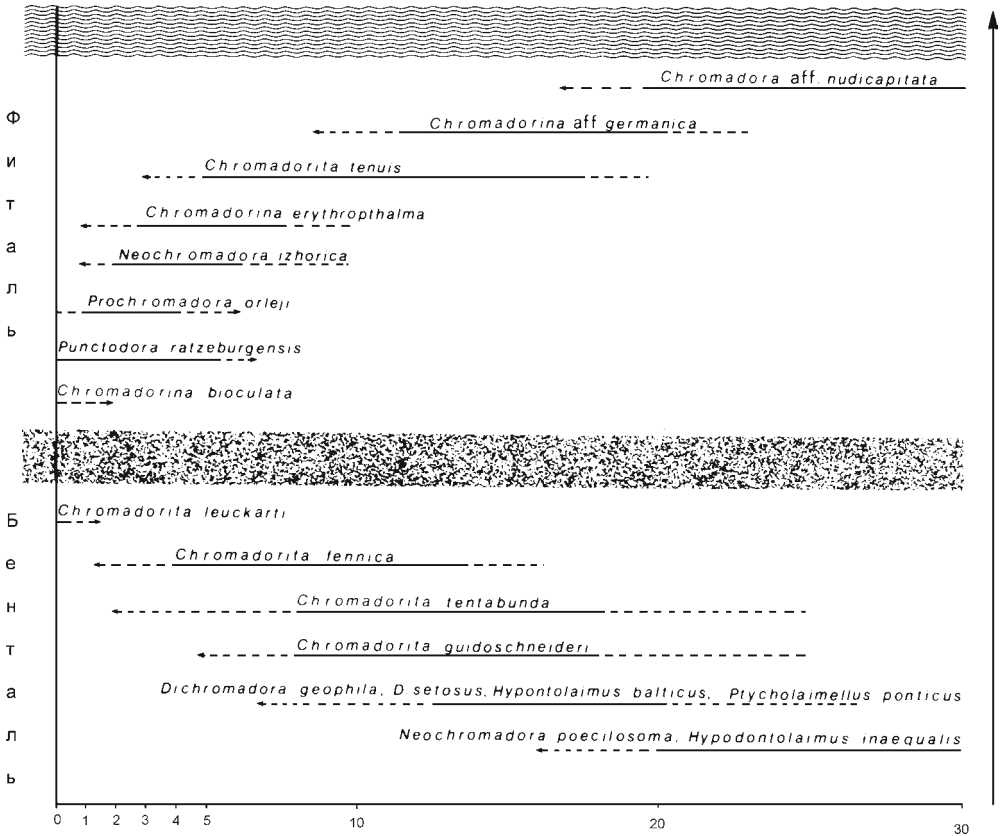
# Глава 8. Нематоды на подводных растениях

## Своеобразие фитальных нематод

На поверхности погружённых растений и в нитчатых водорослях на твёрдых субстратах зачастую обитают такие виды нематод, которых нет или почти нет в подлежащем грунте (Otto, 1936; Gerlach, 1953; Ohm, 1964; Atilla et al., 2003). Как правило, число видов нематод на макрофитах ниже, чем в грунте, на котором они растут, а соотношение семейств заметно отличается от таковых в донном осадке. Чаще всего на растениях преобладают представители семейства Chromadoridae и Monhysteridae. Так, на финском побережье Балтийского моря видовой состав нематод на погружённых растениях отличается от такового бентали: 19 видов живут только в фитали, независимо от типа вегетации (илл. 8.1 — Jensen, 1984a). Эти виды могут проводить весь свой жизненный цикл на растениях, пока растения не отмирают. Фитальные и бентальные виды, видимо, сильно различаются по физиологии. Бентальные виды из того же места очень плохо выживали на агаровых пластинах, со смертностью 90–100% в первые пять дней. В то же время фитальные виды культивировались на агаровых пластинах с почти стопроцентным успехом (Jensen, 1982a). Фитальные виды в большей мере оппортунисты, чем донные, они более динамичны в питании, размножении, дыхании и длительности жизненного цикла. Фитальные виды чаще, чем бентальные, попадают в толщу воды и быстрее заселяют новые субстраты (Atilla et al., 2003).

Например, вот какие нематоды обитают на бурой водоросли *Sargassum confusum* у побережья Хоккайдо (Kito, 1982). В течение полного года наблюдений обнаружено 49 видов (определено 12530 особей). Наиболее многочисленным оказалось семейство Monhysteridae: его шесть видов составили ~60% всего населения нематод. Вторым по обилию было семейство Chromadoridae (~26%), далее следуют Axonolaimidae (~9%) и Cyatholaimidae (~2%). Из видов первыми по доминированию (~10–58% от общего числа нематод) и частоте встречаемости (71–100% проб) оказались *Thalassomonhystera refringens*, *Chromadora nudicapitata*, *Ch. heterostomata* и *Araeolaimus elegans*. Близко за лидерами идут *Theristus acer*, *Acanthonchus tridentatus*, *Euchromadora ezoensis*, *Steineridora borealis*, *Neochromadora bilineata*, *Geomonhystera disjuncta*, *Oncholaimus dujardini*, *Enoplus anisospiculus*, *Spilophorella tollenfera* (доминирование и частота встречаемости соответственно 0,2–2% и 50–100%). Средняя плотность населения нематод на саргассах примерно 330 особей на 10 см<sup>2</sup> или 93 особи на 1 г водорослёвого субстрата.

При сравнении фитальных нематод из разных мест (Эгейское море, Ла-Манш, Чили, Хоккайдо) обнаруживаются некоторые параллели. Одни и те же виды нематод могут жить на разных видах макрофитов, но занимать там разные места в сообществе. Размер нематод коррелирует с морфологией водоросли и количеством детрита в ризоидах. На водорослях с широкими листообразными талломами, растущими в открытых для волн и течений местах, преобладают мелкие Chromadoridae

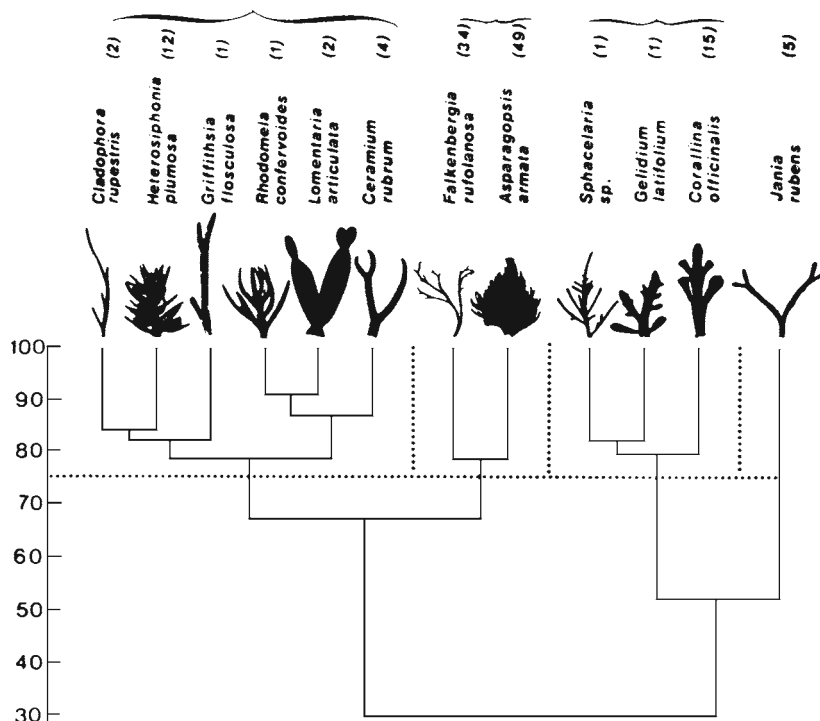


Илл. 8.1. Характеристики местообитаний (субстрат, солёность, содержание кислорода) нескольких массовых видов Chromadoridae в Балтийском море. Вертикальная ось — субстрат, поверхность макрофитов (хорошее снабжение кислородом) или донный осадок (кислород может быть в дефиците). Горизонтальная ось — солёность в ‰ (из: Jensen, 1984a, упрощено).

(62–68% населения нематод в районе Плимута, 68% в Чили). Причём доминирующие виды в аналогичных биотопах из отдалённых мест близки между собой: *Chromadora nudicapitata* в Англии и *Chromadorina laeta* в Чили. В нитчатых или мелкокорассечённых подушковидных водорослях в открытых местах имеет место слабое преобладание крупных Enoplida, хотя доля Chromadoridae по-прежнему велика. В районе Плимута в таких субстратах преобладает *Enoplus communis* (48%), а в тех же средах в Чили — *Oncholaimus longus* (тоже 48%) (Wieser, 1951, 1959a). Сходная фауна на кустистых водорослях. На корковых водорослях преобладают мелкие хроматориды, а в ризоидах больших бурых макрофитов наиболее обильны крупные эноплиды.

В защищённых или закрытых от течения и прибой участках водоросли аккумулируют осадок. Соответственно, фауна нематод на таких субстратах обогащается за счёт бентальных видов. На растительных субстратах, обогащённых детритом,





**Илл. 8.2.** Дендрограмма фаунистического сходства нематод на разных видах макрофитов. Четыре группы определены по 75% уровню сходства. В скобках число проанализированных проб растений. Вертикальная шкала — сходство в % (из: Warwick, 1977, упрощено).

нередко доминируют виды Monhysteridae и Hyalidae (из последних особенно *Theristus*).

Как отдельное местообитание рассматриваются ризоиды ламинарий и других бурых макрофитов. Здесь большинство видов соскрёбыватели и всеядные (Moore, 1971). Преобладают формы длиной более 1,5 мм, с короткими щетинками, гладкой кутикулой и фоторецепторным аппаратом. В основном это крупные эноплиды *Enoplus communis*, *Anticoma acuminata*, *Thoracostoma coronatum*, *Phanoderma albidum*, *Pontonema vulgare*. Напротив, Chromadoroidea, Axonolaimidae и Monhysteroidea здесь бедно представлены. Нематоды с сильно орнаментированной кутикулой (Chromadoridae) более обильны на тонко-рассечённых водорослях.

На разных по текстуре водорослях фауны нематод различны (илл. 8.2 — Warwick, 1977). На грубых и жёстких талломах преобладают *Enoplus communis*, *Oncholaimus dujardini*, *Thoracostoma coronatum* и *Anticoma acuminata*, в то время как на тонких и мягких порядок доминирования иной — *Oncholaimus dujardini*, *Theristus acer*, *Symplocostoma tenuicolle* и *Enoplus communis*. Нематоды на грубом субстрате в среднем гораздо больше, до 6 мм, и в большинстве обладают глазками.

## Факторы распределения видов нематод на макрофитах

На видовой состав, распределение и численность нематод на макрофитов влияют несколько факторов: 1) интенсивность движения окружающей воды; 2) степень периодического высыхания (на литорали); 3) количество доступного пищевого материала в виде частичек осадка; 4) морфология субстрата, в частности, степень его расчленённости (Wieser, 1951, 1954b, 1959a; Ott, 1967). Рассмотрим эти факторы подробнее. Они могут быть связаны между собой.

Поскольку прикрепительные способности нематод относительно слабы (например, по сравнению с копеподами), интенсивность движения воды и, соответственно, степень подвижности субстрата могут оказывать критическое действие. В местах с сильным течением фауна нематод обеднена. Среди фитальных нематод есть как виды, приуроченные к растениям в зоне сильных течений или прибоя, так другие виды, предпочитающие затишные места. Так, по наблюдениям Визера (Wieser, 1959c) в Средиземном море, виды *Chromadorina laeta*, *Cyatholaimus ocellatus*, *Euchromadora tyrrhenica*, *Araeolaimus supralitoralis* и *Chromadorella biformis* сосредоточены на кустистых водорослях скалисто-каменистой литорали, близко к поверхности или к урезу воды. В более спокойной зоне на водорослях обитают виды *Monhystera* spp., *Oncholaimus dujardini*, *Linhomoeus hirsutus*, *Halenchus mediterranea*, *Chromadora nudicapitata* и *Enoplus* spp. Наконец, в самых спокойных местах с минимальным движением воды живут *Chromadorella membranata*, *Halalaimus gracilis*, *Viscosia glabra*, *Araeolaimoides microphthalmus*, *Acanthopharynx* spp. и *Theristus* (s. l.) spp. Удивительно, что индивидуальная изменчивость в пределах вида может быть связана с особенностями среды. У самцов *Chromadora nudicapitata* число преанальных суппLEMENTОВ у самцов варьирует от двух до шести (эти структуры служат как контактные сенсиллы и прикрепительные органы при копуляции). Визер (Wieser, 1959c) нашёл, что у самцов на нижних частях растений, ближе к грунту число суппLEMENTОВ в среднем ниже, чем у тех, что обитают на верхних частях макрофитов, в более подвижном биотопе.

По мнению Визера, нематоды могут быть хорошими индикаторами интенсивности движения воды. В частности, доля или относительное обилие видов *Monhystera* spp. может быть мерой содержания осадка на макрофитах. По мере повышения содержания осадка в населении водорослей увеличивается доля семейств монхистерид и ксиалид. Визер использовал специальный индекс доминирования монхистероидных видов (в современной понимании это Monhysteridae+Xyalidae) в качестве показателя степени седиментации в данном месте литорали (Wieser, 1954, 1959c).

Видовой состав и обилие фитальных нематод прямо зависят от морфологии растений (илл. 8.2). Последняя выражается в форме роста, интенсивности ветвления, текстуре и гладкости или шероховатости поверхности (Wieser, 1951, 1959a; Ott, 1967; Moore, 1971; Warwick, 1977; Kito, 1982). Сложность субстрата традиционно определяется как отношение поверхности субстрата к объёму на одну весовую единицу растения (Giere, 1993). Более сложные и более крупные растения предоставляют эпифитным организмам, в том числе и нематодам, большее по площади и более

гетерогенное пространство. С другой стороны, чем более расчленённым субстратом является растение, тем больше оно накапливает частиц осадка.

Визер (Wieser, 1951) исследовал фауну нематод на разных по характеру ветвления (и соответственно, разных по степени осадконакопления) водорослях около Плимута (Ла-Манш). Выяснилось, что численность и видовой состав нематод сильно зависят от содержания осадка в талломе, а содержание осадка, в свою очередь, зависит от степени расчленённости таллома. Красная водоросль *Gelidium corneum* образует сплошную дерновину высотой до 2 см. Эта тонко рассечённая водоросль настолько хорошо аккумулирует осадок, что в ней поселяются даже типично грунтовые виды, не встречающиеся на других водорослях. Вот эти виды: *Trefusia longicaudata*, *Halalaimus gracilis*, *Dolicholaimus marioni*, *Paracanthochus caecus*, *Halichoanolaimus robustus*, *Desmodora scaldensis*, *Monoposthia costata*, *Chromadorina granulopigmentata*, *Camacolaimus tardus*, *Leptolaimus membranatus* и *Theristus* sp. Другая красная водоросль, *Ceramium* sp. немного выше, до 2–5 см, плотных дерновин не образует, а растёт отдельными пучками; содержание осадка в талломе колеблется, но обычно ниже, чем в *Gelidium*. Если в *Gelidium* преобладают крупные виды из семейств Enoplidae, Cyatholaimidae и Desmodoridae, составляющих до 77% всего населения нематод на этом субстрате, то на *Ceramium* крупных нематод мало (до 15%), а преобладают мелкие Chromadoridae.

Бурые водоросли *Fucus serratus* и *Ascophyllum nodosum*, а также красная водоросль *Gigartina stellata* отличаются от двух предыдущих видов большей высотой, плотной консистенцией и грубым ветвлением. Они растут отдельными пучками, но тесно соприкасаются кронами. При отливе плотно ложатся на грунт, защищая его от высыхания. Из-за редкости ветвления и слабого осадкоотложения микро- и мейофауна этих растений бедна. Однако именно на этих водорослях проявляется ещё один важный фактор, влияющий на численность и видовую композицию населения нематод. Этот фактор — обрастания на поверхности водорослей. Обрастания создают структурно очень сложно организованный субстрат, в образовании которого принимают участие сразу несколько видов животных и растений. На твёрдых талломах развиваются гидроидные полипы *Dynamena pumila* и мшанки *Electra pilosa*, а из эпифитных растений — на фукусе бурая водоросль *Elachistea fucicola* в виде шарика из нитей и на аскофиллуме тонковетвистая красная водоросль *Polysiphonia lanosa*. Плотность населения нематод прямо пропорциональна интенсивности развития обрастаний. На малообросшем экземпляре *Fucus serratus* оказалось 38 нематод на 50 г водоросли, на сильнообросшем экземпляре того же вида 425 нематод на 50 г водоросли (Wieser, 1951).

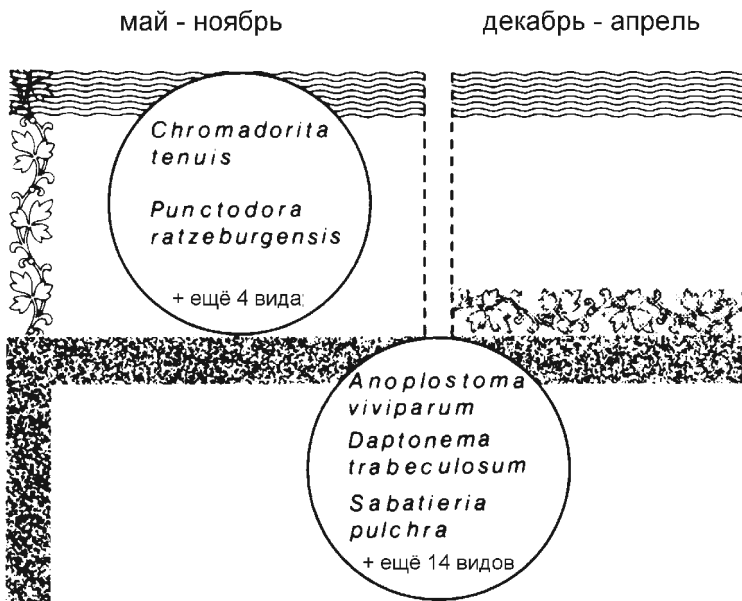
Численность особей нематод прямо связана с наличием каких-либо обрастаний и количеством детрита на поверхности растений. Поэтому нематод обычно больше у основания макрофита, на ближайшей к дну и старейшей части растения. На листьях черепашьяй травы *Thalassia testudinum* на подводных лугах Флориды численность и видовое разнообразие нематод зависят от характера и плотности водорослёвых обрастаний, локальных гидрографических условий, стадии сукцессии и состояния всего растительного сообщества. На стареющих и отмирающих листьях население нематод увеличивается. При этом состояние эпифитных водорослей

сказывается на населении нематод больше, чем специфичность водоросли-субстрата (Meyers, Hopper, 1973).

## Сезонная динамика нематод на макрофитах

Макрофиты, в отличие от песка или ила — биотоп эфемерный. Срок жизни одного растения — несколько месяцев до нескольких лет. В высоких и умеренных широтах подводные луга обычно не существуют непрерывно: они сокращаются осенью и восстанавливаются весной. В течение летнего вегетационного периода водоросли и травы растут, покрываются эпифитами, а концу этого срока их листья и части талломов отмирают и разлагаются, превращаясь в перерабатываемый бактериями частичковый детрит. Литоральные нитчатки осенью нередко почти полностью разрушаются, но снова вырастают весной. Соответственно сезонность в жизни фитальных нематод выражена гораздо сильнее, у их бентальных родственников.

Видовое разнообразие нематод фитали в течение года меняется более заметно (илл. 8.3), чем в донном осадке, что отмечено сразу несколькими авторами (Hopper, Meyers, 1967a; Warwick, 1977; Kito, 1982). Это вызывается многими конкретными факторами, в частности, эволюцией самого субстрата в течение года. Так, на мелководьях солоноватого Ботнического залива Балтийского моря на илистых грунтах растут редсты *Potamogeton pectinatus*. В первой половине лета, до июля/августа на



Илл. 8.3. Смена местообитаний нематодами в течение года (Балтийское море, Финляндия) (из: Jensen, 1984a).

рдесте обитают преимущественно *Chromadorita tenuis*, *Punctodora ratzeburgensis* и *Thalassomonhystera parva*. Потом в августе эти виды отступают на задний план и пропадают, но их замещают более мелкие партеногенетические *Eumonhystera* aff. *filiformis* и отчасти *Geomonhystera disjuncta* (Jensen, 1984a).

Далее, в работе Кито (Kito, 1982) показано, что на бурой фукоидной водоросли *Sargassum confusum* (побережье Хоккайдо) число видов нематод увеличивается с мая по октябрь, по мере того, как саргассы становятся всё более сложными по форме и всё более обогащаются детритом. Повышение разнообразия идёт в основном за счёт прибавления редких видов. Второй важный фактор — развитие и сукцессия эпифитных одноклеточных водорослей, грибов и других микроскопических организмов, которые являются пищей нематод. Едва ли не большинство видов фитальных нематод живут за счёт одноклеточных водорослей на поверхности макрофитов (например, соскрёбыватели — члены семейства *Chromadoridae*). Поэтому численность нематод в течение года следует за подъёмом обилия одноклеточных водорослей (в основном, это диатомеи) и достигает максимума летом и к началу осени. Вот несколько примеров.

В нематодном сообществе на саргассах у побережья Хоккайдо два периода года наиболее резко различались по составу — март-июнь и июль-январь. В течение года численность нематод существенно возрастала дважды: весной и ранней осенью. Весенний и осенний пики численности различаются по видовому составу, видовому разнообразию и морфологическому облику видов. При этом сезонные динамики численности четырёх самых массовых видов также не совпадают. Численность *Thalassomonhystera refringens* сильно увеличивается весной и несколько слабее вырастает осенью; зрелые самки встречаются круглый год. Численность *Chromadora nudicapitata* также показывает два подъёма численности в году, и также весенний пик выше осеннего; зрелые самки встречаются во все месяцы, кроме марта. *Chromadora heterostomata* встречается с ноября по июль с пиком численности в мае; зрелые самки отмечены с декабря по май. Численность *Araeolaimus elegans* меняется по сезонам в том же порядке, что у *Ch. nudicapitata*, но второй пик слабее. Весеннее сообщество нематод на саргассах более однородно из-за преобладания одного вида, *Thalassomonhystera refringens* (в апреле добавляется субдоминант *Chromadora heterostomata*). Во второй половине года, особенно в сентябре сообщество становится более гетерогенным, поскольку создаётся в основном тремя наиболее массовыми видами — *M. refringens*, *Ch. heterostomata* и *Araeolaimus elegans* (Kito, 1982).

На гигантских бурых водорослях *Macrocystis integrifolia* у побережья Британской Колумбии обнаружено девять видов нематод. Наиболее массовыми оказались *Geomonhystera disjuncta*, *Thalassomonhystera refringens* и *Prochromadorella neapolitana* (Trotter, Webster, 1983, 1984). Больше всего нематод на самых нижних боковых пластинах, ближайших к дну; далее вверх к макушке водоросли численность нематод резко падает. Чем глубже укоренена водоросль, тем больше на ней нематод. Вдоль пластины нематоды распределены довольно равномерно, но на нижней стороне их нет. В разные сезоны года доминирующие виды нематод немного различаются по обилию. *G. disjuncta* встречается на водоросли круглый год, но наиболее многочисленны зимой; соотношение возрастов более или менее одинаково в

течение года. Популяция *Th. refringens* растёт к концу лета и осенью — тогда же сильно увеличивается доля младших возрастов. *P. neapolitana* повышается в обилии в первой половине лета и резко падает к концу осени. У всех трёх видов самок больше, чем самцов.

## Морские фитогельминты

Наконец, среди морских нематод есть и настоящие паразиты растений. Хотя, по сравнению разнообразием наземной биоты, в морской среде фитогельминтов ничтожно мало.

На бурых фукоидных водорослях *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* с литорали Великобритании и Северного моря обнаружены характерные вздутия — галлы. Обычно галлы размещаются рядом с воздушными пузырями и выглядят как утолщения таллома с маленькими круглыми узелками. Внутри узелка полость с нематодами. Паразит аскофиллюма, первая морская тиленхида, описана ещё Де Маном как *Tylenchus fucicola* (De Man, 1892). Позже Натан Кобб (N.A. Cobb in M.V. Cobb, 1933, цит. по Coles, 1958) создал для этого вида род *Halenchus*. Затем было образовано и отдельное семейство Halenchidae Jairajpuri et Siddiqi 1969 с единственным родом *Halenchus*. Другой вид рода - *H. dumnonicus* (Coles 1958). Оба вида — настоящие паразиты, очевидно, провоцирующие патологические разрастания растительной ткани, подобно хорошо изученным наземным галлообразующим ангвиноидным видам. Нематоды живут под защитой галла, а питаются, прокалывая стилетом и высасывая содержимое внутригалловых клеток. Вместе с нематодами на фукоидах встречаются клещи *Rhombognathus seahami*. Несомненно, морские галенхусы происходят от наземных ангвиноидных фитопаразитических нематод.

## **Глава 9. Взаимодействие и симбиоз с микроорганизмами**

Нематоды связаны с бактериями, грибами и протистами многими отношениями. Большинство видов морских нематод в той или иной мере питается бактериями. Однако взаимодействия нематод и бактерий гораздо более масштабные и многоплановые. За счёт своей слизоотделяющей и двигательной активности нематоды постоянно подновляют и улучшают среду обитания бактерий, что создаёт условия для постоянного размножения микробов (Cullen, 1973; Meyers, Hopper, 1973; Gerlach, 1978; Riemann, Schrage, 1978; Tietjen, 1980b; Warwick, 1981b; Bongers, 1983b). Ползая в грунте и оставляя слизь, нематоды расселяют бактерий в своих ходах (Jensen, 1996; Riemann, Helmke, 2002). Такой грунт обладает повышенными пищевыми достоинствами для животных грунтоедов-детритофагов, относящихся к макробентосу: полихет, сипункулид, эхиурид, многих брюхоногих и двустворчатых моллюсков, голотурий, морских звёзд и ежей, офиур, кишечножаберных и т.д., создающих основу биомассы на мягких грунтах. Таким образом, продуктивность донного населения океана далеко не в последнюю очередь обусловлена мейобентосными нематодами.

Бактерии и нематоды обоюдно влияют друг на друга и зависят друг от друга, а их взаимодействие в значительной мере определяет биологические, химические и даже механические свойства морских осадков как среды обитания донных сообществ. Иногда ассоциации бактерий и нематод принимают форму настоящих мутуалистических отношений, когда ни тот, ни другой вид не может существовать отдельно или даже создают единый суперорганизм.

### **Разложение растительного материала**

Как известно, важнейшая роль бактерий и грибов в морской среде — химическое разрушение мёртвых остатков растений и животных, а также органического детрита с последующим рециклингом (кругооборотом) освобождённых биогенов. Лучше изучена биотическая деградация растительного материала. Это многофазный феномен с разнообразными взаимоотношениями и разными степенями сложности. По экспериментальным данным мейофауна может играть важную роль в регенерации пищевых веществ в скоплениях мёртвого растительного материала. Дело в том, что со временем содержание связанного азота в разлагающемся растительном детрите может увеличиваться за счёт активности бактерий. Обогащённый азотом детрит становится пригодным для питания животных макробентоса. Сама же бактериальная деятельность в грунте стимулируется многоклеточными животными, в том числе нематодами (Platt, Warwick, 1980; Findlay, Tenore, 1982; Rieper-Kirchner, 1989; Tietjen, Alongi, 1990). Так, например, показано, что скорость окисления и оборота детрита морской травы зостеры в присутствии мейофауны в два раза

выше, чем без неё (Tenore et al., 1977). С другой стороны, нематоды, способны существенно повышать содержание неорганических фосфатов в воде (Tietjen, 1980a). Так или иначе, прямым ли выделением разных веществ в воду или стимуляцией метаболической активности бактерий и других редуцентов нематоды в полную силу участвуют в разрушении и рециклинге органического избытка в скоплениях мёртвого растительного материала (Tietjen, 1982).

Нематоды повышают активность бактерий и тем самым ускоряют разложение растительного субстрата разными путями. Первое, питание бактериями стимулирует рост их населения путём поддержания высокой скорости деления клеток (Gerlach, 1978; Abrams, Mitchell, 1980). (Правда, есть и противоположные данные: Херман и Вранкен подсчитали, что скорость питания нематод недостаточна для стимуляции роста бактериального населения (Herman, Vranken, 1988)). Второе, нематоды могут ускорять циркуляцию питательных веществ, отчего их доступность возрастает (по аналогии с почвенной экосистемой; Ingham et al., 1985). Третье, выделяемая нематодами слизь привлекает и поддерживает плотное население бактерий (Riemann, Schrage, 1978). Четвёртое, двигательная активность нематод вызывает постоянную динамику структуры субстрата (биотурбацию), что должно облегчать газообмен и увеличивать снабжение бактериального населения кислородом (Abrams, Mitchell, 1980; Herman, Vranken, 1988). Теперь рассмотрим конкретные примеры участия нематод в деградации растительного материала в море.

Положительное влияние нематод на рост популяций бактерий подтверждается многими наблюдениями. При ползании по поверхности агаровой пластины нематоды оставляют синусоидные следы, которые быстро, через два-три дня заселяются бактериями, очевидно, на оставляемой червями слизи. Йенсен (Jensen, 1996) отметил обильный рост бактерий и протистов на следах шести видов морских нематод и объяснил это механическим распространением микробов с поверхности и из кишки червей, и последующим размножением бактериальных клеток на тянущихся за нематодами слизевых нитях. Плотное население бактерий быстро возникает на следах нематод семейств Oncholaimidae, Anoplostomatidae и Comesomatidae, а в несколько меньшей степени и на следах видов Monhysteridae, Xyalidae и Enoplidae. На почвенных рабдитидах показано, что бактериальный рост на следах нематод имеет место даже после предварительной обработки агара антибиотиками (Cayrol, Dreyfus, 1975, цит. по Riemann, Helmke, 2002).

Большое количество нематод-бактериофагов обнаруживается во влажных штормовых выбросах выше уровня воды (Riemann, 1968). Во время штормов макрофитные водоросли отрываются и рвутся под действием волн. В прибойной зоне эти водоросли и их фрагменты выбрасываются и накапливаются в виде масс выбросов. В них быстро развивается богатое бактериальное население, способное потреблять целлюлозу и другие вещества, образующиеся при мацерации мёртвого водорослевого материала. Благодаря активности бактерий и грибов, первичных агентов разложения и реминерализации, происходит регенерация биогенных соединений (нутриентов), которые становятся доступными для первичных продуцентов. Растворённые органические вещества переводятся бактериями в частичковый материал, который в свою очередь может потребляться более крупными организмами, протистами и



нематодами. С участием инфузорий и нематод *Monhystera* sp. скорость разложения мёртвого материала водорослей, как показано в специальных экспериментах, увеличивается (Rieger-Kirchner, 1990).

Известны специфические виды морских нематод, приуроченные именно к гниющему растительному материалу. В солоноватых биотопах побережий Северной Европы такими являются, например, *Pellioditis marina* и *Diplolaimelloides meyli* (Moens et al., 1996). Оба вида питаются бактериями и сосуществуют на разлагающихся растительных массах. Однако два вида расходятся по предпочитаемым субстратам: *P. marina* более обычен на гниющих талломах фукусов, тогда как *D. meyli* на растительном детрите смешанного происхождения.

Любопытно сравнить жизненные стратегии двух видов морского сапробиотического биотопа. *Pellioditis marina*, вопреки своему более короткому жизненному циклу, более высокому репродуктивному потенциалу и абиотической толерантности, никогда не доминирует над *Diplolaimelloides meyli*. В лабораторных условиях, в смешанной культуре популяции обоих видов сначала росли, но затем *P. marina* по достижении своего максимума всегда шла на спад, тогда как численность *D. meyli* выходила на плато и стабилизировалась. По-видимому, тут нет прямого конкурентного вытеснения одного вида другим, поскольку далеко не всегда спад *P. marina* был сопряжён с подъёмом *D. meyli*. Радитида *P. marina* очень быстро и эффективно реагирует на увеличенное снабжение пищей, в основном благодаря очень короткому времени генерации, коротким пререпродуктивному и репродуктивному периодам и высокой плодовитости (Heip et al., 1985). Но с другой стороны, у этого вида очень высокий порог обеспеченности пищей: нематоды перестают питаться, когда численность бактерий ниже  $10^{11}$  клеток/мл. Судя по тому, что культуры *P. marina* не восстанавливаются со старых агаровых пластин с истощёнными пищевыми ресурсами, у этого вида нет стресс-переживающих стадий, в отличие от *D. meyli*. Последнее может объяснять редкость *P. marina* в небольших кучках штормовых выбросов, в которых концентрация бактериальной пищи не ниже, чем в больших массах. *D. meyli*, напротив, весьма обыкновенны в таких микроместообитаниях. Долгое выживание *D. meyli* на старых агаровых пластинах с недостатком пищи свидетельствует о лучшей адаптации к пищевому стрессу. Вместе с коротким временем генерации и высоким репродуктивным потенциалом это предполагает способность *D. meyli* быстро колонизовать новые скопления органического материала (Moens et al., 1996).

Алкемаде с соавторами выполнил серию точных полевых и экспериментальных работ по участию нематод в разложении листьев *Spartina anglica*, доминирующего вида трав на солёных маршах Северного моря (Alkemade et al., 1992b). Отмершие листья начинают разрушаться ещё на стебле. На поверхности побуревших листьев спартины появляется множество нематод *Diplolaimelloides brucei*. Нематоды сами не питаются растительным детритом; их пищевой объект — бактериальное население на листьях. По-видимому, *D. brucei* находится в тесной специфической связи со спартиной: эта нематода никогда не обнаруживалась на других субстратах (Warwick, 1981a; Romeyn, Bouwman, 1983; Bouwman et al., 1984b; Nicholas, 1984). По результатам лабораторного эксперимента, в присутствии нематод в разлагающемся материале из ещё зелёных листьев спартины возрастает выход углекислого

газа, быстрее идёт потеря сухого веса, быстрее понижается количество углерода и азота. Минимальная плотность населения нематод, при которой ещё регистрировалось их измеримое воздействие на разложение — 4000 особей/г сухого веса субстрата (Alkemade et al., 1992b).

В лабораторном эксперименте с другой солоноватоводной нематодой, *Diplolaimella dievengatensis*, на субстрате из разлагающихся листьев той же *Spartina anglica* была сделана попытка выяснить точнее, в чём именно выражается действие нематод на процесс разложения (Alkemade et al., 1992a). В этом опыте, как и в предыдущих испытаниях с *Diplolaimelloides brucei*, потребление кислорода и выделение углекислого газа в растительной массе было выше, чем в контроле без нематод (в данном эксперименте на 74%). Что здесь существенно, коэффициент диффузии кислорода в среде с нематодами был на 40–70% выше, чем коэффициент молекулярной диффузии в среде без нематод. Поскольку увеличение выпуска двуокиси углерода и диффузия кислорода в присутствии нематод были сопоставимы по величине, авторы сделали заключение, что ускорение разложения растительного детрита было обусловлено преимущественно механическим перемешиванием среды нематодами (биотурбацией).

Детрит, полученный при разложении разных видов растений, различается по пищевой ценности. В опытах Финдлея (Findlay, 1982) культуры нематод *Diplolaimella chitwoodi* содержались на детрите двух видов сосудистых растений, *Spartina alternifolia* и *Thalassia testudinum*, и двух видов водорослей, *Gracilaria foliifera* и *Ulva alternifolia*. Скорость роста популяций нематод была наибольшей на водорослях. В детрите обеих водорослей содержание связанного азота было заметно выше, чем в детрите морских трав — именно это и определило пищевую ценность водорослей.

Массы отмирающего растительного материала есть не только на солёных маршах, на литорали и у уреза воды в виде штормовых выбросов. Аналогичные скопления известны также в сублиторали и даже ещё ниже, но они гораздо хуже изучены. Так, в Белом море местами встречаются довольно долговечные скопления макрофитов в сублиторали. Одно из таких скоплений представляет собой подводный стог оторванных бурых и красных водорослей длиной 100 м, шириной 25 м и высотой 2 м, расположенный на глубине 20–30 м и наблюдаемый в течение 20 лет (Мокеевский и др., 2005). Верхний слой сложен в основном свежоторванными и даже ещё вегетирующими талломами ламинарий, на которых обитает типичное сообщество фитальных нематод в виде *Enoplus communis*, *Anticomma acuminata*, *Desmodora communis*, *Paracanthochus macrodon*, *Prochaetosoma arctica*, *Draconema cephalatum* и других (перечислены в порядке уменьшения доли в ценозе), всего около 40 видов. Далее в глубине стога детритная масса из мелких потемневших кусочков растительного детрита с беловатым налётом цианобактерий; здесь велико содержание сероводорода и явный дефицит кислорода. Численность нематод здесь ещё выше, чем в поверхностном слое, однако население червей представлено практически монокультурой *Geomonhystera* aff. *disjuncta*. Других многоклеточных животных здесь нет. По типу ротового аппарата и по содержимому кишки этот вид является бактериофагом. Очевидно, эта нематода интенсифицирует деградацию растительного

материала, стимулируя рост населения прокариот и перемешивая детритные частицы. *Geomonhystera* aff. *disjuncta* отличается от близких видов своими большими размерами и живорождением. Виды комплекса «*Geomonhystera disjuncta*» обитают преимущественно в эфемерных биотопах в виде скоплений мёртвого растительного материала, в основном на литорали и в сублиторали. Они отличаются очень высокой плодовитостью и короткими жизненными циклами (до 23 генераций в год на побережье Северного моря) (Vranken, Heip, 1986a).

Ещё более необычное местообитание нематод обнаружено в абиссали северо-восточной Атлантики, на глубине около 4000 м (Riemann, 1995). Здесь масса растительного материала образуется не обрывками макрофитов, которые произрастают слишком далеко от этого места, а падающим сверху фитопланктоном. На дне хлопья фитопланктона слипаются в студенистые комки объёмом до 1 мл. Они состоят из разлагающихся одноклеточных водорослей, в основном динофлагеллят, облепленных бактериями. Из одного такого комка объёмом 0,3 мл, ещё сохранившего зелёный цвет, извлечено 29 нематод, относящихся к пяти видам. Среди нематод доминирует *Thalassomonhystera bathislandica*. Это вид, возможно, разделяет биологические черты комплекса «*Geomonhystera disjuncta*».

Наконец, в самое последнее время появилась новая концепция о природе взаимоотношений бактерий и нематод (Riemann, Helmke, 2002). По мнению авторов, общепринятое представление, что бактерии составляют основную пищу для нематод и мейофауны на самом деле довольно слабо подтверждено фактами и потому, возможно, преувеличено. С другой стороны, показано, что в присутствие нематод *Adoncholaimus thalassophygas* на агаровых пластинах уже после двух часов инкубации регистрируется активность  $\beta$ -глюкозидазы, причём независимо, была или не была предварительная обработка субстрата антибиотиком — таким образом, этот фермент, видимо, выделяется именно нематодой. Предполагается, что выделяемые нематодами ферменты гидролизуют стойкие агаровые компоненты, давая низкомолекулярные сахара, которые могут ассимилироваться и нематодами, и ассоциированными с ними микробами. Главный компонент агара — агароза, которая содержит  $\beta$ -глюкозидные связи — их и может разрывать фермент  $\beta$ -глюкозидаза. Таким образом, главной причиной размножения бактерий на следах нематод может быть даже не слизь, а выделяемые нематодами ферменты. Возможно, нематоды могут поставлять и другие ферменты, которые совместно с ферментами микробов и грибов синэргически участвуют в разложении стойких полисахаридов типа целлюлозы.

## Разложение органического материала животного происхождения

Нематоды привлекаются не только к мёртвым растительным, но и к животным останкам. Наблюдалось, как *Sabatieria breviseta* собирается на мёртвых кумовых раках, а *Pontonema vulgare* на рыбе. В специальных экспериментах на песчаной литорали Бермудских островов показано, что *Sabatieria migrans* целенаправленно движется к приманке из рыбного мяса (Gerlach, 1977b). Правда, в этих случаях

нематоды могли питаться не столько бактериями, сколько частицами самого мацерующего органического материала. Непосредственным химическим аттрактантом, привлекающим нематод к месту интенсивного анаэробного разложения, является двуокись углерода, это показано специальными опытами на *Adoncholaimus thalassophygas* (Riemann, Schrage, 1988).

Олафссон (Olafsson, 1992) исследовал реакцию разных видов нематод на мёртвых двустворчатых моллюсков *Macoma balthica*. Работа проводилась на берегу Балтийского моря, в аквариуме, куда подавалась морская вода; осадок с мейофауной взят поблизости с глубины 34 м. Вокруг мёртвых моллюсков образовались скопления одного из имеющихся видов, *Geomonhystera disjuncta*. Эта широко распространённая эврибионтная нематода везде приурочена к местам, обогащённым органическим материалом. По характеру питания *G. disjuncta* бактериофаг. Плотность других массовых видов, *Leptolaimus elegans* и *Calomicrolaimus honestus*, в близости мёртвых маком, наоборот, понизилась. Наконец, *Sabatieria pulchra* сконцентрировалась в чёрных сероводородных пятнах, появившихся и местах разлагающегося мяса, и там, где были зарыты пустые чистые створки макомы, очевидно создавшие локальные нарушения газообмена между водой и осадком. Как известно, это вид вообще предпочитает местообитания с дефицитом кислорода (Bouwman, 1983; Jensen, 1984a).

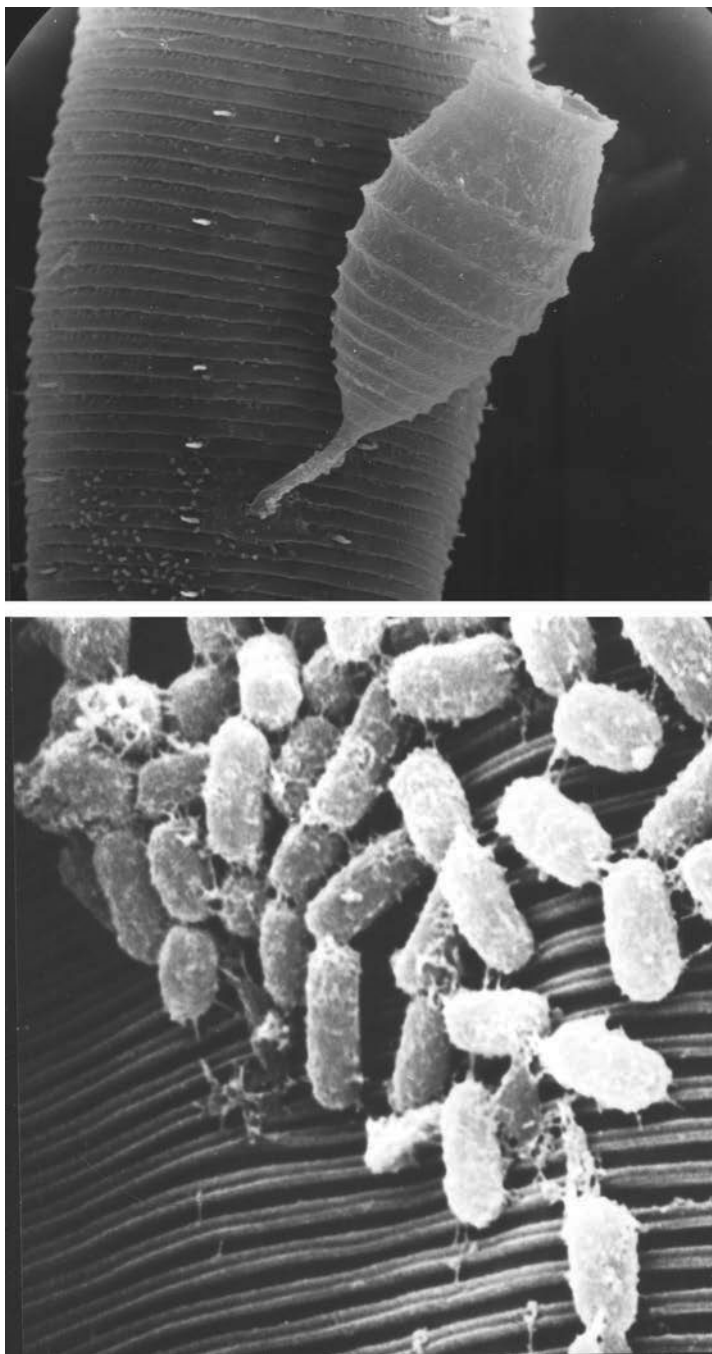
## Жизнь на кутикуле нематод

На поверхности тела морских нематод встречаются самые разные организмы: различные бактерии, грибы («фикомицеты»), сине-зелёные водоросли (цианобактерии), сидячие инфузории. Особенно много эктосимбионтов поселяется на ирридирующей кутикуле десмодорид, многочисленных на средне- и крупнозернистых осадках мелководий.

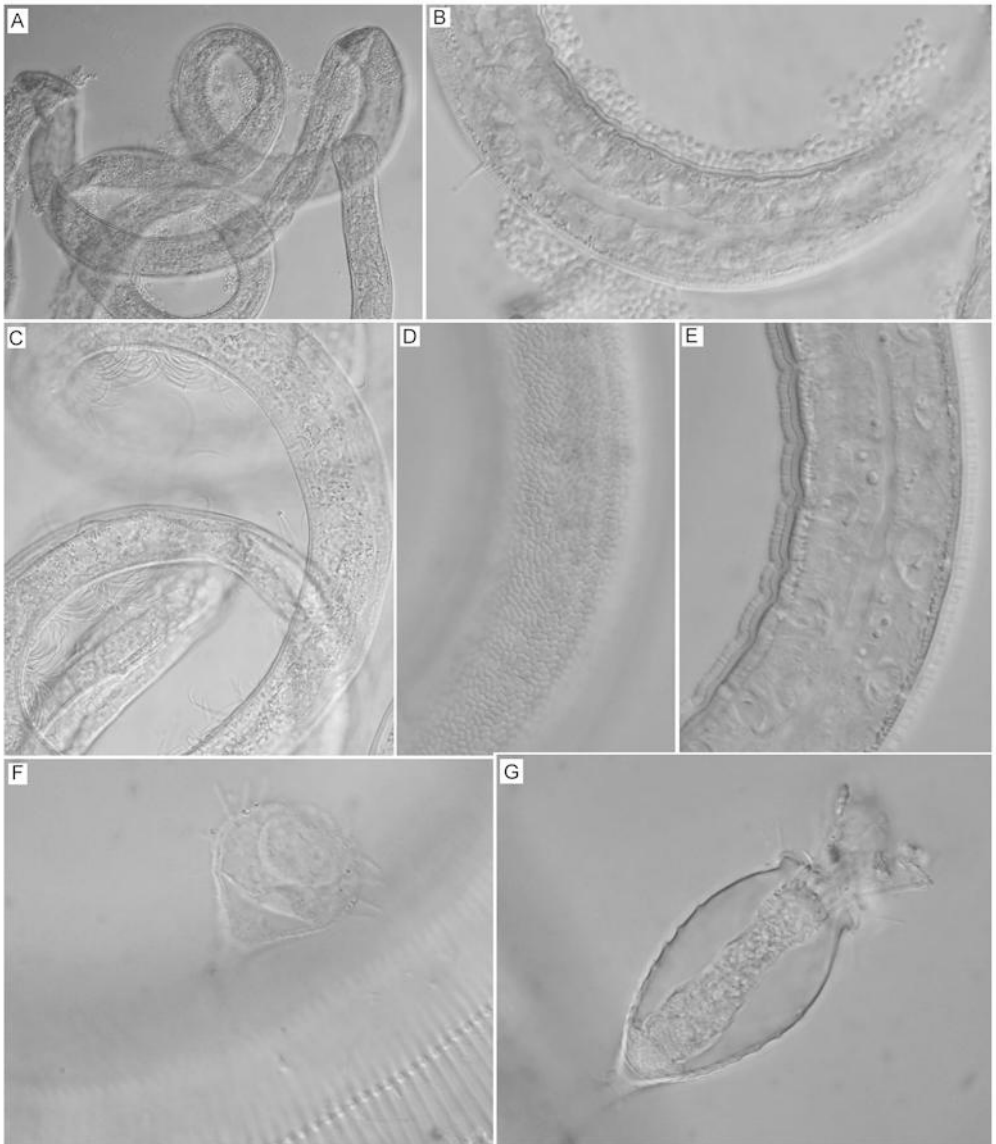
Так, на *Chromaspirina pontica* и *Metachromadora onyxoides* (Desmodoridae) из перифитона zostеры и энтероморфы атлантического побережья США (Нью-Йорк) живут пеннатные диатомеи *Synedra affinis*. Эта водоросль обильно встречается и в обрастаниях макрофитов, в свободном состоянии. Игловидные диатомеи распределены вдоль тела нематоды пучками по 6–10 клеток; реже попадаются одиночные клетки. В пучке диатомеи крепятся концами в одной точке. Примерно половина особей нематод обоих видов несут такие водорослевые поселения, которые как будто не причиняют им видимых неудобств (Tietjen, 1971).

Очень давно известно, что на морских нематодах, преимущественно на десмодоридах и десмосколецидах, довольно часто обитают комменсальные протисты (илл. 9.1 А, 9.2 F–G). В этом отношении лучше других известна *Spirinia parasitifera*, её эпибионты установлены ещё Бастианом (кстати, даже видовое название этой спиринии означает «несущая паразитов»). На хвосте *S. parasitifera* сидят сразу два вида сосущих инфузорий, *Thecacineta spirinae* и *Paracineta scanica* (Allgén, 1934). Помимо десмодорид, сидячие инфузории часто поселяются на десмосколецидах.

Все эти эпибионты почти не изучались. Гораздо полнее исследовались специфические отношения нематод-стилбонематин с хемоавтотрофными прокариотами, о чём пойдёт речь ниже.



**Илл. 9.1.** Одноклеточные эпибионты на кутикуле. **А:** инфузория в домике на кутикуле *Desmodora* sp. (Desmodoridae), Красное море. **В:** симбиотические бактерии на кутикуле *Leptonemella aphanithecæ* (Desmodoridae, Stilbonematinae), Белое море (ориг).



**Илл. 9.2.** Симбиотические прокариоты и протисты на кутикуле десмодоридных нематод. **А, В:** Симбиотические бактерии на *Leptonemella aphanithecæ* (Stilbonematinae) при увеличениях объективах  $\times 40$  и  $\times 100$  (Белое море). **С:** Удлиненные симбиотические бактерии на *Eubostrichus* sp. (Stilbonematinae) (Нячанг, Вьетнам). **Д, Е:** Бактерии на *Laxus* sp. (Stilbonematinae), в плане и в оптическом разрезе (Нячанг, Вьетнам). **Ф, Г:** примеры сосущих инфузорий на двух видах Desmodoridae (Нячанг, Вьетнам) (ориг.).

## Паразитические протисты

Онхолаймиды *Metoncholaimus scissus* на мелководье Флориды поражаются паразитическими простейшими, микроспоридиями рода *Pleistophora* (Hopper et al., 1970). Паразиты распределены по всем тканям, особенно много их в задней части тела нематод. Клетки больной нематоды заполнены мелкими (1,5×3,8 мкм) овальными спорами. Как это типично для микроспорициальных инфекций, поражённые ткани гипертрофированы. Микроспоридии обнаружены в кишечных, мышечных, гиподермальных клетках, а также в половой системе. Но особенно сильно инвазированы хвостовые железы. Совсем не поражаются пищевод, экскреторная система и трубчатый орган (демановская система). Интересно, что псевдоцеломоциты больших особей также сильно увеличены, но микроспоридий в них не обнаружены. Нематоды на средней и сильной стадии поражения неактивны и выглядят коричневыми.

Микроспоридии найдены и в беременных самках, и в яйцах, и в половых протоках самцов. Однако всё же передача паразитов идёт, видимо, не трансовариально, поскольку в заражённом яйце обычно очень мало цитоплазмы — такое яйцо вряд ли может развиваться. Заражённые яйца откладываются в одной массе с нормальными. Поскольку паразиты локализованы более в задней части тела нематоды, очевидно, инвазия кишечного эпителия происходит после того, как паразит был проглочен вместе с осадком или с соответствующим пищевым материалом. Наверное, споробласты после размножения освобождаются либо в просвет кишки, либо в псевдоцель; затем осуществляется вторичная инфекция других органов. Больные нематоды встречаются круглый год, но максимум инфекции приходится на весну, когда экстенсивность инвазии достигает 60% особей. Большинство заражённых особей — самки. Безусловно, микроспоридии оказывают влияние на динамику численности нематоды.

Помимо *M. scissus*, те же авторы отметили микроспоридий у *Theristus (Daptonema) albigensis* у атлантического побережья Канады (Hopper et al., 1970).

## Десмодориды: ассоциация с прокариотами

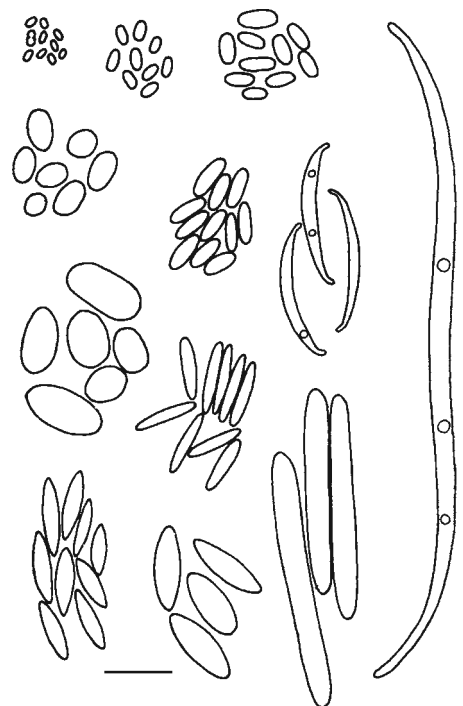
В сероводородном биотопе, на дне подводной котловины Санта-Барбара у побережья Калифорнии обнаружены десмодориды *Desmodora masira*, покрытые эктосимбиотическими бактериями (Bernard et al., 2000). Бактерии расположены упорядоченно, конец к концу под гребнями колец кутикулы. Обязательное наличие бактерий на всех особях нематод и правильное расположение указывает на стойкий симбиоз. Однако связь с хемоавтотрофными бактериями гораздо лучше изучена у других десмодорид, специализированных стилбонематин.

Представители подсемейства Stilbonematinae (Desmodoridae) особенно многочисленны в карбонатном песке тропических мелководий — там они могут даже доминировать над другими нематодами. Это вялые, необыкновенно длинные (до 10 мм) и тонкие черви. В спокойном состоянии стилбонематины часто свёрнуты в клубки. У большинства стилбонематин на кутикуле сидят разнообразные симбиотические

прокариоты (илл. 9.1 В, 9.2 А–Е). Часто эти симбионты крупные, расположены в правильном порядке и покрывают плотным слоем почти всё тело червя, кроме маленького околоротового пространства и кончика хвоста. Клетки симбионтов встроены в плотный слой густой слизи, покрывающей кутикулу червя. Эта слизь выделяется гиподермальными железами, которые, по крайней мере, у некоторых видов многоклеточные (Bauer-Nebelsick et al., 1995). Нередко симбионты изменяют облик нематоды до неузнаваемости. В отражённом свете под малым увеличением стереоскопического микроскопа бактериальное покрытие стилбонематин выглядит снежно-белым. Форма микробов и способ их прикрепления специфичны для каждого рода стилбонематин (Ott, Novak, 1989).

В первых работах считалось, что симбионты стилбонематин — сине-зелёные водоросли (Gerlach, 1950). Так, Визер (Wieser, 1959b) обнаружил, что в заливе Базардс (Массачусетс) на глубине 12–30 м, на заиленном песке обитают три вида стилбонематин рода *Leptonemella*, и каждый вид несёт свой собственный вид симбионтов. Симбионты обозначены как водоросли семейства Chroococcaceae. На *Leptonemella aphanothecae* располагаются клетки в виде коротких палочек длиной 2–3 мкм, толщиной 0,7–1 мкм; эти клетки образуют прерывистый покров неравномерной толщины. Клетки встроены в покрывающий кутикулу слой слизи. Многие клетки в состоянии деления. Эти клетки впервые описаны под наименованием *Aphanothecae protohydrae* даже не с нематод, а с подвижных одиночных полипов *Protohydra leuckarti* у побережья Финляндии. На втором, формально ещё не описанном виде *Leptonemella* совсем другие симбионты: пучки длинных и тонких клеток лежат на теле спиральными рядами, образуя подобие мягкой ворсистой обивки; слизи нет. Вся нематода скорее напоминает кусок плетёного каната. На *Leptonemella cincta* веретеновидные клетки сплошь, в виде бесформенного покрытия окружают тело нематоды, оставляя свободными только кончик головы и хвоста; слизи или студня также нет. У обоих последних видов *Leptonemella* в кишечнике также обнаружались клетки соответствующих симбионтов.

Симбионты стилбонематин в большинстве случаев не идентифицированы до вида. Однако они очень разнообразны по размеру и форме клеток, а также по порядку их расположения на кутикуле нематоды (илл 9.3). По-видимому, как



Илл. 9.3. Морфотипы прокариот, связанных с разными видами Stilbonematinae. Масштаб 5 мкм (из: Ott, Novak, 1989).

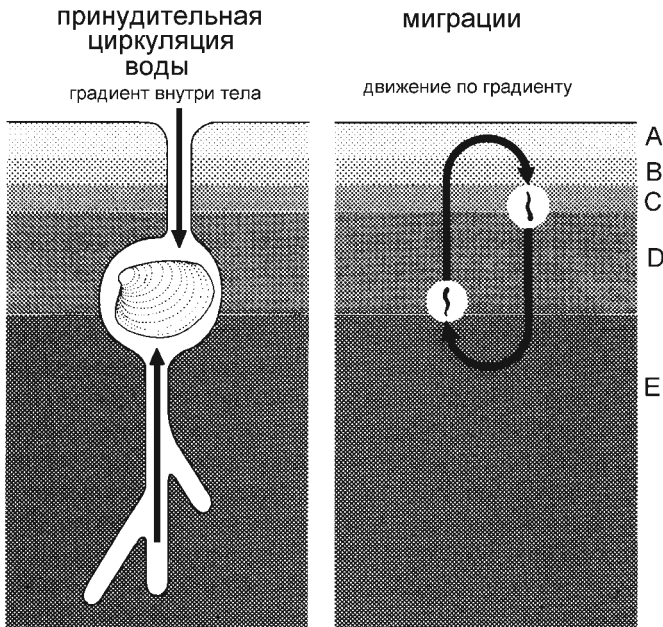


правило, симбионты специфичны по отношению к виду стилбонематин. Позднее выяснилось, что симбионты стилбонематин являются хемоавтотрофными прокариотами (бактериями), которые создают органическое вещество из двуокиси углерода и воды, используя энергию химических связей, освобождающуюся при окислении сульфидов (Ott, Novak, 1989; Ott et al., 1991). Подобно вестиментиферам, погонофорам и некоторым двустворчатым моллюскам, нематоды-стильбонематины фактически живут за счёт первичной продукции хемосинтеза своих бактерий. Поскольку стильбонематины нуждаются в сероводороде как сырье для хемосинтеза своих симбионтов, эти нематоды вынуждены жить в близости тиобиотической зоны осадка, где высокая концентрация сероводорода сочетается с дефицитом кислорода.

Связь и взаимная зависимость стильбонематин и бактерий показаны измерениями дыхания тех и других. В целом, интенсивность дыхания стильбонематин ниже, чем у оксифиотических видов нематод примерно тех же размеров и пропорций, что, в общем, характерно для тиобиотических животных. Удельное потребление кислорода (на единицу массы) у крупных видов стильбонематин выше, чем у мелких. В эксперименте (Schiemer et al., 1990) начальная интенсивность дыхания стильбонематин с неповреждённым бактериальным покровом была выше, чем интенсивность дыхания нематод, очищенных от бактерий. Вклад бактерий в совокупный метаболизм симбиотической системы нематода-бактерии коррелирует с соотношением биомасс двух симбионтов. У *Robbea* sp. бактерии составляли 15% общей массы комплекса нематода-бактерии и потребляли 52% общего кислорода; у *Catanema* sp. эти цифры соответственно 14% и 71%, а у *Stilbonema* sp. 35% и 88%. Любопытно, что интенсивность дыхания очищенных нематод оказалась постоянной в течение срока измерений, тогда как интенсивность дыхания нематод с неповреждённым бактериальным покровом падала с каждым часом. Но если таких червей поместить в сероводородную среду, исходная интенсивность дыхания восстанавливается. Таким образом, для продолжения метаболизма и хемосинтеза симбиотические бактерии нуждаются в периодическом пополнении сульфидов.

Для хемосинтеза симбиотическим бактериям нужны и сероводород, и кислород. Однако в толще морского грунта сероводород и кислород пространственно разобщены: кислород занимает поверхностный слой грунта, а сероводород — более нижний слой. Поскольку окисление сероводорода происходит спонтанно, кислород и сероводород сосуществуют только в узкой промежуточной микроне между соответствующими слоями. Именно здесь, сосредоточены стильбонематины. Они регулярно мигрируют по вертикали от одной зоны к другой, обеспечивая своих симбионтов необходимыми компонентами для хемосинтеза (Ott et al., 1991). В отличие от нематод, крупные беспозвоночные, также существующие за счёт своих хемоавтотрофных прокариот, не нуждаются в перемещениях: необходимое постоянное присутствие сульфид-ионов и кислорода создаётся либо вентиляционными течениями в мантийной полости, как двустворчатые моллюски, либо циркуляцией крови в теле, как вестиментиферы и погонофоры (илл. 9.4).

Очевидно, стильбонематины получают органическое вещество от своих бактерий, просто поедая их. Во всяком, случае, в кишке некоторых видов обнаружены останки соответствующих симбионтов. У стильбонематин маленькое круглое

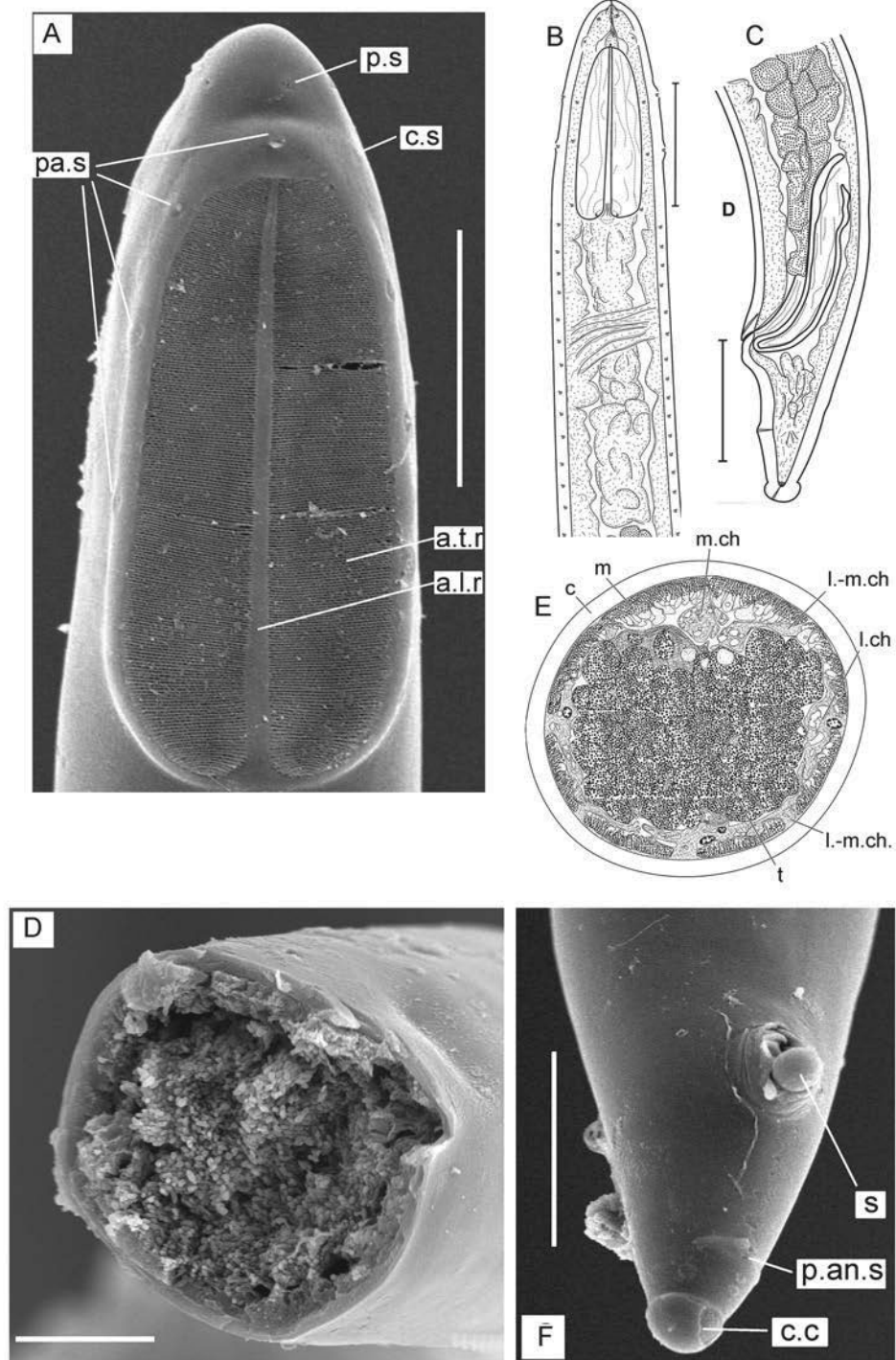


**Илл. 9.4.** Две альтернативные стратегии беспозвоночных, ассоциированных с серо-окисляющими хемоавтотрофными бактериями. Слева: организмы макрофауны создают необходимую химическую среду, прокачивая воду вдоль тела или жидкость (кровь) внутри тела. Справа: нематоды и другие организмы мейофауны совершают миграции по хемоклину, предоставляя своим симбионтам то восстановленные соединения серы, то кислород. Слои в осадке: **A** — нормальное содержание кислорода, **B** — пониженное содержание кислорода, **C** — кислорода и сероводорода нет, **D** — кислорода нет, содержание сероводорода низкое, **E** — кислорода нет, содержание сероводорода высокое (из: Ott et al., 1991).

ротовое отверстие и маленькая невооружённая стома, как у типичных нематод-бактериофагов. Свёрнутая в клубок, нематода легко достаёт ротовым отверстием любого участка своего тела, покрытого бактериями. Очевидно, характерное нитевидное тело стилбонематин имеет для них то преимущество, что увеличивает поверхность для выращивания бактериальной пищи. Аналогичной формой тела обладают, например, инфузории *Kentrophoros* sp., которые также выращивают бактерий на поверхности тела. Регулярно поедая симбионтов и таким образом прореживая бактериальное население, нематода поддерживает популяцию прокариот в состоянии постоянного экспоненциального роста. Нематода ведёт себя, как фермер, ухаживающий за огородом и постоянно собирающий урожай.

## Симбиотические прокариоты внутри тела нематод

Известны специализированные нематоды, живущие в тесном симбиозе с эндосимбиотическими прокариотами. Например, у *Astomonema southwardorum* крупные продолговатые бактерии находятся в вакуолях специальных клеток, заполняющих



Илл. 9.5.

полость тела (Giere et al., 1995). Анатомия этого и других видов астомонем сильно преобразована в связи с эндосимбиозом: рта нет (отсюда родовое название), алиментарный тракт как таковой не существует: кишка превращена в трофосому, плотную массу клеток с внутренними бактериями. Тело астомонем очень длинное и тонкое, с повышенным отношением поверхности к объёму. Очевидно, астомонемы находятся в очень тесной связи с эндосимбионтами: хемосинтезирующие бактерии создают органическое вещество и передают его непосредственно в клетки животного-хозяина. *A. southwardorum* обитает в толще грунта на глубинах 5–8 см в местах выхода метана в Северном море. Другие астомонемы также мелководные (Ott et al., 1982).

В абиссали Мирового океана живут раптотиреиды (Rhaptothyreidae), наверное, самые загадочные из всех известных нематод, группа неясного систематического положения. Как и астомонемы, раптотиреиды лишены рта и нормального кишечника, но имеют трофосому с бактерие-подобными частицами (илл. 9.5). Однако все до сих пор известные особи считаются самцами (Hope, Murphy, 1969; Miljutin et al., 2006). Где же самки? Возможно, они до сих пор не попались зоологам потому, что живут в какой-то другой среде — например, как паразиты.

---

**Илл. 9.5.** Детали строения *Rhaptothyreus typicus* Hope et Murphy 1969 (Rhaptothyreidae). **A:** голова, СЭМ. **B:** передняя часть тела. **C:** хвост латерально. **D:** тело на сломе (СЭМ), масса бактерие-подобных частиц. **E:** схема поперечного среза задней половины тела. **F:** хвост латероventрально, СЭМ; **a.l.r** — срединный стержень амфидиальной решётки; **a.t.r** — боковые планки амфидиальной решётки; **c** — кутикула; **c.c** — терминальная каудальная шишка; **c.s** — головные сенсиллы; **l.ch** — латеральная хорда; **l-m.ch** — латеромедианная хорда; **m** — соматическая мускулатура; **m.ch** — медианная хорда; **p.an.s** — постанальное возвышение с внутренним каналом; **pa.s** — папиллоидные сенсиллы; **p.s** — парные передние сенсиллы; **s** — кончик спикулы; **t** — трофосома. Масштаб: А, F — 30 мкм; В, С — 50 мкм; D — 15 мкм (из: Miljutin et al., 2006, с изменениями).

# Глава 10. Отношения нематод с более крупными организмами

## Влияние макробентоса на среду обитания нематод

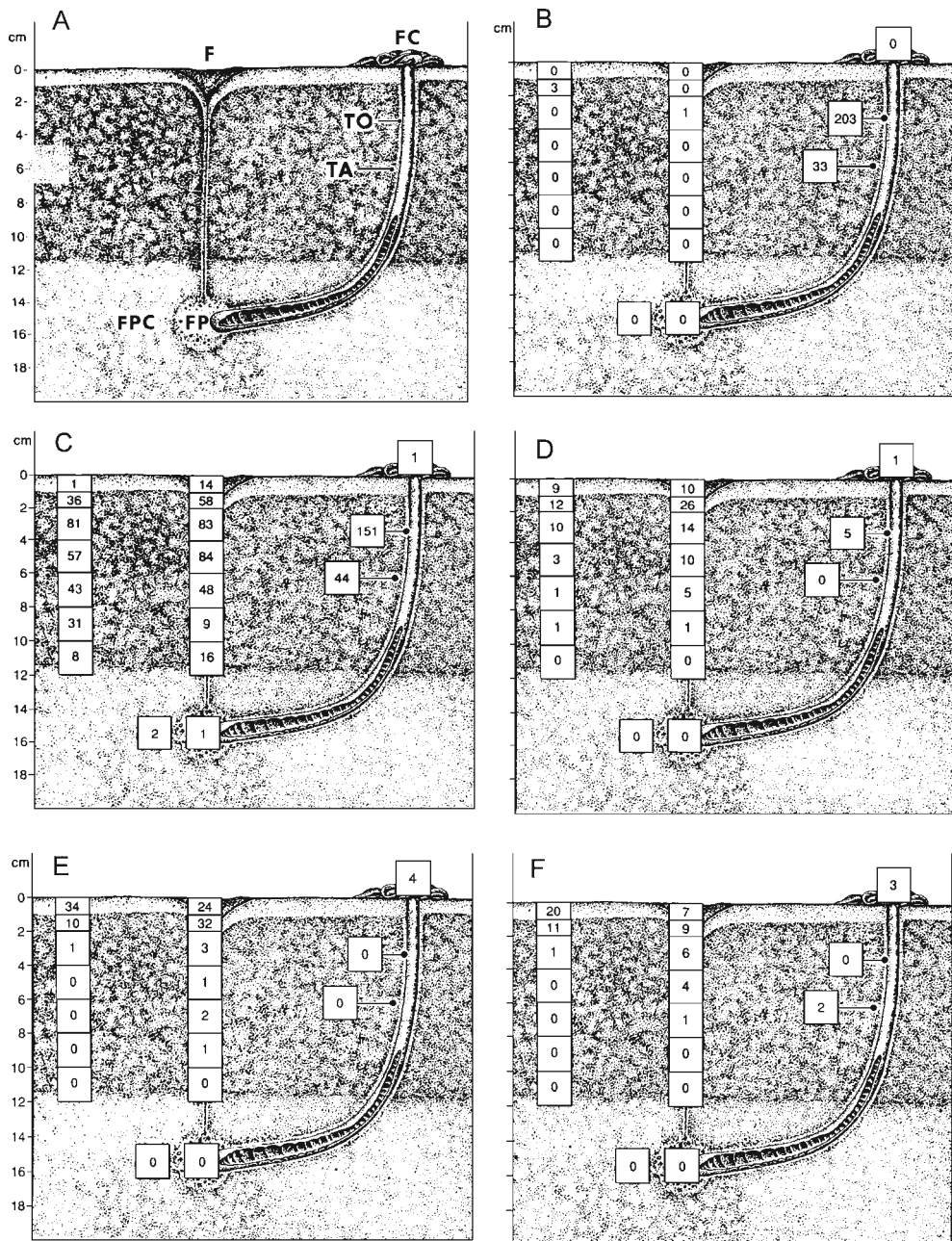
Нематоды и макрофауна не могут не взаимодействовать. Наиболее очевидным влиянием крупных животных на нематод представляется поедание последних, что будет рассмотрено несколько ниже. Однако действие животных макробентоса на нематод в меньшей мере проявляется в изменении ландшафта и пространственной среды обитания: в создании трубок, норок, ямок, горок (Reise, Ax, 1979; Reise, 1985; Zuhlke et al., 1998), образовании скоплений органических материалов или фекалий (Hummon et al., 1976; Warwick et al., 1986), в механическом смещении и перемешивании грунта (Sherman et al., 1983; Alongi, 1986; Warwick et al., 1986; Palmer, 1988b; Olafsson et al., 1990; Olafsson, Moore, 1992).

Таким образом, биотоп грунтовых нематод дополнительно усложнен так называемыми биогенными структурами, которые создаются в результате роющей и строительной деятельности животных макробентоса. Например, на литорали европейских и северо-российских морей обитает крупный многощетинковый червь пескожил (*Arenicola marina*). Это очень наглядный и доступный объект для изучения воздействия биогенных структур на распределение мейофауны. Однако разные исследователи получили противоречивые результаты. Йенсен нашёл, что для массового вида *Chromadora lorenzeni* неблагоприятны как воронки, так и горки (Jensen, 1980). У Гальцовой и Платоновой (1980) получилось, что на горках численность нематод (в частности, *Metachromadora vivipara*) выше. По данным Мокиевского и Красновой (персональное сообщение) плотность нематод достоверно ниже на горках, чем в воронках на ровных участках. Последний результат более кажется более понятным, ведь горки в основном образованы песком, прошедшим через кишечник пескожила, где органический материал и мейофауна переварены червём.

Очень подробное исследование микроместообитаний, созданных пескожиллом, проделано Вецелем с соавторами (Wetzel et al., 1995). Норка пескожила состоит из воронки осыпающегося грунта, песочного столбика, «дворика» с питательным

---

**Илл. 10.1.** Норка пескожила *Arenicola marina* и распределение массовых видов нематод вокруг неё. **А:** Схема строения норки (F — воронка; FC — отложения песка, вышедшего из кишечника червя; FP — «дворик», расширение норки перед мордой червя, куда проваливается песок для питания животного; FPC — фоновый слой осадка вокруг дворика; TA — фоновый бескислородный (сероводородный) слой осадка вокруг восходящей части норки; TO — тонкий кислородный слой осадка, образующий выстилку восходящей части норки). **В:** Распределение *Metalinhomoeus bififormis*. **С:** Распределение *Calomicrolaimus marinus*. **Д:** Распределение *Spirinia parasitifera*. **Е:** Распределение *Metachromadora suecica*. **Ф:** Распределение *Dartnema vicinum*. В квадратах представлено число особей в 1 см<sup>3</sup> (из: Wetzel et al., 1995, с изменениями).

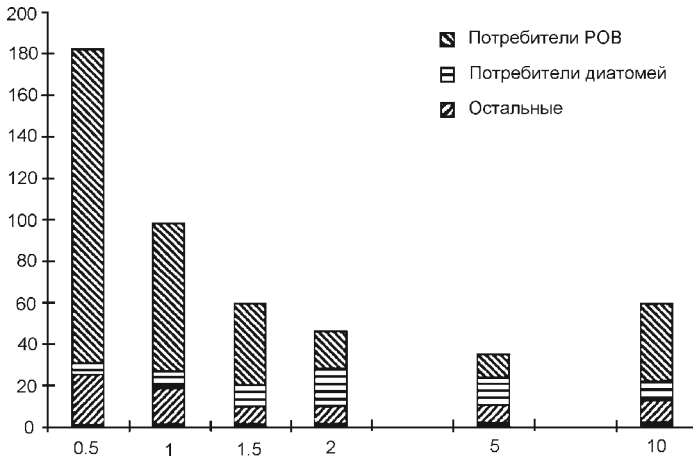


Илл. 10.1.

песком, собственно канала и, на выходе, горки с кучкой песочных экскрементов на поверхности. Норка пронизывает поверхностный кислородный и глубинный сероводородный слои и сама создаёт микроместообитания, которые заселяются разными видовыми ассоциациями оксибиотических и тиобиотических нематод. В пространстве норки пескожила выявлено четыре ансамбля видов нематод, которые соответствуют четырём местообитаниям — воронке, дворику, восходящей части канала и горке выделенного песка (илл. 10.1). Норка заходит глубоко в чёрный сероводородный слой осадка. Однако песок стенок норки окисленный, коричневого цвета. Пескожил всё время совершает перистальгические движения для омовения жабр — в результате через норку прокачивается свежая вода с кислородом. Кроме того, пескожил постоянно выделяет в своё пространство слизь, растворённые органические вещества, экскреты, что дополнительно привлекает бактерий и нематод. Виды поверхностного окисленного слоя осадка (его толщина менее 0,5 см) вне норки почти не проникают в сероводородный слой; однако в нисходящей вертикальной части норки они встречаются до самого дворика — очевидно, эти виды проваливаются вниз вместе с песком, где, наверное, поглощаются пескожилом. Длинные, нитевидные виды сероводородного слоя в области норки сосредоточены в её восходящей части, а некоторые виды (*Rhinema* sp., *Dagda bipapillata*) вообще встречаются только здесь. Наконец, в горке песка, вышедшего из кишки пескожила, нематод почти нет.

Другой пример касается полихеты *Lanice conchilega*, образующей плотные скопления на литорали Северного моря (Zuhlke et al., 1998). Плотность населения нематод непосредственно вокруг трубок с живыми полихетами (в радиусе 0,5 см) почти в пять раз выше фоновой. Повышение числа нематод вокруг трубок создаётся преимущественно видами с тонким, нитевидным телом, в питании которых предполагается существенная роль растворённых органических веществ (илл. 10.2). Возможно, действительно эти нематоды привлекаются полипептидами или полисахаридами, испускаемыми живой полихетой. Противоположный случай, видимо, отрицательного химического воздействия описан для кишечнодышащих червей *Stereobalanus canadensis*. В стенках ходов этих беспозвоночных в Норвежском море не обнаружено нематод (и вообще мейобентоса), что контрастирует с богатым населением ходов эхиуриды по соседству. По-видимому, нематод отпугивает выделяемый червем бромистый фенол (Jensen et al., 1992).

Крупные подвижные бентальные организмы должны действовать на сообщество нематод уже тем, что двигаются и роются в грунте, то есть постоянно механически нарушают донный осадок. Очевидно, при таком нарушении (биотурбации) разрушаются временные агрегации частиц грунта, норки и трубки, склеенные слизью нематод. При активном перемешивании осадок теряет слоистость и становится более однородным по вертикали, в него глубже проникает кислород. Следует ожидать, что влияние биотурбации на сообщество нематод многосторонне, и что это влияние сильно зависит от того, насколько нарушения среды регулярны и интенсивны. В принципе, эффект механического нарушения среды может быть аналогичен эффекту хищничества. Для объяснения и предсказания последствий биотурбации привлекалась теория неравновесного разнообразия (см. приложения у Platt,



**Илл. 10.2.** Усреднённое распределение нематод в осадке по радиусам, расходящимся от трубки полихеты *Lanice conchilega* на литорали Северного моря. Вертикальная ось — число особей на 0,2 см<sup>2</sup>. Горизонтальная ось — расстояние от трубки полихеты (см) (из: Zuhlke et al., 1998).

Lambshead, 1985; Warwick et al., 1986). Согласно теории: (1) при слабом по интенсивности нарушении разнообразие низкое из-за конкурентного исключения; (2) при среднем нарушении разнообразие повышается за счёт снижения конкуренции; (3) при дальнейшем усилении биотурбации разнообразие вновь понижается из-за того, что виды элиминируются силой самих нарушений. Это иллюстрируется несколькими экспериментальными работами.

В серии экспериментов в небольших сосудах-микросомах выяснялось влияние краба *Carcinus maenas* на сообщество нематод песка и ила (Schratzberger, Warwick, 1999). Как считается, во-первых, краб должен постоянно перемешивать осадок из-за своей двигательной активности и, во-вторых, краб может поедать нематод и других мейобрионтов. Результаты были получены такие: Общее обилие нематод и мейофауны в присутствии краба несколько понизилось. В сообществе нематод песчаного осадка увеличилась доля трофической группы 1А и уменьшилась доля 1В, в основном из-за повышения относительной численности *Setostephanolaimus jayassreei* и понижения *Daptonema normandicum*. В сообществе ила доли осадкоедов не изменились, понизилось обилие соскребывателей (2А), в основном в виде *Ptycholaimellus ponticus* и *Metachromadora vivipara*, повысилось обилие хищного *Sphaerolaimus macrocirculus*. Интересно, что в регулярно нарушаемом крабом песке сообщество оказалось более разнообразным и выровненным, чем в контроле. В иле же не отмечено большой разницы показателей разнообразия сообщества между нарушаемым осадком и контролем.

В Балтийском море амфипода *Monoporeia affinis* доминирует в макробентосе илистых грунтов (наряду с двустворчатым моллюском *Macoma balthica*); численность этих бокоплавов достигает нескольких тысяч на одном квадратном метре. Они постоянно активно перерабатывают осадок и, несомненно, должны влиять на сообщество нематод. В желудках бокоплавов в основном обнаруживается детрит и



иногда нематоды. Поэтому действие бокоплавов на сообщество нематод может проявляться не только в биотурбации, но и в непосредственном поедании особей нематод. Влияние деятельности бокоплавов на мейофауну изучалось в экспериментальных аквариумах, где поддерживались условия, близкие к природным (Olafsson, Elmgren, 1991). В аквариумах доминировали четыре вида нематод в такой последовательности: *Sabatieria pulchra* (33% всех нематод), *Leptolaimus elegans* (21%), *Daptonema* sp. 1 (10%), *Calomicrolaimus honestus* (8%). Сообщество нематод оказалось очень стабильным; численное соотношение основных видов мало изменилось после двухмесячного присутствия бокоплавов. Доля *Daptonema* sp. 1 статистически достоверно повысилась при максимальной плотности амфипод, а *C. honestus*, наоборот, оказался наиболее обилен в отсутствие бокоплавов. Эти два вида различаются по вертикальному распределению в толще осадка: *Daptonema* sp. 1 приурочена, в основном, к глубинному слою 2-4 см, тогда как *C. honestus* — к поверхностному слою 0-1 см.

Таким образом, роющие макробентосные организмы могут влиять на население нематод в осадке, причём это влияние может сказываться на разных видах по-разному, в зависимости, например, от их вертикального распределения.

## Морские нематоды как объект питания других животных

Довольно долго считалось, что нематоды непривлекательны для хищников и потому являются тупиковым звеном трофической цепи. В основном, нематоды играют роль конкурентов макрофауны за первичные пищевые ресурсы, а также - роль пищевых рециклеров, не внося прямого вклада на более высокий уровень трофической пирамиды в море (Heip et al., 1985). Это справедливо только частично: сейчас выясняется, что нематодами, конечно, тоже питаются и разные беспозвоночные, и рыбы. Нематоды встроены в пищевые сети донного населения в море.

## Мейофауна

Нематоды атакуются многими животными мейофауны, которые ненамного крупнее своих жертв. К таким хищникам относятся, например, многие турбеллярии, аннелиды (у последних также мейобентосные личиночные стадии), некоторые артроподы (клещи) (Elmgren, 1976). Нематодами интенсивно питается подвижный одинокый полип *Protohydra leuckarti* (Heip, Smol, 1976). Преимущественно нематодами питаются тубеллярии семейства Monocelididae (Proseriata). Распределение хищников-моноцелидид в пространстве даже согласовано с распределением нематод-жертв (Ott, 1972a). Нематоды также являются основным или дополнительным объектом питания у хищных хоботковых турбеллярий *Kalyptorhynchia* (Евдонин, 1977). Наконец, нематоды избирательно поедаются другими, хищными нематодами (см. гл. 4).

## Макроскопические беспозвоночные

Многие из роющихся в морском грунте полихет, морских ежей, голотурий, сипункулид питаются, заглатывая богатый органическим веществом донный осадок. Ко-

нечно, они не могут избежать потребления нематод, хотя бы случайного — однако неизвестно, настолько нематоды являются весомым компонентом пищи (Platt, Warwick, 1980). По оценке Герлаха (Gerlach, 1980), вся мейофауна сублиторали, включая фораминифер, составляет примерно 20% всей пищи грунтоедов. Поскольку биомасса бактерий ненамного превышает биомассу мейофауны, последняя автоматически должна составлять один из важных источников пищи неизбирательных грунтоедов. Не вполне ясно с отношением к нематодам у более избирательных детритофагов, например, таких как полихеты семейства Terebellidae. Если теребеллиды не поглощают нематод, они должны их как-то отвергать прежде, чем сортированная пища попадает в рот в виде потока частичкового материала. Возможно, нематоды не попадают в пищу благодаря своей подвижности. Однако яйца нематод неподвижны, сравнимы по размерам с диатомеями и потому вполне доступны детритофагам.

Для некоторых ракообразных нематоды могут быть обычным объектом питания. В аквариумных условиях молодые донные креветки *Crangon crangon* поначалу интенсивно вылавливали и поедали предложенных нематод *Panagrellus redivivus* с длиной тела 1–2 мм (правда, это не морская, а сапробиотическая нематода, рабдитида, иногда используется для кормления мальков аквариумных рыб), но потом теряли к ним интерес (Gerlach, Schrage, 1969). Установлено, что некоторые избирательные грунтоеды, например, амфипода *Monoporeia*, могут также потреблять нематод (Elmgren, 1976).

## Рыбы

Из всей макрофауны именно рыбы наиболее активно охотятся на животных мейофауны. В основном это мелкие виды рыб, а также придонные мальки более крупных видов. В общем, получается, что нематоды, несмотря на их численное преобладание, для рыб менее важны, чем другие организмы мейофауны (Gee, 1989). В большинстве работ, где исследовалось питание рыб мейобентосом, показано (Coull, 1990), что в желудках преобладают не нематоды, а копеподы. При этом обычно нематоды составляли более 50% общего числа животных фоновой мейофауны, тогда как копеподы — 2–20%.

Вот несколько примеров. В рационе мелкого бычка *Potamoschistus minutus* в юго-западной части Северного моря есть нематоды (Hamerlynck, Vanreusel, 1993). Нематоды в целом образуют по массе менее 5% содержимого желудка и потому не играют энергетически важной роли в питании этой рыбы. Интересно другое: 90% всех проглоченных нематод составил *Mesacanthion diplochma* (Thoracostomopsidae), сравнительно малочисленный вид в районе обитания бычков. Очевидно, чтобы быть съеденными таким подстерегающим хищником как *Potamoschistus*, нематоды должны быть активными на поверхности осадка. Наверное, именно потому среди жертв бычка больше копепод, чем нематод (последние составляют здесь более 80% всей фоновой мейофауны), а среди последних в желудке преобладает *M. diplochma*, хотя другие, близкие виды торакастомопсид (*Enoplolaimus propinquus*, *Enoploides labiatus*, *E. spiculohamatus*) гораздо более обильны.

На литорали атлантического побережья США мальки *Leiostomus xanthurus* длиной 27–33 мм питаются мейофауной. Рыба проникает мордой на 2–3 мм в грунт, захватывает порцию осадка вместе с его населением и просеивает население

ила на жаберных дугах и фарингеальных зубах. За сутки, питаясь на большой воде, рыба съедает от 100 до 500 копепод и фораминифер и до 4000 нематод, в том же соотношении, в каком они присутствуют в осадке. Плотность нематод и мейофауны в тех местах настолько высока, что одна рыба обеспечивает свой суточный рацион с площади в нескольких тысячных квадратного метра (Feller, Coull, 1995).

На песчаных мелководьях Балтийского моря молодь камбалы *Platichthys flesus* (до 40 мм длиной) также живёт за счёт мейофауны. В желудках рыб копеподы преобладают над нематодами, хотя в природе соотношение обратное. Вот родовой состав нематод в месте питания камбал (преобладающие таксоны перечислены в порядке убывания доли в сообществе): *Anoplostoma* 32%, *Dichromadora* 16%, *Tripylloides* 13%, *Axonolaimus* 9%, *Chromadorita* 8%, *Theristus* 8%. За три недели экологического эксперимента в сообществе с присутствием камбал существенно понизилась доля *Axonolaimus*, в сравнении с контролем (Aarnio, 2000). Виды *Axonolaimus* обитают у самой поверхности (Platt, 1977), а *Anoplostoma*, доминирующие здесь нематоды — наоборот, в глубине осадка (Surey-Gent, 1981). Причиной избирательного потребления *Axonolaimus* может быть то, что он более доступен рыбам.

В эксперименте по кормлению мальков полярной камбалы *Liopsetta glacialis* Белого моря концентратом мейобентоса из того же места рыбки предпочитали гарпактикоидных копепод, хотя нематод было намного больше (Краснова, 2003). Из массовых мелких видов нематод не поедался никто, средние по размеру виды поедались единично, а больше всего в желудке оказалось крупных *Enoplus*, достигающих длины 7–8 мм. В данном случае отбор нематод-жертв явно определяется размером.

Возможно, преобладание копепод в рационе рыб-мейобентофагов объясняется не активным предпочтением рачков, а тем, что копеподы сосредоточены в самом поверхностном слое осадка и потому относительно более доступны. Вторая возможная причина — копеподы более подвижны и тем привлекают большее внимание хищника (Gee, 1989; Coull, 1990). Третья причина может состоять в том, что нематоды быстро и бесследно растворяются в желудке, тогда как хитиновые покровы копепод остаются неповреждёнными по всей длине кишки рыбы (Scholz et al., 1991). Последнее подтверждается тем, что у молодых *Leiostomus xanthurus*, питающихся мейофауной на заиленном грунте, останков проглоченных нематод было гораздо больше в желудке, чем в задней кишке, тогда как распределение копепод и фораминифер в кишечном тракте было противоположным (Feller, Coull, 1995). А другие ракообразные, остракоды, хотя и схватываются рыбами, проходят через алиментарный тракт практически неповреждёнными — у молоди камбалы остракоды даже на 53–75% проходят через кишку живыми (см. ссылки у Aarnio, 2000).

## Симбиотические ассоциации с более крупными организмами

### Нематоды на сидячих животных

Нематоды нередко обнаруживаются на поверхности и даже внутри тел губок, мшанок, и других беспозвоночных. Многие из этих видов нематод известны как

специфические обитатели перифитона, а не грунта. В первую очередь, к ним относятся представители семейства Chromadoridae. Они обычные обитатели поверхностей, заросших нитчатыми поверхностями, гидроидами и мшанками. Субстрат, на котором живут перифитонные нематоды, может быть самым различным, это не только поверхность камней, затопленного дерева и макрофитов, но и туника асцидий, панцири ракообразных, раковины моллюсков. Перифитонные нематоды не являются настоящими симбионтами. Однако нематоды встречаются и на живых пограничных тканях животных. Вот некоторые примеры.

Очень богато заселены нематодами губки. Очевидно, внутри тел этих абсолютно неподвижных организмов нематоды находят защищённое жизненное пространство, а постоянный ток воды через каналы доставляет им кислород и питание. Разнообразие нематодного сообщества внутри одной губки может быть весьма высоким, однако, как правило, один вид резко доминирует (Schuurmans Stekhoven, 1942a). Часто нематоды в губках размножаются и успешно проходят весь жизненный цикл. Среди морских нематод пока неизвестны облигатные симбионты губок. Правда, из некоторых губок описывались новые виды нематод. Но симбиотическая природа этих видов не подтверждена: они либо нигде не обнаруживались со времени описания, либо обнаруживались и вне губок. Но очевидно, для многих видов нематод губки являются, если и не обязательным, то предпочитаемым субстратом; численность таких видов в губках заметно превышает их численность во внешней среде.

Биология одного из таких видов, крупного *Leptosomatium bacillatum* изучалась Бонгерсом (Bongers, 1983b) у побережья Нидерландов. *L. bacillatum* — факультативный комменсал губки *Halichondria panicea*. Вне губок, в окружающем их субстрате — в иле между камней, в ризоидах водорослей и в друзах мидий *L. bacillatum* попадает, но как будто только случайно. Правда, в других частях своего ареала этот вид не менее часто регистрировался в свободном состоянии. Нидерландский *L. bacillatum* проводит в губке всю свою жизнь. Самки откладывают яйца в июле-августе. Вылупившееся потомство в течение года достигает половой зрелости. Самцы как будто вообще не питаются и живут не очень долго. Самки питаются, продолжают расти во взрослом состоянии и здесь же в губке откладывают яйца. По-видимому, нематоды питаются частичками органического детрита и бактериями, которые приносятся током воды во внутренние каналы губки и задерживаются в сплетениях клейких нитей слизи, выделяемых нематодами. У тех нематод, что живут в губках, инфицированных зелёными симбиотическими водорослями, в кишечнике обнаруживаются и эти водоросли.

Свободноживущие нематоды весьма обычны на колониях мшанок. Сожительство нематод с мшанками зачастую выходят за пределы простой эпипоики. Схююрманс Стекховен (Schuurmans Stekhoven, 1933a) собрал с мшанки «*Membranipora membranacea* var. *erecta*» (Северное море, фукусы) девять видов нематод, где доминирует *Adoncholaimus thalassophygas*. Большая доля ювенильных особей свидетельствует об успешном размножении этого вида на мшанках. Плотность населения нематод меньше в колониях на течении и выше в более спокойных местах, где на мшанках оседает больше детрита. Нематоды могут питаться зооидами мшанок или даже паразитировать внутри них. Так, *Oncholaimus dujardini* в массе населяет колонии мшанки

*Zoobothryon pellucidum* (Балеарские острова), особенно их мёртвые и дегенерирующие участки. Нематода фиксируется на субстрате кончиком хвоста, а голову глубоко засовывает в ротовое отверстие полипида и проникает передней частью тела в кишечник цистиды, где сильными движениями перемешивает всё содержимое и проглатывает его вместе с кусками кишечного эпителия. Вся операция занимает один час. Зооид после этого погибает (Schuurmans Stekhoven, 1933b). Весьма любопытен случай поражения североморской мшанки *Electra pilosa* нематодой *Pelagonema obtusicauda* (Oncholaimidae). Нематоды всех возрастов (но не яйца) отмечены в ячейках зооидов мшанки, культивируемой в лаборатории (Menon, 1973). Очевидно, нематоды проникают из одного зооида в другой, разрушая перегородки между ячейками. Младшие личинки попадают в ячейку через пористую пластинку — в таком случае стенки ячейки остаются неповреждёнными. Неясно, питаются ли нематоды живыми тканями, но поражённые зооиды обыкновенно гибнут, а рост колонии замедляется.

Давно известно, что нематоды живут на шероховатых или бороздчатых раковинах моллюсков, например, устриц *Ostraea edulis* (Korringa, 1951). Неровная поверхность раковины аккумулирует детрит, обрастает водорослями и зоофитами, что создаёт удобную среду для жизни нематод. Через отверстия сифонов моллюска нематоды могут проникать в мантийную полость и жить там некоторое время. Например, в мантийной полости нескольких устриц из Норвегии обнаружено 17 видов нематод, что, видимо, является малой частью нематофауны устричной банки (Schuurmans Stekhoven, 1942b). В отдельных случаях свободноживущие нематоды могут переходить на частичное питание эпидермисом хозяина, как было указано для *Pontonema vacillatum*, живущей в мантийной полости песчаной ракушки *Mya arenaria* (Anderson, Bourne, 1960). Известно тяжёлое заболевание устриц, при котором в тканях появляются монхистеридные нематоды (Meysers et al., 1985). При содержании в аквариумах двух- и трёхлетних устриц *Crassostrea virginica* из коллекторов Лонг-Айленда (атлантическое побережье США) в их тканях появляются обширные некрозы, а в них множество мелких монхистерид всех возрастов и обоих полов. Возможно, нематоды питаются бактериями, активно размножающимися на некрозах. Однако нематоды встречались и в здоровых тканях устриц — в сосудах везикулярной соединительной ткани и в кровеносных синусах мускула-аддуктора.

## Нематоды на подвижных животных

Более специализированные нематоды-эктосимбионты живут на подвижных животных. Весьма любопытный пример симбиоза представляет *Theristus polychaetophilus*, ползающий на параподиях полихеты *Scolecopsis squamata* (Hopper, 1966). Прикрепление теристусов к телу полихеты настолько прочно, что механически оторвать нематод весьма трудно — но они легко отпадают при помещении полихеты в опреснённую воду. В нормальных условиях наблюдалось, как нематоды активно переползают со дна сосуда на полихету. Нематоды прикрепляются к телу полихеты не только хвостом, но и ртом. При этом стома нематоды заполняется тканями полихеты, которые потом проглатываются. Ущерб хозяину здесь налицо, а сам феномен

можно таким образом квалифицировать как настоящий эктопаразитизм, весьма необычный для нематод. К *Th. polychaetophilus*, видимо, биологически близки другие эктосимбионты полихет — гарпагонхины *Harpagonchus* и *Harpagonchoides* в Южном океане и Антарктике, которые также крепко прикрепляются к полихетам с помощью мощной арматуры стомы. Однако живыми гарпагонхины не наблюдались (Платонова и Потин, 1972).

Самая большая группа видов — монхистериды, обитающие в жаберных полостях и углублениях тела морских, солоноватоводных, литоральных, супралиторальных и даже наземных ракообразных морского происхождения. Жаберная полость защищает симбионтов от отрицательных воздействий внешней среды. В то же время в жаберной полости идёт ток воды, приносящий кислород для дыхания и органические частицы для питания. Сами жабры, прилегающие друг к другу пластины с узкими пространствами между ними — удобный субстрат для нематод, приспособленных к жизни в капиллярных пространствах между частицами грунта или в густых переплетениях нитчатых водорослей. Очевидно, всё это делает жабры приемлемым биотопом для свободноживущих нематод. Помимо жабр, нематоды держатся на других поверхностях тела ракообразных, но не на гладких, где им трудно удержаться, а на шероховатых, складчатых и скульптурных — на брюшной стороне тела, у основания конечностей, на кладках яиц.

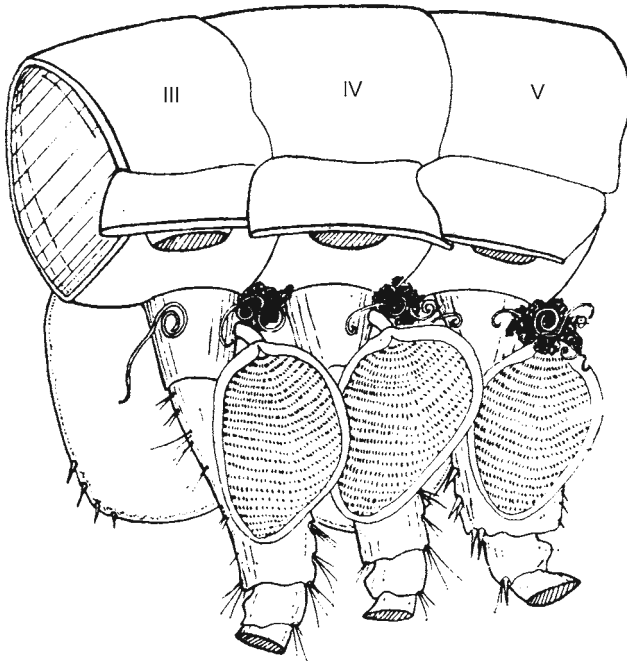
Из комменсалов ракообразных лучше всего изучена биология *Gammarinema gammari*, ассоциированной с гаммаридными амфиподами приливно-отливной зоны Северной Европы (Kinne, Gerlach, 1953; Чесунов, Плетникова, 1986). Практически всю жизнь гаммаринемы проводят на гаммарусе, лишь изредка встречаясь в свободном состоянии на литорали. Нематоды локализуются преимущественно на брюшной стороне хозяина, у основания передних конечностей, жабр и оостегитов; особенно много гаммаринем у ротовых придатков и в латероventральных углублениях головы гаммаруса (илл. 10.3). Однако если численность нематод велика (Кинне и Герлах насчитывали до 111 червей на одном хозяине), они распространяются назад вдоль брюшной стороны к абдомену хозяина. Гаммаринемы очень подвижны. На живом гаммарусе они непрерывно перемещаются по желобкам и неровностям его поверхности, обвиваются вокруг щетинок и шипиков. Непрерывное биение плеоподов рака и вызываемый ими ток воды не сбивают нематод, поскольку они крепко прикрепляются с помощью хвостовых желёз. Другим источником питания нематод может быть богатое бактериальное, водорослёвое и протозойное население на поверхности бокоплава. С помощью клейких выделений желёз нематоды складывают комочки из детрита и собственных экскрементов, которые прикрепляются к внутренней стороне оснований ног гаммаруса. Обычно комочки густо прошиты нематодами всех возрастов. В те же детритные комочки самки откладывают яйца, часто сообща.

*Gammarinema gammari*, как и другие гаммаринемы, имеет несколько более длинное и нитевидное тело, чем другие монхистериды. Вероятно, это связано с передвижением по различным выростам, шипам и щетинкам гаммаруса. Перемещаясь, гаммаринема легко дотягивается до ближайшей щетинки, обвивается вокруг неё и тянется к следующей. Для движения по такому прерывистому субстрату длинное

гибкое тело очень удобно. Шейная и хвостовые железы гаммаринемы гипертрофированы. Несомненно, развитие мощных хвостовых желёз со сложным выпускающим клапаном связано с необходимостью фиксации на теле гаммаруса. Нематоды могут прикрепляться не только хвостом, но и головой, где у основания губ находится пара ренетты. Можно предположить, что мощно развитая ренетта гаммаринемы берёт на себя дополнительную функцию — прикрепления. Сходные морфологические особенности адаптивного характера демонстрирует также *Chromadorita ceratoserolis* (Chromadoridae), филогенетически далёкая от *Gammarinema*, но также живущая на ракообразном — изоподе *Ceratoserolis trilobitoides* в Антарктике (Lorenzen, 1986b).

Переход гаммаринем с одного хозяина на другого происходит во время спаривания гаммарусов, при поедании раками сброшенных экзубиев, а также трупов и ослабленных особей. По смерти хозяина и остановке биения плеоподов нематоды становятся беспокойными, покидают укромные места на нижней стороне тела бокоплава, перемещаются на дистальные части антенн, ног и на дорсальную сторону тела, что никогда не наблюдается на живых гаммарусах. Несомненно, такое поведение имеет целью переход на нового хозяина, поскольку трупы умерших обыкновенно поедаются живыми раками. Высокая плотность населения литоральных гаммарусов способствует их частым контактам, что в свою очередь облегчает перемену хозяев и распределение нематод по популяции бокоплавов. Нередко при спаривании самец гаммаруса ошибается и схватывает на какое-то время самца или вообще особь другого вида. При этом может происходить обмен нематодами между разными особями и разными видами литоральных амфипод. Очевидно, критическими моментами в жизни *Gammarinema gammari* являются линька хозяина и его смерть — в этих случаях нематоды может быть вынуждена какое-то время существовать во внешней среде. На крупных гаммарусах нематод больше, чем на мелких, что объясняется несколькими причинами. Во первых, крупный гаммарус предоставляет больше жизненного пространства, чем мелкий. Во-вторых, более крупный и соответственно более старый хозяин имел в течение своей жизни больше контактов с другими особями и потому больше возможностей получения комменсалов. В третьих, крупные гаммарусы линяют реже, чем мелкие, и, следовательно, в жизни их комменсалов реже наступают критические моменты.

Экстенсивность и интенсивность инвазии гаммарусов гаммаринемами сильно варьируют на разных участках побережья, на разных горизонтах литорали и на разных видах амфипод. И в Кильской бухте, и в Белом море (Kinne, Gerlach, 1953; Чесунов, Плетникова, 1986) численность нематод на бокоплавах наиболее высока в тех местах, где имеется сильное течение или выраженная прибойность. Напротив, в замкнутых бухтах и других спокойных участках побережья численность гаммаринем крайне низка или они вообще отсутствуют, несмотря на наличие соответствующих видов гаммарусов. Кинне и Герлах объясняют это тем, что гаммаринемы, нормально обитающие на гаммарусах в условиях постоянного тока воды, приносящего кислород, с трудом переживают моменты свободного существования без хозяина, особенно в местах слабого водообмена. Не встречаются гаммаринемы и на опреснённых участках. В общем, гаммаринемы более стенобионтны, чем их хозяева. На



**Илл. 10.3.** Фрагмент тела (III–V сегменты) гаммаруса *Gammarus salinus* с симбиотическими гаммаринемами и комочками прикреплённого нематодами грунта — вид в вентро-латеральном аспекте; левые конечности и эпимеры частично удалены (из: Kinne, Gerlach, 1953).

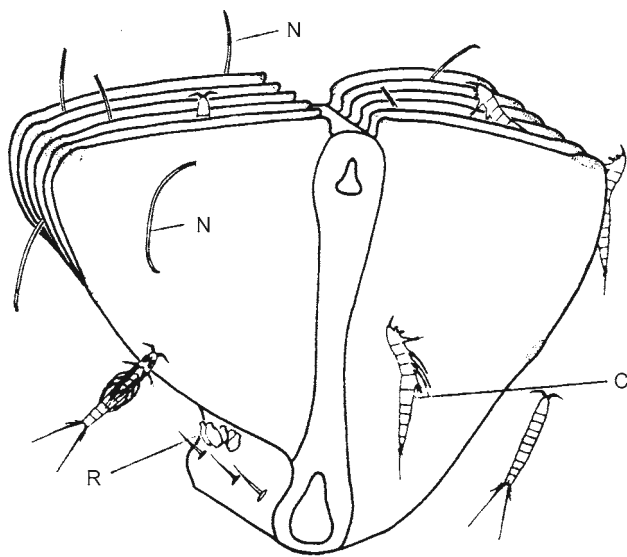
песчано-каменистой литорали Кандалакшского залива Белого моря нематоды живут на всех видах гаммарусов и на всех горизонтах приливно-отливной зоны, но распределены неравномерно. Наибольшей численности гаммаринемы достигают на *G. oceanicus* на средней литорали. Видимо, это связано с тем, что *G. oceanicus* более подвижен, чем другие виды, он совершает регулярные перемещения, соответствующие приливно-отливному циклу, и нередко образует большие скопления. Особи *G. oceanicus* часто контактируют друг с другом, что даёт нематодам возможность перехода с одного бокоплава на другого. Численность *M. obtusatus* и, тем более, *M. finmarchicus* гораздо ниже, а миграции выражены гораздо слабее. На массовом и подвижном *G. duebeni* нематод очень мало, что вероятно связано с эвригалинностью и тяготением к опреснённым условиям у этого вида.

К *Gammarinema gammari*, видимо, близки по образу жизни *G. mesidotheae*, *G. prilepskyi* и особенно *G. ligiae*. Все эти виды связаны с морскими равноногими ракообразными (изоподами). Первые два вида живут в более или менее замкнутых пространствах между плеоподами под плеотельсоном, а *G. ligiae*, подобно *G. gammari*, держится на брюшной стороне супралиторальной *Ligia oceanica*. Этот вид может причинять ущерб хозяину: нематоды, живущие на яйценосных самках, могут проникать в яйца рака, что приводит к прекращению их развития и гибели (Gerlach, 1967).



Особенный биотоп для морских симбиотических нематод — закрытая жаберная полость супралиторальных и наземных ракообразных морского происхождения, в первую очередь тропических (Riemann, 1970). Между постоянно влажными жаберными ламеллами береговых крабов и раков-отшельников может квартировать весьма богатое население из нематод, гарпактикоидных копепод и клещей (илл. 10.4). У основания жаберных лепестков сидят кругоресничные инфузории и бделлоидные коловратки. Среди нематод здесь, помимо случайных видов, имеются факультативные и облигатные симбионты, как-то *Crustorhabditis ocypodis*, *Camacolaimus monohystera*, *Diplolaimelloides delyi*, *Monhystrium wilsoni*, *M. transitans*, *M. inquilinus*, *Tripylum carcinicolum* и *Gammarinema cardisomae*. Видимо, специфические симбионты могут проходить весь жизненный цикл в жаберной полости ракообразного, не попадая во внешнюю среду. Многие из них живородящие: *Diplolaimelloides*, *Monhystrium* и *Tripylum*. Пока неясно, как нематоды переживают линьку хозяина, и каким образом осуществляется переход на нового хозяина. Особенно загадочным это представляется для нематод, обитающих в гекарцинидных крабах. Эти крабы живут на суше, а к морю подходят только для размножения. Любопытно, что специфические монхистериды из замкнутых жаберных полостей ракообразных, в общем, мало отличаются от своих свободноживущих родственников: у них нередко короткое толстое тело, обычные (не увеличенные) железы, и даже могут сохраняться глазки.

Удивительный вид *Odontobius ceti* Roussel de Vauzeme 1834 живёт на пластине и щетине фильтрующего аппарата усатых китов-полосатиков (Скрябин и Делямуре,



**Илл. 10.4.** Часть жаберы наземного краба *Cardisoma guanhumi* с симбионтами. R — сократившиеся бделлоидные коловратки; C — гарпактикоидные копеподы *Antillesia cardisomae*; N — нематоды *Gammarinema cardisomae*. Масштаб 1мм (из: Riemann, 1970).

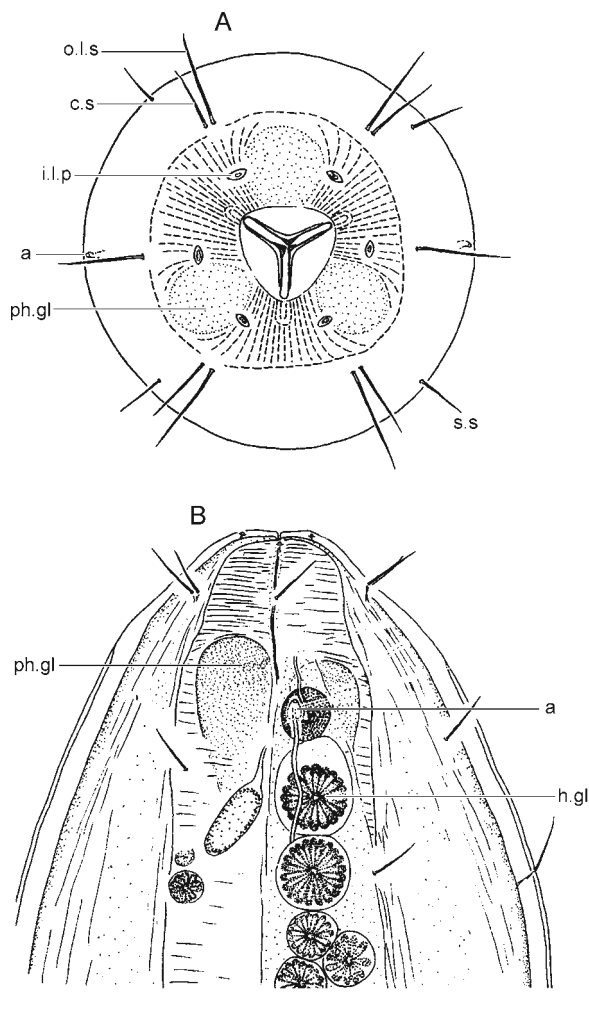
1982; Lorenzen, 1986a; Чесунов, 1986a). По дате описания это едва ли не первая известная морская непаразитическая нематода, опубликованная ещё до родов *Oncholaimus* и *Enoplus*, до работ Дюжардена и Бастиана (Dujardin, 1845; Bastian, 1865). Вместе с нематодами, в слизи на поверхности усов живут два вида инфузорий и гарпактикоидная копепода *Balaenophilus unisetus*. Одна из инфузорий, *Pirolina ceti* строит трубки и живёт плотными колониями. Это создаёт подобие структурированного интерстициального биотопа, где особенно велика численность *O. ceti*. Нематоды встречаются на усах китов в любое время года и в большом количестве, причём присутствуют все стадии развития. Как передаются нематоды от хозяина к хозяину? Очевидно, какое-то число нематод выносятся из пасти кита обратным потоком воды, создаваемым при отцеживании планктона. Благодаря своему длинному телу, нематоды могут некоторое время парить в воде и подхватываться соседними пасущимися китами.

В эволюционном отношении морские комменсальные нематоды не очень далеко ушли от свободноживущих предков. Родственные отношения комменсальных видов устанавливаются в сравнительном изучении морфологии близких таксонов на разных онтогенетических стадиях (Чесунов, 1989a). Наибольшие морфологические отличия от родственных свободноживущих форм и, соответственно, наибольшую таксономическую обособленность те виды, которые живут более открыто на поверхности тела хозяина. Это *Gammarinema* и *Odontobius*, *Harpagonchus* и *Harpagonchoides*. Содержанием морфологической эволюции таких форм явилось развитие мощных органов прикрепления в виде клейких желёз и ротовой арматуры, а также нитевидного тела. Обитатели закрытых полостей, наоборот, не нуждаются в усилении фиксаторных органов. Так, *Monhystrium* и *Tripylum*, жители жаберных полостей морских амфибиотических ракообразных, не так уж сильно отличаются от своих свободноживущих родственников, видов *Diplolaimelloides*.

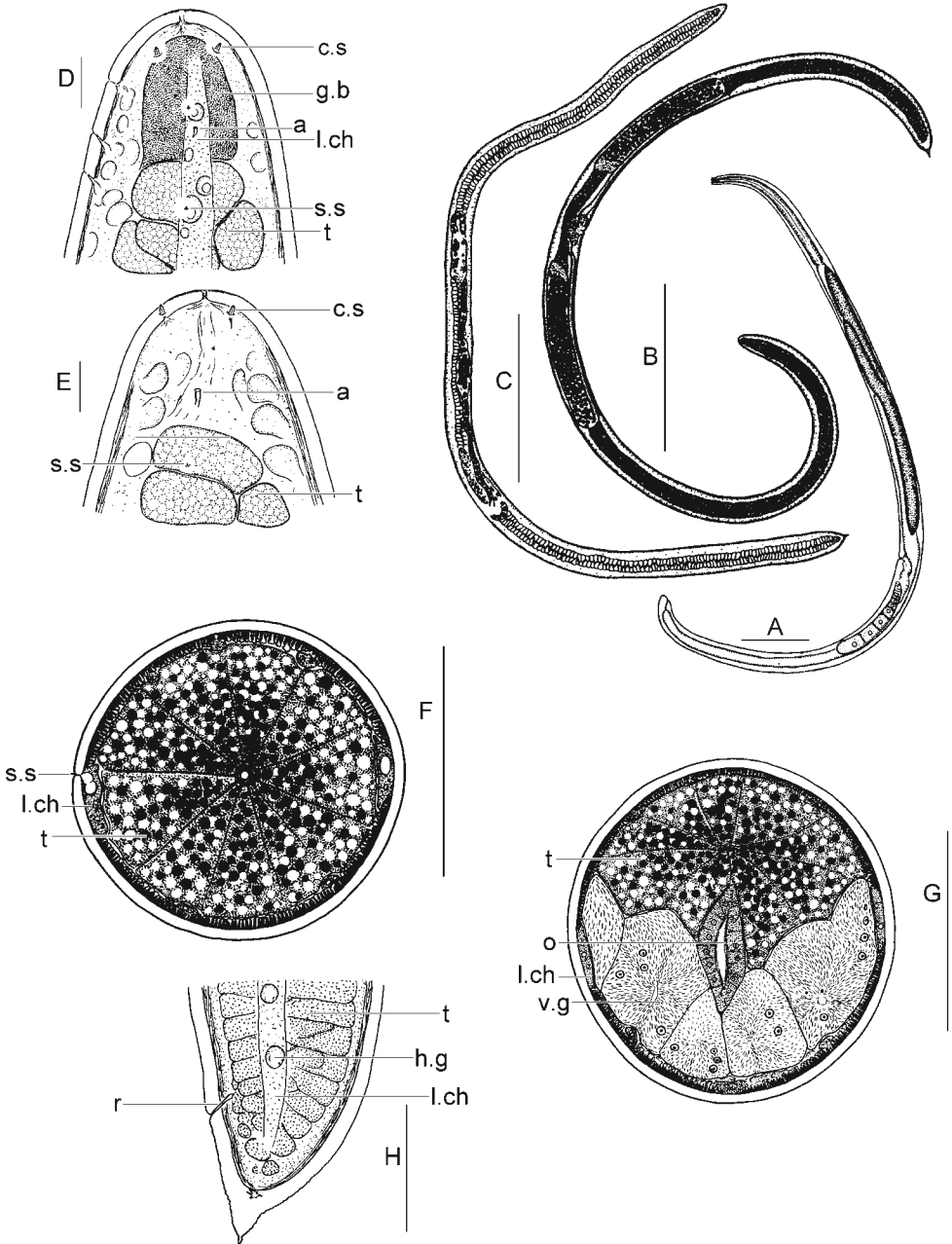
## Внутренние паразиты донных беспозвоночных

Среди морских нематод есть настоящие внутренние паразиты других беспозвоночных. Здесь не имеются в виду довольно многочисленные представители сецерентных (рабдитидных) таксонов *Ascaridomorpha* или *Spiruromorpha*, которые поражают морских беспозвоночных на личиночной стадии, а потом в ходе дальнейшего онтогенеза переходят на рыб и теплокровных позвоночных. Исключительно в морских, в первую очередь, глубоководных беспозвоночных встречаются виды отрядов *Marimermithida* и *Benthimermithida*, а также три-четыре вида большого, но преимущественно пресноводного и почвенного отряда *Mermithida*. В морфологии маримермитид и бентимермитид сочетаются характерные черты свободноживущих морских нематод с признаками глубокой приспособленностью к внутреннему полостному паразитизму. Виды обоих отрядов на личиночной стадии живут в полости тела и внутренних органах разных червей (полихет, эхиурид, приапулид и даже крупных свободноживущих нематод), ракообразных, моллюсков и иглокожих. На взрослой стадии маримермитиды и бентимермитиды выходят в донный осадок, где уже не питаются, а живут за счёт ресурсов, накопленных на личиночной паразитической фазе. Взрослые свободноживущие особи спариваются и откладывают яйца.

Маримермитиды весьма близки к морским Enoplida по расположению головных щетинок (головные сенсиллы 6+10), неспиральным амфидам, положению отверстий трёх пищеводных желёз в начальной части пищевода, треугольному внутреннему просвету кардия и общему облику (илл. 10.5). У ранних паразитических личинок (*Australonema*) есть даже характерные для эноплид длинные хвостовые железы с телами, расположенными впереди от ануса. Правда, уже у более поздних паразитических



**Илл. 10.5.** Голова *Marimermis maritima* (Marimermithida), неполовозрелый экземпляр длиной 81,5 мм из полости тела морского ежа *Strongylocentrotus polyacanthus*, Курильские острова. **А:** апикальный вид. **В:** латеральный вид. **а** — амфид; **с.с** — головная щетинка; **h.gl** — гиподермальная железа; **i.l.p** — внутренняя головная папилла; **o.l.s** — внешняя губная щетинка; **ph.gl** — пищеводная железа; **s.s** — соматическая щетинка. Масштаб 100 мкм (из: Tchesunov, 1997).



Илл. 10.6.

**Илл. 10.6.** *Benthimermis australis* (Benthimermithida), паразит полости тела глубоководной свободноживущей нематоды *Deontostoma* sp. **A:** экземпляр хозяина, с двумя паразитами в полости тела. **B:** экземпляр, извлечённый из хозяина. **C:** стареющий свободноживущий экземпляр из осадка (запасные вещества трофосомы израсходованы). **D:** голова паразитирующей особи. **E:** голова свободноживущей стареющей особи. **F:** поперечный срез перед гонадами, паразитирующая особь. **G:** поперечный срез на уровне многоядерных вульварных желёз, паразитирующая особь. **H:** хвост паразитирующей особи. **a** — амфид; **c.s** — головные щетинки (III); **g.b** — железистое тело в голове; **h.g** — гиподермальная железа; **l.ch** — латеральная гиподермальная хорда; **o** — яйцевод; **r** — ректум; **s.s** — соматическая щетинка; **t** — трофосома; **v.g** — вульварная железа. Масштаб: A–C — 1 мм; D–E — 20 мкм; F–H — 100 мкм (из: Tchesunov, 1988).

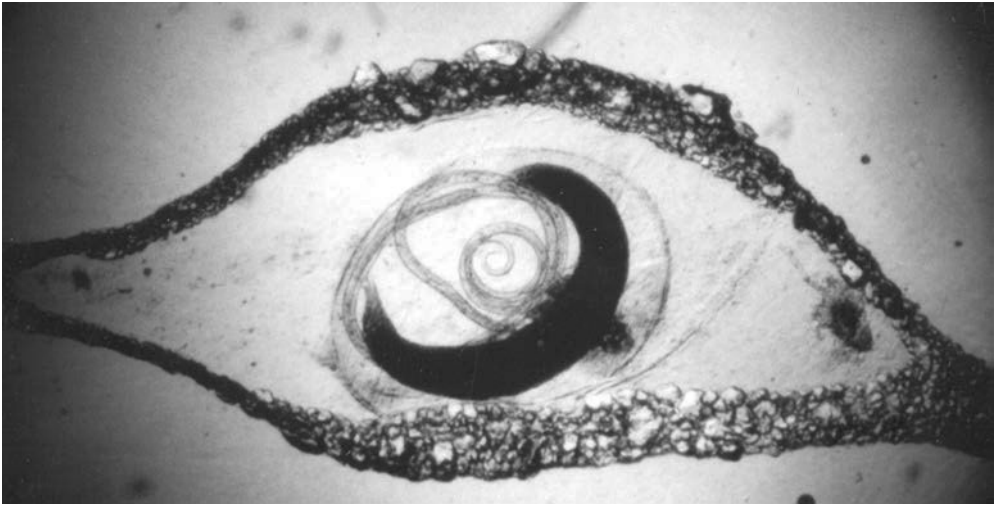
личинок хвостовые железы исчезают. Оригинальная особенность маримермитид — очень длинные прямые яичники, продуцирующие большое количество мелких яиц и крупные размеры тела, иногда более 10 см (Чесунов, 1997; Tchesunov, 1997; Miljutin, 2003).

Бентимермитиды не показывают определённого родства с каким-то конкретным отрядом свободноживущих нематод, однако, в отличие от маримермитид, очевидно относятся к Chromadorea. У бентимермитид четыре короткие головные щетинки (головные сенсиллы 6+4), круглый или поровидный амфид, вдоль тела распределены ещё меньшие соматические щетинки (илл. 10.6). Алиментарный тракт сильно модифицирован: рта нет, пищевод не имеет внутреннего просвета, кишка превращена в трофосому, орган хранения запасных материалов. Очевидно, паразитирующие личинки питаются осмотически через кутикулу. У самок обращённые или реже прямые яичники, у самцов имеется ряд медиовентральных супплементарных папилл перед анусом. Большинство видов известно по взрослым свободноживущим стадиям, либо по самцам, либо по самкам. У личинок стилетоподобный орган, похожий на одноимённое образование Camacolaimidae.

И маримермитиды, и бентимермитиды — часто очень крупные, brutальные паразиты, которые на личиночной стадии достигают очень крупного размера и фактически доводят хозяина до смерти. К концу паразитического существования нематода может целиком заполнять внутреннюю полость хозяина, от которого остаётся только растянутая до прозрачности внешняя оболочка. То, что виды обоих отрядов поражают преимущественно тех беспозвоночных, которые либо поглощают грунт, либо хищничают, но не питаются сестоном из толщи воды, свидетельствует о том, что хозяева, скорее всего, заражаются нематодами на стадии яиц.

## Нематоды внутри клеток донных протистов

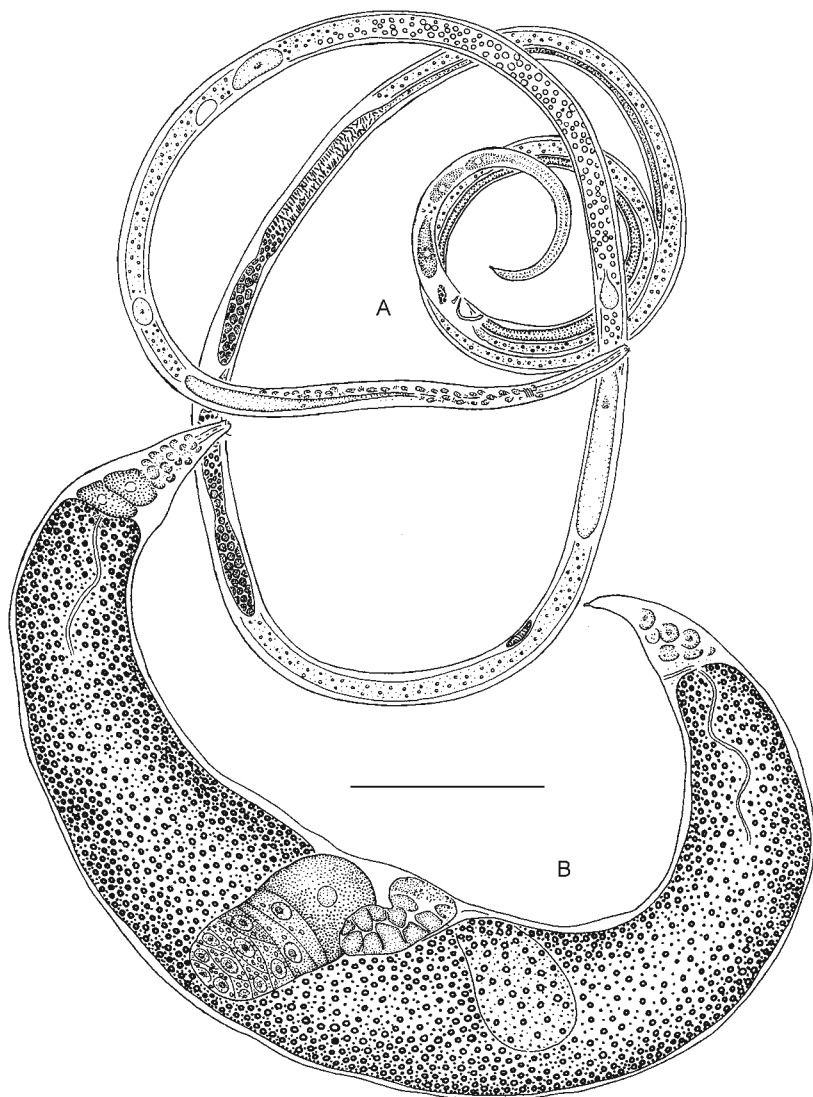
Самая оригинальная форма симбиоза морских нематод — их обитание в раковинках живых фораминифер. Эти протисты довольно крупные существа для одноклеточных организмов, нередко клетка достигает одного миллиметра и более. Почти все фораминиферы имеют раковинку, чаще либо построенную из песчинок и других посторонних частиц, склеенных известковым цементом на органической основе, либо



**Илл. 10.7.** *Smithsoninema inaequale* в раковинке *Vanhoeffinella* aff. *gaussi*. Масштаб 500 мкм (из: Норе, Tchesunov, 1999).

чисто известковую. В раковинке есть отверстие (устье), откуда вытягиваются очень тонкие, ветвящиеся псевдоподии. У многих фораминифер раковинка пронизана мельчайшими порами, откуда также вытягиваются псевдоподии. Из-за тяжёлой раковинки фораминиферы ползают очень медленно, а многие виды вообще неподвижны или прикреплены к субстрату. Раскинутые во все стороны псевдоподии образуют ловчую сеть, собирающую мёртвые и живые органические частицы, комки бактерий, одноклеточные водоросли и другие живые существа, вплоть до мелких многоклеточных животных. На дне моря существует густое и разнообразное население фораминифер. Особенно велика роль фораминифер на больших глубинах, где эти протисты преобладают по численности и биомассе среди других организмов мейофауны.

Первые фораминиферные нематоды найдены в Смитсоновском Национальном Музее Естественной Истории в Вашингтоне (США), в препарате коллекционной особи *Vanhoeffinella* aff. *gaussi*. Своеобразная песчанистая раковинка этой фораминиферы имеет большие прозрачные кожистые «окна», через которые были хорошо видны нематоды (илл. 10.7). Эти нематоды описаны (Норе, Tchesunov, 1999) как *Smithsoninema inaequale*. Самец и самка помещаются не просто в цитоплазме, а в большой шаровидной вакуоле с тонкими, мягкими и прозрачными кожистыми стенками. По мнению одного из авторов (А. В. Чесунов), кожистая стенка пузыря выделяется самой фораминиферой для защиты от паразита. Вид характеризуется сильным половым диморфизмом (илл. 10.8). Тонкий нитевидный самец свёрнут в вакуоли несколько раз. У самца есть все признаки свободноживущих нематод: головные щетинки, большие амфиды, нормальный кишечный тракт, хвостовые железы. Такие черты как форма амфида в виде запятой, палочковидный зуб в ротовой полости,



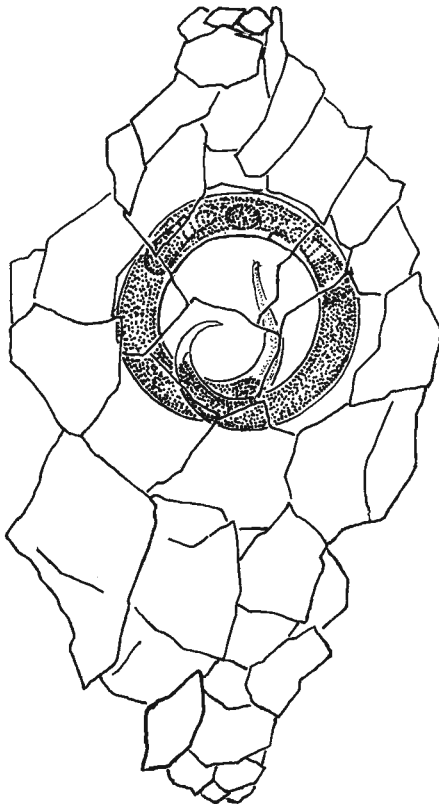
**Илл. 10.8.** Самец (А) и самка (В) *Smithsoninema inaequale*. Масштаб 100 мкм (ориг).

железистая задняя часть пищевода, своеобразная форма спикул с вентрально наклонёнными головками однозначно свидетельствуют о принадлежности этого рода к подсемейству *Samacolaiminae* (*Leptolaimidae*). Самка совсем другая, короткая (почти в три раза короче самца) и толстая. У самки не видно амфидов, хотя есть головные щетинки; зуба в ротовой полости нет, кишка без видимого внутреннего просве-

та, хвостовых желёз нет. Открытие *Smithsoninema inaequale* инициировало поиски подобных немато-фораминиферных ассоциаций в других местах.

В Белом море самым массовым видом агглютинированных (тех, у кого раковинка построена из склеенных песчинок) фораминифер является *Reophax curtus*. Домик реофакса состоит из линейно расположенных камер, от начальной самой маленькой до последней самой большой, где в основном и находится в цитоплазме. Именно в последней камере находятся нематоды (илл. 10.9). В *Reophax curtus* обнаружено десять видов нематод. Шесть из них попались единично, а вообще известны как свободноживущие обитатели донного осадка. Три других вида оказались обнаружены почти исключительно в фораминиферах и являются настоящими внутренними эндобионтами протистов. Все три вида оказались новыми для науки, и все относятся к *Samacolaimidae* (Чесунов и др., 2000).

В Белом море примерно 10% раковинок реофакса инфицированы нематодами. Черви встречаются как в живых фораминиферах, так и в пустых раковинках. Живые фораминиферы легко отличаются тем, что при разламывании домика видна зернистая липкая цитоплазма. В пробах зафиксированные живыми фораминиферы



Илл. 10.9. Самка *Tzetlinia* sp. в раковинке *Reophax curtus*. Масштаб 500 мкм (ориг).



опознаются тем, что их внутреннее содержимое становится красным при обработке красителем бенгальская роза. Внутри раковинки нематоды не просто плавают в цитоплазме, а либо сидят внутри больших вакуолей, либо занимают внутреннее пристенное положение. Чаще в одной особи реофакса находятся один самец и одна самка нематоды, семейная пара. Реже число нематод больше, а соотношение полов отличается от 1:1. Крайне редко в одной особи протиста встречается более одного вида нематод. Все три специфичных вида проводят в фораминифере, по крайней мере, большую часть своей жизни. Здесь происходит рост с линьками, спаривание и копуляция, здесь же самка откладывает яйца, здесь развиваются эмбрионы и вылупляются личинки. В одной особи фораминифер мы насчитали пятнадцать синхронно развивающихся яиц одной кладки. Очевидно, нематоды могут покидать фораминиферу на разных стадиях своего жизненного цикла. Отдельные особи двух из трёх специфичных видов изредка встречаются свободно в осадке. Мы не знаем, при каких обстоятельствах нематоды оставляют хозяина — при перенаселении, при гибели хозяина, или выход во внешнюю среду и смена хозяина — обязательная фаза жизненного цикла. Проникают же нематоды в хозяина, скорее всего, активно — пролезают внутрь через устье или другие поры в раковинке.

При микроскопировании нематод мы никогда не видели в кишечнике какого-либо оформленного содержимого. Внутренний просвет кишки, если он вообще есть, всегда узкий, как бы сжатый. У одного из трёх специфичных видов кишка как будто синцитиальная и лишена внутреннего просвета. По-видимому, эти нематоды, по крайней мере, частично, питаются растворёнными веществами, которые поглощаются не только через рот, но и через стенку тела. По характеру отношений с хозяином нематоды, скорей всего, паразиты. Об этом говорит их тип питания (нематоды по своей морфологии и по своей локализации не могут питаться ничем иным, кроме органического вещества хозяина), деграция цитоплазмы в поражённой раковинке и, наконец, попытки простейшего защититься от червей путём окружения их кожистой капсулой.

# **Глава 11. Крупномасштабное распространение нематод в Мировом океане**

## **Сколько видов морских нематод в мире и как размещено их разнообразие в океане**

Определение видового богатства разных групп животных и в том числе нематод стало весьма популярно в последние два десятилетия, вместе с распространением концепции биоразнообразия в науке и экологической политике. В связи с хроническим недостатком специалистов и трудоёмкостью таксономических исследований ныне в мировой экологической науке распространились более или менее приближенные оценки разнообразия без точной идентификации видов (Bongers et al., 1991). В русле общей тенденции лежит и резкое увеличение ожидаемого числа существующих видов нематод. К настоящему времени всего описано и поименовано немногим менее 25000 видов нематод, из которых 4000–5000 видов морские свободноживущие (Baldwin et al., 2000). Однако поскольку наука таксономия морских нематод стартовала сравнительно недавно, а процедура идентификации видов весьма длительна, к настоящему времени по всем экспертным оценкам известна лишь очень небольшая часть реально существующего разнообразия. Каким же может быть истинное число ныне живущих видов морских нематод?

Первоначальным толчком к переоценке глобального видового обилия нематод стало открытие парадоксально высокого разнообразия круглых червей в батииали-абиссали Мирового океана (диапазон глубин 200–6000 м). В пробах из такого однородного биотопа, как тонкий глубоководный ил, большое число видов сочетается с низким числом особей, приходящихся в среднем на один вид. Например, из одного образца абиссального осадка было выбрано 148 видов, представленных всего 216 особями (Норе, 1987). В грунте из Венесуэльской котловины Карибского моря выявлено 196 видов нематод, из которых только два оказались известными для науки (Tietjen, 1984). Отталкиваясь от подсчётов числа видов в глубоководных пробах, Ламбсхед оценил общее число видов нематод Мирового океана в 100 миллионов (Lambshhead, 1993). По мнению некоторых других экспертов, эта сильно преувеличенная оценка основана на максимально высоких показателях разнообразия бентоса в некоторых местах и на априорном представлении о равномерном распределении видов в пространстве морского дна. Ламбсхед посчитал, что если в каждой абиссальной пробе примерно половина всех видов неизвестны науке, то такое же отношение будет в любой пробе из любого места Мирового океана. Однако это заключение спорно. Дело в том, в батииали и абиссали действительно высоко точечное или альфа-разнообразие. Но глубоководные виды распространены довольно широко и равномерно в пространстве, отчего бета- (локальное) и гамма- (региональное) разнообразие вполне сравнимо с тем видовым обилием, что наблюдается на шельфе. На шельфовых мелководьях и литорали альфа-разнообразие ниже глубоководного,

однако, среда пространственно более разнородна, а потому виды распространены более пятнисто или мозаично, а их ареалы меньше по площади или фрагментарны. Соответственно, на шельфе бета- и гамма-разнообразия выше, чем на материковом склоне и на ложе океана. Мокиевский и Азовский вновь, на основании более обширного и корректного материала попытались оценить разнообразие нематод в разных нематод в разных зонах Мирового океана и проверили заключения Ламбсхеда (Mokievsky, Azovsky, 2002). По оценке Мокиевского и Азовского общее число видов морских нематод должно быть от 10 до 20 тысяч. Это в несколько раз выше известного числа видов, но гораздо ниже величины, предсказанной Ламбсхедом.

Как распределено разнообразие нематод по зонам Мирового океана? В целом первое место по суммарному видовому разнообразию морской биоты занимают мелководные тропические коралловые рифы, а второе место - глубоководные области (Reaka-Kudla, 1997; Schubel, Butman, 2000). Однако парадоксальным образом, по имеющимся данным (Boucher, 1990), если сравнивать точки, сходные по типу грунта, то видовое богатство нематод на тропических мелководьях оказывается не выше, а нередко даже ниже разнообразия в умеренных зонах океана. Например, на карбонатном песке Большого Барьерного рифа Австралии на одну точку отбора проб (шесть трубок диаметром 2,5 см и глубиной 5 см) приходилось всего 10–25 видов (Alongi, 1986). В мангровой зоне тропиков также отмечалось низкое разнообразие нематод (DeGraeter, Coomans, 1978a, b). На кварцевых же песках в разных точках умеренной зоны разнообразие сообществ нематод обычно в несколько раз выше (Tietjen, 1969; Heip et al., 1983). Есть попытки объяснения относительно невысокого разнообразия на тропических мелководьях низкой скоростью отложения и быстрой минерализацией органического вещества, а также постоянным перемешиванием осадка макрофауной (Alongi, 1986). Далее, сообщества мягких грунтов в тропиках, сравнимые по видовому разнообразию с сообществами на аналогичных грунтах в умеренных зонах, содержат относительно больше мелких оппортунистических (экологически пластичных) видов (Alongi, 1989).

Бушер и Ламбсхед сравнили данные по разнообразию нематод по всем основным зонам Мирового океана (Boucher, Lamshead, 1995). В распоряжении этих авторов оказалось всего 17 стандартизированных наборов данных по точечному разнообразию (альфа-разнообразию). Самым низким разнообразием оказалось в эстуариях умеренной зоны и в ультраабиссали, более высоким в сублиторали тропической и умеренной зоны, но ещё более высоким в батии и абиссали. Интересно, что почвенные нематоды тоже более разнообразны в средних широтах, чем в низких (Procter, 1990).

## Распределение таксонов в Мировом океане

Виды животных и растений распределены в океане не случайно: их ареалы в большей или меньшей степени соответствуют крупномасштабным широтным зонам. При движении вдоль от экватора к полюсам тропические виды сменяются субтропическими, затем бореальными или нотальными и, наконец, полярными. В то

же время есть, с одной стороны, виды, распределённые более локально (например, в умеренном поясе Северной Атлантики) или эндемичные для более или менее изолированных областей (например, Красного моря или акватории Галапагосских островов), и, с другой стороны, виды с широким трансзональным и даже космополитическим распространением (например, медуза *Aurelia aurita* или дельфин-убийца *Orcinus orca*). Что касается таксонов высокого ранга (например, семейств или отрядов), то хотя большинство их космополиты, некоторые группы распространены в Мировом океане неравномерно или ограничены одной или немногими биогеографическими областями. Так, каракатицы *Sepiidae* распространены только в субтропических и тропических водах Старого Света, рифообразующие мадрепоровые кораллы — почти только в тропиках, а максимальное разнообразие тресковых рыб сосредоточено в Северной Атлантике.

Сказанное относится в основном к макроскопическим видам животных и растений. Однако географическое распространение видов и надвидовых таксонов свободноживущих нематод не вполне соответствует общему характеру распределения ареалов в океане. При сравнении более или менее хорошо известных нематофаун получается, что в разных отдалённых друг от друга районах полносолёных морей соотношение числа видов по отрядам нематод примерно одинаково (Чесунов, 1981). Специальными исследованиями показано, что в разных точках тропического пояса Мирового океана, в сообществах нематод на сублиторальных карбонатных песках, несмотря на широкое географическое разделение, доминируют одни и те же или близкие роды. Это также верно на уровне семейств: во всех точках на карбонатном песке тропических мелководий доминировали *Desmodoridae*, далее шли *Chromadoridae* и *Xyalidae* (Boucher, 1990; Kotta, Boucher, 2001). Даже если сравнивать наборы таксонов в тропическом и умеренном поясах, то различия окажутся совсем невелики. Ни одно из известных 53 морских семейств не ограничено тропическим или умеренным поясами (если не считать одновидовых *Simpliconematidae*, *Bodonematidae* и *Fusivermidae*). Преимущественно тропическим является семейство *Aronchiidae*, но это слишком маленькая и редко встречающаяся группа, чтобы адекватно представлять её распространение. Правда есть несколько небольших родов, как будто ограниченных только тёплыми водами: *Cynura* (*Leptolaimidae*), *Cytolaimium* (*Trefusiidae*), *Demonema* (*Selachinematidae*), и *Prooncholaimus* (*Oncholaimidae*).

Далее, есть довольно хорошо документированные примеры как зонального или провинциального, так и космополитического распространения отдельных видов. Например, *Metachromadora vivipara* — бореальный литоральный вид. Эта нематода многократно регистрировалась в Белом море, Мурмане, Финмарке, в средней Норвегии, в Датских проливах и Кильской бухте Балтийского моря, на восточных, южных и западных побережьях Северного моря, в Ла-Манше, Ирландском море и на северо-западе Великобритании (Чесунов, Краснова, 1985; Краснова, 2003). *M. vivipara* хорошо опознаётся по форме тела и красноватой окраске, что минимизирует ошибки в её определении.

С другими видами далеко не так просто. Например, *Steinera pilosa* (Cobb 1914) впервые открыта в антарктических водах, хорошо описана по материалу с

побережья Чили (Lorenzen, 1978a), затем в Эресунне и Кильской бухте, в Аравийском море и Бенгальском заливе (Gerlach, Riemann, 1973), и, наконец, в Белом море (Чесунов, 1990б). Означает ли такой набор местонахождений, что это космополитический вид? Регистрации в Балтийском море не сопровождаются промерами и иллюстрациями. Регистрации в Индийском океане, скорее всего, относятся к другим видам: аравийские и бенгальские особи заметно отличаются от переописания Лоренцена. Беломорские особи довольно хорошо совпадают с переописанием Лоренцена, однако отличаются несколько большей длиной тела (1639–1798 мкм против 1210–1590 мкм), положением вульвы на теле ( $V=66,7\%$  против  $56-62\%$ ), более длинными спикулами (57,6–75,9 мкм против 37–43 мкм). Насколько значимы эти различия? Хотя я однозначно отнёс беломорских штейнерий к виду *S. pilosa*, надо признать, что для решения таких вопросов нужно тщательное исследование границ изменчивости близких видов. В условиях недостатка работ по индивидуальной и, тем более, географической изменчивости видов решающее значение приобретает субъективное представление специалистов о том, какие границы морфологической изменчивости должны быть у вида морских нематод. Вообще, как известно, таксономисты делятся на психологические типы объединителей (lumpers) и дробителей (splitters), с широким и узким пониманием изменчивости морфологического вида у нематод. В нематологии, как и в других областях зоологии, решения о видовой самостоятельности нередко принимаются скорее на основании собственного опыта и собственных представлений о границах изменчивости вида, чем по результатам изучения внутри- и межпопуляционной изменчивости, и географического распространения.

Такие виды, как, например, *Halalaimus gracilis*, *Anoplostoma viviparum*, *Anticoma acuminata*, *Chromadora nudicapitata*, *Spilophorella paradoxa*, *Paracanthonchus caecus*, *Geomonhystera disjuncta*, *Daptonema setosum*, *Theristus flevensis* и многие другие регистрировались практически во всех широтных зонах и биогеографических областях, причём нередко регистрации сопровождаются иллюстрациями, промерами и описаниями. Очень часто при сравнении описаний экземпляров одного вида из разных географических областей никаких существенных различий найти не удаётся, и правомерность таксономической идентификации, таким образом, подтверждается. Однако также нередко описания не совпадают по каким-то признакам — тогда появляются сомнения в верности определения и, соответственно, в географическом распространении. На нескольких примерах Платонова (1976) показала, что некоторые виды Leptosomatidae с космополитическим или очень широким распространением являются сборными. Однако естественно, что если один вид дробится на два или несколько, то эти новые виды остаются близкими друг другу, то есть проблема широты распространения видов и сходства фаун нематод не снимается. Очевидно, среди нематод действительно много видов с очень широкими ареалами.

Всё вышесказанное относится к шельфам океанов и морей нормальной океанической солёности. Отдельно в конце главы будут рассмотрены особенности фаун водоёмов с пониженной солёности и глубоких зон океана.

## Расселение нематод в пространстве

Как может происходить расселение нематод в пространстве? Ведь у них нет планктонных личинок. В опытах по колонизации безжизненного (дефаунированного) осадка показано, что в сублиторали ёмкости с первоначально стерилизованным грунтом очень быстро заселяются нематодами из окружающего фонового донного осадка — через немногие месяцы в экспериментальных садках оказываются почти те же виды и в тех же отношениях, что в близлежащем осадке (Olafsson, Moore, 1992). Однако широкие ареалы нематод заставляют предполагать существование у них более мощных средств преодоления больших пространств. В специальном исследовании Герлах перечислил несколько возможных способов расселения организмов мейофауны в пространстве (Gerlach, 1977a): 1) по воздуху с помощью птиц — именно так, по его мнению, были заселены морскими нематодами солончатые водоёмы в Германии, расположенные в 150 км от ближайшего морского побережья; 2) дрейфующими льдинами, оторвавшимися во время прилива от грунта литорали и несущими на нижней поверхности примёрзший слой донного осадка; 3) с саргассами и обросшими плавающими предметами (плавником); 4) с водой балластных танков кораблей нематоды могут перевозиться из порта в порт; 5) вымывание в из осадка в толщу воды и перенос течениями. Первые четыре способа, наверное, имеют более частное значение, тогда как последний способ более универсальный. На нём можно остановиться подробнее.

Нематоды нередко, особенно на прибрежных мелководьях обнаруживаются в толще воды. Особенно много нематод и других организмов мейофауны оказывается над дном во время штормов, когда грунт размывается водой, а вверх пассивно поднимаются животные вместе с частичками осадка. Хотя при усилении придонного течения животные мейофауны мигрируют вглубь осадка, однако всё равно какая-то часть их вымывается из грунта. Эта взвесь переносится горизонтальными течениями на километры. При затухании шторма неживые и живые частицы снова оседают на дно (Palmer, 1988a). При этом важно, что соотношение видов в столбе воды нередко оказывается отличным от состава видов в подлежащем осадке. В отливных литоральных потоках на побережье Южной Каролины (атлантическое побережье США) оказалось непропорционально много особей рода *Metachromadora*, а именно *M. chandleri* и *M. obesa*. Видимо, эти вялые нематоды легко вымываются из осадка, поскольку у них не получается быстро уйти вглубь осадка при усилении течения (Eskin, Palmer, 1985). В исследовании расселения разных групп мейофауны на литорали Мэна (атлантическое побережье США — Commito, Tita, 2002) показано, что в толщу воды попадают и разносятся течением преимущественно нематоды трофической группы соскрёбывателей (2А, см. гл. 4), которые в основном обитают в самом поверхностном слое осадка. Напротив, доля бактериофагов, преобладающих в более глубоких слоях грунта, в толще воды снижена.

Краснова (1998) попыталась оценить перенос нематод в толще воды с помощью ловушек (стеклянных цилиндров), установленных на разных горизонтах литорали Белого моря. Частота попадания нематод в ловушки не коррелировала

с их суммарной плотностью на литорали, а соотношение разных видов в уловах не отражало их относительное обилие в подлежащем осадке. В толщу воды вымываются преимущественно мелкие виды и младшие личинки крупных видов. Как показали специальные опыты, разные виды погружаются в столбе воды с разной скоростью. Это зависит и размера и формы тела, и от поведения нематоды в толще воды. Большинство бентосных видов, попав в толщу воды, просто гибнут и разгибают тело, и медленно погружаются. *Anoplostoma* может прикрепляться спиннеретой к поверхностной плёнке воды и долго висеть. *Daptonema* spp. извиваются и ускоряют своё движение вниз, а *Desmodora communis* может активно перемещаться вверх. *Monoposthia costata* может активно плыть в любом направлении. Нитевидная *Trefusia zostericola*, попав в толщу воды, сворачивается в мячик и таким образом быстро погружается (личное наблюдение); дополнительно об этом — см. гл. 3.

## Солоноватые водоёмы и эстуарии

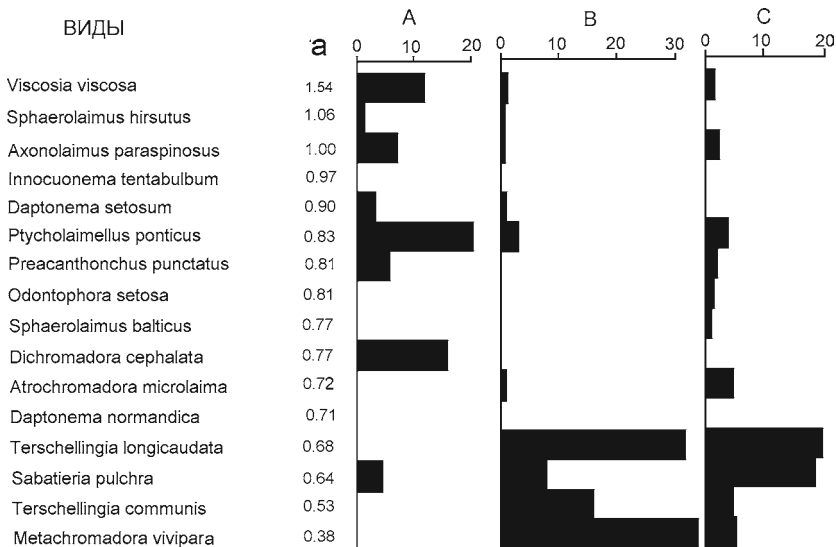
Будучи вездесущими обитателями водной среды, нематоды, конечно, живут не только в условиях стабильной гидрохимии океана и окраинных морей. Морские нематоды также обитают в бассейнах пониженной солёности (например, Белое, Чёрное, Балтийское), в эстуариях, на литорали и в супралиторали с их неустойчивым солёностным режимом, а также в больших и малых континентальных солоноватых озёрах, полностью изолированных от моря.

### Литораль

Нематоды приливно-отливной зоны периодически подвергаются резким изменениям осмотических условий: при отливе возможно сильное испарение, отчего солёность грунтовой воды повышается, либо выпадение дождя, тогда солёность понижается. Однако, конечно, виды разной таксономической принадлежности и разных горизонтов литорали в разной степени адаптированы к резким сменам солёности. Краснова (2003) исследовала устойчивость к опреснению у пяти видов нематод с литорали Белого моря. Самым устойчивым оказался *Enoplus demani*: даже в пресной воде эноплусы продолжали двигаться 3–4 минуты, тогда как остальные виды теряли подвижность через 0,5–2 минуты пребывания в пресной воде. Пороговая солёность для *E. demani*, при которой активность нематод не снижается, равна 10‰. Такой же порог оказался у *Metachromadora vivipara*. Самым выносливым видом оказалась *Anoplostoma rectospiculum*, с порогом чувствительности к опреснению 7‰. У *Desmodora communis* порог чувствительности в области 11–13‰, а у *Monoposthia costata* — ещё выше. Быстрота выхода разных видов из шокового состояния при возвращении в воду нормальной солёности соответствует последовательности видов по пороговым солёностям. В специальном исследовании показано, что виды верхней литорали имеют большую способность к осморегуляции, чем виды средней и, тем более, нижней литорали (Forster, 1998).

## Фауна эстуариев

В общем, разнообразие нематод понижается по мере опреснения воды. Однако уменьшение числа видов нематод по мере понижения солёности идёт не так быстро, как убывание разнообразия макрофауны. Что касается численности особей, то она не только не ниже, но нередко даже выше в эстуариях. Рекорд плотности населения нематод установлен именно в эстуарии: на заиленном грунте эстуария Лайнер в Англии (район Плимута) оказалось 23 млн. особей на 1 м<sup>2</sup> (Warwick, Price, 1979). Распределение видов нематод по градиенту солёности детально исследованы в нескольких эстуариях северо-западной Европы. В каждом из них выявлено около 120 видов нематод, хотя реальное разнообразие, видимо, выше, около 200 видов (Bouwman, 1983). Как и в отношении макрофауны, наибольшее разнообразие всегда отмечалось в морской части эстуария. По направлению к устью реки нематофауна беднеет. Так в эстуарии Экса (Великобритания) в нижней зоне со средней солёностью 30‰ выявлено 72 вида, в зоне 21‰ — 30 видов, в зоне 6‰ — 10 видов (Warwick, 1971). Риман выделил девять последовательно сменяющихся друг друга группировок видов вдоль эстуария Эльбы (Riemann, 1966a). По данным Герлаха (Gerlach, 1953), на побережье германских морей на переходе от пресной воды к морской наименьшее число видов нематод приходится на зону 5‰, то есть на зону «минимума видов» Ремане (Remane, 1934). Все авторы отмечали более резкое, по



**Илл. 11.1.** Доли видов (%) в сообществе нематод в трёх точках эстуария Теймар, Великобритания. Виды распределены сверху вниз в порядке уменьшения интенсивности дыхания. **а** — коэффициент в уравнении  $R = aV^{0.75}$ , где  $R = nI \text{ O}_2/\text{экз}/\text{час}$  при 20 °C;  $V = nI$ . Средняя солёность по горизонтам эстуария, ‰: **А** — верхний уровень эстуария (Clifton); **В** — средний уровень эстуария (Neal Point); **С** — нижний уровень эстуария (West Mud) (из: Warwick & Gee, 1984).



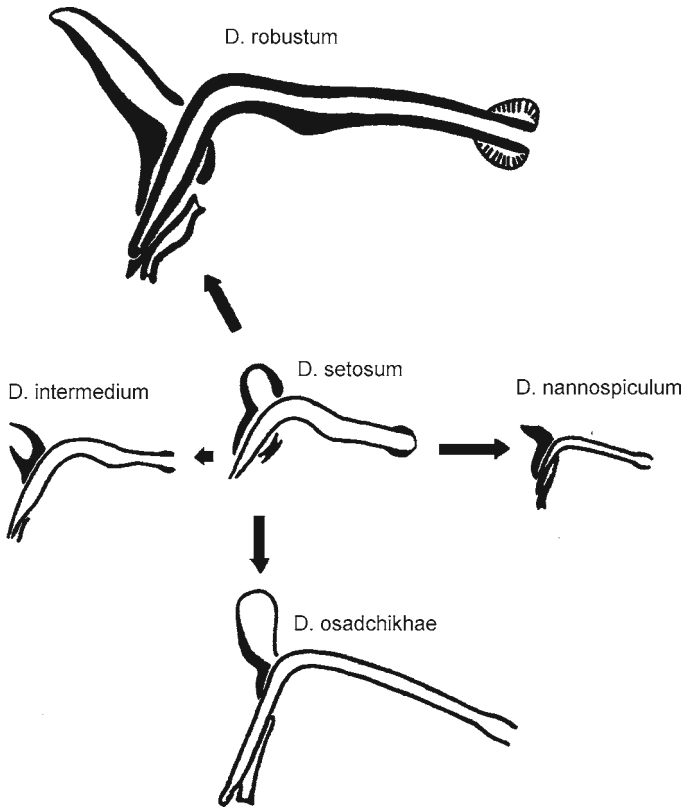
сравнению с другими отрядами, уменьшение видов десмодорид по направлению к источнику пресной воды (Gerlach, 1953; Riemann, 1966a; Bouwman, 1983). Наверное, отряд *Desmodorida* в целом является наиболее стеногалинным.

Интересно, что как показано на примере Эмса (Нидерланды), огромное большинство видов нижней, морской части эстуария неизвестно за пределами европейских вод, тогда как солоноватоводные виды средней и верхней частей эстуария обитают и на побережьях других континентов (Bouwman, 1983). Автор объясняет это предполагаемым сходством физических, химических и биологических условий во всех солоноватых биотопах. Ещё одна вероятная причина может состоять в том, что в верхней части эстуария вода более подвижна, соответственно, нематоды этой зоны чаще отрываются от грунта, более адаптированы к длительному пребыванию в толще воды и, соответственно, более эффективно расселяются.

Ещё одна любопытная особенность: по градиенту солёности распределены виды, различающиеся по физиологии (илл. 11.1). В нижней точке эстуария Теймар (Плимут, Великобритания) преобладают виды с низкой интенсивностью дыхания и, видимо, длинным временем генерации: *Metachromadora vivipara*, *Terschellingia longicaudata* и *T. communis*, *Sabatieria pulchra*. Эти виды одновременно характеризуются маленькой невооружённой или слабо вооружённой стомой. В верхней точке эстуария, наоборот, доминируют виды с высокой интенсивностью дыхания — это хромадориды с вооружённой стомой (*Ptycholaimellus ponticus*, *Dichromadora cephalata*, *Hypodontolaimus geophila*) и *Viscosia viscosa*, хищник-падальщик (Warwick, Gee, 1984). Получается, что в верхней точке эстуария сообщество образовано в большей мере оппортунистическими, а в нижней точке консервативными видами. Другими словами, сообщество нижней точки эстуария, где колебания солёности не такие резкие, сообщество более стабильное или климаксное.

## Нематоды внутренних солоноватых озёр

Другая группа солоноватых бассейнов — внутренние, изолированные от моря озёра. Они есть и в Центральной Европе (Meul, 1955), однако наиболее известны крупные и гигантские озёра аридного пояса Евразии — Каспийское море (13‰), Аральское море (до усыхания около 10‰, ныне до 90-100‰), Иссык-Куль (5–6‰), многие озёра Монголии с разной солёностью (Чесунов, 1983а, 1983б; Цалолихин, 1985; Лемзина, 1989). В этих водоёмах не только низкая солёность, но и соотношение солей изменено по сравнению с океаном: относительно меньше ионов натрия и хлора, относительно больше кальция, сульфатов и гидрокарбонатов. Хотя внутренние озёра отделены от ближайших морей сотнями и даже тысячами километров, их нематоды относятся к обычным эстуарным видам или, по крайней мере, к тем родам, чьи виды живут в окраинных солоноватых морях, лиманах и эстуариях Европы. Таким образом, нематодофауна внутренних солоноватых озёр Евразии имеет морское происхождение. Это довольно трудно объяснить: многие из таких озёр в Центральной Азии никогда не соединялись с океаном, а образовались в бессточных котловинах спустя многие миллионы лет после отступления моря. Фауна внутренних солоноватых озёр гораздо беднее морской: даже в таком гигантском и долго



**Илл. 11.2.** Эндемичная радиация видов группы *Daptonema setosum* (Xyalidae) по форме копулятивного аппарата в Каспийском море (из: Чесунов, 1983б).

существующем бассейне как Каспийское море, отмечено всего около 50 видов. Во внутренних солоноватых озёрах нет многих больших семейств и отрядов, типичных для моря, например Enoplidae, Leptosomatidae, Phanodermatidae, Trefusiidae (из Enoplida), Selachinematidae (из Chromadorida), Ceramonematidae, Diplopeltoideidae (из Plectida), полностью отсутствуют Desmodorida и Desmoscolecida<sup>11</sup>, но относительно повышена доля отряда Monhysterida. В некоторых водоёмах обнаружены новые виды, из которых некоторые, возможно эндемичные (Чесунов, 1983б). В Каспийском море имеются даже группы близких видов, очевидно местного происхождения, например, виды группы *Daptonema setosum* (илл. 11.2). Нематоды морского происхождения найдены также в подземных солоноватых и даже пресных водоёмах и источниках Центральной Азии и Северной Африки, например, виды *Oncholaimus* и *Halalaimus* (Гагарин, 1976; Coomans, Jacobs, 1983; Coomans, Heyns, 1983).

Отдельный интерес представляют ксиалиды солоноватого Каспийского моря. Этот громадный водоём не соединён с океаном и потому географически является озером.

<sup>11</sup> Один вид *Desmoscolex* только что обнаружен в Каспийском море.

Общая солёность воды составляет около 13‰, а соотношение отдельных солей несколько отличается от типичного океанского. Фауна свободноживущих нематод небогата: зарегистрировано немногим более полусотни видов свободноживущих нематод, в основном это формы идентичные или близкие тем, что обитают в эстуариях Европы (Чесунов, 1983а, б). Всего в Каспийском море выявлено 11 видов Хуалидае, причём некоторые описаны как новые виды (Чесунов, 1980). Среди них особенно любопытно собрание форм, близких к *Daptonema setosum* (*D. robustum*, *D. osadchikhae*, *D. intermedium*, *D. nannospiculum*), которые пока неизвестны за пределами Каспийского моря. Эти виды существенно различаются между собой по размерам тела и степени развития соматических щетинок, а также по экологии. Однако они объединяются одним типом строения копулятивного аппарата. Единый план строения спикул и рулька позволяет предполагать близкое филогенетическое родство этих видов. Предком каспийских даптонем могла быть форма близкая или идентичная *D. setosum*. Этот вид обычен в солоноватых морях, эстуариях и на литорали полносолёных морей Европы и других частей света; обнаружен и в Каспийском море. Предполагается, что попав в Каспийское море, *D. setosum* или близкая форма стала родоначальницей целого букета местных видов. С конца плиоцена Каспий несколько раз повышал свой уровень и соединялся с Чёрным морем узким Манычским проливом, по которому каждый раз могли проникать на восток эвригалитные виды, такие как *D. setosum*. В Каспии они попадали в благоприятствующие видообразованию условия замкнутого или полужамкнутого гигантского водоёма, где из них сформировались местные расы.

## Морские нематоды в средах с нулевой солёностью

Морские по происхождению нематоды нередко встречаются и в абсолютно пресной воде. Так, например, в пресноводном озере на острове близ Новой Гвинеи открыт *Oncholaimus balli* — и это не первый, а третий вид морского рода из пресных водоёмов: ещё раньше в водопаде на острове Ява обнаружен *O. aquaedulcis*, а в Южной Африке *O. deconincki* (Nicholas, Stewart, 1984). Некоторые морские виды проникают в реки выше границы влияния морских приливов. В пресной зоне Эльбы, выше верхней границы эстуария встречается 12 видов морского происхождения (Riemann, 1966а). Далеко из солоноватой зоны эстуариев в пресную зону нижнего течения европейских рек проникает *Paracyatholaimus intermedius*, а представитель морского рода *Chromadorita leuckarti* вообще широко распространена во внутренних пресных водоёмах Европы. Время от времени в пресных водоёмах встречаются *Axonolaimus spinosus*, *Theristus meyli* и *Neochromadora izhorica*. И, наконец, морские элементы обнаружены даже в почве. Правда, это единичные виды — например, *Penzancia terricola* и *Theristus panonicus* (Andrássy, 1985) или несколько видов большого рода *Desmoscolex* (Decraemer, Sturhan, 19972). Проникновение элементов морской фауны в неморские биотопы — любопытный экологический и эволюционный феномен, показывающий возможности исторического расселения нематод в ходе их филогенеза.

Во внутренних водоёмах тропического пояса также обнаруживаются морские по происхождению виды нематод. Считается, что в пресных водах тропиков доля

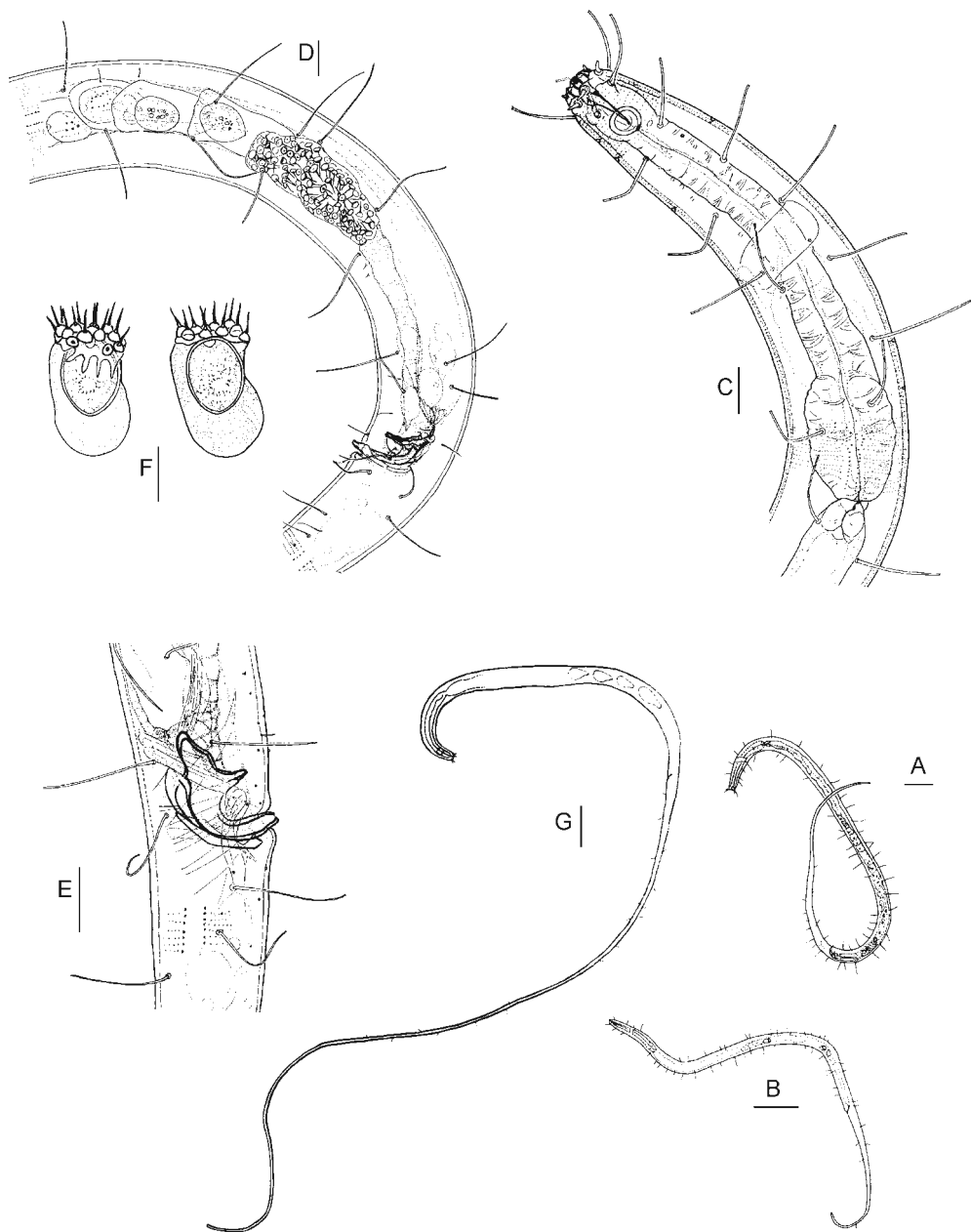
морских элементов увеличена, по сравнению с зоной умеренного климата (правило Мартенса). Это обобщение в основном иллюстрируется примерами из рыб и макробентосных беспозвоночных — именно в тропических реках и озёрах можно найти акул и скатов, таксонотных двустворчатых моллюсков и усоногих раков, богатое разнообразие крабов. Риманн специально сравнивал исследованные им фауны нематод реки Эльбы (Германия) и прибрежных водоёмов реки Магдалены (Колумбия) и нашёл в обоих районах примерно равное число талассогенных видов (Riemann, 1975). По этим и другим данным интенсивность колонизации пресных вод морскими нематодами не имеет межширотных различий, в отличие макробентосных организмов.

## Большие глубины океана

В последние полтора десятилетия интересы морской нематологии сосредоточились на глубинных зонах океана. Глубоководная бенталь мирового океана включает материковый склон (батиааль, глубины примерно 200–3000 м), ложе океана (абиссаль, в среднем 3000–6000 м), а также впадины (ультраабиссаль, до 11000 м) и подводные горы, поднятия на ложе (талассобатиааль). В целом глубоководные области занимают 92–93% всей площади Мирового океана. Фауна нематод этих пространственно необозримых областей только начала изучаться. Например, о структуре сообществ глубоководных нематод на видовом уровне к середине прошлого десятилетия опубликовано только восемь работ (Boucher, Lamshead, 1995); к нынешнему году их число возросло в полтора раза.

В батиаали-абиссали есть роды и семейства нематод, практически неизвестные на шельфе. К ним относятся, например, *Benthimermithidae* (илл. 10.6), проводящие часть жизни в других беспозвоночных, и *Rhaptorhyreidae* (илл. 9.5), загадочные нематоды, видимо, существующие за счёт своих внутренних бактериальных симбионтов (Чесунов, 1997; Miljutin et al., 2006). Преимущественно глубоководными являются виды *Acantholaimus* (семейство *Chromadoridae*) (илл. 11.3). Это род демонстрирует широкую морфологическую радиацию в глубоководье, которая выражается в разнообразии ротовых аппаратов, а также в размерах и форме тела (Gerlach et al., 1979). Однако большинство видов глубоководных нематод относится к широко распространённым родам, обильно представленным на мелководьях: *Halalaimus*, *Microlaimus*, *Sabatieria*, *Leptolaimus*, *Desmoscolex* и др.

Ложе океана на большем протяжении представляется почти пустынной монотонной равниной, образованной тонкозернистыми осадками — илами. Однако местами в глубоководье встречаются регулярные сильные придонные течения — в таких участках осадок крупнозернистый. Местами, особенно на крутых склонах батиаали и талассобатиаали дно сложено камнями и скалами. Горизонтальное и вертикальное распределение глубоководных нематод и мейофауны во многом определяется двумя необходимыми условиями — наличием доступной пищи и кислорода. Содержание органического вещества в осадке уменьшается с ростом глубины. Глубоководные сообщества, за исключением гидротерм, получают пищу в основном



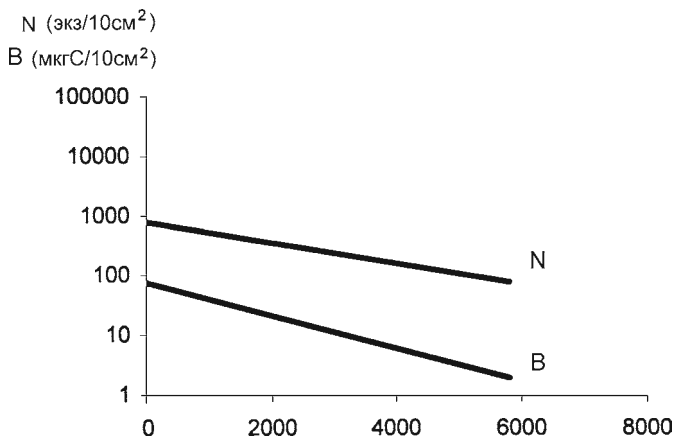
**Илл. 11.3.** *Acantholaimus calathus* (A-F) и *Acantholaimus* sp. (G) (Chromadoridae). A: общий вид самца. B: общий вид самки. C: передняя часть тела самца. D: задняя часть тела самца. E: копулятивный аппарат самца. F: гигантские сперматозоиды со склеротизированными элементами («гвоздиками»). G: общий вид самца *Acantholaimus* sp. Масштаб: A — 50 мкм; B, G — 100 мкм; C, E, F — 10 мкм; D — 20 мкм (A-F — из: Gerlach et al., 1979. G — из: Riemann, 1974).

сверху, в результате фотосинтетической деятельности микроскопических водорослей и, в какой-то степени, локально, из наземных источников. Поэтому плотность и биомасса нематод определяется величиной первичной продукции в поверхностном, фотическом слое пелагиали. В отличие от мелководий, глубинные слои осадка обычно содержат достаточное количество кислорода, который здесь не является лимитирующим фактором — поэтому абиссальные нематоды могут довольно далеко проникать вглубь ила (Thiel, 1983; Vincx et al., 1994).

Самые первые количественные исследования мейофауны и нематод глубоководья начались ещё в середине 1960-х годов. Сбор материала здесь имеет свои особенности, связанные, главным образом, с труднодоступностью биотопа, а также со своеобразием его населения. Наиболее адекватным орудием отбора грунтовых проб является мультикорер. Это набор закрывающихся трубок на общем каркасе. Мультикорер позволяет доставить материал на борт судна почти без потерь (в отличие от традиционных дночерпателей, например, «Океана», где неизбежно размывается самый поверхностный слой осадка вместе фауной). В трубках мультикорера не нарушается фактура осадка, сохраняется вертикальная стратификация населения и всех параметров среды. Наконец, с помощью мультикорера, где расстояние между крайними трубками может быть более метра, можно изучать микромасштабное распределение мейофауны. Глубоководный осадок нередко состоит из настолько мелких и гидродинамически лёгких частиц, что предварительное перемешивание и отмучивание становится неэффективным и, более того, приводит к потерям животных. Для разбивки плотных фекальных комочков пробу можно подвергнуть действию ультразвука и для облегчения отбора животных окрасить бенгальской розой (Thiel, 1983). Из года в год, с 1960-х годов исследователи получали всё более высокие показатели численности мейобентоса - и всё благодаря постоянному прогрессу техники отбора проб и выделения организмов. Ныне пробы глубоководных осадков принято просеивать через последовательность сит с размером ячеек 500, 250, 125, 64 и 32 мкм.

Нематоды на больших глубинах, как и повсюду в море, самый важный компонент мейофауны. Хотя в целом плотность населения нематод понижается с ростом глубины (илл. 11.4 N), в абсолютном выражении они составляют самую обильную группу многоклеточных животных (Metazoa) в глубоководье ( $2 \times 10^4 - 2 \times 10^5$  экз/м<sup>2</sup>). Относительное обилие нематод растёт с глубиной, достигая 80-99% всей мейофауны или 95% всех многоклеточных животных, мейо- и макрофауны (Jensen, 1988; Soetaert, Neir, 1995; Vincx et al., 1994).

И глубоководные нематоды, и другие организмы мейофауны в среднем меньше по размерам, чем их шельфовые родственники. Масса тела глубоководных нематод в среднем примерно в десять раз меньше, чем у нематод мелководий на сходных осадках (илах) (Jensen, 1983a). В Средиземном море, около Корсики средняя длина тела нематод (без учёта нитевидной части хвоста) оказалась 641 мкм на глубине 160 м, 593 мкм на 280 м, 576 мкм на 530 м, 545 мкм на 820 м, 516 мкм на 990 м, 507 мкм на 1220 м. Параллельно на той же трансекте уменьшалась средняя масса нематод, от 0,1 мкг (сухого веса) на шельфе до 0,04 мкг на максимальной глубине (Soetaert, Neir, 1989). По расчётам Удалова с соавторами размерный спектр нематод меняется



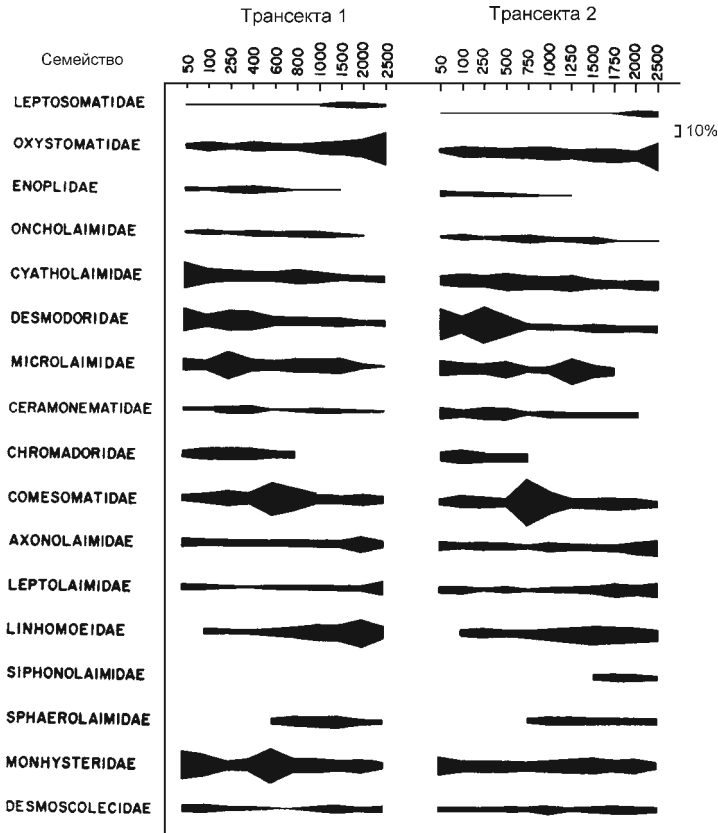
**Илл. 11.4.** Численность (N) и биомасса (B) нематод в градиенте глубин (обобщение по Мировому океану). Вертикальная ось — плотность населения нематод (N) в виде числа особей на 10 см<sup>2</sup> поверхности осадка и биомасса (B) в виде количества органического углерода на 10 см<sup>2</sup> осадка. Горизонтальная ось — глубина океана в метрах (с любезного разрешения В.О. Мокиевского, по материалам Udalov et al., 2005)

дискретно на глубине, соответствующей кромке шельфа; тенденция уменьшения размеров нематод с глубиной более ясно выражена в олиготрофных, чем в эвтрофных областях океана (Udalov et al., 2005). Организмы макрофауны также по мере роста глубины уменьшаются в размерах и переходят в категорию мейофауны — этим, в частности, объясняется увеличение соотношения мейобентоса и макробентоса с увеличением глубины (Thiel, 1983).

Нематоды, как и другие животные абиссали, зависят от органического вещества, которое создается в поверхностном фотическом слое. На дно опускается органический материал в виде мёртвого фитопланктона (морской снег), фекальных комочков, а также трупов пелагических животных, которые либо прямо питались фитопланктоном, либо поедали животных, питавшихся фитопланктоном. Этот материал постепенно усваивается бактериями и мейофауной донного осадка. В местах с более мощным поступлением органического вещества на дно мейофауна и нематоды имеют большую плотность населения и более крупные средние размеры видов в сообществе. Например, в Северной Атлантике, районе с высокой сезонной первичной продукцией (точка к западу от Британских островов, гл. 4850 м) плотность населения нематод определена в 254 особ./10 см<sup>2</sup>, тотальная влажная биомасса нематод 54,16 мкг/10 см<sup>2</sup>, средняя сырая индивидуальная масса одной нематоды 0,0511 мкг. Те же величины в олиготрофном районе к западу от Мавритании оказались соответственно 89 особ./10 см<sup>2</sup>, 8,52 мкг/10 см<sup>2</sup> и 0,0241 мкг (Vanreusel et al., 1995).

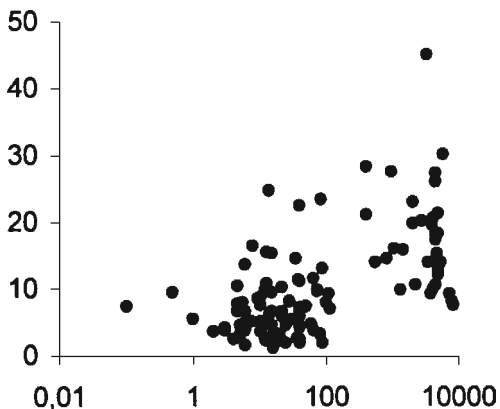
Глубоководные нематоды могут глубже, чем мелководные, проникать в толщу тонкозернистого осадка. Дело в том, что на шельфе в толще грунта нередки крутые градиенты по кислороду, соединениям азота и серы, что отражается на вертикальном распределении нематод в колонке осадка. Например, в сублиторали пролива Эресунн сообще-

ства нематод существенно различаются в поверхностном кислородном и глубинном сульфидном слоях (Jensen, 1983a). Однако в глубоководных осадках градиенты распределения этих веществ менее резки, а вертикальное распределение нематод, соответственно, менее стратифицировано: поверхностные и глубинные слои населены одними и теми же видами, но разным соотношении (Vivier, 1978, цит. по Soetaert et al., 1995). Правда, в толще глубоководного донного осадка сохраняются два других важных градиента — по плотности грунта и наличию органических пищевых веществ, доступных для нематод. На большой глубине на дно поступает гораздо меньше органического материала, который окисляется, в основном, у поверхности осадка — таким образом, в толще осадка кислород очень мало расходуется на окисление органики. Из обобщения нескольких данных по вертикальному распределению нематод в глубоководных осадках северо-восточной Атлантики получается, что в поверхностном сантиметре сосредоточено 40–60% всех особей; вглубь осадка численность нематод постепенно уменьшается (Vincx et al., 1994). Интересно, что в более глубоких слоях осадка нематоды среднем длиннее (Jensen, 1988; Soetaert, Heip, 1989) и тоньше (преобладают



Илл. 11.5. Распределение и относительное обилие основных семейств нематод (доли в %%) в диапазоне 50–250 м по двум трансектам у побережья Северной Каролины, США. Горизонтальные оси — глубина в метрах (из: Tietjen, 1976).





**Илл. 11.6.** Изменение видового разнообразия нематод с глубиной океана. Вертикальная ось — значение индекса видового богатства Маргалефа (отношение числа видов  $S$  без единицы к логарифму числа особей  $N$ :  $(S-1)/\ln N$ ). Горизонтальная ось — диапазон глубин 0–1000 м (с любезного разрешения В.О. Мокиевского).

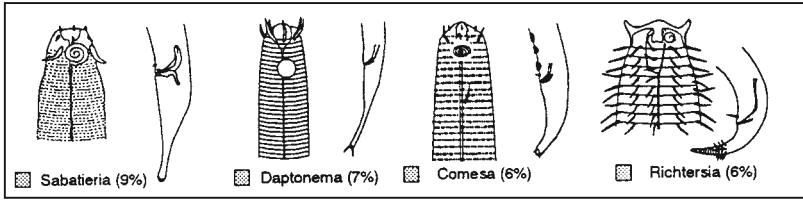
и Linhomoeidae повышаются. Desmodoridae и Microlaimidae распределены более сложно: их доли понижаются к кромке шельфа, потом повышаются в диапазоне нескольких сотен метров и снова плавно понижаются с дальнейшим ростом глубины. Доля Comesomatidae и Monhysteridae s.l. (Monhysteridae s.str. + Xyalidae) повышена в сообществе нематод в диапазоне глубин 500–1200 м (илл. 11.5). В целом можно говорить, что в абиссали преобладают семейства и роды с небольшой буккальной полостью, со слабым ротовым вооружением или без него, т.е. избирательные и неизбирательные детритофаги. В тех работах, где виды определялись или просто различались (Tietjen, 1976; Thiel, 1983; Jensen, 1988), отмечено увеличение видового разнообразия с ростом глубины (см. также илл. 11.6). Видовой состав глубоководных нематод пока очень плохо известен, что объясняется и чисто техническими трудностями из-за высокого разнообразия, и трудностями микроскопирования из-за очень малых размеров многих видов. Так, на семи станциях Норвежского моря (глубины 970–3294 м) обнаружены 92 вида нематод, из которых только четыре идентифицируются как известные для науки (Jensen, 1988). На трансекте 160–1220 м близ Корсики зарегистрировано 419 видов нематод. Из них 65 видов оказались ранее известными, причём 21 вид с этой

нитевидные) (Soetaert et al., 2002). Ещё одно любопытное наблюдение, сделанное в месте придонных течений и, соответственно, более грубого осадка (Thistle, Sherman, 1985). В поверхностном сантиметре осадка преобладают виды с относительно короткими хвостами, тогда как ниже 1 см на первый план выступают нематоды с длинным нитевидным хвостом, позволяющим, как полагают авторы, питаться с поверхности, а при необходимости быстро втягиваться глубже в грунт.

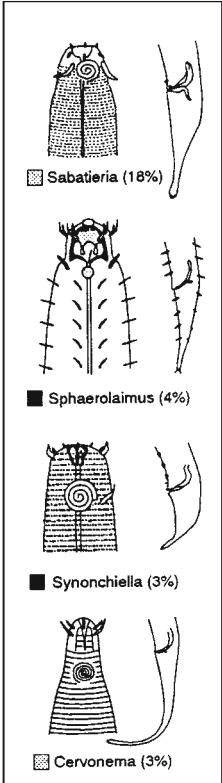
В большинстве публикаций по глубоководью разнообразие мейофауны и нематод анализируется только на уровне высших таксонов (например, Tietjen, 1976). С ростом глубины соотношение семейств отчётливо меняется: доли Cyatholaimidae и Chromadoridae уменьшаются (хромадориды и другие очень мелкие нематоды в этой работе могли недоучитываться), а доли Oxystominidae

**Илл. 11.7.** Сообщества нематод (в виде четырёх преобладающих родов) от кромки шельфа до абиссали. Графически представлены четыре преобладающие рода, в скобках их доли в сообществе. Круговые диаграммы отражают соотношение трофических стратегий (из: Soetaert, Neir, 1995).

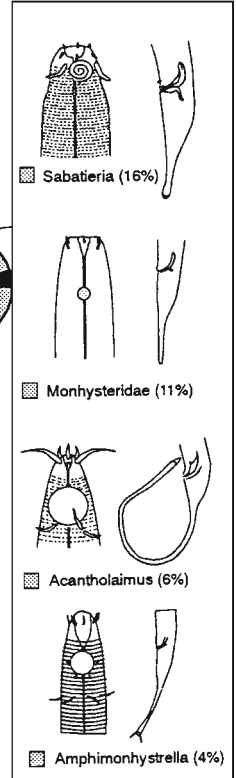
ШЕЛЬФ



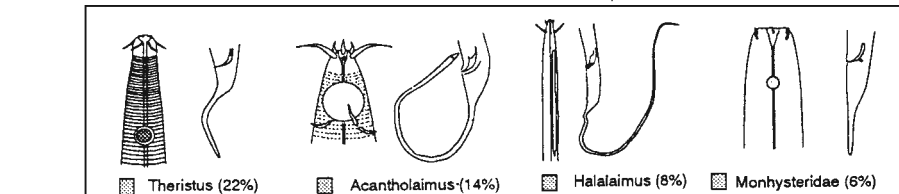
КАНЬОН



СКЛОН



ПОДНЯТИЕ/АБИССАЛЬ



Хищники+падальщики

Осадкоеды+соскрёбыватели

Илл. 11.7.

самой трансекты, а 36 видов из других глубоководных районов, в основном, из того же Средиземного моря и из Бискайского залива (Soetaert et al., 1995). В общем, в абиссали преобладают мелкие и очень мелкие Monhysteridae и Chromadoridae (иногда и Chromadoridae), за ними следуют Oxystominidae, Desmoscolecidae, Microlaimidae, Comesomatidae (Vincx et al., 1994). На абиссальной равнине в юго-восточной части Тихого океана наибольшую часть всего населения нематод составили виды *Acantholaimus* (Chromadoridae), и далее по убыванию идут *Xyalidae* gen. sp., *Thalassomonhystera* (Monhysteridae), *Desmoscolex* (Desmoscolecidae), *Halalaimus* (Oxystominidae) и *Diplopeltula* (Diplopeltula) (Vopel, Thiel, 2001).

Это высокое видовое разнообразие абиссали кажется тем более парадоксальным, что среда обитания в этой зоне очень монотонна. Иногда, несмотря на видимое разнообразие дна, даже близкие точки могут очень мало перекрываться по видовому составу (Jensen, 1988; Tietjen, 1989), однако пространственное распределение родов уже более равномерно (Thistle, Sherman, 1985; Vincx et al., 1994). Высокое разнообразие в глубоководных зонах — общебиологический феномен, касающийся не только нематод, но и всей фауны (Gage, 1996). Считается, что видовое разнообразие развивается и поддерживается в условиях физической стабильности биотопа, микромасштабной гетерогенности ландшафта, хищничества, продуктивности и дробной структурной организации местообитаний (Thiel, 1983). Абиотические условия на глубине действительно очень стабильны: здесь нет смены дня и ночи, поскольку сюда не доходит свет; температура и химические характеристики воды довольно постоянны. Что касается микромасштабной гетерогенности, она действительно имеет место, в виде биогенных структур, создаваемых макробентосными животными (норки, трубки и т. д.), или в виде неживых образований, например, в виде марганцевых конкреций, в щелях и трещинах которых собираются *Trefusia* spp., более редкие в окружающем осадке (Bussau et al., 1995). И всё же пёстрые ландшафты мелководий гораздо более гетерогенны, чем однообразные пространства абиссальной равнины. Поэтому высокое разнообразие в этой части Мирового океана пока не имеет удовлетворительного объяснения.

В целом соотношение разнообразия и глубины нелинейное, оно связано с другим отношением, глубины и продукции. Индексы разнообразия увеличиваются вниз к батиали/абиссали, а потом снова понижаются к ультраабиссали. Самое большое разнообразие нематод регистрируется в батиали и верхней абиссали, где оно нередко превышает разнообразие тропической и умеренной сублиторали. По некоторым данным пик разнообразия мейофауны (и, соответственно, нематод) приходится на глубину 4000 м (Boucher, Lambshead, 1995). В одной из работ собраны и проанализированы данные по батиметрическому распределению родов и сообществ на основании данных по Северной Атлантике и Средиземному морю (Soetaert, Heip, 1995). На кромке шельфа обильны роды *Sabatieria*, *Daptonema* и *Richtersia* и местами *Comesa*. Склон (батиаль) характеризуется промежуточным между кромкой шельфа и абиссалью составом преобладающих родов, здесь доминируют *Sabatieria*, *Acantholaimus*+*Spiliphera*, роды Monhysteridae, *Amphimonhystrella*, *Halalaimus* и *Richtersia*. На ложе (в абиссали) *Sabatieria* отступают перед *Theristus*, *Acantholaimus*, *Halalaimus* и Monhysteridae gen. spp. (илл. 11.7). Большинство родов всех трёх зон обладают очень маленькими зубами или вовсе их не имеют, что предполагает пита-

ние бактериями, грибами или мелкими протистами (Jensen, 1987a, 1988). Однако местами (Средиземноморский каньон) становится много хищников (*Sphaerolaimus*, *Synonchiella*, *Halichoanolaimus*, *Gammanema* и *Paramesacanthion*) и падальщиков (*Mononcholaimus*). В общем, падальщиков в глубоководной зоне океана очень мало, что, наверное, можно объяснить малым количеством недавно умерших организмов (Jensen, 1988): биомасса здесь низкая, а большинство видов долгоживущие. Наверное, Средиземноморский каньон действует как коллектор (скорее, трубопровод) органических материалов, исходящих с континента, что позволяет поддерживать более трофически сложное сообщество (Soetaert, Neir, 1995).

# Глава 12. Маргинальные биотопы морских нематод

## Арктический лёд

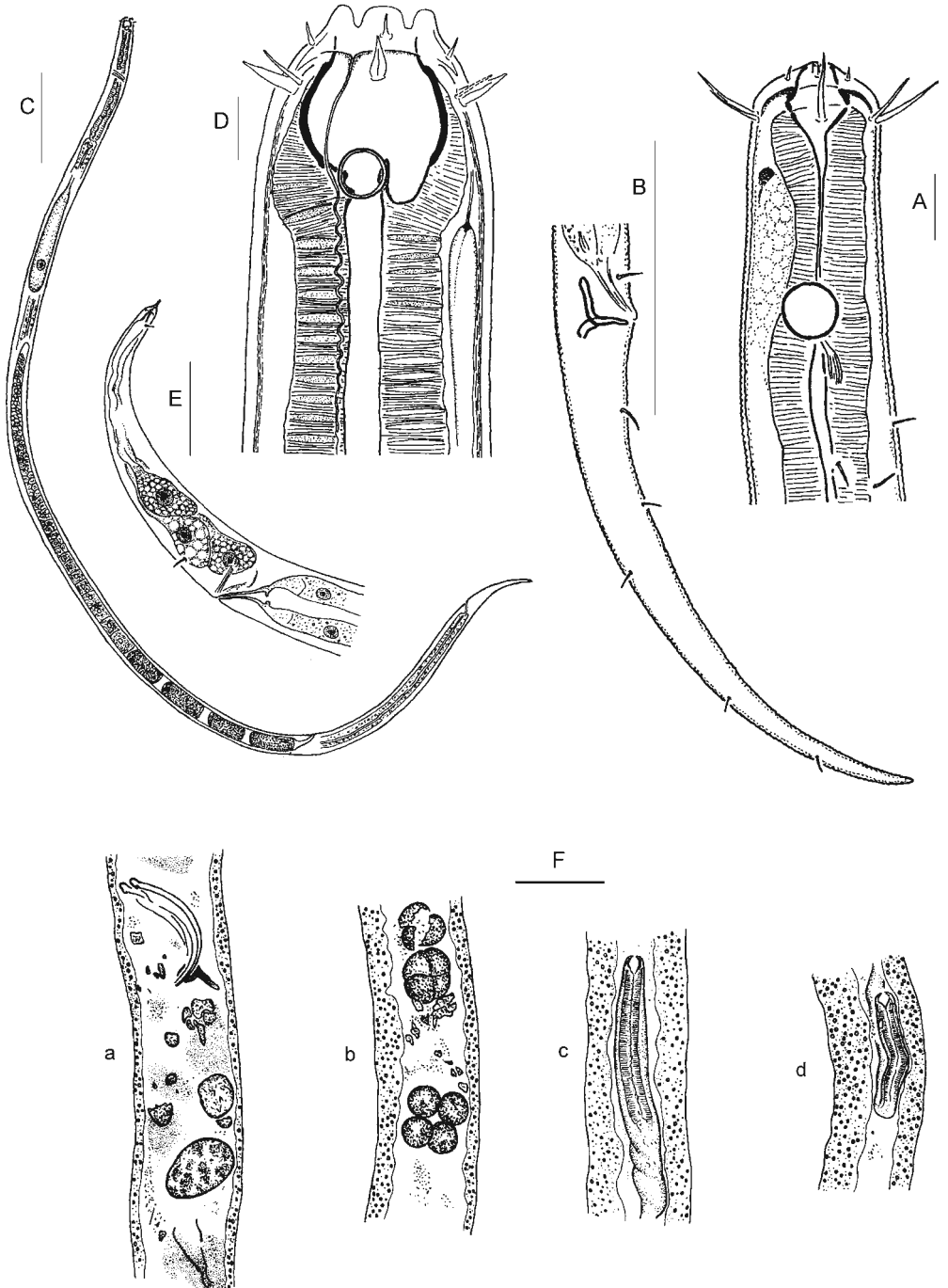
Одним из неожиданных событий морской нематологии в последние годы стало открытие уникального сообщества в толще арктического льда, где нематоды играют очень важную роль. По-видимому, одним из первых увидел живых ледовых нематод полярный исследователь И.А. Мельников. Однажды, во время работы на дрейфующей станции на многолетнем льду в центральной части Северного Ледовитого океана он растопил кусочек льда с буроватым пятном детрита внутри, положил его под микроскоп и увидел извивающихся червей! Позднее нематода была описана на кафедре зоологии беспозвоночных Московского государственного университета и получила научное название в честь своего первооткрывателя *Theristus melnikovi* (Чесунов, 1986в) (илл. 12.1 А, В).

### Среда обитания

Толщина морского арктического льда в среднем 3–5 м. Его кристаллическая структура меняется при переходе от верхних слоёв к нижним. Так, нижние слои льда состоят из ряда параллельных друг другу кристаллов. Верхний слой, пограничный со снежной поверхностью, имеет хаотическую кристаллическую структуру. Такое различие объясняется тем, что верхний слой, граничащий с воздухом, подвержен резким колебаниям температуры атмосферы (летнее таяние — зимнее охлаждение), в то время как нижний слой граничит с морской водой, температура которой остаётся круглый год более или менее постоянной. Форма и размеры межкристаллических пространств также изменяются по вертикали: в нижнем и среднем слое преобладают образования в виде капилляров и так называемых каналов стока рассола, а верхнем — виде ячеек. Именно эти заполненные рассолом полости, сообщающиеся с морской водой, служат жизненным пространством для теристуса и некоторых других мелких животных. Очевидно, система тесных межкристаллических пространств (их толщина 50–100 мкм и более) аналогична интерстициали, системе капиллярных пространств между песчинками в морском грунте, нормальному и основному биотопу водных свободноживущих нематод.

---

**Илл. 12.1.** Ледовые нематоды *Theristus melnikovi* и *Cryonema crassum*. **А:** голова самца *Th. melnikovi*. **В:** хвост самца *Th. melnikovi*. **С:** общий вид самки *Cryonema crassum*. **Д:** голова самки *C. crassum*. **Е:** хвост самки *C. crassum*. **Ф:** содержимое кишечника у четырёх особей *Cryonema crassum* (**а** — копулятивный аппарат неизвестной монхистериды(?); **б** — тетраспоры грибов(?); **с** — проглоченная личинка *Cryonema* sp.; **д** — проглоченная личинка *Theristus melnikovi*). Масштаб: А, Д — 10 мкм; В, Е — 100 мкм; С — 500 мкм; F — 20 мкм (А–Е — из: Чесунов и Портнова, 2005. F — из: Tchesunov & Riemann, 1995).



Илл. 12.1.

Солёность жидкой фазы, где обитают нематоды, непостоянна: летом она близка к солёности морской воды, то есть составляет около 30‰, а зимой, когда лёд охлаждается, и начинается внутриобъёмное льдообразование, рассол по всей толще становится более концентрированным, достигая 100‰. Температура льда у нижней поверхности довольно постоянна в течение года: от  $-1,4^{\circ}\text{C}$  до  $-1,8^{\circ}\text{C}$ , что примерно соответствует температуре контактирующей со льдом морской воды. У верхней поверхности температура льда меняется от  $0^{\circ}\text{C}$  летом до  $-20\dots 30^{\circ}\text{C}$  зимой.

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

## Биота льда

Какие же существа, помимо нематод, обитают во льду? Конечно, наиболее разнообразна жизнь на нижней, морской поверхности льда. Из растений сразу бросаются в глаза одноклеточные диатомовые водоросли. У некоторых видов ледовых диатомей клетки после делений не расходятся, а образуют цепочные колонии, уже различимые невооружённым глазом. На нижней поверхности арктического льда таким способом растёт *Melosira arctica*, образующая плотные колонии в виде шлейфов до полутора метров в длину. Кроме того, в кавернах и трещинках микрорельефа нижней поверхности распределены сгустки до 15–20 см из планктонных диатомовых водорослей. Распреснение тонкого контактного слоя не сказывается на фотосинтезе, поскольку все эти водоросли достаточно эвригаллины, то есть, способны существовать в широком диапазоне солёности. Вблизи и на поверхности нижней, морской стороны льда встречается несколько десятков видов животных — турбеллярий, полихет, копепод, бокоплавов и т. д. Их большая часть здесь, правда, временные гости.

В толще льда, в тесных межкристаллических пространствах могут существовать только микроскопические организмы. Это фотосинтезирующие хлорококковые водоросли, зелёные жгутиконосцы вольвоциды, динофлагелляты и, конечно, диатомеи. Интересно, что максимальное развитие диатомовых отмечено не на самой поверхности льда, а в толще слоя, близкого к границе раздела фаз вода-лёд. Здесь образуется массовое скопление клеток, придающее такому слою тёмно-коричневый цвет. Плотность населения одноклеточных водорослей в толще нижнего слоя льда выше, чем в воде подо льдом, а концентрация хлорофилла соответственно выше на три порядка. Из гетеротрофных организмов в толще льда отмечены грибы, бактерии, бесцветные жгутиконосцы, амёбы, фораминиферы, инфузории, веслоногие рачки. Однако доминируют в этой фауне нематоды.

Нематоды составляют основу так называемого криоинтерстициального сообщества, совокупности микроскопических организмов толщи льда. Как и другие обитатели толщи льда, нематоды, видимо, в основном существуют за счёт богатой для этих условий флоры. Все одноклеточные водоросли вегетируют в недолгий летний период, когда сквозь лёд проходит солнечная радиация. Водорослей летом может

быть так много, что они образуют сплошную причудливую бахрому на нижней поверхности, а толщу льда окрашивают своими пигментами в бурый цвет. Ксиалиды, подобные теристусам, не имеют специального ротового вооружения, позволяющего раскрывать или прокалывать раковинки и выпивать их содержимое. Они глотают диатомей целиком, как пилюли. Другим источником питания могут быть могут быть бактерии, также интенсивно размножающиеся летом. В зимних и весенних пробах кишечника *Theristus melnikovi* были пусты. Возможно, в период длинной полярной ночи нематоды вообще не питаются. При этом они не находятся в состоянии глубокой летаргии или по крайней мере быстро из неё выходят: по наблюдениям на дрейфующей станции, нематоды из растаявшего льда сразу были очень подвижны.

### Адаптации к условиям среды и жизненный цикл *Theristus melnikovi*

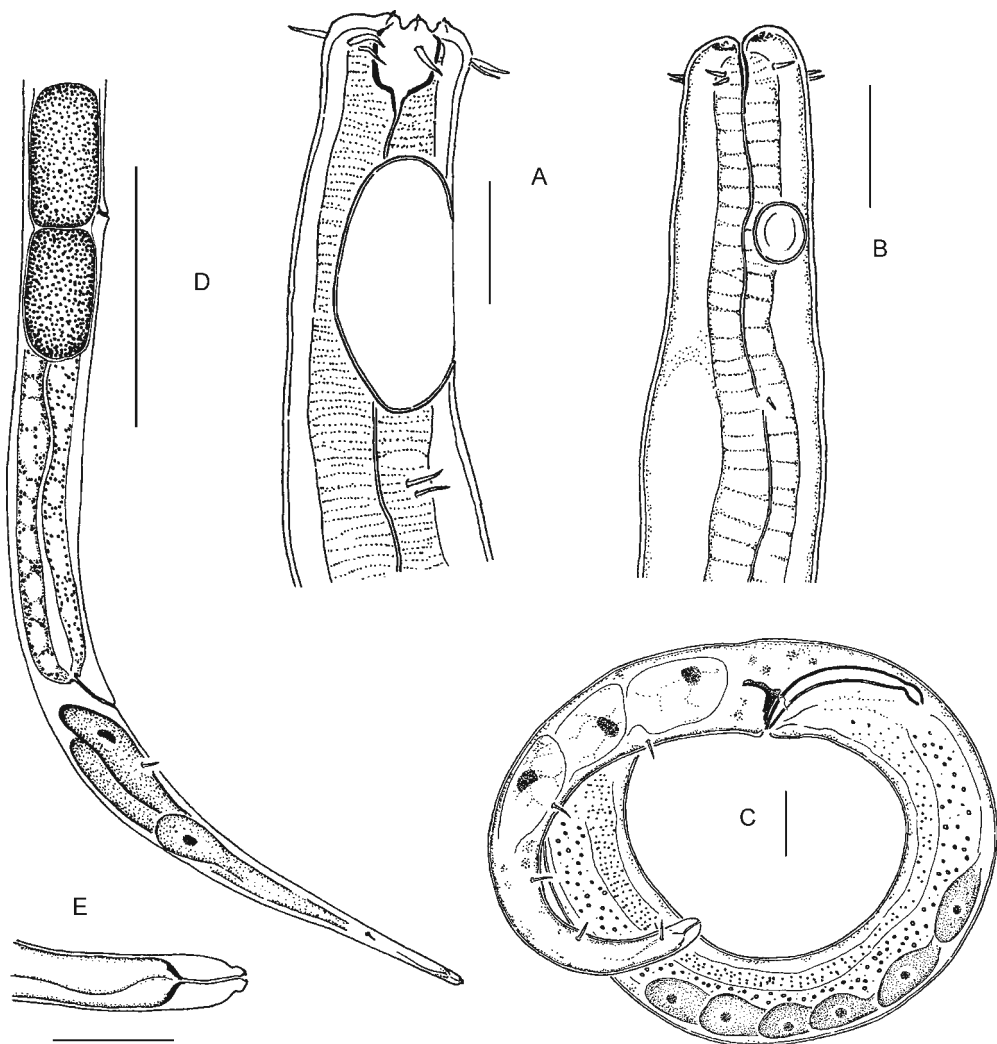
Известно, что прибрежные литоральные нематоды морей умеренной зоны способны выживать при низких отрицательных температурах. Попыты по замораживанию образцов грунта с живыми интерстициальными животными показали, что свободноживущие нематоды могут в течение суток выдерживать понижение температуры до  $-5...10\text{ }^{\circ}\text{C}$  и даже до  $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$  (Farke et al., 1984). При этом наиболее сильное и длительное замораживание выносят эвригалинные виды. Несомненно, способность переживать замораживание связана с возможностью противостоять осмотическому стрессу. Ведь при образовании льда солёность оставшейся межкристаллической воды сильно возрастает. Очевидно, у нематоды *Th. melnikovi* способность выносить долгое время низкую температуру в гипергалинном растворе выражена в высшей степени.

В зимних пробах доля половозрелых особей *Th. melnikovi* оказалась настолько мала, что с трудом удалось отобрать несколько взрослых самцов и самок, необходимых для описания нового вида. Ни одна из самок не содержала в матке готовых для откладки яиц. Самцов в пробах было несколько больше, однако многие из них ко времени взятия пробы и фиксации были мертвы и успели частично разложиться. Видимо, у *Th. melnikovi* длительный жизненный цикл с сезонным размножением. Лабораторные исследования показали, что у литоральных нематод жизненный цикл при низких температурах может затягиваться на месяцы (Gerlach, Schrage, 1971, 1972). Возможно, максимум питания, роста и размножения теристуса приходится на летний световой период, когда улучшаются условия среды, несколько повышается температура, вегетирует и размножается ледовая флора. Зимой же нематоды проводят преимущественно на личиночных стадиях.

### Нематоды в прибрежных и сезонных льдах

Позднее оказалось, что *Th. melnikovi* — не единственный ледовый вид нематод. Во время русско-немецкой вертолётной экспедиции в 1991 г. собраны пробы льда первого года существования в нескольких точках моря Лаптевых (Tchesunov, Riemann, 1995). В них также оказались нематоды, в том числе, помимо теристуса, несколько новых видов, из которых два вида из нового рода *Cryonema* (Monhysteridae). Своеобразные черты *Cryonema* — большая ротовая полость с плот-





**Илл. 12.2.** *Hieminema obliquorum* (Monhysteridae) из прибрежного сезонного льда Белого моря. **А:** голова самца. **В:** голова самки. **С:** задняя часть тела самца с хвостовыми и якулятивными железами. **Д:** задняя часть тела зрелой самки. **Е:** кончик хвоста самки. Масштаб: А–С, Е — 10 мкм; D — 100 мкм (из: Чесунов и Портнова, 2005).

ными склеротизированными стенками, а также утолщенные, как бы вздутые головные щетинки (илл. 12.1 С–Е). Оба вида представлены в коллекции большим числом самок и ювенильных стадий, самцов среди пойманных экземпляров обнаружить не удалось. Возможно, оба вида размножаются партеногенетически — об этом говорит не только отсутствие самцов, но и упрощённая половая трубка самок, в составе которой нет специального семяприёмника, и отсутствие в половой трубке самок каких-либо клеток, напоминающих сперматозоиды.

Интересно, что оба вида, очевидно, различаются по объектам питания. У более мелкой и тонкой *Cryonema tenue* в кишке обнаруживается масса тонкозернистого материала, возможно, бактерии. У более крупной и толстой *C. crassum* в кишке, помимо тонкозернистой массы, могут оказаться и более крупные частицы, отдельные шаровидные клетки в плотных оболочках, тетраспоры грибов, а также останки проглоченных нематод — и теристуса, и крионом, в том числе, возможно, и своего вида (илл. 12.1 F). В кишке *C. crassum* найдены даже части нематод, принадлежащих к видам, ещё неизвестным для ледового сообщества, и возможно, новых для науки. Таким образом, в ледовом сообществе различные виды имеют свои роли: водоросли и, возможно, автотрофные бактерии создают органическое вещество, гетеротрофы *Theristus melnikovi* и *Cryonema tenue* питаются этими продуцентами, являясь консументами первого уровня, а *C. crassum* пожирает и продуцентов, и консументов, занимая роль потребителя второго уровня.

Помимо *Cryonema*, в прибрежных льдах Канадской Арктики (Riemann, Sime- Ngando, 1996) и Белого моря (Чесунов, Портнова, 2005) выявлены и другие представители семейства Monhysteridae. В Белом море, в прибрежном зимнем льду Кандалакшского залива найдено обильное население нематод в составе *Therisrus melnikovi*, *Cryonema crassum*, а также нескольких неопределённых монхистерид и нескольких случайных для льда видов, нормально обитающих в фитали и бентали. Самый удивительный вид этого эфемерного биотопа *Hieminema obliquorum* (Monhysteridae), которая отличается резким половым диморфизмом (у самцов огромные продольно-овальные амфиды) и слегка скошенным на спинную сторону ротовым отверстием (илл. 12.2). В этом районе лёд появляется в ноябре и существует до начала июня, к маю достигая в толщину 1,5 м. И *Th. melnikovi*, *C. crassum* и *H. obliquorum* в течение ледового сезона представлены всеми возрастными стадиями, а у *C. crassum* во льду обнаружены также кладки яиц с развивающимися эмбрионами (илл. 12.3). Численность нематод может достигать 300–1100 экз/л льда. Все эти нематоды исчезают таянием льда. В течение безлёдного летне-осеннего сезона *Th. melnikovi*, *C. crassum* и *H. obliquorum*, несмотря на специальные поиски, не обнаружены ни в осадке, ни в обрастаниях прибрежной области. Где проводят лето ледовые нематоды — пока неразрешённая загадка.

## Происхождение ледовых нематод

*Theristus melnikovi* по копулятивному аппарату близок к *Th. acer*, обычному виду литорали северных побережий Европы, а отличается преимущественно длинным нитевидным телом. *Th. acer*, будучи литоральным видом, хорошо приспособлен к типичной для приливно-отливной зоны резкой смене условий, где погода меняется от жары до мороза, солёность повышается при сильном испарении на малой воде в жаркий день и понижается во время дождя. Как говорилось выше, у эвригалинных видов, в том числе у *Th. acer*, способность переживать замораживание связана со способностью противостоять осмотическому стрессу. Таким образом, *Th. acer* как бы преадаптирован к жизни во льду. Представляется, что некоторые популяции *Th. acer* могли переходить на нижнюю

поверхность льда, когда зимой окраинный лёд ложится на грунт во время отливов. Оторвавшиеся льдины дрейфуют в море, унося на своей поверхности вмёрзший грунт с нематодами, долгое время остающимися живыми. В силу особенностей дрейфа льдов в Северном Ледовитом океане льды, выносимые с шельфа арктических морей, рано или поздно включаются в крупномасштабную океаническую циркуляцию, где в результате контакта шельфовых и пелагических льдов могло происходить переселение нематод. С течением времени ледовая популяция теристуса эволюционировала и становилась всё более отличной от предковой литоральной формы.

Что касается *Cryonema*, то эти нематоды близки по строению к нематодам *Gammarinema* и *Odontobius*, которые живут не в грунте, а на поверхности тела некоторых морских животных в качестве комменсалов (см. гл. 10). Родство *Cryonema* с *Gammarinema* и *Odontobius* обосновывается совпадениями в строении ротового аппарата, положении шейной поры в губной области, конструкцией вульвы из двух склеротизированных полуколец, строении хвостовых желёз и спиннереты. Предполагается, что *Gammarinema*-подобный предок был доставлен к нижней поверхности льда неким носителем из ракообразных, скорее всего бокоплавом. На нижней поверхности арктического льда обитает несколько видов гаммаридных бокоплавов, например *Gammarus wilkitzkii*. Правда, на ледовых бокоплавах не обнаружены комменсальные нематоды. Однако гаммаринемы обитают на близких видах того же рода *Gammarus* в прибрежных водах и на литорали северных морей. В новом биотопе гаммаринемы или подобные им формы по какой-то причине освободились от своих ракообразных хозяев и перешли к жизни в межкристаллических пространствах льда. *Hieminema obliquorum* не обнаруживает близкого родства ни с *Cryonema*, ни с комменсальными *Gammarinema* и *Odontobius*, ни с другими монхистеридными родами, а занимает изолированное положение в семействе Monhysteridae.

## Тиобиос

### Население сероводородного слоя осадка на литорали

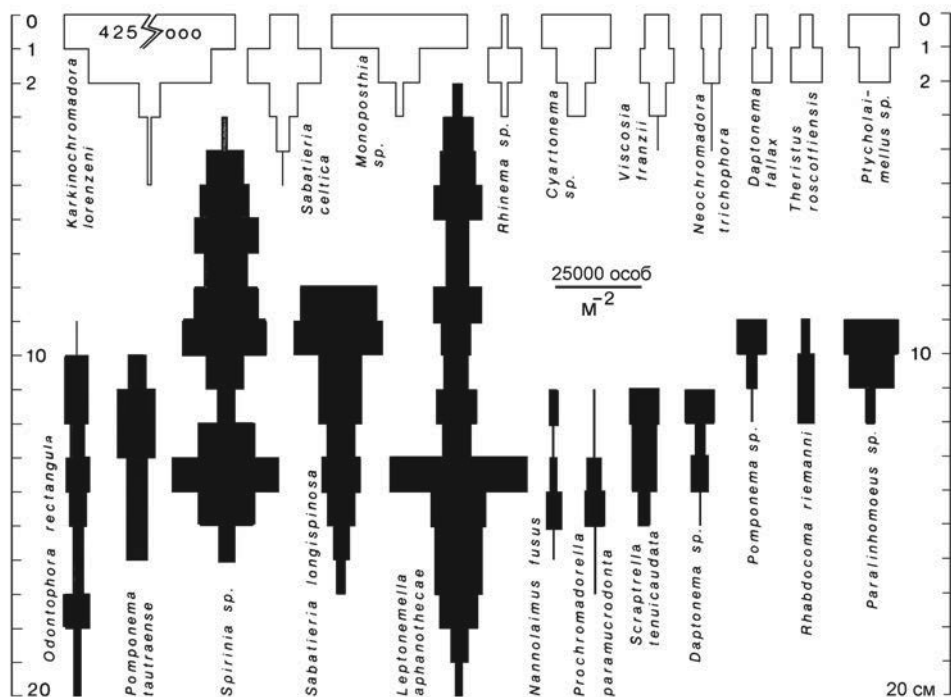
Разные виды нематод, как показали лабораторные эксперименты, в разной мере реагируют на дефицит кислорода (Wieser, Kanwisher, 1961; Ott, Schiemer, 1973). Многие виды явно страдают от недостатка кислорода. В условиях гипоксии такие виды нередко принимают характерные позы: например, *Adoncholaimus thalassophygas* и *Axonolaimus* aff. *spinus* свиваются в виде штопора. *Sabatieria pulchra*, напротив, нормально обитает в сероводородных условиях; в ситуации вредного для неё насыщения кислородом *S. pulchra* лежит неподвижно, лишь поочерёдно сгибая передний и задний концы тела в медианной плоскости (Jensen, 1984a).

Полевые исследования также показали различную способность видов переживать падение содержания кислорода. Например, Остин и Вибдом (Austen, Wibdom, 1991) проверили состояние сообщества нематод в одном из шведских фьордов после кратковременной, но серьёзной гипоксии, когда полностью погибла вся макро-

фауна. Обильные ранее виды родов *Chromadorita*, *Anticoma* и *Halalaimus* после замора сильно уменьшились в количестве. Виды *Tricoma*, *Oxystomina*, *Daptonema* и *Aponema* также отступили на задний план. В итоге доминантами во время и после гипоксии оказались виды *Sabatieria*, *Diplolaimella* и мелкие Linhomoeidae gen. sp., очевидно, более толерантные к дефициту кислорода. Даже через год после катастрофического замора сообщество так и не вернулось в прежнее состояние.

Однако в море есть биотопы, где свободный кислород постоянно в дефиците или практически отсутствует. Нематоды живут и здесь, но представлены специфичными видами со своеобразной физиологией. На литорали в более или менее заиленном грунте поверхностный светлый кислородный слой осадка нередко подостлан бескислородным чёрным слоем с запахом сероводорода — здесь химическая среда восстановительная. В морских осадках дефицит кислорода обычно сопровождается наличием сульфидов, которые образуются при разложении и восстановлении сульфатов. В конце 1960-х гг. в сульфидной зоне была открыта своеобразная фауна микроскопических животных (Fenchel, Riedl, 1970). С тех пор появилось множество работ на эту тему. Боаден и Платт (Boaden, Platt, 1971) обозначили биоту сульфидной системы термином «тиобиос». Райзе и Акс, правда, подвергли сомнению само существование такой фауны, полагая, что данные о тиобиотических животных основаны на отборе проб из «кислородных островков» в сульфидной системе, вроде каналов вдоль корней морских трав (Reise, Ax, 1979, 1980). Однако впоследствии самостоятельность тиобиотической фауны была многократно подтверждена.

Фауна морских многоклеточных животных сульфидной зоны состоит из четырёх групп червей: гнатостомулид (Gnathostomulida), некоторых турбеллярий (Retronectidae, Solenofilimorphidae), макродазиоидных гастротрих (Gastrotricha Macrodasyoidea) и нематод. В составе тиобиоса нет книдарий, киноринхов, аннелид, ракообразных и представителей других групп целомических беспозвоночных. Три первые группы тиобиотических червей достаточно обособлены таксономически. По морфологическим особенностям гнатостомулиды, катенулидные турбеллярии и макродазиоидные гастротрихи считаются наиболее примитивными в пределах своих таксонов. Так, тела гнатостомулид и сероводородных макродазиоидей покрыты примитивным моноцилиарным (жгутиковым) эпидермисом; покров ретронектид образован полицилиарными (ресничными) клетками, однако число ресничек в них невелико, ниже, чем в эпидермисе обычных турбеллярий. Из других многоклеточных животных примитивный жгутиковый эпидермис как главный локомоционный движитель на взрослых стадиях имеется только у трихоплакса (Placozoa). Большинство тиобиотических червей тонкие и нитевидные. Движения их медленные и плавные. Тиобиотические виды всех трёх групп полностью или частично анаэробы с гликолитическим механизмом дыхания. Свободный кислород для них вреден. Сероводород также токсичен для большинства морских животных; однако у некоторых исследованных тиобиотических видов выявлены механизмы детоксификации сульфидов. Ещё Фенчел и Ридл расценили фауну сульфидной системы как примитивную (Fenchel, Riedl, 1970). Боаден и Платт представили анаэробный тиобиос как реликт докембрийской биоты, сложившейся в условиях ещё бескислородной атмосферы (Boaden, 1975, 1977; Platt, 1977).



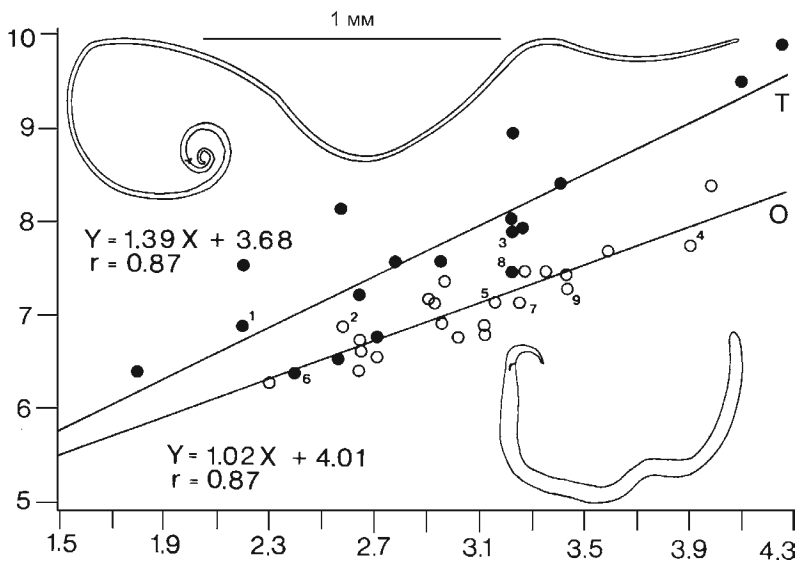
Илл. 12.3. Вертикальное распределение 22 видов в Эресунне. Открытые квадраты — оксибиотические виды; заштрихованные квадраты — тиобиотические виды (из: Jensen, 1987).

Однако нематоды являются наименее специфичным компонентом из всех четырёх групп тиобиоса. Виды нематод богато представлены и в кислородном слое, и в зоне восстановительных условий, и в пограничной промежуточной прослойке. Многие виды нематод встречаются одновременно и в кислородном, и в бескислородном слое донного осадка или совершают регулярные вертикальные миграции, пересекая границу между окисленной и восстановленной зонами (слой скачка редокс-потенциала). Есть и специфические виды, приуроченные к сульфидному слою, однако они относятся к разным семействам и к неспецифичным родам, большинство видов которых обитают в кислородной среде (илл. 12.3). Можно говорить, только то, что относительно больше тиобиотических видов имеется в подсемействе Stilbonematinae (Desmodoridae) и семействах Neotonchidae (Chromadoridae), Linhomoeidae и Comesomatidae (Jensen, 1981b, 1986; Ott et al., 1982). В сумме тиобиотические виды не обладают какими-то очевидными плезиоморфными чертами. По-видимому, тиобиотические нематоды произошли независимо друг от друга от оксибиотических видов разных семейств. Нематоды в целом освоили тиобиос в эволюционном времени существенно позже трёх вышеупомянутых групп ресничных червей и потому просто не успели образовать в этой среде эндемичных таксонов высокого ранга.

Сероводородная среда предъявляет специфические требования к своим обитателям:

Во-первых, это, конечно, недостаток или отсутствие кислорода. Все исследованные виды нематод способны поглощать любой доступный кислород. Однако интенсивность дыхания у тиобиотических видов существенно ниже, чем у оксибиотических (Schiemer et al., 1990). Более того, скорость метаболизма у отдельных видов скоррелирована с их вертикальным распределением в толще осадка (Wieser, 1960; Wieser et al., 1974). Низкая интенсивность обмена веществ считается предпосылкой для жизни в среде с малым содержанием кислорода (Ott, Schiemer, 1973; Schiemer, Duncan, 1974; Schiemer, 1987). В сероводородной зоне бермудского пляжа даже открыт первый облигатный анаэроб из непаразитических многоклеточных животных, — нематода *Paramonhystera wieseri* (Wieser et al., 1974; Ott, 1977).

Во-вторых, пограничная зона сульфидной системы очень богата растворённым органическим веществом. Это связано с высокой микробной активностью в зоне хемоклина, где кислород и сероводород распределены по двум взаимно противоположным градиентам (Fenchel, Riedl, 1970). Среди бактерий важное место занимают хемолитоавтотрофные формы, создающие органическое вещество при фиксации двуокиси углерода с использованием энергии от окисления сульфидов. Почти у всех тиобиотических видов нематод ротовая полость маленькая или совсем не выражена (это свидетельствует о питании бактериями), а тело длинное и тонкое (илл. 12.4). Нитевидное тело с увеличенным соотношением поверхность/объём расценивается



Илл. 12.4. Регрессии формы тела оксибиотических (0) и тиобиотических (?) видов нематод. Изображённые примеры: сверху *Leptonemella aphanothecae*, снизу *Karkinochromadora lorenzeni* (из: Jensen, 1987). Вертикальная ось: логарифм длины тела (мкм). Горизонтальная ось: логарифм радиуса тела (мкм).

как адаптивная особенность, связанная не только с низким парциальным давлением кислорода, но и с возможным трансэпидермальным поглощением растворённого органического вещества, и с культивированием симбиотических автотрофных микроорганизмов (Jensen, 1986, 1987b; Ott, Novak, 1989). Взаимоотношения нематод с симбиотическими бактериями рассмотрены отдельно (глава 9).

## Локальные восстановительные биотопы

В один ряд с подповерхностным сероводородным слоем осадка надо поставить глубоководные и мелководные гидротермальные источники и холодные сипинги (сочения), а также метановые выходы, места высачивания природной нефти и накопления мёртвого органического вещества, где сульфидная зона располагается прямо на поверхности грунта. Все такие биотопы характеризуются восстановительными условиями и, соответственно, отсутствием или низким содержанием кислорода. Сведения по мейофауне и нематодам восстановительных биотопов обобщили Мокиевский и Каменская (2002). Общие черты нематофауны восстановительных биотопов — пониженное видовое разнообразие и повышение степени доминирования отдельных видов по сравнению с окружающей кислородной зоной. Вот примеры восстановительных биотопов, перечисленные в порядке увеличения глубины.

В Северном море на небольших глубинах локальные восстановительные условия создаются в толще захороненных под осадком мёртвых макрофитов (Dando et al., 1993) и в местах выхода метана (Dando et al., 1994). В таких местообитаниях нематоды могут быть единственными многоклеточными животными. Из видов преобладают бактериофаги с тонким телом. Для метановых сипингов одним из наиболее характерных видов является нитевидная *Sabatieria longispinosa*, проникающая глубоко в осадок.

У южного берега острова Милос в Эгейском море имеются газовые выходы (сипинги), обусловленные вулканической активностью. В одной из таких точек на глубине 12 м температура воды в месте выхода газа оказалась 97 °С, у краёв гидротермального поля — 21–30 °С. Выходящий газ — смесь двуокиси углерода и сероводорода с незначительной примесью метана и водорода. Донный осадок совершенно чёрный из-за сульфида железа. В местах выхода газа никакой мейофауны нет, а по краям чёрного поля обнаружилось крайне монотонное сообщество с преобладанием одного вида *Oncholaimus campylocercoides*. К краям поля появляется *Molgolaimus* и некоторые другие виды. *O. campylocercoides* распространён географически весьма широко и экологически очень пластичен, он встречается далеко не только в сульфидных биотопах. В кишке нематоды имеются многочисленные глобулы с концентрической исчерченностью, содержащие железо и фосфор. *O. campylocercoides* представлен двумя морфотипами: 1) бледно-желтоватые особи, соответствующие нормальному облику онхолаймид, 2) блестяще-белые черви, у которых в гиподерме по всему телу распределены электронно-светлые везикулы, содержащие серу (Thiermann et al., 1994).

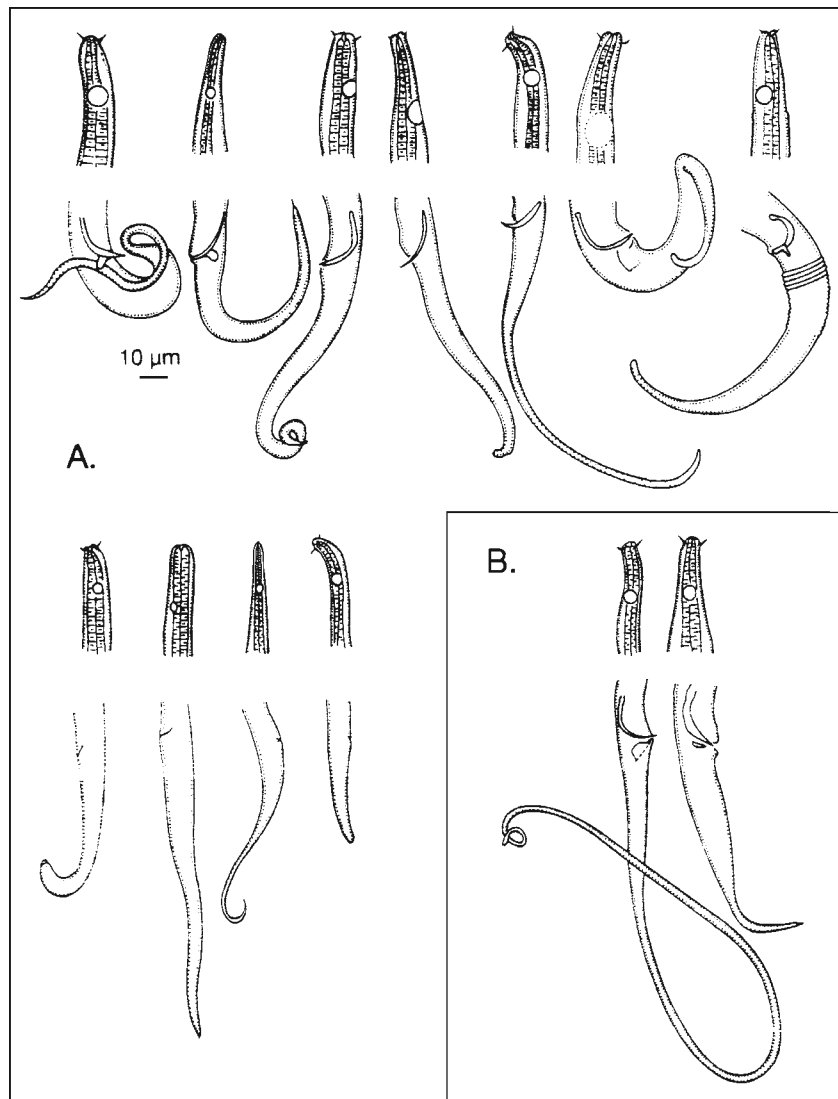
В северо-западной части Мексиканского залива есть подводное поднятие дна или банка под названием Ист-Флауэр-Гарден-Бенк с глубиной 72 м (Jensen, 1986).

На банке есть углубление, заполненное тяжёлым солевым раствором. Глубина солёного озера 30 см, а площадь около четверти гектара. В рассоле, образованном растворением солевого диапира, нет кислорода, но исключительно велико содержание растворённых газов метана, этана, пропана, а также сероводорода. Из озера рассол постоянно вытекает через край вниз, по 96-метровому каньону к краю банки. От устья каньона рассол растекается по морскому дну. По мере стекания рассол всё больше смешивается с морской водой. По ходу каньона имеется градиент от сульфидного бескислородного рассола до нормальной кислородной среды на выходе. К периферии биотопа, по мере появления кислорода, число видов увеличивается до 56. В зоне рассола, то есть в бескислородной среде наиболее многочисленными оказались пять видов: *Monhystera anoxybiotica*, *Gonionchus intermedius*, *Desmolaimus thiobioticus*, *Mesacanthoides fibulatus* и *Linhomoeus gittingsi*, причём 90% особей могут относиться к *D. thiobioticus*. Первые четыре вида вообще не обнаружены в аэробных условиях. В целом, эти виды составляют основу тиобиотической ассоциации. В среднем они имеют существенно более тонкое и нитевидное тело, чем виды окружающей пограничной зоны. Йенсен связывает нитевидное тело, где поверхность увеличена относительно объёма, с транскутикулярным поглощением растворённого органического вещества в богатом органикой биотопе (Jensen, 1987b). К краям зоны рассола доминантами становятся виды *Marylinnia* и *Rhyps*, а в фоновом кислородном осадке обитают уже совсем другие виды и располагается другое сообщество (Jensen, 1986).

Бассейн Санта-Барбара — котловина у побережья Калифорнии глубиной 600 м, окружённая порогом глубиной 475 м. Дно котловины, где практически полностью отсутствует кислород, и высоко содержание сероводорода, покрыто матом из нитевидных серобактерий *Beggiatoa*. Из макрофауны здесь есть только гастроподы *Astrux permodesta*, а мейофауна представлена нематодами *Desmodora masira* и *Daptonema* sp., а также макродазиоидными гастротрихами *Urodasys* и архианнелидами *Micronerilla*(?). Нематоды оказались самыми массовыми многоклеточными организмами в этом биотопе. Особенность этого биотопа — нематоды *Desmodora masira*, как и большинство местных эукариотных организмов, содержат множество бактерий, очевидно, находящихся в симбиотических отношениях с хозяевами (Bernhard et al., 2000).

Наиболее известные и впечатляющие восстановительные биотопы в океане — открытые в 1970-х гг. глубоководные гидротермальные источники и холодные сипинги. Их нематоды и мейофауна известны пока очень плохо; виды определены в основном только до рода. Наверное, это связано с особенностями субстрата: осадка мало, он лежит в углублениях базальтовых скал, где трудно применять стандартные методы отбора мейофауны. Гидротермали и сипинги — экстремальные местообитания, связанные с линиями тектонической активности. В гидротермальных высокая концентрация восстановленных веществ, в основном, сульфидов, которые поддерживают бактериальный хемосинтез и основанную на нём пищевую цепь. Температура в центре гидротермального выхода может превышать 100 °С. Ещё одна немаловажная особенность: гидротермальные биотопы не образуют сплошной области или пояса, они прерывистые, их размер часто менее 100–50 м в ширину, а срок





**Илл. 12.5.** Морфовиды *Monhystera*, предварительно различаемые в фоновом осадке (A) и активной зоне (B) северо-фиджийской гидротермальной гидротермальной на глубине 2000 м (из: Vanreusel *et al.*, 1997)

активности измеряется десятилетиями. Наиболее подробные сведения о нематодах имеются по гидротермальной Северо-Фиджийского бассейна, расположенной на глубине 2000 м (Vanreusel *et al.*, 1997). В осадке активной зоны обнаружено до 1500 особей нематод на  $150 \text{ см}^3$ , тогда как в фоновом осадке, окружающем гидротермаль, их оказалось 64 особи на тот же объём. Эндемичных родов нематод в гидротермальной

нет, в отличие от животных макрофауны, а видовое разнообразие ниже того, что наблюдается в окружающем фоновом осадке. В северо-фиджийской гидротермали в сообществе нематод 80% особей представляют пять видов; в окружающем осадке пять самых обильных видов составляют только 25% сообщества (илл. 12.6). Однако общих видов для гидротермали и фонового осадка нет. Любопытно, что нематоды в активной гидротермали в среднем в два раза длиннее и относительно тоньше, чем в окружающем осадке.

Общая особенность всех локальных восстановительных биотопов — чёткое понижение разнообразия нематод. Это касается не только гидротермалей и холодных сипингов, но и других эфемерных восстановительных биотопов, например мест концентрации мёртвого органического вещества. При этом в локусе восстановительных условий родовой состав нематод слабо, а видовой состав сильно отличается от фонового.

# Глава 13. Нематоды в загрязнённом море

В наши дни антропогенное загрязнение превратилось в одну из главных проблем, угрожающих дальнейшему существованию морской биоты. Загрязнение углеводородами, бытовыми отходами и тяжёлыми металлами (ТМ) увеличивает мутность воды, вызывает заиливание грунта, приводит в негодность пляжи, истребляет коралловые рифы, уничтожает морские промыслы, снижает уловы рыбы, приводит к гибели морских птиц и млекопитающих, и резко снижает биоразнообразие. Поэтому важнейшими задачами прикладной экологии моря становятся определение последствий и моделирование процессов загрязнения, а также выявление показателей степени загрязнения, состояния экосистем и видов-индикаторов состояния среды.

Нематоды как важнейшая часть мейофауны, конечно, привлекали внимание водных токсикологов. В некоторых работах ставятся задачи определить характер физиологического и биохимического воздействия поллютантов на организм нематод, а также испытания нематод в качестве потенциальных тест-объектов на загрязнения.

## Физиологические реакции

Из всех загрязнителей, влияющих на нематод, лучше всего известно действие тяжёлых металлов (ТМ). В отличие от бытовых отходов, сточных вод, нефтяных и мазутных загрязнений, содержание ТМ в воды не определимо на глаз и потому требует специальных промеров, а также использования живых организмов в качестве тест-объектов. В ряде экспериментальных работ показано, как разные токсиканты действуют на биохимические процессы, морфологию клеток и тканей, смертность и рождаемость нематод. В качестве модельных объектов нематоды имеют особую ценность, поскольку они в целом более выносливы, чем многие другие планктонные и бентосные организмы, и потому могут тестировать ситуации с более тяжёлым загрязнением.

## Нематоды как тест-объекты

В работе со свободноживущими нематодами как с лабораторными объектами чаще всего применялся 96-часовой тест определения острого летального эффекта, при котором погибает 50% всех испытуемых экземпляров (тест LC50-96 hr); несколько реже использовался аналогичный 192-часовой тест (LC50-192hr) (Coomans, Vanderhaeghen, 1985). Ныне считается, что для некоторых тяжёлых металлов условные 96 часов слишком короткое время для адекватного установления острого токсичного эффекта. Кроме того, при определении LC50-96 hr пропадает интересная информация по сублетальному действию токсикантов на динамику популяций видов (время генерации, накопление ТМ в последовательных поколениях, нарушения размножения и т.д.). Поэтому введён ещё один показатель — минимально эффективная концентрация (М.Е.С.), при которой отмечаются значимые различия по этим

критериям по сравнению с контролем. В целом М.Е.С. является более чувствительным и экологически значимым показателем.

Процедура тестирования отработана на почвенной нематоде *Caenorhabditis elegans* и далее на нескольких солоноватоводных и морских видах. На поверхности стерильного агара в малой чашке Петри делается кольцевая борозда, которая заполняется суспензией монокультуры бактерий *Escherichia coli*. Нематоды помещаются снаружи борозды. LC50-96 hr определяется через соответствующее время в серии разных концентраций токсиканта подсчётом мёртвых нематод. Смерть определяется по полной неподвижности червя и отсутствию реакции на прикосновение иглой.

Сублетальное токсичное действие определяется в тех же экспериментах, но с более сложными процедурами. Значения М.Е.С. на основе параметров развития можно определять при подсчёте числа появляющихся взрослых стадий в период, превышающий то время, за которое в контроле более 50% личинок J4 линяют на взрослых. Минимальная концентрация токсиканта, при которой появляются первые значимые отклонения в скорости развития в сравнении с контролем, и будет минимальной эффективной концентрацией (М.Е.С.).

### **Действие тяжёлых металлов на плодовитость, смертность и разные стадии жизненного цикла**

В опытах Вранкена с соавторами (Vranken et al., 1984) по действию соединений ртути на эвригалинную морскую нематоду *Geomonhystera disjuncta* выяснилось, что разные стадии жизненного цикла по-разному восприимчивы к токсикантам. Яйца менее чувствительны, чем личинки и взрослые нематоды. Более высокая стойкость яиц отмечалась и раньше (например, Khan, McFadden, 1980); возможно, это объясняется тем, что оболочка яйца, в отличие от кутикулы тела, содержит хитин (Bird, Bird, 1991). Из постэмбриональных стадий личинки более чем взрослые, подвержены гибели от ртутных соединений. Возможно, это объясняется тем, что личинки линяют, а именно процесс линьки блокируется ионами ртути, что и приводит к смерти (Vranken et al., 1984). Поэтому именно личиночная смертность может быть самым чувствительным показателем такого рода хронических стрессов.

Не зарегистрировано удлинения времени развития *Geomonhystera disjuncta* при содержании в среде с некоторым содержанием соединений ртути. Напротив, отмечена реакция по типу «всё или ничего». В отравленной среде нематоды достигают зрелости в тот же срок, что контрольные. Те же особи, что не способны достичь половой зрелости в нормальный срок, умирают (Vranken et al., 1984). Сходный результат получен в опытах с ртутью для почвенной нематоды *Panagrellus silusiae* (Haight et al., 1982).

### **Пути проникновения, физиологическое действие и патологический эффект тяжёлых металлов**

У морских нематод проникновение тяжёлых металлов внутрь тела возможно и непосредственно через поверхность тела, и особенно через рот при питании.

При проглатывании с пищей тяжёлые металлы попадают в среднюю кишку и далее через стенку кишки в полость тела и внутренние органы. Предполагается, что морские нематоды постоянно секретируют слизь (кислые полисахариды), которая остаётся в виде тяжёлой позадидвижущегося червя. Слизь адсорбирует белковые макромолекулы, бактерии и другие органические частицы. В дальнейшем нематоды могут поедать эти, уже обогащённые пищевым материалом слизевые тяжи (Riemann, Schrage, 1978). Однако слизь обладает свойством осаждать на себе ионы тяжёлых металлов. Таким образом, токсиканты попадают в организм червя. У крупных нематод *Enoplus* spp., с которыми работал Хоуэлл (Howell, 1982, 1983), слизь выделяется на переднем конце тела и покрывает тонким слоем всё животное. При повышении концентрации тяжёлых металлов они могут осаждаться слизью и далее проникать внутрь тела сквозь кутикулу.

При проникновении в организм нематоды ионы разных тяжёлых металлов концентрируются в покрывающей кутикулу слизи (Howell, 1982) и связывались одними и теми же протеинами (Howell, Smith, 1983; Vranken et al., 1985), способными к детоксикации и стабилизации ТМ; место связывания металлов — в основном, кутикула и гиподерма (Howell, 1983). При умирании нематоды становились жёсткими и прямыми — очевидно, под действием ионов тяжёлых металлов в организме червей происходили осмотические изменения.

Действие тяжёлых металлов на клеточные структуры изучалось в основном не у морских, а у почвенных нематод. Так у рабдитиды *Caenorhabditis elegans* при высокой концентрации кадмия ( $10^{-8}$ – $10^{-6}$  мол/л), вызывающей понижение плодовитости и подавление роста, в клетках фаринкса дегенерируют митохондрии и появляются тёмные включения в ядрах, а в клетках средней кишки укорачиваются микровилли (Popham, Webster, 1979).

Обычно тяжёлые металлы концентрируются в лизосомах (показано на мышцах), что уменьшает фагоцитарную активность и создаёт физиологическое голодание, а в дальнейшем выражается в замедлении размножения. Но голодание создаётся и понижением интенсивности питания. В присутствии тяжёлых металлов у нематод замедляются и даже прекращаются сокращения фаринкса (Mudry et al., 1982, опыты на рабдитиде *Panagrellus silusiae*). Очевидно, остановка сокращений фаринкса и тем самым прекращение питания является первичной защитной реакцией червя от интоксикации. У хорошо питающихся личинок солоноватоводных нематод *Pellioditis marina* и *Geomonhystera disjuncta* кишка тёмная, а при голодании в присутствии кадмия кишка становится бледной (Vranken et al., 1985).

Кутикула часто считается барьером для проникновения тяжёлых металлов. Но для эвригалинной морской нематоды *Adoncholaimus thalassophygas* показано (Lopez et al., 1979), что скорость насосной работы фаринкса слишком низка для наблюдаемого в опыте поглощения меченой глюкозы. Поэтому авторы считают транскутикулярное поглощение возможным механизмом восприятия растворённого органического вещества. Роль кутикулы в транспорте веществ указана и в других исследованиях (Samoiloff, 1973; Howell, 1983).

## Сравнительная чувствительность разных видов к тяжёлым металлам

Разные виды нематод по-разному восприимчивы к равным концентрациям тяжёлых металлов. Та же самая доза ртути, что определяет 70% личиночную смертность у *Geomonhystera disjuncta*, вызывает 100% личиночную смертность у *Monhystera microphthalma* и *Diplolaimelloides brucei*. Правда, в этом эксперименте условия содержания видов различались: одни были на агаре, а другие в виде суспензии в жидкости (Vranken et al., 1984).

*Geomonhystera disjuncta* показала большую чувствительность к ртути, чем почвенные рабдитиды *Panagrellus redivivus* и *P. silusiae* (Samoiloff, 1980). По отношению к кадмию три подопытных вида нематод (*Monhystera microphthalma*, *Geomonhystera disjuncta* и *Pellioiditis marina*) показали существенные различия в выживании: по критерию LC50-192hr первый вид в два раза чувствительнее, чем второй, и в восемь раз чувствительнее, чем третий (Vranken et al., 1985). Однако и здесь различия, возможно, связаны с условиями культивирования: *M. microphthalma* содержалась при 20‰, а *G. disjuncta* и *P. marina* — при 30‰ (Vranken et al., 1985).

## Сравнительный эффект разных металлов и их совокупное действие. Условия действия тяжёлых металлов

Вранкен и Хейп (Vranken, Neip, 1986b) изучали действие меди, свинца и ртути на морскую эвригалинную нематоду *Diplolaimella* sp. По критерию пятидесятипроцентной смертности эти нематоды оказались весьма резистентными, а сам критерий показал себя недостаточно чувствительным. Поэтому были использованы тонкие характеристики динамики популяции — неограниченная скорость роста популяции и чистая продуктивность. Все испытанные ТМ, даже при низких концентрациях ингибировали рост популяции. Для меди LC50 оказалась 12 мг/л, для ртути около 10 мг/л, для свинца более 10 мг/л. Эти величины сильно отличаются от данных, полученных Хоуэллом (Howell, 1984) для крупных морских нематод *Enoplus* spp.: LC50 примерно 10–100 мг/л. Хоуэлл (Howell, 1982, 1983, 1984; Howell, Smith, 1983) исследовал реакцию двух близких видов нематод, эвригалинного *Enoplus brevis* и стеногалинного *Enoplus communis* на тяжёлые металлы. Автор действовал на нематод растворами сульфата меди, сульфата цинка, нитрата свинца, хлорида кадмия и хлорида ртути в разных концентрациях на морской воде. Самыми токсичными оказались медь, свинец и ртуть; несколько менее токсичными — кадмий и цинк (Howell, 1984). Это не совпадает с результатами опытов с почвенной нематодой *Caenorhabditis elegans* (Popham, Webster, 1979), где элементы расположились в иной последовательности убывания токсичности: Hg, Ag, Cd, Cu, Zn, Pb.

Совместное действие на организм двух или большего числа токсикантов может выражаться очень по-разному, в зависимости от природы ядов. В одной из работ Вранкена с соавторами (Vranken et al., 1988b) испытывалось совместное парное действие металлов ртути, меди, цинка и никеля на *Geomonhystera disjuncta* по

критерию LC50. В паре Zn-Ni и, возможно, Zn-Cu и Cu-Ni проявляется эффект совместного действия (синергизм); тип действия Hg-Cu остался неясным; действие других пар оказалось слабее аддитивного.

Большинство работ по токсикологии нематод сделаны в условиях, оптимальных для жизни червей. Однако в природе все животные обитают в меняющихся условиях среды, а размножение и рост большинства видов идут не круглый год. Поэтому стресс, вызываемый загрязнениями, зависит от многих других факторов, меняющихся и взаимодействующих между собой. Хотя влияние температуры и солёности на ТМ-токсичность у водных беспозвоночных довольно хорошо исследовано, только одна из такого рода работ сделана на нематодах (Vranken et al., 1989). В опытах по влиянию температуры на токсичность хрома испытывалась всё та же многострадальная *Geomonhystera disjuncta*. В определённом временном интервале и определённой концентрации хрома получена положительная корреляция между температурой и смертностью. Сходные результаты известны для широкого диапазона водных видов, от омара до карася.

## **Структура сообщества нематод отражает степень нарушения среды**

Другим перспективным направлением оказалось определение степени загрязнения морской среды по состоянию сообщества нематод. Эти микроскопические черви как непреходящий компонент мейофауны донных сообществ являются одним из показателей состояния бентосной экосистемы моря. Нематоды удобны по следующим причинам (Platt, Warwick, 1980; Platt et al., 1984; Tietjen, Lee, 1984; Lamshead, 1986; Moore, Bett, 1989):

1. Благодаря консервативным репродуктивным стратегиям популяции нематод сами по себе довольно стабильны — поэтому какие-либо изменения ценотической структуры можно соотнести с нарушениями среды.

2. Короткое время генераций и большое разнообразие позволяют нематодному населению быстрее, в сравнении с макрофауной, реагировать на какие-либо изменения.

3. Нематоды есть во всем спектре загрязнённых биотопов, они последними из Metazoa покидают места максимального загрязнения.

4. Отбор проб численно обильных нематод легче, чем других групп мейофауны или макрофауны. Оценка макрофауны требует гораздо больших по объёму проб и сама создает большее нарушение местообитания.

Правда, мейофауна и её составная часть нематофауна в качестве инструмента мониторинга морской среды имеют и недостатки. Дело в том, что, как правило, с уменьшением размера организмов возрастают проблемы с идентификацией таксонов. Сортировка на крупные таксоны при разборе пробы под бинокляром идёт быстро. А вот определение видов может потребовать массу времени. Второе, с уменьшением размеров, как правило, уменьшается знание об экологии видов (Moore, Bett, 1989). И всё же, достоинства мейофауны и нематофауны для слежения за состоянием морской среды очень велики.

## Показатели состояния нематодного сообщества

В качестве показателей состояния донного населения пробовали использовать общую численность всех нематод на единицу площади (плотность населения), соотношение нематод с другими основными группами мейофауны и видовое разнообразие населения нематод.

Плотность населения нематод является весьма малочувствительным показателем загрязнения. Фоновая плотность населения нематод варьирует слишком широко в зависимости от типа осадка, глубины и т. д. Нормальная и повышенная плотность нематод регистрировалась даже в сильно загрязнённых местах, где других таксонов мейофауны уже не было (например, Bouwman et al., 1984a; Heip et al., 1984). Известны и примеры уменьшения численности нематод в местах загрязнения, особенно нефтяного.

Плотность населения копепод, второй по важности группы мейофауны, сильнее зависит от стрессов загрязнения, чем плотность населения нематод. Поэтому для мониторинга органического загрязнения на песчаных пляжах был предложен индекс N/C — соотношение числа нематод и копепод (Raffaelli, Mason, 1981). Простота метода N/C делает его привлекательным. Однако метод имеет и недостатки (Moore, Bett, 1989). Во-первых, нематодно-копеподное соотношение сильно зависит от механического состава осадка: нематоды обычно гораздо многочисленнее копепод на тонких осадках. Далее, N/C может заметно меняться по сезонам, поскольку именно копеподы в течение года сильно меняются в обилии (численность нематод более стабильна по сезонам). Наконец, изменчивость N/C сильно повышается пространственной пятнистостью распределения. В мониторинговых программах можно минимизировать изменчивость N/C выбором оптимальной стратегии отбора проб. Для улучшения чувствительности индекса Уорвик (Warwick, 1981b) предложил учитывать в нём только тех нематод, что питаются одной пищей с копеподами (соскрёбыватели, трофическая группа 2A). Использование индекса N/C должно быть ограничено грунтами со средним размером частиц больше 160 мкм (для хорошо сортированных осадков) и только литоралью (в сублиторали эпибентические копеподы могут процветать и при сильно загрязнённом грунте). Уорвик определил следующие контрольные значения нематодно-копеподного отношения по отношению к типу грунта: N/C для загрязнённого тонкого осадка примерно 40, N/C для загрязнённого крупнозернистого осадка (песка) примерно 10 (Warwick, 1981c).

Видовое разнообразие нематод сильнее изменяется в связи с загрязнением среды, чем плотность населения (Tietjen, 1980b; Heip et al., 1985; Moore et al., 1987b). Хотя на разнообразие нематод влияют многие факторы, которые могут усложнять и путать всю картину (особенно механический состав грунта), именно оно является наилучшим показателем загрязнения. Правда, применение показателей разнообразия имеет некоторые практические проблемы. Точная идентификация видов нематод занимает много времени, поскольку требует тонких морфологических наблюдений со сложным микроскопом, трудоёмких промеров и наличия обширной литературы. Часто определение видов затрудняется малой изученностью местной фауны, отсутствием подходящих ключей, отсутствием референтных коллекций в музеях



(Arthington et al., 1986; Moore, Bett, 1989). Однако для получения показателей разнообразия нематод можно ограничиться определением нематод только до рода; виды же достаточно только различать и условно обозначать цифрами или буквами. В нескольких работах показано, что, по крайней мере, в сублитерали при обработке разнообразия методами многомерной статистики, где нематоды идентифицированы только до рода, теряется не так много информации (Heip et al., 1988; Warwick, 1988). Но межвидовые различия в пределах рода могут оказаться очень тонкими. Например, в одной пробе могут во множестве оказаться виды Monhysteridae или Xyalidae, которые хорошо различаются только по самцам. Определение нематод до рода существенно облегчается картиночными и дихотомическими ключами.

Есть быстрые методы оценки разнообразия нематод, которые вообще не зависят от таксономической экспертизы. Например, Платт с соавторами (Platt et al., 1984) предложили использовать метод последовательного сравнения Кейрнса (Cairns et al., 1968, цит. по Moore, Bett, 1989), первоначально разработанный для экспресс-анализа разнообразия пресноводных сообществ. При этом особи на препарате быстро просматриваются, и тут же регистрируется, являются ли последовательные экземпляры сходными или нет. Полученные данные можно использовать для вычисления индекса разнообразия по Симпсону. Правильность и точность метода были протестированы Муром с соавторами (Moore et al., 1987a), которые также дали практические рекомендации. Далее, помимо традиционных показателей видового разнообразия, предложены графические описания (Lambshhead et al., 1983), кладистический метод, а также метод нейтральной модели Гесвелла, где степень нарушения среды оценивается по степени отклонения реального разнообразия от нейтральной модели (Platt, Lambshhead, 1985).

Обзор показателей разнообразия сообществ морских нематод можно найти у Винкс (Vincx, 1990). Чаще всего интерпретация фаунистического состава основана на показателях общего разнообразия, доминирования и выровненности (Lambshhead et al., 1983; Platt et al., 1984).

Индекс разнообразия Шеннона-Уивера ( $H$ ) успешно используется многими исследователями для изучения самых разных экологических группировок. Он рассчитывается по формуле:

$$H = -\sum_n p_i \log_2 p_i$$

где  $n$  — число видов в пробе,  $i=1,2,3,\dots,n$

$p$  — относительное число особей данного вида  $i$  в пробе.

Английские экологи (Lambshhead et al., 1983; Shaw et al., 1983) предложили ранжированные кривые видового обилия, которые могут наглядно демонстрировать различия в сообществах двух сравниваемых участков. Эти кривые, называемые также кумулятивными или К-доминантными, имеют то преимущество, что требуют небольших выборок (приблизительно 100 особей). Эти кривые строятся в прямоугольной системе координат, где по горизонтальной оси откладывается число видов (виды располагаются в порядке их уменьшения их доли в сообществе), а по вертикальной оси — сумма значений процентного содержания данного вида и видов, имеющих большее обилие в пробе.

Какой же величины выборку надо сделать для адекватного представления видового разнообразия? Есть некоторые эмпирические данные, полученные на литорали

северного побережья Бретани (Boucher, 1980), где коллекция нематод из 11342 особей, собранных в разное время, составила 179 видов. По результатам Буше 100 выборочно отобранных нематод дают 35 видов, 200 особей - 39 видов, 300 особей - 59 видов. Таким образом, 100 особей мало, а 300 достаточно для репрезентативного отражения видового разнообразия.

### Примеры сообществ в загрязнённых районах

Большинство работ по действию поллютантов на сообщества нематод касаются углеводородного (нефтяного) загрязнения и бытовых стоков. Однако имеется несколько публикаций по результатам изучения сообществ в местах загрязнения тяжёлыми металлами. Результаты обычно (но не всегда) согласуются между собой.

Бельгийские авторы (Heir, Decraemer, 1974; Vincx et al., 1990) отметили уменьшение видового разнообразия нематод в местах органического загрязнения в Южной бухте Северного моря. Хейп с соавторами (Heir et al., 1984) исследовали плотность нематод и сопутствующих групп мейофауны вдоль берега залива Западная Шельда в Бельгии. Влияние загрязнения тяжёлыми металлами из стоков Антверпена проявляется в уменьшении разнообразия на всех таксономических уровнях. В прибрежной зоне нематоды составляют более 90% всей фауны; это единственные животные, остающиеся при всех уровнях загрязнения. Число видов нематод значительно обратно коррелирует с концентрацией тяжёлых металлов. В самой загрязнённой части бельгийского побережья из всех нематод остаются преимущественно виды одного типа питания — неизбирательные детритофаги. При этом число видов уменьшается до двух-пяти на самых загрязнённых станциях: остаются *Sabatieria breviseta*, *S. vulgaris*, *Daptonema tenuispiculum*, *Metalinhomoeus* sp. и *Ascolaimus elongatus*.

Титъен (Tietjen, 1977, 1980b, 1982) исследовал фауну нематод в загрязнённых местах в бухтах Нью-Йорка — Long Island Sound и New York Bight apex. Хотя избыток органики здесь тоже имел место, главными поллютантами были тяжелые металлы. Нигде не обнаружено чёткой связи между концентрацией тяжёлых металлов или органического углерода и плотностью населения нематод. По предположению автора (Tietjen, 1980b) содержание тяжёлых металлов до 1500 ppm (частей на миллион) и органического углерода до 7% могут не влиять на плотность населения нематод. В каждом типе осадка выявлена отрицательная связь между общим содержанием тяжёлых металлов и видовым разнообразием. Эта корреляция была значимой на средних песках и незначимой на тонком песке. В целом на более крупнозернистых осадках (средние и грубые пески) фауна нематод более разнообразна и более чувствительна к загрязнению. При повышении концентрации тяжёлых металлов и органического углерода на песке уменьшается доля семейств Chromadoridae, Monoposthiidae и Desmodoridae, но появляются виды, нормально связанные с тонкими осадками, в первую очередь это *Sabatieria pulchra*. Этот вид может даже доминировать в загрязнённом песке, поскольку, будучи характерным обитателем ила, уже преадаптирован к повышенному содержанию органики и низкой концентрации кислорода.

Титъен (Tietjen, 1980b) далее приводит еще одно интересное наблюдение. На одной из станций с крупнозернистым осадком и низким содержанием органического

вещества в нематодном сообществе доминировала *Sabatieria pulchra* — вид, более характерный для илов. Однако именно на этой станции зарегистрирована повышенная концентрация тяжелых металлов в грунте. Как известно, *S. pulchra* адаптирована к стрессовым условиям в виде дефицита кислорода (Heip et al., 1985). Эффект повышенного содержания тяжелых металлов, несомненно, по своей природе отличен от действия низкой концентрации кислорода. Однако ценоз нематод на разные стрессы отвечает одинаковой реакцией — перестройкой в сторону уменьшения разнообразия с резким доминированием одного или немногих видов, в частности, *S. pulchra*.

Лоренцен исследовал фауну нематод в месте дампинга в Северном море, около острова Гельголанд. В квадрате 2,5×5 морских миль с глубиной 23–27 м ежедневно сбрасывали примерно 1700 т промышленных отходов, содержащих 10% H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> и 14% FeSO<sub>4</sub>. За год мониторинга не зарегистрировано ни уменьшения плотности населения, ни изменений в разнообразии нематод (Lorenzen, 1974). Правда, в этой статье не приводятся концентрации солей железа в морском грунте, но указано, что в придонной области pH не имеет отклонений. Кроме того, в месте сброса отходов существуют сильные придонные течения.

В заливе Ферт-оф-Клайд на западном побережье Шотландии очерчен квадрат площадью 6 кв. км, куда каждый год сбрасывается 1,5 млн тонн бытовых отходов. Сильного течения в этом месте нет, большая часть отходов опускается на глубину 80 м и ложится на дно. Фауна нематод в центральной части квадрата дампинга очень бедна, в ней всего четыре постоянных вида: *Sabatieria pulchra*, *Araeolaimus* sp., *Metoncholaimus albidus* и *Pontonema alaeospicula*, где последний вид составляет 90% всех особей. Необычно велика биомасса нематод в этом месте — около 50 г сырого веса на квадратный метр (Bett, Moore, 1988).

Данные о реакции населения нематод на загрязнение углеводородами довольно сильно варьируют. Вот несколько примеров.

После разлива дизельного топлива в Гонконгской бухте наблюдалось сильное уменьшение общей численности нематод (Wormland, 1976).

17 марта 1978 г. в результате аварии танкера Amoco Cadiz у северного побережья Бретани вылилось 210 000 т светлой арабской нефти (Boucher, 1980). 21 марта 1978 г. литораль была полностью покрыта нефтью слоем 5–20 см. Нефть проникала глубоко в песок. В апреле содержание алифатических углеводородов в песке составляло около 100 мг на один килограмм песка сухого веса. В песке нефть еще сохранялась спустя месяцы после проведенной активной очистки. Что же случилось с населением песка?

Состав и динамика мейофауны этого побережья предварительно наблюдались уже шесть лет (Boucher, 1980). В пробах почти круглогодично доминировали нематоды (88–97%), кроме июня, когда 33% мейофауны составляли копеподы. В верхнем двухсантиметровом слое осадка были выражены сезонные флуктуации обилия нематод и копепод. После катастрофы, в марте апреле и мае численность нематод упала до 58% от начального уровня. В июне и июле численность нематод стала близкой к нормальной, возможно, из-за весенне-летней вспышки размножения. Однако в августе и октябре нематод было меньше, чем обычно в это время.

Если не считать некоторые формы из глубоких слоев осадка, число видов до и после разлива нефти оказалось примерно одинаково — немногим более сотни. После катастрофы несколько изменилось соотношение видов: одни перестали быть доминирующими (*Ixonema sordidum*, *Monoposthia mirabilis*, *Rhynchonema ceramotos*, *Chromadorita mucrocaudata*, *Xyala striata*, *Viscosia franzii*, *Rhynchonema megamphidum*), другие заняли место доминантов. Из последних *Anticoma ecotronis* увеличила после загрязнения свою долю 3,9 раза, *Sabatieria celtica* — в 2,8 раза, *Paracyatholaimus occultus* — в 2,7 раза, *Microlaimus conspicuus* — в 2,3 раза. Зарегистрировано заметное уменьшение видового разнообразия по показателям индекса Шеннона-Уивера ( $H'$ ) — от 5,01–5,34 до 4,33–4,93, выровненности ( $J$ ) — от 0,85–0,87 до 0,78–0,84, видового богатства ( $SR$ ) — от 10,17–11,92 до 7,89–10,87, индекса разнообразия ( $a$ ) — от 21,98–28,06 до 15,15–24,32.

Правда, не во всех работах нематоды проявили себя как полезные индикаторы специфических поллютантов. Лоренцен и Титъен не обнаружили фаунистических изменений, которые можно было бы приписать дампингу титана (Lorenzen, 1974) или загрязнению тяжелыми металлами (Tietjen, 1977).

### Разные виды нематод по-разному относятся к загрязнению

Интуитивно понятно, что одни и те же поллютанты должны оказывать разное действие на разные виды нематод. Иначе реакцией сообщества на загрязнение была бы не перестройка структуры разнообразия с сохранением общей плотности населения, а равномерное угасание всех видов с постепенным падением общей численности. Поэтому особый интерес представляет ранжировка видов по шкале более чувствительные — менее чувствительные, а также выявление видов-индикаторов загрязнения или иного нарушения среды. Какие именно виды нематод доминируют — мелкие, быстро размножающиеся монхистериды или специализированные шагающие эpsilonематиды, или кто-то из очень крупных лептосоматид, в показателях разнообразия не отражается. До недавнего времени аутэкологическая информация включалась только в виде соотношения типов питания (Lambhead, 1986). При таком подходе не учитывается, например, является ли доминирующий вид оппортунистом, как *Pellioditis marina* со временем генерации в несколько дней (Horper et al., 1973), или это крупный *Leptosomatium bacillatum* с жизненным циклом более года (Bongers, 1983b).

Некоторые авторы попытались учитывать и аутэкологические параметры отдельных групп, чтобы получить более содержательную характеристику сообщества. Так, для пресноводных сообществ предложено различать доли Secernentea и Adenophorea (Zullini, 1976) а у последних выделять процентные доли дориллаймид и всеядных нематод. Виды подкласса Secernentea в общем менее, чем Adenophorea, чувствительны к поллютантам и другим нарушениям среды. Из последних именно дориллаймиды представляются наиболее чувствительными и считаются К-стратегиями.

Для пресных водоемов выявлены конкретные виды, которые могут быть индикаторами загрязнений, например, резистентные к тяжелым металлам и хлорину *Tobrillus diversipapillatus* (Tobrilidae) и *Panagrellus* spp. (Rhabditida) (Arthington et al.,

1986). Подобные виды есть и среди морских нематод - это, возможно, *Enoplus brevis* (Enoplidae), у которого выявлен механизм детоксикации тяжелых металлов (Howell, Smith, 1983). Для морской среды возможными индикаторами органических загрязнений назывались вышеупомянутые *Pontonema* spp., *Sabatieria* spp. и *Daptonema setosum* (Moore, Bett, 1989).

## Индекс зрелости сообщества

В последние годы большую популярность приобрел так называемый индекс зрелости сообщества (*MI*), предложенный Бонгерсом (Bongers, 1990). *MI* представляет собой полуколичественную оценку состояния экосистемы на основании состава и соотношения видов нематодного сообщества. Индекс зрелости приложим как к почвенным (Bongers, 1990), так и к морским (Bongers et al., 1991; Neilson et al., 1996) сообществам нематод. Суть показателя *MI* состоит в отражении соотношения видов-колонистов (*r*-стратегов) и видов-специалистов (*K*-стратегов).

Исходно под *r*-селекцией понимался отбор на способность к быстрому росту населения, а под *K*-селекцией — отбор на конкурентоспособность (McArthur, Wilson, 1967). Бонгерс (Bongers, 1990) использовал термины «колонисты» (colonizers, *r*-стратеги в широком смысле) и «персистеры» (persisters, они же специалисты, *K*-стратеги в широком смысле) для обозначения комплекса признаков. Среди нематод есть виды, быстро увеличивающие свою численность при благоприятных условиях, это колонисты. Другие характеристики колонистов - короткие жизненные циклы, большая способность к колонизации, терпимость к нарушениям среды, эвтрофикации и дефициту кислорода. Это оппортунисты, способные быстро использовать краткосрочные пищевые ресурсы. Колонисты часто численно преобладают в пробах, плотность их населения может сильно колебаться. У колонистов объемистые гонады, выпускающие много мелких яиц; часто это живородящие виды. Колонисты обычно доминируют в эфемерных местообитаниях. На другом полюсе находятся специалисты или *K*-стратеги с невысокой скоростью размножения. У них, как правило, длинные жизненные циклы и низкая способность к колонизации. Специалисты не являются доминирующими видами в пробе, их численность весьма слабо флуктуирует в течение года. Их потомство невелико, небольшие гонады дают относительно крупные яйца. Специалисты, как правило, преобладают в стабильных местообитаниях. На пятибалльной шкале бесспорные колонисты и специалисты занимают крайние противоположные позиции, соответственно 1 и 5. Другие виды занимают промежуточные позиции. Индекс зрелости нематодного сообщества может быть рассчитан по формуле:

$MI = \sum v(i) \times f(i)$ , где  $i = 1$ .  $v(i)$  — значение на пятибалльной шкале,  $f(i)$  — доля этого вида в пробе.

По набору и соотношению видов каждый биотоп (или проба) может получить свое значение индекса зрелости нематодного населения. В изменении индекса зрелости находят выражение такие проявления среды как загрязнение, высыхание (дегидратация), эвтрофикация, анаэробные условия, физические нарушения, увеличение солёности, изменение температурного режима, ускорение процессов разложения органического материала.

Система калибровки видов по пятибалльной шкале основана на комплексе характеристик. Единственным объективным критерием могла бы быть скорость размножения - так изначально и определялись г- и К-стратеги. Однако поскольку скорость размножения известна далеко не у всех нематод, калибровка большинства видов основана на аналогии, таксономической близости, размерах тела, доле ювенильных возрастов в популяции, морфологии ротового аппарата и других структур, отрывочных сведений по аутоэкологии (питание, размножение, встречаемость в тех или иных средах). Так пресноводный *Tobrilus* выдерживает анаэробные условия лучше, чем *Panagrolaimus* (Schiemer, Dunkan, 1974). Виды семейства Plectidae показали чувствительность к кадмию, но не к мышьяку. *Trichodorus primitivus* чувствителен и к кадмию, и к мышьяку. *Bastiania gracilis* остро реагирует на свинец, но не на флюорин. *Criconemoides*, напротив, не чувствителен к свинцу, но чувствителен к флюорину (Sturhan, 1989). *Pratylenchus penetrans* гораздо более чувствителен к серебру, чем *Aphelenchoides ritzemabosi*; однако последний гораздо чувствительнее даже к низкой концентрации меди (Pitcher, McNamara, 1972). Некоторые дориллаймиды, которые Бонгерсом оценены как специалисты, могут несколько месяцев выдерживать анаэробные условия (Por, Masry, 1968) или высыхание в течение нескольких лет. Влияние климатических условий (температуры и влажности) на смену видов по мере их конкуренции заслуживает специального исследования (Sohlenius, 1985).

Теперь рассмотрим применение индекса зрелости непосредственно к морской среде (Bongers et al., 1991). Нематодное сообщество в море обычно состоит из нескольких десятков видов. Если на ценоз действуют поллютанты или нарушения, виды г-стратеги оказываются относительно более толерантными, в противоположность К-стратегам (Warwick, 1986). Если К-стратеги исчезают, их ресурсы быстро потребляются более толерантными видами. Поэтому можно допустить, что локальное загрязнение или другое нарушение среды вызовет увеличение доли г-стратегов.

По видам морских нематод аутоэкологических сведений меньше, чем по почвенным и пресноводным видам. Обычно принимается, что надвидовые таксоны выработали в эволюции разные стратегии выживания и имеют общие для всех своих членов черты жизненных циклов. Так, Rhabditidae или Neodiplogasteridae, по сравнению с Leptosomatidae или Enoplidae, имеют высокую способность к колонизации, короткое время генераций, сильные колебания численности, специальные стадии переживания неблагоприятных условий (даур-личинки), часто мелки и живут в эфемерных биотопах, имеют относительно большие гонады, производят много мелких яиц, часто живородящие, относительно терпимы к ксенобиотикам и другим факторам нарушения среды. Противоположные качества характерны для специалистов.

Экстремальные колонисты представлены семействами Rhabditidae, Neodiplogasteridae и Monhysteridae. Их время генерации всего несколько дней. Экстремальные специалисты — семейства Enoplidae и Leptosomatidae с длительностью жизненного цикла около года. Остальные семейства занимают промежуточные позиции на шкале. По шкале индекса зрелости в принципе можно оценивать не только роды или семейства, но и типы ротового аппарата. В анализе нематодных сообществ побережья Нидерландов приняты такие значения (Bongers et al., 1991): для типа 1А значение MI=3,7, 1В — 2,1, 2А и 2В — 3,0.

Бонгерс с соавторами (Bongers et al., 1991) проанализировали с помощью индекса зрелости несколько опубликованных наблюдений по изменению состава и соотношения видов в результате нарушений среды. В эстуарии Клайда (Шотландия) индекс зрелости нематодного сообщества увеличивался с удалением от центра органического загрязнения (первичные данные Lamshead, 1986). В течение года после масштабного разлива нефти на побережье Бретани индекс зрелости существенно понизился (первичные данные Boucher, 1980). В Нью-Йоркской бухте индекс зрелости коррелировал с содержанием тяжелых металлов в грунте (первичные данные Tietjen, 1980b). На литорали в Invergowrie (Шотландия) на разных расстояниях от источника загрязнения отобрано 88 проб, где из каждой безвыборочно отобрано 200 экземпляров нематод (Neilson et al., 1996). В общем, значения МІ повышались с удалением от загрязнителя. Отмечены сильная обратная корреляция между значением МІ и численностью трофической группы с ротовым аппаратом типа 1А и отношением типов 1В/2А. Пространственное распределение значений МІ в согласии с индексами разнообразия Шеннона-Уивера и показателем выровненности Пайлоу. Не выявлено статистически значимых связей между средним размером частиц, содержанием тяжёлых металлов и органического углерода в осадке и значениями индекса зрелости.

## Заключение

Как и любая отрасль зоологического знания, морская нематология имеет две направляющие силы своего развития. Первая определяется имманентной логикой прогресса самой науки. Вторая задаётся запросами и ожиданиями смежных областей знания. Какие нерешенные проблемы видны в морской нематологии и каковы перспективы их разрешения?

Наверное, мы ещё очень нескоро приблизимся к полной инвентаризации видового состава всех морских нематод планеты. В фаунистическом отношении более или менее полно изучены только некоторые европейские моря (Балтийское, Северное и, в меньшей степени, Средиземное) и ещё несколько ограниченных районов при биостанциях. Все специалисты согласны в том, что к настоящему времени известна лишь малая часть реального видового разнообразия морских нематод. В то же время, не надо ожидать существенного прибавления семейств и родов. Однако систематика морских нематод на уровне видов и родов имеет и свои внутренние проблемы. В настоящее время в систематике нематод имеют место две противоположные тенденции.

Первая связана с рутинностью или даже ухудшением качества таксономических работ. Число систематиков высокого класса в последние годы уменьшилось. Ежегодно публикуются низкокачественные видовые описания, основанные на малом числе плохо сохранившихся особей. Печально, что такая ситуация частично создавалась (и создаётся) нематологами из СССР/России, а также из других стран Восточной Европы и Азии. В результате некоторые журналы отказываются принимать к печати единичные описания или вообще не публикуют в своих «Правилах» инструкции для таксономических рукописей. Это ограничивает, но полностью не исключает неудовлетворительные описания, которые находят себе место в низкорейтинговых журналах и «серой» литературе (нерецензируемых изданиях). К сожалению, по нормам зоологической систематики и номенклатуры, если выполнены основные формальные требования, любые новые названия ранга вида, рода или семейства становятся валидными и уже не могут игнорироваться. В результате появляется плохая таксономия, которая не только не решает проблемы, но и сама их создаёт. Порочный круг в этой ситуации образуется из-за того, что из-за общего уменьшения числа специалистов уменьшается число квалифицированных рецензентов для таксономических рукописей в журналах (Coomans, 2000).

В то же время требования к таксономии нематод продолжают расти. Последнее объясняется, в частности, тем, что интердисциплинарные проекты переносят методологию исследований с общебиологической модели *Caenorhabditis elegans* на другие группы нематод. Международные нематологические журналы при принятии таксономических рукописей к опубликованию требуют депозитии типовых экземпляров в коллекциях ведущих нематологических центров (например, Гентского университета, Бельгия). Устанавливается минимальное число особей типовой серии, которое должно включать самцов, самок, а для некоторых групп и личинок. В качестве необходимых методов для описания новых видов в некоторых группах дорилаймид и



тиленхид почти обязательно применение сканирующей электронной микроскопии и интерференционного контраста (оптики Номарского). Для некоторых важнейших родов (например, цистообразующих фитонематод *Heterodera*) для установления новых видов уже принято приведение нуклеотидных последовательностей участков генома. Очевидно, в будущем этот стандарт описаний распространится и на нейтральные в медицинском и экономическом смысле группы, в частности, на морских нематод. Такие детальные исследования, конечно сильно увеличивают затраты времени на описание видов.

Недавнее повышение оценок глобального разнообразия нематод имеет место на фоне постоянного уменьшения числа специалистов в области таксономии круглых червей. Уменьшение числа таксономистов и падение интереса к систематике — мировая тенденция, которая парадоксальным образом сочетается с подъёмом внимания к проблемам биоразнообразия в последние двадцать лет.

Судя по личному опыту моих коллег и моему, на создание хорошего, детального морфологического описания, отвечающего современным требованиям, уходит не меньше одного месяца работы. В год, за вычетом отпусков, выходных и других занятий, один систематик может подготовить примерно 10 таких описаний. Если, по минимальной оценке, в море осталось ещё примерно 15000 неоткрытых видов нематод (Mokievsky, Azovsky, 2002), длительность научной карьеры одного нематолога принять за 40 лет, а число активно работающих специалистов в мире принять за 10, на полную инвентаризацию видов нематод Мирового океана потребуется 160 лет, четыре генерации учёных, активно занимающихся идентификацией и описанием новых видов и более ничем. Однако большинство экспертов (например, Coomans, 2000) оценивают реальное количество видов более высоким числом — порядка ста тысяч. Совершенно очевидно, что в такой ситуации, когда полное и адекватное представление разнообразия нематод является недостижимой задачей для нынешнего и ближайших следующих поколений, нам нужно определить более важные и менее важные направления в таксономии (De Ley, 2000):

1) Нерационально описывать новые виды в качестве самоцели. С 1950-х до начала 1990-х гг. шёл процесс масштабного и довольно беспорядочного описания новых видов по мере поступления проб, часто случайных, из разных районов Мирового океана. Хотя вряд ли можно достичь какого-то консенсуса в определении приоритетных таксонов (гораздо легче это сделать для паразитических нематод), всё же некоторые роды более важны, чем другие. Например, описание ещё одного вида в таксономически трудных родах, вроде *Halalaimus* или *Desmoscolex*, имеет мало смысла, если не встроено в какие-то другие текущие исследования или не является частью таксономической ревизии группы. Введение в науку каждого нового вида должно сопровождаться подробным ключом (не только дихотомическим, но и табличным или картиночным) и таксономическим обзором рода, по крайней мере, частичным.

2) Сообщение о каждом следующем новом виде нельзя сводить к обозначению его диагностических признаков, поскольку со временем вводятся всё новые признаки, а старые переоцениваются. Все нематологи знают, как трудно опознавать виды, установленные в ранний период Бастианом, Бючли, Коббом и даже более

поздними авторами, описания которых сейчас оказались слишком кратки, а промеры и рисунки недостаточны. Описание должно быть нацелено на перспективу расширения круга признаков, оно должно быть максимально подробным и, по возможности, сообщать что-то новое об анатомии рода или семейства. Конечно, с принятием такой стратегии темпы публикации новых видов и, соответственно, темпы приращения документированного разнообразия замедлятся. Однако в данном случае лучше жертвовать количеством в пользу качества.

3) Таксономия нематод должна стать более открытой и доступной. Идентификация видов и классификация группы в целом должны быть проще и понятнее для биологов смежных специальностей. Ныне вся накопленная информация по таксономии нематод представляет собой множество описаний разной степени детальности, опубликованных на разных языках и в самых разных, часто труднодоступных изданиях, в которых могут ориентироваться только специалисты. В своём настоящем виде эта база данных практически не востребована никем, кроме самих таксономистов. Массу информации по морским нематодам нужно конвертировать в удобные и достаточно популярные книги, атласы, определители, как региональные, так и глобальные, где современные эффективные картиночные определительные ключи могли бы максимально облегчить всем желающим ориентировку в разнообразии морских нематод и определение видов.

Отдельной темой является филогения. Для выявления основанных на синапоморфиях сестринских групп и построения кладограмм морфологические признаки оказались малоэффективными. Дело в том, что органы нематод в своём большинстве структурно просты и, следовательно, их гомологии часто сомнительны. Простые структуры могут легко возникать независимо в разных группах и легко исчезать, не оставляя рудиментов. В результате гомологическое и гомопластическое сходство становится неразличимым. Поэтому построение кладограмм на основании сравнения нуклеотидных последовательностей открывает гораздо более широкие возможности. На смену морфологическим деревьям, в построении которых большое значение имели интуиция, чувство вкуса и соразмерности, пришли объективные способы измерения филогенетического родства. Выявление сестринских групп на основании молекулярных синапоморфий с помощью стандартных компьютерных программ стало автоматической процедурой. Исследователь получает из машины кладограмму — его задачей остаётся так или иначе объединить группы, придать им статус таксонов, придумать им названия и присвоить ранги. Полученные новые молекулярные кладограммы лишь частично совпадают с более или менее устоявшимися представлениями об эволюции и предлагают совершенно новые группы родства. На осмысление новых кладограмм потребуется некоторое время. Сейчас же можно указать два основных дискуссионных пункта к молекулярной филогении.

Первое. Кладограмма может быть по-настоящему убедительной и обретает полный смысл только тогда, когда представленные на ней группы обладают каким-то морфологическим единством, отличающим её от соседних групп, а схема ветвления имеет более или менее правдоподобный эволюционный сценарий. Конечно, в этом плане более цельными и естественными выглядят группы паразитических нематод, которые резко отличаются друг от друга по способу и месту паразитирования, а

в связи с этим и по морфологии (сравните, например, мермитид и аскаридид, оксиурид и спирурид), а также имеют понятные эволюционные истории (переход из воды на сушу, от сапробиотического существования к форезии и затем паразитированию на насекомых, смена хозяев от беспозвоночных к позвоночным и т.п.). У морских нематод нет таких ярких эволюционных историй, поскольку они свободноживущие, экологические отношения отдельных видов и групп не очевидны и плохо известны, связь морфологии и среды обитания неясна.

Второе. В последнее время, благодаря введению полимеразной цепной реакции, удешевлению секвенирования и усовершенствованию программ анализа, число исследованных видов нематод быстро растёт и ныне приближается к тысяче. И всё же, до детальной схемы, представляющей существенную часть разнообразия нематод, ещё далеко. Набор видов с просеквенированными генами (например, 18S рРНК) ещё очень невелик, по сравнению с огромной базой морфологических данных. Поэтому в молекулярной филогенетике распространены неоправданно широкие обобщения, которые выглядят убедительно, только если игнорировать часть разнообразия нематод. В таких схемах терминальные таксоны, которые представлены единственным просеквенированным видом, смело обозначаются как семейства или отряды. Например, отряд Plectida в понимании Де Лея и Блэкстера (De Ley, Blaxter, 2002) изображён на их кладограмме как монофилетическая группа. По морфологическому анализу отряд Plectida состоит из восьми-девяти кластеров родов, родственные отношения между которыми неясны, но могут быть довольно далёкими. Просеквенированные плектидные виды неравномерно распределены по части морфологических кластеров: несколько десятков видов исследованных видов относятся к одному семейству Plectidae, тогда как на остальные 17 семейств приходится меньше десятка видов с известной последовательностью гена 18S рРНК.

Другие нерешенные вопросы морской нематологии частично связаны с проблемами изучения их разнообразия. Например, академический вопрос о географии нематод. До сих пор ареалы известны у очень небольшого числа видов, и то лишь приблизительно. Для большинства же видов о распространении говорить вообще не приходится, поскольку они известны лишь из одного или немногих пунктов, часто очень удалённых друг от друга. Для нематод пока неизвестны какие-либо точные факты географически обусловленной внутривидовой изменчивости. Непонятно, как связываются друг с другом примеры очень широкого (циркумзонального или космополитического) распространения видов с крайне ограниченными средствами расселения нематод. Работу по географическому распределению видов можно начать с молекулярно-генетической верификации конспецифичности особей одного морфологического вида из удалённых друг от друга местонахождений.

Исследование тонкой анатомии и эмбриологии морских нематод началось недавно, но уже очень много дало для понимания эволюции всего типа круглых червей в целом. Приятно сознавать, что в этой области очень велик вклад советских и российских учёных, близких коллег и друзей автора. По некоторым позициям (например, ультраструктура кутикулы) по широте и полноте изученности морские нематоды даже сравнимы с паразитическими и почвенными (Decraemer et al., 2003). А вот топография нервной системы изучена практически только у одного вида —

*Pontonema vulgare*. Число видов с документированной гиподермальной мозаикой и изученными с применением ТЭМ строением сперматозоидов более велико, но всё же ещё не достигает того критического уровня, за которым эти данные могут анализироваться и включаться в диагностические системы в качестве признаков. Ещё менее широко у морских нематод известны такие сложные системы как пищеварительная и мышечная.

Что касается экологии и биологии морских нематод, то здесь многое уже известно. Более или менее понятны основные тренды в распределении плотности населения и разнообразия нематод по разным глубинам и разным типам донных осадков. Эти темы до сих пор преобладают в исследованиях по экологии нематод. Однако собственно о жизни (питании, движениях, миграциях, пицедобывательном и репродуктивном поведении) нематод по-прежнему известно немного. Если в горсти морского песка обнаруживается несколько десятков видов, между ними следует ожидать различий, иногда тонких, в объектах питания, времени суточной активности, разделения по микропространствам, разных тактик в биологии размножения. Таких аутоэкологических сведений пока ещё очень мало.

Прикладная нематология ещё ожидает своего развития. Исследования по реакции нематод (на физиологическом и ценотическом уровнях) на антропогенные нарушения морской среды были особенно популярны в 1980-е годы. Теперь ясно, как трансформируется нематодное сообщество в условиях загрязнения. Однако пока нематоды ещё не стали общеупотребимым показателем состояния среды: в море есть и более наглядные биоиндикаторы. Но в будущем именно запросы прикладной экологии будут фактором развития науки о самых массовых донных животных моря.

# Литература

- Алёшин В.В. 2004. Примитивно ли варьибельное дробление Ecnopliida (Nematoda)? Замечание к статье Д. А. Воронова «Сравнительная эмбриология нематод и закон зародышевого сходства» // Журнал общей биологии. Т. 65. № 1. С. 74–80.
- Белогуров О.И. 1980. Pandolaimidae fam. n. (Nematoda, Ecnopliida) и замечания о морфологии и систематическом положении *Pandolaimus ponticus* // Зоологический журнал. Т. 59. № 10. С. 1566–1568.
- Белогуров О.И. 1985. Строение и основные этапы эволюции эндокупола как скелетной системы головного конца нематод // Зоологический журнал. Т. 64. № 3. С. 359–367.
- Белогуров О.И., Алексеев В.М. 1977. Морфология *Anoplostoma cuticularia* sp. n. (Nematoda, Ecnopliida) и положение семейства Anoplostomatidae Gerlach et Riemann, 1974 в системе нематод // Зоологический журнал. Т. 56. № 2. С. 188–198.
- Белогуров О.И., Белогурова Л. С. 1975. Организация головного конца нематод Oncholaiminae и явление «расщепления кутикулы» // Биология моря. Т. 4. С. 24–35.
- Белогуров О.И., Белогурова Л.С. 1992. Свободноживущие морские нематоды подотряда Oncholaimina морей России и сопредельных вод (определитель). Владивосток: Изд. ДВО РАН. 222 с.
- Белогуров О.И., Листова Н.П. 1977. Морфология спиннереты и рассуждения о её происхождении у нематод отряда Ecnopliida // Журнал общей биологии. Т. 38. № 4. С. 582–594.
- Белогуров О.И., Фадеева Н.П. 1980. Замечания о роде *Halichoanolaimus* (Nematoda, Choanolaimidae) с описанием двух новых видов // Зоологический журнал. Т. 59. № 5. С. 656–665.
- Белогуров О.И., Фадеева Н.П. 1985. К изучению морфологии и систематики Leptosomatidae (Nematoda, Ecnopliida) // Зоологический журнал. Т. 64. № 2. С. 181–193.
- Валовая М.А., Малахов В.В. 1990. Эмбриональное развитие нематоды *Domorganus oligochaetophilus* из олигохеты *Enchytraeus albidus* супралиторали Белого моря // Паразитология. Т. 24. № 4. С. 332–338.
- Воронов Д.А., Невзлин Л.П., Панчин Ю.В., Спиридонов С. Э. 1989. Личинка первой стадии свободноживущей морской нематоды *Enoplus brevis*. Гиподерма и сенсорные органы // Онтогенез. Т. 20. С. 416–422.
- Воронов Д.А., Панчин Ю.В. 1995. Гастрюляция у свободноживущей морской нематоды *Enoplus brevis* (Ecnopliida, Ecnopliidae) и проблема локализации материала энтодермы на стадии двух бластомеров у нематод отряда Ecnopliida // Зоологический журнал. Т. 74. № 7. С. 10–18.
- Гагарин В.Г. 1976. Самка *Oncholaimus bajulus* Paramonov (Nematoda, Oncholaimidae) // Зоологический журнал. Т. 55. № 1. С. 133–135.
- Гальцова В.В. 1981. Некоторые закономерности вертикального распределения свободноживущих нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН АН СССР. С. 27–31.
- Гальцова В.В. 1982. Вертикальная стратификация нематод в толще грунта на литорали Белого моря // Биология моря (Владивосток). Вып. 1. С. 52–54.
- Гальцова В.В. 1991. Мейобентос в морских экосистемах (на примере свободноживущих нематод) // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 224. Л.: ЗИН АН СССР. 301 с.
- Гальцова В.В., Платонова Т. А. 1980. Распределение мейобентоса на илисто-песчаном пляже Дальнезеленецкой губы Баренцева моря // Биология моря (Владивосток). Вып. 2. С. 15–20.
- Дроздовский Э.М. 1981. О месте хромадорид в системе класса Nematoda // Эволюция, систематика и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН АН СССР. С. 32–37.

- Дроздовский Э.М. 1989. О делении класса Nematoda на подклассы и о филогенетических связях между некоторыми группами хроматорийной ветви нематод // Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых. Л.: ЗИН АН СССР. С. 39–59.
- Евдониин Л.А. 1977. Хоботковые ресничные черви *Kalyptorhynchia* фауны СССР и сопредельных стран // Фауна СССР. Турбеллярии. Т. 1. Вып. 1. Л.: Наука. 400 с.
- Короткова Г.П., Агафонова Л.А. 1976. Экспериментально–морфологическое исследование восстановительных способностей нематоды *Pontonema vulgare* (Bastian, 1865) // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. Т. 10. С. 90–98.
- Краснова Е.Д. 1998. О возможности пассивного переноса свободноживущих литоральных нематод придонными водными течениями // Материалы Юбилейной научной конференции, посвящённой 60-летию Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова МГУ имени М. В. Ломоносова 12–13 августа 1998 года. М.: Изд. Беломорской биол. ст. Моск. ун-та. С. 50–52.
- Краснова Е.Д. 2003. Экология морской свободноживущей нематоды *Metachromadora* (*Chromadoropsis*) *vivipara* (De Man 1907) в Белом море. Автореф... дисс. к.б.н. М. 24 с.
- Краснова Е.Д. 2006. Жизненный цикл свободноживущей нематоды *Metachromadora* (*Chromadoropsis*) *vivipara* (De Man 1907) Filipipjev 1918 на литорали Белого моря // Зоол. журн. Т. 85. (в печати.)
- Лемзина Л.В. 1989. Свободноживущие нематоды озёр Иссык-Куль и Сон-Куль. Фрунзе: Илим. 142 с.
- Малахов В.В. 1974а. Жизненный цикл свободноживущей нематоды *Pontonema vulgare* в Белом море // Вестник Московского университета. Сер. Биол. Вып. 1. С. 10–14.
- Малахов В.В. 1974б. Постэмбриональное развитие свободноживущей морской нематоды *Pontonema vulgare* // Биология Белого моря. Вып. 1. С. 154–161.
- Малахов В.В. 1981. Эмбриональное развитие свободноживущих морских нематод из отрядов Chromadorida и Desmodorida // Зоологический журнал. Т. 60. № 4. С. 485–495.
- Малахов В.В. 1986. Нематоды: строение, развитие, система. М.: Наука. 215 с.
- Малахов В.В., Воронов Д.А. 1981. Материалы к познанию строения головного конца свободноживущих морских нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН АН СССР. С. 52–56.
- Малахов В.В., Невзлин Л.П. и Спиридонов С.Э. 1983. О закономерностях в распределении катехоламинов и холинстераз в нервной системе нематод // Журнал общей биологии. Т. 44. № 5. С. 710–717.
- Малахов В.В., Овчинников А.В. 1980. Изучение органов чувств свободноживущих нематод. 1. *Sphaerolaimus balticus* (Monhysterida, Sphaerolaimidae) // Зоологический журнал. 1980. Т. 59. № 6. С. 805–809.
- Малахов В.В., Рыжиков К.М., Сонин М.Д. 1982. Система крупных таксонов нематод: подклассы, отряды, подотряды // Зоологический журнал. Т. 64. № 8. С. 1125–1134.
- Малахов В.В., Юшин В.В. 1984. Изучение органов чувств свободноживущих морских нематод. 3. *Paracanthochus macrodon* (Chromadorida, Cyatholaimidae) // Зоологический журнал. Т. 63. № 8. С. 1137–1143.
- Мамкаев Ю.В. 1987. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 167. С. 4–33.
- Милютин И.А. 1981. Ранние стадии эмбрионального развития свободноживущих морских нематод *Spirinia parasitifera* и *Paracanthochus* sp. // Эволюция, систематика и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН АН СССР. С. 38–44.
- Мокиевский В.О. 1988. Пространственная структура сообщества нематод на литорали Белого моря // Структурно–функциональные исследования морского бентоса. М.: Институт океанологии АН СССР. С. 20–38.

- Мокиевский В.О. 1990. Сезонные изменения в сообществе нематод беломорской литорали // Питание и биоэнергетика морских донных беспозвоночных». М.: Институт океанологии АН СССР. С. 138–149.
- Мокиевский В.О., Каменская О.Е. 2002. Мейобентос гидротермальных зон и других восстановительных биотопов // Биология гидротермальных систем. Москва: КМК Press. С. 237–253.
- Мокиевский В.О. Филиппова К.А. Чесунов А.В. 2005. Фауна нематод, ассоциированная со скоплениями отмерших макрофитов в сублиторали Белого моря // Океанология. Т. 45. № 4. С. 628–636.
- Охлопков Ю.Р. 2003. Питание свободноживущих нематод из семейств Selachinematidae и Richtersiidae в Белом море // Труды Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова. Т. 9 / Материалы 7-й Международной конференции 10–11 августа 2002 года. М.: КМК Press. С. 127–139.
- Платонова Т.А. 1976. Низшие Eoplrda (свободноживущие морские нематоды) морей СССР // Нематоды и их роль в мейобентосе / Исследования фауны морей. Т. XVII (XXV). Л.: Наука. С. 3–164.
- Платонова Т.А., Потин В.В. 1972. О новых родах *Harpagonchus* и *Harpagonchoides* (Nematoda, Chromadorida, Harpagonchidae fam. n.), живущих на параподиях и жабрах полихет *Aglaophamus* Kinberg и *Hemipodus* Quatrefages // Результаты биологических исследований советских антарктических экспедиций. Вып. 5. Исследования фауны морей. Т. XI(XIX). Л.: Наука. С. 81–87.
- Русин Л.Ю., Алёшин В.В., Владыченская Н.С., Милютина И.А., Кедрова О.С., Петров Н.Б. 2001. Первичная структура петель 35 и 48 малой рРНК свидетельствует, что Trefusiidae являются субтаксоном морских Eoplrda (Nematoda) // Молекулярная биология. Т. 35. № 5. С. 912–919.
- Русин Л.Ю., Малахов В.В. 1998. Эutelия не свойственна свободноживущим морским нематодам // Доклады АН СССР. Т. 361. Вып. 1. С. 132–134.
- Скрябин А.С., Делямуре С.Л. 1982. Морфология, систематика и географическое распространение нематод-комменсалов усатых китов // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наукова думка. С. 166–170.
- Филиппов И.Н. 1912. К вопросу о строении нервной системы у свободноживущих нематод // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб. Т. 43. С. 205–215.
- Филиппов И.Н. 1918/1921. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя // Труды Особой зоологической лаборатории и Севастопольской биологической станции Российской академией наук. Сер. 2. № 4. С. 1–350 (1918). С. 351–614 (1921).
- Цалолихин С.Я. 1985. Нематоды пресных и солоноватых вод Монголии. Л.: Наука. 115 с.
- Чесунов А.В. 1980. Новые данные о свободноживущих нематодах надсемейства Monhy-steroidea Каспийского моря // Зоологический журнал. Т. 59. № 7. С. 973–985.
- Чесунов А.В. 1981. О географическом распространении водных свободноживущих нематод // Эволюция, систематика и экология свободноживущих нематод. Л.: ЗИН АН СССР. С. 88–95.
- Чесунов А.В. 1983а. О пространственном распределении видов свободноживущих нематод в Каспийском море // Биологические ресурсы Каспийского моря. М.: изд. МГУ. С. 69–82.
- Чесунов А.В. 1983б. О географическом распространении и путях становления фауны свободноживущих нематод Каспийского моря // Биологические ресурсы Каспийского моря, М.: изд. МГУ. С. 83–110.
- Чесунов А.В. 1984. Материалы к ревизии морских свободноживущих нематод семейства Lauratonematidae // Эколого-географические исследования нематод / Труды ЗИН АН СССР. Т. 126. Л.: ЗИН АН СССР. С. 79–96.

- Чесунов А.В. 1986а. О систематическом положении нематод *Odontobius ceti* Roussel de Vauzeme, 1834 (Chromadoria) – симбионта усатых китов // Биологические науки. Т. 10. С. 30–35.
- Чесунов А.В. 1986б. Два новых симпатрических вида нематод рода *Megadesmolaimus* (Monhysterida, Linhomoeidae) из Красного моря // Зоологический журнал. Т. 65. № 6. С. 819–828.
- Чесунов А.В. 1986в. Новая свободноживущая нематода, связанная с морским арктическим льдом // Зоологический журнал. Т. 65. № 12. С. 1782–1787.
- Чесунов А.В. 1988. Новые виды нематод из Белого моря // Нематологический сборник / Труды ЗИН АН СССР. Т. 180. Л. С. 68–76.
- Чесунов А.В. 1989а. Морские комменсальные нематоды. Разнообразие, экология, адаптации, филогенетические связи // Симбиоз у морских животных. М. С. 20–59.
- Чесунов А.В. 1989б. Род *Syartonema* (Nematoda, Chromadoria): морфологическое своеобразие, новый диагноз и описание трёх видов из Белого моря // Зоологический журнал. Т. 68. № 11. С. 5–16.
- Чесунов А.В. 1990а. Критический анализ семейства Aegialoalaimidae (Nematoda, Chromadoria), тенденции эволюционного развития пищевода у морских нематод и предложение двух новых семейств // Зоологический журнал. Т. 69. № 8. С. 5–18.
- Чесунов А.В. 1990б. Волосатые Xyalidae (Nematoda, Chromadoria, Monhysterida) в Белом море; новые виды, новые комбинации и статус рода *Trichotheristus* // Зоологический журнал. Т. 69. № 10. С. 5–19.
- Чесунов А.В. 1990в. Головные кутикулярные структуры у свободноживущих нематод надсемейства Monhysteroidea (Chromadoria, Monhysterida). Сообщение 1 // Зоологический журнал. Т. 69. № 11. С. 18–24.
- Чесунов А.В. 1990г. Головные кутикулярные структуры у свободноживущих нематод надсемейства Monhysteroidea (Chromadoria, Monhysterida). Сообщение 2 // Зоологический журнал. Т. 69. № 12. С. 13–23.
- Чесунов А.В. 1991. Новая морская свободноживущая нематода *Tarvaia kurilensis* sp. n. (Chromadoria) и новый, дополненный диагноз семейства Tarvaiidae Lorenzen, 1981 // Вестник МГУ. Т. 16. Биология. № 3. С. 61–66.
- Чесунов А.В. 1997. Маримермитиды (Nematoda): анатомия, классификация, филогения // Зоологический журнал. Т. 76. № 11. С. 1283–1300.
- Чесунов А.В., Краснова Е.Д. 1985. К морфологии, изменчивости и синонимии свободноживущей нематоды *Chromadoropsis vivipara* (Chromadoria, Desmodorida, Spiriniidae) из Белого моря // Зоологический журнал. Т. 64. № 3. С. 347–357.
- Чесунов А.В., Милютин Д.М., Евсеев А.В. 2000. Многоклеточные паразиты простейших // Природа. № 3(1015). С. 6–12.
- Чесунов А.В., Плетникова М.В. 1986. Новые сведения о комменсальных нематодах из рода *Gammarinema* Kinne et Gerlach, 1953 (Chromadoria: Monhysterida) // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т. 91. Вып. 2. С. 73–83.
- Чесунов А.В., Портнова Д.А. 2005. Свободноживущие нематоды в сезонном прибрежном льду Белого моря. Описание *Hieminema obliquorum* gen. et sp. n. (Nematoda, Monhysteroidea) // Зоологический журнал. Т. 84. № 8. С. 899–914.
- Шишов Б.А. 1981. О плане строения рецепторного аппарата нематод в связи с разнородностью чувствительных нейронов // Работы по гельминтологии. Материалы заседания, посвящённого 100-летию со дня рождения академика К. И. Скрябина. М.: Наука. С. 200–210.
- Юшин В.В. 2001. Ультраструктурные аспекты гаметогенеза и гистогенеза у свободноживущих морских нематод. Автореф. дисс... д.б.н. Владивосток. 43 с.
- Юшин В.В., Малахов В.В. 1989. Формирование кутикулы в эмбриогенезе свободноживущей морской нематоды *Enoplus demani* // Доклад АН СССР. Т. 308. Вып. 2. С. 497–499.



- Юшин В.В., Малахов В.В. 1992. Формирование кутикулы в эмбриогенезе свободноживущей морской нематоды *Halichoanolaimus sonorus* (Chromadorida, Selachinematidae) // Зоол. журн. Т. 71. № 1. С. 23–30.
- Юшин В.В., Малахов В.В. 1999. Спермии нематод отряда Enoplida имеют ядерную оболочку // Док. АН СССР. Т. 367. Вып. 5. С. 718–720.
- Aarnio K. 2000. Experimental evidence of predation by juvenile flounder, *Platichthys flesus*, on a shallow water meiobenthic community // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 246. P. 125–138.
- Adams B. I., Mitchell M.J. 1980. Role of nematode–bacterial interactions in heterotrophic systems with emphasis on sewage sludge decomposition // Oikos. Vol. 35. P. 404–410.
- Adams P.J.M., Tyler S. 1980. Hopping locomotion in a nematode: functional anatomy of the caudal gland apparatus of *Theristus caudosaliens* sp. n. // Journal of Morphology. Vol. 164. P. 265–285.
- Adamson M.L. 1987. Phylogenetic analysis of the higher classification of the Nematoda // Canadian Journal of Zoology. Vol. 65. No. 6. S. 1478–1482.
- Albertson D.G., Thomson J.N. 1976. The pharynx of *Caenorhabditis elegans* // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol. 275. P. 299–325.
- Aleshin V.V., Kedrova O.S., Miljutina I.A., Vladychenskaya N.S., Petrov N.B. 1998. Relationships among nematodes based on the analysis of 18S rRNA gene sequences: molecular evidence for monophyly of chromadorian and secernentian nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 6. No. 2. S. 175–184.
- Alkemade R., Wielemaker A., De Jong S.A., Sandee A.J.J. 1992a. Experimental evidence for the role of bioturbation by the marine nematode *Diplolaimella dievengatensis* in stimulating the mineralization of *Spartina anglica* detritus // Marine Ecology Progress Series. Vol. 90. P. 149–155.
- Alkemade R., Wielemaker A., Hemminga M.A. 1992b. Stimulation of decomposition of *Spartina anglica* leaves by the bacterivorous marine nematode *Diplolaimelloides brucei* (Monhysterida) // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 159. P. 267–278.
- Allen M.W., Noffsinger E.M. 1978. A revision of the marine nematodes of the superfamily Draconematoidea Filipjev, 1918 (Nematoda: Draconematina) // University of California Publications in Zoology. Vol. 109. University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London. 133 pp.
- Allg̃in C.A. 1934. Die Suktorien der *Spirina parasitifera* (Bastian) // Zeitschrift für Parasitenkunde. Vol. 7. P. 118–120.
- Allg̃in C.A. 1939a. Б бер einen bemerkenswerten Fall von Wundheilung am Schwanze des *Bathylaimus zostericola* Allgen // Folia Zoologica et Hydrobiologica. Vol. 9. P. 318–319.
- Allg̃in C.A. 1939b. Рдuberische Ernдрungsweise mariner Nematoden, insbesondere Halichoanolaimini // Folia Zoologica et Hydrobiologica. Bd. 9. S. 321–325.
- Allg̃in C.A. 1955. Zur Biologie und Цкologie freilebender mariner Nematoden // Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Systematik, Цкologie und Geographie der Tiere. Bd. 83. S. 485–502.
- Alongi D.M. 1986. Population structure and trophic composition of the free–living nematodes inhabiting carbonate sands of Davies Reef, Great Barrier Reef, Australia // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Vol. 37. P. 609–619.
- Alongi D.M. 1989. The role of soft-bottom benthic communities in tropical mangrove systems // Marine Ecology Progress Series. Vol. 40. P. 103–114.
- Alongi D.M., Tietjen J.H. 1980. Population growth and trophic interactions among free-living nematodes // Marine Benthic Dynamics. / K.R. Tenore, B.C. Coull (eds). Columbia: Univ. South Carolina Press. Vol. 11. P. 151–166.
- Anderson R.C., Bourne N. 1960. Note on *Pontonema vacillatum* Leidy, 1955 (Nematoda: Oncholaimidae) from soft-shell clams (*Mya arenaria*) // Journal of Fisheries Research Board of Canada. Vol. 17. No. 2. S. 291–293.

- Andr ssy I. 1956. Die Rauminhalts- und Gewichtsbestimmung der Fadenw rmer (Nematoden) // Acta Zoologica Academiae Scientarum Hungaricae. Vol. 2. P. 1–15.
- Andr ssy I. 1976. Evolution as a basis for the systematization of nematodes. London, San Francisco, Melbourne, Pitman. 288 p.
- Andr ssy I. 1985. A dozen new nematodes from Hungary // Opuscula zoologica (Budapest). Vol. 19/20. P. 3–39.
- Armonies W. 1988. Hydrodynamic factors affecting behaviour of intertidal meiobenthos // Ophelia. Vol. 28. No. 3. P. 183–193.
- Armonies W. 1994. Drifting meio- and macrobenthic invertebrates on tidal flats in K nigshafen: a review // Helgol nder Meeresuntersuchungen. Bd. 48. S. 299–320.
- Arthington A. H., Yeates G. W., Conrick D. L., 1986. Nematodes, including a new record of *Tobriulus diversipapillatus* in Australia, as potential indicators of sewage effluent pollution // Australian Journal of Marine and Freshwater Research, 37: 159–166.
- Atkinson H.J. 1975. The functional significance of the haemoglobin in a marine nematode, *Enoplus brevis* (Bastian) // Journal of Experimental Biology. Vol. 62. P. 1–9.
- Atilla N., Wetzel M.A., Fleeger J.W. 2003. Abundance and colonization potential of artificial hard substrate-associated meiofauna // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 287. P. 273–287.
- Austen M.C., Wibdom B. 1991. Changes in and slow recovery of a meiobenthic nematode assemblage following a hypoxic period in the Gullmar Fjord basin, Sweden // Marine Biology. Vol. 111. P. 139–145.
- Baldwin J.G., Nadler S.A., Wall D.H. 2000. Nematodes: pervading the earth and linking all life // Nature and Human Society. The Quest for a Sustainable World. National Academy Press. Washington. D.C. P. 176–191.
- Bastian H.C. 1865. Monograph on the Anguillulidae, or free Nematoids, marine, land, and freshwater; with descriptions of 100 new species // Transactions of the Linnean Society of London. Vol. 25. P. 73–184.
- Bauer-Nebelsick M., Blumer M., Urbanchik W., Ott J. A. 1995. The glandular sensory organ of Desmodoridae (Nematoda) — ultrastructure and phylogenetic implications // Invertebrate Biology. Vol. 114. No. 3. S. 211–219.
- Bernhard J.M., Buck K.R., Farmer M.A., Bowser S.S. 2000. The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis // Nature. Vol. 403. P. 77–80.
- Bett B.J., Moore C.G. 1988. The taxonomy and biology of a new species *Pontonema* (Nematoda, Oncholaimidae) dominant in organically polluted sublittoral sediments around Scotland, with a review of the genus // Journal of Natural History. Vol. 22: 1363–1377.
- Bilgrami A.L., Jairajpuri M.S. 1988. Attraction of *Mononchooides longicaudatus* and *M. fortidens* (Nematoda: Diplogasterida) towards prey and factors influencing attraction // Revue de Nematologie. Vol. 11. P. 195–202.
- Bird A.F., Bird J. 1991. The structure of nematodes (second edition) // Academic Press, inc. San Diego et al. 316 pp.
- Blanchard G.F. 1990. Overlapping microscale dispersion pattern of meiofauna and micro-phytobenthos // Marine Ecology Progress Series. Vol. 68. P. 101–111.
- Blaxter M.L., De Ley P., Garey J.P., Liu L.X., Scheldeman P., Vierstraete A., Vanfletern J.R., Mackey L.Y., Dorris M., Frisse L.M., Vida J.T., Thomas K. 1998. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda // Nature. Vol. 392. P. 71–75.
- Blome D. 1983.  kologie der Nematoda eines Sandstrandes der Nordseeinsel Sylt // Mikrofauna des Meeresbodens. Vol. 88. P. 517–590.

- Blome D., Faubel A. 1996. Eulittoral nematodes from the Elbe estuary: Species composition, distribution, and population dynamics // Archiv für Hydrobiologie, Supplement. Vol. 110. No. 2/3. S. 107–157 (Unters. Elbe-Дстuar, 7).
- Blome D., Riemann F. 1987. A sediment agglutination of the free-living marine nematode *Desmodora schulzi* // Helgoländer Meeresuntersuchungen. Vol. 41. P. 113–119.
- Blome D., Schleier U., Bernem K.-H. von 1999. Analysis of the small-scale spatial patterns of free-living marine nematodes from tidal flats in the East Frisian Wadden Sea // Marine Biology. Vol. 133. P. 717–726.
- Boaden P.J.S. 1975. Anaerobiosis, meiofauna and early metazoan evolution // Zoologica Scripta. Vol. 4. P. 21–24.
- Boaden P.J.S. 1977. Thiobiotic facts and fancies (aspects of the distribution and evolution of anaerobic meiofauna) // The meiofauna species in time and space / W. Sterrer, P. Ax. (eds.). Mikrofauna des Meeresbodens. Vol. 61. P. 45–63.
- Boaden P.J.S., Platt H.M. 1971. Daily migration patterns in an intertidal meiobenthic community // *Thalassia Jugoslavica*. Vol. 7. P. 1–12.
- Bollerup G., Burr A.H. 1979. Eyespot and other pigments in nematode esophageal muscle cells // Canadian Journal of Zoology. Vol. 57. No. 5. S. 1057–1069.
- Bongers T. 1983a. Revision of the genus *Leptosomatium* Bastian, 1865 // Proceedings of the Biological Society of Washington. Vol. 96. No. 4. S. 807–855.
- Bongers T. 1983b. Bionomics and reproductive cycle of the nematode *Leptosomatium bacillatum* living in the sponge *Halichondria panicea* // Netherlands Journal of Sea Research. Vol. 17. No. 1. S. 39–46.
- Bongers T. 1990. The maturity index: an ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // Oecologia (Berlin). Vol. 83. P. 14–19.
- Bongers T., Alkemade R., Yeates G.W. 1991. Interpretation of disturbance-induced maturity decrease in marine nematode assemblages by means of the Maturity Index // Marine Ecology Progress Series. Vol. 76. P. 135–142.
- Boucher G. 1972. Distribution quantitative et qualitative des nematodes d'une station de vase terri-gene cotiere de Banyuls-sur-Mer // Cahiers de Biologie marine. Vol. 13. P. 457–474.
- Boucher G. 1980. Impact of Amoco Cadiz oil spill on intertidal and sublittoral meiofauna // Marine Pollution Bulletin. Vol. 11. No. 4. S. 95–101.
- Boucher G. 1990. Pattern of nematode species diversity in temperate and tropical subtidal sedi-ments // Marine Ecology. Vol. 11. No. 2. S. 133–146.
- Boucher G., Lamshead P.J.D. 1995. Ecological biodiversity of marine nematodes in samples from temperate, tropical, and deep-sea regions // Conservation Biology. Vol. 9. No. 6. S. 1594–1604.
- Bouwman L.A. 1983. A survey of nematodes from the Ems Estuary; Part II: Species assemblages and associations // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geog-raphie der Tiere. Bd. 110. S. 345–376.
- Bouwman L.A., Romeyn K., Admiraal W. 1984a. On the ecology of meiofauna in an organically polluted estuarine mudflat // Estuarine, Coastal and Shelf Science. Vol. 19. P. 633–653.
- Bouwman L.A., Romeyn K., Kremer D.R., van Es F.B. 1984b. Occurrence and feeding biology of some nematode species in Aufwuchscommunities // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 25. P. 287–303.
- Burr A.H. 1979. Analysis of phototaxis in nematodes using directional statistics // Journal of Com-parative Physiology. Vol. 134. P. 85–93.
- Burr A.H., Burr C. 1975. The amphid of the nematode *Oncholaimus vesicarius*: ultrastructural evidence for a dual function as chemoreceptor and photoreceptor // Journal of Ultrastructure Research. Vol. 51. P. 1–51.

- Bussau G., Schriever G., Thiel H. 1995. Evaluation of abyssal metazoan meiofauna from a manganese nodule area of the eastern South Pacific // *Vie et Milieu*. Vol. 45. P. 39–48.
- Castillo-Fernandez D., Lamshead P.J.D. 1990. Revision of the genus *Elzalia* Gerlach, 1957 (Nematoda: Xyalidae) including three new species from an oil producing zone in the Gulf of Mexico, with a discussion of the sibling species problem // *Bulletin of the British Museum (Natural History) Zoology*. Vol. 56. No. 1. P. 63–71.
- Chalfie M., Thomson J.N. 1979. Organization of neuronal microtubules in the nematode *Caenorhabditis elegans* // *Journal of Cell Biology*. Vol. 82. P. 278–289.
- Chia F.S., Warwick R.M. 1969. Assimilation of labelled glucose from sea water by marine nematodes // *Nature (London)*. Vol. 224. P. 720–721.
- Chitwood B.G. 1937. A revised classification of the Nematoda // *Работы по гельминтологии. Сборник, посвящённый академику К.И. Скрабину*. Изд. АН СССР. С. 660–695.
- Chitwood B.G. 1957. The english word «Nema» revisited // *Systematic Zoology*. Vol. 6. P. 184–186.
- Chitwood B.G. 1958. The designation of official names for higher taxa of invertebrates // *Bulletin of Zoological Nomenclature*. Vol. 15. P. 860–895.
- Chitwood B.G., Chitwood M.B. 1950. An introduction to nematology. Sect. I. Anatomy. 213 pp. Baltimore: Monumental Printing Company.
- Chitwood B.G., Murphy D.G. 1964. Observations on two marine monhysterids – their classification, culture and behavior // *Transactions of the American Microscopical Society*. Vol. 83. P. 311–329.
- Clasing E. 1980. Postembryonic development in species of Desmodoridae, Epsilonematidae and Draconematidae // *Zoologischer Anzeiger (Jena)*. Vol. 204. P. 337–344.
- Cobb N.A. 1918. Nematodes of the slow sand filter-beds of American cities // *Contributions to Science of Nematology*. Vol. 7. P. 189–212.
- Cobb N.A. 1919. The orders and classes of nemas // *Contributions to Science of Nematology*. Vol. 8. P. 212–216.
- Coles J.W. 1958. Nematodes parasitic on sea weeds of the genera *Ascophyllum* and *Fucus* // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 37. P. 145–155.
- Committó J.A., Tita G. 2002. Differential dispersal rates in an intertidal meiofauna assemblage // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 268. P. 237–256.
- Coomans A. 1979. The anterior sensilla of nematodes // *Revue de Nématologie*. Vol. 2. No. 2. S. 259–283.
- Coomans A. 2000. Nematode systematics: past, present and future // *Nematology*. Vol. 2. No. 1. S. 3–7.
- Coomans A., Eyualem A., Van de Velde M.-C. 1996. Position of pharyngeal gland outlets in Monhysteridae (Nemata) // *Journal of Nematology*. Vol. 28. No. 2. S. 169–176.
- Coomans A., Heyns J. 1983. *Oncholaimus sahariensis* sp. n. (Nematoda) from the Algerian Sahara // *Hydrobiologia*. Vol. 107. P. 193–201.
- Coomans A., Jacobs L.J. 1983. *Halalaimus algeriensis* n. sp. (Nematoda) from the Sahara // *Hydrobiologia*. Vol. 102. P. 39–44.
- Coomans A., Vanderhaeghen K. 1985. In vitro testing toxics // *Plant Nematology. Laboratory Manual*. / Zuckerman B.M., May W.F., Harrison M.B. (eds) Publ. By Univ. Massach. Agricult. Experimental Station, Amherst.
- Coomans A., van der Heiden A. 1979. The systematic position of the family Ironidae and its relation to the Dorylaimida // *Annales de la Société royale Zoologique de Belgique*. Vol. 108. P. 5–11.
- Coomans A., Verschuren D., Vanderhaeghen R. 1988. The demanian system, traumatic insemination and reproductive strategy in *Oncholaimus oxyuris* Ditlevsen (Nematoda, Oncholaimina) // *Zoologica Scripta*. Vol. 17. No. 1. S. 15–23.

- Coull B.C. 1990. Are members of the meiofauna food for higher trophic levels? // Transactions of the American Microscopical Society. Vol. 109. No. 3. S. 233–246.
- Croll N.A., Vigliercio D.R. 1969. Osmoregulation and uptake of ions in a marine nematode // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. Vol. 36. P. 1–9.
- Cullen D. J. 1973. Bioturbation of superficial marine sediments by interstitial meiobenthos // Nature (London). Vol. 242. P. 323–324.
- Dando P.R., Fenchel T., Jensen P., O'Hara S.C.M., Niven S.J., Schuster U. 1993. Ecology of gassy, organic-rich sediment in a shallow subtidal area on the Kattegat coast of Denmark // Marine Ecology Progress Series. Vol. 100. P. 265–271.
- Dando P.R., Jensen P., O'Hara S.C.M., Niven S.J., Schmaljohann R., Schuster U., Taylor L.J. 1994. The effects of methane seepage at an intertidal/shallow subtidal site on the shore of the Kattegat, Vendsyssel, Denmark // Bulletin of the Geological Society of Denmark. Vol. 41. P. 65–79.
- De Coninck L.A. 1965. Classif des Nĭmatodes — Systĭmatique des Nematodes et sous-classe des Adenophorea / Grasse, P.-P. (ed.). Traitĭ de Zoologie. Vol. 4. No. 2. S. 586–681.
- Decraemer W. 1976. Scientific report on the Belgian expedition to The Great Barrier Reef in 1967. Nematodes VI. Morphological observations on a new genus *Quadricomoides* of marine Desmoscolecida // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Vol. 27. P. 89–115.
- Decraemer W. 1977. Origin and evolution of the Desmoscolecida, an aberrant group of nematodes // Zeitschrift fĭr zoologische Systematik und Evolutionsforschung. Vol. 15. No. 3. S. 232–236.
- Decraemer W., Coomans A., 1978a. Scientific report on the Belgian Expedition to the Great Barrier Reef in 1967. Nematodes XII. Ecological notes on the nematode fauna in and around mangroves on Lizard Island // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Vol. 29. P. 497–508.
- Decraemer W., Coomans A. 1978b. Scientific report on the Belgian Expedition to the Great Barrier Reef in 1967. Nematodes XIII. A description of four new species and redescription from and around mangroves on Lizard Island // Australian Journal of Marine and Freshwater Research. Vol. 29. P. 509–541.
- Decraemer W., Karanastasi E., Brown D., Backeljau T. 2003. Review of the ultrastructure of the nematode body cuticle and its phylogenetic interpretation // Biological Review. Vol. 78. P. 465–510.
- Decraemer W., Soetaert K. 1989. Peculiar new deep-sea desmoscolecid species of the genus *Protoricoma* (Nematoda) from Corsica // Zoologica Scripta. Vol. 18. No. 2. S. 223–229.
- Decraemer W., Sturhan D. 1997. *Desmoscolex (Desmolorenzia) camerunensis* n.sp. (Nematoda : Desmoscolecida) from Cameroon // Fundamental and Applied Nematology. Vol. 20. No. 3. S. 233–238.
- Decraemer W., Chesunov A.V. 1996. Some desmoscolecids from the White Sea (Nematoda, Desmoscolecida) // Russian Journal of Nematology. Vol. 4. No. 2. P. 115–130.
- De Ley P. 2000. Lost in worm space: phylogeny and morphology as road maps to nematode diversity // Nematology. Vol. 2. No. 1. S. 9–16.
- De Ley P., Blaxter M. 2002. Systematic position and phylogeny // The Biology of Nematodes / D. Lee (ed.). Harwood Academic Publishers, Reading. P. 1–30.
- De Ley P., Van de Velde M.-C., Mounport D., Baujard P., Coomans A. 1995. Ultrastructure of the stoma in Cephalobidae, Panagrolaimidae and Rhabditidae, with proposal for a revised stoma terminology in Rhabditida (Nematoda) // Nematologica. Vol. 41. P. 153–182.
- De Man J.G. 1892. Ёber eine neue in Gallen einer Meeresalgen lebende Art der Gattung *Tylenchus* Bast. // Festschrift zum Siebenzigsten Geburtstag Rudolf Leuckart. Leipzig. P. 121–125.
- De Man J.G. 1922. Vrijlevende Nematoden. In: H. C. Redeke (Ed.), Flora en Fauna der Zuiderzee, Te Helder (C. de Boer). P. 214–261.

- Deutsch A. 1978. Gut structure and digestive physiology of the free-living marine nematodes, *Chromadorina germanica* (Bütschli, 1874) and *Diploaimella* sp. // Biological Bulletin. Vol. 155. P. 317–335.
- Dujardin F. 1845. Histoire naturelle des Helminthes ou vers intestinaux. Libraire encyclopédique de Roret (Suites a Buffon). Paris. 652 pp.
- Dye A.H. 1978. Diurnal vertical migrations of meiofauna in an estuarine sand flat // Zoologica Africana. Vol. 13. No. 2. S. 201–205.
- Ehlers U. 1994. Absence of a pseudocoel or pseudocoelom in *Anoplostoma vivipara* (Nematodes) // Mikrofauna Marina. Vol. 9. P. 345–350.
- Elmgren R. 1976. Baltic benthos communities and the role of meiofauna // Contributions of the Askö Laboratory, University of Stockholm, Sweden. Vol. 14. P. 1–31.
- Eskin R.A., Coull B.C. 1987. Seasonal and three-year variability of meiobenthic nematode populations at two estuarine sites // Marine Ecology Progress Series. Vol. 41. P. 295–303.
- Eskin R.A., Palmer M.A. 1985. Suspension of marine nematodes in a turbulent tidal creek: species pattern // Biological Bulletin. Vol. 169. P. 615–623.
- Fadeeva N.P., Davydova I.L. 2005. Some aspects of the life history and ecology of *Oncholaimium ramosum* (Nematoda: Oncholaimidae) in the polluted harbour of the Sea of Japan // Russian Journal of Nematology. Vol. 13. No. 1. S. 95–105.
- Farke H., Riemann F., Schrage M. 1984. High freezing tolerance of marine nematodes from intertidal sediments of the German Bight // Nematologica. Vol. 30. P. 452–456.
- Feller R.J., Coull B.C. 1995. Non-selective ingestion of meiobenthos by juvenile spot (*Leiostomus xanthurus*) (Pisces) and their daily ration // Vie et Milieu. Vol. 45. No. 1. S. 49–59.
- Feller R.J., Warwick R.M. 1988. Energetics // Introduction to the study of meiofauna / Higgins R.P., H. Thiel (eds) Smithsonian Institution Press. Washington, D.C., London. P. 181–196.
- Fenchel T.M., Riedl R.J. 1970. The sulphide system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms // Marine Biology. Vol. 7. No. 3. S. 255–268.
- Filipjev I. N. 1934. The classification of the free-living nematodes and their relation to the parasitic nematodes // Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. 89. No. 6. S. 1–63.
- Filipjev I.N., Michailova E. 1924. Zahl der Entwicklungsstadien bei *Enoplus communis* Bast. // Zoologischer Anzeiger (Jena). Vol. 59. P. 212–219.
- Findlay S.E.G. 1982. Effect of detrital nutritional quality on population dynamics of a marine nematode (*Diploaimella chitwoodi*) // Marine Biology. Vol. 68. P. 223–227.
- Findlay S.E.G., Tenore K.R. 1982. Effect of a free-living marine nematode (*Diploaimella chitwoodi*) on detrital carbon mineralization // Marine Ecology. Vol. 8. P. 161–166.
- Forster S.J. 1998. Osmotic stress tolerance and osmoregulation of intertidal and subtidal nematodes // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 224. P. 109–125.
- Gage J.D. 1996. Why are there so many species in deep-sea sediments? // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 200. P. 257–286.
- Gee J. M. 1989. An ecological and economic review of meiofauna as food for fish // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 96. P. 243–261.
- Gee J.M., Warwick R.M., Schaanning M., Berge J.A., Ambrose W.G. 1985. Effects of organic enrichment on meiofaunal abundance and community structure in sublittoral soft sediments // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 91. P. 247–262.
- Gerlach S.A. 1950. Über einige Nematoden aus der Familie der Desmodoriden // Neue Ergebnisse und Probleme der Zoologie (Klatt-Festschrift) Leipzig. S. 178–198.
- Gerlach S.A. 1953. Die biozootische Gliederung der Nematodenfauna an den Deutschen Küsten // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. Vol. 1. P. 411–512.
- Gerlach S.A. 1954. Die Nematodenbesiedlung des Sandstrandes und des Küstengrundwassers an der italienischen Küste. II. Ökologischer Teil // Archivio Zoologico Italiano. Vol. 39. P. 311–359.

- Gerlach S.A. 1958. Die Nematodenfauna der sublitoralen Region in der Kileler Bucht // Kieler Meeresforschungen. Vol. 14. P. 64–90.
- Gerlach S.A. 1963a. Die Gattung *Haliplectus* (Chromadorida, Leptolaimidae), zugleich ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Nematoden // Zoologischer Anzeiger (Jena). Vol. 171. P. 96–113.
- Gerlach S.A. 1966. Bemerkungen zur Phylogenie der Nematoden // Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Lands- und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem. Vol. 118. P. 25–39.
- Gerlach S.A. 1967. Zwei neue freilebende marine Nematoden vergesellschaftet mit Crustaceen des Supralitorals // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschungen in Bremerhaven. Vol. 10. P. 209–215.
- Gerlach S.A. 1971. On the importance of marine meiofauna for benthos communities // Oecologia. Berlin. Vol. 6. P. 176–190.
- Gerlach S.A. 1977a. Means of meiofauna dispersal // Mikrofauna des Meeresbodens. Vol. 61. P. 89–103.
- Gerlach S.A. 1977b. Attraction to decaying organisms as a possible cause for patchy distribution of nematodes in a Bermuda beach // Ophelia. Vol. 16. No. 2. S. 151–162.
- Gerlach S.A. 1978. Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of meiofauna in stimulating bacterial productivity // Oecologia. Berlin. Vol. 33. P. 55–69.
- Gerlach S.A. 1980. Development of marine nematode taxonomy up to 1979 // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschungen in Bremerhaven. Vol. 18. P. 249–255.
- Gerlach, S.A., Riemann F. 1973. The Bremerhaven checklist of aquatic nematodes. A catalogue of Nematoda Adenophorea excluding the Dorylaimida. Part 1 // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven, Supplement 4. Heft 1. 404 pp.
- Gerlach S.A., Schrage M. 1969. Freilebende Nematoden als Nahrung der Sandgarnele *Crangon crangon*. Experimentelle Untersuchungen über die Bedeutung der Meiofauna als Nahrung für das marine Makrobenthos // Oecologia. Berlin. Vol. 2. P. 362–375.
- Gerlach S.A., Schrage M. 1971. Life cycles in marine meiobenthos. Experiments at various temperatures with *Monhystera disjuncta* and *Theristus pertenuis* (Nematoda) // Marine Biology. Vol. 9. P. 274–280.
- Gerlach S.A., Schrage M. 1972. Life cycles at low temperatures in some free-living marine Nematodes // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschungen in Bremerhaven. Vol. 14. P. 5–11.
- Gerlach S.A., Schrage M., Riemann F. 1979. Die Gattung *Acantholaimus* (Nematoda, Chromadoridae), und Beobachtungen über einen mutmasslichen Transportmechanismus für Spermien bei *A. calathus* sp. n. // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschungen in Bremerhaven. Vol. 18. P. 35–67.
- Giere O. 1993. Meiobenthology: the microscopic fauna in aquatic sediments // Berlin et al. Springer-Verlag. 328 p.
- Giere O., Windoffer R., Southward E.C. 1995. The bacterial endosymbiosis of the gutless nematode, *Astomonema southwardorum*: ultrastructural aspect // Journal of Marine Biological Association of United Kingdom, 1975. P. 153–164.
- Gordon R., Burford I. R., Young T.-L. 1982. Uptake of lipids by the entomophilic *Romanomermis culicivorax* // Journal of Nematology. Vol. 14. P. 492–495.
- Gourbault N., Renaud-Mornant J. 1983. Système reproducteur d'un Nématode marin à fécondation par spermatophore // Revue de Nématologie. Vol. 6. No. 1. S. 51–56.
- Gourbault N., Vincx M. 1985. Nématodes abyssaux (campagne Walda du N/0 «Jean Charcot»). V. Espèces nouvelles de Selachinematidae, depourvues d'anus // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 26. P. 87–97.
- Gourbault N., Vincx M. 1990. Two new species of brood protecting Desmodoridae (Nematoda) from Guadeloupe // Nematologica. Vol. 36. P. 131–143.

- Haight T., Mudry T., Pasternak J. 1982. Toxicity of seven heavy metals on *Panagrellus silusiae*: the efficacy of the free-living nematodes as an in vivo toxicological bioassay // *Nematologica*, Vol. 28. P. 1–11.
- Hamels I., Moens T., Muylaert K., Vyverman W. 2001. Trophic interactions between ciliates and nematodes from an intertidal flat // *Aquatic Microbial Ecology*. Vol. 26. P. 61–72.
- Hamerlynck O., Vanreusel A. 1993. *Mesacanthion diplochma* (Nematoda: Thoracostomopsidae), a link to higher trophic levels? // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 73. No. 2. P. 453–456.
- Heip C. 1975. On the significance of aggregation in some benthic marine invertebrates // Barnes H. (ed.). *Proceedings of 9<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium*, Aberdeen University Press. Aberdeen. P. 527–538.
- Heip C., Decraemer W. 1974. The diversity of nematode communities in the southern North Sea // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 54. P. 251–255.
- Heip C., Herman R., Vincx M. 1984. Variability and productivity of meiobenthos in the Southern Bight of the North Sea // *Rapport et Procès-verbaux des réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. Vol. 183. P. 51–56.
- Heip C., Smol N. 1976. On the importance of *Protohydra leuckarti* as a predator of meiobenthic populations // G. Personne, E. Jaspers (eds). *Proceedings of 10<sup>th</sup> European Marine Biology Symposium (Ostend, Belgium)*. Vol. 2. P. 285–296.
- Heip C., Smol N., Absillis V. 1978. Influence of temperature on the reproductive potential of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda: Oncholaimidae) // *Marine Biology*. Vol. 45. P. 255–260.
- Heip C., Vincx M., Smol N., Vranken G. 1982. The systematics and ecology of free-living marine nematodes // *Helminthological Abstracts. Series B. Plant Nematology*. Vol. 51. No. 1. P. 1–31.
- Heip C., Herman R., Vincx M. 1983. Subtidal meiofauna of the North Sea: a review // *Biologisch Jaarboek Dodonea*. Vol. 51. P. 116–170.
- Heip C., Vincx M., Vranken G. 1985. The ecology of marine nematodes // *Oceanography and Marine Biology Annual Review (London)*. Vol. 23. P. 399–489.
- Heip C., Warwick R.M., Carr M.R., Herman P.M.J., Huys R., Smol N., Van Holsbeke K. 1988. Analysis of community attributes of the benthic meiofauna of Frierfjord/Langesundfjord // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 46. P. 171–180.
- Hellwig-Armonies M., Armonies W., Lorenzen S. 1991. The diet of *Enoplus brevis* (Nematoda) in a supralittoral salt marsh of the North Sea // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. Vol. 45. P. 357–372.
- Hendelberg M. 1977. *Paralinhomoeus gerlachi* (Linhomoeidae), a new marine nematode from Bermuda // *Zoon*. Vol. 5. P. 79–86.
- Hendelberg M. 1979. Occurrence and taxonomical significance of additional cephalic setae in some Linhomoeidae (Nematoda) // *Annales de la Société royale Zoologique de Belgique*. Vol. 108. P. 57–64.
- Herman P.M.J., Vranken G. 1988. Studies of the life history and energetics of marine and brackish-water nematodes II. Production, respiration and food uptake by *Monhystera disjuncta* // *Oecologia (Berlin)*. Vol. 77. P. 457–463.
- Herman P.M.J., Vranken G., Heip C. 1984. Problems in meiofauna energy-flow studies // *Hydrobiologia*. Vol. 118. P. 21–28.
- Hogue E.W., Miller C.B. 1981. Effects of sediment microtopography on small-scale spatial distributions of meiobenthic nematodes // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 53. P. 181–191.
- Holovachov O., Bostrum S. 2004. Morphology and systematics of the superfamilies Leptolaimoidea Urely, 1880 and Camacolaimoidea Micoletzky, 1924 (Nematoda: Plectida) // *Journal of Nematode Morphology and Systematics*. Vol. 7. No. 1. S. 1–49.



- Hope W. D. 1969. Fine structure of the somatic muscles of the free-living marine nematode *Deontostoma californicum* Steiner and Albin, 1933 (Leptosomatidae) // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. Vol. 36. No. 1. S. 10–29.
- Hope W.D. 1974. Nematoda. Chapter 8 // Reproduction of Marine Invertebrates. 1. Acoelomate and Pseudocoelomate Metazoans. Academic Press. New York. P. 391–469.
- Hope W.D. 1982. Structure of head and stoma in the marine nematode genus *Deontostoma* (Enoplida: Leptosomatidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. Vol. 353. P. 1–22.
- Hope W.D. 1987. Appendix G. // Spiess. Environmental effects of deep-sea dredgings. / Hessler R., Wilson G., Wudert M. (eds). San Diego CA: University of California..
- Hope W. D., Gardiner S. L. 1982. Fine structure of a proprioceptor in the body wall of the marine nematode, *Deontostoma californicum* Steiner and Albin, 1933 (Enoplida: Leptosomatidae) // Cell and Tissue Research. Vol. 225. P. 1–10.
- Hope W.D. Murphy D.C. 1969. *Rhaphothyreus typicus* n. g., n. sp., an abyssal marine nematode representing a new family of uncertain taxonomic position // Proceedings of Biological Society of Washington. Vol. 82. P. 81–92.
- Hope W.D., Chesunov A.V. 1999. *Smithsoninema inaequale* n. g. and n. sp. (Nematoda: Leptolaimidae) inhabiting the test of a foraminiferan // Invertebrate Biology. Vol. 118. No. 2. S. 95–108.
- Hopper B.E. 1966. *Theristus polychaetophilus* n. sp. (Nematoda), an external parasite of the spionid polychaete *Scolecopsis (Scolecopsis) squamata* Мӱller, 1806 // Canadian Journal of Zoology. Vol. 44. P. 787–791.
- Hopper B.E., Cefalu R.C. 1973. Free-living marine nematodes from Biscayne Bay, Florida. VII. Enoplidae: *Enoplus* species in Biscayne Bay with observations on the culture and bionomics of *E. paralittoralis* Wieser, 1953 // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. Vol. 40. No. 2. S. 275–280.
- Hopper B.E., Fell J.W., Cefalu R.C. 1973. Effect of temperature on life cycles of nematodes associated with the mangrove (*Rhizophora mangle*) detrital system // Marine Biology. Vol. 24. P. 293–296.
- Hopper B.E., Meyers S.P. 1966a. Aspects of the life cycles of marine nematodes // Helgolӳnder wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Vol. 13. P. 444–449.
- Hopper B.E., Meyers S.P. 1966b. Observations on the bionomics of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp. // Nature. Vol. 209. No. 5026. S. 899–900.
- Hopper B.E., Meyers S.P. 1967a. Foliicolous marine nematodes on turtle grass, *Thalassia testudinum* Koenig, in Biscayne Bay, Florida // Bulletin of Marine Science. Vol. 17. No. 2. P. 471–517.
- Hopper B.E., Meyers S.P. 1967b. Population studies on benthic nematodes within a subtropical sea-grass community // Marine Biology. Vol. 1. P. 85–96.
- Hopper B.E., Meyers S.P., Cefalu R. 1970. Microsporidian infection of a marine nematode, *Metoncholaimus scissus* // Journal of Invertebrate Pathology. Vol. 16. No. 3. P. 371–377.
- Howell R. 1982. The secretion of mucus by marine nematodes (*Enoplus* spp.), a possible mechanism influencing the uptake and loss of heavy metal pollutants // Nematologica. Vol. 28. P. 110–114.
- Howell R. 1983. Heavy metals in marine nematodes: uptake, tissue distribution and loss of copper and zinc // Marine Pollution Bulletin. Vol. 14. No. 7. S. 263–268.
- Howell R. 1984. Acute toxicity of heavy metals to two species of marine nematodes // Marine Environmental Research. Vol. 11. P. 153–161.
- Howell R., Smith L. 1983. Binding of heavy metals by the marine nematode *Enoplus brevis* Bastian 1865 // Nematologica. Vol. 29. P. 39–48.
- Hummon W.D., Fleeger J.W., Hummon M.R. 1976. Meiofauna-macrofauna interactions: I. Sand beach meiofauna affected by maturing *Limulus* eggs // Chesapeake Science. Vol. 17. No. 4. S. 297–299.

- Iken H.H. 1978. Ultrastructure of the cuticle of *Sabatieria* (Nematoda, Chromadorida) and its phylogenetic // Annales de la Soci  t   royale Zoologique de Belgique. Vol. 108. P. 77–80.
- Ingham R.E., Trofymov J.A., Ingham E.R., Coleman D.C. 1985. Interactions of bacteria, fungi and their nematode grazers: effects on nutrient cycling and plant growth // Ecological Monographs. Vol. 55. P. 119–140.
- Inglis W.G. 1963. «Campaniform-type» organs in nematodes // Nature. London. Vol. 197. 618 h.
- Inglis W.G. 1964. The marine Enoplida (Nematoda): A comparative study of the head // Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology. Vol. 11. P. 265–376.
- Inglis W.G. 1966. The origin and function of the cheilostomal complex in the nematode *Falcaustra stewarti* // Proceedings of the Linnean Society of London. Vol. 177. P. 55–62.
- Inglis W.G. 1983. An outline classification of the phylum Nematoda // Australian Journal of Zoology. Vol. 31. P. 243–255.
- Jacobs L.J., Van de Velde M.C., Geraert E., Vranken G. 1990. Description of *Diplolaimella dieven-gatensis* sp. n. (Nematoda: Monhysteridae) // Nematologica. Vol. 36. P. 1–21.
- Jennings J.B., Colam J.B. 1970. Gut structure, digestive physiology and food storage in *Pontonema vulgare* (Nematoda: Enoplida) // Journal of Zoology (London). Vol. 161. P. 211–221.
- Jennings J.B., Deutsch A. 1975. Occurrence and possible adaptive significance of b-glucuronidase and arylamidase («leucine aminopeptidase») activity in two species of marine nematodes // Comparative Biochemistry and Physiology. Vol. 52. P. 611–614.
- Jensen P. 1976. Redescription of the marine nematode *Pandolaimus latilaimus* (Allg  n, 1929), its synonyms and relationships to the Oncholaimidae // Zoologica Scripta. Vol. 5. P. 257–263.
- Jensen P. 1980. Description of the marine free-living nematode *Chromadora lorenzeni* n. sp. with notes on its microhabitats // Zoologischer Anzeiger (Jena). Vol. 205. No. 3/4. S. 213–218.
- Jensen P. 1981a. Phyto-chemical sensitivity and swimming behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Marine Ecology Progress Series. Vol. 4. P. 203–206.
- Jensen P. 1981b. Species, distribution and a microhabitat theory for marine mud dwelling Comesomatidae (Nematoda) in European waters // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 22. P. 231–241.
- Jensen P. 1982a. Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Nematologica. Vol. 28. P. 71–76.
- Jensen P. 1982b. Reproductive behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Marine Ecology Progress Series. Vol. 10. P. 89–95.
- Jensen P. 1983a. Meiofaunal abundance and vertical zonation in a sublittoral soft bottom, with a test of the Maps corer // Marine Biology. Vol. 74. P. 319–326.
- Jensen P. 1983b. Life history of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* (Nematoda: Chromadorida) // Nematologica. Vol. 29. P. 335–345.
- Jensen P. 1984a. Ecology of benthic and epiphytic nematodes in brackish waters // Hydrobiologia. Vol. 108. P. 201–217.
- Jensen P. 1984b. Food ingestion and growth of the diatom-feeding nematode *Chromadorita tenuis* // Marine Biology. Vol. 81. P. 307–310.
- Jensen P. 1986. Nematode fauna in the sulphide-rich brine seep and adjacent bottoms of the East Flower Garden, NW Gulf of Mexico. IV. Ecological aspects // Marine Biology. Vol. 92. P. 489–503.
- Jensen P. 1987a. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes // Marine Ecology Progress Series. Vol. 35. P. 187–196.
- Jensen P. 1987b. Differences in microhabitat, abundance, biomass and body size between oxybiotic and thiobiotic free-living marine nematodes // Oecologia (Berlin). Vol. 71. P. 564–567.
- Jensen P. 1988. Nematode assemblages in the deep-sea benthos of Norwegian Sea // Deep-Sea Research. Vol. 35. No. 7. S. 1173–1184.

- Jensen P. 1989. Revision of Aponchiidae Gerlach 1963 (Nematoda: Monhysterida), epibiotic nematodes on shells of intertidal epibenthic invertebrates, with description of new species // Phuket Marine Biological Center, Research Bulletin. No. 50. P. 1–24 (Phuket, Thailand).
- Jensen P. 1991. Bodonematidae fam. n. (Nematoda, Monhysterida) accomodating *Bodonema vossigen* et sp. n. from the deep-sea benthos of the Norwegian Sea // Sarsia. Vol. 76. P. 11–15.
- Jensen P. 1995. *Theristus (Penzancia) anoxybioticus* n. sp. (Nematoda: Xyalidae) from sublittoral methane seepages in the northern Kattegat, Denmark // Journal of Nematology. Vol. 27. No. 2. P. 231–236.
- Jensen P. 1996. Burrows of marine nematodes as centres for microbial growth // Nematologica. Vol. 42. P. 320–329.
- Jensen P., Emrich R., Weber K. 1992. Brominated metabolites and reduced numbers of meiofauna organisms in the burrow wall lining of the deep-sea enteropneust *Stereobalanus canadensis* // Deep-Sea Research. Vol. 39. No. 7/8. P. 1247–1253.
- Juario J. V. 1975. Nematode species composition and seasonal fluctuation of a sublittoral meiofauna community in the German Bight // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Vol. 15. No. 4. S. 283–337.
- Kennedy A.D. 1994. Predation within meiofaunal communities: description and results of a rapid-freezing method of investigation // Marine Ecology Progress Series. Vol. 114. P. 71–79.
- Khan R.F., McFadden B.A. 1980. A rapid method of synchronizing developmental stages of *Caenorhabditis elegans* // Nematologica. Vol. 26. P. 280–282.
- Kim D., Shirayama Y. 2001. Respiration rates of free-living marine nematodes in the subtidal coarse-sand habitat of Obsuchi Bay, Northeastern Honshu, Japan // Zoological Science. Vol. 18. P. 969–973.
- King T.P. 1982. An extracellular lamellar system associated with the luminal surface of intestinal microvilli in the marine nematode *Enoplus communis* // Nematologica. Vol. 28. 156 p.
- Kinne O., Gerlach S.A. 1953. Ein neuer Nematode als Kommensale auf Brackwassergammariden, *Gammarinema gammari* n. g., n. sp. (Monhysteridae) // Zoologischer Anzeiger (Jena). Vol. 151. No. 7/8. S. 192–203.
- Kito K. 1982. Phytal marine nematode assemblage of *Sargassum confusum* Agardth, with reference to the structure and seasonal fluctuations // Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series VI. Zoology. Vol. 23. No. 1. S. 143–161.
- Kito K. 1984. Feeding types of free-living marine nematodes and their distribution as a means of analyzing the nematode assemblages // Bulletin of the Japanese Association of Benthology. Vol. 26. P. 23–30.
- Korringa P. 1951. The shell of *Ostrea edulis* as a habitat // Archives Neerlandaises de Zoologie. Vol. 10. P. 32–152.
- Kotta J., Boucher G. 2001. Interregional variation of free-living nematode assemblages in tropical coral sands // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 42. P. 315–326.
- Kulikov V.V., Dashchenko O.I., Koloss T.V., Yushin V.V. 1998. A description of the free-living marine nematode *Euchromadora robusta* sp. n. (Nematoda: Chromadorida) with observations on the ultrastructure of the body cuticle // Russian Journal of Nematology. Vol. 6. No. 2. S. 103–110.
- Lamshead P.J.D. 1986. Subcatastrophic sewage and industrial waste contamination as revealed by marine nematode faunal analyses // Marine Ecology Progress Series. Vol. 29. P. 247–260.
- Lamshead P.J.D. 1993. Recent developments in marine benthic biodiversity research // Oceanis. Vol. 19. 6. S. 5–24.
- Lamshead P.J.D., Platt H.M., Shaw K.M. 1983. The detection of differences among assemblages of marine benthic species based on an assessment of dominance and diversity // Journal of Natural History. Vol. 17. P. 859–874.
- Lippens P. L. 1974a. Ultrastructure of a marine nematode, *Chromadorina germanica* (Buetschli, 1874). I. Anatomy and cytology of the caudal gland apparatus // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd. 78. S. 181–192.

- Lippens P. L. 1974b. Ultrastructure of a marine nematode, *Chromadorina germanica* (Buetschli, 1874). II. Cytology of lateral epidermal glands and associated neurocytes // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd. 79. S. 283–294.
- Lopez G., Riemann F., Schrage M. 1979. Feeding biology of the brackish-water oncholaimid nematode *Adoncholaimus thalassophygas* // Marine Biology. Vol. 54. P. 311–318.
- Lorenzen S. 1969. Freilebende Meeresnematoden aus dem Schlickwatt und den Sallzwiesen der Nordseeküste // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 9. S. 195–238.
- Lorenzen S. 1971. Jugendstadien von *Desmoscolex*-Arten (Nematoda, Desmoscolecidae) und deren Bedeutung für die Taxonomie // Marine Biology. Bd. 10. S. 343–345.
- Lorenzen S. 1973a. Die Familie Epsilonematidae (Nematodes) // Mikrofauna des Meeresbodens. Bd. 25. P. 1–86.
- Lorenzen S. 1973b. *Theristus*-Arten (freilebende Nematoden) mit unsymmetrischem Spiculapparat als Charakterarten mariner Sandbiotope in Nordsee und Kieler Bucht // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 14. S. 87–101.
- Lorenzen S. 1974. Die Nematodenfauna der sublitoralen Region der Deutschen Bucht, insbesondere im Titan-Abwassergebiet bei Helgoland // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 14. S. 305–327.
- Lorenzen S. 1978a. Postembryonale Entwicklung von *Steinera*- und *Sphaerolaimiden*arten (Nematoden) und ihre Konsequenzen für die Systematik // Zoologischer Anzeiger (Jena), 200(1/2). S. 53–78.
- Lorenzen S. 1978b. Triodontolaimidae (freilebende Nematoden): Wiederfund der einzigen Art nach 85 Jahren // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 17. S. 87–93.
- Lorenzen S. 1978c. New and known gonadal characters in free-living nematodes and the phylogenetic implications. Zeitschrift für systematische Zoologie und Evolutionsforschung. Vol. 16. P. 108–115.
- Lorenzen S. 1978d. Discovery of stretch receptor organs in nematodes — structure, arrangement and functional analysis // Zoologica Scripta. Vol. 7. P. 175–178.
- Lorenzen S. 1978e. The system of Monhysteridae (Nematodes) — a new approach // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Bd. 105. S. 515–536.
- Lorenzen S. 1981. Entwurf eines phylogenetischen Systems der freilebenden Nematoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Supplement 7. 472 s.
- Lorenzen S. 1986a. *Odontobius* (Nematoda, Monhysteridae) from the baleenplates of whales and its relationships to *Gammarinema* living on crustaceans // Zoologica Scripta. Vol. 15. No. 2. S. 101–106.
- Lorenzen S. 1986b. *Chromadorita ceratoserolis* sp. n. (Chromadoridae), a freeliving marine nematode living epibiotically on the isopod *Ceratoserolis trilobitoides* from Antarctica // Polar Biology. Vol. 6. P. 247–250.
- Lorenzen S. 2000. The role of the biogenetic convergence rule in polarizing transformation series — arguments from nematology, chaos science, and phylogenetic systematics // Annales Zoologici., Vol. 50. No. 2. S. 267–275.
- Lorenzen S., Prein M., Valentin C. 1987. Mass aggregations of the free-living marine nematode *Pontonema vulgare* (Oncholaimidae) in organically polluted fjords // Marine Ecology Progress Series. Vol. 37. P. 27–34.
- MacArthur R.H., Wilson E. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press. Princeton, New York. 203 pp.
- Maertens D., Coomans A. 1979. The function of the demanian system and an atypical copulatory behaviour in *Oncholaimus oxyuris* // Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique. Vol. 108. P. 83–87.

- Maggenti A.R. 1961. Morphology and biology of the genus *Plectus* (Nematoda: Plectidae) // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. Vol. 28. P. 118–130.
- Maggenti A.R. 1963. Comparative morphology in nemic phylogeny // Dougherty E.C. et al. (eds). The lower Metazoa, comparative biology and phylogeny. Berkeley, USA, University of California Press. P. 273–282.
- Maggenti A.R. 1964. Morphology of somatic setae: *Thoracostoma californicum* (Nemata, Enoplidae) // Proceedings of Biological Society of Washington. Vol. 31. P. 159–166.
- Malakhov V.V. 1998. Embryological and histological peculiarities of the order Enoplida, a primitive group of nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 6. No. 1. S. 41–46.
- McLachlan A., Erasmus T., Furstenbery J.P. 1977. Migrations of sandy beach meiofauna // Zoologica Africana. Vol. 12. No. 2. S. 257–277.
- McLaren D.J. 1976. Nematode sense organs. / Dawes B. (ed.): Advances in Parasitology. Vol. 14. Academic Press, New York. P. 195–265.
- Menon N.R. 1973. A note on the occurrence of *Pelagonema obtusicauda*, a free-living nematode inside bryozoans // Helgolander wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. Vol. 24. P. 170–172.
- Meyers S.P., Hopper B.E. 1966. Attraction of the marine nematode, *Metoncholaimus* sp., to fungal substrates // Bulletin of Marine Science. Vol. 16. No. 1. S. 142–150.
- Meyers S.P., Hopper B.E. 1973. Nematological-microbial interrelationships and estuarine biodegradative processes // Estuarine Microbiology and Ecology. Stevenson H.L., Corwell R.R. (eds.). Columbia S.C.: University of South Carolina Press. P. 483–489.
- Meyers S.P., Hopper B., Cefalu R. 1970. Ecological investigations of the marine nematode *Metoncholaimus scissus* // Marine Biology. Vol. 6. No. 1. S. 43–47.
- Meyers T.R., Elston R.A., Georgi M.E. 1985. A monhysterid nematode parasitizing captive American oysters (*Crassostrea virginica*) // Journal of Invertebrate Pathology. Vol. 46. No. 2. S. 205–208.
- Meyl A.H. 1955. Freilebende Nematoden aus binenlandischen Salzbiotopen zwischen Braunschweig und Magdeburg // Archiv für Hydrobiologie. Bd. 50. S. 568–614.
- Miljutin D.M. 2003. Histological studies on the anatomy of the parasitic stages of *Australonema* sp. (Nematoda: Marimermithida) // Nematology. Vol. 5. No. 2. S. 275–291.
- Miljutin D.M., Chesunov A.V., Hope D.W. 2006. *Rhaphothyreus typicus* Hope et Murphy, 1969: an anatomical study of an unusual deep-sea nematode // Nematology. Vol. 8. No. 1. P. 1–20.
- Moens T., Bouillon S., Galucci F. 2005. Dual stable isotope abundances unravel trophic position of estuarine nematodes // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 85. P. 1401–1407.
- Moens T., Herman P., Verbeeck L., Steyaert M., Vincx M. 2000. Predation rates and prey selectivity in two predacious estuarine nematode species // Marine Ecology Progress Series. Vol. 205. P. 185–193.
- Moens T., Luyten C., Middelburg J.J., Herman P.M.J., Vincx M. 2002. Tracing organic matter sources of estuarine tidal flat nematodes with stable carbon isotopes // Marine Ecology Progress Series. Vol. 234. P. 127–137.
- Moens T., Verbeeck L., Vincx N. 1999. Feeding biology of a predatory and a facultatively predatory nematode (*Enoploides longispiculosus* and *Adoncholaimus fuscus*) // Marine Biology. Vol. 134. P. 585–593.
- Moens T., Vierstraete A., Vincx M. 1996. Life strategies in two bacterivorous marine nematodes: preliminary results // P.S.Z.N.I: Marine Ecology. Vol. 17. No. 1–3. S. 509–518.
- Moens T., Vincx M. 1997. Observations on the feeding ecology of estuarine nematodes // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 77. P. 211–227.
- Moens T., Vincx M. 2000a. Temperature and salinity constraints on the life cycle of two brackish-water nematode species // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol. 243. P. 115–135.

- Moens T., Vincx M. 2000b. Temperature, salinity and food thresholds in two brackish-water bacterivorous nematode species: assessing niches from food absorption and respiration experiments // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 243. P. 137–154.
- Mokievsky V., Azovsky A. 2002. Re-evaluation of species diversity patterns of free-living marine nematodes // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 238. P. 101–108.
- Montagna P.A. 1984. Competition for dissolved glucose between meiobenthos and sediment microbes // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 76. P. 177–190.
- Moore C.G. 1971. The nematode fauna associated with holdfast of kelp (*Laminaria hyperborea*) in North-East Britain // *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. Vol. 51. P. 589–604.
- Moore C.G., Bett B.J. 1989. The use of meiofauna in marine pollution impact assessment // *Zoological Journal of the Linnean Society*. Vol. 96. P. 263–280.
- Moore C.G., Mathieson S., Mills D.J.I., Bett B.J. 1987a. Estimation of meiobenthic nematode diversity by non-specialist // *Marine Pollution Bulletin*. Vol. 18. No. 12. P. 646–649.
- Moore C.G., Murison D.J., Mohd Long S., Mills D.J.I. 1987b. The impact of oily discharges on the meiobenthos of the North Sea // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. Vol. 316. P. 525–544.
- Mudry T., Haight M., Pasternak J. 1982. The effects of some heavy metals on the kinetics of pharyngeal pumping in *Panagrellus silusiae* // *Nematologica*. Vol. 28. P. 12–20.
- Narang H.K. 1970. The excretory system of nematodes: structure and ultrastructure of the excretory system of *Enoplus brevis* // *Nematologica*. Vol. 16. P. 517–522.
- Nebelsick M., Blumer M., Novak R., Ott J. 1992. A new glandular sensory organ in *Catanema* sp. (Nematoda, Stilbonematinae) // *Zoomorphology*. Vol. 112. P. 17–26.
- Nehring S. 1992a. Die Vegetarier unter den freilebenden Nematoden. 1. Die Aufwuchsfresser // *Mikrokosmos*. Bd. 81. No. 5. S. 135–140.
- Nehring S. 1992b. Die Vegetarier unter den freilebenden Nematoden. 2. Die Depositfresser // *Mikrokosmos*. Bd. 81. No. 9. S. 260–266.
- Nehring S. 1993. Tube-dwelling meiofauna in marine sediments // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*. Bd. 78. No. 4. S. 521–534.
- Nehring S., Jensen P., Lorenzen S. 1990. Tube-dwelling nematodes: tube construction and possible effect on sediment-water interfaces // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 64. P. 123–128.
- Neilson R., Boag B., Palmer L.F. 1996. The effect of environment on marine nematode assemblages as indicated by the maturity index // *Nematologica*. Vol. 42. P. 232–242.
- Nicholas W.L. 1984. *The biology of free-living nematodes* (2<sup>nd</sup> edition) // Clarendon Press. Oxford. 251 p.
- Nicholas W.L., Stewart A.C. 1984. *Oncholaimus balli* n. sp. (Nematoda: Oncholaimidae) from a volcanic crater lake in Papua New Guinea, with observation on the colonisation of the lake by nematodes // *Nematologica*. Vol. 30. P. 1–10.
- Nicholas W.L., Stewart A.C. 1995. New genera, species and new subfamily of Xyalidae (Nematoda: Monhysterida) from ocean beaches in Australia and Thailand // *Transaction of the Royal Society of South Australia*. Vol. 119. No. 2. P. 47–66.
- Nicholas W.L., Stewart A.C., Marples T.G. 1988. Field and laboratory studies of *Desmodora cazca* Gerlach, 1956 (Desmodorida: Nematoda) from mangrove mud-flats // *Nematologica*. Vol. 34. P. 331–349.
- Nuss B. 1985. Ultrastrukturuntersuchungen zur Nahrungsabsorbition von aquatischen Nematoden // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*. Bd. 21. S. 1–69.
- Ohm G. 1964. Die Besiedlung der *Fucus*-Zone der Kieler Bucht und der westlichen Ostsee unter besonderer Berücksichtigung der Mikrofauna // *Kieler Meeresforschungen*. Bd. 20. P. 30–64.

- Olafsson E. 1992. Small-scale spatial distribution of marine meiobenthos: the effects of decaying macrofauna // *Ophelia*. Vol. 90. P. 37–42.
- Olafsson E., Elmgren R. 1991. Effects of biological disturbance by benthic amphipods *Monoporeia affinis* on meiobenthic community structure: a laboratory approach // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 74. P. 99–107.
- Olafsson E., Moore C.G. 1992. Effects of macroepifauna on developing nematode and harpacticoid assemblages in a subtidal muddy habitat // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 84. P. 161–171.
- Olafsson E., Moore C.G., Bett B.J. 1990. The impact of *Melinna palmata* Grube, a tube-dwelling polychaete, on meiofaunal community structure in a soft-bottom subtidal habitat // *Estuaries and Coastal Marine Science*. Vol. 31. P. 883–893.
- Ott J. A. 1967. Vertikalverteilung von Nematoden in Beständen nordadriatischer Sargassaceen // *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*. Bd. 15. S. 412–428.
- Ott J. A. 1972a. Determination of fauna boundaries of nematodes in an intertidal sand flat // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. Bd. 57. No. 4. S. 645–663.
- Ott J. A. 1972b. Studies on the diversity of the nematode fauna in intertidal sediments // B. Battaglia (ed.). *Fifth European Symposium in Marine Biology*. Piccin Editore. Padova. P. 275–285.
- Ott J. A. 1976. Brood protection in marine free living nematode; with a description of *Desmodora (Croconema) ovigera* n. sp. // *Zoologischer Anzeiger*. (Jena). Bd. 196. Vol. 3/4. P. 175–181.
- Ott J. A. 1977. New freeliving marine nematodes from the West Atlantic I. Four new species from Bermuda with a discussion of the genera *Cytolaimium* and *Rhabdocoma* Cobb 1920 // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Vol. 198. No. 1/2. S. 120–138.
- Ott J. A., Machan R. 1971. Dynamics of climatic parameters in intertidal sediments // *Thalassia Jugoslavica*. Vol. 7. No. 1. S. 219–229.
- Ott J.A., Novak R. 1989. Living at an interface; meiofauna at the oxygen /sulphide boundary of marine sediments // *Reproduction, Genetics and Distribution of Marine Organisms*. 23rd European Marine Biology Symposium. (ed.) Ryland J. S., Tyler P. A. Publ. by Olsen, Olsen, Fredensborg. Denmark. P. 415–422.
- Ott J. A., Novak R., Schiemer P., Hentschel U., Nebelsick M., Polz M. 1991. Tackling the sulphide gradient: a novel strategy involving marine and chemoautotrophic ectosymbionts // *P.S.Z.N.J.: Marine Ecology*. Vol. 12. No. 3. S. 261–279.
- Ott J. A., Rieger G., Enderes F. 1982. New mouthless interstitial worms from the sulphide system: symbiosis with procaryotes // *P.S.Z.N.I.: Marine Ecology*. Vol. 3. P. 313–333.
- Ott J. A., Schiemer F. 1973. Respiration and anaerobiosis of free living nematodes from marine and limnic sediments // *Netherlands Journal of Sea Research*. Vol. 7. P. 233–243.
- Otto G. 1936. Die Fauna der *Enteromorpha*-zone der Kieler Bucht // *Kieler Meeresforschungen*. Bd. 1. S. 1–48.
- Palmer M.A. 1988a. Dispersal of marine meiofauna: a review and conceptual model explaining passive transport and active emergence with implications for recruitment // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 48. P. 81–91.
- Palmer M.A. 1988b. Epibenthic predators and marine meiofauna; separating predation, disturbance, and hydrodynamic effects // *Ecology*. Vol. 69. P. 1251–1259.
- Pegova A.N., Krasnova E.D., Aleshin V.V. 2004. Evidence from the small and large ribosomal RNA structure suggests that *Anoplostoma rectospiculum* Gal'tsova, 1976 (Nematoda: Anoplostomatidae) is member of the superfamily Enoploidea, not Oncholaimoidea // *Nematology*. Vol. 6. No. 3. S. 413–421.
- Perkins E.J. 1958. The food relationships of the microbenthos, with particular reference to that found at Whitstable and Kent // *The Annals Magazine of Natural History, Zoology, Botany, and Geology*. Vol. 13. P. 64–77.

- Pitcher R.S., McNamara D.G. 1972. The toxicity of low concentrations of silver and cupric ions to three species of plant-parasitic nematodes // *Nematologica*. Vol. 18. P. 385–390.
- Platt H.M. 1977. Vertical and horizontal distribution of free-living marine nematodes from Strangford Lough, Northern Ireland // *Cahiers de Biologie Marine*. Vol. 18. P. 261–273.
- Platt H.M., Lamshead P.J.D. 1985. Neutral model analysis of patterns of marine benthic species diversity // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 24. P. 75–81.
- Platt H.M., Shaw K.M., Lamshead P.J.D. 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations // *Hydrobiologia*. Vol. 118. P. 59–66.
- Platt H.M., Warwick R.M. 1980. The significance of free-living nematodes to the littoral ecosystem // *Systematics Association Special Volume No. 17(b)*. «The Shore Environment. Vol. 2: Ecosystems». (eds.) J.H. Price, D.E.G. Irvine, W.F. Farnham. Academic Press. London, New York. P. 729–759.
- Platt H.M., Warwick R.M. 1983. Free-living marine nematodes. Part I. British Enoplids. Pictorial keys to world genera and notes for the identification of British species. Synopses of the British Fauna (New Series). Cambridge University Press. No. 28. 307 p.
- Platt H.M., Warwick R.M. 1988. Free-living marine nematodes. Part II. British Chromadorids. Pictorial keys to world genera and notes for the identification of British species. Synopses of the British Fauna (New Series). No. 38. Published for the Linnean Society of London and the Estuarine and Brackish-Water Sciences Association. By E.G. Brill / Dr. W. Backhuys. Leiden, New York, Kobenhavn, Koln. 502 p.
- Platt H.M., Zhang Z.N. 1982. New species of marine nematodes from Loch Ewe, Scotland // *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology*. Vol. 42. No. 4. P. 227–246.
- Poinar G.O. Jr., Hess R. 1977. *Romanormis culicivorex*: morphological evidence of transcuticular uptake // *Experimental Parasitology*. Vol. 42. P. 27–33.
- Popham J.D., Webster J.M. 1979. Cadmium toxicity in the free-living nematode, *Caenorhabditis elegans* // *Environmental Research*. Vol. 20. P. 183–191.
- Por F.D. Masry D. 1968. Survival of a nematode and oligochaete species in the anaerobic benthic Lake Tiberias // *Oikos*. Vol. 19. P. 388–391.
- Prein M. 1988. Evidence for a scavenging lifestyle in the free-living nematode *Pontonema vulgare* (Enoplida, Oncholaimidae) // *Kieler Meeresforschungen, Sonderh.* Vol. 6. P. 389–394.
- Procter D.L.C. 1990. Global overview of the functional roles of soil-living nematodes in terrestrial communities and ecosystems // *Journal of Nematology*. Vol. 22. No. 1. S. 1–7.
- Rachor E. 1969. Das de Mansche Organ der Oncholaimidae, eine genito-intestinale Verbindung bei Nematoden // *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*. Bd 66. S. 87–166.
- Rachor E. 1971. *Theristus (Penzancia) blandicor* (Monhysterida), eine neue Nematodenart aus dem Eulitoral der Wesermündung // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*. Bd. 13. S. 139–146.
- Rafaelli D.G., Mason C.F. 1981. Pollution monitoring with meiofauna, using the ratio of nematodes to copepods // *Marine Pollution Bulletin*. Vol. 12. P. 158–163.
- Reaka-Kudla M.L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests // *Biodiversity II. Understanding and protecting our biological resources* / Reaka-Kudla M.K., Wilson D.E. (eds). Washington D.C.: Joseph Henry Press. P. 83–108.
- Reidenauer J.A. 1989. Sand-dollar *Mellita quinquesperforata* (Leske) burrow trails: sites of harpacticoid disturbance and nematode attraction // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol.130. P. 223–235.
- Reise K. 1981. High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. Vol.34. P. 413–425.



- Reise K. 1985. Tidal flat ecology. An experimental approach to species interactions // Ecological Studies. Vol.54. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 191 pp.
- Reise K., Ax P. 1979. A meiofaunal «thiobios» limited to the anaerobic sulfide system of marine sand does not exist // Marine Biology. Vol. 54. P. 225–237.
- Reise K., Ax P. 1980. Statement of the thiobios-hypothesis // Marine Biology. Vol.58. P. 31–32.
- Remane A. 1934. Die Brackwasserfauna // Zoologischer Anzeiger (Jena), Suppl. Bd. 7. S. 34–74.
- Remane A. 1936. Gastrotricha und Kinorhyncha // Dr. H.G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Vermes. Bd. 4. Abt. 1. 242 S.
- Remane A. 1952. Die Besiedlung des Sandbodens im Meere und die Bedeutung der Lebensformtypen für die Ökologie // Zoologischer Anzeiger, Supplementband. Bd. 16 / Verh. der Deutsch. Zool-Gesellschaft. Vol. 12b. 17 August 1951 in Wilhelmshaven. S. 327–359.
- Rieger R., Ott J. 1971. Gezeitenbedingte Wanderungen von Turbellarien und Nematoden eines nordadriatischen Sandstrandes // Vie et Milieu. Suppl. Vol. 22. P. 425–447.
- Riemann F. 1966a. Die interstitielle Fauna im Elbe-Ästuar. Verbreitung und Systematik // Archiv für Hydrobiologie. Suppl. Bd. 31. No. 1/2. S. 1–279.
- Riemann F. 1966b. Die Gattung *Trefusia* De Man 1893 (Enoplida: Oxystominidae). Beitrag zum natürlichen System freilebender Nematoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd.10. S. 1–30.
- Riemann F. 1968. Nematoden aus dem Strandanwurf // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 11. S. 25–35.
- Riemann F. 1970. Das Kiemenrücken-system von Krebsen als Lebensraum der Meiofauna, mit Beschreibung freilebender Nematoden aus karibischen amphibisch lebenden Decapoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 12. S. 413–428.
- Riemann F. 1972. Corpus gelatum und ciliare Strukturen als lichtmikroskopisch sichtbare Bauelemente des Seitenorgans freilebender Nematoden // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd. 72. S. 46–76.
- Riemann F. 1974. On hemisessile nematodes with flagelliform tails living in marine soft bottoms and on micro-tubes found in deep sea sediments // Mikrofauna des Meeresbodens. Vol. 40. P. 1–15.
- Riemann F. 1975. Einwanderung mariner Nematoden in das Süßwasser, Untersuchungen in Kolumbien im Vergleich mit ausstropischen Regionen // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie. Bd. 60. No. 3. S. 393–407.
- Riemann F. 1976. Meeresnematoden (Chromadorida) mit lateralen Flossensaumen (Alae) und dorsoventraler Abplattung // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Bd. 103. S. 290–308.
- Riemann F. 1977a. Oesophagusdrüsen bei Linhomoeidae (Monhysterida, Siphonolaimoidea). Beitrag zur Systematik freilebender Nematoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 16. S. 105–116.
- Riemann F. 1977b. Causal aspects of nematode evolution: relations between structure, function, habitat and evolution // Mikrofauna des Meeresbodens. Bd. 61. S. 217–230.
- Riemann F. 1977c. On the excretory organ of *Sabatieria* (Nematoda, Chromadorida) // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 16. S. 263–267.
- Riemann F. 1983. Observations on spermatozoa in aquatic nematodes // Systematics Special Vol. 22. Concepts in Nematode Systematics / A.R. Stone, H.M. Platt, L.F. Khalil (eds.). Academic Press, London and New York. P. 85–93.
- Riemann F. 1986. *Nicascolaimus punctatus* gen. et sp. n. (Nematoda, Axonolaimoidea), with notes on sperm dimorphism in free-living marine nematodes // Zoologica Scripta. Vol. 15. No. 2. S. 119–124.

- Riemann F. 1995. The deep-sea nematode *Thalassomonhystera bathislandica* sp. nov. and microhabitats of nematodes in flocculent surface sediments // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.75. P. 715–724.
- Riemann F., Ernst W., Ernst R. 1990. Acetate uptake from ambient water by the free-living marine nematode *Adoncholaimus thalassophygas* // Marine Biology. Vol.104. P. 453–457.
- Riemann F., Helmke E. 2002. Symbiotic relations of sediment-agglutinating nematodes and bacteria in detrital habitats: the enzyme-sharing concept // Marine Ecology. Vol.23. No. 2. S. 93–113.
- Riemann F., Rachor E., Freudenhammer I. 1970. Das Seitenorgan von *Halalaimus*. Zur Morphologie eines vermutlich sensorischen Organs von freilebenden Nematoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 12. S. 429–441.
- Riemann F., Schrage M. 1978. The mucus-trap hypothesis on feeding of aquatic nematodes and implications for biodegradation and sediment structure // Oecologia (Berlin). Vol.34. P. 75–88.
- Riemann F., Schrage M. 1988. Carbon dioxide as an attractant for the free-living marine nematode *Adoncholaimus thalassophygas* // Marine Biology. Vol.98. P. 81–85.
- Riemann F., Sime-Ngando T. 1996. Note on sea-ice nematodes (Monhysteroidea) from resolute Passage, Canadian High Arctic // Polar Biology. Vol.18. P. 70–75.
- Riemann F., von Thun W., Lorenzen S. 1971. Über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Desmoscolecidae und Leptolaimidae (freilebende Nematoden) Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. Bd. 13. S. 147–152.
- Rieper-Kirchner M. 1989. Microbial degradation of North Sea macroalgae; field and laboratory studies // Botanica Marina. Vol.32. P. 241–252.
- Rieper-Kirchner M. 1990. Macroalgal decomposition: laboratory studies with particular regard to microorganisms and meiofauna // Helgoländer Meeresuntersuchungen. Vol. 44. P. 397–410.
- Riera P., Hubas C. 2003. Trophic ecology of nematodes from various microhabitats of the Roscoff Aber Bay (France): importance of stranded macroalgae evidenced through  $\delta^{13}\text{C}$  и  $\delta^{15}\text{N}$  // Marine Ecology Progress Series. Vol. 260. P. 151–159.
- Roggen D.R. 1970. Functional aspects of the lower size-limit of nematodes // Nematologica. Vol.16. No. 4. P. 532–536.
- Romeyn K., Bouwman L.A. 1983. Food selection and consumption by estuarine nematodes // Hydrobiological Bulletin. Vol.17. No. 2. S. 103–109.
- Rutherford T.A., Webster J.M. 1974. Transcuticular uptake of glucose by the entomophilic nematode, *Mermis nigrescens* // Journal of Parasitology. Vol. 60. P. 804–808.
- Rutherford T.A., Webster J.M., Barlow J.S. 1977. Physiology of nutrient uptake by the entomophilic *Mermis nigrescens* (Mermithidae) // Canadian Journal of Zoology. Vol.55. P. 1773–1781.
- Samoiloff M.R. 1973. Nematode morphogenesis: pattern of transfer of protein to the cuticle of adult *Panagrellus silusiae* (Cephalobidae) // Nematologica. Vol.19. P. 15–18.
- Samoiloff M.R. 1980. Action of chemical and physical agents on free-living nematodes // Nematodes as biological models. Volume 2. Aging and other model systems / Zuckerman B.M. (ed.). Academic Press. New York, London. P. 81–98.
- Schiemer F. 1982. Food dependence and energetics of free-living nematodes. I. Respiration, growth and reproduction of *Caenorhabditis briggsae* at different levels of food supply // Oecologia (Berlin). Vol. 54. P. 108–121.
- Schiemer F. 1983. Food dependence and energetics of free-living nematodes. III. Comparative aspects with special consideration of two bacterivorous species *Caenorhabditis briggsae* and *Plectes palustris* // Oikos. Vol. 41. P. 32–43.
- Schiemer F. 1987. Nematoda // Animal energetics / Pandian T.J., Vernberg F J. (eds.). Vol. 1. New York: Academic Press. P. 185–215.

- Schiemer F., Duncan A. 1974. The oxygen consumption of a freshwater benthic nematode *Tobrilus gracilis* (Bastian) // *Oecologia* (Berlin). Vol.15. P. 212–216.
- Schiemer F., Duncan A., Klekowski R.Z. 1980. A bioenergetic study of a benthic nematode, *Plectus palustris* De Man 1880, throughout its life-cycle. II. Growth, fecundity and energy budgets at different densities of bacterial food and general ecological considerations // *Oecologia* (Berlin). Vol. 44. P. 205–212.
- Schiemer F., Novak R., Ott J. 1990. Metabolic studies on thiobiotic free-living nematodes and their symbiotic microorganisms // *Marine Biology*. Vol. 106. P. 129–137.
- Scholz D.S., Matthews L.L., Feller R.J. 1991. Detecting selective digestion of meiobenthic prey by juvenile spot *Leiostomus xanthurus* (Pisces) using immunoassays // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 72. P. 59–67.
- Schrage M. 1972. *Greeffiella mooda* sp. n. aus dem Skagerrak (Nemato, Desmoscolecidae) // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*. Bd. 13. S. 327–337.
- Schratzberger M., Warwick R.M. 1999. Impact of predation and sediment disturbance by *Carcinus maenas* (L.) on free-living nematode community structure // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. Vol. 235. P. 255–271.
- Schubel J.R., Butman Ch.A. 2000. Keeping a finger on the pulse of marine biodiversity: how healthy is it? // In: Raven P. H., Williams T. (eds). *Nature and human society: the quest for a sustainable world*. Washington D.C.: National Academy Press. P. 84–103.
- Schuurmans Stekhoven J.H. 1929. Ein Karnivor unter den marinen Nematoden // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Bd. 81. S. 261–269.
- Schuurmans Stekhoven J.H. 1933a. Bryozoen und Nematoden // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Vol.105. No. 1/2. P. 57–59.
- Schuurmans Stekhoven J.H. 1933b. Die Nahrung von *Oncholaimus dujardini* De Man // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Vol.101. No. 5/6. S. 167–168.
- Schuurmans Stekhoven J.H. 1942a. Nematoden und Spongien // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Vol.137. No. 9/10. P. 169–174.
- Schuurmans Stekhoven J.H. 1942b. Nematoden und Austern // *Zoologischer Anzeiger* (Jena). Vol.137. No. 9/10. P. 181–185.
- Schuurmans Stekhoven J.H., de Coninck L.A. 1933. Diagnoses of new Belgian marine nemas // *Bulletin du Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique*. T. 9. No. 4. P. 1–13.
- Sharma J., Webster J.M. 1983. The abundance and distribution of free-living nematodes from two Canadian Pacific beaches // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Vol. 16. P. 217–227.
- Shaw K.M., Lamshead P.J.D., Platt H.M. 1983. Detection of pollution-induced disturbance in marine benthic assemblages with special reference to nematodes // *Marine Ecology*. Vol.11. P. 195–202.
- Sherman K.M., Reidenauer J.A., Thistle D., Meeter D. 1983. Role of a natural disturbance in an assemblage of marine free-living nematodes // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 11. P. 23–30.
- Skoolmun P., Gerlach S.A. 1971. Jahreszeitliche Fluktuationen der Nematodenfauna im Gezeitenbereich des Weser-Ästuars // *Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven*. Bd.13. S. 119–138.
- Smol N., Heip C., Govaert M. 1981. The life cycle of *Oncholaimus oxyuris* (Nematoda) in its habitat // *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*. Vol. 110. No. 2. P. 87–103.
- Smol N., Sharma J. 1984. Two new and three redescribed species of *Viscosia* (Nematoda, Oncholaimidae) // *Hydrobiologia*. Vol. 114. P. 123–147.
- Soetaert K., Decraemer W. 1989. Eight new *Tricoma* species (Nematoda, Desmoscolecidae) from a deep-sea transect off Calvi (Corsica, Mediterranean) // *Hydrobiologia*. Vol. 183. No. 3. S. 223–247.

- Soetaert K., Heip C. 1989. The size structure of nematode assemblages along a Mediterranean deep-sea transect // Deep-Sea Research. Vol.36. No. 1. S. 93–102.
- Soetaert K., Heip C. 1995. Nematode assemblages of deep-sea and shelf break sites in the North Atlantic and the North Atlantic and Mediterranean Sea // Marine Ecology Progress Series. Vol.125. P. 171–183.
- Soetaert K., Muthumbi A., Heip C. 2002. Size and shape of ocean margin nematodes: morphological diversity and depth-related patterns // Marine Ecology Progress Series. Vol. 242. P. 179–193.
- Soetaert K., Vincx M., Wittoeck J., Tulkens M. 1995. Meiobenthic distribution and nematode community structure in five European estuaries // Hydrobiologia. Vol. 311. P. 185–206.
- Sohlenius B. 1985. Influence of climatic conditions on nematode coexistence: a laboratory experiment with a coniferous forest soil // Oikos. Vol. 44. P. 430–438.
- Stauffer H. 1924. Die Lokomotion der Nematoden. Beiträge zur Kausalmorphologie der Fadenwürmer // Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. Bd. 49. S. 1–118.
- Steiner G. 1921. Untersuchungen über den allgemeinen Bauplan des Nematodenkörpers // Zoologische Jahrbücher (Abteilung für Anatomie). Bd. 43. S. 1–96.
- Steyaert M., Herman P. M. J., Moens T., Widdows J., Vincx M. 2001. Tidal migrations of nematodes on an estuarine tidal flat (the Molenplaat, Schelde Estuary, SW Netherlands) // Marine Ecology Progress Series. Vol. 224. S. 299–304.
- Storch V., Riemann F. 1973. Zur Ultrastruktur der Seitenorgane (Amphiden) des limnischen Nematoden *Tobrilus aberrans* (W. Schneider, 1925) (Nematoda, Enoplida) // Zeitschrift für Morphologie der Tiere. Bd. 74. S. 163–170.
- Sturhan D. 1989. Nematodes as potential indicators of heavy metals // In: Wal A. F. van der, Goede R. G. M. (eds). Nematodes in natural systems, a status report of a workshop. Meded. 199, Nematology Dept. Agric. Univ. Wageningen. P. 41.
- Sun B., Fleeger J.W., Carney R.S. 1993. Sediment microtopography and the small-scale spatial distribution of meiofauna // Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. Vol.167. P. 73–90.
- Surey-Gent S.C. 1981. Distribution of *Anoplostoma viviparum* (Nematoda) in Southampton water sediments // Marine Biology. Vol. 62. P. 157–160.
- Tchesunov A.V. 1993. Notes on the family Tubolaimoididae Lorenzen, 1981 (Nematoda), with a description of a new species // Russian Journal of Nematology. Vol.1. No. 2. S. 121–129.
- Tchesunov A.V. 1994. On the morphology and systematic position of the family Meyliidae (Nematoda: Chromadoria) // Nematologica. Vol. 40. P. 369–378.
- Tchesunov A.V. 1995. Taxonomy, morphology and ultrastructure of the free-living marine nematode *Pselionema simplex* De Coninck, 1942 (Chromadoria: Ceramonematidae) // Russian Journal of Nematology. Vol. 3. No. 2. S. 117–130.
- Tchesunov A.V. 1996. A new nematode family Fusivermididae fam. n. (Monhysterida) for *Fusivermis fertilis* gen. n., sp. n. from the White Sea // Nematologica. Vol. 42. P. 35–41.
- Tchesunov A.V. 1997. On the histological anatomy of *Marimermis maritima* Rubzov, Platonova, 1974 (Nematoda: Enoplida: Marimermithida), parasite of a sea urchin // Fundamental and Applied Nematology. Vol. 20. No. 4. S. 349–356.
- Tchesunov A. V., Malakhov V. V., Yushin V. V. 1996. Comparative morphology and evolution of the cuticle in marine nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 4. No. 1. S. 43–50.
- Tchesunov A. V., Miljutina M. A. 2002. A review of the family Ceramonematidae (marine free-living nematodes), with descriptions of nine species from the White Sea // Zoosystematica Rossica. Vol. 11. No. 1. S. 3–39.

- Tchesunov A. V., Okhlopkov Yu. R. 2006. On some selachinematid nematodes (Chromadorida: Selachinematidae) deposited in the collection of the Smithsonian National Museum of Natural History // *Nematology*. Vol. 8. No. 1. S. 21–44.
- Tchesunov A. V., Riemann F. 1995. Arctic sea ice nematodes (Monhysteroidea), with descriptions of *Cryonema crassum* gen. n., sp. n. and *C. tenue* sp. n. // *Nematologica*. Vol. 41. P. 35–50.
- Teal J. M., Wieser W. 1966. The distribution and ecology of nematodes in a Georgia salt marsh // *Limnology and Oceanography*. Vol. 11. No. 2. S. 217–222.
- Tenore K. R., Tietjen J. H., Lee J. J. 1977. Effect on meiofauna on incorporation of aged eelgrass, *Zostera marina*, detritus by the polychaete *Nephtys incisa* // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. Vol. 34. No. 4. S. 563–567.
- Thiel H. 1983. Meiobenthos and nanobenthos of the deep sea // *Deep-sea Biology* / G. T. Rowe (ed.). Wiley. New York. P. 167–230.
- Thiermann F., Windoffer R., Giere O. 1994. Selected meiofauna around shallow water hydrothermal vents off Milos (Greece): ecological and ultrastructural aspects // *Vie et Milieu*. Vol. 44. No. 3/4. S. 215–226.
- Thistle D., Sherman K.M. 1985. The nematode fauna of a deep-sea site exposed to strong near-bottom currents // *Deep-Sea Research*. Vol. 32. No. 9. S. 1077–1088.
- Tietjen J.H. 1967. Observations on the ecology of the marine nematode *Monhystera filicaudata* Allgün, 1929 // *Transactions of American Microscopical Society*. Vol. 86. P. 304–306.
- Tietjen J.H. 1969. The ecology of shallow-water meiofauna in two New England estuaries // *Oecologia* (Berlin). Vol. 2. P. 251–291.
- Tietjen J.H. 1971. Pennate diatoms as ectocommensals of free-living marine nematodes // *Oecologia* (Berlin). Vol. 8. P. 135–138.
- Tietjen J.H. 1976. Distribution and species diversity of deep-sea nematodes off North Carolina // *Deep-Sea Research*. Vol. 23. P. 755–768.
- Tietjen J.H. 1977. Population distribution and structure of the free-living nematodes of Long Island Sound // *Marine Biology*. Vol. 43. P. 123–136.
- Tietjen J.H. 1980a. Population structure and species composition of the free-living nematodes inhabiting sands of the New York Bight Apex // *Estuarine Coastal Marine Science*. Vol. 10. P. 61–73.
- Tietjen J.H. 1980b. Microbial-meiofaunal interrelationships: a review // *Microbiology*. P. 335–338.
- Tietjen J.H. 1982. Potential roles of nematodes in polluted ecosystems and the impact of pollution on meiofauna // *Ecological stress and the New York Bight: science and management*, Estuarine Research Federation / G. F. Mayor (ed.). Columbia. S. C. P. 225–233.
- Tietjen J.H. 1984. Distribution and species diversity of deep-sea nematodes in the Venezuela Basin // *Deep-Sea Research*. Vol. 31. No. 2. S. 119–132.
- Tietjen J.H. 1989. Ecology of deep-sea nematodes from the Puerto Rico Trench area and Hatteras Abyssal Plain // *Deep Sea Research*. Vol. 10. P. 1579–1594.
- Tietjen J.H., Alongi D.M. 1990. Population growth and effects of nematodes on nutrient regeneration and bacteria associated with mangrove detritus from northeastern Queensland (Australia) // *Marine Ecology Progress Series*. Vol. 68. P. 169–179.
- Tietjen J. H., Lee J.J. 1972. Life cycles of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the development of *Monhystera denticulata* Timm // *Oecologia* (Berlin). Vol. 10. P. 167–176.
- Tietjen J.H., Lee J.J. 1973. Life history and feeding of the marine nematode, *Chromadora macro-laimoides* Steiner // *Oecologia* (Berlin). Vol.12. P. 303–314.
- Tietjen J.H., Lee J.J. 1975. Axenic culture and uptake of dissolved substance by the marine nematode, *Rhabditis marina* Bastian // *Cahiers de Biologie Marine*. Vol.16. P. 685–693.
- Tietjen J.H., Lee J.J. 1977a. Life histories of marine nematodes. Influence of temperature and salinity on the reproductive potential of *Chromadorina germanica* Bьtschli // *Mikrofauna Meeresboden*. Vol. 61. P. 263–270.

- Tietjen J.H., Lee J.J. 1977b. Feeding behavior of marine nematodes // In: B. C. Coull (ed.). Ecology of marine benthos. University of South Carolina Press. Columbia. P. 21–35.
- Tietjen J.H., Lee J.J. 1984. The use of free-living nematodes as a bioassay for estuarine sediments // Marine Environmental Research. Vol. 11. P. 233–251.
- Tietjen J.H., Lee J.J., Rullman J., Greengart T.A., Trompeter J. 1970. Gnotobiotic culture and physiological ecology of the marine nematode *Rhabditis marina* Bastian // Limnology and Oceanography. Vol. 15. P. 535–543.
- Trotter D., Webster J.M. 1983. Distribution and abundance of marine nematodes on the kelp *Macrocystis integrifolia* // Marine Biology. Vol. 78. P. 39–43.
- Trotter D.B., Webster J.M. 1984. Feeding preferences and seasonality of free-living marine nematodes inhabiting the kelp *Macrocystis integrifolia* // Marine Ecology Progress Series. Vol. 14. P. 151–157.
- Turpeenniemi T.A. 1993. Ultrastructure of coelomocytes in *Sphaerolaimus gracilis* de Man, 1876 (Nematoda) // Journal of Nematology. Vol. 25. No. 4. S. 616–624.
- Turpeenniemi T.A., Нувдринен Н. 1996. Structure and role of the renette cell and caudal glands in the nematode *Sphaerolaimus gracilis* (Monhysterida) // Journal of Nematology. Vol. 28. No. 3. S. 318–327.
- Udalov A.A., Azovsky A.I., Mokievsky V.O. 2005. Depth-related pattern in nematode size: what does the depth itself really mean? // Progress in Oceanography. Vol. 67. No. 1–2. S. 1–23.
- Ullberg J., Olafsson E. 2003. Free-living marine nematodes actively choose habitat when descending from the water column // Marine Ecology Progress Series. Vol. 260. P. 141–149.
- Van der Heiden A. 1974. The structure of the anterior feeding apparatus in members of the Ironidae (Nematoda: Enoplida) // Nematologica. Vol. 20. P. 419–436.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1987. Ultrastructure of the excretory system of the marine nematode *Monhystera disjuncta* // Tissue and Cell. Vol. 19. No. 5. S. 713–725.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1988. Ultrastructure of the photoreceptor of *Diplolaimella* sp. (Nematoda) // Tissue and Cell. Vol. 20. No. 3. S. 421–429.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1989a. Ultrastructure of the anterior intestine in monhysterids (Nematoda) // Annales de la Soci  t   royale Zoologique de Belgique. Vol. 119. No. 2. S. 109–119.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1989b. A putative new hydrostatic skeletal function for the epidermis in monhysterids (Nematoda) // Tissue and Cell. Vol. 21. P. 525–533.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1991. The ultrastructure of the buccal cavity of the monhysterid nematodes *Geomonhystera disjuncta* and *Diplolaimella dievengatensis* // Revue de N  matologie. Vol. 14. No. 1. S. 133–146.
- Van de Velde M.-C., Coomans A. 1992. The ultrastructure of the anterior sensory anatomy of the marine monhysterid nematode *Geomonhystera disjuncta* // Fundamental and applied N  matology. Vol. 15. No. 3. S. 209–221.
- Vanreusel A., Van den Bossche I., Thiermann F. 1997. Free-living marine nematodes from hydrothermal sediments: similarities with communities from diverse reduced habitats // Marine Ecology Progress Series. Vol. 157. P. 207–219.
- Vanreusel A., Vincx M., 1989. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. III. Species of the Monoposthiidae Filipjev, 1934 // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 30. P. 69–83.
- Vanreusel A., Vincx M., Bett B.J., Rice A.L. 1995. Nematode biomass spectra at two abyssal sites in the NE Atlantic with a contrasting food supply // Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie. Vol. 80. No. 2. S. 287–296.
- Verschelde D., Vincx M. 1994. Epsilonematidae (Nematoda, Desmodoridae) from the East African coast, with a discussion on the external morphology of cuticular appendages // Nematologica. Vol. 40. P. 78–105.

- Verschelde D., Vincx M. 1995. *Psammonema* gen. n. and *Pseudochromadora* Daday, 1889 (Nematoda, Desmodoridae) from sandy sediments of Gazi, Kenya // Bulletin del'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Biologie. Vol. 65. P. 11–39.
- Viglierchio D.R., Siddiqui I.A. 1974. Pigments of the ocelli of antarctic and pacific marine nematodes // Transactions of the American Microscopical Society. Vol. 93. P. 338–343.
- Vincx M. 1990. Diversity of the nematode communities in the Southern Bight of the North Sea // Netherlands Journal of Sea Research. Vol. 25. No. 1/2. S. 181–188.
- Vincx M., Bett B.J., Dinet A., Ferrero T., Gooday A.J., Lamshead P.J.D., Pfannkuche O., Soltwedel T., Vanreusel A. 1994. Meiobenthos of the deep northeast Atlantic // Advances in Marine Biology. Vol. 30. P. 1–88.
- Vincx M., Furstenberg J.P. 1988. *Africanema interstitialis* gen. n., sp. n., a species which indicates the relationship between the Trefusiidae (Halanonchinae) and the Tripyloididae (Nematoda) // Stygobiologia. Vol. 4. No. 1. S. 10–16.
- Vincx M., Heip C. 1984. Composition and seasonal fluctuations of the nematode community in a silty station off the Belgian coast // Concerted Actions Oceanography. Report to the Ministry of Scientific Policy. Brussels. Belgium. P. 87–100.
- Vincx M., Meire P., Heip C. 1990. The distribution of Nematodes communities in the Southern Bight of the North Sea // Cahiers de Biologie Marine. Vol. 31. P. 107–129.
- Vincx, M., Sharma, J., Smol N. 1982. On the identity and nomenclature of *Paracanthochus caecus* (Bastian, 1865), with a redefinition of the genus *Paracanthochus* Micoletzky (Nematoda, Cyatholaimidae) // Zoologica Scripta. Vol. 11. No. 4. S. 243–263.
- Vincx M., Vanreusel A. 1989. Free-living marine nematodes from the Southern Bight of the North Sea. II. Notes on species of the Trefusiidae Gerlach, 1966 // Hydrobiologia. Vol. 175. P. 213–221.
- Von Thun W. 1968. Autökologische Untersuchungen an freilebenden Nematoden des Brackwassers. Thesis. Kiel University. 72 p.
- Vopel K., Thiel H. 2001. Abyssal nematode assemblages in physically disturbed and adjacent sites of the eastern equatorial Pacific // Deep-Sea Research II. Vol. 48. P. 3795–3808.
- Voronov D.A. 1999. The embryonic development of *Pontonema vulgare* (Enoplida: Oncholaimidae) with a discussion of nematode phylogeny // Russian Journal of Nematology. Vol. 7. No. 2. S. 105–114.
- Voronov D.A., Nevzlin L.P. 1994. Neurons containing catecholamine in juveniles of eight species of free-living marine nematodes // Russian Journal of Nematology. Vol. 2. No. 1. S. 33–40.
- Voronov D.A., Panchin Yu.V. 1998. Cell lineage in marine nematode *Enoplus brevis* // Development. Vol. 125. P. 143–150.
- Vranken G., Heip C. 1983. Calculation of the intrinsic rate of natural increase,  $r_m$ , with *Rhabditis marina* Bastian, 1865 (Nematoda) // Nematologica. Vol. 29. P. 468–477.
- Vranken G., Heip C. 1985. Aspects of the life-cycle of free-living marine nematodes // In Progress in Belgian oceanographic research / R. Van Grieken, R. Wollast (ed.). Belgian Committee of Oceanology, Belgian Center of Oceanography, Brussels Belgium. P. 267–278.
- Vranken G., Heip C. 1986a. The productivity of marine nematodes // Ophelia. Vol. 26. P. 429–442.
- Vranken G., Heip C. 1986b. Toxicity of cooper, mercury and lead to a marine nematode // Marine Pollution Bulletin. Vol.17. No. 10. S. 453–457.
- Vranken G., Herman P.M.J., Heip C. 1988a. Studies of the life history and energetics of marine and brackish-water nematodes. I. Demography of *Monhystera disjuncta* at different temperature and feeding conditions // Oecologia (Berlin). Vol. 77. P. 296–301.
- Vranken G., Herman P.M.J., Vincx M., Heip C. 1986. A re-evaluation of marine nematode productivity // Hydrobiologia. Vol.135. P. 193–196.
- Vranken G., Thielemans L.K., Heip C., Vandycke M. 1981. Aspects of the life-cycle of *Monhystera parelegantula* (Nematoda; Monhysteridae) // Marine Ecology Progress Series. Vol. 6. P. 67–72.

- Vranken G., Tire C., Heip C. 1988b. The toxicity of paired metal mixtures to the nematode *Monhystera disjuncta* (Bastian, 1865) // Marine Environmental Research. Vol. 26. P. 161–179.
- Vranken G., Tire C., Heip C. 1989. Effect of temperature and food on hexavalent Chromium toxicity to the marine nematode *Monhystera disjuncta* // Marine Environmental Research. Vol. 27. P. 127–136.
- Vranken G., Vanderhaeghen R., Heip C. 1985. Toxicity of cadmium to free-living and brackish water nematodes (*Monhystera microphthalmia*, *Monhystera disjuncta*, *Pellioiditis marina*) // Disease of aquatic organisms. Vol.1. P. 49–58.
- Vranken G., Vanderhaeghen R., Van Brussel D., Heip C., Hermans D. 1984. The toxicity of mercury on the free-living nematodes *Monhystera disjuncta* Bastian, 1865 // In: Ecotoxicological testing for the marine environment / Persoone G., Jaspers E., Claus C. (eds). State Univ. Gent and Inst. Mar. Scient. Res. Bredene, Belgium. Vol. 2. P. 71–291.
- Vranken G., Vincx M., Thielemans L.K. 1982. The description of *Monhystrella parelegantula* (De Coninck) (Nematoda, Monhysteridae), a free-living nematode species new for the Belgian coastal fauna // Biologisch Jaarboek Dodona. Vol. 50. P. 93–103.
- Ward A. R. 1975. Studies on the sublittoral free-living nematodes of Liverpool Bay. II. Influence of sediment composition on the distribution of marine nematodes // Marine Biology. Vol. 30. P. 217–225.
- Warwick R.M. 1971. Nematode associations in the Exe estuary // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 51. P. 439–454.
- Warwick R.M. 1977. The structure and seasonal distribution of phytal marine nematode associations of the Isles of Scilly // Biology of benthic organisms / Keegan B.F., O'Ceidigh P., Boaden P.J.S. (eds). Oxford: Pergamon Press. P. 577–585.
- Warwick R.M. 1981a. The influence of temperature and salinity on energy partitioning in the marine nematode *Diplolaimelloides brucei* // Oecologia (Berlin). Vol. 51. P. 318–325.
- Warwick R.M. 1981b. The nematode/copepod ratio and its use in pollution ecology // Marine Pollution Bulletin. Vol.12. P. 329–333.
- Warwick R.M. 1984. Species size distribution in marine benthic communities // Oecologia (Berlin). Vol. 61. P. 32–41.
- Warwick R.M. 1986. A new method for detecting pollution effects of marine meiobenthic communities // Marine Biology. Vol. 92. P. 557–562.
- Warwick R.M. 1988. The level of taxonomic discrimination required to detect pollution effects on marine benthic communities // Marine Pollution Bulletin. Vol.19. P. 259–268.
- Warwick R.M. 1989. The role of meiofauna in the marine ecosystem: evolutionary considerations // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol. 96. No. 3. S. 229–241.
- Warwick R.M., Buchanan J.B. 1970. The meiofauna off the coast of Northumberland. I. The structure of the nematode population // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 50. P. 129–146.
- Warwick R.M., Buchanan J.B. 1971. The meiofauna off the coast of Northumberland II. Seasonal stability of the nematode population // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol. 51. P. 355–362.
- Warwick R.M., Gee J.M. 1984. Community structure of estuarine meiobenthos // Marine Ecology Progress Series. Vol.18. P. 97–111.
- Warwick R.M., Gee J.M., Berge I.A., Ambrose W. 1986. Effects of the feeding activity of the polychaete *Streblosoma bairdi* (Malmgren) on meiofaunal assemblage and community structure // Sarsia. Vol. 71. P. 11–16.
- Warwick R.M., Joint I.R., Radford P.J. 1979. Secondary production of the benthos in an estuarine environment // Ecological Processes in Coastal Environments / R.L. Jeffries, A.J. Davy (eds). Blackwell Scientific Publications, Oxford. P. 429–450.



- Warwick R.M., Price R. 1979. Ecological and metabolic studies on free-living nematodes from an estuarine intertidal flat // *Estuaries and Coastal Marine Science*. Vol. 9. P. 257–271.
- Wetzel M.A., Jensen P., Giere O. 1995. Oxygen/sulfide regime and nematode fauna associated with *Arenicola marina* burrows; new insights in the thiobios case // *Marine Biology*. Vol. 124. P. 301–312.
- Wieser W. 1951. Untersuchungen über die algenbewohnende Mikrofauna mariner Hartboden. I. Zur Ökologie und Systematik der Nematodenfauna von Plymouth // *Österreichische zoologische Zeitschrift*. Vol. 3. No. 3/4. S. 425–480.
- Wieser W. 1953. Beziehungen zwischen Mundhöhlengestalt, Ernährungsweise und Vorkommen bei freilebenden, marinen Nematoden // *Arkiv för Zoologie*. Vol. 2. P. 439–484.
- Wieser W. 1954. Untersuchungen über die algenbewohnende Mikrofauna mariner Hartboden III. Zur Systematik der freilebenden Nematoden des Mittelmeeres. Mit einer ökologischen Untersuchung über die Beziehung zwischen Nematodenbesiedlung und Sedimentreichtum des Habitats // *Hydrobiologia*. Bd. 6. S. 144–217.
- Wieser W. 1959a. Free-living marine nematodes. IV. General part // *Lunds Universitets Ersskrift*. N. F. Avd. 2. Vol. 54. No. 5. S. 1–111.
- Wieser W. 1959b. Eine ungewöhnliche Association zwischen Blaualgen und freilebenden marinen Nematoden // *Österreichische botanische Zeitschrift*. Bd. 106. No. 1/2. S. 81–87.
- Wieser W. 1959c. Zur Ökologie der Fauna mariner Algen mit besonderer Berücksichtigung des Mittelmeeres // *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*. Bd. 44. No. 2. S. 137–179.
- Wieser W. 1959d. The effect of grain size on the distribution of small invertebrates inhabiting the beaches of Puget Sound // *Limnology and Oceanography*. Vol. 4. No. 2. S. 181–194.
- Wieser W. 1960. Benthic studies in Buzzards Bay II. The meiofauna // *Limnology and Oceanography*. Vol. 5. No. 2. S. 121–137.
- Wieser W., Hopper B. 1966. The Neotonchinae, new subfamily (Cyatholaimidae: Nematoda), with an analysis of its genera, *Neotonchus* Cobb, 1933 and *Gomphonema*, new genus // *Canadian Journal of Zoology*. Vol. 44. P. 519–532.
- Wieser W., Kanwisher J. 1960. Growth and metabolism in a marine nematode *Enoplus communis* Bastian // *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*. Vol. 43. P. 29–36.
- Wieser W., Kanwisher J. 1961. Ecological and physiological studies on marine nematodes from a small salt marsh near Woods Hole, Massachusetts // *Limnology and Oceanography*. Vol. 6. P. 262–270.
- Wieser W., Ott J.A., Schiemer F., Gnaiger E. 1974. An ecophysiological study of some meiofauna species inhabiting a sandy beach at Bermuda // *Marine Biology*. Vol. 26. P. 248–253.
- Wormland E.P. 1976. Effects of a spill of marine diesel oil on the meiofauna of sandy beach at Picnic Bay, Hong Kong // *Environmental Pollution*. Vol. 11. P. 117–130.
- Yeates G.W. 1987. Nematode feeding and activity: the importance of development stages // *Biology and Fertility of Soils*. Vol. 3. P. 143–146.
- Yushin V.V. 2003. Ultrastructure of spermatozoa in the free-living marine nematode of the Selachinematidae (Chromadoridae: Cyatholaimina) // *Russian Journal of Nematology*. Vol. 11. No. 2. S. 81–90.
- Yushin V.V., Coomans A. 2000. Ultrastructure of sperm development in the free-living marine nematodes of the family Chromadoridae (Chromadorida: Chromadorina) // *Nematology*. Vol. 2. No. 3. S. 285–296.
- Yushin V.V., Coomans A., Borgonie G., Malakhov V.V. 2002a. Ultrastructural study of the tadpole stage of the primitive marine nematode *Enoplus demani* (Enoplia: Enoplida) // *Russian Journal of Nematology*. Vol. 10. No. 1. S. 43–53.
- Yushin V.V., Coomans A., Borgonie G., Malakhov V.V. 2002b. Ultrastructural study of cuticle formation during embryogenesis of the free-living marine nematode *Enoplus demani* (Enoplia) // *Invertebrate Reproduction and Development*. Vol. 42. No. 2–3. S. 189–203.

- Yushin V.V., Malakhov V.V. 1997. Ultrastructure of the female reproductive system of the free-living marine nematode *Enoplus demani* (Nematoda: Enoplida) // Fundamental and applied Nematology. Vol. 20. No. 2. S. 115–125.
- Yushin V.V., Malakhov V.V. 1998. Ultrastructure of sperm development in the free-living marine nematode *Enoplus anisospiculus* (Enoplida: Enoplidae) // Fundamental and applied Nematology. Vol. 21. No. 3. S. 213–225.
- Yushin V.V., Zograf Ju.K. 2004. Ultrastructure of spermatozoa in the free-living marine nematode *Paracanthochus macrodon* (Nematoda, Chromadorida) // Invertebrate Reproduction and Development. Vol. 45. No. 1. S. 59–67.
- Zuhlke R., Blome D., Heinz von Bernem K., Dittman S. 1998. Effects of the tube-building polychaete *Lanice conchilega* (Pallas) on benthic macrofauna and nematodes in an intertidal sandflat // Senckenbergiana maritime. Vol. 29. No. 1/6. S. 131–138.
- Zullini A. 1976. Nematodes as indicators of river pollution // Nematologia Mediterranea. Vol. 4. P. 13–22.