

УДК 595.132

РАЗНООБРАЗИЕ И ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ НЕМАТОД, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В МОРСКИХ ДОННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

А.В. Чесунов, Д.М. Милютин

Аннотация

Хотя фауна нематод морских донных беспозвоночных уступает по видовому богатству фауне наземных беспозвоночных, она весьма разнообразна по набору представленных филогенетических линий, способов паразитирования и жизненных циклов. Эктокомменсальные и эктопаразитические виды отряда Monhysterida и Chromadorida на поверхности тела и в жаберных камерах ракообразных обладают структурами для фиксации на теле подвижного хозяина. Жизненные циклы видов Marimermithida и Benthimermithida сходны с таковыми пресноводно-почвенных Mermithida: личинки питаются и растут в полости тела беспозвоночных, в то время как взрослые живут свободно в осадке за счёт накопленных запасов и размножаются. Маримермитиды – крупные паразиты, которые полностью истощают хозяина, после чего покидают практически пустую шкуру. Строение бентимермитид в гораздо большей степени трансформировано паразитическим образом жизни, что затрудняет прояснение их филогенетических отношений. У бентимермитид редуцированы рот и фаринкс, а кишечник превращён в трофосому. У личинок бентимермитид есть маленькое ротовое копьё, соединённое с дорсальной железой фаринкса, а также рудиментарные хвостовые железы и ренетта. Судя по тому, что эти паразиты встречаются только в телах видов-детритофагов, хозяева, видимо, заражаются, случайно проглотив яйца, после чего личинки проходят из кишечника в полость тела хозяина. Кроме того, в море известно 3–4 вида настоящих мермитид. Отдельную форму паразитирования представляют нематоды в живых донных фораминиферах, обитающие в основном парами во внутриплазматических вакуолях, где спариваются и откладывают яйца. Проведён сравнительный анализ биологии нематод, паразитов морских и наземных беспозвоночных.

Давно известно, что в наземных (сухопутных и пресноводных) беспозвоночных существует богатая фауна паразитических нематод, тогда как в морских беспозвоночных, несмотря на разнообразие их планов строения и, казалось бы, все благоприятствующие условия, паразитических нематод очень мало. Наземные насекомые, многоножки, улитки и олигохеты заселены нематодами разных таксономических групп, разной локализации в организме хозяина и разных жизненных циклов – только специфические паразиты (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. Паразити-

ческий образ жизни нематод сецерментной или рабдитийной ветви (*Chromadora* – рабдитиды, стронгилиды, оксиуриды, ригонематиды, аскариды, спируриды, тиленхиды, афеленхиды, в новой системе нематод объединённые в один общий отряд *Rhabditida*), 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 состоялась в наземных животных, беспозвоночных и позвоночных; в море они проникли уже вторично, вместе со своими хозяевами. Паразиты другой ветви – *Dorylaimia* (мермитиды, муспещиды, трихинеллиды, диоктофиматиды), хотя и не связаны в своей эволюционной истории с сапробиотическими очагами, берут начало, как считается, от пресноводно-почвенных дорилаймид.

Однако, судя по находкам в последние десятилетия, нематофауна морских беспозвоночных на самом деле достаточно богата, своеобразна и представлена разными филогенетическими линиями и уникальными формами взаимоотношений с хозяевами. 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 спируриды).

Эктокомменсалы и эктосимбионты

Эти нематоды живут на живых пограничных тканях и на поверхности тел подвижных морских беспозвоночных. Например, на пароподиях полихеты *Scoleculepis squamata* ползает нематода *Theristus polychaetophilus* (семейство Хуалиды, отряд Monhysterida). Нематоды прикрепляются к телу полихеты хвостом, где находятся клейкие железы, и ртом. Ртом нематода ущемляет и захватывает участок эпидермиса хозяина. Таким образом, теристус наносит ущерб хозяину и по формальному критерию должен квалифицироваться как эктопаразит.

Самая большая группа эктокомменсалов ассоциирована с ракообразными. В основном эти нематоды относятся к семейству Monhysteridae отряда Monhysterida. Например, *Gammarinema gammari* живёт на нескольких видах литоральных бокоплавов-гаммарид, преимущественно размещаясь на брюшной стороне, ближе к ротовым придаткам. Гаммаринемы легко 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 протистами на кутикуле бокоплава. Во время линьки нематоды переползают на спинную сторону к линочной трещине, чтобы быстрее перейти от экзувия на новую кутикулу хозяина. При смерти гаммаруса нематоды переходят на дистальные части придатков и 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. 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 щетинки до щетинки.

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.

Наконец, *Odontobius ceti*, наиболее причудливый вид этой группы, обитает на щетине фильтрующего аппарата китов-полосатиков. 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. Все три группы не связаны друг с другом родством, а относятся к трём главным филогенетическим ветвям нематод – Chromadoria, Dorylaimia и Enoptia. Однако у всех трёх групп единый тип жизненного цикла и одна форма паразитирования: ювенильные стадии живут в полости тела и внутренних органах хозяина, взрослые стадии выходят наружу, где не питаются, но спариваются и откладывают яйца.

Маримермитиды морфологически в наименьшей степени отличаются от своих свободноживущих родственников, морских видов отряда Enoptida. Маримермитид описано 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 – от 1 до 17 см.

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. 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. В составе группы ныне два валидных рода, *Trophomera* (=Benthimermis) и *Adenodelphis*, и 38 видов. В числе хозяев ракообразные голотурии, (амфиподы, изоподы, остракоды), полихеты, приапулиды 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).

При анализе спектра хозяев маримермитид, бентимермитид и морских мермитид оказывается, что паразитирующие нематоды обнаруживаются только в определённых трофических группах хозяев, а именно в детритофагах и хищниках, питающихся детритофагами. В сестонофагах, получающих питание из толщи воды, нематоды не обнаруживаются. Из этого можно сделать вывод, что беспозвоночные хозяева инфицируются неактивными проникающими личинками, а случайно проглатывая яйца при безвыборочном питании грунтом. Очевидно, личинки вылупляются из яиц в кишке и затем самостоятельно проходят 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. Эти нематоды обитают в раковинках живых протистов, где локализируются 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), 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 гонадам, 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.

Эволюция паразитирования нематод в морских беспозвоночных

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.

1. В морской среде паразитами беспозвоночных стали представители подклассов Eopriia и Chromadoria. Практически все морские паразиты проводят часть активного жизненного цикла во внешней среде, в связи с чем сохраняют

Табл. 1

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 (оксиуриды, ригонематиды и некоторые другие)

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.

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

3. 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.

4. В отличие от наземной среды, в море нет нематод, обитающих в кишечнике беспозвоночных.

Summary

A.V. Tchesunov, D.M. Miljutin. Diversity and trends of evolution of nematodes parasitizing marine benthic invertebrates.

Nematofauna of marine invertebrates (not considering parasitic larvae of Rhabditida for which sea invertebrates are intermediate hosts) though not very rich in terms of species diversity is characterized by a high degree of disparity and represent various modes of parasitism. Ectocommensal and ectoparasitic nematodes of the orders Monhysterida and Chromadorida living mainly on body surface and in gill chambers of crustaceans may possess structures for fixation on their mobile hosts. Life cycle of the orders Marimermithida and Benthimermithida is similar to that of non-marine Mermithida: larvae feed and grow in body cavity of benthic invertebrates while adults dwell freely in bottom sediment where they do not feed but reproduce. Marimermithids are rather large parasites who can exhaust completely their hosts and

then leave already an empty skin. Benthimermithida are characterized by much more modified morphology that obscures their phylogenetic relationships. In Benthimermithida, the mouth and pharynx are reduced, and intestine is transformed to a trophosoma. Juvenile stages may have a small mouth spear connected with a dorsal pharyngeal gland and a vestigial spinneret. Taking into account that those parasites occur in only deposit-feeder bottom species, the hosts seemingly take up eggs incidentally; the larvae whereupon hatch out and get body cavity and internal organs through the intestine wall. There are also known three peculiar genera of Mermithida in the marine environment. Another mode of parasitism is represented by nematodes living in large benthic foraminiferan protists. These nematodes are characterized by sexual dimorphism with females having modified alimentary tract. These nematodes usually live in couples in vacuoles within living foraminiferan tests. Eggs and juveniles can also be found within foraminifers. A comparative analysis of modes of parasitism and life cycles of nematodes in marine and non-marine invertebrates is given.

Поступила в редакцию
02.07.07

Чесунов Алексей Валерьевич – доктор биологических наук, профессор Московского государственного университета.

E-mail: *AVTchesunov@yandex.ru*

Милютин Дмитрий Михайлович – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Всероссийского НИИ рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва.

E-mail: *dmilutin@list.ru*