

ЖИЗНЬ МОРСКИХ НЕМАТОД

А.В. Чесунов

Алексей Валерьевич Чесунов, доктор биологических наук, профессор кафедры систематики, сравнительной анатомии и экологии беспозвоночных животных биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Руководитель проекта 00-04-48002.

Первую публикацию статьи см.: Соросовский образовательный журнал. 2001. Т.7. №6. С.17—25.

Введение

Биологам незоологической специализации нематоды известны, прежде всего, благодаря своему знаменитому представителю *Caenorhabditis elegans*. Этот микроскопический почвенный червь очень просто устроен (тело состоит всего из примерно тысячи клеток), обладает простым коротким жизненным циклом (около 10 дней) и легко культивируется в лаборатории. На модели *C. elegans* разрабатываются генетические, эмбриологические, биохимические, геронтологические и другие фундаментальные проблемы экспериментальной биологии и теоретической медицины. В наши дни маленькая нематода оказалась в одном ряду с такими глубоко и всесторонне изученными существами, как кишечная палочка, инфузория туфелька, дрозофила и т.д. Популярность этого червя привела к тому, что ныне в коллективном биологическом сознании абстрактное представление о нематодах персонифицировалось в виде *C. elegans*, заместив прежний образ нематоды в виде аскариды. Однако что же представляют собой остальные нематоды, или, иными словами, насколько репрезентативен образ *C. elegans* для нематод вообще?

Нематоды обитают в грунте морских и пресных водоемов, в почве, а также в телах животных и растений. Такие антипатичные существа, как аскариды, острицы, власоглавы, кривоголовки, микрофилярии, ришты, трихинеллы сумели сделать своей средой обитания чуть не все органы человека: кишечный тракт, легкие, подкожную клетчатку, мышечную ткань, кровеносные и лимфатические сосуды. Кроме того, множество видов связаны с дикими и домашними млекопитающими, а также с птицами, рептилиями, амфибиями, рыбами, членистоногими, моллюсками и другими беспозвоночными. Нематоды паразитируют и в растениях: прокалывают и выпивают содержимое корневых волосков и грибных гифов, проникают в корни, живут и путешествуют в стеблях, поражают листья, цветы, семена. Наконец, более половины всех известных видов нематод свободноживущие. Эти преимущественно микроскопические формы в массе населяют почву и грунт водоемов — пресных, солоноватых и морских, от уреза воды до максимальных глубин (в океане до ультраабиссали). По числу особей нематоды — самые массовые многоклеточные организмы на нашей планете.

Однако, хотя в результате необыкновенно успешной для нематод эволюции они заселили практически весь мир, как ни один из других классов животных, они остались одними из наименее известных. Дело в том, что нематоды почти не видимы простым глазом, во-первых, потому, что малы, во-вторых, потому, что по особенностям своей биологии обитают только в толще влажных частичковых субстратов, будь то морской песок, чернозем, моховая дерновина или тела животных и растений. Ниже пойдет речь именно о морских нематодах — самой много численной, разнообразной и одновременно малоизученной группе класса.

Непосредственно наблюдать поведение морских нематод очень трудно, поскольку нормально эти черви живут в трехмерной среде, в толще грунта, где их тела со всех сторон окру-

жены частичками субстрата. На чистом стеклянном дне чашки Петри нематода беспомощно извивается на одном месте: она просто не может ползти по гладкой поверхности и вообще как будто не знает, что делать. Именно поэтому о жизни нематод так мало известно.

Строение и разнообразие

Ныне известно более 4 тыс. видов морских нематод, относящихся примерно к 450 родам, 40 семействам и семи отрядам. Например, в Северном море с наиболее хорошо изученной фауной выявлено 735 видов, однако реальное число видов, по-видимому, в два раза больше.

Только по мнению неспециалиста все нематоды одинаковы по внешнему облику — на самом деле это вовсе не так.

Морские нематоды — микроскопические существа. Размер большинства видов около 1 мм или менее. Однако если один из видов *Deontostoma* из Антарктики достигает в длину почти 5 см, то многие, особенно глубоководные, формы менее 300 мкм длиной — это одни из самых миниатюрных многоклеточных животных на Земле. Морские нематоды очень разнообразны по форме тела и строению органов (рис.1). Среди них преобладают веретеновидные, и нитевидные формы, которые двигаются, змеевидно извиваясь, то есть типичным для всех нематод образом. Однако на камнях и в обрастаниях нередко причудливые шагающие формы из семейств *Draconematidae* и *Epsilonematidae* — они переступают, попеременно прикрепляясь передним и задним концом тела, где есть специальные клейкие щетинки. Оригинальные десмосколециды (семейство *Desmos colecidae*), внешне более похожие на кольчатых личинок мух, ползают брюхом вверх, опираясь на крепкие спинные щетинки. Наконец, есть виды (особенно из семейства *Chromadoridae*), снабженные длинными плавниками вдоль боковых сторон тела — такие нематоды живут на поверхности погруженных растений и способны переплывать расстояния от одной веточки до другой. Кутикула морских нематод может быть гладкой, кольчатой, орнаментированной крючками, волосками, туберкулами, щитками, гребнями. Анатомически морские нематоды более примитивны, чем пресноводные, почвенные и тем более паразитические [1]. У морских нематод имеются многочисленные и хорошо развитые органы чувств (сенсиллы) в виде папилл, щетинок, головных и туловищных, амфидов (органы химического чувства), пор (рис. 2, 3). У некоторых мелководных видов есть также глазки, даже с линзами.

Большинство видов морских нематод обитает в донных осадках. Однако есть специфические формы, живущие на поверхности макрофитов и обрастаний, известны своеобразные комменсалы на поверхности тел морских животных и даже обитатели такой необычной среды, как толща морского льда [3].

Распределение в морской осадке и преобразование среды

Морской грунт кишит нематодами. В наиболее благоприятных для них местах, в заиленном песке из эстуария или из сублиторали на одном квадратном метре может жить несколько миллионов этих червей. На чистых песках, чистых илах, на больших глубинах нематод в общем поменьше: несколько сотен тысяч особей на квадратном метре. Если чайную ложку поверхностного слоя заиленного песка с литорали Белого моря поместить в чашку Петри, под биноклем можно увидеть, что грунт буквально шевелится от микроскопических существ мейофауны*. Нематоды входят в состав мейофауны и составляют в ней обычно от 70% и более всех животных. Численность населения, состав и соотношение видов мейофауны зависят от физических и химических свойств грунта. Размер зерен песка определяет размер капиллярных щелей между ними, которые собственно и являются жизненным пространством нематод и других мейоорганизмов. Другие важные экологические факторы био-

топа морского песка — содержание органического вещества, глубина проникновения кислорода и содержание сероводорода.

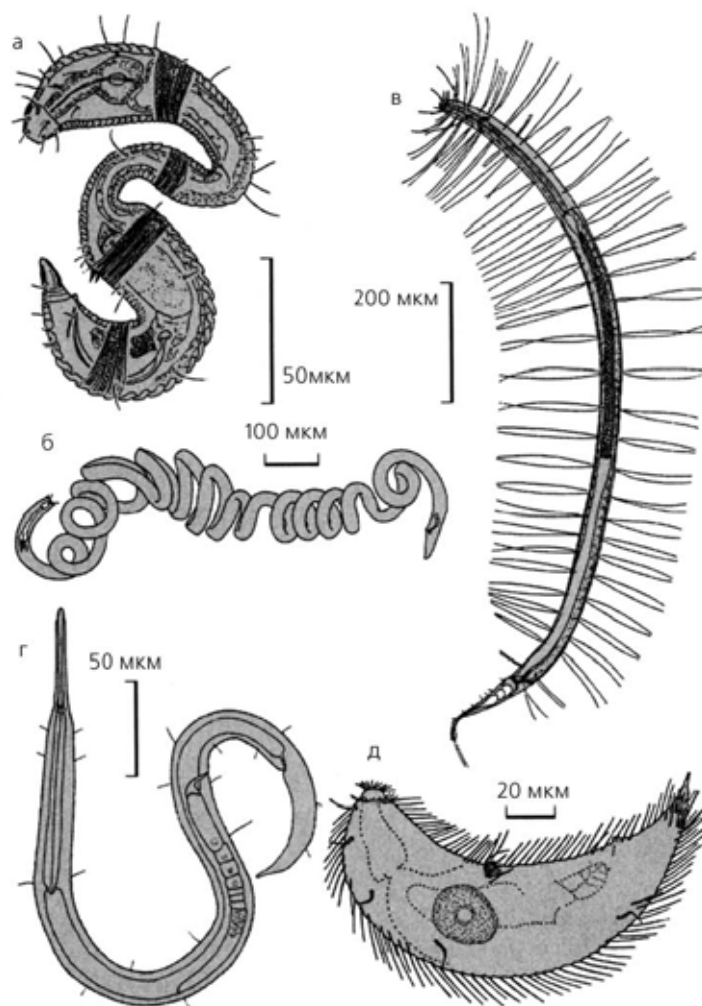


Рис.1. Внешний вид морских нематод. а — самец *Perepsilonema ritae* (*Epsilonematidae*) с побережья Кении. Этот вид шагает по песчинкам, попеременно прикрепляясь головными и задними клейкими щетинками [по: Verschelde, Vincx, 1994]. б — нитевидная *Cataneta macintyreii* (*Desmodoridae*), обитающая в одном из морских заливов Шотландии. Длина тела почти в 150 раз превышает толщину [по: Platt, Zhang, 1982]. в — причудливая *Dartonema mirabilis* (*Xyalidae*) с необычно длинными туловищными щетинками, из грубозернистого песка на пляже в Остенде (Бельгия) [по: Schuurmans, Stekhoven, De Coninck, 1933]. г — очень маленькая *Rhynchonema collare* (*Xyalidae*) с песчаного пляжа в Австралии. У ринхонем головной конец вытянут в тонкий подвижный хоботок [по: Nicholas, Stewart, 1995]. д — *Greeffiella dasyura* (*Desmoscolecidae*) из Красного моря. Компактное тело густо покрыто кутикулярными шипиками [по: Schrage, 1982].

* Мейофауна — совокупность микроскопических животных морского дна (нематоды, веслоногие и ракушковые рачки, гастротрихи, киноринхи, а также карликовые турбеллярии, одиночные ползающие полипы и медузы, мало и многощетинковые кольцецы, и миниатюрные представители других классов).

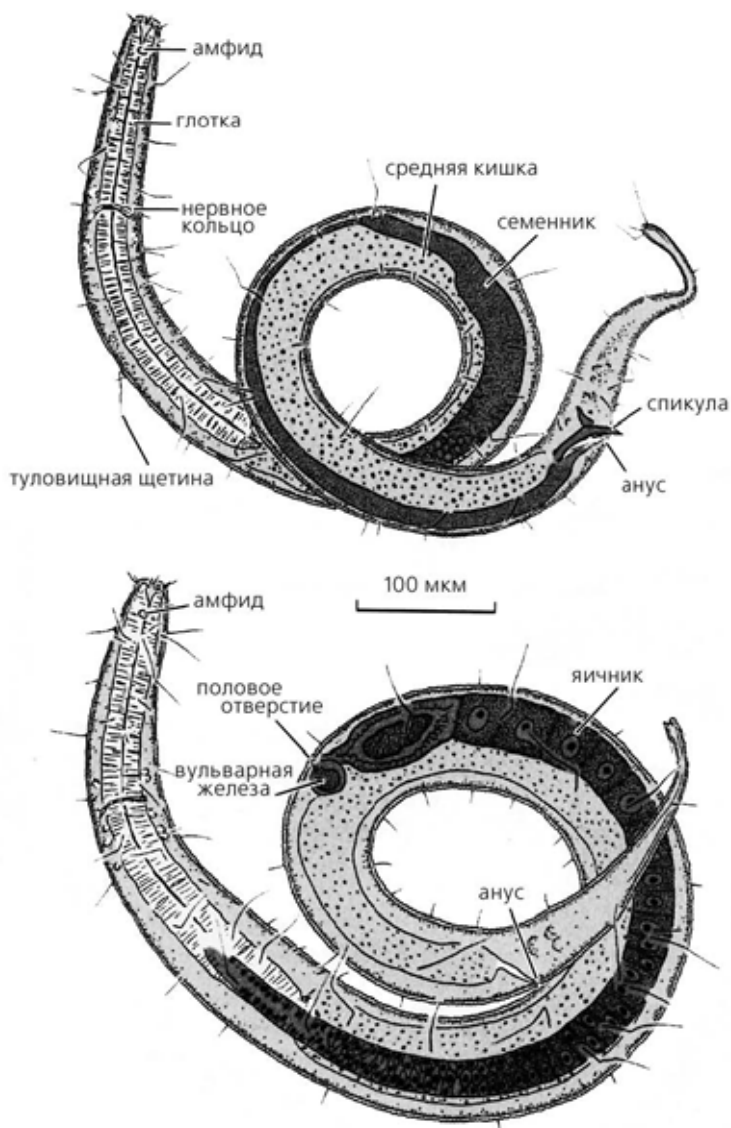


Рис. 2. *Daptonema setosum* (Xyalidae), массового вида на верхней литорали Белого моря, тело густо покрыто длинными чувствительными щетинками. Вверху — самец, внизу — самка.

Однако нематоды вместе с другими мейоорганизмами не только зависят от своей среды, но и сами ее создают. Копеподы (веслоногие рачки) и остракоды (ракушковые рачки) постоянно перемешивают грунт. По ширине тела ракообразные обычно превышают диаметр интерстициальных пространств, и потому движения копепод и остракод роющие, со смещением и перемешиванием песчинок. Нематоды же действуют иначе. При движении нематода постоянно выпускает слизь, которая тянется за червем и скрепляет мелкие частицы осадка. Очевидно, слизь выделяется гиподермальными, хвостовыми и пищеводными железами. Если поместить нематод в новый грунт, они быстро создают в нем сетчатую систему капиллярных ходов или норок, по которой они постоянно двигаются с большой скоростью (до 23 мм/с). Ходы нематод существуют в среднем не сколько часов, пока не разрушаются более крупными роющими животными. Однако ходы постоянно воссоздаются.

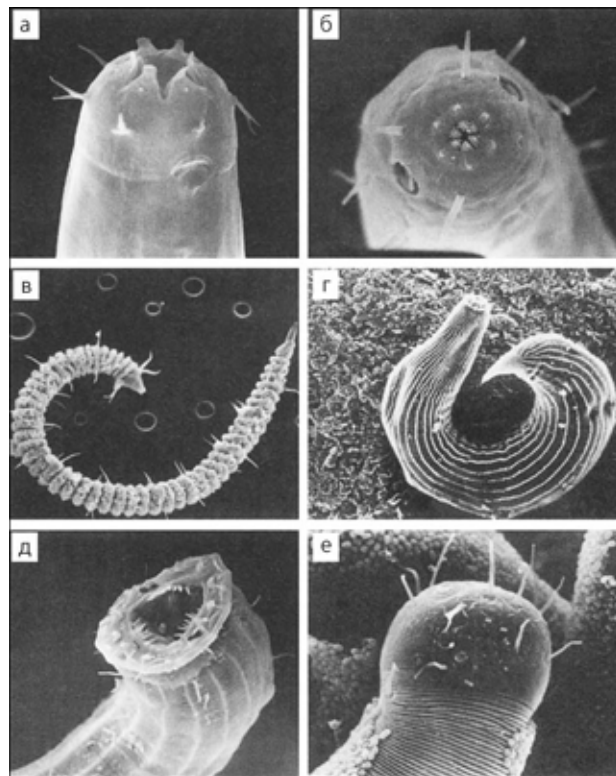


Рис. 3. Морские нематоды в сканирующем электронном микроскопе. а — голова *Oncholaimus domesticus* (*Oncholaimidae*) из Каспийского моря. Рот окружен шестью губами с шестью губными папиллами и десятью головными щетинками. Амфиды в виде поперечной щели. б — *Synopeta costopoliticum* (*Aronchiidae*). Хорошо видна типичная для свободноживущих нематод шестилучевая радиальная симметрия головного конца. Эта очень подвижная нематода обнаруживалась только в морских аквариумах, в том числе московских. Место ее естественного обитания неизвестно. в — *Tricoma* sp. (*Desmoscolecidae*) с характерной выпуклой кольчатостью кутикулы. г — *Richtersia inaequalis* (*Richtersiidae*); по ее толстому мешковидному телу проходят ряды мелких шипиков. д — *Latronema aberrans* (*Selachinematidae*). Широко раскрывающийся рот с тремя гребнями острых зубов свидетельствует о хищном образе жизни. е — *Leptonemella aphanothecae* (*Desmodoridae*). Тело нематоды покрыто симбиотическими бактериями. (в–е — материал из сублиторали Белого моря.)

Система норок способствует проникновению воды и кислорода в более глубокие слои осадка и тем самым создает условия для заселения их другими мейоорганизмами. Кроме того, нематоды все время склеивают мелкие пелитовые частицы в более крупные комки с соответственно большими промежутками между ними. Особенно важна средообразующая деятельность нематод на илах: слагающие их пелитовые частицы очень малы, и потому уложены очень плотно, практически без интерстициальных промежутков. Благодаря нематодам, равномерно тонкий ил структурируется в более комковатый материал. Риман и Шраге помещали несколько десятков нематод в чашку Петри с морской водой и тонким порошком осадка на дне (в качестве осадка применялись каолин, диатомовая земля, пудра из стеклянных шариков диаметром 20 мкм). Через несколько часов равномерно покрывающий дно порошок стал комковатым: ползающие нематоды склеили частички порошка в более крупные агрегаты (рис. 4, А). Без нематод аэробные организмы могли бы существовать только в его тончайшем поверхностном слое.

Другая форма организации и усложнения среды нематодами — строительство трубок из частичек осадка. Самые разные виды склеивают трубки из частиц осадка выделениями своих желез. Эти трубки очень нестойки и сразу разрушаются даже при самой осторожной промывке грунта. Однако их строительство также легко наблюдать в чашке Петри. В толще грунта

трубка ориентирована вертикально, ее верхний конец слегка выступает над поверхностью осадка. Могут быть и разветвленные трубки. Некоторые виды, особенно длиннохвостые, вроде *Trefusia sp.*, ведут стационарный образ жизни. Прикрепившись клейким секретом хвостовых желез, нематода высовывается из трубки и исследует поверхность грунта по окружности. Резко скручивая хвост, нематода может быстро втягиваться обратно в грунт (рис. 4,Б). Плотность населения трубкостроительных нематод *Ptycholaimellus sp.* составляет около 400 особей на 1 см². Суммарная поверхность трубок, по которым вода проникает вглубь осадка, в пять раз больше поверхности грунта.

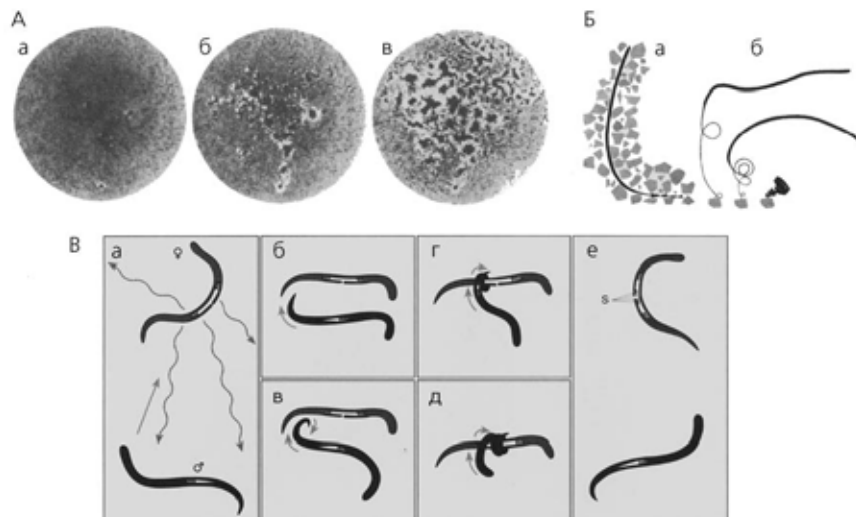


Рис. 4. Поведение морских нематод. А — этапы агрегации мелких частиц осадка в более крупные в результате деятельности нематод: а — осадок на дне чашки Петри до внесения нематод; б — тот же осадок через семь часов после внесения нематод; в — тот же осадок спустя 27 часов по внесении нематод [по: Riemann, Schrage, 1978]. Б — поведение *Trefusia sp.*: а — нематода внутри трубки из частиц осадка; б — три стадии спирального скручивания хвоста и тела нематоды в ответ на внешнее раздражение [по: Riemann, 1974]. В — стадии репродуктивного поведения *Chromadorita tenuis*: а — самка выпускает феромоны, привлекающие самца с большого расстояния; б, в — предкопуляционное поведение; г, д — стадии копуляции; е — расхождение после копуляции (s — сперма в половых путях самки) [по: Jensen, 1982].

Питание

Многообразие объектов и способов питания морских нематод выражается в разнообразии их ротового аппарата [4]. Виды сильно различаются между собой по величине ротового отверстия, размеру ротовой полости и степени развития всяких зубов, зубчиков, челюстей, стилетов и т. д. (рис. 5, а). Каждому типу ротового аппарата соответствует свой тип питания. Виды с маленьким ртом и узкой невооруженной ротовой полостью (тонко сортирующие) питаются самыми мелкими частицами размера с бактерий. Виды с более широким ртом и более объемистой, но невооруженной ротовой полостью (неизбирательные) способны проглатывать более крупные частицы в виде бактериальных комков, инфузорий и одноклеточных водорослей. Виды со среднеразмерной ротовой полостью и небольшими зубами (соскребыватели) также питаются сравнительно крупными частицами, которых, однако, могут раздавливать, прокалывать или отрывать от субстрата (например, клетки диатомовых водорослей с их кремнеземными раковинками). Виды с широко раскрывающимся ртом, большой и обычно сильно вооруженной ротовой полостью проглатывают крупные куски — это падальщики и хищники. В общем, чем больше размер ротового отверстия, ширина ротовой полости и диаметр головного конца, тем больше может быть размер пищевых частиц [4]. При питании пищевая частица

сначала опознается губными и головными рецепторами, потом захватывается губами и зажимается в ротовой полости. Далее при сокращении радиальной мускулатуры глотки пища втягивается во внутренний просвет глотки и проталкивается через специальный клапан в полость средней кишки. Частота сокращений глотки указывает на степень избирательности питания. Равномерная пульсация с частотой более 60 сокращений в 1 мин предполагает постоянное и неизбирательное поглощение пищи. Так питаются, например, литоральные *Monhystera microphthalma* и *Diplolaimelloides brucei* с крошечным ртом и очень маленькой ротовой полостью. Так ведут себя многие виды нематод, живущие на поверхности погруженных живых и разлагающихся растений, где в отличие от грунта большинство частиц подходящего размера съедобны. В грунте условия питания качественно иные. Здесь в отличие от поверхности макрофитов соотношение съедобных и несъедобных одноразмерных частиц сдвинуто в сторону вторых. Поэтому у видов нематод донного осадка частота пульсаций глотки неравномерна. Неизбирательные детритофаги наряду с мелкими частицами (бактериями) хватают и крупные (клетки протистов, дрожжей и водорослей). Однако эти более крупные объекты не повреждаются, а проглатываются целиком. В кишке таких видов можно наблюдать, например, проглоченные раковинки диатомовых водорослей. В день одна нематода может поглощать количество пищи, в 1050 раз больше массы собственного тела, в зависимости от конкретного вида, типа пищи, размера и возрастной стадии нематоды.



Рис. 5. Примеры типов ротового аппарата разных видов морских нематод (а). Тонкосортирующие виды — *Diplopeltula breviceps* и *Pselionema longissimum*, соскребыватели — *Daptonema tenuispiculum* и *Sabatieria breviseta*, неизбирательные — *Desmodora schulzi* и *Chromadora lorenzeni*, хищники и падальщики — *Onyx perfectus* и *Pseudonchus deconincki* [no: Heip, Vincx, Vranken, 1985]. б — способ питания нематоды *Chromadorita tenuis*, которая схватив диатомею *Nitzschia* sp., раскрывает ее створки и поглощает содержимое водоросли [no: Jensen, 1982].

Соскребыватели с их вооруженной ротовой полостью обычно так или иначе разрушают пищевой объект, а потом проглатывают содержимое. Например, *Dichromadora geophila* и *Eudiplogaster pararmatus* сначала зубом прокалывают свой объект (диатомею), а потом выпивают цитоплазму. *Chromadorita guidoschnei deri* раздавливает диатомею во рту, а *Ch. tenuis* аккуратно раскрывает створки и высасывает клетку (рис. 5, б). Во всех этих случаях створки остаются снаружи, поэтому по содержимому желудка о питании этих нематод судить трудно.

Adoncholaimus thalassophygas, как и другие нематоды семейств Oncholaimidae и Enchelidiidae, по типу питания квалифицируется как падальщик. В большой ротовой полости видов этих семейств один—три зуба, у вершины которых открываются протоки глоточных желез. Онхолоймиды и энхелидииды употребляют мертвых, а также ослабленных или даже активных более мелких нематод и других мелких организмов. *A. thalassophygas* захватывает или прикрепляется к своему объекту губами, протыкает его зубами и выпивает внутреннюю полужидкую массу. Предпочитаемая часть тела живой жертвы — содержимое ее кишки. Эти нематоды по тактике питания — типичные оппортунисты, едят то, что есть в наличии. Содержимое кишки самого *A. thalassophygas* выглядит как спрессованная масса мелких (0,5—3 мкм) частиц, разных по цвету и светопреломлению, куда вкраплены удлиненные бактерии, щетинки олигохет, панцири диатомей и даже челюсти коловраток.

Онхолоймиды определенно привлекаются к разным мертвым и гниющим органическим материалам, и растительным, и животным. Особенно показательное поведение крупной (до 20 мм) *Pontonema vulgare*, образующей массовые скопления на гниющих растительных субстратах, падали и даже на еще живых, но ослабленных животных. В мертвую рыбу на дне понтономы пролезают через рот, жабры и анальное отверстие. При этом задняя часть нематоды остается вне трупa. Нематод привлекают, в основном, свежие тела животных. Трупы, разлагающиеся более недели, уже не собирают понтоном. Однако, хотя взрослые нематоды этой группы питания — падальщики и хищники, их молодые стадии, которые могут составлять до 70% популяции, питаются в основном бактериями и растворенным органическим веществом.

Кроме того, среди морских нематод есть виды, специализирующиеся на питании другими нематодами. Хищничество как тип питания легко устанавливается при микроскопическом наблюдении, поскольку сквозь полупрозрачные ткани в кишке хорошо видны твердые непереваренные остатки и целые проглоченные нематоды. У хищных нематод большая голова (отчего некоторые виды кажутся разрезанными пополам) и широко раскрывающийся рот (рис. 3, д). Конечно, голова увеличена не за счет мозга (у нематод клеточные тела нейронов располагаются далеко позади, в области нервного кольца, а в голову проникают только афферентные и эфферентные отростки этих нейронов), а за счет выдвигаемых клыков, челюстей, зубов, специальных пластинок и приводящих их в движение мускулов.

Наконец, для нематод показано поглощение низкомолекулярных органических веществ из морской воды против градиента концентрации, причем не только через рот и кишечный тракт, но и через стенку тела. Особенно важное значение трансэпидермальное поглощение органических веществ имеет для нематод из подповерхностного сероводородного слоя осадка, где преобладают длинные нитевидные виды, с увеличенным отношением поверхности тела к объему.

Размножение и жизненные циклы

Маленькую нематоду *Ch. tenuis* сравнительно легко наблюдать, поскольку она живет не в толще грунта, а на водорослях обрастаний. В чашке Петри с морской водой хромодориты могут некоторое время жить и демонстрировать репродуктивное поведение (рис.4, В), видимо, более или менее типичное и для других морских нематод [5].

Как и у всех морских нематод, в жизненном цикле *Ch. tenuis* пять стадий, разделенных линьками: четыре ювенильные (личиночные) стадии и пятая взрослая. Уже на четвертой стадии хорошо различимы половые органы, однако и половое отверстие самки (вульва), и вспомогательные органы самцов (супплементы) еще закрыты кутикулой. В результате последней линьки, к пятой стадии, половое отверстие самки открывается, и вокруг него хорошо видны четыре вульварные железы с короткими протоками, открывающимися в области вульвы. Эти железы выделяют видоспецифичные водорастворимые феромоны, притягивающие самцов. Самец, попав в периферическую зону низкой концентрации феромонов, сразу поворачивает в

сторону самки. Провидимому, феромоны сначала действуют на его органы дистантной хеморецепции — амфиды. Недаром у большинства видов морских нематод у самцов амфиды больше, чем у самок. В непосредственной близости самки концентрация феромонов выше, и у самца включаются околоанальные органы хеморецепции с более высоким порогом чувствительности. Самец разворачивается и движется уже задним концом к объекту, быстро сворачивая и разворачивая хвост. Наконец, самец касается самки хвостом и быстро закручивается вокруг нее задней частью тела. С помощью супплементов, рецепторов контактного действия, самец находит половое отверстие на теле самки и прикрепляется к нему. Оплодотворение совершается с помощью парных копулятивных спикул. Самка во время всех этих событий остается совершенно безучастной: она может даже продолжать питание.

После спаривания особи расстаются навсегда. У самки все четыре сперматеки и даже центральная часть матки заполнены сперматозоидами. Очень быстро после оплодотворения вульварные железы прекращают выпуск феромонов и исчезают. У некоторых видов самец после копуляции даже заклеивает половое отверстие самки застывающими выделениями специальных желез. Так или иначе каждая самка оплодотворяется один раз в жизни; после этого она теряет привлекательность для самцов. У беременной самки появляется новая доминанта в поведении: надо найти место для кладки яиц. Нередко самки со зрелыми яйцами проявляют гораздо большую двигательную активность, чем самцы или неоплодотворенные самки. Вокруг отложенных яиц сразу вздувается защитная студенистая оболочка.

У одних видов самки запасают в матке много яиц, откладывают их сразу одной массой, после чего умирают. У других видов яйца откладываются постепенно, поодиночке или малыми порциями. Виды первой группы в общем живут дольше. Жизненный цикл от яйца до яйца в зависимости от температуры воды и конкретного вида длится от двух недель до двух лет. Как правило, вылупившиеся личинки по строению и образу жизни похожи на взрослых.

Самки многих видов так или иначе заботятся о потомстве. Так онхолаймиды *Metoncholaimus scissus* покидают песок, чтобы отложить яйца на растительных остатках. Самки *Anoplostoma viviparum*, напротив, ныряют в глуболежащий сероводородный слой осадка. Есть даже виды, которые носят развивающиеся яйца на себе, вплоть до вылупления личинок. Самки нескольких видов десмодорид (семейство Desmodoridae) приклеивают небольшие яйца на себя вдоль брюшной стороны тела. У видов семейства Ceramonematidae два-три крупных яйца прикреплены стебельками возле вульвы. Наконец, самки семейства Desmoscolecidae носят свои большие яйца, прижимая их к брюшной стороне специальными щетинками.

Связи нематод с прокариотами, протистами и другими животными

В функционировании донных экосистем в море важнейшую роль играют бактерии и грибы. Они химически разрушают мертвые остатки растений и животных, а также любой органический детрит, ускоряя рециклизацию освобожденных биогенов. Однако сама метаболическая активность бактерий и грибов стимулируется нематодами. Воздействие нематод на рост бактериального населения идет тремя путями. Нематоды питаются бактериями, в результате чего их популяции поддерживаются в состоянии постоянного экспоненциального роста. Роющая деятельность нематод способствует диффузии кислорода и обмену метаболитами в колониях бактерий. И наконец, различные выделения нематод (слизь, экскреты, фекалии), с одной стороны — служат пищей для бактерий, а с другой — увеличивают поверхность деграционных процессов (этому же способствует трубкостроительная индустрия нематод).

Однако связь нематод с бактериями может быть и гораздо более тесной. Так, в Белом море обитает своеобразный вид *Leptonemella aphanothecae* (семейство Desmodoridae). Это вялые нитевидные нематоды со вздутой булавовидной головой, обычно свернутые в клубки и почти неподвижные. Тело нематоды, как шубой, покрыто рыхлым слоем симбиотических

грамотрицательных хемоавтотрофных бактерий (рис. 3, е). В цитоплазме бактерий гранулы серы — из-за них лептонемеллы в отраженном свете кажутся снежно-белыми. Вдоль тела нематоды расположены многочисленные гиподермальные железы. Они выделяют покрывающую нематоду слизь, в которую и встроены бактериальные клетки. Большая поверхность нитевидного тела лептонемеллы позволяет ей поддерживать большую популяцию бактерий. Судя по типу ротового аппарата (и по аналогии с биологией близких видов), лептонемелла питается своими наружными симбионтами. Регулярно прореживая бактериальное население, лептонемелла может поддерживать популяцию своих прокариот в состоянии постоянного роста; нематода ведет себя, как фермер, ухаживающий за огородом и постоянно собирающий урожай.

У некоторых других нематод, например, у мелководных *Astomonema sp.* и глубоководной *Rhaphiothyreus typicus*, симбиотические микроорганизмы живут не на поверхности, а внутри тела, в клетках сильно преобразованной кишки. У этих нематод даже нет рта и глотки, а питание они получают непосредственно изнутри, в виде органического вещества, создаваемого хемоавтотрофными симбионтами.

Давно известно, что на поверхности некоторых видов нематод сидят специфические виды инфузорий. Другие паразитические протисты, а именно микроспоридии могут вызывать тяжелые поражения внутренних органов нематод. В эволюции морских нематод появилось также несколько крайне своеобразных паразитических линий, не имеющих аналогов на суше и в континентальных водоемах. Так, недавно открыта еще одна, совершенно необычная форма ассоциации нематод с простейшими — паразитирование нематод внутри клеток протистов [2]. Сразу несколько очень маленьких видов семейства *Samacolaimidae* живут в фораминиферах, крупных раковинных простейших на дне моря. Нематоды локализуются либо между внутренней стороной стенки раковинки и плазмалеммой, либо в вакуолях внутри цитоплазмы фораминиферы. В этих вакуолях нематоды растут, линяют, спариваются и откладывают яйца. Разные виды камаколаймид демонстрируют разную степень упрощения кишечного тракта.

Довольно большая группа морских нематод обитает на поверхности тел других морских животных, в первую очередь ракообразных. В основном это специализированные роды семейства *Monhysteridae*. Например, жизненное пространство *Gammarinema gammari* — нижняя сторона тела очень подвижных литоральных рачков-бокоплавов гаммарусов. Больше всего нематод на ротовых придатках, где эти черви питаются, видимо, крошками со стола хозяина. Нематоды очень быстро и ловко скользят по двигающимся челюстям, попеременно прикрепляясь головой и хвостом или обвиваясь вокруг щетинок. Однако в поведении гаммаринем еще сохранились реминисценции о жизни своих предков в донном грунте. Гаммаринемы подхватывают иловые частицы, склеивают их выделениями своих желез в более крупные комки и прикрепляют к телу гаммаруса у основания придатков. В эти комочки грунта гаммаринемы откладывают яйца, подобно своим свободноживущим родственникам в морском песке и иле. Гаммаринемы чутко реагируют на все перипетии жизни хозяина. Когда тот линяет, нематоды заранее перебираются на его спинную сторону: здесь появится щель в старой кутикуле, откуда удобнее всего перелезть на перелинявшего рака. С одного хозяина на другого гаммаринемы перелезают при спаривании, случайных контактах и каннибализме.

Другие комменсальные монхистериды живут на равноногих раках, морских тараканах, раках-отшельниках и береговых крабах. Наконец, один из видов комменсальных монхистерид, а именно *Odontobius ceti* обитает в совсем необычном месте — в пасти китовполосатиков, например, у финвалов. Щетина цедильного аппарата кита покрыта слоем слизи, в котором есть свое население. Судя по морфологии, *Odontobius* произошел в эволюции от какого-то вида *Gammarinema*, комменсала ракообразных, возможных кормовых объектов предков китов-полосатиков.

Прикладная нематология

Долгие десятилетия морская нематология была эзотерическим занятием не большого числа специалистов-систематиков, описывающих новые виды из разных районов Мирового океана. Однако ныне по мере развития экологии бентоса и выявления роли нематод этих червей стали использовать в качестве инструмента мониторинга морской среды, в частности, как показатель антропогенного загрязнения моря. Технически нематоды удобны тем, что они есть в любом грунте в массовом количестве, поэтому для оценки состояния нематофауны достаточно небольших по объему проб. Далее нематоды есть во всем спектре загрязненных биотопов, они последними из многоклеточных животных покидают места максимального загрязнения. Благодаря консервативным стратегиям размножения и отсутствию планктонных личинок популяции нематод довольно стабильны, поэтому какие-либо изменения структуры их населения можно соотнести именно с нарушениями донной среды. Наконец, короткое время генераций и большое разнообразие позволяют нематодному населению быстрее в сравнении с макрофауной реагировать на какие-либо изменения. Конечно, у нематод как индикаторов среды есть и очевидные недостатки: они малы по размерам, определяются только под микроскопом и после трудоемких промеров, а само определение часто затруднено малой изученностью фауны, отсутствием подходящих ключей и референтных коллекций в музеях. Но для оценки разнообразия в целях мониторинга не обязательно знать латинские названия видов — достаточно их только различать.

Общая плотность населения нематод обычно не уменьшается при загрязнении грунта, а нередко, наоборот, повышается. Однако на любые стрессы, будь то загрязнение тяжелыми металлами, углеводородами, органическими материалами или бытовыми сбросами, сообщество нематод отвечает одинаковой реакцией — перестройкой в сторону уменьшения разнообразия. При том или ином нарушении среды общее число видов нематод уменьшается, в сообществе начинают резко доминировать один-два вида, причем часто преобладают виды, характеризующиеся большой плодовитостью и короткими жизненными циклами. Таким образом, по числу и соотношению видов нематод можно судить о «здоровье» морской среды.

ЛИТЕРАТУРА

- 1 Малахов В.В. *Нематоды: Строение, развитие, система и филогения*. М., 1986.
- 2 Чесунов А.В. *Многоклеточные животные паразитируют в простейших? // Российская наука: день нынешний и день грядущий. Сб. науч. попул. ст. / Ред. В. П. Скулачев. М., 1999. С. 266—275.*
- 3 Чесунов А. В., Мельников И. А. *Нематоды — обитатели морского льда. // Природа. 1996. №7. С.52—61.*
- 4 Heip C., Vincx M., Vranken G. // *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review. 1985. №23. P. 399—489.*
- 5 Jensen P. // *Nematologica. 1982. №28. P. 71—76.*