

УДК 595.132

НЕМАТОДЫ, СВЯЗАННЫЕ С МОРСКИМИ ДОННЫМИ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ: РАЗНООБРАЗИЕ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

А.В. Чесунов

Аннотация

Анализируется таксономический состав, морфология и формы паразитирования нематод морских беспозвоночных в сравнении с паразитизмом нематод в наземных (сухопутных и пресноводных) беспозвоночных (здесь не рассматриваются морские рабдитидные нематоды, использующие беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев). Практически все морские паразиты проводят часть активного жизненного цикла во внешней среде, в связи с чем сохраняют полный набор сенсилл и некоторых других органов, характерных для близких им свободноживущих групп. Среди паразитов морских беспозвоночных нет представителей отряда Rhabditida, эволюционная радиация которого происходила в наземных условиях. Специфически морскими формами ассоциации нематод с беспозвоночными являются эктокомменсализм/эктопаразитизм на подвижных животных и внутриклеточный паразитизм в донных панцирных саркодовых протистах. Общей для морской и наземной сред является мермитидная форма паразитирования в беспозвоночных, когда нематоды живут в полости тела хозяина на ювенильных стадиях, достигают очень большого размера и затем покидают хозяина для размножения во внешней среде. В море эта форма паразитирования представлена в основном отрядами *Marimermithida* и *Benthimermithida*, в неморской среде – отрядом *Mermithida*. В отличие от наземной среды, в море нет нематод, обитающих в кишечнике беспозвоночных. По-видимому, это связано с тем, что в море крайне мало видов беспозвоночных, которые питались бы мёртвым или живым растительным материалом и переваривали его с помощью внутрикишечных симбиотических бактерий.

Ключевые слова: Nematoda, паразиты беспозвоночных, пути эволюции.

Введение

Давно известно, что нематоды, в отличие от всех других паразитических червей, заселили широчайший диапазон групп животных-хозяев. В ходе своей успешной эволюции нематоды сумели освоить саркодовых протистов, губок, приапулид, других нематод, полихет и олигохет, эхиурид, сипункулид, моллюсков, ракообразных, многоножек, насекомых, иглокожих, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих. Разные виды поражают буквально все системы органов (все отделы алиментарного тракта, полость тела и мезентерии, соединительные ткани, мускулатуру, кровеносные и лимфатические сосуды, нефридии, почки и мочевой пузырь, гонады, органы чувств и т. д.). Однако имеется странная диспропорция в фауне и распределении паразитических нематод по морским и наземным беспозвоночным. Если в наземных (сухопутных и пресноводных) беспозвоночных существует богатая фауна паразитических нематод, то в морских беспозвоночных, несмотря на гораздо большее разнообразие

их планов строения и, казалось бы, все благоприятствующие условия, паразитических нематод очень мало. В наземных беспозвоночных известно более 200 родов и, по-видимому, более 1000 видов, тогда как в морских беспозвоночных пока зарегистрировано примерно 20 родов и менее 70 видов (собственные подсчёты). Наземные насекомые, многоножки, улитки и олигохеты заселены нематодами, различными по систематическому положению, локализации в организме хозяина и жизненному циклу. Только специфические паразиты (то есть те, для которых беспозвоночное является окончательным хозяином) представлены мермитидами, рабдитидами, оксиуридами, ригонематидами, тиленхидами и афеленхидами. Все эти нематоды практически неизвестны у морских беспозвоночных. Обычно такое несоответствие объясняется эволюционной историей [1–3]. По общему консенсусу, зоопаразитические нематоды эволюционировали из трёх источников: свободноживущих сапробиотических Rhabditida, фитопаразитических Rhabditida и Dorylaimia. Паразитический образ жизни нематод самой большой сецерментной или рабдитийной ветви¹, как считается, сформировался у почвенных свободноживущих рабдитоидных предков, связанных со скоплениями мёртвого органического материала (сапробиотическими очагами) и имеющих переживающую личинку третьей стадии (дауер-личинку в оболочке из кутикулы второй стадии). Таким образом, первоначальная радиация паразитических нематод имела место в наземных животных, беспозвоночных и позвоночных; в море они проникли уже вторично, вместе со своими хозяевами. Паразиты другой ветви – Dorylaimia (мермитиды, муспецииды, трихинеллиды, диоктофиматиды), хотя и не связаны в своей эволюционной истории с сапробиотическими очагами, берут начало, как считается, от пресноводно-почвенных дорилаймид.

Однако нематофауна морских беспозвоночных только начинает изучаться; она достаточно своеобразна и представлена разными филогенетическими линиями с зачастую уникальными формами взаимоотношений с хозяевами [4]. Ниже показаны основные группы нематод, ассоциированных с морскими донными беспозвоночными, особенности морфологии, жизненные циклы и формы паразитирования. Здесь не рассматриваются виды, использующие беспозвоночных только как промежуточных хозяев (аскариды и спинуриды).

Эктокомменсалы и эктосимбионты

Эти нематоды обитают на живых пограничных тканях и на поверхности тел подвижных морских беспозвоночных. По характеру отношений с хозяином они скорее комменсалы, но некоторые должны квалифицироваться как настоящие паразиты. Например, на пароподиях полихеты *Scolelepis squamata* живёт нематода *Theristus polychaetophilus* (семейство Xyalidae, отряд Monhysterida). Нематоды прикрепляются к телу полихеты хвостом, где находятся клейкие железы, и ртом. Ртом нематода ущемляет и захватывает участок эпидермиса хозяина – видимо, червь и питается кусочками ткани полихеты [6]. Таким образом, теристус наносит ущерб хозяину и по формальному критерию должен квалифицироваться как эктопаразит.

¹ Chromadoria – рабдитиды, стронгилиды, оксиуриды, ригонематиды, аскариды, спинуриды, тиленхиды, афеленхиды, в новой системе нематод объединённые в один общий отряд Rhabditida (рис. 1) [4].

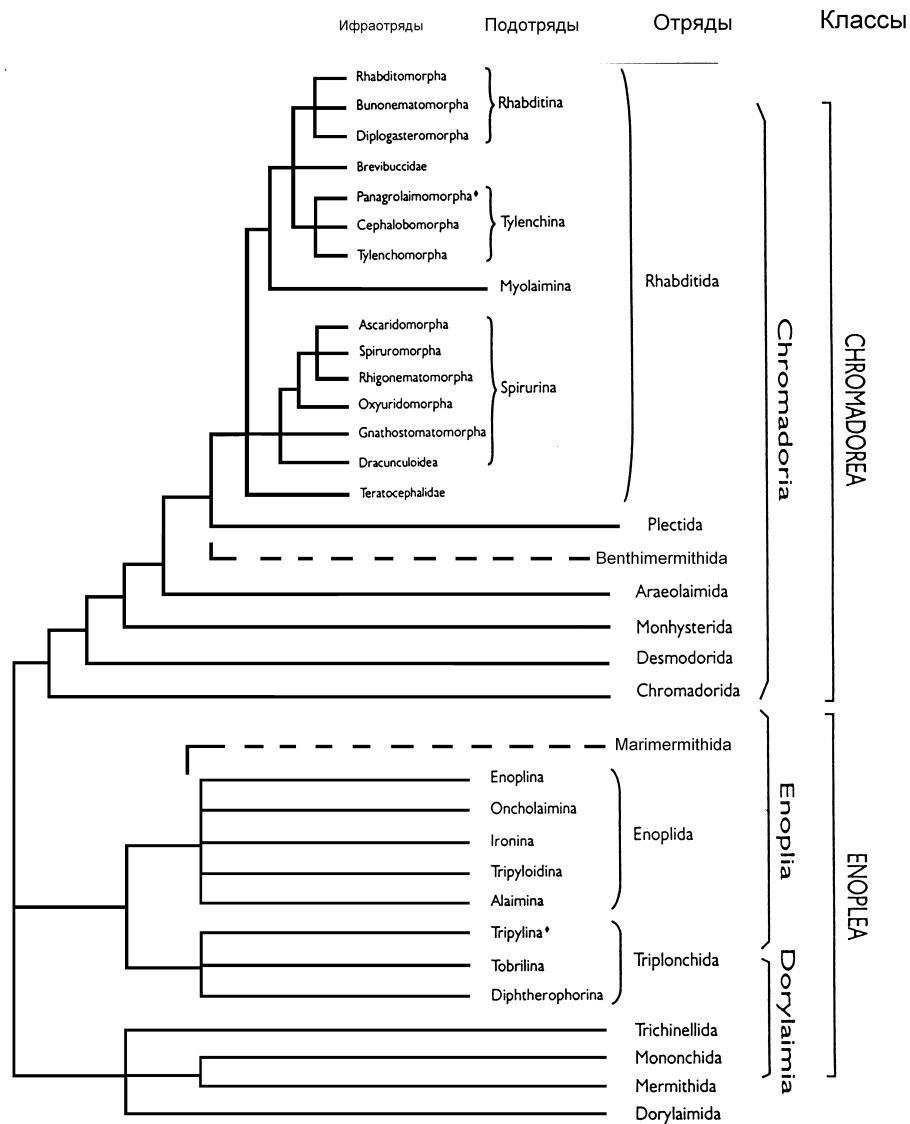


Рис. 1. Кладограмма филогенетических отношений в типе Nematoda, построенная преимущественно на основании анализа нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК; ветви Marimermithida и Benthimermithida локализованы по морфологическим критериям (по De Ley & Blaxter [4], с изменениями)

Самая большая группа эктокомменсалов ассоциирована с ракообразными [7]. В основном эти нематоды относятся к семейству Monhysteridae отряда Monhysterida (рис. 2). Например, *Gammarinema gammari* живёт на нескольких видах литоральных бокоплавов-гаммарид, преимущественно размещаясь на брюшной стороне, ближе к ротовым придаткам. Гаммаринемы легко и быстро перемещаются по двигающимся поверхностям живого гаммаруса, попеременно прикрепляясь головным концом и хвостом и обвиваясь вокруг щетинок. Нематоды питаются, видимо, крупными частицами пищи хозяина, а также бактериями и простистами на кутикуле бокоплава. Во время линьки нематоды переползают на спинную сторону к личинной трещине, чтобы быстрее перейти от экзувия на

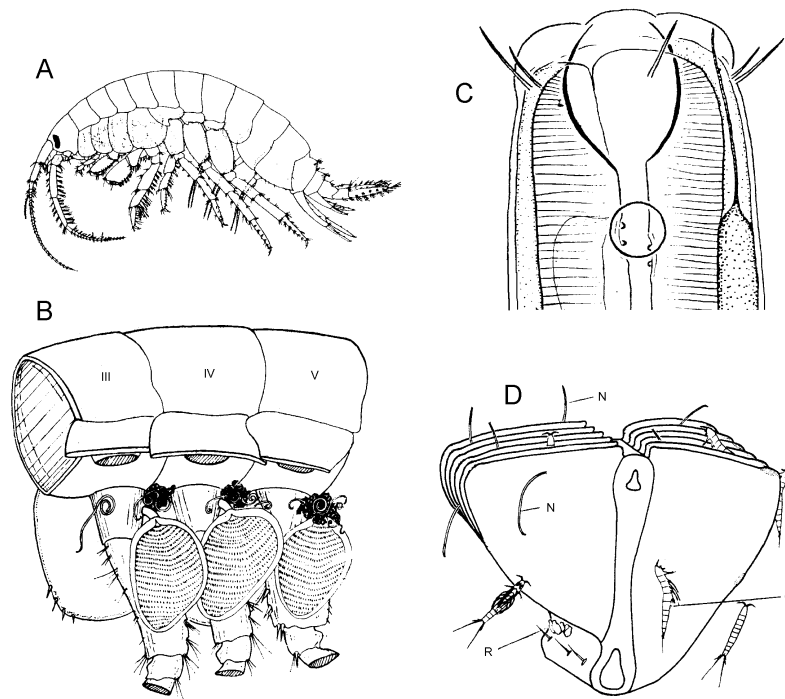


Рис. 2. Нематоды, ассоциированные с морскими ракообразными. А – Общий вид литорального *Gammarus*, хозяина *Gammarinema gammari*. В – Фрагмент тела (III–V) гаммаруса с гаммаринемами и комочками прикреплённого нематодами грунта, левые конечности и эпимеры частично удалены [7]. С – Головной конец *Gammarinema gammari* [8]. D – Фрагмент жабры наземного краба *Cardisoma guanhumi* с симбионтами (С – гарпактикоидные копеподы; N – нематоды *Gammarinema cardisomae*; R – сократившиеся бделлоидные коловратки) [9]

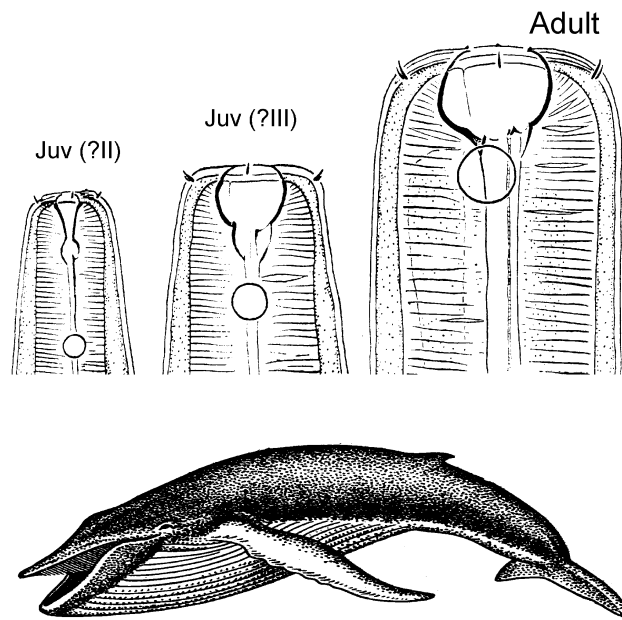


Рис. 3. Головные концы последовательных онтогенетических стадий монхистеридной нематоды *Odontobius ceti* (из: Чесунов, 1986 [10]) и её хозяин

новую кутикулу хозяина. Расселение гаммаринем с одного рака на другого происходит во время спаривания, а также при поедании трупов и живых особей своего вида (каннибализме). После смерти гаммаруса нематоды переходят на дистальные части придатков и на спинную сторону, откуда легче перейти на нового хозяина. С помощью клейких выделений желёз нематоды склеивают комочки из детрита и собственных экскрементов у основания ног рака – сюда самки откладывают яйца. Этот поведенческий модус, очевидно, унаследован от предков, обитавших свободно в морском донном осадке. Морфологическими адаптациями к обитанию на подвижном хозяине являются мощные органы прикрепления в виде увеличенных шейной и хвостовых желёз, а также длинное нитевидное тело, позволяющее дотягиваться от одной щетинки до другой.

Довольно большая группа монхистеридных видов связана с жаберными полостями супралиторальных и даже наземных ракообразных морского происхождения – изопод, крабов и раков-отшельников. Нематоды живут между постоянно влажными жаберными ламеллами. По морфологии специфические монхистериды замкнутых полостей в общем мало отличаются от близких свободноживущих видов – в отличие от гаммаринем, у них довольно короткое, не нитевидное тело и сравнительно небольшие шейная и хвостовые железы.

Наконец, *Odontobius ceti*, наиболее причудливый вид этой группы, обитает на пластинах и щетине фильтрующего аппарата китов-полосатиков [11]. Вместе с нематодой в слизи, покрывающей поверхность усов, живут также два симбиотических вида инфузорий и один вид веслоногого гарпактикоидного ракообразного. Нематоды встречаются на усах китов в любое время года, всегда в большом количестве и на всех стадиях развития (рис. 3). Живые одонтобиусы очень подвижны, однако плавать они не способны. Очевидно, нематоды в каком-то количестве выносятся из пасти, когда кит при отцеживании планктона выдавливает избыток воды. Благодаря своему нитевидному телу нематоды могут какое-то время парить в воде и подхватываться соседними пасущимися китами. По морфологии китовая нематода близка к *Gammarinema*, у неё есть все адаптивные черты гаммаринем, но в гипертрофированном виде. По-видимому, предок *O. ceti* был связан с каким-то ракообразным, служащим возможной пищей предшественникам современных полосатиков.

Паразиты внутренних полостей и внутренних органов

Настоящими паразитами донных беспозвоночных являются нематоды специфических морских отрядов *Benthimermithida* и *Marimermithida*, а также три-четыре вида большого, но преимущественно пресноводно-почвенного отряда *Mermithida* [12]. Все три группы не связаны друг с другом родством, а относятся к трём главным филогенетическим ветвям нематод – *Chromadoria*, *Dorylaimia* и *Eporlia* (рис. 1). Филогенетические отношения высокоранговых таксонов в настоящее время наиболее точно устанавливаются сравнением последовательностей нуклеотидов консервативных участков ДНК, например гена 18S рРНК, что особенно важно для нематод с их стандартным планом строения и сравнительно простой морфологией [13, 5]. Однако бенти- и маримермитиды – чуть не единственные отряды нематод, у которых эти участки пока не секвенированы. Дело в том, что маримермитиды попадают в бентосных сборах крайне редко;

бентимермитиды более многочисленная группа, но область их обитания в основном большие глубины. Имеющийся в коллекциях мира материал обычно фиксирован способом, непригодным для последующего выделения и амплификации ДНК. Однако, судя по морфологии личинок и взрослых стадий, *Benthimermithida* должны относиться к ветви *Chromadoria*, а *Marimermithida* – к *Enoplia*. Примерное положение бентимермитид и маримермитид на кладограмме нематод показано на рис. 1¹. У всех трёх групп (*Benthimermithida*, *Marimermithida*, *Mermithida*) единый тип жизненного цикла и сходная форма паразитирования: ювенильные стадии живут и питаются в полости тела и внутренних органах хозяина, взрослые стадии выходят наружу, где существуют некоторое время за счёт накопленных запасов, спариваются и откладывают яйца.

Маримермитиды морфологически в наименьшей степени отличаются от своих свободноживущих родственников, морских видов отряда *Enoplida* [12, 14, 15]. Маримермитид известно четыре рода: *Marimermis*, *Ananus*, *Australonema* и *Thalassonema*; круг известных хозяев включает морских звёзд, морских ежей, офиур, гастропод, эхиурид и полихет. У взрослых необычно много сенсилл (которые у паразитов, как правило, олигомеризованы), а у личинок даже сохраняются хвостовые железы. У маримермитид нормальный сквозной алиментарный тракт, состоящий из рта, фаринкса, средней кишки и ректума (последнего нет у *Ananus*); питание, очевидно происходит через рот. Однако женские гонады увеличены и специализированы к выпуску большого числа мелких яиц. Длина тела маримермитид может быть от 1 до 17 см (рис. 4, 7, А).

Организация бентимермитид в гораздо большей степени изменена паразитированием: ротовое отверстие отсутствует, фаринкс рудиментарный, средняя кишка практически лишена внутреннего просвета и превращена в трофосому, хранилище накопленных запасов; рудиментарный ректум не имеет связи со средней кишкой (рис. 5, 6, 7, В). На стадии паразитирующей личинки бентимермитиды питаются, очевидно, осмотически, путём транспорта растворённых органических веществ через стенку тела. Однако бентимермитиды также обладают большим набором головных и туловищных сенсилл, чем напоминают свободноживущих нематод. У бентимермитид, как и у маримермитид, яичники увеличены и производят большое количество мелких яиц [12, 17]. В составе группы в настоящее время 2 валидных рода (*Trophomera* (= *Benthimermis*) и *Adenodelphis*) и 38 видов [18]. В числе хозяев ракообразные (амфиподы, изоподы, остракоды), полихеты, приапулиды, голотурии и даже свободноживущие нематоды. В отличие от маримермитид, бентимермитиды в основном связаны с глубоководными беспозвоночными. Размеры разных видов варьируют от 1 мм до 15 см.

Наконец, к этой же группе относятся несколько видов нематод, анатомически соответствующих настоящим мермитидам: *Echinomermella matsi* (паразит морского ежа *Strongylocentrotus droebachiensis*), *Nematimermis enoplivora* (паразит свободноживущих нематод *Enoplus* spp.) и глубоководный *Thalassomermis megamphis* (хозяин неизвестен) [19–21].

¹ Летом 2009 г. В.В. Алёшин с соавторами получил молекулярное подтверждение принадлежности *Benthimermithida* к *Chromadoria* (неопубл.)

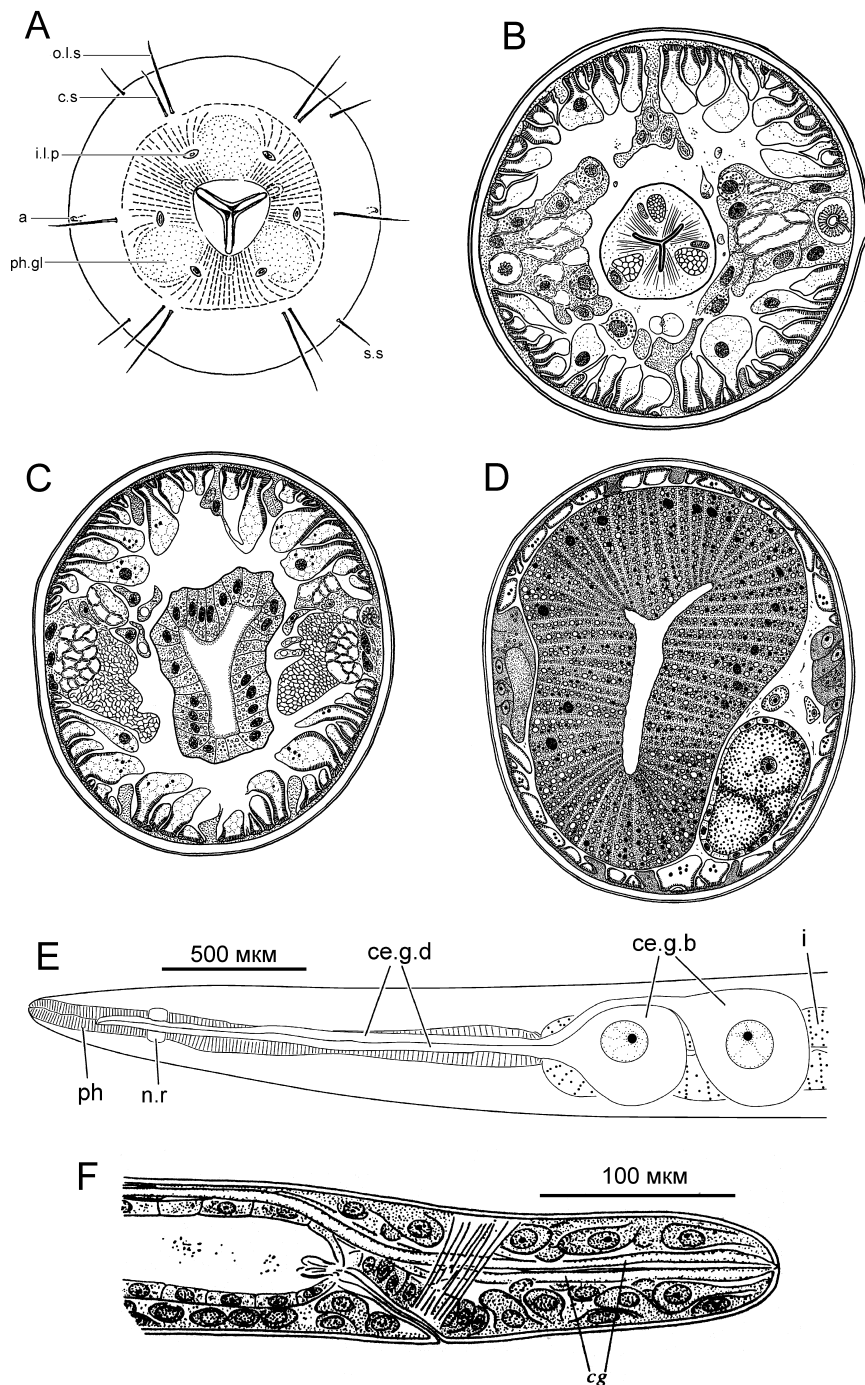


Рис. 4. Строение Marimermithida. А – апикальный вид *Marimermis maritima* из полости тела морского ежа *Strongylocentrotus polyacanthus*. В – поперечный срез *M. maritima* на уровне фаринкса. С – поперечный срез *M. maritima* на уровне передней части средней кишки. D – поперечный срез *M. maritima* на уровне средней кишки и гонады. E – Фаринкс и экскреторные клетки (двуклеточная ренетта) у *Australonema* sp. из афродитидной полихеты (ce.g.b. – клеточные тела экскреторной железы; ce.g.d. – шейки экскреторных клеток; i – кишка; n.r. – нервное кольцо; ph – фаринкс). F – Хвост и каудальные железы ювенильной особи из бонеллидной эхиуриды. (A–D из: Tchesunov, 1997 [13]; E из: Miljutin, 2003 [14]; F из: Чесунов, 1997 [11])

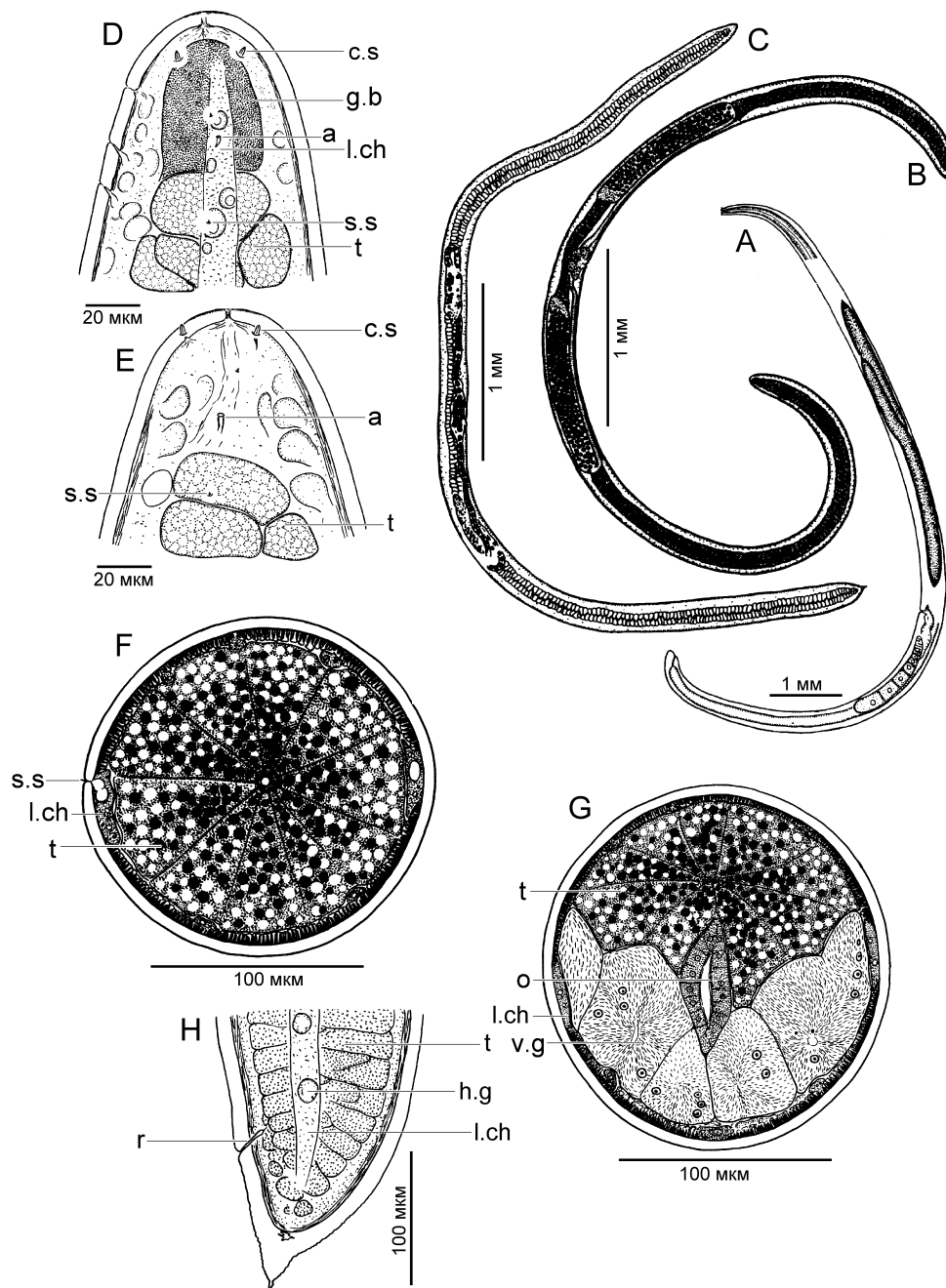


Рис. 5. Пример Benthimermithida: *Trophomera australis* (Petter 1983), паразит полости тела глубоководной свободноживущей нематоды *Deontostoma* sp. А: экземпляр хозяина с двумя паразитами в полости тела. В: экземпляр, извлечённый из хозяина. С: стареющий свободноживущий экземпляр из осадка (запасные 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. а – амфид; с.с – головные щетинки (III); g.b – железистое тело в голове; h.g – гиподермальна железа; l.ch – латеральная гиподермальна хорда; о – яйцевод; r – ректум; s.s – соматическая щетинка; t – трофосома; v.g – вульварная железа. Масштаб: А-С – 1 мм; D-E – 20 мкм; F-H – 100 мкм [14]

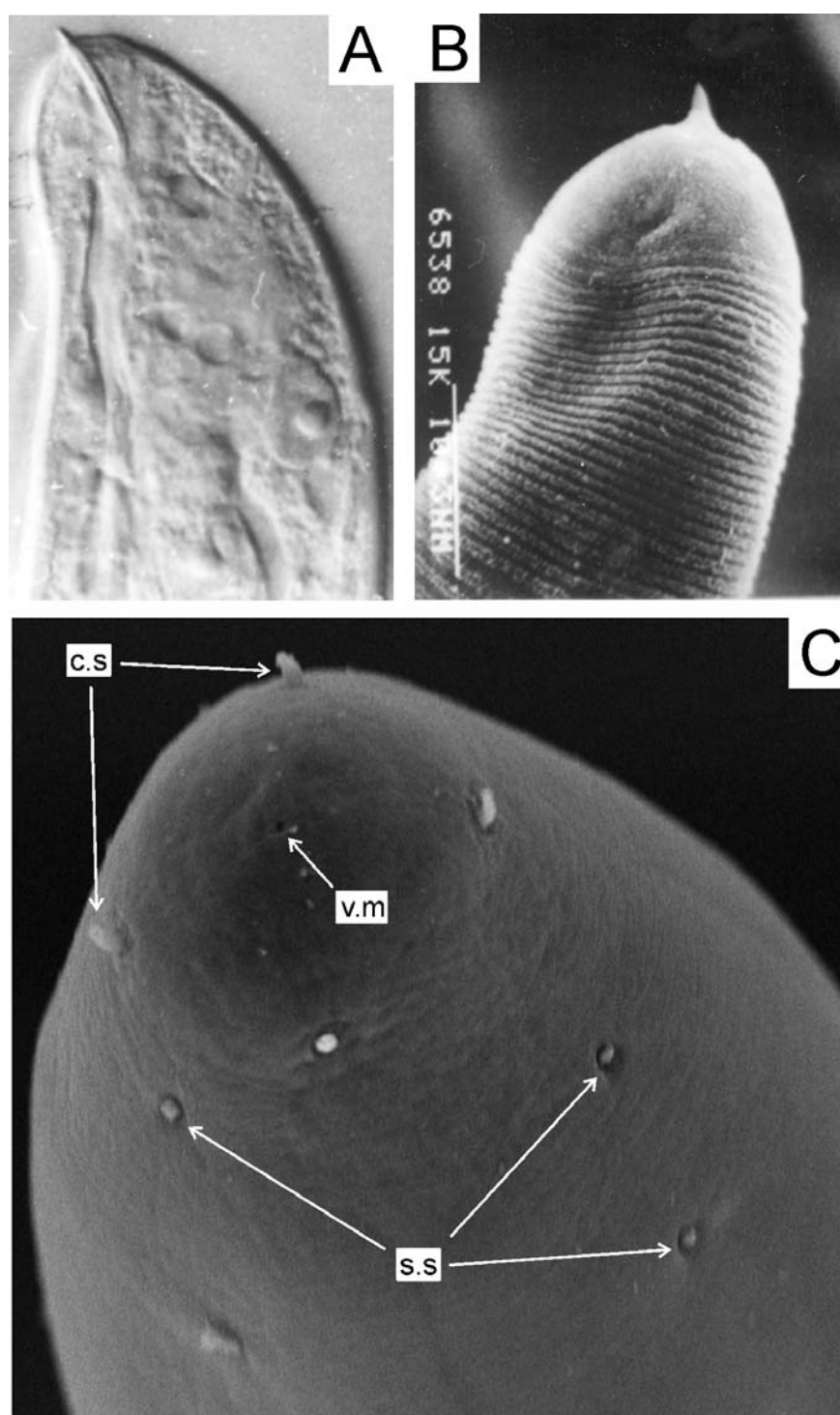


Рис. 6. Головы бентимермитид. А – инвазионная личинка *Trophomera* sp. с ротовым стилетом, паразит арктической глубоководной голотурии *Kolga hyalina*. В – то же, СЭМ-фото. С – СЭМ-фото головы взрослой *Trophomera* (c.s – головные щетинки; s.s – соматические щетинки; v.m – рудиментарное ротовое отверстие, А–В из: Чесунов, 1997 [11]; С – ориг.)



Рис. 7. Нематоды-макропаразиты в хозяевах. А – *Australonema* sp. (Marimermithida) в полихете *Laetmonice benthaliana* (Aphroditidae) (из: Miljutin, 2003 [14]). В – *Trophomera* sp. в равнономом ракообразном (из: Miljutin). С – неидентифицированная нематода семейства Samacolaimidae в полихете (ориг.)

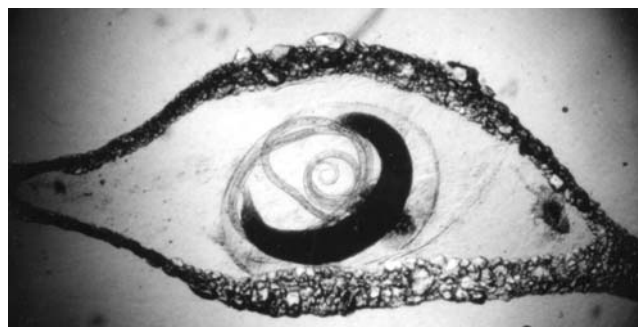


Рис. 8. Пара нематод *Smithsoninema inaeguale* в кожистой вакуоли внутри раковинки фораминиферы *Vanhoeffinella* aff. *gaussi* (из: Норе & Тчесунов, 1999 [22])

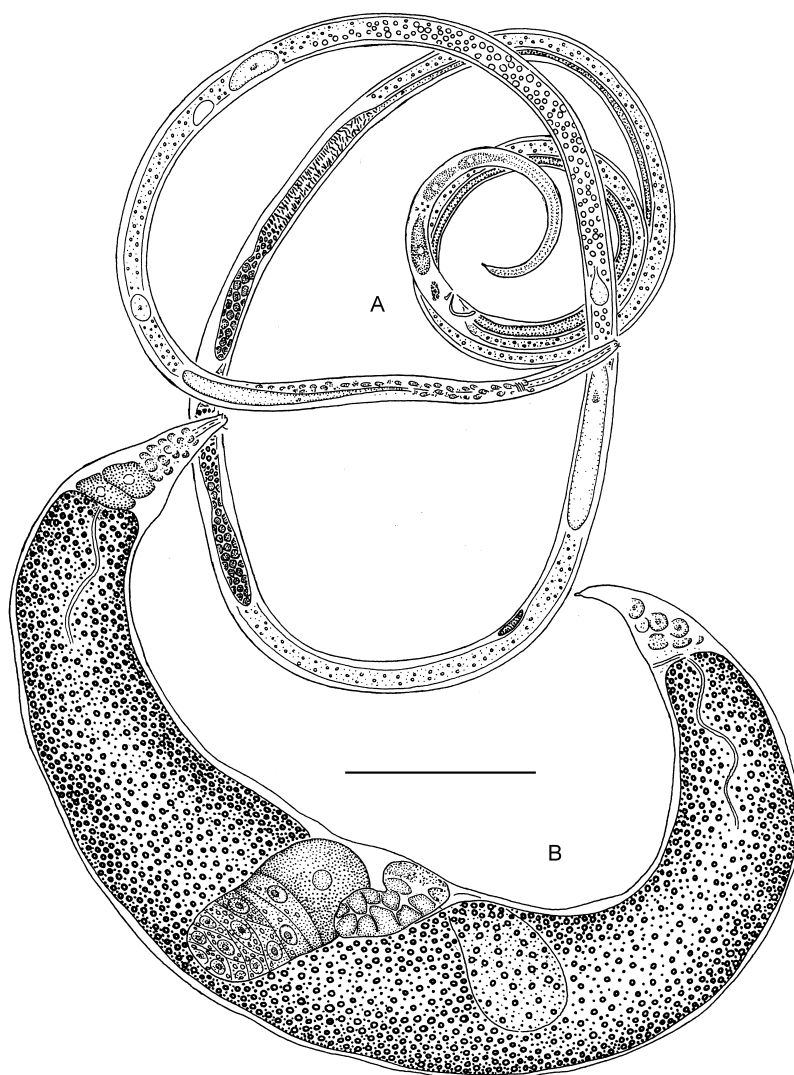


Рис. 9. Самец и самка *Smithsoninema inaequale*, извлечённые из фораминиферы *Vanhoeffinella* aff. *gaussi*. Масштаб 100 мкм

В отличие от эктокомменсалов и эктопаразитов, виды маримермитид, бен-
 тимермитид и мермитид на стадии внутриполостного паразитирования дости-
 гают очень крупного размера по отношению к хозяину (рис. 7). Несомненно,
 они доводят хозяина до полного истощения (на поздней стадии паразитирования
 от животного зачастую остаётся пустая прозрачная шкурка, растянутая изнутри
 огромным червём). Нематода выходит либо из уже умершего хозяина, либо
 убивает, разрывая его тело при выходе. Эти нематоды фактически являются не
 паразитами, а хищниками, нападающими на более крупную, чем они сами,
 жертву, и поедающими её постепенно, изнутри. Сухопутным аналогом таких
 нематод являются некоторые перепончатокрылые или двукрылые насекомые,
 чьи личинки живут и питаются в телах других членистоногих, что приводит

к гибели последних. Это так называемые «паразитоиды», которые съедают свою жертву изнутри наружу, а не наоборот, и не так быстро, как классические охотники [22].

При анализе спектра хозяев маримермитид, бентимермитид и морских мермитид оказывается, что паразитирующие нематоды приурочены только к определённым трофическим группам хозяев, а именно к детритофагам и хищникам, питающихся детритофагами. В сестонофагах, питающихся из толщи воды, нематод нет. Из этого можно сделать вывод, что беспозвоночные хозяева инфицируются не активными проникающими личинками, а случайно проглатывая яйца при безвыборочном питании грунтом. Очевидно, личинки выходят из яиц в кишке и затем самостоятельно проникают сквозь кишечный эпителий в полость тела и внутренние органы.

Внутриклеточные паразиты крупных саркодовых протистов

Отдельную форму взаимоотношений с хозяином представляют недавно открытые виды семейства *Camacolaimidae* (отряд *Plectida*), паразиты донных фораминифер [23, 24]. Эти нематоды обитают в раковинках живых протистов, где размещаются либо в промежутках между стенкой раковинки и цитоплазмой, либо в специальных вакуолях внутри цитоплазмы хозяина. Судя по редукции алиментарного тракта (средняя кишка теряет внутренний просвет и становится частично или полностью синцитиальной), эти нематоды, как и мермитиды, и бентимермитиды, питаются осмотически растворёнными органическими веществами. Фораминифера может выделять тонкую кожистую оболочку, вероятно, защитную, отделяющую паразитов от прямого контакта с цитоплазмой. В такой вакуоли нередко находится не одна, а несколько нематод, чаще самец и самка. Самец обычно сохраняет нормальный облик свободноживущей камаколаймидной нематоды, тогда как самка резко отличается раздутым телом, увеличенными гонадами, редукцией части сенсилл и упрощением кишечного тракта. В вакуолях самцы и самки спариваются, здесь же происходит откладка и развитие яиц. Эти нематоды распространяются, видимо, на младших ювенильных стадиях, которые могут покидать раковинку хозяина уже после его гибели (рис. 8, 9).

Эволюция паразитизма нематод в морских беспозвоночных

Формы и жизненные циклы нематод, паразитирующих в сухопутных и пресноводных беспозвоночных, систематизированы С.Э. Спиридоновым [25]. Из сравнения форм паразитирования нематод у морских и наземных беспозвоночных (табл. 1) видно, что эволюционные истории паразитирования нематод в морских и неморских беспозвоночных развивались независимо друг от друга. Самым существенным различием является то, что среди нематод морских беспозвоночных нет видов, обитающих в кишечном тракте хозяина, то есть истинных паразитов в исконном смысле этого слова, существующих за счёт ресурсов, добытых хозяином (продуктов его пищеварения). Чем это можно объяснить?

Как уже упоминалось выше, становление *Rhabditida*, самой мощной паразитической ветви нематод (паразитических рабдитоморф, включая стронгилоидей, оксиуридоморф, аскаридоморф, спируроморф и т. д.) связано с бактериофагией

Табл. 1

Сравнение био-морфологических форм и жизненных циклов нематод, связанных с морскими и наземными беспозвоночными

Море	Суша и пресные воды
I. Эктокомменсалы подвижных хозяев (монхистериды и хромадорида)	I. Сравнительно редки в пресных водах (хромадорида на речных раках) и исключительно редки на наземных беспозвоночных
II. Макропаразиты полости тела, во взрослом состоянии выходящие во внешнюю среду для размножения; истощённый хозяин обычно погибает по выходе паразита (мари- и бентимермитиды, и некоторые другие)	II. Макропаразиты (мермитиды членистоногих и улиток)
III. Внутриклеточные паразиты донных саркодовых протистов	III. –
IV. –	IV. Эндопаразиты и эндокомменсалы кишечного тракта насекомых и многоножек (оксиуридоморфы, ригонематоморфы и некоторые другие)

в наземных сапробиотических очагах. Исходными формами были свободноживущие рабдитиды, питающиеся обильным бактериальным населением, которое развивается на скоплениях мёртвых органических материалов как растительного, так животного происхождения (гниющая древесина, листва и плоды, компост, навоз, падаль). В связи с эфемерностью биотопа сапробиотического очага у свободноживущих рабдитид сформировалась стойкая переживающая стадия. Это так называемая дауер-стадия, личинка III возраста, защищённая несброшенным кутикулярным экзuviем II возраста. Личинки дауер-стадии не питаются, но могут сохраняться долгое время в почве, дожидаясь образования над ними следующего сапробиотического очага, или переносятся к источнику питания путём форезии на разных животных, чаще на насекомых-падальщиках и трупоедах. В условиях высокой плотности бактерий нематоды развиваются в сапробиосе очень быстро; часто одни виды нематод сменяют другие по мере трансформации органического материала. Все эти качества (а также способность существовать при дефиците кислорода, повышенной ферментативной активности и повышенной температуре, то есть в условиях, которые нередко создаются в гниющих растительных массах, навозе и т. д.) рассматриваются как преадаптации к жизни в заднем отделе кишечного тракта животных. Действительно, многие оксиуриды и рабдитиды, обитатели задней кишки, питаются бактериями и морфологически недалеко ушли от свободноживущих сапробиотических рабдитид. Многие из паразитов животных, даже тех, что локализованы в других отделах кишечника, сохраняют дауер-стадию в жизненном цикле (рабдитиморфы и аскаридоморфы позвоночных). Начав в эволюции с заднего отдела кишечника, рабдитидные нематоды распространились в более химически агрессивные отделы кишечного тракта, а также во внутренние органы, дав всё разнообразие рабдитидных зоогельминтов.

Эволюция паразитизма нематод моря иная. В рыбах и морских тетраподных позвоночных паразитируют группы нематод рабдитидной ветви, чьи предки проникли в море уже после радиации на суше. Однако до сих пор таксономическое разнообразие нематод рыб заметно уступает их разнообразию в наземных позвоночных [26].

Эволюционный сценарий паразитизма нематод в морских беспозвоночных отличается от такового в наземных биотопах. Прежде всего в морской среде нет подобных сапробиотических очагов с богатой и специфичной фауной. Если, например, в море и встречаются более или менее стабильные скопления деградирующего органического материала (макрофитов), то в них практически нет рабдитид (если не считать штормовых выбросов в зоне заплеска). В разлагающихся водорослях может развиваться в массе только несколько видов комплекса *Halomonhystera disjuncta* [27]. В кишечном тракте морских беспозвоночных, как правило, нет богатой бактериальной флоры. У тех наземных беспозвоночных и позвоночных животных, что питаются живыми растениями, мёртвыми растениями или растительным детритом, пища бедна протеинами и витаминами, она на две трети состоит из целлюлозы, лигнина и других стойких соединений. У наземных животных, как членистоногих, так и позвоночных, обычно нет собственных специфических ферментов для расщепления таких веществ. Именно поэтому их пищеварение осуществляется с участием локализованных в специальных отделах кишечного тракта симбиотических бактерий и протистов, обеспечивающих распад углеводных цепей и/или поступление дополнительного органического азота. У большинства морских беспозвоночных, в отличие от наземных, источник пищи принципиально иной – это мелкие органические частицы и агрегации бактерий, взвешенные в толще воды (у сестонофагов) или осевшие на дно (у детритофагов). Непосредственных потребителей живых и мёртвых макрофитов среди морских беспозвоночных сравнительно немного. Это, например, морские ежи, у которых прочные полисахариды разлагаются до усвояемой формы анаэробными бактериями в специальном участке кишечника, или брюхоногие моллюски, у которых есть собственные целлюлазы [22].

Таким образом, у морских нематод не было предпосылок для развития кишечного паразитизма. В то же время в море разница между морской водой и практически изотоничной ей жидкостью внутри полости тела беспозвоночных не так велика, как разница между внешней средой и полостной жидкостью у животных в наземных (сухопутных и пресноводных) условиях. Это определило старт эволюции паразитизма сразу с полости тела и внутренних органов, минуя агрессивную среду кишечного тракта.

Заключение

В морской среде паразитами беспозвоночных стали представители подклассов Euphorbia и Chromadoria. Практически все морские паразиты проводят часть активного жизненного цикла во внешней среде, в связи с чем сохраняют полный набор сенсилл и некоторых других органов, характерных для близких им свободноживущих групп. Среди паразитов морских беспозвоночных нет представителей отряда Rhabditida, эволюционная радиация которого происходила в наземных условиях.

Специфически морскими формами ассоциации нематод с беспозвоночными являются эктокомменсализм/эктопаразитизм на подвижных животных и внутриклеточный паразитизм в донных панцирных саркодовых.

Общей для морской и наземной сред является мермитидная форма паразитирования в беспозвоночных, когда нематоды живут в полости тела хозяина на ювенильных стадиях, достигают очень большого размера и затем покидают хозяина для размножения во внешней среде. В море эта форма паразитирования представлена в основном отрядами *Marimermithida* и *Benthimermithida*, в неморской среде – отрядом *Mermithida*.

В отличие от наземной среды, в море нет нематод, обитающих в кишечнике беспозвоночных. По-видимому, это связано с тем, что в море крайне мало видов беспозвоночных, которые питались бы мёртвым или живым растительным материалом и переваривали его с помощью внутрикишечных симбиотических бактерий.

Автор благодарен Д.М. Милютину за предоставление некоторых иллюстративных материалов.

Работа поддержана РФФИ (проект № 09-04-01212-а) и грантом Роснауки № 02.740.11.0280.

Summary

A.V. Tchesunov. Diversity and Forms of Evolution of the Nematodes Associated with Marine Benthic Invertebrates.

Diversity pattern, morphology and modes of parasitism in the nematodes of marine benthic invertebrates are analysed in comparison with those of the nematodes of terrestrial invertebrates (the rhabditid nematodes using marine invertebrates as intermediate hosts are not considered here). Nearly all nematodes of marine invertebrates spend a part of active life cycles free in the environment and thus retain a complete set of sensilla typical for related free-living groups. There are no Rhabditida species among nematode parasites of marine invertebrates since the evolutionary radiation of the rhabditid parasites proceeded in non-marine biotopes. Commensalism or parasitism on body surface of agile metazoans and intracellular parasitism within large benthic sarcodine protists are specific marine forms of nematode associations with invertebrates. A customary mode of parasitism is the mermithid mode when nematode juvenile dwells in host's body cavity reaching a very big size and thereafter quits the host for living and reproducing in the environment. This mode is common for both milieus where it is commonly represented by *Mermithida* in the terrestrial biotopes, and *Marimermithida* with *Benthimermithida* in the sea. There are no nematodes living in the alimentary tract of marine invertebrates in contrast to those of terrestrial invertebrates. Probably, this is because of the fact that there are very few invertebrate species in the sea which feed on dead or alive plant materials and digest them using intestinal symbiotic microbes.

Key words: Nematoda, invertebrates parasites, evolution ways.

Литература

1. *Osche G.* Ursprung, Alter, Form, und Verbreitung des Parasitismus bei Nematoden // *Mitteilungen der Biologischen Bundesanstalte für Land- und Fortwirtschaft (Berlin-Dahlem)*. – 1966. – Bd. 118. – S. 6–24.

2. Adamson M.L. Modes of transmission and evolution of life histories in zooparasitic nematodes // Can. J. Zool. – 1986. – V. 64, No 7. – P. 1375–1384.
3. Anderson R.C. The origins of zooparasitic nematodes // Can. J. Zool. – 1984. – V. 62, No 3. – P. 317–328.
4. Чесунов А.В. Разнообразие и пути эволюции нематод, паразитирующих в морских донных беспозвоночных // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2007. – Т. 149, кн. 3. – С. 83–88.
5. De Ley P., Blaxter M. Systematic position and phylogeny // Lee D. (ed). The Biology of Nematodes. – Reading: Harwood Academic Publishers, 2002. – P. 1–30.
6. Hopper B.E. *Theristus polychaetophilus* n. sp. (Nematoda), an external parasite of the spionid polychaete *Scolelepis (Scolelepis) squamata* Müller, 1806 // Can. J. Zool. – 1966. – V. 44, No 5. – P. 787–791.
7. Чесунов А.В. Морские комменсальные нематоды. Разнообразие, экология, адаптации, филогенетические связи // Симбиоз у морских животных / Ред. В.А. Свешников. – М.: АН СССР, 1989. – С. 20–59.
8. Kinne O., Gerlach S.A. Ein neuer Nematode als Kommensale auf Brackwassergammariden, *Gammarinema gammari* n. g., n. sp. (Monhysteridae) // Zoologischer Anzeiger (Jena). – 1953. – Bd. 151, H. 7/8. – S. 192–203.
9. Чесунов А.В., Плетникова М.В. Новые сведения о комменсальных нематодах из рода *Gammarinema* Kinne et Gerlach, 1953 (Chromadoria: Monhysterida) // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отдел Биология. – 1986. – Т. 91, № 2. – С. 73–83.
10. Riemann F. Das Kiemenlückensystem von Krebsen als Lebensraum der Meiofauna, mit Beschreibung freilebender Nematoden aus karibischen amphibisch lebenden Decapoden // Veröffentlichungen des Instituts für Meeresforschung in Bremerhaven. – 1970. – Bd. 12. – S. 413–428.
11. Чесунов А.В. О систематическом положении нематод *Odontobius ceti* Roussel de Vauzeme, 1834 (Chromadoria) – симбионта усатых китов // Биол. науки. – 1986. – Т. 10. – С. 30–35.
12. Чесунов А.В. Маримермитиды (Nematoda): анатомия, классификация, филогения // Зоол. журн. – 1997. – Т. 76, Вып. 11. – С. 1283–1300.
13. Blaxter M.L., De Ley P., Garey J.P., Liu L. X., Scheldeman P., Vierstraete A., Vanfleteren J.R., Mackey L.Y., Dorris M., Frisse L.M., Vida J.T., Thomas K. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda // Nature. – 1998. – V. 392. – P. 71–75.
14. Tchesunov A.V. On the histological anatomy of *Marimermis maritima* Rubzov & Platónova, 1974 (Nematoda: Enoplia: Marimermithida), parasite of a sea urchin // Fundam. Appl. Nematol. – 1997. – V. 20, No 4. – P. 349–356.
15. Miljutin D.M. On the histological anatomy of the parasitic stages of *Australonema* sp. (Nematoda: Marimermithida) // Nematol. – 2003. – V. 5, No 2. – P. 275–291.
16. Chesunov A.V. A case of nematode parasitism in nematodes. A new find and redescription of a rare species *Benthimermis australis* Petter, 1983 (Nematoda: Marimermithida: Benthimermithidae) in South Atlantic // Helminthologia. – 1988. – V. 25. – P. 115–128.
17. Miljutin D.M., Tchesunov A.V. On the histological anatomy of *Benthimermis megala* Petter, 1987, a giant nematode from the Norwegian deep-sea (Nematoda: Benthimermithidae) // Nematol. – 2001. – V. 3, No 6. – P. 491–502.
18. Miljutin D.M. The genus *Trophomera* Rubtsov & Platónova, 1974 with description of *T. litoralis* sp. n. (Nematoda: Benthimermithidae) from the tidal zone of the Kuril Archipelago and proposal of *Benthimermis* Petter, 1980 as a junior synonym // Nematol. – 2006. – V. 8, No 3. – P. 411–423.

19. Jones G.M., Hagen N.T. *Echinomermella matsi* sp. n., an endoparasitic nematode from the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis* in Northern Norway // Sarsia. – 1987. – V. 72. – P. 203–212.
20. Tchesunov A.V., Spiridonov S.E. *Nematimermis enoplivora* gen. n., sp. n. (Nematoda: Mermithoidea) from marine free-living nematodes *Enoplus* spp. // Rus. J. Nematol. – 1993. – V. 1, No 1. – P. 7–16.
21. Tchesunov A.V., Hope W.D. *Thalassomermis megamphis* n. gen., n. sp. (Mermithidae: Nemata) from the Bathyal South Atlantic Ocean // J. Nematol. – 1997. – V. 29, No 4. – P. 451–464.
22. Barnes R.S. K., Calow P., Olive P.J. W., Golding D.W. The invertebrates. A new synthesis. – Oxford et al.: Blackwell Sci. Publ., 1988 – 590 p.
23. Hope D.W., Tchesunov A.V. *Smithsoninema inaequale* n. g. and n. sp. (Nematoda: Lep-tolaimidae) inhabiting the test of a foraminiferan // Invertebr. Biol. – 1999. – V. 118, No 2. – P. 95–108.
24. Чесунов А.В., Милютин Д.М., Евсеев А.В. Многоклеточные паразиты простейших // Природа. – 2000. – № 3 (1015). – С. 6–12.
25. Спиридонов С.Э. Типизация паразито-хозяйных отношений у немателминтов беспозвоночных // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии / Ред. М.Д. Сонин. – М.: Ин-т паразитологии РАН, 1998. – С. 210–220.
26. Anderson R.C. Why do fish have so few roundworm (nematode) parasites? // Environmental Biology of Fishes. – 1996. – V.46. – P.1-5.
27. Мокиевский В.О., Филиппова К.А., Чесунов А.В. Фауна нематод, ассоциированная со скоплениями отмерших макрофитов в сублиторали Белого моря // Океанология. – 2005. – Т. 45, № 4. – С. 628–636.

Поступила в редакцию
27.05.08

Чесунов Алексей Валерьевич – доктор биологических наук, профессор кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

E-mail: AVTchesunov@yandex.ru