

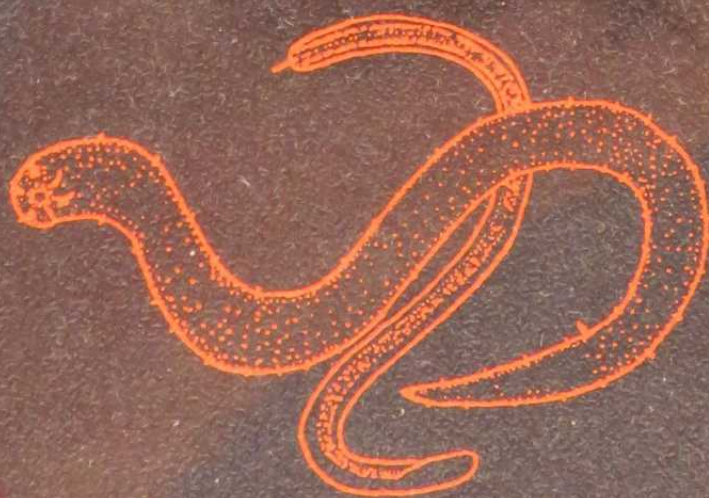
59339

В. Г. ГАГАРИН

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ

ПРЕСНЫХ ВОД РОССИИ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Фауна
и пути её формирования,
экология, таксономия, филогения



В. Г. ГАГАРИН

СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ

ПРЕСНЫХ ВОД РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН

Фауна

и пути её формирования,
экология, таксономия, филогения



Рецензент

доктор биологических наук *А.И. Шилова*

Гагария В.Г.

Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран: Фауна и пути ее формирования, экология, таксономия, филогения. – М.: Наука, 2001. – 170 с.
ISBN 5-02-006404-1

Монография посвящена анализу таксономического состава, системы и филогении свободноживущих нематод. В ней представлены данные по фауне и экологии нематод пресных вод. Разбирается видовой состав, плотность популяции и динамика численности червей в водоемах; рассматривается зависимость состава фауны от типа водоема, его антропогенной нагрузки и степени минерализации воды. Исследуются пути исторического становления фауны нематод пресных вод.

Для гидробиологов и зоологов научных и педагогических учреждений

ТП 2002-1-№ 237

ISBN 5 02-006404-1

© Издательство "Наука", 2001

59339

Россия обладает самыми большими запасами пресной воды в мире. Считается, что только одно озеро Байкал содержит около 20% мировых запасов пресной воды. Поэтому недостаток в пресной воде в нашей стране пока ощущается не так сильно, как в других районах Земного шара. Но нам все же необходимо считаться с возможностями рек, озер и водохранилищ, ресурсы которых до недавнего времени казались беспредельными.

В этой связи очень важно углубленное изучение водоемов, расположенных на территории России, их живого населения, служащего одной из главных основ благополучия первых: хорошего качества воды, высокой самоочистительной способности и рыбопродуктивности.

Высокая самоочистительная способность водоемов обеспечивается в первую очередь существованием биоценозов водных организмов, населяющих толщу воды и дно водоемов. В сложной цепи трансформации органического вещества в водоеме немалая роль принадлежит червям, в том числе нематодам. Находясь на нижней ступени трофического уровня и потребляя в большом количестве бактерии и водоросли, круглые черви служат активными переносчиками энергии на более высокий трофический уровень. Они зачастую являются наиболее многочисленной группой многоклеточных животных, входящих в состав донного населения. К тому же численность их превышает сотни тысяч и даже миллионы особей на м² поверхности дна, что предполагает их активное участие в разложении органического вещества и изменении физических характеристик грунтов.

Таким образом, свободноживущие нематоды – важный компонент водных экосистем. Однако длительное время эта группа организмов практически выпала из поля зрения гидробиологов, что объяснялось примитивной организацией данных червей, а также методическими трудностями при работе с ними. В последние годы водным нематодам стали уделять все большее внима-

ние. Тем не менее очень многие вопросы, касающиеся экологии отдельных видов и их значение в водоемах и отдельных ценозах, до сих пор не ясны и нуждаются в дальнейшей разработке.

Настоящая монография является третьим, заключительным томом обширного труда по свободноживущим нематодам пресных водоемов, расположенных на территории бывшего Советского Союза. Когда работа готовилась к печати, Союз еще существовал и второй том, который вышел из печати раньше первого, имел название "Свободноживущие нематоды пресных вод СССР". Другие два тома сравнительно долго не издавались в связи с тяжелым финансовым положением, сложившимся в издательствах. К этому времени Союз Советских Социалистических Республик распался и пришлось менять название монографий. Поэтому первый и третий тома данной работы выходят под названием "Свободноживущие нематоды пресных вод России и сопредельных стран".

Первые два тома являются определителем по фауне пресноводных нематод. В них вошли определительные таблицы, описания и рисунки 262 видов червей, зарегистрированных в водоемах бывшего СССР. Настоящий третий том затрагивает более общие вопросы изучения круглых червей.

Настоящая монография имеет два самостоятельных раздела. Оба начинаются с краткого очерка по истории изучения рассматриваемого вопроса. Первый раздел посвящен анализу таксономического состава, системы и филогении свободноживущих круглых червей. В нем дана общая схема системы свободноживущих нематод, которая, по мнению автора, наиболее близка к естественной. Эта система положена в основу определителя, изложенного в первых двух томах.

Во втором разделе монографии представлены данные по фауне и экологии нематод пресных вод. Разбираются видовой состав, плотность популяции и динамика численности червей в пресноводных биоценозах; зависимость состава фауны от типа водоема, его антропогенной нагрузки и степени минерализации воды. Заканчивается раздел изложением предложенной автором гипотезы о путях формирования фауны нематод пресных вод.

Основой для монографии послужили собственные материалы автора, который в течение 25 лет изучал свободноживущих нематод. Главное внимание уделялось исследованиям по фауне, экологии и систематике нематод пресных вод. Но в процессе работы приходилось часто знакомиться и с солоноватоводными и почвенными формами червей, реже с фитогельминтами. Была использована и вся доступная научная литература, насчитывающая более 1000 названий.

В процессе исследования водных нематод автор пользовался неизменной поддержкой и помощью своих коллег С.Я. Цалолихина, А.В. Чесунова, В.М. Алексеева, Л.Л. Кузьмина, Л.В. Лемзин и многих других, которым искренне признателен.

Автор считает своим долгом выразить благодарность дирекции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за доброжелательное отношение к работе и содействие опубликованию ее результатов.

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНИЯ

1.1. КРАТКИЙ ОЧЕРК ПО ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ ТАКСОНОМИИ И ФИЛОГЕНИИ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД

Круглые черви (нематоды) были выделены в самостоятельный таксон в 1808 г. [Rudolphi, 1808]. Первоначально в него входили только зоопаразитические формы, так как свободноживущие нематоды еще не были известны. Впоследствии, при изучении фауны морей и пресных вод его состав стал пополняться таксономическими категориями водных нематод. XIX в. считается описательным периодом в нематодологии. В это время были предложены многие, принимаемые и ныне семейства свободноживущих нематод, хотя внутренняя структура их претерпела существенные изменения. Так, выдающийся голландский нематодолог де Ман [de Man, 1876] выделил следующие семейства: Ironidae, Dorylaimidae, Tripylidae, Monhysteridae. Несколько позднее Орлей [Orley, 1880] предложил семейства Rhabditidae, Plectidae, Leptolaimidae.

В основу распределения родов по семействам брался какой-то один морфологический признак нематод. В связи с этим состав выделенных семейств был явно искусственным и включал абсолютно разные рода. Так, в семейство Plectidae (по Орлею) вошли рода *Plectus*, *Mononchus* и *Diplogaster*, которые в настоящее время относятся к разным отрядам.

Огромную роль в совершенствовании системы нематод сыграли работы выдающегося русского нематодолога И.Н. Филиппева [1918–1921; 1934a; Filipjev, 1934b]. Он отказался от конструирования системы по одному произвольно выбранному признаку, используя совокупность общих, типичных и взаимосвязанных диагностических признаков. Поэтому составленная им система круглых червей наиболее близка к естественной и явилась основой для последующих конструктивных разработок таксономии нематод.

Ниже приведена система И.Н. Филиппева, опубликованная в монографии “Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве” [Filipjev, 1934b]. Эта система не включала таксоны зоопаразитических форм червей.

ОТРЯД ENOPLATA

СЕМЕЙСТВО ENOPLIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА. LEPTOSOMATINAE, ENOPLINAE, ONCHOLAIMINAE, PHANODERMATINAE, THORACOSTOMOPSINAE, RHABDODFMANIINAE, EURYSTOMINAE, ENCHELIDINAE.

СЕМЕЙСТВО TRILOBIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА: TRILOBINAE, MONONCHINAE, TRIPYLOIDINAE.

СЕМЕЙСТВО DORYLAIMIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА: DORYLAIMINAE, IRONINAE, TYLENCHOLAIMINAE, ALAIMINAE.

СЕМЕЙСТВО MERMITHIDAE

ОТРЯД CHROMADORATA

СЕМЕЙСТВО CHROMADORIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА: CHROMADORINAE, CYATHOLAIMINAE, CHOANOLAIMINAE, RICHTERSIINAE, DESMODORINAE, MONOPOSTHIINAE, EPSILONEMATINAE, DRACONEMATINAE.

СЕМЕЙСТВО CAMACOLAIMIDAE

СЕМЕЙСТВО PLECTIDAE

ОТРЯД DESMOSCOLECATA

СЕМЕЙСТВО DESMOSCOLECIDAE

СЕМЕЙСТВО GREFFIELLIDAE

ОТРЯД MONHYSTERATA

СЕМЕЙСТВО MONHYSTERIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА: MONHYSTERINAE, SPHAEROLAIMINAE, COMESOMATINAE.

СЕМЕЙСТВО LINHOMOEIDAE

ПОДСЕМЕЙСТВА: LINHOMOEINAE, AXONOLAIMINAE, SABATIERIINAE.

ОТРЯД ANGUILLULATA

СЕМЕЙСТВО ANGUILLULIDAE

СЕМЕЙСТВО TYLENCHIDAE

Все дальнейшие работы, касающиеся таксономии свободноживущих нематод, отталкиваются от системы Филиппева. Так, система бельгийских нематодологов [de Coninck, Sch. Stekhoven, 1933] очень близка к ней, за исключением того, что авторы выделили новый отряд *Araeolaimida*, который включает семейства *Axonolaimidae*, *Diplopeltidae*, *Camacolaimidae*, *Halaphanolaimidae*, *Plectidae*, *Tripyloididae*.

Примерно в эти же годы была предложена система американского ученого Б. Читвуда [Chitwood, 1933]. В основных своих чертах она мало отличается от системы Филиппева, хотя Читвуд и повысил ранг некоторых таксонов Филиппева (подсемейств, семейств). Читвуд в течение нескольких десятков лет работал над своей системой, дополняя и перерабатывая ее [Chitwood, 1937; Chitwood, Chitwood, 1950; Chitwood, 1958]. Ниже приводим систему нематод, опубликованную в монографии Читвудов [Chitwood, Chitwood, 1950] (без указания надсемейств и подсемейств и таксонов зоопаразитических нематод).

ТИП NEMATODA

К Л А С С PHASMIDIA

О Т Р Я Д RHABDITIDA

ПОДОТРЯД RHABDITINA

С Е М Е И С Т В А: RHABDITIDAE, CYLINDROCORPORIDAE, RHABDIASIDAE, ANGIOSTOMATIDAE, STEINERNEMATIDAE, DIPLOGASTERIDAE, CEPHALOBIIDAE, DRILONEMATIDAE, UNGELLIDAE

ПОДОТРЯД TYLENCHINA

С Е М Е И С Т В А: TYLENCHIDAE, HETERODERIDAE, CRICONEMATIDAE, ALLANTONEMATIDAE, APHELENCHIDAE

К Л А С С APHASMIDIA

О Т Р Я Д CHROMADORIDA

ПОДОТРЯД MONHYSTERINA

С Е М Е И С Т В А: PLECTIDAE, CAMACOLAIMIDAE, BASTIANIIDAE, AXONOLAIMIDAE, COMESOMATIDAE, MONHYSTERIDAE, LINHOMOEIDAE, SIPHONOLAIMIDAE.

ПОДОТРЯД CHROMADORINA

С Е М Е И С Т В А: CHROMADORIDAE, MICROLAIMIDAE, CYATHOLAIMIDAE, TRIPYLOIDIDAE, DESMODORIDAE, EPSILONEMATIDAE, DRACONEMATIDAE, DESMOSCOLECIDAE, GREEFFIIDAE.

О Т Р Я Д ENOPLIDA

ПОДОТРЯД ENOPLINA

С Е М Е И С Т В А: ENOPLIDAE, ONCHOLAIMIDAE, TRIPYLIDAE, MONONCHIDAE, ALAIDAE, IRONIDAE

ПОДОТРЯД DORYLAIMINA

С Е М Е И С Т В А: DORYLAIMIDAE, LEPTONCHIDAE, DIPHTHEROPHORIDAE, BELONDIRIDAE, MERMITHIDAE, TETRADONEMATIDAE

В 1942 г. публикует свою систему Пирс [Pearse, 1942], в которой законы примерно такие же, как и в системе Читвуда, но повышены их ранг.

Таксономически близка к ней система Гадеи [Gadea, 1973], но в ней эноплиды выделены в качестве подкласса, что противоречит другим авторам, и вводится новый отряд – Plectida.

В последние два десятилетия работы по изучению фауны и экологии водных нематод проводились очень интенсивно. Описано много новых видов, родов и семейств. Усилились исследования по таксономии и филогении червей. Были предложены новые варианты естественной системы свободноживущих нематод. Наиболее удачные, на наш взгляд, были системы немецких ученых Герлаха и Римана и известного венгерского нематодолога Андраши. Ниже приведены обе эти системы.

Система свободноживущих нематод Герлаха и Римана [Gerlach, Riemann, 1973, 1974]

(без указания надсемейств и подсемейств)

К Л А С С NEMATODA

О Т Р Я Д ARAEOLAIMIDA

С Е М Е И С Т В А: TERATOCEPHALIDAE, PLECTIDAE, RHABDOLAIMIDAE, ISOLAIMIDAE, AULOLAIMIDAE, HALIPECTIDAE, LEPTOLAIMIDAE, BASTIANIIDAE, AXONOLAIMIDAE

О Т Р Я Д DESMOSCOLECIDA

С Е М Е И С Т В А: MEYLIIDAE, DESMOSCOLECIDAE

О Т Р Я Д MONHYSTERIDA

С Е М Е И С Т В А: SIPHONOLAIMIDAE, LINHOMOEIDAE, MONHYSTERIDAE, SCAPTRELLIDAE, SPHAEROLAIMIDAE.

О Т Р Я Д DESMODORIDA

С Е М Е И С Т В А: APONCHIDAE, DESMODORIDAE, XENNELIDAE, CERAMONEMATIDAE, MONOPOSTHIDAE, RICHTERSIIDAE, DRACONEMATIDAE, EPSILONEMATIDAE.

О Т Р Я Д CHROMADORIDA

С Е М Е И С Т В А: COMESOMATIDAE, CHROMADORIDAE, CYATHOLAIMIDAE, CHONOLAIMIDAE, SELACHINEMATIDAE

О Т Р Я Д ENOPLIDA

С Е М Е И С Т В А: TRIPYLIDAE, PRISMATOLAIMIDAE, IRONIDAE, CRYPTONCHIDAE, TRIPYLOIDIDAE, TREFUSIIDAE, ALAIDAE, OXYSTOMINIDAE, LAURATONEMATIDAE, LEPTOSOMATIDAE, TRIODONTOLAIMIDAE, ANTICOMIDAE, PHANODERMATIDAE, ENOPLIDAE, RHABDODEMANIIDAE, ANOPLOSTOMATIDAE, ONCHOLAIMIDAE, ENCHOLAIMIDAE, ENCHELIDIIDAE, RHAPTOPHYREIDAE

Система Андраши [Andrassy, 1974, 1976]

(без указания надсемейств и подсемейств и всех таксонов
зоопаразитов)

К Л А С С NEMATODA

ПОДКЛАСС TORQUENTIA

О Т Р Я Д MONHYSTERIDA

ПОДОТРЯД MONHYSTERINA

С Е М Е И С Т В А: MONHYSTERIDAE, RHYNCHONEMATIDAE, SIPHONOLAIMIDAE, DIPLOLAIMELLOIDIDAE, SPHAEROLAIMIDAE, XYALIDAE, SCAPTRELLIDAE

ПОДОТРЯД LINHOMOEINA

С Е М Е И С Т В О LINHOMOEIDAE

О Т Р Я Д DESMOSCOLEFCIDA

ПОДОТРЯД MEYLIINA

С Е М Е И С Т В О MEYLIIDAE

ПОДОТРЯД DESMOSCOLEFCINA

СЕМЕЙСТВА CALLIGYRIDAE, GREEFFIELLIDAE, DESMOSCOLECIDAE

ОТРЯД ARAFOLAIMIDA

ПОДОТРЯД ARAFOLAIMINA

СЕМЕЙСТВА HALAPHANOLAIMIDAE, LEPTOLAIMIDAE, CAMACOLAIMIDAE, ARAEOLAIMIDAE, CYLINDROLAIMIDAE, AXONOLAIMIDAE, DIPLOPELTIDAE, HALIPECTIDAE, RHABDOLAIMIDAE, PLECTIDAE

ПОДОТРЯД TRIPYLOIDINA

СЕМЕЙСТВО TRIPYLOIDAE

ОТРЯД CHROMADORIDA

ПОДОТРЯД DESMODORINA

СЕМЕЙСТВА MICROLAIMIDAE, RICHTERSIIDAE, XENELLIDAE, METACHROMADORIDAE, DESMODORIDAE, CERAMONEMATIDAE

ПОДОТРЯД DRACONEMATINA

СЕМЕЙСТВА EPSILONEMATIDAE, DRACONEMATIDAE

ПОДОТРЯД CYATHOLAIMINA

СЕМЕЙСТВА COMESOMATIDAE, DORYLAIMOPSIDAE, CYATHOLAIMIDAE, ETHMOLAIMIDAE, CHOANOLAIMIDAE, SELACHINEMATIDAE

ПОДОТРЯД CHROMADORINA

СЕМЕЙСТВА: HYPODONTOLAIMIDAE, CHROMADORIDAE

ПОДКЛАСС SECERNENTIA

ОТРЯД RHABDITIDA

ПОДОТРЯД TERATOCEPHALINA

СЕМЕЙСТВА: CHAMBERSIELLIDAE, TERATOCEPHALIDAE

ПОДОТРЯД CERHALOBINA

СЕМЕЙСТВА: METACROBELIDAE, CERHALOBIDAE, ALIRHABDITIDAE, PANAGROLAIMIDAE, ELAPHONEMATIDAE

ПОДОТРЯД RHABDITINA

СЕМЕЙСТВА: ALLOIONEMATIDAE, BREVIBUCCIDAE, RHABDITIDAE, ODONTORHABDITIDAE, PTERYGORHABDITIDAE, BUNONEMATIDAE

ПОДОТРЯД DIPLOGASTERINA

СЕМЕЙСТВА: MYCTOLAIMIDAE, PSEUDODIPLOGASTEROIDIDAE, DIPLOGASTEROIDIDAE, DIPLOGASTERIDAE, ODONTOPHARYNGIDAE

ОТРЯД TYLENCHIDA

ПОДОТРЯД APHELENCHINA

СЕМЕЙСТВА: APHELENCHIDAE, PARAPHELENCHIDAE, APHELENCHOIDIDAE, ENTAPHELENCHIDAE

ПОДОТРЯД TYLENCHINA

СЕМЕЙСТВА: TYLENCHIDAE, ANGUINIDAE, ATYLENCHIDAE, PSILENCHIDAE, NOTHOTYLENCHIDAE, PAUODONTIDAE, NEOTYLENCHIDAE, ECPHYADOPHORIDAE, IOTONCHIDAE, SPHAERULARIIDAE, DOLICHODORIDAE, TYLENCHORHYNCHIDAE, BELONOLAIMIDAE, HOPLOLAIMIDAE, PRATYLENCHIDAE, HETERODERIDAE, PARATYLENCHIDAE, TYLENCHULIDAE, CRICONEMATIDAE

ПОДКЛАСС PENETRANTIA

ОТРЯД ENOPLIDA

ПОДОТРЯД ENOPLINA

СЕМЕЙСТВА: LEPTOSOMATIDAE, THARACOSTOMATIDAE, PHANODERMATIDAE, ENOPLIDAE, THORACOSTOMOPSIDAE

ПОДОТРЯД ONCHOLAIMINA

СЕМЕЙСТВА: PELAGONEMATIDAE, EURYSTOMINIDAE, ENCHELIDIIDAE, BELBOLLIDAE, MONONCHOLAIMIDAE, ONCHOLAIMIDAE

ПОДОТРЯД TRIPYLINA

СЕМЕЙСТВА: PAROXYSTOMINIDAE, OXYSTOMINIDAE, ALAIMIDAE, LAURATONEMATIDAE, PRISMATOLAIMIDAE, TRIPYLIDAE, CRYPTONCHIDAE, IRONIDAE

ОТРЯД DORYLAIMIDA

ПОДОТРЯД MONONCHINA

СЕМЕЙСТВА: BATHYDONTIDAE, MONONCHULIDAE, MONONCHIDAE, MYLONCHULIDAE, ANATONCHIDAE

ПОДОТРЯД DORYLAIMINA

СЕМЕЙСТВА: ENCHOLAIMIDAE, NYGOLAIMIDAE, AETHOLAIMIDAE, PRODORYLAIMIDAE, DORYLAIMIDAE, THORNENEMATIDAE, QUDSIA NEMATIDAE, APORCELAIMIDAE, NORDIIDAE, LONGIDORIDAE, DORYLAIMOIIDAE, CRATERONEMATIDAE, THORNIIDAE, OXYDIRIDAE, SWANGERIIDAE, ROQUEIDAE, BELONDIRIDAE, DORYLAIMELLIDAE, TRACHYPLEUROSIDAE, ACTINOLAIMIDAE, BRITTONEMATIDAE, CARCHAROLAIMIDAE, TYLENCHOLAIMIDAE, LEPTONCHIDAE, TYLENCHOLAIMELLIDAE, BELONENCHIDAE, AULOLAIMOIIDAE, CAMPYDORIDAE, DIPHTHEROPHORIDAE, TRICHODORIDAE.

Своеобразно подошел к построению системы свободноживущих нематод немецкий ученый Лоренцен [Lorenzen, 1981a]. В основе таксономического деления червей он использовал строение их половой системы. В связи с этим из системы был исключен отряд Acaelolaimida. Часть видов из этого отряда, самки которых имели прямые яичники, переведены в отряд Monhysterida, а виды с антидромными яичниками - в отряд Chromadorida. Кроме того, таксономический анализ Лоренцен проводил на основе большого оригинального материала по традиционным морфологическим признакам нематод: форме отверстия амфидов, расположению и форме головных тангорцепторов, структуре кутикулы и т.д.

Система Лоренцена [Lorenzen, 1981a] (без указания надсемейств и подсемейств).

КЛАСС NEMATODA

ПОДКЛАСС ADENOPHOREA

НАДОТРЯД CHROMADORIA

ОТРЯД CHROMADORIDA

ПОДОТРЯД CHROMADORINA

СЕМЕЙСТВА CHROMADORIDAE, ETHMOLAIMIDAE, NEOTONCHIDAE, ACHROMADORIDAE, CYATHOLAIMIDAE, SELACHINEMATIDAE, DESMODORIDAE,

EPSILONEMATIDAE, DRACONEMATIDAE, MICROLAIMIDAE, APONCHIIDAE, MONOPOSTHIIDAE.

ПОДОТРЯД LEPTOLAIMINA

СЕМЕЙСТВА: LEPTOLAIMIDAE, CHRONOGASTERIDAE, PLECTIDAE, TERATOCERPHALIDAE, PERESIANIDAE, HALIPECTIDAE, AULOLAIMIDAE, RHADINEMATIDAE, TARVAIIDAE, AEGIALOALAIMIDAE, CERAMONEMATIDAE, TUBOLAIMOIDIDAE, PARAMICROLAIMIDAE, OHRIDIIDAE, BASTIANIDAE, PRISMATOLAIMIDAE, ODONTOLAIMIDAE, RHABDOLAIMIDAE.

ОТРЯД MONHYSTERIDA

СЕМЕЙСТВА: MONHYSTERIDAE, XYALIDAE, SPHAEROLAIMIDAE, DESMOSCOLECIDAE, MEYLIDAE, SIPHONOLAIMIDAE, LINHOMOEIDAE, AXONOLAIMIDAE, COMESOMATIDAE, DIPLOPELTIDAE, CONINCKIIDAE

НАДОТРЯД ENOPLIA

ОТРЯД ENOPLIDA

ПОДОТРЯД ENOPLINA

СЕМЕЙСТВА: ENOPLIDAE, THORACOSTOMOPSIDAE, ANOPISTOMATIDAE, PHANODERMATIDAE, ANTICOMIDAE, IRONIDAE, LEPTOSOMATIDAE, OXYSTOMINIDAE, ONCHOLAIMIDAE, ENCHELIDIIDAE

ПОДОТРЯД TRIPYLOIDINA

СЕМЕЙСТВА: TRIPYLOIDIDAE, TOBRILIDAE, TRIPYLIDAE, TRIODONTOLAIMIDAE, RHABDODEMANIIDAE, PANDOLAIMIDAE

ОТРЯД TREFUSIDA

СЕМЕЙСТВА: TREFUSIDAE, ONCHULIDAE, LAURATONEMATIDAE, XENELIDAE

ОТРЯД DORYLAIMIDA

ПОДОТРЯД BATHYODONTINA

СЕМЕЙСТВА: BATHYODONTIDAE, CRYPTONCHIDAE, MONONCHULIDAE, DIPHTHEROPHORIDAE, TRICHODORIDAE, ISOLAIMIDAE, ALAIMIDAE

ПОДОТРЯД MONONCHINA

ПОДОТРЯД DORYLAIMINA

Система, разработанная русскими нематодологами [Малахов, Рыжиков, Сонин, 1982], близка к системе нематод Пирса [Pearse, 1942]. Авторы подразделяют класс нематод на 3 подкласса: Enoplia, Chromadoria, Rhabditia, имея в виду все более укореняющуюся тенденцию присваивать таксонам высшего ранга названия, производные от наименований таксонов низших рангов. Но, в отличие от Пирса, в данной системе повышено число высших таксонов (отрядов, подотрядов, надсемейств) и, в ряде случаев, увеличен их объем.

Система нематод В.В. Малахова, К.М. Рыжикова, М.Д. Сонина
[Малахов и др., 1982]

(без указания таксонов зоопаразитических форм)

К Л А С С NEMATODA

ПОДКЛАСС ENOPLIA

ОТРЯД ENOPLIDA

ПОДОТРЯДЫ: ENOPLINA, ONCHOLAIMINA, TOBRILINA, TRIPYLOIDINA

ОТРЯД MONONCHIDA

НАДСЕМЕЙСТВА: BATHYODONTOIDEA, MONONCHOIDEA

ОТРЯД DORYLAIMIDA

ПОДОТРЯДЫ: DORYLAIMINA, DIPHTHEROPHORINA

ПОДКЛАСС CHROMADORIA

ОТРЯД CHROMADORIDA

ПОДОТРЯДЫ: CHROMADORINA, CYATHOLAIMINA

ОТРЯД MONHYSTERIDA

ПОДОТРЯДЫ: MONHYSTERINA, LINHOMEINA, SIPHONOLAIMINA

ОТРЯД DESMODORIDA

ПОДОТРЯДЫ: DESMODORINA, DRACONEMATINA, CERAMONEMATINA

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA

СЕМЕЙСТВА: ARAEOLAIMIDAE, AXONOLAIMIDAE, DIPLOPELTIDAE, COMESOMATIDAE

ОТРЯД PLECTIDA

НАДСЕМЕЙСТВА: PLECTOIDEA, LEPTOLAIMOIDEA, HALIPECTOIDEA

ОТРЯД DESMOSCOLECIDA

НАДСЕМЕЙСТВА: DESMOSCOLEOIDEA, MEYLIOIDEA, GREEFFIELLOIDEA

ПОДКЛАСС RHABDITIA

ОТРЯД RHABDITIDA

ПОДОТРЯДЫ: CERHALOBINA, RHABDITINA, DRILONEMATINA

ОТРЯД TYLENCHIDA

ПОДОТРЯДЫ: APHELENCHINA, TYLENCHINA

В последнее десятилетие происходит интенсивная разработка естественной системы свободноживущих нематод. Она базируется на серьезных исследованиях организации нематод на макро-морфологическом уровне [Белогуров, Белогурова, 1975, 1988; Белогуров, Линстова, 1977; Малахов, 1977, 1986; Малахов, Овчинников, 1980; Белогуров, 1980, 1985а, 1985б; Чесунов, 1990; Lippens, 1978 (1979); Lorenzen, 1978а, 1981а, 1981б], данных по электромикроскопическому изучению червей [Малахов, 1978; Юшин, 1988; Юшин, Малахов, Чесунов, 1988] и исследований по изучению функций отдельных органов и систем нематод [Riemann, 1977; Lorenzen, 1978б, 1986]. Основной упор делается на

изучении редких видов и видов, образующих группы (рода, подсемейства, семейства), которые не находят постоянного места в системе нематод. Таких групп пока довольно много, это так называемые "блуждающие таксоны", по терминологии С.Я. Цалолыхина [1988].

Проблема происхождения нематод и их положение в системе животного царства обсуждались в литературе неоднократно [Парамонов, 1937б, 1962; Малахов, 1986; Chitwood, Chitwood, 1950; de Coninck, 1965]. Круглых червей сравнивали с гастротрихами, коловратками, аннелидами, членистоногими, плоскими червями и даже с иглокожими. В настоящее время большинство нематодологов придерживаются мнения о близости нематод к гастротрихам и происхождения обеих групп от общего предка [Парамонов, 1937б, 1962; Беклемишев, 1976; Малахов, 1986]. Тщательный анализ морфологической организации различных групп первичнополостных червей, проведенный В.В. Малаховым [1986], показал, что две близкородственные группы Nematoda и Gastrotricha составляют единый тип Nemathelminthes, ведущий начало от древних предков билатеральных животных (Bilateria) и представляющий самостоятельно эволюционировавший ствол, близкий к стволу Spilaria.

В вопросе о том, какую группу нематод считать наиболее примитивной и близкой к изначальной, исходной форме круглых червей, у ученых также нет общего мнения. Разногласия возникают, во-первых, по поводу первичной сферы обитания круглых червей, их прародины (море, пресные воды, почва), во-вторых, какие морфологические признаки в организации червей считать первичными, изначальными, и, в-третьих, если эти признаки выделены, то как оценить их значимость для нормальной жизнедеятельности организма, т.е. какие из них более важные, а какие второстепенные.

На наш взгляд, довольно хорошо аргументирована гипотеза о первичности почвенных форм нематод, предложенная Читвудами [Chitwood, Chitwood, 1950]. Они считают, что круглые черви, как самостоятельная группа животных, сформировалась в наземных условиях (в болотах), в очагах сапробиотического распада органического материала растительного происхождения. По их мнению, древние нематоды по морфологической организации близки к современным видам из родов *Rhabditis* и *Plectus*. Предки плектид в свою очередь дали начало всем свободноживущим Arhasmidia, а черви семейства Rhabditidae являются родоначальниками Phasmidia. На большом сравнительно-анатомическом материале Читвуды показали, что наиболее примитивными признаками нематод являются: трубчатая, "плектоидно-рабдитоидная" стома; пищевод, несущий бульбус с дробильным аппаратом; разветвленная ренетта и т.д.

Эту гипотезу поддержал и развил Герлах [Gerlach, 1963, 1966]. В частности, он считал, что нематоды возникли в древних, сильно заболоченных, мелких солоноватых водоемах, расположенных на границе море суша. Организация пранематод была близка к насто

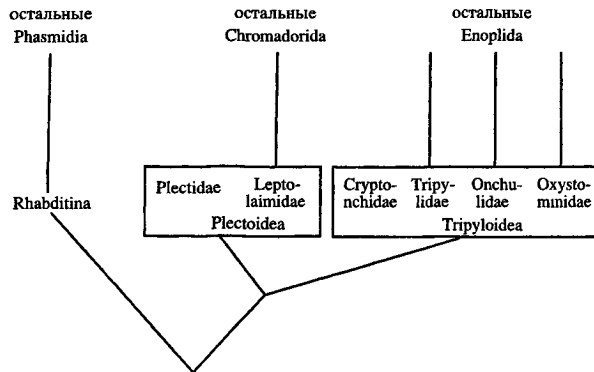


Рис. 1. Схема филетических отношений в классе Nematoda (по: Gerlach, 1966).

ящим рабдитидам (рис. 1). Герлах провел подробный анализ строения ротовой полости и амфидов свободноживущих нематод, из которого явствует, что наиболее примитивна стома и округлое отверстие амфидов рабдитид.

Но все же большинство исследователей, занимающихся изучением этой группы считают наиболее примитивными и исходными формами свободноживущих морских нематод [Филиппьев, 1921, 1934а; Парамонов, 1962; Платонова, 1976; Малахов, 1981; Hymen, 1951; Maggenti, 1970, 1971; Andrassy, 1974, 1976]. По мнению этих ученых море — это колыбель жизни нематод. В море они возникли и там же сформировались основные морфологические признаки, которые их характеризуют. Но все же существуют разногласия по поводу, какую именно группу морских нематод считать наиболее примитивной и арханной. И.Н. Филиппьев [Филиппьев, 1921, 1934а] и его последователи [Платонова, 1976; Малахов, 1986; Белогузов, Белогузова, 1988] предполагают, что такой группой являются эноплиды (отряд Enoplida), точнее, низшие эноплиды (надсемейство Leptosomatoidea). Основной аргумент для подобного утверждения — нематоды данного надсемейства наиболее полно и вместе с тем наиболее просто организованные формы [Филиппьев, 1921]. Кроме того, В.В. Малахов сравнительно недавно обнаружил, что эмбриональное развитие эноплид, в отличие от других групп нематод, несет черты примитивности [Малахов, 1986].

Андраши (Andrassy, 1974, 1976), признавая морских свободноживущих нематод исходной группой круглых червей, утверждает, что

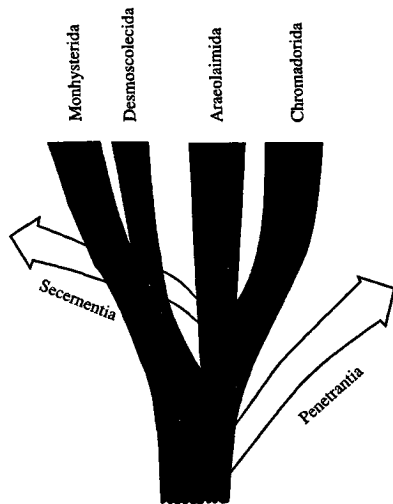


Рис. 2. Схема филетических отношений между отдельными отрядами в классе Nematoda (по: Andrassy, 1974).

наиболее примитивно организованы водные монхистериды (отряд Monhysterida) (рис. 2). К данному выводу он пришел, изучая морфологическую организацию всех групп свободноживущих нематод и воссоздав на основе этого прообраз анцестральной формы. Морфологически этот образ оказался наиболее близок к свободноживущим нематодам отряда Monhysterida.

1.2. ПОЛОЖЕНИЕ ПРЕСНОВОДНЫХ И ПОЧВЕННЫХ ФОРМ ЧЕРВЕЙ В СИСТЕМЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ ОТДЕЛЬНЫХ ОТРЯДОВ НЕМАТОД

О Т Р Я Д Е Н O P L I D A

Число видов свободноживущих круглых червей отряда Enoplida, обитающих в пресной воде, мху и почве, сравнительно невелико и большинство из них встречаются довольно редко. Вызывает удивление их большое морфологическое разнообразие при общем примитивном плане строения. Большинство исследователей объясняет это тем, что они являются древними, реликтовыми формами [Филиппев, 1918–1921; Цалолихин, 1983; Gerlach, 1963].

В отряд Enoplida входят круглые черви, характеризующиеся следующими основными морфологическими признаками. Они имеют три или шесть губ (или они отсутствуют). Кутикула в основном гладкая. Головные тангорцепторы расположены в два или три круга. Последние два круга представлены щетинками, причем шесть щетинок второго круга всегда длиннее четырех щетинок третьего круга. Отверстия амфидов, как правило, карманообразные, реже иной формы. Пищевод мускулистый, в большинстве случаев, цилиндрический. Ротовая полость разнообразна по форме, часто вооружена зубами, челюстями, онхами. Половые трубки самок парные, реже непарные; яичники антидромные, в исключительном случае прямые. Спиккулы парные, имеется рулек, реже он редуцирован. Супплементы имеются или отсутствуют.

Систематическое положение пресноводных и почвенных форм в системе отряда до сих пор не упорядочено. Лоренцен [Lorenzen, 1981a] размещает их в двух отрядах, Trefusiida и Enoplida подкласса Enoplia. Малахов [1986] рассматривает эти формы в составе двух подотрядов: Tobrillina и Enoplina (в отряде Enoplida). Более логичен Андраши [Andrassy, 1976], который объединяет их в рамках одного подотряда Enoplina, но обособляет от ближайших родственников, нематод подотряда Tripyloidina, которых он вводит в состав отряда Araeolaimida.

Автор [Гагарин, 1992б] помещает всех пресноводных и почвенных эноплид, также как и наиболее примитивно устроенных морских эноплид в подотряд Tripylina.

Таким образом, в данный таксон включены мелкие эноплиды, лишенные склеротизированной головной капсулы и не обладающие мощным ротовым вооружением (челюстями, очень крупными зубами и онхами).

В подотряде Tripylina выделены 3 надсемейства: Tripyloidoidea, Filipjev, 1918, Ironeoidea de Man, 1876 и Tripyloidea de Man, 1876. В первое вошли морские, пресноводные и почвенные нематоды, имеющие гладкую кутикулу, три губы, цилиндрический пищевод, щелевидную или бочковидную стому и лишенные кардиальных желез. В состав второго включены пресноводные, почвенные, реже морские формы, имеющие как правило гладкую кутикулу и три губы, пищевод с явным базальным утолщением, трубчатую стому и лишенные кардиальных желез. Третье надсемейство составляют исключительно пресноводные и почвенные виды. Кутикула у них, как правило, кольчатая; пищевод, за редким исключением, равноутолщен по всей своей длине; у громадного большинства шесть губ; стома разнообразна по форме (щелевидная, бочковидная, воронковидная, трубчатая); кардиальные железы всегда имеются. Более подробная морфологическая характеристика нематод подотряда Tripylina приводится в таблице 1.

Надсемейство Tripyloidea объединяет шесть семейств.

В семейство Oxyostominae входят морские нематоды, передний конец которых сильно сужен, отверстия амфидов продолговатые или сильно вытянутые, ротовая полость слабо развита,

Морфологическая характеристика нематод семени подотряда Tryptulina

Семейство	Строение кутикулы	Количество губ	Форма головных щитков 2 и 3 круга	Форма отверстия амфидов	Строение стомы	Каринальные железы	Каудальные железы и спиннерета	Суппелменты самцов
Надсемейство Tryptoloidea								
Oxyceriniidae	Гладкая	3	Щетинковидные, разобщены	Продолговато-овальные, продольно-выгнутые	Щелевидная, воронковидная, без оных и зубов	Отсутствуют	Имеются	Отсутствуют
Alamidae	"	"	Папилловидные	Поровидные, щелевидные, спиральные	Щелевидная, без оных и зубов	"	Отсутствуют	Папилловидные, малочисленные
Trefusidae	Гладкая, тонко-кольчатая	"	Щетинковидные, разобщены	Округлые, овальные, спиральные	Щелевидная, коническая, бочковидная, без оных и зубов	"	Неясно	Папилловидные, многочисленные
Tubolaimoidae	Тонко-кольчатая	"	"	Округлые, петлевидные	Щелевидная, без оных и зубов	"	Имеются	Отсутствуют
Simpliconematidae	"	"	Щетинковидные, сближены	Спиральные	Щелевидная без оных и зубов	"	"	Отсутствуют
Tryptuloidae	Гладкая	"	"	Округлые, овальные, спиральные	Бочковидная, с оными	"	"	Отсутствуют
Надсемейство Itonoidea								
Aulolaimidae	"	Неясно	Папилловидные	Щелевидные, овальные, спиральные	Трубчатая, без оных и зубов	"	Отсутствуют	Папилловидные, малочисленные
Itonidae	"	3	Щетинковидные, папилловидные	Карманообразные	Трубчатая, с 3 или 4 зубами	"	Имеются или отсутствуют	Отсутствуют или щетинковидные
Rhabdolaimidae	Гладкая	3?	Папилловидные	Карманообразные	Трубчатая, с 3 зубами	Отсутствуют	Имеются	Отсутствуют
Odontolaimidae	Кольчатая	3	Щетинковидные	Округлые	Трубчатая, с колючевидным зубом	"	Отсутствуют	Самцы неизвестны
Надсемейство Tryptuloidea								
Tryptulidae	"	"	Щетинковидные, папилловидные, разобщены или сближены	Карманообразные	Щелевидная, с оными	Имеются	Имеются	Папилловидные, многочисленные
Oncholidae	"	6	Щетинковидные, разобщены	Щелевидные, карманообразные	Бочковидная, с зубами	"	Отсутствуют	"
Valanidae	"	"	Щетинковидные, сближены	Щелевидные, овальные	Щелевидная, без оных и зубов	"	"	"
Tobnidae	"	"	Папилловидные	Овальные	Воронковидная, с зубами	"	Имеются	Самцы неизвестны

Таблица 1 (окончание)

Семейство	Строение кутанкулы	Количество губ	Форма головных тангорцеptоров 2 и 3 круга	Форма отверстия амфидов	Строение стомы	Каринальные железы	Каудальные железы и спиннерета	Суппленменты самцов
Prismatolaimidae	"	"	Щетинковидные, разобщены или сближены	Щелевидные, овальные	Бочковидная, с онхами	"	Отсутствуют	Папилловидные, многочисленные
Tobrilidae	Гладкая, кольчатая	"	Щетинковидные, сближены	Карманообразные	"	"	Имеются	Альвеоларные
Cryptonchidae	Гладкая	"	Папилловидные	"	Трубчатая, с онхами	"	"	Папилловидные, многочисленные
Monochromadoridae	"	"	"	"	Цилиндрическая, с онхами	"	"	Самцы неизвестны

невооруженная (рис. 3). Это роды *Litinium* Cobb, 1920, *Nemanema* Cobb, 1920; *Oxystomina* Filipjev, 1921; *Talassolaimus* de Man, 1893; *Wieseria* Gerlach, 1956; *Halalaimus* de Man, 1888; *Paroxystomina* Micoletzky, 1924; *Maldivea* Gerlach, 1962.

Черви семейства Alaimidae обитают в пресных водоемах, мху и почве и характеризуются папилловидными головными тангорцеptорами и отсутствием каудальных желез и спиннереты. В семейство входят четыре рода: *Alaimus* de Man, 1880; *Amphidelus* Thorne, 1939, *Etamphidelus* Andrassy, 1977; *Paramphidelus* Andrassy, 1977.

Семейство Trefusiidae объединяет пять морских родов: *Cytolaimium* Cobb, 1920; *Rhabdocoma* Cobb, 1920; *Trefusia* de Man, 1893, *Trefusialaimus* Riemann, 1974 и *Halanonchus* Cobb, 1920. Виды, входящие в эти роды, обладают щелевидной, воронковидной или бочкообразной невооруженной ротовой полостью и круглыми либо спиральными отверстиями амфидов.

В семействе Tubolaimoididae два морских рода: *Tubolaimoides* Gerlach, 1963 и *Chinwoodia* Gerlach, 1956.

В семействе Simpliconematidae один род *Simpliconema* Blome, Schrage, 1985, виды которого ведут морской образ жизни. Они имеют большие спиральные отверстия амфидов и круги головных щетинок у них совмещены.

Семейство Tripyloididae объединяет морские роды *Arenasoma* Yeates, 1967; *Bathylaimus* Cobb, 1894; *Gairleanema* Warwick, Platt, 1973, *Ingenia* Gerlach, 1957; *Paratripyloides* Sch. Stekhoven, 1950; *Tripyloides* de Man, 1886. Основные морфологические признаки, которые объединяют данные рода – бочковидная стома, несущая в своем основании онхи, и скрытоспиральные отверстия амфидов (рис. 3).

Надсемейство Itonoidea объединяет нематод, пищевода у которых образует базальное расширение, стома узкая, длинная и, как правило, вооружена зубами и онхами (рис. 4). В надсемействе четыре семейства.

У нематод, входящих в семейство Aulolaimidae, ротовая полость невооруженная, головные тангорцеptоры в форме папилл, каудальные железы и спиннерета отсутствуют. В семействе три рода, виды которых обитают в пресных водоемах, мху и почве: *Aulolaimus* de Man, 1880; *Pseudoaulolaimus* Imamura, 1931; *Mehdilaemus* Prabha, 1974. В семействе Odontolaimidae единственный пресноводный род *Odontolaimus* de Man, 1880, виды которого имеют в ротовой полости копьевидный зуб.

Нематоды, входящие в семейство Ironidae, характеризуются базальным расширением пищевода и наличием в начале трубчатой стомы трех или четырех подвижных зубов. Сюда входят роды *Ironus* Bastian, 1865; *Conilia* Gerlach, 1956; *Dolicholaimus* de Man, 1888; *Ironella* Cobb, 1920; *Parironus* Micoletzky, 1920; *Pheronus* Inglis, 1966, *Thalassironus* de Man, 1889; *Trissonchulus* Cobb, 1920. Виды первого рода обитают в пресных водоемах, а остальные – морские формы.

Семейство Rhabdolaimidae объединяет виды нематод, имеющие хорошо выраженный базальный бульбус пищевода, трубчатую сто

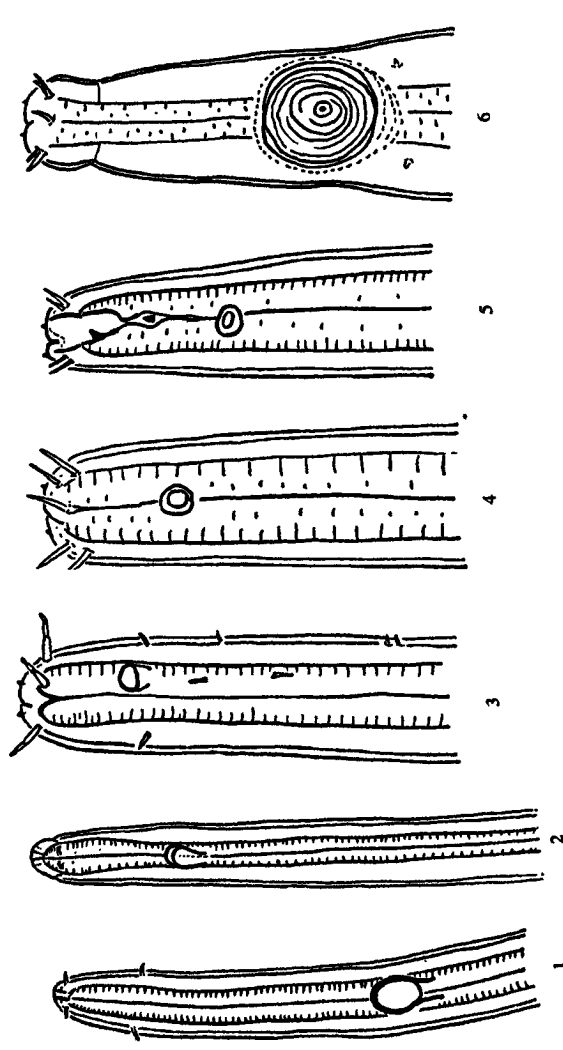


Рис. 3. Строение переднего конца нематод надсемейства Трипулоидея (схематично):

1 — *Oxyostoma* sp. (сем. Оксиостоминидея); 2 — *Amphidelus* sp. (сем. Амфиделиидея); 3 — *Trefusia* sp. (сем. Трефузиидея); 4 — *Tubolaimoides* sp. (сем. Труболаймидея); 5 — *Tripulio* sp. (сем. Трипулоидея); 6 — *Simpliconema* sp. (сем. Смплицонематидея).

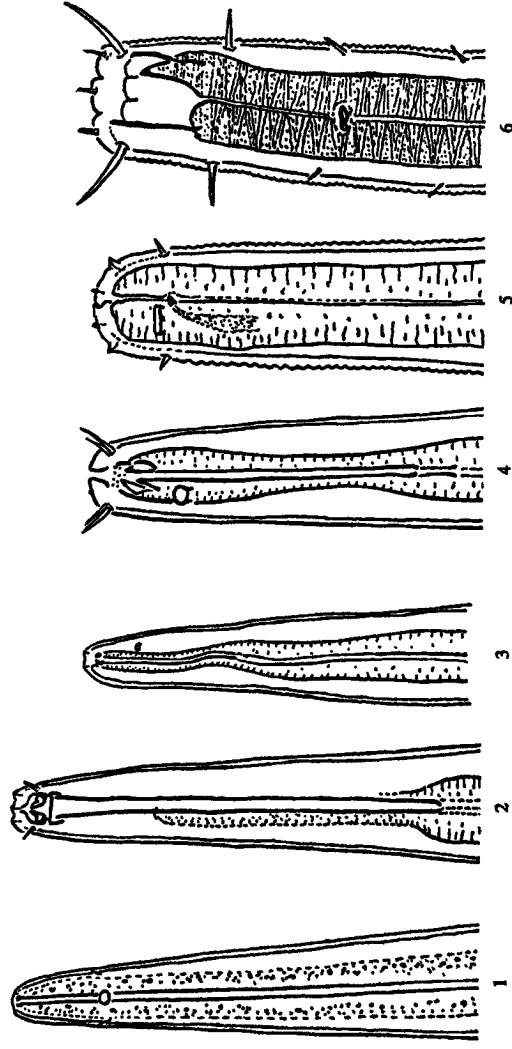


Рис. 4. Строение переднего конца нематод надсемейств Игоноидея

(1-4) и Трипулоидея (5, 6) (схематично):

1 — *Autolaimus* sp. (сем. Аутолаймидея); 2 — *Igonus* sp. (сем. Игоноидея); 3 — *Rhabdolaimus* sp. (сем. Рhabдолаймидея); 4 — *Rhabdolaimus* sp. (сем. Рhabдолаймидея); 5 — *Tripula* sp. (сем. Трипулоидея); 6 — *Onchulus* sp. (сем. Ончулоидея).

му, которая вооружена тремя когтевидными зубами, каудальные железы и длинную ланцетовидную спиннерету. В семействе три рода: два пресноводных – *Rhabdolaimus* de Man, 1880 и *Rogerus* Hoerppli, Chu, 1934 и один морской – *Syringolaimus* de Man, 1888.

В состав надсемейства Tripyloidea включены восемь семейств.

Семейство Tripylidae объединяет четыре рода: *Tripyla* Bastian, 1865; *Paratripyla* Brzeski, 1964; *Trischistoma* Cobb, 1913 и *Tripylina* Brzeski, 1963. Они характеризуются наличием трех губ вокруг ротового отверстия, щелевидной стомой, вооруженной одной или двумя мелкими онхами, кольчатостью кутикулы и подкутикулярного слоя, вследствие чего кажется, что нематоды имеют оболочку из двух слоев кутикулы (рис. 4, 5).

В семейство Tobrilidae включены виды нематод, имеющие своеобразное строение стомы, которая состоит из воронковидной буккальной полости и своеобразных карманов, в которых лежат онхи; супплекменты у самцов везикулярно-папиллоидного типа (альвеолярные). Семейство объединяет роды: *Tobrilus* Andrassy, 1950; *Eutobrilus* Tsalolichin, 1981; *Paratrilobus* Micoletzky, 1922; *Quasitobrilus* Tsalolichin, 1976; *Lamuania* Tsalolichin, 1976; *Kurikania* Tsalolichin, 1976; *Mesotobrilus* Tsalolichin, 1981; *Raritobrilus* Tsalolichin, 1981; *Epitobrilus* Tsalolichin, 1981; *Macrotobrilus* Tsalolichin, 1981; *Brevitobrilus* Tsalolichin, 1981; *Neotobrilus* Tsalolichin, 1981; *Semitobrilus* Tsalolichin, 1981.

Нематоды, включенные в семейство Onchulidae, имеют своеобразное строение базальной части пищевода, где мышечные волокна чередуются с железистой тканью; ротовая полость у них обширная, бочковидная, вооружена зубами или онхами. Семейство объединяет восемь родов: *Cyathonchus* Cobb, 1933; *Kinonchulus* Riemann, 1972; *Limonchulus* Andrassy, 1962; *Onchulus* Cobb, 1920; *Paronchulus* Altherr, 1972; *Pseudonchulus* Altherr, 1972; *Stenonchulus* Schneider, 1940; *Tobriloides* Loof, 1973.

В семействе Prismatolaimidae один род *Prismatolaimus*, виды которого имеют бочковидную ротовую полость, вооруженную в основании онхами.

Семейство Bastianianiidae включает два рода: *Bastiania* de Man, 1976 и *Dintheria* de Man, 1921, виды которых обладают невооруженной щелевидной стомой и отверстием амфидов у них поперечно-вытянутые, овальные.

Нематоды семейства Cryptonchidae в отличие от остальных представителей надсемейства имеют длинную, трубчатую стому. В семействе один род *Cryptonchus* Cobb, 1913.

В состав семейства Tobriliidae входит также один род *Tobrilia* Andrassy, 1967, характеризующийся редукцией головных щетинок и плохо развитой ротовой полостью, несущей мелкие онхи.

Семейство Monochromadoridae включает единственный род *Udonchus* Cobb, 1913, виды которого имеют пищевод с хорошо выраженным базальным бульбусом и головной конец вооружен папилло-выми тангорецепторами.

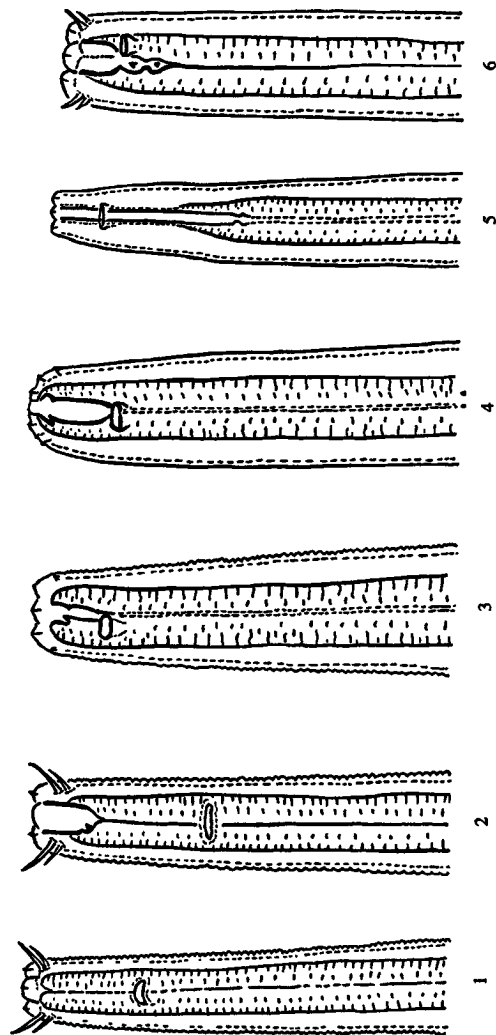


Рис. 5 Строение переднего конца нематод надсемейства Tripyloidea (схематично):

1 – *Bastiania* sp. (сем. Bastianiidae); 2 – *Prismatolaimus* sp. (сем. Prismatolaimidae); 3 – *Tobrilia* sp. (сем. Tobrilidae); 4 – *Tobrilus* sp. (сем. Tobrilidae); 5 – *Cryptonchus* sp. (сем. Cryptonchidae); 6 – *Udonchus* sp. (сем. Monochromadoridae).

Рассмотрев морфологию низших энтопланд можно восстановить (гипотетически) облик анцестральной формы данного отряда. По всей вероятности, она будет довольно близка к образу древней примитивной нематоды в целом (см. рис. 19). Если принять общепринятую гипотезу, что данная форма обитала в водной среде, кутикула у нее должна быть визуально гладкой. Хорошо выраженная кольчатость кутикулы, как уже было отмечено выше, наблюдается только у энтопланд, населяющих пресные водоемы и почву. Ротовое отверстие у данной примитивной формы окружено тремя губами. Изначально энтопланды также имели три губы. Как показали исследования [Малахов, 1986], эмбрионы нематод, взрослые особи которых вооружены шестью губами, имеют только три губы. Передний конец должен нести три круга невысоких щетинковидных папилл одинакового размера, причем папиллы второго и третьего кругов должны быть отставлены друг от друга на значительном расстоянии [Малахов, 1986]. Отверстия амфидов округло-овальные, так как данная форма их является изначальной для отверстия амфидов всех нематод [Riemann, 1966]. Пищевод мускулистый, равноутолщен по всей своей длине; кардий без железистых образований. Стома узкая, щелевидная, без зубов и онхов. Каудальные железы и спиннерета, как у водной формы, должны обязательно присутствовать. Половая система самок дидефальная, яйчники противопоставленные, прямые. Супплекменты самцов многочисленные, в форме папилл. Если принять перечисленные признаки, характеризующие древних энтопланд, как плезиоморфии, то морфологическая организация морских нематод, входящих в семейства *Oxystominae* и *Trefusiidae*, более примитивна по сравнению с пресноводными и почвенными червями остальных семейств подотряда. Синапоморфия, на основании которой выделено надсемейство *Tripyloidea* – наличие у червей кардиальных желез. В надсемействе *Ironoidea* синапоморфиями являются базальное расширение пищевода и длинная трубчатая стома. На рисунке 6 показана схема филетических отношений семейств в подотряде. В центре кладограммы помещены семейства с наиболее примитивными формами нематод, а по краям – наиболее морфологически изменившиеся в процессе эволюции. Интересно, что ими оказались *Rhabdolaemidae* и *Monochromadoridae* – семейства, объединяющие очень мелких пресноводных нематод, имеющих гладкую кутикулу и хорошо выраженный бульбус пищевода. Вероятно, прав А.В. Чесунов [1990], утверждающий, что мелкие размеры червей predisполагают появлению у них базального (кардиального) расширения пищевода, что связано с процессом пассивного засасывания пищи.

Кратко остановимся на вопросах эволюции нематод. Посмотрим, как представленная гипотетическая форма энтопланд соответствует данным по филогении червей. По общепринятой в настоящее время гипотезе, нематоды, как самостоятельная группа низших червей, сформировалась еще до кембрия [Малахов, 1986; Maggenti, 1971; Siddiqi, 1986]. Скорее всего это были довольно крупные хищники с большой ротовой полостью, вооруженной крупными зубами

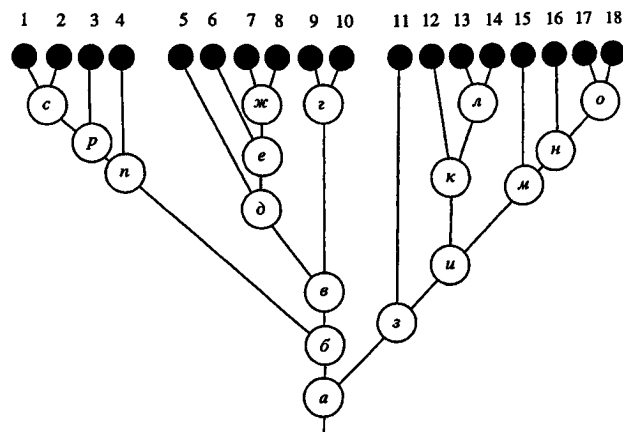


Рис. 6. Схема филетических отношений между семействами в подотряде *Tripylina*. 1–18 – семейства:

1 – *Rhabdolaemidae*, 2 – *Ironidae*, 3 – *Odontolaemidae*, 4 – *Aulolaemidae*, 5 – *Tripyloidea*, 6 – *Simpliconemata*, 7 – *Trefusiidae*, 8 – *Tubulolaemidae*, 9 – *Oxystominae*, 10 – *Alaimidae*, 11 – *Tripylidae*, 12 – *Bastianidae*, 13 – *Tobriidae*, 14 – *Prismatolaemidae*, 15 – *Onchulidae*, 16 – *Tobriidae*, 17 – *Cryptonchidae*, 18 – *Monochromadoridae*, а–р – морфологические признаки (плезио- и апоморфии): а – кардиальные железы отсутствуют либо имеются; б – стома короткая, по форме щелевидная, воронковидная, бочкообразная либо длинная и трубчатая; в – передний конец тела только слегка сужен либо очень сильно; г – каудальные железы и спиннерета имеются либо отсутствуют; д – стома невооруженная либо несет онхи, е – отверстия амфидов небольшие, округлые и петлевидные либо крупные, в форме спирали в несколько витков; ж – супплекменты у самцов отсутствуют либо многочисленные с, папилловидные; з – три или шесть губ; и – головные тангорецепторы в форме щетинок либо папилл; к – стома практически отсутствует, щелевидная либо хорошо развита, бочковидная, л – каудальные железы и спиннерета имеются либо отсутствуют; м – задний конец пищевода мускулистый либо имеет своеобразное строение – мышечные волокна чередуются с железистой тканью; н – кутикула кольчатая либо гладкая, о – пищевод по всей своей длине равноутолщен либо имеет хорошо выраженный базальный бульбус; п – стома невооруженная либо несет онхи или зубы; р – стома вооружена одним копейчидным зубом либо несколькими копейчидными зубами; с – задний конец пищевода только слегка расширен либо имеет хорошо выраженный базальный бульбус

и онхами. Самки имели сложную половую систему: два яйчника и дополнительные железы, соединенные с пищеварительной системой, остатки которой наблюдаются у современных онхолоймин. В кембрии начинается интенсивное развитие морской фауны и флоры, образуются многочисленные новые формы животных и растений [Монин, 1977]. В ордовике и силуре происходит массовый выход животных и растений на сушу и колонизация ее [Монин, 1977; Валентайн, 1981]. По всей видимости этот процесс затронул и свободнотелых морских нематод. Переход организмов из одной среды

обитания в другую сопровождается упрощением их организации в большинстве случаев путем неотении. Данное направление эволюционного развития известно под названием гипоморфоза [Шмальгаузен, 1969]. Этот процесс мог наблюдаться и у нематод, осваивающих биоценозы суши. Произошло общее упрощение организации червей и уменьшение их размеров. Нематоды перешли на питание бактериями, гифами грибов, которые в изобилии покрывали прибрежные участки суши [Монин, 1977; Валентайн, 1981]. Это были примитивные формы червей, от которых впоследствии возникли современные виды отрядов Ecnoprida, Araeolaimida, Monhysterida.

После адаптации к наземным условиям жизни произошла бурная радиальная эволюция. Древние энтопиды пошли по пути увеличения размеров тела, укрепления и развития их ротового аппарата, т.е. по пути формирования организации хищников. Часть из них стала развиваться в морской среде и дала начало современным морским хищникам подотрядов Ecnoprina и Oncholaimina. На суше в континентальных водоемах эволюционные преобразования низших энтопид могли проходить по двум направлениям. Черви одной ветви (надсемейство Igonioidea) выработали узкую трубчатую стому и колющий аппарат. В конечном счете эти морфологические преобразования привели к появлению дорилатид (Dorylaimida). Нематоды второй эволюционной линии (надсемейство Tripuloidea) пошли по пути модификации бочковидной вооруженной стомы. Эта ветвь дала современных тобриид и монихид.

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA

Отряд Araeolaimida обоснован бельгийскими учеными де Конинком и Стеховеном [de Coninck, Stekhoven, 1933]. Основным критерием для его выделения послужили два морфологических признака нематод: четырехрадиальная симметрия в расположении головных щетинок и своеобразная форма отверстия амфидов – исходное спиральное, иногда в форме удлиненной петли. В отряд были включены шесть семейств: Axonolaimidae, Diplopeltidae, Camacolaimidae, Halaphanolaimidae, Plectidae и Tripuloididae, причем последнее как дополнение к пяти основным.

Следует отметить, что последующие публикации полностью проигнорировали обоснование нового отряда червей бельгийскими учеными. Так, Читвуд [Chitwood, 1937], относит семейства Axonolaimidae, Plectidae, Camacolaimidae к подотряду Monhysterata отряда Chromadorida, а Пирс [Pearse, 1942] данные семейства объединяет в рамках подотрядов Axonolaimina и Plectina в отряде Monhysterida. Испанский нематодолог Гадея [Gadea, 1973], вероятнее всего просто незнакомый с работами бельгийских нематодологов, выделяет среди свободноживущих червей отряд Plectida, включая в него пресловутые семейства. Только Герлах и Рима [Gerlach, Riemann, 1973], взявшие на себя огромный труд по составлению каталога видов свободноживущих водных нематод, восстановили от-

ряд Araeolaimida, несколько увеличив его объем, включив туда девять семейств: Teratocephalidae, Plectidae, Rhabdolaimidae, Isolaimidae, Aulolaimidae, Haliplectidae, Leptolaimidae, Bastianidae, Axonolaimidae. Довольно близкий по составу таксонов отряд Araeolaimida приводится в монографии Андраши [Andrassy, 1976]. В то же время Лоренцен [Lorenzen, 1981a] в свою систему свободноживущих нематод не включил данный таксон. Часть его форм, имеющих самок с прямыми яичниками, он объединяет в рамках надсемейства Axonolaimoidea и включает в отряд Monhysterida, а формы, имеющие самок с загнутыми яичниками, оставляет в подотряде Leptolaimina, но помещает их в отряд Chromadorida. Более оригинально разрешили данную проблему Малахов с соавторами [1982]. В их системе круглых червей на базе отряда Araeolaimida (в объеме бельгийских исследователей) сформированы два отряда: Araeolaimida и Plectida. В первый включены формы червей с крупными, иногда гигантскими спиральными или петлевыми амфидами и самцы которых не имеют преанальных суппLEMENTОВ. Сюда вошли семейства Araeolaimidae, Axonolaimidae, Diplopeltidae и Comesomatidae. Во второй отряд были помещены черви, обладающие маленькими амфидами, часто круглыми или в виде простой спирали, и самцы, которых имели преанальные суппLEMENTЫ. Это три надсемейства Plectoidea, Leptolaimoidea, Haliplectoidea.

Автор принимает отряд Araeolaimida как валидный таксон круглых червей, но несколько изменив его морфологический диагноз.

Герлах [Gerlach, 1963] в одной из своих работ анализирует строение ротовой полости свободноживущих нематод (рис. 12). Он обнаружил, что у большинства ареолатид (виды родов *Anaplectus*, *Haliplectus*, *Leptolaimus*, *Araeolaimus*) ротовая полость длинная, вытянутая за счет чрезмерного увеличения длины среднего отдела стомы: про-, мезо-, метастомы. Телостомы у них редуцированы, невооружены. Напротив, у хромадорид (виды родов *Ethmolaimus*, *Microilaimus*, *Metachromadora*, *Algeniella*), наоборот средние отделы стомы редуцированы, но хорошо развита телостомы, которая несет зубы, онхи, разнообразные выросты. Большинство монихтерид практически лишены ротовой полости; она у них слабо кутикулизована, воронковидная (рода *Monhystera*, *Theristus*, *Daptonema*).

Лоренцен [Lorenzen, 1981a], рассматривая пищевод нематод, входящих в состав отряда Araeolaimida, отметил у плектид и лентолатид в его верхнем отделе своеобразные структуры – “трубчатые образования”, которые представляют три сильно кутикулизованные, узкие, резко обособленные лопасти пищевода (рис. 13). Эти два морфологических признака вводятся в диагноз отряда Araeolaimida. Таким образом, исправленный диагноз этого отряда выглядит следующим образом. Нематоды среднего размера. Кутикула кольчатая, иногда ареолирована, реже гладкая. Головные тангорецепторы расположены в три круга, причем первые два представлены папиллами, а третьи – четырьмя щетинками. Если во втором круге есть щетинки, то они всегда короче, чем в третьем круге. Отверстия амфидов круглые, спиральные,

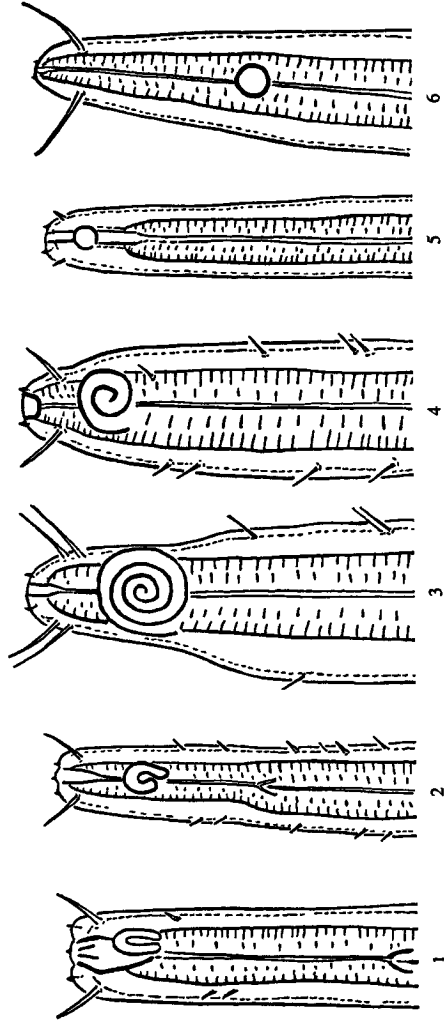


Рис. 7 Строение переднего конца нематод надсемейства Axonolaimoidea (схематично):

1 – *Ax. nolatus* sp. (сем. Axonolaimidae); 2 – *Araeolaimus* sp. (сем. Diploplitidae); 3 – *Cotinckia* sp. (сем. Cotinckidae); 4 – *Cotinckia* sp. (сем. Cotinckidae); 5 – *Cylindrolaimus* sp. (сем. Cylindrolaimidae); 6 – *Maninema* sp. (сем. Persenidae).

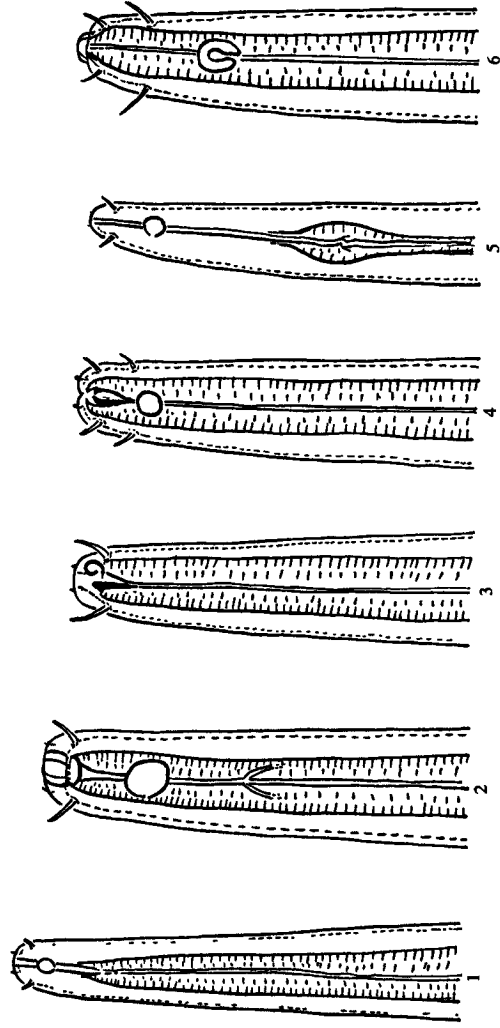


Рис. 8 Строение переднего конца тела нематод надсемейства Leptolaimoidea (схематично):

1 – *Leptolaimus* sp. (сем. Leptolaimidae); 2 – *Rhadinema* sp. (сем. Rhadinemidae); 3 – *Rhadinema* sp. (сем. Rhadinemidae); 4 – *Paramicrolaimus* sp. (сем. Paramicrolaimidae); 5 – *Haliplectes* sp. (сем. Haliplectidae); 6 – *Ceratonema p.* (сем. Ceratonemidae).

петлевидные. Ротовая полость узкая и длинная за счет сильного развития средней части стомы; телостомы редуцированы, без онхов и зубов. Пищевод равноутолщен, цилиндрический или с базальным бульбусом, который может иметь дробильный аппарат. Пищевод, в большинстве случаев, снабжен трубчатыми образованиями. Половые трубки самок парные, прямые или с загибом, антидромные. Кaudальные железы и спиннерета имеются, реже отсутствуют.

Отряд Acaelaimida автор подразделяет на три надсемейства. Надсемейство Axolaimoidea характеризуется тем, что самки червей, входящие в его состав, имеют прямые, без загибов яйцники. Самки червей, входящих в состав двух других надсемейств Leptolaimoidea и Plectoidea, имеют загнутые, антидромные яйцники. В состав надсемейства Plectoidea автор включает нематод, обитающих в пресной воде, мху и почве, которые имеют хорошо выраженный базальный бульбус пищевода, снабженный дробильным аппаратом. Ниже приводится состав и диагнозы надсемейства Plectoidea и подчиненных семейств.

Надсемейство Plectoidea. Диагноз (по: de Coninck, 1965, дополненный автором). Кутикула кольчатая и иногда орнаментирована точками. Головные тангорцепторы в три круга: папилловидные — два круга и третий круг — головные субмедианные щетинки. Ротовая полость удлинённая, слегка расширенная к переднему краю и суженная к заднему, состоит из слитных или разобщенных рабдионов. Пищевод делится на корпус, истмус и терминальный бульбус, снабженный дробильным аппаратом двух типов: спиральным или в форме греческой буквы γ; имеется кардий. Отверстия амфидов овальные (плектоидные), в форме круга, поперечной щели или простой спирали. Ренетта (шейная железа) небольшая, одноклеточная, расположена в области истмуса; ее экскреторный проток кутикулизируют; экскреторная пора имеется. Гиподермальные паралатеральные железы имеются или отсутствуют. Женские гонады парные или продольные; яйцники антидромные. Самцы обладают супплементарными органами — трубчатыми или папилловидными. Кaudальные железы и спиннерета имеются или отсутствуют.

Семейство Plectidae. Диагноз (по: de Coninck, 1965, дополненный [Sanwal, 1965] и автором).

Кутикула кольчатая, но не орнаментирована. Губы нормально развиты, их края не кутикулизируются. Иногда имеются дорсальные и вентральные головные придатки, прикрывающие ротовое отверстие. Стома состоит из слитных рабдионов, расширена к переднему краю и сужена к заднему. Отверстия амфидов в форме круга, поперечной щели, широкого овала или простой спирали. Третий круг головных тангорцепторов включает четыре субмедианные головные щетинки. Терминальный бульбус пищевода снабжен дробильным аппаратом в форме греческой буквы γ. Гиподермальные паралатеральные железы имеются или отсутствуют. Яйцники парные, антидромные. Супплементарные органы самок трубчатые или папилловидные. Кaudальные железы и спиннерета имеются.

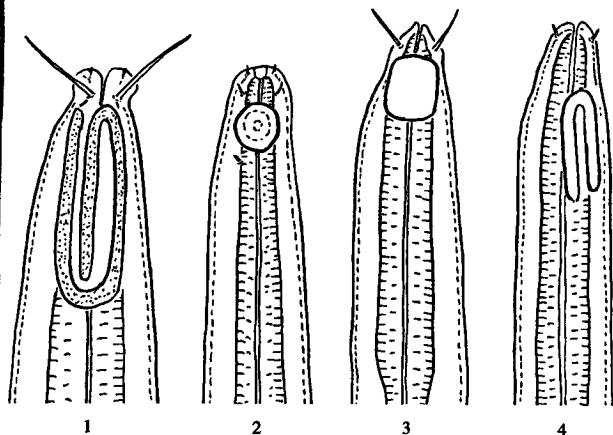


Рис. 9. Строение переднего конца тела нематод надсемейства Leptolaimoidea (продолжение, схематично):

1 — *Tarvaia* sp. (сем. Tarvaidae); 2 — *Aegialoalaimus* sp. (сем. Aegialoalaimidae); 3 — *Cyartonema* sp. (сем. Cyartonematidae); 4 — *Diplopetoides* sp. (сем. Diplopetoididae).

Подсемейство Plectinae. Диагноз (по: de Coninck, 1965). Дорсальные и вентральные головные придатки, прикрывающие ротовое отверстие, отсутствуют.

Роды: *Plectus* Bastian, 1865 (типовой) (рис. 10); *Anaplectus* de Coninck, Sch. Stekhoven, 1933; *Ceratoplectus* Andrassy, 1984; *Chiloplectus* Andrassy, 1984; *Perioplectus* Sanwal in Gerlach, Riemann, 1973.

Подсемейство Wilsonematinae. Диагноз (по de Coninck, 1965). Дорсальные и вентральные головные придатки, прикрывающие ротовое отверстие, имеются.

Роды: *Wilsonema* Cobb, 1913; *Anthonema* Cobb, 1906; *Ereptonema* Anderson, 1966; *Picholaimus* Cobb, 1920; *Tylocephalus* Crossman, 1933; *Wilsereptus* Chawla, Khan, Saha, 1975; *Wilsotylus* Chawla, Khan, Prosad, 1970.

Семейство Teratocephalidae. Диагноз (по de Coninck, 1965, дополненный нами). Кутикула поперечно кольчатая; орнамент кутикулы из точечных склеротий имеется или отсутствует. Голова с шестью обособленными остроконечными губами, края которых сильно кутикулизируются; четыре головные щетинки имеются или отсутствуют. Отверстия амфидов спиральные или поровидные. Стома всегда пятичленная, состоит из отдельных склеротизированных рабдионов. Терминальный бульбус пищевода снабжен дробильным аппаратом в форме греческой буквы γ.

Гонады самок парные или продольные; яичники антидромные. Гиподермальные паралатеральные железы отсутствуют. Каудальные железы и спиннерета отсутствуют.

Роды: *Teratocephalus* de Man, 1876; *Euteratocephalus* Andrassy, 1958 (рис. 10).

Семейство Chronogasteridae. Диагноз. Кутикла кольчатая, но без орнамента. Голова не обособлена; головные бугры слиты с губами в лабиотуберкулы; губные папиллы не явственны. В основании головных бугров расположены четыре головные щетинки. Стома удлинненная, воронковидная, рабдионы не дифференцированы. Отверстия амфидов в форме поперечной щели или спиральные. Терминальный бульбус пищевода с кутиккулизированным спиральным дробильным аппаратом. Гиподермальные паралатеральные железы имеются. Яичник один, передний, антидромный. Супплементарные пресанальные органы самцов трубчатые или папилловидные. Каудальные железы и спиннерета отсутствуют. Единственный род *Chronogaster* Cobb, 1913 (рис. 10).

Ниже приводим перечень надсемейств и семейств, помещенных в состав отряда Araeolaimida, а также название родов, которые содержат виды, обитающие в пресных водоемах, мху и почве.

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA DE CONINCK, STEKHOVEN, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО AXONOLAIMOIDEA FILIPJEV, 1918

Семейство AXONOLAIMIDAE FILIPJEV, 1918. 10 родов, виды которых обитают в море.

Семейство DIPLOPELTIDAE FILIPJEV, 1918. 9 морских родов.

Семейство PERESIANIDAE VITIELLO ET DE CONINCK, 1968. 1 род с единственным видом, обитающим в море.

Семейство CYLINDROLAIMIDAE MICOLETZKY, 1922. Один род, *Cylindrolaimus* de Man, 1880, виды которого обитают во мху, почве и пресных водоемах.

Семейство CONINCKIIDAE LORENZEN, 1981. 1 морской род.

Семейство COMESOMATIDAE FILIPJEV, 1918. 13 морских родов.

НАДСЕМЕЙСТВО LEPTOLAIMOIDEA ORLEY, 1882

Семейство LEPTOLAIMIDAE ORLEY, 1882. 17 родов, из которых 13 содержат чисто морские виды, а в 4 имеются виды, обитающие в пресной воде: *Anonchus* Cobb, 1913; *Aphanolaimus* de Man, 1880; *Paraphanolaimus* Micoletzky, 1923; *Paraplectonemus* Strand, 1949.

Семейство RHADINEMATIDAE LORENZEN, 1981. 1 род с единственным видом, обитающим в море.

Семейство CAMACOLAIMIDAE MICOLETZKY, 1924. 12 морских родов.

Семейство HALIPLECTIDAE CHITWOOD, 1951. 2 морских рода.

Семейство PARAMICROLAIMIDAE LORENZEN, 1981. 1 морской род.

Семейство TARVAIDAE LORENZEN, 1981. 1 морской род.

Семейство AEGIALOLAIMIDAE LORENZEN, 1981. 1 морской род.

Семейство CYARTONEMATIDAE TCHESUNOV, 1990. 2 морских рода.

Таблица 2

Морфологическая характеристика нематод отдельных семейств отряда Araeolaimida

Семейство	Строение кутиккулы	Форма головных тангредипторов 2 и 3 круга	Форма отверстия амфидов	Строение стомы	Строение пищевода	Характеристика яичников	Наличие супплементарных у самцов	Наличие каудальных желез и спиннереты
Надсемейство Axonolaimidea								
Axonolaimidae	Кольчатая	Папиллы + щетинки	Петлевидные, округлые	Коническая, цилиндровидная, с 6 зубообразными структурами	Цилиндровидный, без бульбуса	2 или 1, прямые	Отсутствуют	Имеются
Diplopetidae	Гладкая или кольчатая	Папиллы + щетинки	Петлевидные, спираль в 1 виток	Щелевидная, трубчатая без оных и зубов	"	2, прямые	"	"
Coninckidae	Кольчатая	Щетинки + щетинки	Спираль в 3-4 витка	Коническая, без оных и зубов	Железистый бульбус	"	"	"
Comesomidae	Кольчатая, орнаментированная	Папиллы + щетинки + щетинки	Спираль в 2-4 витка	Щелевидная, чашковидная, с 3 или 6 зубами	Цилиндровидный, без бульбуса	"	Имеются, папилловидные	"
Cylindrolaimidae	Кольчатая	Папиллы + щетинки	Спираль в 1 виток, круглые	Цилиндровидная, без оных и зубов	Цилиндровидный без бульбуса	2 или 1, прямые	Отсутствуют	"
Peresianidae	"	Папиллы + щетинки	Круглые	Короткая трубчатая без оных и зубов	Цилиндровидный, мускулистый, без бульбуса	2, прямые	Отсутствуют или имеются, трубчатые	"

Таблица 2 (окончание)

Семейство	Строение зубулы	Форма голов- ных тангоре- пестров 2 и 3 крута	Форма отвер- стия аμφιδов	Строение стомы	Строение пище- вода	Характери- стика яични- ков	Наличие супплемен- тов у самцов	Наличие каудальных желез и спи- неретты
Надсемейство Leptolaimoidea								
Leptolaimidae	"	Папиллы+ +щетки, папиллы+ +напильи, +щетки+ +щетки	Спиральные, круглые	Воронковидная, трубчатая, без онхов и зубов	Цилиндричес- кий, иногда с бульбусом	2 или 1, антидром- ные	Имеются, трубчатые или па- пилловид- ные	"
Rhadmetidae	Гладкая	Папиллы+ +щетки	Круглые	Чашевидная, поперечные ребра в вести- булуме	Цилиндричес- кий, без буль- буса	2, анти- дромные	Имеются, трубчатые	"
Samacolaimidae	Кольча- тая	Папиллы+ +щетки	Спиральные	Воронковидная, с зубами	Цилиндричес- кий, без буль- буса	2, анти- дромные	Отсутству- ют или имеются	Имеются
Paramicrolaimidae	"	Щетки+ +щетки	Круглые	"	"	"	Имеются папилло- видные	"
Tarvauidae	"	Папиллы+ +щетки	Петлевид- ные	Щелевидная, без онхов и зубов	"	"	Отсутству- ют	"
Hairpectidae	"	Папиллы+ +напильи, папиллы+ +щетки, +щетки+ +щетки	Округлые	Трубчатая, без онхов и зубов	С базальным мускулистым бульбусом	"	Имеются, трубчатые	"
Aegialoalaimidae	Тонко- кольча- тая	Папиллы+ +щетки +щетки+ +щетки	Круглые	Воронковидная, без онхов и зубов	"	"	Имеются, папилло- видные	"
Syartone-matidae	"	Папиллы+ +щетки	Большие, округлые	Маленькая, воронковидная, без онхов и зубов	С железистым бульбусом	"	Отсутству- ют	"
Diploplethodidae	Кольча- тая	Папиллы+ +щетки	Петлевид- ные	Щелевидная, без онхов и зу- бов	"	"	"	"
Seraptonematidae	Кольча- тая, ори- ента- ро- ванная	Папиллы+ +щетки +щетки+ +щетки	Петлевид- ные, округ- лые	Щелевидная, воронковидная, без онхов и зубов	Цилиндричес- кий, без буль- буса	"	"	"
Plectidae	Кольча- тая	Папиллы+ +щетки	Круглые, щелевидные	Надсемейство Plectoidea Воронковидная, бульбус с цилиндричес- ким без онхов и аппаратом зубов	"	"	Имеются, папилло- видные или трубчатые	"
Chronogasteridae	"	Папиллы+ +щетки	Щелевид- ные, спи- ральные	Воронковидная, без онхов и зубов	"	1, анти- дромные	"	Отсутству- ют
Tetrahelminthidae	Кольча- тая, ори- енти- ро- ванная	Папиллы+ +напильи +напильи+ +щетки	Поровид- ные, спи- ральные	"	"	2 или 1, ан- тидромные	"	"

СЕМЕЙСТВО DIPLOPELTOIDIDAE TCHESUNOV, 1990. 1 морской род.

СЕМЕЙСТВО CERAMONEMATIDAE COBB, 1933. 7 морских родов.

НАДСЕМЕЙСТВО PLECTOIDEA ORLEY, 1880.

СЕМЕЙСТВО PLECTIDAE ORLEY, 1880. 12 родов, виды которых обитают в почве, мху и пресных водоемах. Перечень их приведен выше.

СЕМЕЙСТВО CHRONOGASTERIDAE GAGARIN, 1975. Один род, *Chronogaster* Cobb, 1913, виды которого обитают во мху и пресных водоемах.

СЕМЕЙСТВО TERATOCEPHALIDAE ANDRASSY, 1958. Два рода: *Teratocephalus* Cobb, 1876 и *Euteratocephalus* Andrassy, 1958, виды которого обитают во мху, почве и пресных водоемах.

Изучая морфологическую организацию нематод определенного таксона (подкласса, отряда) можно гипотетически воссоздать его анцестральную форму [Andrassy, 1976]. Критический анализ морфологии современных видов червей, входящих в состав отряда Araeolaimida (табл. 2), позволил выделить морфологические признаки, которыми обладали примитивные ареолаймиды. Они следующие: гладкая кутикула; три круга головных тангоресепторов, причем первый и второй круги в форме папилл, а третий – короткие щетинки; стома щелевидная или воронковидная, слабо склеротизированная, без онхов и зубов; отверстия амфидов округлые, скрытоспиральные; пищевод мускулистый, равноутолщен по всей своей длине; кардий небольшой, мускулистый; хвост несет каудальные железы и спиннерету; гонады самок парные, прямые; самцы лишены супплементов. Для современных видов отряда эти признаки являются симплезиоморфиями. Наиболее близки к данной форме представители семейства Cyllindrolaimidae (см. рис. 7), а также виды рода *Manumena* (семейство Peresianidae), которых некоторые исследователи считают промежуточным звеном между отрядами Araeolaimida и Desmoscolecida [Vitiello, de Coninck, 1968; Riemann et al., 1971]. Синапоморфиями для нематод семейств Axonolaimidae и Diplopeltidae является форма отверстия амфидов (в форме согнутой концами вниз трубки) (рис. 7), для червей надсемейства Leptolaimoidea (рис. 8, 9) и Plectoidea (рис. 10) – наличие у самок антидромных яичников, а для последних, кроме того, наличие в базальном бульбусе пищевода дробильного аппарата.

Надсемейство Plectoidea объединяет нематод, обитающих в почве, мху и пресной воде. Можно выделить три основных признака, развитие которых позволило плектонидеям освоить сухопутные биотопы. Это: строение стомы, пищевода, точнее, дробильного аппарата базального бульбуса пищевода и осморегуляторно-эксcretорной системы. Ниже мы попытаемся проследить преобразования данных признаков в рамках надсемейства.

Стомат у плектонид различают три типа стом. Плектонидная стома, свойственная нематодам семейства Plectidae, характеризуется тонкими слитными рабдионами: хейлостома четко выражена, промезо-, мета- и телостома не дифференцированы. Стома тератоцефалид состоит из отдельных обособленных рабдионов: хейло- и про-

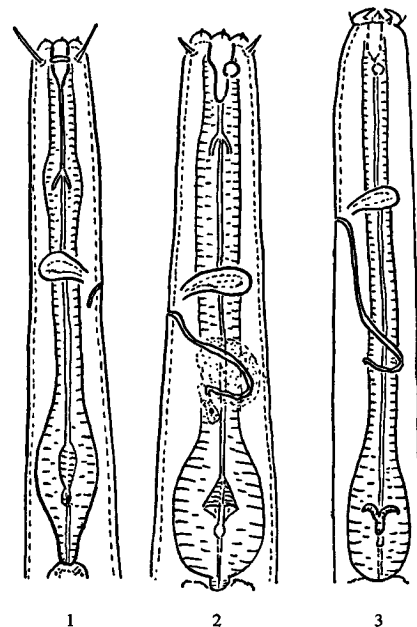


Рис. 10. Строение переднего конца тела нематод надсемейства Plectoidea (схематично):

1 – *Chronogaster* sp. (сем. Chronogasteridae); 2 – *Plectus* sp. (сем. Plectidae); 3 – *Euteratocephalus* sp. (сем. Teratocephalidae).

стома широкие; мезостома суженная, мета- и телостома узкие. Стома хроногастерид удлиненная, воронковидная; рабдионы стомы не дифференцированы.

Тонкостенная воронковидная стома, подобная стоме нематод семейства Chronogasteridae, довольно широко распространена у морских нематод в пределах отряда Araeolaimida (например, у нематод родов *Cyllindrolaimus*, *Odontophora*, *Axonolaimus*, *Assia* и др.). Поэтому у надсемейства первичным типом стомы следует считать цельную, недифференцированную на отдельные рабдионы стому хроногастерид. Следующий этап эволюции стомы – плектонидная стома, где выделены два отдела. А.А. Парамонов [1962] от плектонидной стомы, характерной для обитателей водной среды, выводит значительно

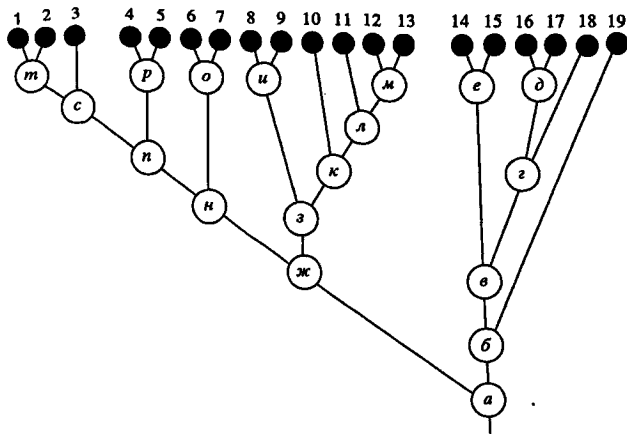


Рис. 11. Схема филетических отношений между семействами в отряде Araeolaimida:

1-19 - семейства: 1 - Teratocephalidae, 2 - Plectidae, 3 - Chronogasteridae, 4 - Haliplectidae, 5 - Aegialolaimidae, 6 - Cyartonematidae, 7 - Diplopeltoideidae, 8 - Camacolaimidae, 9 - Paramicrolaimidae, 10 - Tarvaidae, 11 - Ceramonematidae, 12 - Rhadinematidae, 13 - Leptolaimidae, 14 - Cylindrolaimidae, 15 - Peresianidae, 16 - Diplopeltoideidae, 17 - Axonolaimidae, 18 - Coninckidae, 19 - Comesomatidae. а-т - морфологические признаки (плезно - и апоморфии): а - яичники прямые либо антядромные; б - кутикула без ареолий либо ареолирована; в - отверстия амфидов круглые либо иной формы; г - отверстия амфидов в форме спирали в несколько витков либо в форме согнутой концами вниз трубки; д - стома простая, невооруженная либо вооружена 6 зубовидными структурами; е - соматические щетинки простые либо сидят на цоколях; ж - пищевод равноутолщен по всей своей длине либо имеет базальный бульбус; з - стома невооруженная либо вооружена зубами; и - отверстия амфидов спиральные и расположены в области губ либо круглые и лежат ниже стомы; к - отверстия амфидов круглые, спиральные, причем разрыв в витке спирали направлен вниз, к основанию пищевода либо отверстия амфидов исключительно спиральные и разрыв в витке спирали направлен вверх, к губам; л - кутикула без орнамента либо орнаментирована; м - хейлостома без продольных ребер либо имеет их; н - базальный бульбус пищевода мышечный либо железистый; о - отверстия амфидов округлые либо в форме согнутой вниз концами петля; п - бульбус пищевода без дробильного аппарата либо несет его; р - стома мелкая, воронковидная либо длинная, трубчатая; с - дробильный аппарат спиральный либо в форме греческой буквы "γ"; т - стома состоит из слатных рабдионов либо рабдионы стомы разобщены.

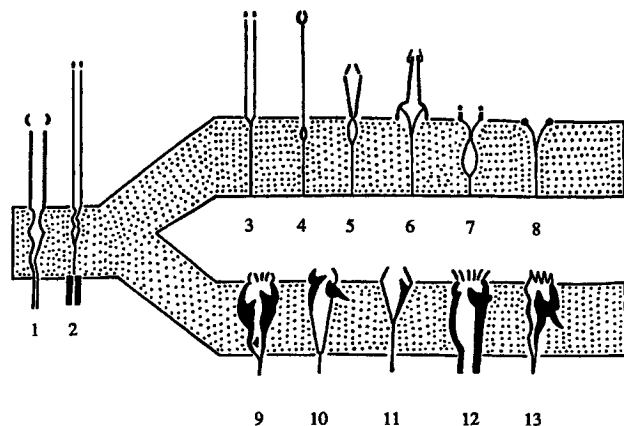


Рис. 12. Типы ротовой полости в подклассе Torqueata (по: Gerlach, 1963).

Пока: 1 - Anaplectus, 2 - Haliplectus, 3 - Leptolaimus, 4 - Araeolaimus, 5 - Axonolaimus, 6 - Siphonolaimus, 7 - Metalinhomoeus, 8 - Theristus, 9 - Microlaimus, 10 - Ethmolaimus, 11 - Spirina, 12 - Metachromadora, 13 - Allgeniella.

При питании сапробиосом нематоды заглатывают комочки детрита, требующие дальнейшего измельчения и механической обработки. Эту функцию исполняет кутикулизованный дробильный аппарат, расположенный в просвете кардиального бульбуса. Данное образование впервые у нематод наблюдается в рамках надсемейства Plectoidea, что, по-видимому, можно считать одним из доказательств того, что данная группа нематод является пионером освоения сапробиотической среды.

У нематод семейства Chronogasteridae дробильный аппарат в форме сильно кутикулизованной спирали. У плектид и тератоцефалид более сложный дробильный аппарат, в форме греческой буквы γ, причем у тератоцефалид он более просто устроен, чем у плектид (рис. 10). Однако, по данным Маженти [Maggenti, 1961], у личинок плектид наблюдается дробильный аппарат в форме простой спирали, подобный таковому у нематод семейства Chronogasteridae. Это доказывает, что спиральный тип дробильного аппарата первичен и, вероятно, был распространен у анцестральных плектонидей. В дальнейшем сложный γ-образный дробильный аппарат развивается у рабдитид, панагроляямид, цефалобид, т.е. у всех типичных почвенных сапробионтов.

Осморегуляторно-эксреторная система. Согласно А.А. Парамонову [1954, 1964], у нематод имеются два типа

более расчлененные стомы рабдитид, диплогастерид и панагроляямид, являющихся типичными почвенными сапробионтами. Расчлененная тератоцефалидная стома, вероятно, является прообразом стомы цефалобид.

Дробильный аппарат. Вторым характерным признаком нематод надсемейства Plectoidea является наличие мускулистого кардиального бульбуса пищевода, несущего дробильный аппарат.

осморегуляторно-экскреторной системы У аденофореи наблюдается массивная ренетта (шейная железа) и паралатеральные и каудальные железы; у сецернентов — развитая ренетта (с боковыми каналами в латеральных гиподермальных валиках) и фазмиды. По Маженти [Maggi, 1961], ренетта плектид дорсо-вентрально уплощена, почти окружает пищевод в районе истмуса; экскреторный проток кутиккулирован почти по всей своей длине; в клетке ренетты он делает две характерные петли; экскреторная пора расположена на вентральной стороне, почти напротив нервного кольца (рис. 10). Длинный кутиккулированный экскреторный проток напоминает таковой у сецернентов. Аналогично построена ренетта у тератоцефалид [Andersson, 1969].

Ренетта плектид и тератоцефалид в эволюции экскреторного аппарата занимает промежуточное положение между мешковидной, свободно лежащей в полости тела шейной железой большинства аденофорей и Н-образным экскреторным аппаратом сецернентов. До недавнего времени у нематод семейства Chronogasteridae не было описано строение ренетты. Лишь в 1965 г. у четырех видов этого семейства были обнаружены экскреторная пора и кутиккулированный экскреторный проток [Loof, Jajrajuri, 1965]. Саму шейную железу эти авторы не видели, но при более детальном изучении анатомии нематод она, несомненно, будет описана. Паралатеральные гиподермальные железы известны у нематод подсемейства Plectinae (*An plectus*, часть видов *Plectus*) и у нематод семейства Chronogasteridae; у тератоцефалид они отсутствуют. Каудальные железы и спиннерета имеются только у плектид.

Таким образом, строение осморегуляторно-экскреторной системы плектидей отвечает в основном таковому аденофорей, но в то же время она имеет ряд существенных отклонений. У плектидей под влиянием богатой органическим веществом среды обитания происходит процесс ломки старого (свойственного типичным Adenophorea) и выработки нового (свойственного типичным Secernentea) осморегуляторно-экскреторного аппарата. Это проявляется в редукции у ряда форм плектидей системы паралатеральных и каудальных желез и преобразовании мешковидной ренетты в сложно построенную шейную железу.

Вероятнее всего, формирование основных отрядов свободноживущих водных нематод (Enoplida, Aegaolaimida, Monhysterida, De mo colecida) проходило примерно в одно время, в начале палеозоя, в период освоения морскими нематодами биоценозов суши и шло на базе примитивных форм, самки которых имели прямые яйчники [Гагарин, Чижов, 1993]. Поэтому и современные водные формы нематод, самки которых имеют прямые яйчники, морфологически просто устроены в рамках своего таксона, чем нематоды, самки которых обладают антидромными яйчниками. Причем первые более широко распространены среди водных нематод. Отряды Monhysterida и Desmoscolecida объединяют нематод только с прямыми яйчниками; в отряде Aegaolaimida самки с прямыми яйчниками входят в состав надсемейства Axonolaimoidea; в отряде Enoplida са-

мок с подобным строением яйчника имеют некоторые виды родов *Halalaimus*, *Cytolaimum*, *Rhabdolaimus*, *Odontolaimus*; в отряде Chromadorida они встречаются в семействе Microalaimidae.

Попробуем проследить экологическую эволюцию ареолаймид в начале палеозоя примитивные формы, морфологически близкие к современным видам семейства Cyndrolaimidae, освоили первичные моховые сообщества и прибрежье соленых континентальных водоемов. Пресных водоемов в то время еще не было. Они появились только в карбоне, а в перми были уже многочисленны и разнообразны [Посохов, 1985]. В мезозое пресные воды заселяются предками современных лептолаймид. Морфологически к ним близки виды родов *Aphanolaimus*, *Paraphanolaimus*, *Paraplectonema*, которые широко представлены сейчас в пресноводных биоценозах и не встречаются в почве и мху [Гагарин, 1991б]. Предки современных плектидей сформировались в мезозое, когда на суше стали господствовать покрытосеменные растения и появился почвенный слой [Филиппов, 1918–1921; Парамонов, 1954, 1962]. В настоящее время виды семейств Plectidae и Teratocephalidae доминируют в моховых сообществах, реже встречаются в пресных водоемах и совсем отсутствуют в соленых.

Хроногастериды, вероятно, рано отделились от основного эволюционного ствола плектидей (рис. 13) и под влиянием сапробиотической среды обитания частично утратили первичную организацию плектидей и в процессе адаптации к среде выработали вторичные морфо-физиологические признаки. К первичным признакам плектидей относятся: наличие паралатеральных гиподермальных желез; круглое отверстие амфидов; спиральный дробильный аппарат; длинные и тонкие головные щетинки; мощный кардий; трубчатые супплекменты у самцов. Вторичные морфологические признаки: щелевидное отверстие амфидов (у некоторых видов); один яйчник; отсутствие каудальных желез и спиннереты; наличие гемизониды (у одного вида).

Тератоцефалиды (семейство Teratocephalidae) — очень интересная и своеобразная группа нематод. По А.А. Парамонову [1964], они несомненно связаны с цефалобонидными группами, но представляют собой очень древнюю ветвь, рано отделившуюся от плектид, вероятно, вблизи рабдитоидного корня, т.е. на ранних стадиях становления плектидных групп. Признавая, что тератоцефалиды занимают некоторое промежуточное положение между Adenophorea и Secernentea, А.А. Парамонов, однако, считал, что данная группа нематод ближе к цефалобонидеям, куда он ее и относил [Парамонов, 1964]. Ряд признаков, действительно, сближает тератоцефалид с сецернентами: строение головной капсулы и стомы; непарные женские гонады и поровидное отверстие амфидов (*Teratocephalus*). Однако эти признаки — вторичные, т.е. развивались у данной группы в процессе приспособления к почвенным условиям. С плектидами их объединяет большое число признаков, которые являются первичными, анцестральными: положение амфидов; круглая форма отверстия амфидов и наличие головных щетинок у *Euteratocephalus*; наличие трубчатых супплекментов у самцов *Euteratocephalus palustris*. Вероятнее всего, тератоцефалиды отделились от основного ствола плек-

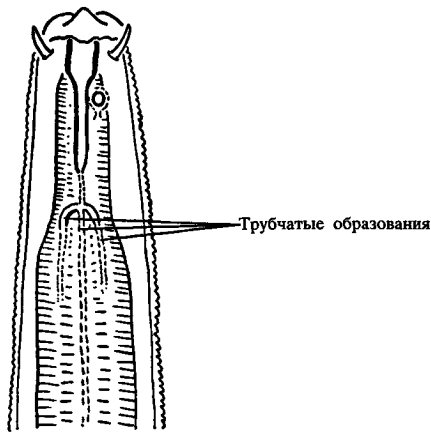


Рис. 13 Передний конец *Plectus palustris* (ориг.).

той ей значительно позже хроногастерид, когда спиральный дробильный аппарат был преобразован в γ -образный.

У нематод семейства Plectidae — основного ствола Plectoidea — в процессе приспособления к условиям обитания в пресной воде и почве также были утрачены некоторые древние анцестральные признаки и приобретены вторичные: вместо спирального дробильного аппарата развились сложные γ -образный дробильный аппарат; у большинства видов редуцировались трубчатые супплементы у самцов и вместо них появились папиллы; у *Anaplectus* и *Periplectus* изменяется структура губной области и стомы. У видов подсемейства Wil onematinae, являющихся типичными обитателями влажной почвы, развились добавочные головные придатки.

Громадную роль сыграли ареоляймиды в становлении почвенной фауны. Предками современных форм отряда Rhabditida, которые являются основным ядром наземной нематодофауны, считаются анцестральные плектоидеи [Филиппев, 1918–1921; Парамонов, 1958, 1962; Гагарин, 1975, 1991б]. Причем, рабдитиды сформировались путем упрощения морфологической организации плектоидей, их личиночного развития (анаболии). На это указывают их мелкие размеры, слабое развитие тангорекцепторов, просто устроенная пищеварительная система, гоомодромный яичник. Впервые это отметил И.Н. Филиппев, который писал: "... Anguillulidae. Редуцированные нематоды личиночного характера..." [Филиппев, 1918–1921, с. 36]. Семейство Anguillulidae — это черви современного отряда Rhabditida.

ОТРЯД MONHYSTERIDA

Этот отряд является одним из основных высших таксонов свободноживущих нематод. Большинство видов, входящих в него, обитает в море и лишь очень немногие живут в пресных водоемах, мху и почве.

Отряд обоснован И.Н. Филиппевым в 1929 г. и признается до сих пор большинством специалистов [Малахов, 1986; Гагарин, 1991б; de Conopck, Stekhoven, 1933; Chitwood, 1937; Pearse, 1942; Cerlach, Riemann, 1973; Andrassy, 1976; Lorenzen, 1981a]. Некоторые разногласия возникали по поводу помещения в состав отряда семейств Comesomatidae и Axonolaimidae [Филиппев, 1929; Lorenzen, 1981a], а также выделения надсемейства Desmoscolecoida в самостоятельный отряд [Lorenzen, 1981a].

Диагноз отряда Monhysterida. Сравнительно мелкие черви. Кутикула гладкая или кольчатая, изредка ареолирована точками, шипами, гребнями. Три круга головных тангорекцепторов, причем второй и третий, как правило, в виде щетинок. Отверстия амфидов круглые, изредка спиральные. Пищевод, в большинстве случаев, равноутолщен по всей своей длине, реже имеется базальное утолщение, как исключение, бульбус. Кардий в ряде случаев длинный, железистый. Яичник, как правило, один, реже парный, но всегда прямой. Семенник один, реже два. Супплементарные органы самцов, за редким исключением, отсутствуют.

В отряд автор включает два надсемейства, содержащих 5 семейств и 78 родов.

ОТРЯД MONHYSTERIDA FILIPIJEV, 1929

НАДСЕМЕЙСТВО MONHYSTEROIDEA DE MAN, 1876

СЕМЕЙСТВО MONHYSTERIDAE DE MAN, 1876. 16 родов, из них лишь в четырех: *Monhyстера* Bastian, 1865; *Eumonhyстера* Andrassy, 1981, *Geomonhyстера* Andrassy, 1981; *Monhyстrella* Cobb, 1918 присутствуют пресноводные и почвенные виды.

СЕМЕЙСТВО XYALIDAE CHITWOOD, 1951. 34 рода и только в трех. *Theristus* Bastian, 1865; *Daptonema* Cobb, 1920; *Hofmanneria* Meyl, 1957 входят пресноводные и почвенные формы.

СЕМЕЙСТВО SPHAEROLAIMIDAE FILIPIJEV, 1918 4 морских рода

НАДСЕМЕЙСТВО SIPHONOLAIMOIDEA FILIPIJEV, 1918

СЕМЕЙСТВО SIPHONOLAIMIDAE FILIPIJEV, 1918. 2 рода, виды которых обитают в море.

СЕМЕЙСТВО LINHOMOEIDAE FILIPIJEV, 1922. 23 рода, из которых только в двух: *Terschellingia* de Man, 1888 и *Andrassya* Brzeski, 1960, имеются пресноводные виды.

Семейства Sphaerolaimidae и Siphonolaimidae содержат исключительно морские формы.

Положение родов *Monhyстера*, *Eumonhyстера*, *Geomonhyстера*, *Monhyстrella* в семействе Monhysteridae, родов *Theristus* и *Deptonema* в

семейства Xyalidae и рода *Trschellingia* в семействе Linhomoeidae ни у кого не вызывает сомнения. В отношении родов *Hofmaenneria* и *Andrassya* и их места в системе отряда имеются разногласия.

Одни исследователи [Алексеев, 1983; Гагарин, 1991б, Gerlach, Riemann, 1973] включают род *Hofmaenneria* в состав семейства Monhysteridae, другие [Andrassy, 1976, 1981] в состав семейства Sphaerolaimidae, а третьи [Lorenzen, 1978, 1981a] в семейство Xyalidae. Это вызвано разной оценкой таксономической значимости некоторых признаков.

Морфологический диагноз рода *Hofmaenneria*: кольчатая кутикула; два круга (6+4) головных щетинок; отсутствие шейных и субголовных щетинок; обширная кутикулизованная стома; один передний яичник и один семенник, расположенный справа от кишки. На наш взгляд (таблица 3), морфологическая организация видов данного рода более всего вписывается в диагноз семейства Xyalidae. Причем в данном семействе имеется род *Sphaerotheristus*, виды которого морфологически очень близки к *Hofmaenneria*. Самки практически идентичны, а самцы отличаются деталями строения спикул и отсутствием рулька.

Род *Andrassya* описан Бржеским [Brzeski, 1960] по особям *A. vivipara*, обнаруженным в одном небольшом водохранилище в Польше. Головной конец червей вооружен шестью нежными щетинками второго круга и четырьмя папиллами третьего. Стома практически отсутствует, но передний отдел пищевода расширен и несет мелкий онх. Задний отдел пищевода имеет базальное расширение. Кардий маленький. Отверстия амфидов карманообразные, но на рисунке в работе Бржеского изображено явно округло-овальное. Яичники парные; в обеих матках многочисленны личинки. Семенники парные. Пора хвостовых желез открывается субтермально. Бржеский [Brzeski, 1960, 1963] отнес этот вид к семейству Tripylidae отряда Euporlida на основании карманообразного отверстия амфидов и наличия в стоме мелкого онха. Но отверстие амфидов всегда трудно различимо и, как уже было сказано, на рисунке у автора оно изображено как округло-овальное. Род *Andrassya* не может быть отнесен к семейству Tripylidae по трем причинам. Во-первых, все черви, входящие в данное семейство, имеют парные андидромные яичники. Во-вторых, у всех известных трипилид пищевод равноутолщен по всей своей длине, без базального расширения. В третьих, все представители этого семейства имеют большие кардиальные железы, отсутствующие у представителей рода *Andrassya*.

Второй вид рода, *A. tundrovi*, найден Гагариным [1991a] в мелководном тундровом водоеме на побережье Кольского полуострова. Вид близок к *A. vivipara*, но имеет круглое отверстие амфидов и онх в стоме отсутствует. Автор поместил его в состав семейства Monhysteridae. Это неверно, так как противоречит диагнозу семейства Monhysteridae по двум признакам (табл. 3): кольчатости кутикулы и наличию у самок парных яичников. Морфологическая организация обоих видов рода *Andrassya* показывает, что этот род следует поместить в состав семейства Linhomoeidae (табл. 3).

Морфологическая характеристика нематод семейства
отряда Monhysterida

Семейство	Строение кутикулы	Головные тангорцепторы 2 и 3 кругов	Отверстия амфидов	Строение стомы	Пищевод	Яичники	Семенники
Надсемейство Monhysterioidea							
Monhysteridae	Гладкая	Щетинки+щетинки папиллы+папиллы	Круглое	Слаборазвитая, невооруженная, реже онхи	Равноутолщен, реже базальное расширение, еще реже бульбус	Всегда 1	Всегда 1
Xyalidae	Кольчатая иногда ареолированная	Щетинки+щетинки	Круглое, реже спиральное	Слабокутикулизованная, невооруженная, реже зубы и онхи	Равноутолщен, реже базальное расширение	"	2, реже 1
Sphaerolaimidae	Кольчатая, иногда ареолированная, реже гладкая	"	Круглое	Бочковидная, вестибулюм почти всегда с ребрами	Равноутолщен, реже базальное расширение	"	"
Надсемейство Siphonolaimoidea							
Siphonolaimidae	Кольчатая	Щетинки+щетинки	Круглое	Узкая, шприцевидная	Хорошо выраженное базальное утолщение	Всегда 1	Всегда 1
Linhomoeidae	Кольчатая, реже гладкая	Щетинки+щетинки папиллы+папиллы	Круглое, скрыто-спиральное в 1 или 2 контура	Слабо или хорошо развита, без зубов и онхов	Почти всегда базальное расширение	2, реже 1	2, реже 1

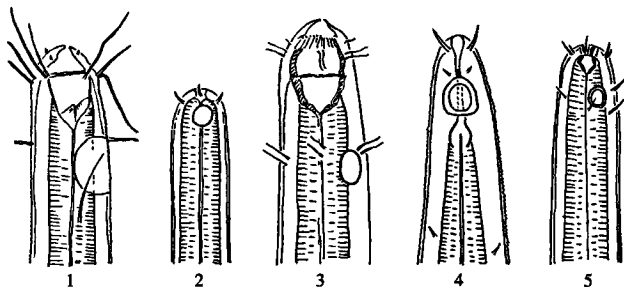


Рис. 14 Строение переднего конца тела нематод отряда Monhysterida (схематично): 1 – *Parelalia* sp. (сем. Xyalidae); 2 – *Monhystera* sp. (сем. Monhysteridae); 3 – *Sphaerolaimus* sp. (сем. Sphaerolaimidae); 4 – *Siphonolaimus* sp. (сем. Siphonolaimidae); 5 – *P. a. rhomoeus* sp. (сем. Linhomoeidae).

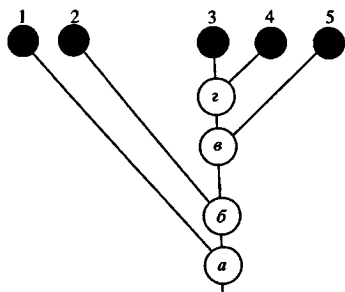


Рис. 15 Схема филогенетических отношений между семействами в отряде Monhysterida 1–5 – семейства:

1 – Linhomoeidae, 2 – Siphonolaimidae, 3 – Xyalidae, 4 – Sphaerolaimidae, 5 – Monhysteridae а з – морфологические признаки (плезно – и апоморфии): а – два либо один яичник б – стома узкая шприцевидная либо иной формы; в – кутикула кольчатая либо гладкая г – стома слабо развитая, воронковидная либо обширная и кутикулизованная.

Если принять за основу гипотезу [Andrassy, 1976; Гагарин, 1991б], согласно которой все отряды свободноживущих нематод имеют общий корень и сформировались примерно в одно время, то анцестральные монхистериды обладали следующими морфологическими признаками: кольчатой кутикулой; отверстия амфидов круглые; пищевод равноутолщен по всей своей длине; стома слабо развит, без онхов и зубов; яичники парные, прямые; семенники парные. В таком случае, морфологически более примитивные в отряде

являются черви семейства Linhomoeidae (табл. 3, рис. 14). Симплезиоморфным признаком для них является наличие у самок парных яичников, а апоморфиями – почти всегда имеющиеся базальное расширение пищевода и длинный железистый кардий, лизис кончика хвоста, наблюдающийся у некоторых видов. В семействе Monhysteridae апоморфием следует считать гладкую кутикулу; в семействе Sphaerolaimidae – боковую кутикулизованную ротовую полость; в семействе Siphonolaimidae – узкую, шприцевидную стому (табл. 3, рис. 15).

Вероятнее всего, проникновение морских форм Monhysterida в континентальные водоемы и адаптация их к существованию в пресной воде проходила постоянно, начиная с палеозоя [Цалолыхин, 1984, 1989; Гагарин, 1991г]. По-видимому, первыми вселенцами в континентальные водоемы были предки червей, входящих в семейство Monhysteridae, так как представители именно этого семейства морфологически более сильно уклонились от анцестрального облика монхистерид и экологически связаны в настоящее время с пресными и солоноватыми водоемами. Поэтому, виды родов *Eumonhystera*, *Geomonhystera* и *Monhystrella* автор относит к палеолимнической группе нематод. В мезолимническую группу включает исключительно обитателей пресных вод (рода *Monhystera*, *Hofmaenneria*, *Andrassy*). К недавним морским вселенцам в пресные воды относим виды родов *Theristus*, *Daptonema*, *Terschellingia* (неолимническая группа) [Гагарин, 1991г].

О Т Р Я Д CHROMADORIDA

Отряд Chromadorida Chitwood, 1933 – один из наиболее богатых видами таксон свободноживущих водных нематод. В его состав входит около 1300 видов из 200 родов [Цалолыхин, 1989; Riemann, Gerlach, 1973]. Большое количество видов обитает в морях и соленых континентальных водоемах; в пресной воде встречаются 33 вида из 8 родов [Andrassy, 1984].

Отряд был обоснован Читвудом [Chitwood, 1933]. Первоначально в его состав входили виды червей, которые в настоящее время объединены в четырех отрядах подкласса Torquentea: Monhysterida, Desmoscolecida Araeolaimida, Chromadorida. Впоследствии, после публикации бельгийской системы [de Coninck, Stekhoven, 1933] и выделения отрядов Monhysterida, Araeolaimida и Desmoscolecida, состав и объем этого таксона принял примерно тот состав и объем, который имеет и по сей день.

В последние два десятилетия опубликован ряд работ, посвященных разработке естественной системы водных свободноживущих нематод [Малахов, 1986; Gerlach, Riemann, 1973; Andrassy, 1976; Lorenzen, 1981a], причем состав и объем отряда Chromadorida представлен в них по-разному. Немецкие ученые Герлах и Рман [Gerlach, Riemann, 1976] вслед за де Конингом [de Coninck, 1965] выделяют из состава отряда десмодорид, возведя их в ранг самостоя-

тельного отряда Desmodorida. Андрaши [Andrassy, 1976] оставляет целостность отряда Chromadorida и подразделяет его на четыре подотряда: Desmodorina, Draconematina, Cyatholaimina, Chromadorina. Довольно свособразно подошел к решению таксономии хроматорид Лоренцен (Lorenzen, 1981a). Он ликвидировал отряд Acaelaimida, а ареолаймид, имеющих самок с антидромными яичниками, включил как подотряд Leptolaimina в состав отряда Chromadorina. Кроме того, он вывел из состава второго подотряда Chromadorina семейства Comesomatidae и Ceramonematidae. Первое он поместил в состав отряда Monhysterida, а второе в подотряд Leptolaimina отряда Chromadorida. Малахов [1986] признает отряд Chromadorida с двумя подотрядами: Chromadorina и Cyatholaimina и отряд Desmodorida с тремя подотрядами: Desmodorina Draconematina Ceramonematina.

Автор принимает следующее таксономическое деление отряда Chromadoridae.

О Т Р Я Д CHROMADORIDA CHITWOOD, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО MICROLAIMOIDEA MICOLETZKY, 1922

СЕМЕЙСТВО MICROLAIMIDAE MICOLETZKY, 1922. 7 родов, виды которых обитают в море и солоноватых водоемах.

СЕМЕЙСТВО APONCHIDAE GERLACH, 1963. 2 морских рода.

НАДСЕМЕЙСТВО CYATHOLAIMOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВО CYATHOLAIMIDAE FILIPJEV, 1918. 24 рода, виды которых обитают в море и солоноватых континентальных водоемах. Виды одного рода, *Achromadora* Cobb, 1913, обитают в пресных водоемах, реже во мху и сырой почве.

СЕМЕЙСТВО ETHMOLAIMIDAE FILIPJEV ET SCH. STEKHNOVEN, 1941. 2 рода, один, *Ethmolaimus* de Man, 1880 — пресноводный, второй — морской.

СЕМЕЙСТВО SELACHINEMATIDAE COBB, 1915. 15 морских родов.

НАДСЕМЕЙСТВО CHROMADOROIDEA FILIPJEV, 1917.

СЕМЕЙСТВО CHROMADORIDAE FILIPJEV, 1917. 40 родов, виды которых живут в водной среде. Отдельные виды 5 родов: *Chromadorita* Filipjev, 1922; *Dichromadora* Kreis, 1929; *Prochromadora* Filipjev, 1922; *Punctodora* Filipjev, 1922; *Chromadorina* Filipjev, 1918 обитают в пресных водоемах.

НАДСЕМЕЙСТВО DESMODOROIDEA FILIPJEV, 1922

СЕМЕЙСТВО DESMODORIDAE FILIPJEV, 1922. 24 рода, виды которых обитают в море. Виды одного рода, *Prodesmodora* Micoletzky, 1923 обитают в пресных водоемах.

НАДСЕМЕЙСТВО DRACONEMATOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВО DRACONEMATIDAE FILIPJEV, 1918. 11 морских родов.

СЕМЕЙСТВО EPSILONEMATIDAE STEINER, 1927. 6 морских родов.

НАДСЕМЕЙСТВО MONOPOSTHOIDEA FILIPJEV, 1934

СЕМЕЙСТВО MONOPOSTHIDAE FILIPJEV, 1934. 4 рода, виды которых обитают в морях и солоноватых континентальных водоемах.

Диагноз отряда Chromadorida. Довольно мелкие черви. Кутикула кольчатая, иногда приобретает вид чешуй и черепиц, довольно часто ornamentирована склероциями в виде точек, бляшек, пузырей.

Таблица 4

Морфологическая характеристика нематод отдельных семейств отряда Chromadorida

Семейство	Строение кутикулы	Форма головных тегасенсаторов 2 и 3 круга	Вооруженные стомы	Форма отверстия амфидов	Наличие базального бугорка пищевода	Характеристика яичников	Количество семенников
Microtalmidae	Кольчатая, реже гладкая, изредка ornamentированная	Щетинки+щетки, папиллы+щетки	Дорзальный зуб и 2 субентеральных	Круглые, скрыгоспиральное	Есть	2 прямые	2, очень редко 1
Aponchidae	Кольчатая, реже гладкая	Папиллы+щетки	"	Круглые	"	1 прямой	1
Chromadoridae	Кольчатая, ornamentированная	Папиллы+щетки, щетинки+щетки	3 зуба, дорзальный чаще более крупный	Округло-овальное поперечно вытянутое	"	2 антидромные	"
Cyatholaimidae	"	Щетинки+щетки, папиллы+щетки, папиллы+папиллы	Дорзальный зуб большой, субентеральные часто отсутствуют	Спиральное	Редко имеется	2, реже 1, антидромные	2, реже 1
Ethmolaimidae	"	Папиллы+щетки	3 равных по величине зуба	"	Есть	2 антидромные	2

Таблица 4 (окончание)

Семейство	Строение кутикулы	Форма головных тангорецепторов 2 и 3 круга	Вооруженные стомы	Форма отверстия амфида	Наличие базального бульбуса пищевода	Характеристика яичников	Количество осменников
Selachinematidae	"	Щетинки+щетинки, папиллы+щетинки, папиллы+папиллы	Челюсти или подобные им структуры	Спиральное	Нет	2 антидромные	2
Desmodoridae	Кольчатая, очень редко гладкая	Щетинки+щетинки, папиллы+щетинки	Надсемейство Desmodoroidea Дорзальный и более мелкие субцентрально-крючковидные	Круглое, скратоспиральное, крючковидное	Редко отсутствуют	"	1
Draconomatidae	Грубokольчатая	Щетинки+щетинки	Надсемейство Draconomatoidea Нет зубов	Крючковидное, скратоспиральное	Пищевод сложный, мощный бульбус	"	"
Epsilonematidae	"	"	"	Круглое, скратоспиральное	Мощный бульбус	"	"
Monoposthiidae	Грубokольчатая, с продольными гребнями	Папиллы+щетинки, щетинки+щетинки	Надсемейство Monoposthoidea Дорзальный зуб	Округлое	Есть	2 или 1, антидромные	2

Иногда кутикула на головном конце гладкая, резко отличается от таковой на теле, образуя своего рода головной панцирь. Головные тангорецепторы расположены в три, реже в два круга, причем первый и второй круги (или только первый) представлены папиллами, а второй и третий (чаще только третий) щетинками. Отверстия амфидов разнообразны по форме: круглые, спиральные, щелевидные, петлевидные. Ротовая полость открывается вестibuлом, несущим 12 кутикулярных ребер. Стома, как правило, вооружена зубами, онхами или своеобразно устроенными челюстями. Реже она узкая, слабо развитая, без вооружения. Пищевод обычно несет базальный бульбус. Половые трубки самок, за редким исключением, парные; яичники антидромные, реже прямые. Семенники парные или одинарные. Спиккулы парные, рулек имеется. Супплементы имеются или отсутствуют. Хвостовые железы и спиннерета всегда имеются. Свободноживущие морские, очень редко пресноводные и почвенные формы.

Монофилия отряда доказывается синапоморфией: вестibuлом ротовой полости несет 12 кутикулярных ребер. В связи с этим, семейство Comesomatidae и Ceramponematidae, представители которого лишены кутикулярных ребер, не помещены в состав отряда Chromadorida, а отнесены к отряду Agaolaimida.

Плезиоморфиями в отряде считаются следующие морфологические признаки: кольчатая кутикула, лишенная точечной ареоляции и кутикулярных склеротий; слабо развитая ротовая полость; равноутолщенный по всей своей длине пищевод; парные яичники и парные семенники. По-видимому, с большей степенью достоверности можно констатировать, что наиболее примитивной группой в отряде является семейство Microloaimidae (табл. 4, рис. 16). Редукция заднего яичника у червей семейства Aponchidae – вторичное явление и поэтому наличие одного яичника следует рассматривать как апоморфный признак. Также более прогрессивным признаком в филогенезе червей является ареолированная кутикула. Уже в семействе Microloaimidae имеются виды с такой кутикулой. Но наиболее ярко выражен данный признак у нематод надсемейств Chromadoroidea и Cyatholaimoidea. Филогенетическую общность и близкую родственность данных групп подтверждает наличие в этих таксонах самцов, несущих своеобразно устроенные кубковидные (ячеликовидные) супплементы. Синапоморфией для надсемейства Cyatholaimoidea является спиральная форма отверстия амфидов, а для надсемейства Chromadoroidea – щелевидная или округло-овальная, слегка сплюснутая продольно (рис. 16, 17). Кроме того, в первом надсемействе амфиды расположены на уровне стомы или ниже ее, а во втором – в основании головных щетинок. В семействе Monoposthiidae апоморфией считаем наличие кутикулярных гребней, образованных из "V" – образных насечек на кольцах кутикулы [Чесунов, 19796] (рис. 18). Кроме того, характерной особенностью данного семейства является редукция у самцов спиккул, замена их рульком.

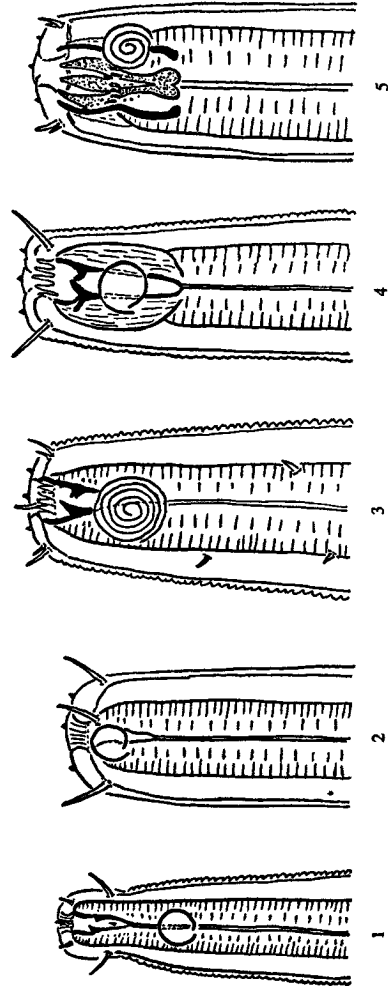


Рис. 16. Строение переднего конца тела нематод отряда Chromadorida (надсем. Microalaimoidea, Cyatholaimoidea) (схематично):

1 – *Microalaimus* sp. (сем. Microalaimidae); 2 – *Synonema* sp. (сем. Aporochidae); 3 – *Parascyatholaimus* sp. (сем. Cyatholaimidae); 4 – *Ethmolaimus* sp. (сем. Ethmolaimidae); 5 – *Halichoanilaimus* sp. (сем. Setiachenmatidae).

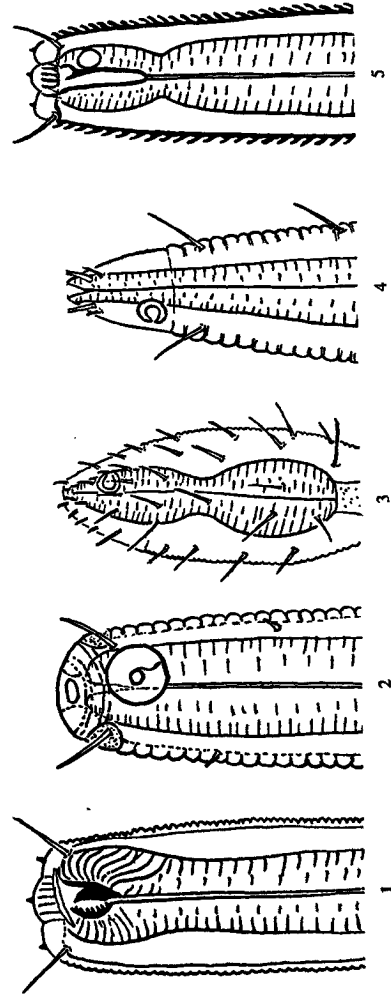


Рис. 17. Строение переднего конца тела нематод отряда Chromadorida (надсем. Chromadoroidea, Desmodoroidea, Draconematodoidea, Monoposthoidea) (схематично):

1 – *Chromadoria* sp. (сем. Chromadoridae); 2 – *Paradasmadora* sp. (сем. Desmodoridae); 3 – *Draconema* sp. (сем. Draconematidae); 4 – *Bathypilonema* sp. (сем. Epsilonematidae); 5 – *Nidora* sp. (сем. Monoposthiidae).

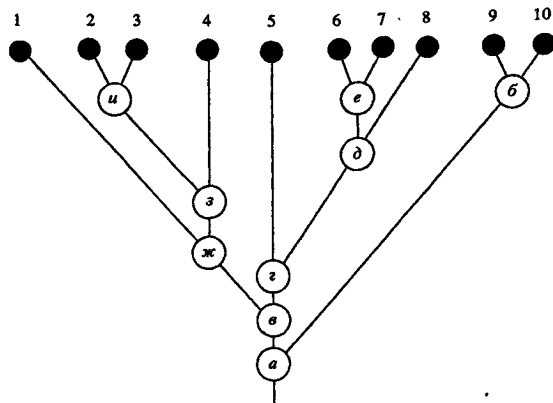


Рис. 18. Схема филетических отношений между семействами в отряде Chromadorida:

1-10 - семейства: 1 - Monoposthiidae, 2 - Draconematidae, 3 - Epsilonematidae, 4 - Desmodoridae, 5 - Chromadoridae, 6 - Cyatholaimidae, 7 - Ethmolaimidae, 8 - Selachinematidae, 9 - Microlaimidae, 10 - Aponchidae; а-и - морфологические признаки (плезия - и апоморфия): а - прямые либо загнутые яйцники; б - два либо один прямой яйчник; в - кутикула без ареолий либо ареолирована; г - отверстия округлые либо спиральные; д - стома относительно маленькая, не вооружена челюстями и подобными им образованиями либо крупная, обширная, несет челюсти и подобные им образования; е - стома вооружена большим дорзальным зубом и более мелкими субвентральными либо в стоме 3 равных по размеру подвижных зуба; ж - кутикула без продольных гребней либо они имеются; з - соматические щетинки только простые либо имеются своеобразно устроенные "ходильные"; и - "ходильные" щетинки на головном конце тела отсутствуют либо имеются.

Пресноводные формы нематод есть в четырех семействах отряда: Desmodoridae, Chromadoridae, Cyatholaimidae и Ethmolaimidae.

Экология видов, входящих в данные семейства, различна. Виды рода *Prodesmodora* являются типичными обитателями грунтов пресных водоемов. В почве и мху они не встречаются. Питаются бактериями, водорослями, детритом, собирая их с грунта [Romeyn, Bouwman, 1983]. Виды рода *Achromadora* также входят в состав мейобентоса пресных водоемов, придерживаясь мелководного побережья. Кроме того, они являются обычными компонентами донной фауны эстуариев рек, а также соленых озер и минеральных источников. Нередко входят в состав биоценозов мхов и почвы. Питание также бактериями и водорослями. Виды рода *Ethmolaimus* довольно часто являются доминирующей группой мейобентоса пресных вод. Часто встречаются в солоноватых континентальных водоемах. Строение ротовой полости червей, снаб-

женной тремя большими подвижными зубами и мощной мускулатурой предполагает питание крупными беспозвоночными (инфузориями, коловратками, жгутиковыми и, вероятно, личинками нематод). Пресноводные формы нематод из семейства Chromadoridae (*Chromadora bioculata*, *Ch. viridis*, *Punctodora ratzemburgensis* и т.д.) входят в состав оксифильного перифитона. Они чрезвычайно кислородолюбивы; питаются исключительно диатомовыми водорослями, разгрызая створки водорослей и высасывая их содержимое [Romeyn, Bouwman, 1983].

Различное таксономическое положение пресноводных форм внутри отряда Chromadorida и разный образ их жизни предполагает, что они являются потомками не одной, а нескольких ветвей или потоков морских хромадорид, в разное время освоивших пресные воды.

Попробуем, гипотетически, восстановить экспансию морскими хромадоридами континентальных водоемов. По всей вероятности, отряд обособился от основного ствола круглых червей в начале палеозоя, когда формировались основные таксоны водных нематод. Морфологически хромадориды более всего близки к отряду Agaolaimida [Малахов, 1986; Гагарин, 1991б]. Вероятно, уже в мезозое морские хромадориды начали осваивать континентальные водоемы. Это были предки современных червей из родов *Achromadora*, *Prodesmodora*, *Ethmolaimus*, которые морфологически довольно хорошо обособлены от ближайших морских родственников. Мы относим их к мезолиминической группе нематод [Гагарин, 1991 г.]. Виды семейства Chromadoridae, входящие в состав обрастаний водных растений и питающиеся диатомовыми водорослями, являются неолиминическими формами, сравнительно недавно проникшими в пресные воды. На это указывает их "морской" облик: обильное развитие соматических щетинок, ареолия кутикулы, наличие "глазков", оксифильность, а также слабое таксономическое обособление (только на уровне вида) от морских форм. К тому же, диатомовые водоросли известные не ранее, чем из озерных осадков позднего эоцена [Диатомовые водоросли СССР, 1974].

В настоящее время мы имеем возможность непосредственно наблюдать процесс заселения и освоения некоторыми морскими формами пресных водоемов. Так, в устьях рек довольно часто встречаются следующие морские и солоноватоводные виды хромадорид: *Dichromadora geophyla*, *Paracyatholaimus intermedius*, *Microlaimus globiceps* и др.

1.3. СИСТЕМА НЕМАТОД И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ КЛАССА

Общая схема системы

В историческом очерке были приведены только некоторые варианты естественной системы нематод. Их достаточно много, так как каждый более или менее серьезный ученый – нематодолог предлагает свою систему нематод. Каждая система имеет свои положительные и отрицательные стороны, так как отдельные таксоны в ней разработаны более детально и серьезно, а другие – более слабо. Поэтому на практике исследователь – фаунист часто пользуется одновременно несколькими системами. Кроме того существуют таксономические разработки отдельных таксонов. Так, ревизия отряда Tylenchida проведена Сиддиги [Siddiqi, 1986], отряда Mononchida Джарапури и Ханом [Jairajpuri, Khan, 1981], отряда Rhabditida Андраши [Andrassy, 1983], семейств Tobrilidae и Tripylidae С.Я. Цалопихиным [1983], семейства Oncholaimidae О.И. Белогуровым и Л.С. Белогуровой [1988].

Ниже приводится таксономическое деление свободноживущих нематод, принятое автором и представленное в данной работе. На основе его построен определитель свободноживущих нематод пресных водоемов России и сопредельных стран [Гагарин, 1991, 1993]. Отметим сразу, что это синтез двух систем: Андраши [Andrassy, 1986] и Лоренцена [Lorenzen, 1981a]. Самостоятельные таксономические разработки проведены автором только в отрядах Enoplida, Azaeolaimida, Monhysterida и Chromadorida. Таксономическое деление отрядов Rhabditida и Dorylaimida дано полностью по Андраши [Andrassy, 1983, 1987, 1988a], отряда Mononchida по Джарапури и Хану [Jairajpuri, Khan, 1981], отряда Tylenchida по Сиддиги [Siddiqi, 1986] и Андраши [Andrassy, 1976].

Класс нематод подразделяется на три подкласса: Torquentea, Penetrantia и Secernentea. Подклассы подразделяются на надотряды (окончание названия таксона – ia), отряды (окончание названия таксона – ida), подотряды (окончание названия таксона – ina).

Ниже приводится перечень подчиненных таксонов в классе нематод. Таксоны зоопаразитических червей даны до ранга отряда, свободноживущих – до ранга семейства.

К Л А С С NEMATODA RUDOLPHI, 1808

ПОДКЛАСС ENOPLA PEARSE, 1942

НАДОТРЯД ENOPLIA PEARSE, 1942

О Т Р Я Д ENOPLIDA FILIPIEV, 1929

ПОДОТРЯД ENOPLINA CHITWOOD ET CHITWOOD, 1937

С Е М Е Й С Т В А: ENOPLIDAE DUJARDIN, 1845; THORACOSTOMOPSIDAE FILIPIEV, 1927; ANOPLOSTOMATIDAE GERLACH ET RIEMANN, 1974; PHANODERMATIDAE FILIPIEV, 1927; ANTICOMIDAE FILIPIEV, 1927;

LEPTOSOMATIDAE FILIPIEV, 1916; TRIDONTOLAIMIDAE DE CONINCK, 1965; RHABDODEMANIIDAE FILIPIEV, 1934; PANDOLAIMIDAE LORENZEN, 1981; XENELLIDAE DE CONINCK, 1965; LAURATONEMATIDAE GERLACH, 1953

ПОДОТРЯД ONCHOLAIMINA DE CONINCK, 1965

С Е М Е Й С Т В А: ONCHOLAIMIDAE FILIPIEV, 1916; ENCHELIDIDAE FILIPIEV, 1916

ПОДОТРЯД TRIPYLINA ANDRASSY, 1974

НАДСЕМЕЙСТВО TRIPYLOIDEA FILIPIEV, 1918

С Е М Е Й С Т В А: OXYSTOMINIDAE CHITWOOD, 1935; ALAIMIDAE MICOLETZKY, 1922; TUBOLAIMOIDIDAE LORENZEN, 1981; TREFUSIIDAE GERLACH, 1966; SIMPLICONEMATIDAE BLOME, SCHRAGE, 1981; TRIPYLOIDEAE FILIPIEV, 1918

НАДСЕМЕЙСТВО IRONOIDEA DE MAN, 1876

С Е М Е Й С Т В А: AULOLAIMOIDAE JAIRAJPURI ET HOOPER, 1968; IRONIDAE DE MAN, 1876; RHABDOLAIMIDAE CHITWOOD, 1951; ODONTOLAIMIDAE GERLACH ET RIEMANN, 1974

НАДСЕМЕЙСТВО TRIPYLOIDEA DE MAN, 1876

С Е М Е Й С Т В А: TRIPYLIDAE DE MAN, 1876; ONCHULIDAE ANDRASSY, 1963; BASTIANIDAE DE CONINCK, 1935; TOBRILIDAE ANDRASSY, 1967; PRISMATONCHIDAE MICOLETZKY, 1922; TOBRILIDAE FILIPIEV, 1918; CRYPTONCHIDAE CHITWOOD, CHITWOOD, 1937; MONOCHROMADORIDAE (ANDRASSY, 1958)

О Т Р Я Д MONONCHIDA JAIRAJPURI, 1969

НАДСЕМЕЙСТВО MONONCHOIDEA CHITWOOD, 1937

С Е М Е Й С Т В А: MONONCHIDAE CHITWOOD, 1937; MYLONCHULIDAE JAIRAJPURI, 1969; COBBONCHIDAE JAIRAJPURI, 1969

НАДСЕМЕЙСТВО ANATONCHOIDEA JAIRAJPURI, 1969

С Е М Е Й С Т В А: ANATONCHIDAE JAIRAJPURI, 1969; IOTONCHIDAE JAIRAJPURI, 1969

О Т Р Я Д DORYLAIMIDA PEARSE, 1942

ПОДОТРЯД BATHYODONTINA COOMANS ET LOOF, 1970

С Е М Е Й С Т В А: BATHYODONTIDAE CLARK, 1961; MONONCHULIDAE DE CONINCK, 1965

ПОДОТРЯД DIPHTHEROPHORINA COOMANS ET LOOF, 1970

С Е М Е Й С Т В А: DIPHTHEROPHORIDAE THORNE, 1935; TRICHODORIDAE THORNE, 1935

ПОДОТРЯД DORYLAIMIDA PEARSE, 1942

НАДСЕМЕЙСТВО ENCHOLAIMOIDEA GOLDEN ET MURPHY, 1967

С Е М Е Й С Т В О ENCHOLAIMIDAE GOLDEN ET MURPHY, 1967

НАДСЕМЕЙСТВО NYGOLAIMOIDEA THORNE, 1935

С Е М Е Й С Т В А: NYGOLAIMIDAE THORNE, 1935; AETHOLAIMIDAE JAIRAJPURI, 1965

НАДСЕМЕЙСТВО DORYLAIMOIDEA DE MAN, 1876

С Е М Е Й С Т В А: DORYLAIMIDAE DE MAN, 1876; THORNENEMATIDAE SIDDIQI, 1969; QUDSIANEMATIDAE JAIRAJPURI, 1965; APORCELAIMIDAE HEYNS, 1965; NORDIDAE JAIRAJPURI ET SIDDIQI, 1964; LONGIDORIDAE THORNE, 1935;

DORYLAIMOIDEAE SIDDIQI, 1969; CRATERONEMATIDAE SIDDIQI, 1969; THORNIDAE DE CONINCK, 1965

НАДСЕМЕЙСТВО BELONDIROIDEA THORNE, 1939

СЕМЕЙСТВА: OXYDIRIDAE THORNE, 1964; SWANGERIDAE JAIRAJPURI, 1964; ROQUEIDAE THORNE, 1964; BELONDIRIDAE THORNE, 1939; DORYLAIMELIDAE JAIRAJPURI, 1964

НАДСЕМЕЙСТВО ACTINOLAIMOIDEA THORNE, 1939

СЕМЕЙСТВА: TRACHYPLEUROSIDAE THORNE, 1967; ACTINOLAIMIDAE THORNE, 1939; BRITTONEMATIDAE THORNE, 1937; CARCHAROLAIMIDAE DE CONINCK, 1965

НАДСЕМЕЙСТВО LEPTONCHOIDEA THORNE, 1935

СЕМЕЙСТВА: TYLENCHOLAIMIDAE FILIPJEV, 1934; LEPTONCHIDAE THORNE, 1935; TYLENCHOLAIMELLIDAE JAIRAJPURI, 1964; BELONENCHIDAE THORNE, 1964; AULOLAIMOIDEAE JAIRAJPURI, 1964; CAMPYDORIDAE THORNE, 1935

ОТРЯД MARIMERMITIDA RUTZOV, 1980

ОТРЯД MERMITHIDA ARTYKHOVSKY ET KHARCHENKO, 1977

ОТРЯД TRICHOCEPHALIDA SKRJABIN ET SCHULZ, 1928

ОТРЯД ДИОСТОФЫМИДА RAILLIET, 1916

ПОДКЛАСС CHROMADOREA (PEARSE, 1942)

НАДОТРЯД MONHYSTERIA FILIPJEV, 1929

ОТРЯД MONHYSTERIDA FILIPJEV, 1929

НАДСЕМЕЙСТВО MONHYSTEROIDEA DE MAN, 1876

СЕМЕЙСТВА: MONHYSTERIDAE DE MAN, 1876; XYALIDAE CHITWOOD, 1951; SPHAEROLAIMIDAE FILIPJEV, 1918

НАДСЕМЕЙСТВО SIPHONOLAIMOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВА: SIPHONOLAIMIDAE FILIPJEV, 1918; LINHOMOEIDAE FILIPJEV, 1922

ОТРЯД DESMOSCOLECIDA SCH. STEKHOVEN, 1950

СЕМЕЙСТВА: DESMOSCOLECIDAE SCHEPOTIEFF, 1907; MEYLLIDAE DE CONINCK, 1965

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA DE CONINCK ET SCH. STEKHOVEN, 1933

ПОДОТРЯД AXONOLAIMINA LORENZEN, 1981

НАДСЕМЕЙСТВО AXONOLAIMOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВА: AXONOLAIMIDAE FILIPJEV, 1918; DIPLOPELTIDAE FILIPJEV, 1918; PERESIANIDAE VITIELLO ET DE CONINCK, 1968; CYLINDROLAIMIDAE MICOLETZKY, 1922; COMESOMATIDAE FILIPJEV, 1918

ПОДОТРЯД LEPTOLAIMINA PEARSE, 1942

НАДСЕМЕЙСТВО LEPTOLAIMOIDEA ORLEY, 1882

СЕМЕЙСТВА: LEPTOLAIMIDAE ORLEY, 1882; RHADINEMATIDAE LORENZEN, 1981; CAMACOLAIMIDAE MICOLETZKY, 1924; HALIPECTIDAE CHITWOOD, 1951; PARAMICROLAIMIDAE LORENZEN, 1981; TARVAIIDAE LORENZEN, 1981;

AEGIALOLAIMIDAE LORENZEN, 1981; CYARTONEMATIDAE TCHESUNOV, 1990; DIPLOPELTIDAE TCHESUNOV, 1990; CERAMONEMATIDAE COBB, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО PLECTOIDEA ORLEY, 1880

СЕМЕЙСТВА: PLECTIDAE ORLEY, 1880; CHRONOGASTERIDAE GAGARIN, 1975; TERATOCEPHALIDAE ANDRASSY, 1958

НАДОТРЯД CHROMADORIA DE CONINCK, 1965

ОТРЯД CHROMADORIDA CHITWOOD, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО MICROLAIMOIDEA MICOLETZKY, 1922

СЕМЕЙСТВА: MICROLAIMIDAE MICOLETZKY, 1922; APONCHIDAE GERLACH, 1963

НАДСЕМЕЙСТВО CYATHOLAIMOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВА: CYATHOLAIMIDAE FILIPJEV, 1918; ETHMOLAIMIDAE FILIPJEV, SCH. STEKHOVEN, 1941; SELACHINEMATIDAE COBB, 1915

НАДСЕМЕЙСТВО CHROMADOROIDEA FILIPJEV, 1917

СЕМЕЙСТВО: CHROMADORIDAE FILIPJEV, 1917

НАДСЕМЕЙСТВО DESMODOROIDEA FILIPJEV, 1922

СЕМЕЙСТВА: DESMODORIDAE FILIPJEV, 1922; RICHTERSIIDAE KREIS, 1929

НАДСЕМЕЙСТВО DRACONEMATOIDEA FILIPJEV, 1918

СЕМЕЙСТВА: DRACONEMATIDAE FILIPJEV, 1918; EPSILONEMATIDAE STEINER, 1927

НАДСЕМЕЙСТВО MONOPOSTHOIDEA FILIPJEV, 1934

СЕМЕЙСТВО MONOPOSTHIDAE FILIPJEV, 1934

НАДОТРЯД RHABDITIA PEARSE, 1942

ОТРЯД RHABDITIDA CHITWOOD, 1933

ПОДОТРЯД RHABDITINA CHITWOOD, 1933

НАДСЕМЕЙСТВО CHAMBERSIELLOIDEA THORNE, 1937

СЕМЕЙСТВА: CHAMBERSIELLIDAE THORNE, 1937

НАДСЕМЕЙСТВО ALLOIONEMATOIDEA CHITWOOD ET MC INTOSH, 1934

СЕМЕЙСТВО ALLOIONEMATIDAE CHITWOOD ET MC INTOSH, 1934

НАДСЕМЕЙСТВО RHABDITOIDEA ORLEY, 1880

СЕМЕЙСТВА: RHABDITIDAE ORLEY, 1880; RHABDITONEMATIDAE ANDRASSY, 1974; ODONTORHABDITIDAE PARAMONOV, 1964; DIPLOSCAPTERIDAE MICOLETZKY, 1922

НАДСЕМЕЙСТВО BUNONEMATOIDEA MICOLETZKY, 1922

СЕМЕЙСТВА: BUNONEMATIDAE MICOLETZKY, 1922; PTERYGORHABDITIDAE GOODEY IN GOODEY, 1963

ПОДОТРЯД CEPHALOBINA ANDRASSY, 1974

НАДСЕМЕЙСТВО CEPHALOBOIDEA FILIPJEV, 1934

СЕМЕЙСТВА: CEPHALOBIDAE FILIPJEV, 1934; METACROBELIDAE ANDRASSY, 1974

НАДСЕМЕЙСТВО PANAGROLAIMOIDEA THORNE, 1937
 СЕМЕЙСТВА: PANAGROLAIMIDAE THORNE, 1937; ALIRHABDITIDAE SURYAWANSHI, 1971; BREVIBUCCIDAE PARAMONOV, 1956
 НАДСЕМЕЙСТВО MYOLAIMOIDEA GOODEY, 1963
 СЕМЕЙСТВО MYOLAIMIDAE GOODEY, 1963
 НАДСЕМЕЙСТВО ELAPHONEMATOIDAE HEYNS, 1962
 СЕМЕЙСТВО ELAPHONEMATIDAE HEYNS, 1962
 ОТРЯД STRONGYLIDA DIESING, 1851
 ОТРЯД OXYURIDA WEINLAND, 1858
 НАДОТРЯД DIPLOGASTERIA MAGGENTI, 1982
 ОТРЯД DIPLOGASTERIDA MICOLETZKY, 1922
 НАДСЕМЕЙСТВО CYLINDROCORPOROIDEA GOODEY, 1939
 СЕМЕЙСТВО CYLINDROCORPORIDAE GOODEY, 1939
 НАДСЕМЕЙСТВО ODONTOPHARYNGOIDEA MICOLETZKY, 1922
 СЕМЕЙСТВО ODONTOPHARYNGIDAE MICOLETZKY, 1922
 НАДСЕМЕЙСТВО DIPLOGASTEROIDEA MICOLETZKY, 1922
 СЕМЕЙСТВА: DIPLOGASTERIDAE MICOLETZKY, 1922; PSEUDODIPLOGASTEROIDAE KORNER, 1954; DIPLOGASTEROIDAE FILIPIEV, SCH. STEKHOFEN, 1941; NEODIPLOGASTERIDAE PARAMONOV, 1952; HETEROPLEURONEMATIDAE ANDRASSY, 1970; TYLOPHARYNGIDAE FILIPIEV, 1934
 ОТРЯД DRILONEMATIDA MAGGENTI, 1979
 ОТРЯД ASCARIDIDA SKRJABIN, SCHULZ, 1940
 ОТРЯД SPIRURIDA CHITWOOD, 1933
 ОТРЯД TYLENCHIDA THORNE, 1949
 ПОДОТРЯД TYLENCHINA THORNE, 1949
 НАДСЕМЕЙСТВО TYLENCHOIDEA ORLEY, 1980
 СЕМЕЙСТВА: TYLENCHIDAE ORLEY, 1880; ECPHYADOPHORIDAE SKARBILOVICH, 1959; ATYLENCHIDAE SKARBILOVICH, 1959; TYLODORIDAE PARAMONOV, 1967
 НАДСЕМЕЙСТВО HOPLOLAIMOIDEA FILIPIEV, 1934
 СЕМЕЙСТВА: HOPLOLAIMIDAE FILIPIEV, 1934; ROTYLENCHULIDAE HUSAIN, KHAN, 1967; PRATYLENCHIDAE THORNE, 1949; NACOBIDAE CHITWOOD, CHITWOOD, 1950; MELOIDOGYNIDAE SKARBILOVICH, 1959; HETERODERIDAE FILIPIEV, SCH. STEKHOFEN, 1941; DOLICHODORIDAE CHITWOOD, CHITWOOD, 1950; PSILENCHIDAE PARAMONOV, 1967
 НАДСЕМЕЙСТВО CRICONEMATOIDAE TAYLOR, 1936
 СЕМЕЙСТВА: CRICONEMATIDAE TAYLOR, 1936; HEMICYCLIOPHORIDAE SKARBILOVICH, 1959; CALOOSIIDAE SIDDIQI, 1980; TYLENCHULIDAE SKARBILOVICH, 1947; SPHAERONEMATIDAE RASKI, SHER, 1947; PARATYLENCHIDAE THORNE, 1949
 НАДСЕМЕЙСТВО NEOTYLENCHOIDEA THORNE, 1941

СЕМЕЙСТВА: NEOTYLENCHIDAE THORNE, 1941; ANGUINIDAE NICOLL, 1935; HALENCHIDAE JAIRAJPURI, SIDDIQI, 1969; SYCHNOTYLENCHIDAE PARAMONOV, 1967; SPHAERULARIIDAE LUBBOCK, 1861; PAURODONTIDAE THORNE, 1941; ALLANTONEMATIDAE PEREIRA, 1931; IOTONCHIDAE GOODEY, 1953; PARASYTYLENCHIDAE SIDDIQI, 1986

НАДСЕМЕЙСТВО MYENCHOIDEA PEREIRA, 1931

СЕМЕЙСТВА: MYENCHIDAE PEREIRA, 1931; MYORYCTESIDAE SIDDIQI, 1980

ПОДОТРЯД APHELENCHINA GERAERT, 1966

НАДСЕМЕЙСТВО APHELENCHOIDEA FUCHS, 1937

СЕМЕЙСТВА: APHELENCHIDAE FUCHS, 1937; PARAPHELENCHIDAE GOODEY, 1951; APHELENCHOIDIDAE SKARBILOVICH, 1947; ENTAPHELENCHIDAE NICKLE, 1970

Эволюция свободноживущих нематод и филогенетические отношения внутри класса

Вопрос о эволюции круглых червей и филогенетических отношениях внутри класса, в связи с неполнотой наших знаний, должен рассматриваться на сегодняшний день как сугубо дискуссионный. К тому же, так как палеонтологического материала в наличие не имеется, восстановить последовательность морфологических преобразований в процессе филогенеза практически невозможно, только гипотетически, путем сравнения морфологии, гистологии и эмбриологии ныне существующих форм.

По мнению большинства специалистов [Филиппев, 1918–1921; Цалолыхин, 1991; Maggenti, 1971; Andrassy, 1976; Siddiqi, 1986] круглые черви являются очень древними беспозвоночными животными, сформировавшимися как самостоятельная группа первичнополостных червей еще докембрия, вероятнее всего в венде. Наиболее распространена гипотеза [Филиппев, 1918–1921; Парамонов, 1962; Andrassy, 1967], согласно которой колыбелью жизни нематод является море. Здесь они возникли и сложились наиболее полно выраженные признаки этих червей.

В предыдущих главах, на основе критического анализа морфологии и эмбриологии ныне живущих червей, приведен морфологический облик анцестральных форм нематод отрядов Eoprolida, Araeolaimida, Chromadorida и Monhysterida. Суммируя и анализируя эти данные, можно реконструировать облик нематод, которые дали начало всем отрядам свободноживущих червей (рис. 19).

Вероятнее всего, у примитивных форм нематод была тонкая, гладкая или мелкоколючая кутикула, лишенная ареоляции и других кутикулярных склероций; три губы; отверстия амфидов округлые; три круга небольших щетинковидных папилл, причем папиллы второго и третьего круга отставлены друг от друга на значительном расстоянии; стома не развита, практически отсутствует, без вооружения; пищевод мускулистый, равноутолщен по всей своей длине; кар-

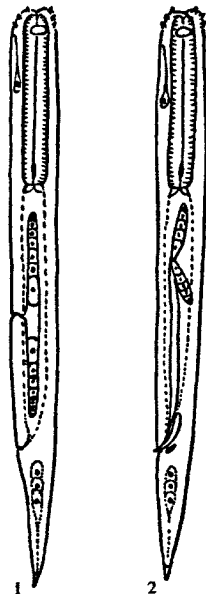


Рис. 19. Морфологическая организация анцестральной формы нематод:

1 — самка, 2 — самец.

дий без железистых образований; каудальные железы и спиннерета имеются; половая система самок дидельфная; яичники парные, противопоставленные, прямые; семенники парные; преанальные супплекменты отсутствуют.

Эта форма морфологически близка к образу анцестральной нематоды по реконструкции Андраши [Andrassy, 1976]. Основное различие — строение половой системы самок. Андраши первичным считает один прямой яичник. Но как уже было показано [Chitwood, Chitwood, 1950], половой аппарат нематод всегда развивается из первоначально парного зачатка. Мы считаем, что загнутые гомодромные трубки более примитивные, чем загнутые антидромные. На это указывает и то, что современные водные формы, самки которых имеют прямые яичники, морфологически более просто устроены в рамках своего таксона, чем нематоды, самки которых обладают загнутыми антидромными яичниками [Гагарин, Чижов, 1993]. Причем первые более широко распространены среди водных червей. Отряды Monhysterida и Desmoscolicida объединяют нематод только с прямыми яичниками; в отряде Araeolaimida самки с прямыми яичниками входят в состав надсемейства Axonolaimoidea; в отряде Enoplida подобных самок имеют некоторые виды родов *Natalaimus*, *Cytolaimium*, все виды рода *Odontolaimus*; в отряде Chromadorida они встречаются в надсемействе Microlaimoidea.

В эволюционном развитии нематод отчетливо выделены две эволюционные ветви: эноплидная (подкласс Enoplea) и ареолаймонидная (подкласс Chromadorea). В состав первого входят три отряда свободноживущих червей: Enoplida, Mononchida, Dorylaimida и четыре отряда зоопаразитов: Marimermethida, Diostorhymida, Trichoscephalida, Metmethida. Свободноживущие нематоды эноплидной ветви пошли по пути выработки хищной формы червей. Это довольно крупные формы, имеющие, как правило, хорошо развитую ротовую полость, несущую разнообразное вооружение: челюсти, зубы, онхи, копы. В основе данной эволюционной линии лежит отряд Enoplida, объединяющий наиболее примитивные формы. Представители данного отряда лише-

ны постоянного клеточного состава, имеют высокую регенеративную способность [Малахов, 1986]. Кутикула всегда гладкая или тонкоколючая; три или шесть губ. Головные щетинки расположены в два круга, причем шесть щетинок первого круга всегда крупнее четырех щетинок второго круга. Отверстия амфидов, как правило, карманообразные. Пищевод представляет собой простую цилиндрическую мышечную трубку. Примитивной чертой является строение железистого аппарата пищевода: здесь встречаются формы как с тремя, так и с пятью железами. Гонады самок парные; яичники, за очень редким исключением, антидромные. Черты примитивности несет и эмбриональное развитие эноплид [Малахов, 1986]. На стадиях двух бластомеров материал энтодермы расположен в переднем бластомере.

От древних морских Enoplida произошла и весьма архаичная группа паразитических нематод отряда Marimermethida, личинки которых паразитируют у морских беспозвоночных: приапид, иглокожих, многощетинковых и круглых червей и др.

Отряды Mononchida и Dorylaimida объединяют пресноводных и почвенных червей. Все мононхиды — хищники, употребляющие в пищу простейших, инфузорий, коловраток, жгутиконосцев, а так же мелких нематод. По своему происхождению Mononchida тесно связаны с низшими эноплидами, подотрядом Tripylina, надсемейством Tripylloidea. Именно оттуда идут их корни. Сформировались они в условиях пресной воды, в связи с чем морфологически сильно обособились от морских предков (рис. 20). Кутикула у мононхид гладкая. Головные тангорцепторы папилловидные. Ротовая полость обширная, с сильно склеротизированными стенками, вооружена онхами. Пищевод сохраняет примитивную цилиндрическую форму, в его тканях расположены пять желез. Некоторые виды имеют кардинальные железы. Самки с двумя, реже с одной половой трубкой; яичники всегда антидромные. У большинства форм развиты каудальные железы и спиннерета, реже они отсутствуют.

В своем происхождении отряд Dorylaimida также связан с низшими эноплидами, а именно с подотрядом Tripylina и, вероятнее всего, с надсемейством Itonoidea. Обитают дорилаймиды в пресных водоемах, мху и почве. Большинство из них хищники, питаются простейшими, мелкими беспозвоночными или их яйцами, прокалывая покровы своих жертв специальным ротовым аппаратом, копьем, и высасывая содержимое. Часть из них употребляет в пищу мицелий грибов или поражает здоровые ткани растений. Вероятнее всего, древние дорилаймиды сформировались в наземных условиях, среди мхов и лишайников. И в настоящее время большинство свободноживущих рецентных форм обитает в этих биоценозах.

Отряд Dorylaimida морфологически резко обособлен от остальных Enoplida. Кутикула у них гладкая, лишена щетинок. Головные тангорцепторы всегда в форме папилл; отверстия амфидов карманообразные (рис. 20). Ротовая полость редуцирована, всегда вооружена кутиккулизированным трубчатым образованием (копьем). Пищевод равноутолщен по всей своей длине, очень редко имеет базальное

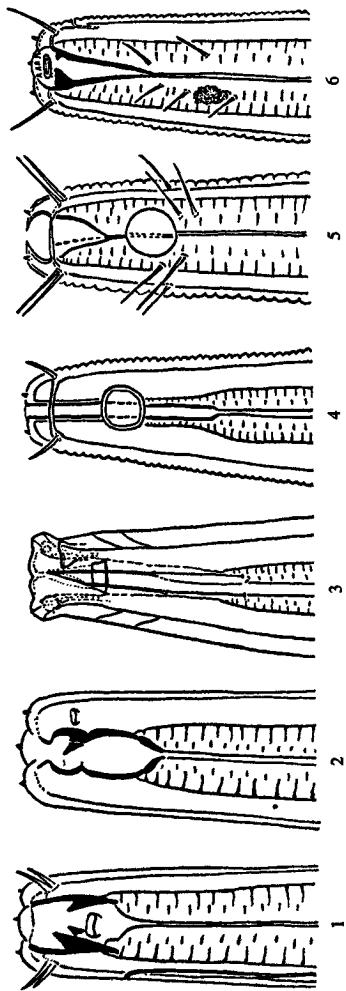


Рис. 20. Строение переднего конца характерных форм основных отрядов свободноживущих нематод (схематично):

1 - *Oncholaimum* sp. (отряд Enoplida); 2 - *Mononchus* sp. (отряд Mononchida); 3 - *Dorylaimus* sp. (отряд Dorylaimida); 4 - *Leptolaimus* sp. (отряд Dorylaimida); 5 - *Theristus* sp. (отряд Monhysterida); 6 - *Punctodora* sp. (отряд Chromadorida).

утолщение. Женские половые трубки, как правило, парные; яичники антидромные. Кaudальные железы и спиннерета всегда отсутствуют.

В своем происхождении паразитические черви отрядов Mermithida и Trichosephalida связаны с отрядом Dorylaimida [Рубцов, 1978]. По всей вероятности, филогенетически близок к этим группам и отряд Diocetophymida.

По совокупности морфологических признаков нематоды ареолаймонидной ветви резко противостоят эноплоидной ветви. У них всегда кольчатая или грубокольчатая кутикула, причем кольчатость создается наружной структурой кутикулы, внутренними опорными образованиями, нередко в толще кутикулы залегают склеротии и т.д. Мускулатура принадлежит к платимариному типу. Головные тангорецепторы располагаются в два, реже в три круга. Отверстия амфидов круглые, спиральные, петлевидные, поровидные или в форме поперечной щели. Прimitивным формам свойственен равноутолщенный по всей своей длине пищевод, но имеется стойкая тенденция к развитию базального бульбуса. Пищевод имеет всегда три железы. Эмбриональное развитие характеризуется резко детерминированным малоклеточным дроблением. Материал эндодермы на стадии двух бластомеров всегда локализован в переднем из них.

Подкласс Chromadorea объединяет свободноживущих морских, пресноводных и почвенных нематод. Ряд групп безусловно обладают весьма примитивными чертами, тогда как другие в эволюции многих систем и органов далеко ушли от примитивного прототипа.

Центральной группой подкласса является отряд Agaolaimida. Черви этого отряда показывают морфологическое сходство со всеми отрядами подклассов. По всей вероятности, в прошлом анцестральные Agaolaimida были той центральной группой нематод, от которой пошла радиальная эволюция [Гагарин, 1991б].

Подробная морфологическая характеристика отрядов Agaolaimida, Monhysterida, Desmoscolecida и Chromadorida, приведена в предыдущих разделах, поэтому приведем основные морфологические признаки данных отрядов.

Отряд Agaolaimida. Кутикула кольчатая, иногда ареолирована, реже гладкая. Головные тангорецепторы расположены в три круга, причем два, как правило, представлены папиллами, а третий - четырьмя щетинками. Если во втором круге щетинки, то они всегда короче, чем в третьем круге. Отверстия амфидов разнообразны по форме. Ротовая полость, как правило, узкая и длинная, за счет сильного развития средней части стомы: телостомы редуцирована, без онхов и зубов (см. рис. 20). Пищевод равноутолщен, цилиндрический или с базальным бульбусом, который может иметь дробильный аппарат. Пищевод в большинстве случаев снабжен трубчатыми образованиями. Половые трубки самок парные: яичники прямые или антидромные. Кaudальные железы и спиннереты имеются, очень редко отсутствуют.

Отряд Monhysterida. В его состав входят мелкие, сильно редуцированные черви. Кутикула тонкокольчатая, лишена склероций, латеральная дифференцировка отсутствует. Головные тангорецепторы щетинковидные, причем имеется большое разнообразие в их строении и расположении. Часто наблюдаются пучки шейных щетинок (см. рис. 20). Отверстия амфидов круглые, что является исходным для подкласса. Пищевод, как правило, представлен цилиндрической трубкой. Половые трубки самок одинарные, реже парные; яичники всегда прямые. Отряд объединяет морских, реже пресноводных и почвенных червей; несколько видов — комменсалы беспозвоночных. Наибольшее морфологическое сходство с отрядом Araeolaimida имеют черви семейства Linhomoeidae.

Отряд Desmoscolecida. Этот отряд объединяет абберантных нематод. Тело у них укороченное, вздутое. Кутикула кольчатая, иногда инкрустирована гранулами. Кольца кутикулы часто крупные. Головные тангорецепторы расположены в три круга, причем первые два представлены папиллами, а третий — четырьмя длинными щетинками, которые сидят на цоколях. Отверстия амфидов круглые. Кроме обычных соматических щетинок на теле имеются особые прикрепительные щетинки, сидящие на цоколях. Стома очень маленькая, практически отсутствует. Пищевод цилиндрический, со слабо развитой мускулатурой. Половые трубки самок парные; яичники прямые. Громадное большинство видов обитает в море; единичные формы встречаются в пресной воде и почве. Связь с отрядом Araeolaimida прослеживается через род *Peresia* (Riemann, Thun, Lorenzen, 1971).

Отряд Chromadorida. В него входят наиболее типичные формы подкласса Chromadorea (см. рис. 20). Кутикула малопроницаема, явно кольчатая. Головные тангорецепторы в три, реже в два круга, причем последний, а иногда и предпоследний, представлены щетинками. Отверстия амфидов щелевидные, спиральные, реже в форме петель. Ротовая полость охвачена тканью пищевода и вооружена, как правило, онхами и зубами. Вестibuлум всегда с кутикулярными ребрами. Пищевод, в большинстве случаев, с явственным базальным бульбусом. Половые трубки, за редким исключением, парные; яичники антидромные. Громадное большинство видов обитает в море. Черви данного отряда более всех других нематод сходны с отрядом Araeolaimida. Высокоорганизованные хроматориды образовались от ареолаймид через надсемейство Microlaimoidea (Jensen, 1978).

Надотряды Rhabditia и Diplogasteria связаны филогенетически с надотрядом Monhysterida через отряд Araeolaimida, надсемейство Plectoidea [Парамонов, 1962; Гагарин, 1975, 1991б]. Нематод этих трех надотрядовближает целый ряд общих признаков. У червей надотрядов Rhabditia и Diplogasteria кутикула, как правило, кольчатая, причем кольчатость имеет ту же природу, что и у Monhysterida (Малахов, 1986). Кутикула лишена глубоких кольцевых борозд или пор, связывающих глубокие слои кутикулы с внешней средой и обладает слабой проницаемостью. Мускулатура принадлежит к платиниарному типу. Пищеводные железы распо-

жены по одному плану. У сецернентов три железы, причем дорсальная открывается в передней части пищевода, а две субвентральные — в задней. Важным признаком, сближающим оба подкласса, является одинаковый характер локализации зачатков зародыша между первыми blastomeres [Малахов, 1986]. Головные тангорецепторы в виде папилл; отверстия поровидные; каудальные железы и спиннерета отсутствуют — эти признаки возникли в результате адаптации червей к сапробиотическому и паразитическому образу жизни. Кроме того, сецерненты имеют и ряд специфических признаков. В частности, у них наблюдается развитие разветвленной шейной железы, каналы которой лежат в латеральных валиках гиподермы. У некоторых имеется разветвленная железа в задней половине тела. Для всех характерна пара желез — фазмид, локализуемых в основании хвоста. Половые трубки самок парные или одинарные; яичники гомотропные, реже анитропные.

Согласно целого ряда исследователей [Скрябин, 1942; Ивашкин, 1978; Малахов, 1986; Maggenti, 1971; Andrassy, 1976; Siddiqi, 1986], в пределах “фазмидиевых” четко прослеживаются две эволюционные ветви: одна объединяет диплогастерий (надотряд Diplogasteria), другая рабдитий (надотряд Rhabditia) (рис. 21).

Отряд Rhabditida является связывающим ядром рабдитоидной ветви. Он объединяет сапробиотические формы, морфологическая организация которых адаптирована к обитанию в гниющих растительных и животных тканях. Кутикула у них обычно кольчатая. Головные тангорецепторы папилловидные. Отверстия амфидов поровидные, расположены на губах. Гиподермальные и каудальные железы отсутствуют. Фазмиды имеются. Стома воронковидная, состоит из пяти элементов, которые могут быть сильно изменены. Пищевод мускулистый, несет один или два бульбуса, причем базальный несет дробильный аппарат. Экскреторная система представлена парными каналами, соединенными комиссурой. Самки имеют одну или две половые трубки; яичники гомотропные.

Зоопаразитические нематоды, филогенетически связанные с рабдитидами (отряды Strongylida, Oxyurida), перешли к паразитизму, несомненно, из почвенного сапробиоса, где среда обеднена кислородом, но богата легкоусвояемым органическим веществом, в связи с чем ее обитатели оказываются преадаптированными к паразитизму. От обитания в мертвых тканях животных и растений, всего один шаг к истинному паразитизму — обитанию в живом организме и питанию за его счет.

Стержнем диплогастероидной ветви является отряд Diplogasterida. Черви, входящие в состав данного таксона, являются сапробиотическими хищниками, реже питаются водорослями или гифами грибов. Обитают в почве, сапробиосе, реже в пресных водоемах.

Строение диплогастерид связано с развитием адаптации к хищному образу жизни. Головные тангорецепторы щетинковидные, реже в виде папилл. Отверстия амфидов чаще всего крупные, в форме круга и локализируются на уровне ротовой полости. Рото-

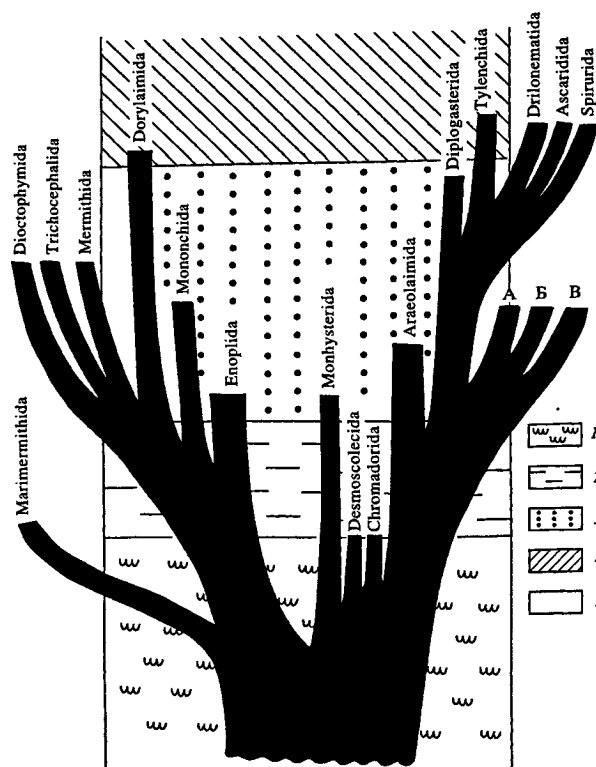


Рис. 21. Схема филогенетических отношений между отрядами нематод с учетом сред обитания (по: Малахов, 1986 с изменениями):

А – Rhabditida, Б – Strongylida, В – Oxyurida; 1 – море, 2 – пресные воды, 3 – почва, 4 – паразитирование в растениях, 5 – паразитирование в животных.

вая полость, как правило, несет онхи или зубы. Пищевод резко разделен по своей структуре на две части. Передний отдел его мускулистый, оканчивается бульбусом. Задний железистый, проксимально расширен. Гонады самок, как правило, парные, реже односторонние, превульварные; яичники, в громадном большинстве, антидромные.

От диплогастерид (отряд *Diplogasterida*) ведут свое начало фитогельминты отряда *Tylenchida*. Андрaши [Andrassy, 1962, 1976] выводит стилет тиленхий из диплогастеридной стомы. Строение пищевода нематод данных двух отрядов также морфологически очень сходно и состоит из двух отделов: переднего, мускулистого и заднего, железистого. Вероятнее всего, от древних диплогастерид произошли паразиты позвоночных и беспозвоночных животных, сгруппированные в отряды *Drilonematida*, *Spirurida*, *Ascaridida* (рис. 21).

2.1. КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ИЗУЧЕНИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ РОССИИ

Интерес к свободноживущим нематодам у российских гидробиологов возник давно, однако специальное изучение этой группы животных началось только в 20–30-е годы нашего столетия.

Первым нематодологом в России был И.И. Мечников [1863], который описал свободноживущую нематоду из рода *Diplogaster*, найденную им в водоеме около г. Харьков. Первый водоем, где была изучена фауна свободноживущих нематод – оз. Бологовское. Сделал это В.И. Плотников [1900, 1906]. Отечественных ученых – зоологов в России в то время было немного и поэтому обработку коллекций круглых червей, собранных из водоемов России, проводили известные иностранные нематодологи. Так, венгерский гидробиолог Дадай [Daday, 1904] определил нематод Средней Азии, немецкий ученый Шнайдер [Schneider, 1906] исследовал фауну нематод Эстонии, швейцарский зоолог Штейнер [Steiner, 1916] обработал коллекции нематод мелких тундровых водоемов, расположенных на о. Новая Земля. Большую роль в изучении фауны гидробионтов сыграл научный коллектив Волжской биологической станции. Материал по круглым червям, собранный ими, был передан для анализа талантливому австрийскому нематодологу Генриху Миколецкому [Micoletzky, 1923, 1928]. В дальнейшем он был обобщен А.Л. Бенингом в его известной монографии “К изучению природной жизни реки Волги” [Бенинг, 1928а].

Новый этап в изучении пресноводных нематод России начинается с появлением работ известного русского нематодолога И.Н. Филиппева. В 1921 г. он опубликовал свою первую фаунистическую сводку “Свободноживущие нематоды Петроградской губернии” [Филиппев, 1921], содержание которой выходило далеко за рамки ее названия. В ней Филиппев приводит список почти всех известных в то время в водоемах Европы свободноживущих нематод, отмечая, что они обязательно будут найдены и в нашей стране. Его предсказание сбылось и из 137 видов его списка практически все виды обнаружены в гидрофауне России. В дальнейшем И.Н. Филиппев выпустил фаунистические сводки по нематодам р. Оки [Филиппев, 1928], р. Невы и Финского залива [Filipjev, 1929], Телецкого озера [Filipjev, 1933].

Значительная заслуга в изучении фауны пресноводных нематод принадлежит крупному советскому ученому-эволюционисту А.А. Парамонову, который в эти же годы работал как гидробиолог.

Им была изучена фауна нематод р. Москвы [Парамонов, 1925] и р. Клязьмы [Парамонов, 1937а]. Широко известна его работа по фауне и распределению нематод в соленых озерах Причерноморья [Парамонов, 1929]. Обширные и интересные сведения по составу фауны свободноживущих круглых червей содержится также в работах А.Л. Бенинга [1928б, 1935], М.М. Левашова [1927, 1928], М.А. Охотиной [1926а, б, 1953] и др.

После Великой Отечественной войны, с 1945 по 1970 г., исследования по свободноживущим пресноводным нематодам в стране практически не велись. В этот период Е.С. Кирьяновой [1949] в многолетнем капитальном труде “Жизнь пресных вод СССР” был опубликован краткий определитель нематод (до ранга рода). Она же, совместно с Е.Н. Павловским [1951], в обзорной статье дала обширную библиографию по нематодам пресных вод Союза.

С 1970-х гг. началось серьезное и планомерное изучение фауны, систематики и экологии нематод пресных вод на территории СССР. В 1972 г. вышла работа С.Я. Цалолихина по фауне и экологии свободноживущих круглых червей оз. Долгого (Ленинградская обл.). Позднее он опубликовал целую серию работ, посвященных описанию новых видов и родов нематод, обнаруженных в оз. Байкал. Изучение фауны свободноживущих нематод Байкала подытожила его монография “Свободноживущие нематоды Байкала” [Цалолихин, 1980]. Несколько позднее он опубликовал капитальную сводку по систематике тобриид – наиболее распространенной пресноводной группы круглых червей, – “Нематоды семейств Tobriidae и Tripulidae мировой фауны” [Цалолихин, 1983]. Исследования по фауне и экологии нематод Волжского бассейна были проведены автором в 1971–1992 гг. Из пресных водоемов, расположенных на территории бывшего Союза, В.Г. Гагарин выделил и описано более 60 новых для науки видов; изучено распределение червей в разных водных ценозах; даны количественные характеристики водной нематодофауны. В 1981 г. В.Г. Гагарин опубликовал определитель по пресноводным круглым червям “Пресноводные нематоды Европейской части СССР” [Гагарин, 1981].

На водоемах Дальнего Востока планомерные исследования по фауне нематод в это же время ведет В.М. Алексеев со своими коллегами [1986]. Украинские гидробиологи В.В. Гурвич, М.Н. Дехтяр, В.П. Машина изучают фауну и экологию свободноживущих круглых червей бассейна Днепра [Гурвич, 1964, 1967, 1982, 1989; Дехтяр, 1988а, 1988б, 1989; Машина, 1983, 1987, 1989]. Исследования нематодофауны водоемов Северо-Запада Европейской части России проводит В.А. Петухов [1984], [Петухов, Цалолихин, 1986], водоемов Сибири – Ф.С. Медведев [1981, 1986], озер Кыргызстана – Л.В. Лемзина [1989]. Внесли свой вклад в изучение систематики пресноводных нематод и наши ведущие фитогельминтологи: Э.Л. Краль [1959], Кирьянова [1969] и И.Я. Элиаш [1982, 1984].

Таким образом, к настоящему времени скопился большой материал по фауне, экологии и систематике нематод водоемов России, который требует обобщения и осмысления.

2.2. ПОНЯТИЕ О ЖИЗНЕННЫХ ФОРМАХ НЕМАТОД

Нематоды – одна из групп животного царства, которая испытывает в настоящее время биологический прогресс. Этих животных можно встретить везде. Мелкие размеры и простота их организации привели к тому, что нематоды практически освоили всю биосферу и обитают во всех известных науке биотопах. В океанах и морях они живут от Северного полюса до бассейнов Антарктиды включительно; от прибрежных мелководий до глубины 6000 м (возможно и глубже). В пресной воде нематоды встречаются в водоемах всех типов, включая льды Антарктиды и Гренландии и горячие минерализованные источники. На суше нематоды также найдены повсюду, где проводились исследования; многие из них – паразиты человека, позвоночных и беспозвоночных животных; в растениях они паразитируют во всех органах и тканях.

Несмотря на единый, общий план строения, у нематод можно выделить четыре жизненные формы или типа организации: гидробионт, сапробионт, фитогельминт и зоогельминт.

Понятие жизненная форма широко применяется в работах по экологии животных, хотя отдельные зоологи вкладывают в него разный смысл [Кривокуцкий, 1967]. Наиболее распространённый взгляд на трактовку данного термина – употребление его только по отношению к адаптивным типам одной таксономической группы высокого ранга. Применительно к нематодам жизненная форма – это адаптивная группа круглых червей (включающая виды разных семейств, отрядов, иногда даже подклассов), характеризующаяся специфическим комплексом морфофизиологических признаков, сформировавшихся в процессе эволюционно-экологической адаптации нематод к определенной среде обитания (вода, разлагающиеся органические вещества, живые ткани растений и животных). Подобный смысл вкладывал А.А. Парамонов [1952, 1962, 1970] и в понятие “тип организации” при изучении морфоэкологических адаптаций почвенных и растительноядных нематод.

Сапробионты, как одна из экологических групп нематод, впервые была выделена И.Н. Филиппевым [1934а]. Позднее А.А. Парамонов [1952] дал подробную характеристику основных морфофизиологических особенностей сапробионтов и разделил их на подгруппы, приспособленные к разным стадиям распада органического вещества (эусапробионты, девисапробионты). Он же обосновал закономерность появления и развития фитопаразитизма у нематод и отметил специфичные черты в строении фитогельминтов [Парамонов, 1970]. Морфофизиологические особенности зоогельминтов, выработанные в процессе приспособления к обитанию в тканях хозяина, были отмечены В.А. Догелем [1941]. Водный тип морфофизиологической организации нематод или жизненная форма гидробионта была обоснована В.Г. Гагариным [1979].

Морские нематоды ведут свободный образ жизни, обитая в поверхностном слое песка и ракушника, в обрастаниях камней и водорослей. Водная среда и свободный, подвижный образ жизни способ-

ствовали развитию у них определенного комплекса морфофизиологических признаков, которые имеют адаптивное значение, т.е. позволяют им успешно существовать в данной среде.

По общепринятой в настоящее время теории Филиппева–Парамонова нематоды как группа животного царства образовалась в морской воде. В процессе своего становления они претерпели значительные морфофизиологические преобразования, которые позволили им, в отличие от паренхиматозных червей, подняться на более высокую ступень организации и освоить почти все известные на Земле биотопы. В своей эволюции, в процессе завоевания новых сфер обитания, нематоды выработали многочисленные приспособления общего порядка (алломорфозы и телеморфозы – по терминологии И.И. Шмальгаузена), позволяющие им более полно использовать новую для них среду обитания. Так, при адаптации к обитанию в сапробиосе серьезные изменения затронули осморегуляторную и пищеварительную системы, а при переходе к паразитизму в тканях животных изменению подверглась половая система, при фитопаразитизме образовался специальный орган перфорации (стилета).

В водной среде обмен веществ у круглых червей происходит через легко проникаемую для растворов кутикулу. Осморегуляторно-экскреторная система представлена просто устроенной, массивной ренеттой (шейной железой) и кожными железами, которые у ряда форм полимеризованы (рис. 22). Морские нематоды, обладающие многочисленными органами чувств, активно ищут пищу. Органы осязания (тангоресепторы) представлены у них головными щетинками и губными папиллами; органы обоняния (хеморесепторы) – амфидами, отверстия которых крупные и разнообразные по форме: карманообразные, спиральные, круглые и расположены по бокам головы (рис. 22). У многих форм развиты органы зрения (фоторесепторы), представленные простым скоплением светочувствительного пигмента красного, бурого, черного цвета, либо четко оформленными глазами, состоящими из пигментного бокала и светопреломляющей линзы. Пищеварительная система хорошо развита. Ротовая полость (стома) довольно обширная и несет зубы или онхи для захвата и удержания добычи: пищевод длинный и мускулистый, часто с базальным расширением (бульбусом). Кутикула имеет многочисленные щетинки (соматические тангоресепторы) и различные кутикулярные орнаменты в виде точек, чешуек, пластинок, которые вероятно, способствуют лучшему удержанию тела нематод в поверхностном слое грунта. Для прикрепления к субстрату водные нематоды обладают специальными клейкими железами с выводной трубкой, расположенной на конце хвоста (рис. 23). Жизненный цикл водных нематод длится обычно 30–45 дней (реже 1–2 года); в матке у самки одновременно находится одно–два довольно крупных яйца.

Весь этот комплекс морфофизиологических признаков, свойственный систематически разным группам нематод из отрядов Enopliida, Araeolaimida, Monhysterida, Desmodorida, Chromadorida и

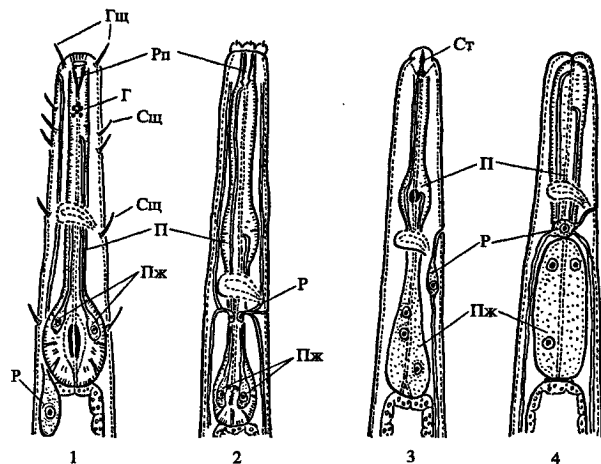


Рис. 22. Передние концы нематод разных жизненных форм (схематично) [по: Гагарин, 1979]:

1 – гидробионт (*Chromadorina* sp.); 2 – сапробионт (*Mesorhabditis* sp.); 3 – фитогельминт (*Tylenchus* sp.); 4 – зоогельминт (*Coregoneta* sp.); Г – глазок; Гц – головные щетинки; П – пищевод; Пж – пищеводные железы; Р – ренетта; Рп – ротовая полость; Ст – стилет; Сц – соматические щетинки.

Desmoscolecida, обитающих в морских водоемах, обозначается как “водный” тип организации нематод или жизненная форма гидробионта.

Основной комплекс морфологических признаков, характеризующий водный тип организации у морских нематод свойственен и пресноводным червям. Почти все нематоды из разных таксономических групп, обитающих в пресных водоемах (эноплиды, хроматориды, ареоляимиды, монхистериды), обладают полимеризованной осморегуляторно-эксреторной системой, представленной у них, как и у морских нематод, паралатеральными и каудальными железами и просто устроенной неразветвленной ренеттой. Органы чувств (амфиды, тангорцепторы и др.) развиты значительно сильнее, чем у почвенных форм.

В почве круглые черви принимают активное участие в сложных биологических процессах разложения органического вещества. Тесный и постоянный контакт с сапробиосом почвы позволил выработать нематодам комплекс морфологических признаков, который известен как “сапробиотический” тип организации нематод.

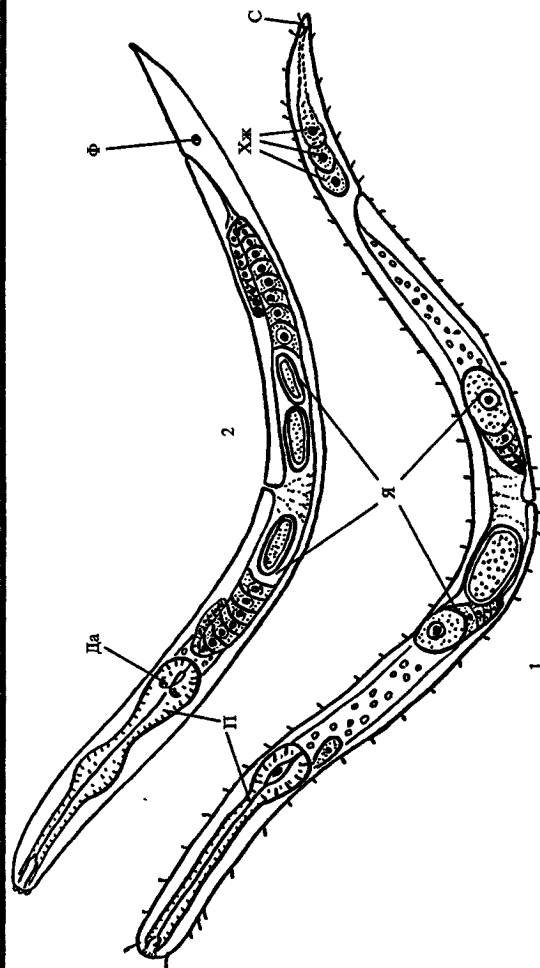


Рис. 23. Общий вид *Chromadorina viridis* (Micoletzky, 1925) – жизненная форма гидробионта и *Rhabditis* sp. – жизненная форма сапробионта [по: Гагарин, 1979]:

1 – *Chromadorina viridis*; 2 – *Rhabditis* sp.; Да – пропиларный аппарат; П – пищевод; С – спиннерет; Ф – фазмида; Хж – хвостовые железы; Я – яичник.

В сапробиотической среде метаболизм у червей происходит иначе, чем в водной среде, причем в связи с быстро протекающими процессами разложения органического вещества, он более интенсивен. Этот факт привел к олигомеризации системы кожных желез и интеграции осморегуляторно-экскреторного аппарата сапробионтов. Паралатеральные и каудальные железы у них полностью редуцированы; мешковидная ренетта преобразована в сложно построенную H-образную шейную железу; имеются фазмиды. Кутикула приобретает повышенную стойкость к растворам; полостное давление (тургор) повышается. В пищеварительной системе главные изменения коснулись строения стомы и пищевода. Стома сапробионтов приспособлена к пассивному заглатыванию пищи; кардиальный бульбус пищевода мускулистый и снабжен дробильным аппаратом. Органы чувств малочисленные, редуцированные; отверстия амфидов поровидные и расположены в губной области. Соматические щетинки и ареолия кутикулы полностью исчезают. Жизненный цикл нематод укорачивается (иногда до 1,5–5 дней), уменьшаются сроки развития яйца и личинок, смена поколений происходит более часто, т.е. повышается скорость развития нематод. Количество синхронных яиц увеличивается до 20–30; распространен протерендрический гермафродитизм, партеногенез и живорождение. В настоящее время эту характеристику имеют типичные обитатели почв: рабдитиды, диплогастериды, цефалобиды и панагролаймиды.

Как известно [Парамонов, 1958], возникновение фитопаразитизма стало возможно после приспособления нематод к питанию разлагающимися растительными тканями, т.е. после возникновения тесного и продолжительного контакта непаразитических форм нематод с растением. В почвенных условиях нематоды – сапробионты участвовали в разложении отмершего растительного материала наряду с сапробиотическими гиомицетами. Обилие гиомицетов и тесная связь с ними нематод стимулировали переход последних от питания разложившимся органическим веществом к питанию соком грибов. Это вызвало преобразование “рабдитоидной” стомы сапробионтов, адаптированной к пассивному заглатыванию пищи, в активный орган (стилел), способный прокалывать ткани растений. С развитием и преобразованием стилета нематоды проникли в ткани высших растений и стали паразитировать в них. Это вызвало новую перестройку организации, коснувшуюся в основном пищеварительной системы червей. В частности, произошла дифференцировка эктоферментативных желез и значительно усилилась их функция. Это способствовало развитию эктоферментативного пищеварения, при котором растительные ткани сначала разжижаются ферментами, а потом всасываются. Обитание в тканях растений привело к уменьшению размеров тела нематод (фитогельминты – наиболее мелкие из круглых червей) и возрастанию барьерности их кутикулы. Многие фитогельминты могут по разным причинам покидать растения, мигрировать в почву, используя ее как среду переживания. В связи с этим у них развита способность к анабиозу. Ана-

биоз может длиться очень долго без нарушения жизнеспособности червей. Так, *Tylenchus polyhyprus* был возвращен к активному существованию спустя 39 лет после гербаризации растения. Луково-чесночная стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci* оставалась живой в анабиотическом состоянии свыше 20 лет.

Число яиц, образуемых одной самкой, различно для разных видов фитогельминтов и во многом зависит от окружающих условий. Самки *Heterodera* и *Meloidogyne* продуцируют в течение жизни по несколько сот яиц; самки *Anguina tritici* – по несколько тысяч, тогда как *Pratylenchus pratensis* откладывают не более десяти яиц.

Продолжительность жизненного цикла у фитонематод также различна. Из настоящих паразитов растений наиболее коротким жизненным циклом отличаются представители рода *Aphelenchoides*, у которых он длится около двух недель. Наиболее длинный цикл развития свойственен цитрусовой нематоде *Tylenchus semipenetrans* – 42–56 дней.

Все фитогельминты (кроме дорилеймид) объединены в отряд Tylenchida.

По вопросу происхождения и филогении зоопаразитических нематод имеются большие разногласия. Но все сходится на том, что в своем формировании зоогельминты не имели общего корня. Предками зоогельминтов отдельных систематических групп (рабдитат, оксиурат и стронгилят) считаются сапробиотические нематоды из подотряда Rhabditata; остальные группы в своем развитии не связаны с наземными сапробионтами. В то же время можно выделить ряд морфофизиологических признаков, характерных для всех зоопаразитических нематод, независимо от их происхождения и развития.

Зоогельминты намного крупнее нематод других жизненных форм. Если длина свободноживущих нематод колеблется в пределах 0,3–10 мм, фитогельминтов – 0,1–3 мм, то зоопаразиты достигают длины 1 м (ришта) и даже 8 м (*Placentonema gigantissima* из плаценты кашалота). Как правило, большую часть своей жизни они проводят в малоподвижном состоянии, накрепко закрепляясь в тканях хозяина. Органы фиксации у зоопаразитических нематод довольно разнообразны. Это крючки, шипы, присоски, головные везикулы, крылья, головные отростки, головные воротники, канатки и т.д. В случае, если паразит не закрепляется в теле хозяина, а свободно лежит в его ткани, то головной конец у него не вооружен, развиты одни лишь губы, а иногда и они отсутствуют.

В организме хозяина паразит находит обильную и легко доступную для себя пищу. У зоопаразитических нематод, как и у фитогельминтов, развито эктоферментативное пищеварение. Пищевые железы у них часто дифференцированы. Паразит потребляет растворенные и уже готовые к всасыванию ткани хозяина, поэтому у них достаточно часто наблюдаются черты редукции пищеварительной системы. Так, частичная атрофия пищеварительного канала происходит у некоторых трихоцефалат. У отдельных филляриат, камаллянат и трихоцефалат отсутствует анальное отверстие. Интенсивное питание предполагает и быстрое удаление продуктов обмена из

организма, т.е. четкую работу экскреторного аппарата. Выделительная система зоопаразитических нематод характеризуется гипоморфным развитием.

Как известно, все функции в жизни паразитов подчинены одной – функции размножения. Это обуславливает наличие у них ряда особенностей в морфологии и физиологии. Паразитический образ жизни нематод, тесная связь с хозяином затрудняет встречу между особями разного пола. Поэтому у ряда видов развит гермафродитизм (*Rhabdias*). У некоторых видов наблюдается прочное соединение особей обоих полов, когда самец прирастает к телу самки в области ее полового отверстия (классический пример – *Syngamus trachea*); у *Trichosomoides crassicauda* (паразит мочевого пузыря крыс) очень маленький самец проникает в половые протоки самки и ведет там паразитический образ жизни, выполняя в то же время функцию оплодотворения яиц.

Помимо гермафродитизма, для зоогельминтов характерны громадная плодовитость, т.е. они продуцируют огромное количество яиц. Эта особенность помогает паразитам в борьбе с множеством неблагоприятных условий во время сложного жизненного цикла. Так, *Necator americanus* производит в день около 9 тыс. яиц, *Ancylostomum duodenale* – около 20 тыс. Поскольку срок жизни последнего приблизительно 4–5 лет, одна самка в течение жизни может отложить около 25–30 млн яиц. *Ascaris lumbricoides* за 5–6 месяцев своей половозрелой жизни продуцирует 50–60 млн яиц. Для сравнения свободноживущие нематоды в течение жизни продуцируют только 200–600 яиц.

Увеличение половой продукции у зоогельминтов сопровождается соответствующими морфологическими изменениями, затрагивающими в основном половые органы. Так, обычным явлением у зоогельминтов является большое число маток (до 12). Иногда гипертрофия половых органов такова, что весь организм зоогельминта превращается в придаток собственной половой системы. У *Atractonema*, например, выросшее влагалище и матка достигают размеров, равных всему остальному телу самки, а у *Sphaerularia bombi* они превосходят по объему все остальное тело в 15–20 раз.

Своеобразен онтогенез зоопаразитических нематод. В своем личиночном развитии они проходят ряд стадий, отличных друг от друга. При этом у личинок червей происходит существенная перестройка морфологической организации, главным образом пищеварительной системы, так как личинки приспособляются к иному типу питания в новых для них условиях обитания.

Очень разнообразны жизненные циклы зоопаразитических нематод, в связи с тем, что животные всех классов позвоночных и многих классов беспозвоночных являются основными, промежуточными или резервуарными хозяевами нематод. Продолжительность жизни зоогельминтов исчисляется десятками лет. *Loa loa* может не покидать организм человека 15 лет, *Wuchereria bancrofti* – 17 лет.

Такова, в общих чертах, морфологическая характеристика жизненных форм нематод, повсеместно заселивших планету. В пресных водоемах встречаются черви всех жизненных форм.

2.3. СОСТАВ И ЧИСЛЕННОСТЬ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД В ВОДОЕМАХ

Свободноживущие нематоды – наиболее многочисленная группа многоклеточных животных, населяющих пресные водоемы. Иногда более высокую численность имеют копепоиды равноногих рачков, образующие довольно плотные скопления на дне водоемов, или ветвистоусые рачки – кладоцеры, в массе развивающиеся в определенные сезоны года среди зарослей водной растительности в прибрежье (табл. 5).

Очень высокая численность нематод (десятки и сотни млн особей на 1 м² поверхности дна) в полисапробных водоемах, т.е. водоемах, сильно загрязненных органическими веществами в результате сброса туда бытовых или промышленных отходов. Нематоды практически отсутствуют или встречаются единично в профундали эвтрофных высококормных водоемов, ложе которых выстлано толстым слоем жидкого мелкодисперсного ила (сапропели). Черви не могут закрепиться на его поверхности, вымываются или проваливаются внутрь илистой массы, где погибают. Кроме того, в этой зоне всегда наблюдается дефицит кислорода, что связано с процессами разложения органического вещества. Слабо развита фауна нематод и в сильно заболоченных водоемах или мелких тундровых моховых озерах.

Как известно [Шербаков, 1967; Micoletzky, 1925; Witkowska, Gutowska, 1970], круглые черви предпочитают твердые грунты (песок, камни), на которых они могут прочно закрепиться, и где всегда хороший кислородный режим. Поэтому довольно высокая численность нематод (до 1 млн особей на 1 м² отмечена в профундали олиготрофных оз. Севан и Иссык-Куль [Гагарин, Акопян, 1991, 1992; Лемзина, 1989], донные отложения которых представлены песком. В прибрежной песчаной литорали эвтрофных озер и водохранилищ средней полосы Европейской части страны численность нематод колеблется в пределах 7–60 тыс. экз./м² (табл. 5).

Видовое разнообразие нематод пресных водоемов зависит в основном от типа водоема и его размеров. В более крупных по площади водоемах имеется большое количество различных ценозов для формирования разнообразных экологических комплексов нематод. При тщательном исследовании Рыбинского и Иваньковского водохранилищ в составе их гидрофауны найдено более 200 видов круглых червей. В то время как нематодофауна придорожной канавы крайне бедна: 5–10 видов [Гагарин, 1978г, 1985].

Богатое видовое разнообразие нематод объясняется тем, что в определенных условиях они формируют своеобразные комплексы. Так, в состав мейобентоса входят виды, которые не встретишь ни в обростающих растений, ни среди их корневой системы. Фауна прибрежья сильно отличается от таковой профундали. Очень специфичный состав фауны минеральных источников и соленых водоемов. Полисапробные водоемы населяют черви, близкие по своей морфологической организации к почвенным формам.

Таблица 5

Состав мейобентоса в разных водоемах

Группа	Река Волга около г. Зубов [орг.]		Река Сутка (приток р. Волга [орг.]		Рыбное водохранилище [по: Гагарин, 1986 г.]		Озеро Сеян [по: Гагарин, Ахоян, 1991]		Северо-Двинская система [по: Гагарин, Величко, 1982]			
	N		N		N		N		Озеро Сиверское		Озеро Кубенское	
	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
Нематоды	59,2	0,14	21,3	0,08	7,6	0,15	207,0	0,1	49,6	0,6	51,5	0,5
Тихоходки	-	-	0,9	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-
Колеподы	2,2	0,07	15,6	0,40	44,4	0,89	15,5	0,4	90,6	1,9	53,9	1,0
Кладощеры	0,8	0,02	34,0	0,52	6,3	0,09	1,8	0,1	3,7	0,2	4,8	0,1
Остракоды	0,6	0,03	3,3	0,09	2,4	0,03	4,1	0,1	0,7	0,1	0,7	0,1
Харовиковиды	-	-	-	-	-	-	-	-	2,2	0,1	2,6	0,2
Олигохеты	-	-	-	-	-	-	-	-	4,4	0,2	1,3	0,1
Всего:	62,8	0,26	75,1	1,11	60,7	1,16	228,4	0,7	151,2	3,1	114,8	2,0
											223,4	5,8

Примечание. N — численность, тыс. экз./м². B — биомасса, г/м².

К настоящему времени в пресных водоемах земного шара выявлено около 600 видов свободноживущих круглых червей. Андраси [Andrassy, 1978] для водоемов Европы указывает 605 видов, в том числе 200 почвенных форм, случайно попавших в водоем с окрестных участков суши. Отсюда следует, что в Европе известно около 400 водных форм круглых червей. По всей вероятности, все они обитают и в водоемах бывшего Советского Союза. Кроме того, следует ожидать, что в неизученных водоемах Сибири и Дальнего Востока окажется своеобразная фауна, в состав которой войдут эндемичные и новые для науки виды. Таким образом, следует предположить, что на территории бывшего Советского Союза обитает около 500 видов свободноживущих круглых червей. К сожалению, нематодофауна пресных вод страны еще слабо изучена, ныне выявлено около 300 видов [Гагарин, 1992а, 1993]. Более полно изучена фауна Европейской части Союза. В бассейне Волги найдено 179 видов (см. табл. 22), в бассейне Днепра 101 вид [Гурвич, 1989], в Учинском водохранилище — 86 видов [Гагарин, 1973а], в Рыбинском водохранилище — 76 видов [Гагарин, 1986б]. Не изучена фауна нематод Средней Азии, фрагментарны сведения о видовом составе червей Сибири и Дальнего Востока.

Фауна нематод пресных водоемов весьма неоднородна, что обусловлено, с одной стороны, разнообразием условий, складывающихся в каждом отдельно взятом водоеме и, с другой стороны, непосредственным контактом водоема с другими сферами обитания червей (почвой, реке морскими или солоноватыми водами).

Анализ фауны нематод пресных вод позволил выделить в ее составе три экологические группы: гидробионты, амфибионты, эдафобионты.

Гидробионты — типично пресноводные виды. Эта многочисленная группа червей, объединяющая виды, строго приуроченные к обитанию в условиях пресной воды. Она весьма неоднородна. В ее состав входят черви, имеющие разную морфологическую организацию, что обусловлено их разным происхождением. В этой группе выделены три подгруппы: истинные гидробионты, водные сапробионты и фитогельминты водных макрофитов.

В подгруппу истинных гидробионтов входят первичноводные формы червей, имеющие водный тип организации. Они весьма оксифильны, вне водной среды гибнут. В состав подгруппы входят исключительно аденофореи. Из отряда Enoplida — все виды семейства Tobrilidae, представители родов *Tripyla*, *Ironus*, *Cryptonchus*; из отряда Monhysterida — виды родов *Monhystera*, *Hofmanneria*, *Daptonema*, *Theristus*, *Monhystrella paramacura*, *Eumonhystera filiformis*, *E. dispar*, *E. tuporis*; из отряда Acaelolaimida — представители родов *Axonolaimus*, *Paraplectonema*, *Aphanolaimus*, *Paraphanolaimus*, *Chronogaster*, *Plectiscus cirratus*; из отряда Chromadorida — все пресноводные виды; из отряда Mononchida — виды рода *Mononchus*; из отряда Dorylaimida — полный состав родов *Dorylaimus*, *Idiodylaimus*, *Laimydorus*, *Crocodylaimus*, *Calodorylaimus*, *Chrysodorus*, *Labronema*, *Thornia*, *Aquatides*, *Paravulvulus*, *Neoaetolaimus*, *Paractinolaimus*.

Таблица 6

Экологический состав фауны нематод некоторых водоемов

Экологическая группа	Пруда около г. Подольска [по: Гагарин, 1978]	Учинское водохранилище, пляж [по: Гагарин, 1973а]	Рыбинское водохранилище, побережье [по: Гагарин, 1978а]	Иваньковское водохранилище [по: Гагарин, 1989а]	Озеро Сиверское [по: Гагарин, Велячко, 1982]	Озеро Севан [по: Гагарин, Аюбян, 1991]
Гидробионты, из них:	10	21	30	54	19	22
истинные гидробионты	8	20	28	48	19	19
водные сапробионты	2	1	1	4	—	2
фитогельминты водных растений	—	—	1	2	—	1
Амфибонты	4	9	11	17	2	1
Эдафобионты	2	14	16	3	—	—
Всего видов:	16	44	57	74	21	23

Вторая подгруппа, водных сапробионтов, объединяет вторичноводные формы нематод, имеющие сапробиотический тип организации. Они не требуются к кислородному режиму, обитают в ценозах, где наблюдается дефицит кислорода — среди корней водных растений или в загрязненных водоемах. В состав подгруппы входят исключительно сецерентны. Из отряда Rhabditida — *Panagrolaimus hygrophilus* и *P. thienemanni*; из Diplogasterida — виды родов *Diplogaster*, *Koerneria*, *Bulterius gagarini*, *Diplogaster nudicapitatus* и *D. aquaticus*, *Paroigolaimella bernensis* и *P. anomala*, *Fictor tsalolichini*.

В состав третьей подгруппы, фитогельминтов водных макрофитов, включены виды, паразитирующие в корневой системе водных растений. Данную подгруппу составляют вторичноводные формы нематод с морфофизиологической организацией типичного фитогельминта. Это из отряда Tylenchida — род *Hirschmanniella* и из отряда Dorylaimida — роды *Chrysonemoides*, *Calolaimus* и *Lenonchium*.

Амфибонты. Нематоды, входящие в эту группу, по своей экологии строго не приурочены к пресноводным биотомам и встречаются как в пресной воде, так во мху и почве, особенно увлажненной. Тип морфофизиологической организации — водный. К содержанию кислорода в воде эти черви не требовательны. Из отряда Enoptida к этой группе относятся в полном объеме семейства Alaimidae, представители родов *Paratiripyla*, *Trischistoma*, *Prismatolaimus*, *Bastiania*, *Odontolaimus*, *Rhabdolaimus*; из отряда Monhysterida — большинство видов родов *Eumonhystera* и *Amphimonhystera*; из отряда Araeolaimida — в полном объеме семейства Teratocephalidae, большинство видов рода *Plectus*, полностью роды *Ceratoplectus*, *Anaplectus*, *Tylocephalus*; из отряда Mononchida — виды родов *Clarcus*, *Coomansus*, *Prionchulus*, *Miconchus*, *Iotonchus*, *Anatonchus*, *Mylonchulus*; из отряда Dorylaimida — представители родов *Prodorylaimus*, *Prodorylaimium*, *Mesodorylaimus*, *Eudorylaimus*, *Epidorylaimus*, *Allodorylaimus*, *Aporcelaimus*, *Dorylaimoides*, *Aporcelaimellus*; из отряда Rhabditida — *Cuticularia oxycerca*, *Curviditis curvicaudata*, *Pelodera punctata* и *P. stronglyloides*, *Bursilla monohysteta*, *Panagrolaimus rigidus*; из отряда Diplogasterida — *Fictor fictor*, *Rhabditoides stigmatus*; из отряда Tylenchida — некоторые виды *Aphelenchoides*.

Эдафобионты. Эта группа объединяет формы, адаптированные к наземным условиям обитания и в пресные водоемы попадающие случайно, путем смыва с окружающих участков суши. В водной среде данные виды долго обитать не могут, через некоторое время после попадания в воду погибают. Их морфофизиологическая организация — типа сапробионтов и фитогельминтов. Дефицит кислорода данные формы переносят легко. Большинство представителей группы относится к подклассу Secernentea. В нее входят практически все почвенные виды отрядов Rhabditida, Diplogasterida, Tylenchida и все наземные Dorylaimida.

Приведенное деление пресноводных нематод на экологические группы не претендует на совершенство и универсальность. Оно разработано на анализе фауны свободноживущих нематод пресных вод Европейской части СССР и может быть дополнено при анализе мировой фауны из других климатических районов.

В фауне пресных вод бывшего Советского Союза доминирующее положение занимают истинные гидробионты (табл. 6). Амфибонты и эдафобионты встречаются изредка и только в прибрежной зоне крупных водоемов, а также в прудах, канавах, лужах. Их качественный состав богат в полисапробных водоемах. Фитогельминты встречаются исключительно в корневой системе водных макрофитов.

2.4. ПИЩЕВЫЕ ГРУППИРОВКИ НЕМАТОД

Особенности питания нематод можно установить двумя способами. Первый основан на строении ротовой полости червей. Он был использован В. Визером [Wieser, 1953] для определения трофических группировок морских нематод. Данная классификация широко используется специалистами. В основе ее лежит деление свободноживущих морских нематод по типу строения ротового аппарата на четыре группы: неизбирательные глотатели (группа 1А), избирательные

тельные глотатели (группа 1В), дробители (группа 2А) и хищники (группа 2В). К неизбирательным глотателям отнесены черви без отчетливо выраженной ротовой полости и лишенные всякого вооружения (зубов, онхов, челюстей). Способ питания – простое всасывание пищи с помощью мышц пищевода. Пищей служит мелкозернистый детрит, содержащий большое количество бактерий и водорослей. Группу избирательных глотателей составляют черви с хорошо развитой чашевидной, конической или цилиндрической стомой, но также лишенные ротового вооружения. При питании они первоначально производят выборочный захват пищи губами и ртом, а потом засасывают ее в пищевод. К дробителям отнесены черви с хорошо развитой ротовой полостью, вооруженной мелкими зубчиками, онхами или пластинками. Нематоды данной группы добывают себе пищу (в основном водоросли), соскабливая их с твердой поверхности (растений, камней, искусственных субстратов). В группу хищников входят формы, имеющие обширную ротовую полость с мощным вооружением различного типа. Это крупные нематоды, способные заглатывать мелких животных, в том числе и нематод.

Вышеизложенная классификация трофических группировок свободноживущих водных нематод является первой попыткой разграничить червей по способу их питания. Она имеет как положительные, так и отрицательные стороны. К последним относится трудность разграничения первых двух групп нематод: избирательных и неизбирательных глотателей. Кроме того, в четвертую группу (хищников) приходится включать и всеядных нематод, имеющих хорошо обособленную ротовую полость, вооруженную зубами или онхами. За пределами всех группировок остаются копыноносные формы червей (дорилаймиды и другие) являющиеся как хищниками, так и собирателями.

Второй способ разделения нематод на трофические группы предполагает непосредственное наблюдение за питанием червей при их культивировании на разных средах. Это дает возможность выделить червей, употребляющих в пищу бактерии (бактериофаги), водоросли и детрит (детритофаги), простейших или мелких нематод (хищники). К тому же, при культивировании червей можно непосредственно вести наблюдения за механизмом приема или захвата пищи. Эти наблюдения показали, что нематоды, употребляющие диатомовые водоросли, по-разному используют их (рис. 24). Некоторые формы (виды родов *Daptonema*, *Theristus*, *Tobrillus*) просто заглатывают их в пищевод. В этом случае створки водорослей можно наблюдать в кишечнике червей. При других способах питания содержимое водорослей высасывается, а створки выбрасываются. *Pareudiplogaster pararama* и *Dichromadora geophila* прокалывают створки водорослей острым онхом и через отверстия высасывают их содержимое, а представители *Chromadorita* и *Punctodora* надкусывают один конец створки, а потом высасывают содержимое водоросли [Romeyn, Bouwman, 1983; Jensen, 1987]. Но следует отметить, что метод наблюдений не совершенен. Большинство нематод имеют широкий спектр питания и при их культивировании трудно, а иногда и невозможно, выявить

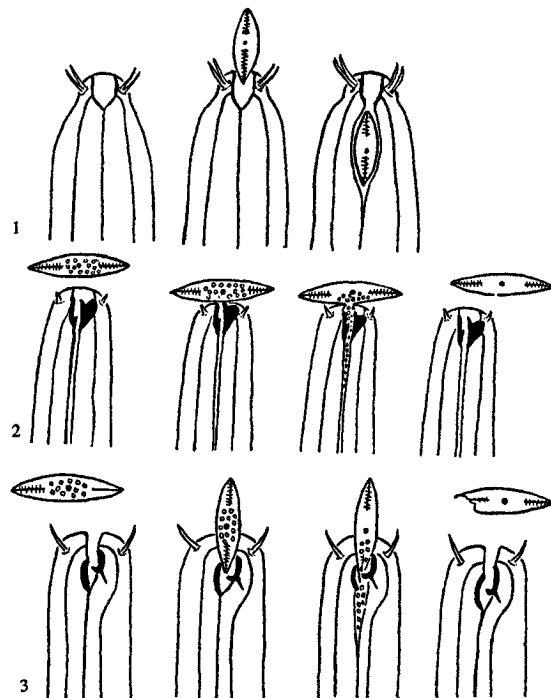


Рис. 24. Типы питания нематод диатомовыми водорослями [по: Romeyn, Bouwman, 1983]: 1 – заглатывание, 2 – прокол створок, 3 – раскол створок.

весь спектр их пищевых объектов. Этот метод хорош только для видов с узким спектром питания. Таких видов также много. У нематод в пищеводе небольшое число секреторных клеток, что ограничивает спектр пищеварительных ферментов. Поэтому пища червей строго регламентирована набором пищеварительных ферментов [Tietjen, Lee, 1977].

Своеобразную, на наш взгляд, и довольно совершенную классификацию трофических групп свободноживущих нематод разработала Прейс [Prejs, 1988]. Она содержит пять трофических групп: бактерио – и детритофаги, альгофаги, хищники, всеядные черви и фитогельминты.

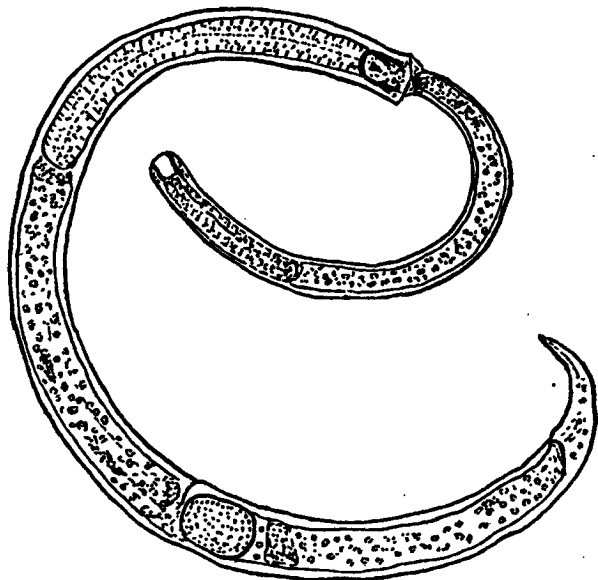


Рис. 25. Хищная нематода из сем. Mononchidae, поедающая другую нематоду [по: Кирьянова, 1949].

Бактериофаги и детритофаги. Это единая группа. В ее составе, согласно строению ротового аппарата червей, можно выделить две подгруппы: **неизбирательные** и **избирательные детритофаги** или, пользуясь классификацией Визера [Wieser, 1953], **неизбирательные** и **избирательные глотатели**. В первую подгруппу вошли виды, населяющие полисапробные водоемы, в которых в изобилии присутствует разлагающееся органическое вещество и в массе развивается бактериальная флора. Это представители родов *Pelodera*, *Paroigolaimella*, *Rhabditidoides*, *Diplogasterius* и др. Сюда же относятся и виды родов *Alaimus*, *Amphidelus*, *Eumonhystera*, *Monhystrella*, *Diplolaimella* и др. В подгруппу избирательных детритофагов вошли рода *Panagrolaimus*, *Chronogaster*, *Plectus*, *Anaplectus*, *Monhystera*, *Prismatolaimus*, *Bastiania*, *Ethmolaimus* и др.

Альгофаги. Данная группа объединяет нематод, употребляющих в пищу водоросли. Черви либо заглатывают водоросли целиком (*Theristus*, *Daptonema*, *Achromadora*, *Prodesmodora*), либо прока-

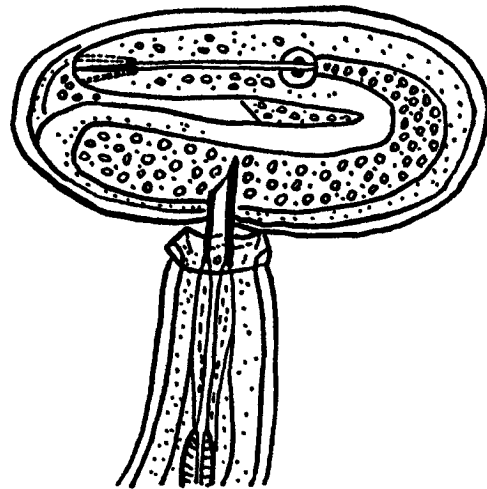


Рис. 26. Хищная нематода *Aporcelaimellus obtusicaudatus* (Bastian, 1865) пронзает яйцо с личинкой свекловичной нематоды [по: Thome, 1928].

лывают и дробят створки, а потом высасывают содержимое водорослей (*Chromadorita*, *Punctodora*, *Dichromadora*, некоторые диплогастериды).

Хищники. Формы червей, имеющие громадную ротовую полость и способные заглатывать мелких нематод, простейших и мелких беспозвоночных (*Mononchus*, *Miconchus*, *Anatonchus*, *Ironus*) (рис. 25). К ним также относятся коленосные крупные дорилаймиды, прокалывающие копьем покровы своих жертв и высасывающие их содержимое (некоторые виды *Aquatides*, *Paravulvus*, все актиноляимиды) (рис. 26). По всей видимости, в эту группу следует отнести и некоторых диплогастерид, в массе развивающихся в загрязненных водоемах и имеющих обширную ротовую полость (*Diplogaster rivalis*, рода *Bulterius*, *Mononchoides*, *Fictor*). По нашим визуальным наблюдениям они употребляют в пищу мелких нематод — сапробионтов (в основном рабдитид).

Всеядные. Группа объединяет нематод, имеющих различного строения ротового аппарата. Сюда относится все *Tobrilidae*, имеющие довольно большую стому, вооруженную онхами. Они могут заглатывать крупных простейших (инфузорий, амёб, жгутиконосцев), диатомовые водоросли, гифы грибов. Спектр питания у некоторых крупных пресноводных дорилаймид (*Dorylaimus*, *Laimydorus*,

Labronema, *Actinolaimus*) весьма широкий. Они часто хищничают, но наличие большого и толстого копыя позволяет им питаться гифами грибов, мелкими простейшими, бактериями.

Фитогельминты. К ним относятся паразитические черви, перфорирующие ткани водных макрофитов. Из тиленихид – это представители рода *Hirschmanniella*, а из дорилиямид – в полном объеме роды *Calolaimus*, *Chrysonemoides*, *Lenonchium*.

2.5. ЭКОЛОГИЯ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД В ВОДОЕМАХ

Свободноживущие нематоды входят в состав трех пресноводных биocenозов: мейобентоса, перифитона, ризоценоза. Рассмотрим более подробно состав и экологию нематод в каждом из них.

Нематоды мейобентоса. Мейобентос – это сообщество мелких донных организмов, размеры которых лежат в пределах 0,1–3 мм. Более 80% всех известных пресноводных видов круглых червей входят в состав мейобентоса. Видовой состав нематод пресных вод беднее такового моря. В настоящее время в морях и океанах известно свыше 5 тыс. видов, а в пресных водоемах всего около 600. К тому же, таксономический состав в этих водоемах довольно сильно различается. В морях основное ядро фауны составляют виды отрядов Enoelida, Chromadorida, Monhysterida, а в пресных водах – отрядов Enoelida, Dorylaimida и Araeolaimida (рис. 27). Причем в последних отсутствуют черви из отрядов Desmoscolecida, Draconematida и Desmodorida.

В континентальных водоемах таксономический состав фауны зависит от количества растворенных в воде минеральных солей. В солоноватых водоемах, таких как Каспийское море (соленость равна 12,8%) и оз. Иссык-Куль (соленость равна 5,8–5,9%) доминируют виды из отрядов Chromadorida и Monhysterida (рис. 27). Виды отрядов Mononchida и Dorylaimida отсутствуют или представлены редко и единичными особями. В оз. Севан, которое относится к содовым водоемам с высокой степенью минерализации воды (650–740 мг/л), также основную роль играют хроматориды и монхистериды: они доминируют как по числу видов, так и по числу особей, хотя в литорали в значительном количестве отмечены рабдитиды и дорилиямиды [Гагарин, Акопян, 1991]. В водоемах средней полосы Европейской части бывшего СССР количество минеральных солей в воде колеблется в пределах 160–360 мг/л. В мейобентосе среди червей по числу видов преобладают эноелиды (из семейства Tobrilidae) и крупные дорилиямиды (виды родов *Dorylaimus*, *Crocodylaimus*, *Idiodorylaimus*, *Laimydorus*). В прибрежье многочисленны также виды из отрядов Araeolaimida (илектиды) и Monhysterida (виды родов *Monhystera* и *Eumonhystera* [Гагарин, 1978a, 1978b, 1978e]. Несколько иной состав нематодофауны водоемов Арктики и Субарктики, минерализация воды в которых очень низка (менее 100 мг/л). К данно-

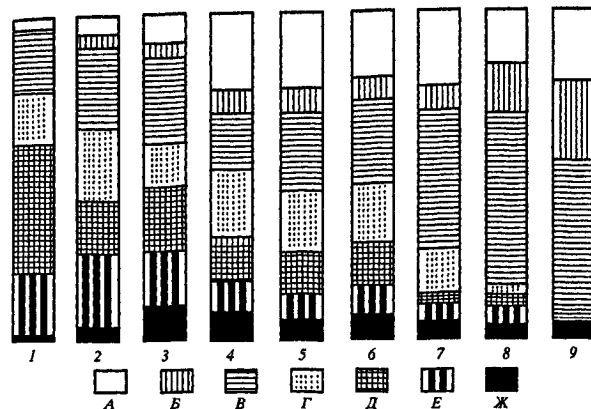


Рис. 27. Соотношение отдельных отрядов в фауне нематод разных водоемов [по: Гагарин, 1991а]. Общее число видов для каждого водоема принято за 100%. А – Dorylaimida, Б – Mononchida, В – Enoelida, Г – Araeolaimida, Д – Monhysterida, Е – Chromadorida, Ж – Rhabditida и Tylenchida; 1 – Каспийское море, 2 – озеро Иссык-Куль, 3 – озеро Севан, 4 – Учинское водохранилище, 5 – Рыбинское водохранилище, 6 – Ивановское водохранилище, 7 – водоемы п-ва Таймыр, 8 – озеро Байкал, 9 – озера Зеленецкое и Акулькино.

му типу водоемов относится и оз. Байкал (85–90 мг/л). Нематодофауна этих водоемов представлена в основном червями из трех отрядов: Enoelida (семейства Tobrilidae и Tripulidae), Mononchida, Dorylaimida, см. рис. 27). Своеобразен состав круглых червей минеральных источников, где обитают *Udonchus tenuicaudatus*, *Rhabdolaimus terrestris*, *Achromadora dubia*, *Monhystera paramacura* [Гагарин, 1992] – редкие виды червей, населяющие только минеральные источники, устья рек и кислые моховые водоемы.

В фауне пресных вод бывшего Союза к настоящему времени обнаружено около 300 видов свободноживущих нематод. Из них 30 относятся к отряду Monhysterida, 40 – к отряду Araeolaimida, 15 – к отряду Chromadorida, 60 – к отряду Enoelida, 30 – к отряду Mononchida, 70 – к отряду Dorylaimida и около 40 видов к отрядам Rhabditida и Tylenchida [Гагарин, 1992a, 1993]. Все эти виды встречаются в мейобентосе.

Мейобентос – это довольно обширный биocenоз и состав его в разных зонах водоема неодинаков. Нематодофауна центральной глубоководной части крупных эвтрофных водоемов обычно слабо развита. Ложки данных водоемов выстланы толстым слоем жидкого маслянистого тонкозернистого ила (сапропеля), на поверхности которого черви, как указано выше не могут закрепиться, вымыва-

Таблица 7

Характеристика донной фауны нематод Верхне-Волжских водохранилищ
(по: Гагарин, 1978 б)

Показатель, вид	Рыбинское		Иваньковское		Горьковское	
	I	II	I	II	I	II
Число видов	54	13	25	12	13	10
Численность, тыс. экз./м ²	32,4	11,7	31,0	12,9	43,0	18,2
в том числе:						
<i>Tobrilus gracilis</i>	6,7	4,4	1,6	3,8	0,7	0,2
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	0,1	0,2	1,4	0,7	14,6	13,8
<i>Epitobrilus medius</i>	—	—	9,0	0,4	—	—
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	—	—	3,4	0,3	—	—
Виды рода <i>Dorylaimus</i>	9,3	1,7	5,6	3,9	8,1	1,3
" " " <i>Laimydorus</i>	1,1	—	0,3	—	15,2	0,2
" " " <i>Paraphanolaimus</i>	0,2	0,4	3,1	2,8	1,1	1,2
" " " <i>Plectus</i>	1,4	—	1,6	—	0,5	—
" " " <i>Aporcelaimellus</i>	7,6	—	—	—	—	—

Примечание: I – прибрежье, II – центральная часть.

ются или проваливаются внутрь илстой массы, где погибают вследствие почти полного отсутствия кислорода. Так, в мейобентосе профунда Учинского водохранилища [Гагарин, 1973а] и крупных озер Северо-Двинской водной системы [Гагарин, Величко, 1982] нематоды отсутствуют. В Рыбинском, Иваньковском и Горьковском водохранилищах состав фауны нематод центральной глубоководной зоны беден (табл. 7). Здесь встречаются наиболее крупные формы пресноводных нематод: *Tobrilus gracilis*, *Eutobrilus steineri*, *Epitobrilus medius*, *Tripyla glomerans*, *Mononchus truncatus* и *M. niddensis*, *Dorylaimus stagnalis* и *D. montanus*, *Idiodylaimus robustus*, *Crocodylaimus flavomaculatus* [Гагарин, 1978а; Гагарин, 1983; Гагарин, 1986а, в; Гагарин, 1989а; Гагарин, 1990б].

В профунда олиготрофных озер донные отложения представлены песчаными грунтами. Поэтому здесь всегда имеется достаточное количество кислорода для развития богатой донной фауны (табл. 8). Численность нематод лишь немного уступает таковой мелководной литорали. Имеются данные, что в отдельных ультраолиготрофных озерах она намного выше, чем в мелководном прибрежье [Preis, 1977]. Хороший кислородный режим благоприятствует и видовому разнообразию червей. Кроме тобрилид и дорилимид в бентосе профунда олиготрофных озер зарегистрированы оксифильные монхистериды и хромадорида [Лемзина, 1989; Гагарин, Аполян, 1991].

Фауна нематод литорали также неоднородна и в разных водоемах имеет различный количественный и качественный состав. Своеобразный состав фауны нематод имеют прибрежные участки

Таблица 8

Развитие фауны нематод в мейобентосе олиготрофных озер

Показатель	Глубина озера Иссык-Куль [по: Лемзина, 1989], м							
	0-1	1-10	10-50	50-100	100-250	250-350	350-500	500-600
Численность нематод, тыс. экз./м ²	118	145	121	235	217	46	135	65
Число видов	55	29	25	38	21	16	17	20

Показатель	Глубина озера Севан [по: Гагарин, Аполян, 1991], м							
	2	4	7	10	20	30	60	
Численность нематод, тыс. экз./м ²	649	344	99	79	192	85	2	
Число видов	17	12	10	11	10	6	2	

суши, спорадически заливаемые водой. Так, основное ядро нематофауны полей – временных водоемов, существующих в дельте Волги только в период весеннего паводка составляют почвенные формы и амфибионты: *Mesodorylaimus bastiani*, *Aporcelaimellus krygeri*, *A. obtusicaudatus* [Гагарин, 1990а], в то время как в соседних постоянных проточных водоемах доминируют гидробионты. Плотность популяции червей в полях также в несколько раз ниже по сравнению с постоянными водоемами (табл. 9).

Приведем еще пример. Рыбинское водохранилище характеризуется непостоянным уровнем воды. Так, в 1970 г. вода в водохранилище достигла отметки ННП (год был многоводный). Три последующие года (1971, 1972, 1973) были маловодные, заливаемое прибрежье осушалось и зарастало наземными травами (мать-и-мачеха, одуванчик, крапива, осока). Естественно, что там поселились типичные почвенные нематоды. Но 1974 г. был многоводный, все прибрежье было вновь залито водой. В таблице 10 показан состав фауны нематод различных участков литорали данного водохранилища в июне 1974 г. На станции 1 (осушаемой в 1971–1973 г.) в фауне нематод преобладали эдафо- и амфибионты (виды родов *Eudorylaimus*, *Aporcelaimellus*, *Mesodorylaimus*, *Aphelenchoides*, *Tylenchus*, *Filenchus*), а на станции 4, которая никогда не осушается, доминировали гидробионты (*Tobrilus gracilis*, *Brevitobrilus stefanskii*, *Dorylaimus stagnalis*) [Гагарин, 1978а].

Наиболее богата фауна нематод, как в количественном, так и в качественном отношении, в мелководном прибрежье, заросшем высшей водной растительностью [Гагарин, 1978б]. Кроме обычных

Таблица 9

Характеристика фауны нематод водоемов дельты Волги [по: Гагарин, 1991 а]

Показатель	Полон	Протоки, ерики, кутлуки
Общее число видов	10	34
из них: гидробионты	4	32
амфибионты	4	2
эдафобионты	2	—
Общая численность, тыс. экз./м ²	5–30	20–300

Таблица 10

Состав фауны нематод мейобентоса разных участков литорали Рыбинского водохранилища в 1974 г. [по: Гагарин, 1978 а]

Показатель	Станция 1 (осушаемая в 1971–1973 гг.)	Станция 4 (никогда не осушаемая)
Общее число видов	28	29
из них: гидробионты	8	20
амфибионты	11	6
эдафобионты	9	3
Средняя численность, тыс. экз./м ²	54	67

водных эврибионтов, таких, как *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Crocodyrillaimus flavomaculatus*, *Eithmolaimus pratensis*, здесь встречаются виды, связанные с утилизацией органического вещества в водоемах: представители родов *Plectus*, *Anaplectus*, *Teratocephalus* и *Euteratocephalus* и формы, развитие которых возможно только на базе водных макрофитов. Это нематоды, основной ценоз обитания которых перифитон: *Chromadorina bioculata*, *Ch. viridis*, *Punctodora ratzenburgensis* и др. и обитатели корневой системы растений: *Panagrolaimus hygrophilus*, все виды *Chronogaster* [Гагарин, 1973а; Гагарин, 1978б]. Численность червей в грунте среди зарослей водных макрофитов часто достигает сотни тысяч экземпляров на 1 м² [Гагарин, 1973; Preis, 1977].

Более бедна фауна нематод открытого побережья, лишённого водной растительности. Здесь наиболее часто встречаются и многочисленны амфибионты из родов *Eudorylaimus* и *Aporcelaimellus*, гидробионты *Tobrilus gracilis*, *T. helveticus*, *Dorylaimus stagnalis*, *D. montanus*, *Eithmolaimus pratensis* и др. [Сахарова, 1970; Гагарин, 1973а].

Основная масса пресноводных нематод – эвриэдафические организмы, способные обитать в грунтах разного типа. Их можно встретить во всех типах грунтов, кроме сапропели.

Наибольшее качественное разнообразие и более высокая численность круглых червей наблюдается на заиленных песках побережья (табл. 11–13). Плотность популяции червей составляет сотни и

Таблица 11

Среднесезонная численность нематод (тыс. экз./м²) мейобентоса на разных грунтах в Учинском водохранилище [по: Гагарин, 1970]

Тип грунта	Весна	Лето	Осень	Зима
Илы средних глубин	10,7	7,2	3,6	0,9
Заиленный песок литорали	76,4	110,6	121,7	137,5
Песчаный грунт литорали	21,9	35,0	72,8	11,6

Таблица 12

Видовое разнообразие и количественное развитие нематод мейобентоса основных типов грунта Кременчугского водохранилища [по: Машина, 1987]

Тип грунта	Число видов	Средняя численность, тыс. экз./м ²	Средняя биомасса, г/м ²
Чистый песок	10	1,18	0,004
Слабозаиленный песок	46	14,2	0,114
Сильнозаиленный песок	39	20,70	0,192
Заиленная песчаная почва	27	8,47	0,074
Заиленная почва	11	4,76	0,050
Ил	19	8,61	0,094

Таблица 13

Встречаемость и средняя численность некоторых видов нематод мейобентоса разных грунтов в Цыбульничском заливе Кременчугского водохранилища [по: Гагарин, 1982]

Виды	Заиленный песок		Ил с песком		Ил	
	1	2	1	2	1	2
<i>Tobrilus gracilis</i>	70	19,0	83	6,8	52	3,9
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	63	29,3	24	0,9	12	0,2
<i>Neotobrilus longus</i>	56	7,5	6	0,8	3	0,04
<i>Monhystera paludicola</i>	8	1,9	12	1,0	7	0,3

Примечание. 1 – встречаемость в %; 2 – средняя численность в тыс. экз./м²

тысячи экземпляров на 1 м². Как правило, доминируют *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Daptonema dubius*, *Paraphanollaimus bekhingi*, *Eithmolaimus pratensis* [Гагарин, 1973, 1978а, 1981а, 1986б; Гурвич, 1982; Машина, 1987]. На чистых песках литорали нематодофауна развита более слабо и видовой состав ее несколько иной. Здесь довольно часто встречаются крупные оксифильные виды – *Enoploides*

Таблица 14

Соотношение доминирующих видов нематод (в %) мейобентоса некоторых водоемов около п. Борок (Ярославская обл.) [по: Гагарин, 1989 б]

Вид	Река Ильд			Пруд			Канал		
	1984	1985	1986	1984	1985	1986	1984	1985	1986
<i>Tobrilus helveticus</i>	12,2	11,1	33,0	45,1	30,3	1,5	25,5	14,1	3,1
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	8,3	8,1	8,6	4,9	1,5	33,8	1,0	6,1	25,0
<i>Semitobrilus longicaudatus</i>	1,4	—	2,6	—	5,9	37,4	—	—	9,0
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	12,3	7,4	16,6	11,1	6,3	4,7	1,5	31,3	26,8
<i>Monhystera paludicola</i>	22,1	11,8	17,6	3,1	6,7	1,5	4,5	2,5	1,3
<i>Eumonhystera filiformis</i>	6,0	13,2	1,1	9,3	2,8	5,1	18,6	1,0	—
<i>Plectus cirratus</i>	17,2	2,0	2,7	10,0	10,1	4,0	4,1	2,1	1,9

fluviatilis, *Daptonema dubium*, *Daptonema aquaedulcim*, *Aphanolaimus aquaticus* [Гагарин, 1981а; Машина, 1987].

На заболоченных участках прибрежья фауна червей также небогата и представлена в основном амфибонтами и почвенными формами. Это плектиды, тератоцефалиды, дорилаймиды [Гагарин, 1983].

Видовой состав нематод в течение одного вегетационного периода остается практически неизменным [Гагарин, 1983]. Смены доминирующих видов также не наблюдается. В составе фауны свободноживущих нематод нельзя выделять виды, развитие которых было бы приурочено к определенному сезону года, т.е. нет разделения на теплолюбивые и холодолюбивые формы червей. Одни и те же виды развиваются в водоеме без перерыва в течение одного вегетационного периода. Установлено, что свободноживущие нематоды пресных вод хорошо переносят длительное промерзание [Гагарин, 1973]. Так, в 15 пробах мерзлого песка, взятых в апреле 1970 г. в прибрежной зоне Учинского водохранилища, после его оттаивания обнаружено 65 особей, относящихся к 19 видам, многие из которых быстро ожили. Преобладали *Plectus cirratus*, *Monhystera stagnalis*, *Brevitobrilus stefanskii*. Большинство видов были представлены личинками разных возрастов, но встречались и половозрелые особи, а некоторые самки *Eumonhystera filiformis* и *Brevitobrilus stefanskii* имели

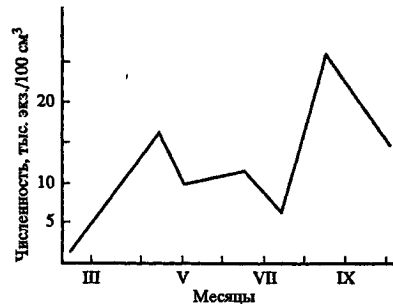


Рис. 28. Динамика численности нематод на песчаной отмели Учинского водохранилища [по: Гагарин, 1972а].

яйца. Все эти нематоды находились в мерзлом грунте в состоянии анабиоза в течение 4,5 месяцев.

В то же время, в водоемах иногда можно наблюдать смену доминирующих видов, которая происходит постепенно, в течение 2–3 лет (табл. 14). Причем заменять доминирующие виды могут как таксономически близкие (виды одного рода), так и довольно далекие (виды из разных отрядов).

Динамика численности нематод в грунтах водоемов подчинена единому правилу [Сахарова, 1970; Гагарин, 1973; Гагарин, Величко, 1982]. Наибольшая плотность червей наблюдается в начале весны и осенью (рис. 28; табл. 11, 15). Зимой, в подледный период (в условиях средней полосы Европейской части СССР) численность самая низкая. Весной, после таяния льда и прогрева воды, черви начинают интенсивно размножаться. В это время (май) отмечается первый пик численности. Летом плотность червей снижается; в этот период в водоеме наблюдается большое количество личинок. Осенью черви вновь приступают к размножению (второй пик численности) (рис. 28). Обычно резкое увеличение плотности происходит за счет развития 1–3 видов-доминантов: *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Brevitobrilus stefanskii* (табл. 14).

Нематоды перифитона. Сообщество водных организмов, поселяющихся на различных предметах и живых телах, находящихся в толще воды, называют перифитоном. Обычно перифитон хорошо развит на сваях, камнях, подводных частях водных макрофитов. Состав фауны нематод находится в прямой зависимости от абиотических и биотических условий, складывающихся в каждом конкретном водоеме и каждом ценозе. Печинская [Pieszynska, 1959], изучая экологию и биологию нематод перифитона в польских озерах, выделила в этих водоемах два типа перифитона: оксифиль-

Таблица 15

Динамика численности (тыс. экз./м²) фауны нематод в грунте двух озер Северо-Двинской водной системы [по: Гагарин, Величко, 1982]

Озеро	май	июнь	июль	октябрь
Сиверское	67,4	12,0	22,0	96,8
Кубенское	94,5	27,8	68,8	75,0

ный и оксифобный. В обростаниях большинство озер доминировали требовательные к кислородному режиму хромадориды: *Chromadorina bioculata*, *Ch. viridis*, *Punctodora ratzeburgensis* (оксифильный тип) и только в некоторых из них наибольшую численность имели *Dorylaimus filiformis*, *Aphelenchoides parietinus* и *Anaplectus granulosus* (оксифобный тип).

В водоемах бывшего Советского Союза встречаются сообщества нематод обоих типов перифитона. Оксифильный тип присутствует в текущих водоемах (ручьи, реки, протоки) и крупных, глубоководных озерах; второй широко распространен в прудах, мелких заросших озерах, заболоченных заливах некоторых водохранилищ. Довольно часто оба типа перифитона можно встретить в одном водоеме, но в разных участках его побережья. Так, в Учинском водохранилище, в обростаниях рдеста прозеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.), вегетирующего на открытом песчаном побережье, в фауне нематод доминировали хромадориды (оксифильный тип перифитона), а в фауне обростаний осоки вздутой (*Carex inflata* Huds.) и тростника обыкновенного (*Phragmites communis* Trin.), окаймляющих закрытый и заболоченный залив водохранилища, наиболее многочисленны *Aphelenchoides arcticus* и *Plectus cirratus* [Гагарин, 1973б]. Видовой состав фауны нематод перифитона небогат, включает 5–15 видов.

Оксифильный тип перифитона развивается в условиях проточности водоема, постоянном обмене водных масс. Он обычен в реках, обростаниях камней и губок [Micoletzky, 1925; Pieszynska, 1959, 1964], на стенках шлюзов [Кузьмин, 1991], в обростаниях водных погруженных макрофитов [Левашин, 1928; Гагарин, 1973а]. Основная масса оксифильного комплекса нематод относится к кислородолюбивым хромадоридам: *Chromadorina bioculata*, *Chromadorina viridis*, *Punctodora ratzeburgensis*, *Prochromadora oerleyi*. Они составляют 70–100% от общей численности червей обростаний. Плотность популяции нематод перифитона огромна – десятки и сотни экземпляров на 100 см² поверхности субстрата или в 100 см³ обростаний (табл. 16; рис. 29, 30). Питаются хромадориды исключительно диатомовыми водорослями, раскалывая створки водорослей губами или прокалывают их острыми онхиями, а потом высасывая содержимое клетки.

Динамика численности нематод оксифильного комплекса перифитона довольно жестко связана с температурным режимом воды. Зимой, в подледный период, плотность популяции червей довольно

Таблица 16

Численность (экз./100 см³) доминирующих видов нематод перифитона разных водоемов и ценозов [по: Гагарин, 1973б, 1978г, 1978д]

Вид	Учинское водохранилище			Пруны г. Подольск		Озеро Бисерово		Река Пхара
	рдест	тростник	осока	N 1, осока	N 2, элодея	осока	гречиха	рдест
<i>Chromadorina bioculata</i>	950	3	41	–	–	–	–	134
<i>Eumonyhystera dispar</i>				–	–	37	96	2
<i>Chronogaster typicus</i>				1314	–	–	47	–
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	11	1	391	50	6	–	–	–
<i>Diplogaster rivalis</i>				1402	20	–	–	46
<i>Aphelenchoides arcticus</i>	1	20	54	–	–	–	–	–
<i>Dorylaimus</i> sp. sp.				1920	–	35	3	4
<i>Plectus</i> sp. sp.	68	11	62	20	14	130	15	2
Всего видов	34	26	40	10	6	8	27	12
Общая численность	1300	92	757	5572	98	337	298	244

низкая. Ранней весной, сразу после таяния льда, численность нематод резко увеличивается (рис. 29, 30). Иногда пик численности отмечается в июле, но обычно самая высокая плотность нематод наблюдается в сентябре–октябре.

Видовой состав оксифобного перифитона весьма неоднороден и зависит от характера и количества поступающего в водоем органического вещества. Если в водоем поступает небольшое количество органики и она аутохтонного происхождения, то в обростаниях присутствуют виды родов *Plectus*, *Anaplectus*, *Eumonyhystera*, *Aphelenchoides*. Это наиболее распространенный состав оксифобного перифитона, развивающегося в слабо заросших прудах, озерах, водохранилищах. Его отмечала Печинская [Pieszynska, 1959, 1964] в Мазурских озерах. В водоемах России он описан в Учинском водохранилище – в обростаниях тростника [Гагарин, 1973а, 1973б]; в оз. Бисерово (Московская обл.) – в обростаниях осоки [Гагарин, 1978г]. В количественном отношении нематодофауна оксифобного перифитона бывает довольно обильная и черви могут превалировать над другими многоклеточными беспозвоночными [Скальская, 1990]. В отдельных случаях можно наблюдать как в одном водоеме в течение одно-

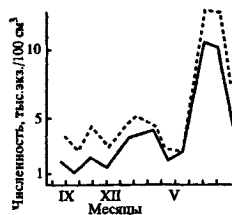
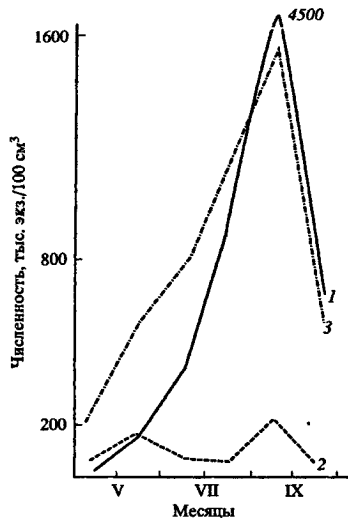


Рис. 29. Сезонная динамика численности нематод в обрестаниях в озерах Польши [по: Pieszyńska, 1964]:

1 - число особей в 10 см³ перифитона; 2 - число особей на 100 см² поверхности субстрата.

Рис. 30. Динамика численности нематод в обрестаниях растений, вегетирующих в Учинском водохранилище [пр. Гагарин, 1973б]:

1 - рдест, 2 - тростник, 3 - осока.



го сезона оксифильный перифитон сменяется оксифобным. Так, весной и летом в обрестаниях рдеста в Учинском водохранилище присутствовали нематоды семейства Chromadoridae (оксифильный перифитон). Осенью обрестания рдеста сильно обогатились аутохтонной органикой и, естественно, видовой состав червей изменился. В перифитоне в большом количестве стали встречаться виды родов *Eimonthystera* и *Plectus* (оксифобный тип перифитона). Питаются они бактериями, в массе развивающимися в воде при распаде органического материала.

В водоемах с большим количеством аутохтонного органического материала видовой состав перифитона иной. Там присутствуют формы, развивающиеся при дефиците или полном отсутствии кислорода: *Panagrolaimus hygrophilus*, виды рода *Chronogaster* - характерные представители ризоценоза. Данный состав оксифобного перифитона был описан в Учинском водохранилище - в обрестаниях осоки [Гагарин, 1973б; табл. 16], в оз. Бисерово - в обрестаниях гречи- хи (табл. 16).

Своеобразен состав обрестаний в водоемах, подверженных загрязнению бытовыми или промышленными сточными водами. При незначительном их загрязнении в фауне нематод перифитона развивается *Diplogaster rivalis* или виды родов *Mononchoides* и *Bulterius*. Так, *Diplogaster rivalis* был зарегистрирован в фауне нематод перифитона

осоки и элодея в одном из прудов г. Подольска (Московская обл.) (табл. 16) и в перифитоне искусственных сооружений Рыбинского водохранилища близ г. Череповца (Вологодская обл.) [Скальская, 1990]. Если водоем сильно загрязнен сточными водами, то в перифитоне в громадном количестве развиваются сапробиотические формы: виды родов *Paroigolaimella*, *Diplogasterius*, *Pelodera* и др. Данные случаи хорошо освещены в нашей отечественной литературе. Гагарин [1978] наблюдал большую численность нематод из родов *Paroigolaimella* и *Diplogasterius* в обрестаниях вежа ядовитого (*Cicuta virosa* L.) в одном из ручьев г. Подольска, несущем сточные бытовые воды. В обрестаниях буя Саратовского водохранилища около г. Тольятти отмечена богатая фауна сапробиотических форм.

Нематоды ризоценоза. Термин ризоценоз применяется для обозначения совокупности форм животного мира, тем или иным образом связанных с корневой системой растений. Сюда входят свободноживущие формы, живущие вокруг корней, и фитопаразиты, проникающие в ткани растений. Организмы, входящие в это сообщество, получили название ризобийонтов. В том случае, когда виды животных встречаются исключительно в данном ценозе и нигде больше, они являются типичными ризобийонтами. Если они населяют и другие биотопы, то относятся к ризофилам. Из нематод к ризобийонтам относятся фитопаразиты из родов *Hirschmanniella*, *Calolaimus*, *Chironemoides* и свободноживущие сапробионты из рода *Chronogaster* и *Panagrolaimus hygrophilus*. Первые перфорируют здоровые ткани корневой системы водных макрофитов, а вторые питаются микроорганизмами и разлагающимися органическим материалом. К ризофилам можно отнести виды родов *Plectus*, *Dorylaimus*, *Laimydorus*, *Mesodorylaimus*, *Aphelenchoides* и др. (табл. 17).

На корнях и корневищах водных растений создаются условия, довольно сильно отличающиеся от таковых в грунтах и обрестаниях растений. В процессе своей жизнедеятельности растения выделяют через корни различные минеральные и органические соединения. Ризосфера растений богата органическими веществами, поскольку здесь находятся продукты распада отмерших частей растений, а также корневые выделения и продукты метаболизма микроорганизмов. В этой зоне также наблюдается повышенная концентрация ферментов, витаминов, некоторых аминокислот, ауксинов и других биотических соединений [Красильников, 1958]. Это создает благоприятные условия для массового развития вокруг корней микроорганизмов. По Н.А. Красильникову [1958] в прикорневой зоне растений в 5-10 раз больше бактерий и простейших, чем в окружающей среде. Живущие на корневищах и корнях водных растений нематоды ведут малоподвижный образ жизни, употребляя в пищу разлагающую органику и бактерии. Условия жизни в данном ценозе (обилие органики, дефицит кислорода, почти полное отсутствие связи с водной средой) неблагоприятны для обитания в ней типично водных форм червей. Корневую систему водных растений населяют главным образом нематоды, морфофизиологическая организация

которых отвечает таковой почвенных сапробионтов и фитогельминтов. Следует также добавить, что характерная особенность всех нематод – ризобионтов – “прогонистая” форма тела, которая помогает им двигаться в тканях корневой системы растений. Индекс “а” (отношение общей длины к наибольшей ширине тела) у них очень высокий: от 40 до 70, у остальных пресноводных нематод он колеблется в пределах 15–40.

В различных ценозах плотность нематод разная. В мейобентосе песчаного мелководья Учинского водохранилища численность червей в августе 1970 г. была равной 6,4 экз./100 см³, в грунте в зарослях водных макрофитов – 13–22 экз./100 см³, в ризосфере – 200–1200 экз./100 см³ [Гагарин, 1973а]. Как видим, разница в плотности популяции червей довольно значительная.

Наиболее патогенные среди водных нематод – виды рода *Hirschmanniella*. Наиболее известна и широко распространена *Hirschmanniella oryzae*, значительно снижающая урожай риса в Индонезии, Индии, Японии, Китае. Отмечена она на рисовых чеках и в нашей стране [Рыс, 1988]. Находка *H. oryzae* в водоемах Московской и Калужской областей, а также в Рыбинском водохранилище [Гагарин, 1978а, 1978г, 1978д, 1978е] маловероятна и требует проверки. Довольно широко распространен в водоемах Союза вид *Hirschmanniella gracilis* [Захидов и др., 1971; Гагарин, 1978а, 1978в, 1978е]; вид *Hirschmanniella behningi* найден в корневой системе водных растений в Волге [Гагарин, 1973; Micoletzky 1978б].

По строению ротовой полости с тонким острым копьём, способным перфорировать здоровые ткани растений, к числу паразитов водных растений относятся некоторые дорилаймиды: виды родов *Calolaimus*, *Chrysonemoides* и *Lenonchium*. Встречаются они исключительно на корнях водных макрофитов. Богатая популяция *Calolaimus papillatus* обнаружена в ризосфере рдеста в р. Угре (Калужская обл.) (табл. 17). Более широко распространен *Chrysonemoides holsaticus*, паразитирующий в корнях разных водных растений в бассейне Волги.

Очень часто и в большом количестве в ризосфере водных растений встречается *Panagrolaimus hygrophilus* (табл. 17). Близкий к нему *Panagrolaimus thienemanni* обнаружен в водоемах бывшего Советского Союза только однажды, в ризосфере осоки в водоемах очистных сооружений п. Борок (Ярославская обл.) [Гагарин, 1993б]. Довольно обычны в ризосфере макрофитов два вида рода *Chronogaster*: *Ch. typicus* и *Ch. boettgeri*. Первый из них образует крупные популяции с высокой плотностью (табл. 17); второй встречается спорадически [Гагарин, 1981].

Виды родов *Plectus*, *Dorylaimus*, *Laimydorus*, *Mesodorylaimus*, *Aphelenchoides*, обитающие в пресных водоемах, можно характеризовать как экологические убийцы. В то же время некоторые из них: *Dorylaimus stagnalis*, *Laimydorus flavomaculatus*, *Plectus rhizophilus* и *Plectus parvus*, достаточно часто и в большом количестве присутствуют на корнях растений (табл. 17). Поэтому их можно отнести к ризофилам. Некоторые исследователи находили в кишечнике пресноводных до-

Таблица 17

Общая численность (экз./100 см³ корней) и численность доминирующих видов нематод в ризосфере водных растений
[по: Гагарин, 1978б]

Вид	Учинское водохранилище				Водоемы Астраханского заповедника					
	рдест	рис	тростник	осока	валес- нерия	рдест	ежего- ловник	нимфе- ник	сушак	лотос
<i>Hirschmanniella gracilis</i>	—	—	—	—	21	146	35	—	95	1
<i>Diplogaster rivialis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Panagrolaimella anomala</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	257	184	52	382	—	—	2	—	—	—
<i>Chronogaster typicus</i>	206	112	83	248	20	32	75	30	15	46
<i>Chrysonemoides holsaticus</i>	1	—	—	—	30	—	—	—	—	—
<i>Calolaimus papillatus</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Plectus</i> sp. sp.	48	23	18	120	—	1	—	—	—	—
<i>Dorylaimus</i> sp. sp.	134	62	3	32	13	—	30	6	—	—
<i>Laimydorus</i> sp. sp.	10	—	—	3	25	2	80	60	2	3
Число видов:	28	31	32	51	21	14	16	10	17	7
Общая численность:	890	564	190	1170	205	205	315	125	165	6

Таблица 17 (окончание)

Вид	Река Пухра				Река Угр		Река Алапка		Озеро Васерово				Московская область			
	раст.		рогоз.		раст.		осока		осока		гречиха		Пруд 1		Пруд 2	
													осока		залежь	
	раст.	рогоз.	раст.	рогоз.	раст.	рогоз.	осока	осока	осока	осока	гречиха	осока	осока	осока	залежь	Ручей
<i>Hirschmanniella gracilis</i>	-	-	2200	-	-	-	-	27	2	-	-	-	316	-	-	-
<i>Diplogaster rivalis</i>	204	54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Paroigolaimella anomala</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1374
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	8	20	-	-	-	-	10	27	826	800	364	-	-	-	-	-
<i>Chronogaster typicus</i>	14	914	2400	-	-	-	55	153	2228	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chrysonemoides holzschuhi</i>	-	6	2400	-	-	-	21	13	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calolaimus papillatus</i>	-	-	3200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Plectus</i> sp. sp.	24	-	-	-	-	-	87	11	142	86	70	208	-	-	-	-
<i>Dorylaimus</i> sp. sp.	46	1086	200	10	123	-	137	7	946	74	54	610	-	-	-	-
<i>Laimydorus</i> sp. sp.	-	28	1200	30	137	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Число видов:	16	13	12	9	39	17	23	15	11	9	9	2438	-	-	-	-
Общая численность:	634	2254	12278	175	978	387	1406	970	5552	1406	970	2438	-	-	-	-

Таблица 18

Численность доминирующих видов нематод (тыс. экз./м²)
на отдельных станциях в водоемах сброса сточных вод п. Борок
[по: Гагарин, 1993 б]

Вид	Май				Октябрь			
	1	2	3	4	1	2	3	4
<i>Tobrilus helveticus</i>	81	71	3	8	13	18	13	8
<i>Neotobrilus longus</i>	81	25	3	2	40	-	-	-
<i>Mononchus aquaticus</i>	-	-	10	4	-	-	3	1
<i>Diplogaster rivalis</i>	-	434	28	7	-	130	48	5
<i>Rhabditoides stigmatus</i>	24	-	-	-	13	-	-	-
<i>Diplogasteritis aquaticus</i>	342	9	2	1	23	-	-	-
<i>Paroigolaimella anomala</i>	106	-	-	-	195	-	-	-
<i>Pelodera punctata</i>	42	-	-	-	2	-	-	-
Всего видов	7	8	16	30	11	8	15	22
Общая численность	680	560	70	50	300	160	90	47

Примечание. 1-4 - номера станций.

рилаймид (виды *Dorylaimus*, *Laimydorus*, *Mesodorylaimus*) зерна хлорофилла и поэтому утверждали, что данные черви способны паразитировать на корнях растений [Thorne, Swanger, 1936]. В то же время известно, что эти же виды употребляют в пищу зеленые водоросли и мелких простейших [Micoletzky, 1925], а также способны высасывать яйца турбеллярий, тардиград и нематод [Andrassy, 1988].

В водоемах, подверженных сильному загрязнению бытовыми стоками, в состав фауны нематод ризосферы всегда входит большое число специфических видов, характерных для полисaproбных вод: виды родов *Diplogaster*, *Paroigolaimella*, *Diplogasteritis* и т.д. (табл. 18).

Динамика численности фауны нематод ризосферы водных растений тесно связана с ростом и развитием последних. Весной, когда корневая система растений начинает только развиваться, численность червей незначительна (рис. 31). В последующие месяцы в корнях и корневищах и на их поверхности происходит увеличение численности нематод. В конце октября вегетация растений в водоемах заканчивается, растения погибают и громадное большинство червей выбывают из данного ценоза (рис. 32).

Свободноживущие нематоды как индикаторы загрязнения пресных вод. Фауна нематод водоемов, подверженных сильному загрязнению в результате хозяйственной деятельности человека, изучена довольно слабо [Zullini, 1974, 1977; Цалолыхин, 1976; Гагарин, 1977, 1978е, 1993б]. Однако общая картина по данному вопросу ясна и имеется возможность сделать некоторые аргументированные выводы.

Как уже было сказано выше, в мейобентосе пресных вод наиболее распространены истинно водные нематоды трех семейств под-

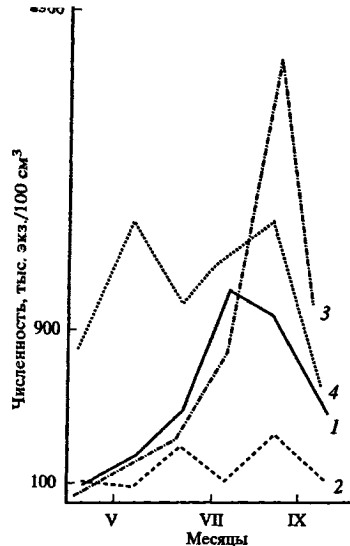


Рис. 31. Динамика численности нематод в ризосфере водных растений, вегетирующих в Учинском водохранилище [по: Гагарин, 19736]:
1 – рис, 2 – тростник, 3 – рост, 4 – осока.

класса Adenophorea: Tobrilidae, Dorylaimidae и Monhysteridae. Второй подкласс нематод – Secernentia объединяет почвенных сапробионтов и паразитические формы нематод. Черви данного подкласса сформировались на суше в условиях сапробиотического распада органического материала и в дальнейшем широко распространились по разным биоценозам. Часть их перешла к обитанию в пресных водах (факультативно и облигатно), сохранив присущие подклассу особенности морфологии и физиологии. Вполне очевидно, что в пресной воде сецерненты тяготеют к биоценозам с повышенным содержанием органического вещества. К таким пресноводным сецернентам относятся отдельные виды отрядов Rhabditida и Diplogasterida. Это вторичноводные формы нематод.

Критерием оценки качества вод следует считать соотношение числа сецернентов (из отрядов Rhabditida и Diplogasterida) и числа аденофорей [Цалолихин, 1976]. В такой оценке существенно то, что она не требует знания конкретных видов и практически не зависит от географического пункта исследования, так как оба подкласса нематод распространены повсеместно, вплоть до самых высоких ши-

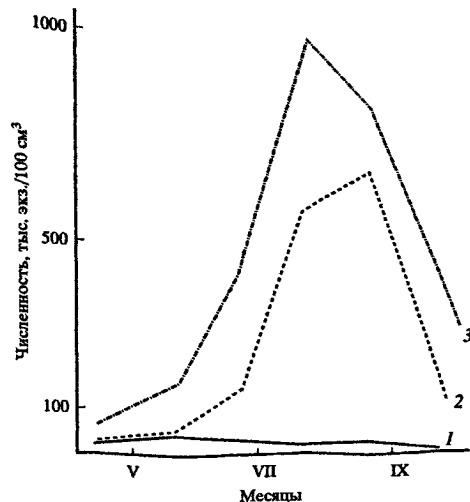


Рис. 32. Динамика численности нематод в разных биоценозах Учинского водохранилища, связанных с водяным рисом [по: Гагарин, 19736]:
1 – грунт в зарослях, 2 – перифитон, 3 – ризосфера.

рот. Если в пробах обнаружены виды родов *Pelodera*, *Diplogasteritis*, *Paroigolaimella*, то с очень большой долей достоверности можно считать, что эти водоемы загрязнены разлагающейся органикой.

Второй важной особенностью фауны нематод водоемов, подверженных загрязнению, являются высокие количественные показатели развития червей. В очагах загрязнения происходит вспышка численности червей (сецернентов). Плотность их популяции достигает миллион и выше особей на 1 м² поверхности грунта, что в десятки и сотни раз превышает обычную численность нематод в водоемах. К тому же, в очагах загрязнения в массе развиваются только 1–2 вида.

В качестве примера разберем сукцессию фауны нематод в водоемах сброса сточных вод пос. Борок (см. табл. 18). В данном случае, станция N1 расположена в отстойном пруду, примерно в 200 м от очистных сооружений (коллектора); станция N2 – в канале, несущем сточные воды из отстойного пруда, приблизительно в 150 м от него; станция N3 также находилась в канале, в 200 м ниже станции N2. Станция N4 расположенная в канале, соединенном с Рыбинским водохранилищем, и не связанная с системой очистки, бы-

Состав фауны нематод озер зоны тундры

Вид	Таймыр [по: Гагарин, 1991 а]	Зеленец- кое [по: Цало- лихин, 1975]	Акулькин- о [по: Цало- лихин, 1975]
ОТРЯД ENOPHIDA			
<i>Alaimus primitivus</i>	+	-	-
<i>Paramphidelus paludicola</i>	+	-	-
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	+	+	-
<i>Ironus longicaudatus</i>	-	+	+
<i>Tripyla affinis</i>	-	+	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	-	-
<i>Tobrilus parvus</i>	+	-	-
<i>Eutobrilus steineri</i>	+	-	-
<i>Peritobrilus arcticus</i>	+	-	-
<i>Epitobrilus allophisis</i>	-	+	+
<i>Quasibrilus strenuus</i>	+	-	-
<i>Paratrilobus grandipapilloides</i>	+	-	-
<i>Paratrilobus rapis</i>	+	-	-
ОТРЯД MONONCHIDA			
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+
<i>Mononchus niddensis</i>	-	+	+
<i>Mononchus absconditus</i>	+	-	-
<i>Mononchus tajmiris</i>	+	-	-
<i>Prionchulus muscorum</i>	-	-	+
<i>Prionchuloides micoletzkyi</i>	-	-	+
ОТРЯД DORYLAIMIDA			
<i>Paravalvulus hartingii</i>	+	-	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	-	+
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	-	+	+
<i>Eudorylaimus sp.</i>	-	-	+
<i>Epidorylaimus rivalis</i>	+	-	-
<i>Aporcelaimellus tritici</i>	-	+	+
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i>	-	-	+
ОТРЯД MONHYSTERIDA			
<i>Monhyстера longicaudata</i>	-	+	+
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA			
<i>Plectus cirratus</i>	+	-	-
ОТРЯД CHROMADORIDA			
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	+	+	-
<i>Chromadorita leuckarti</i>	-	-	+
ОТРЯД DIPLOGASTERIDA			
<i>Fictor fictor</i>	-	+	-
<i>Koerneria angarensis</i>	+	-	-
<i>Goffartia variabilis</i>	+	-	-
Всего видов	20	11	15

ла контрольной. Таким образом, наиболее загрязнена вода на станции N1, менее всего на станции N3, а на контрольной станции N4 вода должна быть практически чистой.

Развитие фауны нематод на данных станциях хорошо отражает степень загрязнения водоемов. Наиболее обильна в количественном отношении фауна червей на станции N1. Доминируют сапробионты из отряда *Diplogasterida*: *Diplogasteritis aquaticus* и *Panagrolaimella anomala*. Далее от очага загрязнения, на станциях N2 и N3, плотность популяции червей падает. Происходит смена доминирующих видов. Превалирует по числу особей *Diplogaster rivalis*. На контрольной станции численность нематод низкая, а число видов увеличивается в 2-4 раза. Доминируют виды из подкласса *Adenophorea*: роды *Tobrilus* и *Mononchus*.

Кроме перечисленных видов сецернентов, обитающих в очагах загрязнения пресноводных водоемов, следует указать также следующие виды: *Pelodera punctata*, *Curvuliditis curvicaudata* — из отряда *Rhabditida*; *Diplogasterinus hudicapitatus*, *Paroigolaimella bernensis*, *Rhabditoides stigmatus*, *Mononchoides striatus* — из отряда *Diplogasterida*, довольно часто развивающиеся в полисапробных водах [Гагарин, 1988; Preis, 19936].

2.6. ФАУНА НЕМАТОД ОТДЕЛЬНЫХ ВОДОЕМОВ

Озера

Рассмотрение фауны нематод озер начнем с водоемов высоких широт, потом средней полосы Европейской части бывшего Союза и закончим горными озерами, расположенными в южных регионах.

Оз. Т а й м ы р. Состав фауны нематод озера известен благодаря обработки 35 проб грунта, собранных с глубины 5-10 м; грунт представлен илом или заиленным песком [Гагарин, 1991а]. К сожалению, пробы в мелководном прибрежье отобраны не были. В результате анализа выявлено 20 видов нематод (табл. 19). По числу особей и частоте встречаемости доминировали три вида: *Quasibrilus strenuus*, *Paratrilobus grandipapilloides* и *Epidorylaimus rivalis* [Гагарин, 1991а]. Плотность популяции нематод колебалась в пределах от 500 до 3000 экз./м² (в среднем 1500 экз./м²). Видовой состав по наличию крупных форм тобрилид и мононхид напоминал таковой оз. Байкал [Цалолыхин, 1980]. В озере найден *Quasibrilus strenuus*. До этого виды рода *Quasibrilus* были выявлены только из оз. Байкала. Сближает фауны этих озер также находка в оз. Таймыр байкальского эндемика *Mononchus absconditus*. Кроме того, *Paratrilobus rapis* морфологически очень близок к байкальскому *P. expugnator* [Tsallolichin, 1976].

Оз. З е л е н е ц к о е и А к у л ь к и н о. Озера расположены на Кольском п-ове, на побережье Баренцева моря (69 с.ш.). Минерализация воды в водоемах незначительная (Акулькино — 36-39 мг/л, Зеленецкое — 46-52 мг/л). Озера олиготрофные: продукция органического вещества очень низкая, накопление его очень незначительно.

Изучение нематодофауны в озерах проведено С.Я. Цалолыхным [1975]. В озерах найдено 17 видов свободноживущих нематод (табл. 19). Доминировали виды рода *Ironus*. Максимальная численность червей в пробе (литораль оз. Зеленецкого, заиленный песок, июль 1971 г.) относительно невелика и не превышала 14 тыс. экз./м². Наибольшее число нематод обнаружено в песке и песке с примесями, наименьшее – в иле (120 экз./м²). Биомасса нематод в заиленном песке составляла 11 мг/м².

Оз. Сиверское и Кубенское. Эти мезотрофные озера входят в состав Северо-Двинской водной системы (Вологодская обл.). Оз. Сиверское наиболее глубокое из озер (максимальная глубина 26 м) системы. Прибрежное мелководье озера песчаное и заросло водными макрофитами; центральные глубинные участки выстланы черным маслянистым илом. Весной отмечено сильное цветение водорослей, в связи с чем содержание хлорофилла в воде достигает 38 мг/л. Фауна нематод более богата в прибрежном мелководье (табл. 20). Доминируют *Tobrilus gracilis*, *Ironus tenuicaudatus* и *Monhystera unispiculatum*. Встречаются и перифитонные формы: хроматориды, мелкие монхистериды, плектиды. В обростаниях многочисленны *Tobrilus helveticus* и *Chromadorina bioculata*. Следует отметить разнообразие тобрилид. Плотность червей в мейобентосе прибрежья достигает 60–80 тыс. экз./м², что в 7–10 раз выше, чем в мейобентосе глубоких участков. Наиболее высокая численность нематод в грунтах отмечена в весенний и осенний периоды: летом (июнь–июль) червей меньше, их численность в эти месяцы колеблется в пределах 10–30 тыс. экз./м² (см. табл. 18).

Оз. Кубенское замыкает цепочку озер Северо-Двинской водной системы. Средняя глубина его составляет 2,5 м, но в связи с обширной площадью водосбора и хорошей аэрацией, в водоеме создаются благоприятные условия деградации органического вещества. Мейобентос в водоеме довольно обильный. В заросшем мелководье среди нематод довольно многочисленны хроматориды, из них *Ethmolaimus pratensis* входит в число доминантов. Отмечена большая численность и высокая частота встречаемости *Dorylaimus stagnalis*. Доминирует также крупный хищник *Ironus tenuicaudatus*. Среди тобрилид ведущее положение занимает *Tobrilus tenuicaudatus*. Плотность червей довольно высокая: 36–83 тыс. экз./м². Наиболее высокая численность нематод (около 100 тыс. экз./м²) отмечена в мае, непосредственно после таяния льда в водоеме (см. табл. 18).

Оз. Плещее в о. Находится на территории Ярославской области. Это типичный высокопродуктивный эвтрофный водоем. Оно довольно глубокое; максимальная глубина достигает 25 м. В прибрежном мелководье зарегистрировано 33 вида червей (табл. 20). По частоте встречаемости и числу особей доминировали *Brevitobrilus stefanskii* и *Monhystera stagnalis*. В грунтах зарослей отмечена большая численность оксифильных хроматорид: *Chromadorina bioculata*, *Chromadorita leuckarti*, *Prodesmodora circulata* [Гагарин, 1983]. Здесь же многочисленны фитогельминты из родов *Tylenchus*, *Diritylenchus*,

Таблица 20

Состав фауны нематод озер средней полосы Европейской части СССР

Вид	Сиверское						Кубенское		Плещее	
	Грунт			Обростания			Грунт		Грунт	
	1976–1977 гг. [по: Гагарин, Величко, 1982]	1986 г. [орг.]	1986 г. [орг.]	1989 г. [по: Кузнецов, 1991]	1976–1977 гг. [по: Гагарин, Величко, 1982]	1986 г. [орг.]	1977 г. [по: Гагарин, 1983]	1986 г. [орг.]	1977 г. [по: Гагарин, 1983]	1986 г. [орг.]
	0.5–1.5 м	22–26 м	0.5–1.5 м	6 м	3–4 м	0.5–2 м	0.5–1 м	5–9 м		

ОТРЯД ENOPHIDA

<i>Alaimus primitivus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ironus ignovus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cryptonchus tristis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tripylo glomerans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Tobrilus tenuicaudatus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Euobrilus steineri</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pertiotobrilus nothus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eptiotobrilus medius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Semiotobrilus pellucidus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Таблица 20 (продолжение)

Вид	Свердловское					Кубанское		Пензенское	
	Грунт					Грунт		Грунт	
	1976-1977 гг. [по: Гагарин, Велачко, 1982]		1986 г. [ориг.]			1976-1977 гг. [по: Гагарин, Велачко, 1982]		1977 г. [по: Гагарин, 1983]	
	0.5-1.5 м	22-26 м	0.5-1.5 м	6 м		3-4 м	0.5-2 м	0.5-1 м	5-9 м

ОТРЯД MONONCHIDA

Mononchus truncatus
Mononchus nudus
Mononchus middensis

ОТРЯД DORYLAIMIDA

*Dorylaimus stagnalis**
Idiodorylaimus robustus
Crocodylaimus dudoyi
Laimydorus sp.
Eudorylaimus carteri
Aporcylaimus sp.
Chironemoides holsaticus

ОТРЯД MONHYSTERIDA

Monhyстера stagnalis
Monhyстера paludicola

Monhyстера unispiculatum
Monhyстера lemani
Eumonhyстера filiformis
Eumonhyстера similis
Eumonhyстера dispar
Hofmanneria brachystoma
Daptonema aquaedulcin.
Daptonema dubium
Monhyстера paramactura

ОТРЯД CHROMADORIDA

Protemnodora circulata
Echinolaimus pratensis
Chromadorita leuckartii
Chromadorita bioculata
Punctodora ratzenburgensis

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA

Aphanolaimus aquaticus
Paraphanolaimus behringi
Paraphanolaimus anisisti
Paraplectonema pedunculatum
Plectus citraus
Plectus tenuis
Plectus rhizophilus
Anaplectus granulatus

ОТРЯД RHABDITIDA

Eucephalobus striatus

Таблица 20 (окончание)

Вид	Свердловское					Кубское		Пензенское	
	Грунт		Образования			Грунт		Грунт	
	1976-1977 гг. [по: Гагарин, Величко, 1982]	1986 г. [ориг.]	1989 г. [по: Кузнецов, 1991]	1976-1977 гг. [по: Гагарин, Величко, 1982]		1986 г. [ориг.]	1977 г. [по: Гагарин, 1983]	0,5-1 м	5-9 м
	0,5-1,5 м	22-26 м	0,5-1,5 м	6 м		3-4 м	0,5-2 м		
ОТРЯД DIPLOGASTERIDA									
<i>Mononchoides striatus</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Koerneria strenua</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
ОТРЯД TYLENCHIDA									
<i>Hirschmanniella gracilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Aglenchus agricola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tylenchus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ditylenchus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Aphelenchoides sp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Всего видов:	24	4	20	2	14	21	17	33	8
Численность, тыс. экз./м ²	72,3	1,4	49,0	7,5	-	83,0	36,0	450,0	72,0

Aglenchus и *Hirschmanniella gracilis*. В глубоководной зоне найдено всего восемь видов. Доминировали *Tobrilus gracilis* и *Dorylaimus stagnalis*. В подледный период при остром дефиците кислорода в грунтах глубоководных участков водоема отмечены значительные скопления крупных форм червей: *Eutobrilus steineri*, *Dorylaimus stagnalis*, *Mononchus niddensis*. Плотность популяции нематод в озере удивительно высокая. На отдельных участках песчаного побережья она достигает 1 млн экз./м². В центральных областях водоема численность червей много меньше – около 0,1 млн экз./м² (табл. 20).

Оз. Д о л г о е. Расположено к северо-западу от г. Санкт-Петербурга (район г. Зеленогорска). Протяженность его около 3 км при наибольшей ширине 500–600 м; глубина не превышает 10 м. Вода коричневого цвета. Это типичный малокормный, дистрофический водоем. Изучение его нематодофауны было проведено С.Я. Цалолыхиным [1972].

Обнаружено 16 видов нематод, при средней численности около 10–12 тыс экз./м². Распределение видов червей по биотопам показано в таблице 21. Наибольшее число видов обнаружено в песке и ризосфере растений, в детрите их всего пять, а в иле черви вообще не найдены. Это говорит о том, что ризосфера, песок и детрит являются наиболее благоприятными биотопами для жизнедеятельности нематод. Наиболее адаптированы *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Paracrinolaimus macrolaimus*. Последний вид характерен для закисленных гумифицированных водоемов. *Dorylaimoides ditlevseni* и *Hemicyclophora* найдены только среди корней водных растений. Вероятно, это связано с паразитическим образом жизни этих видов, в связи с чем они строго приурочены к ризосфере вегетирующих растений. Наибольшего расцвета нематодофауна достигает летом, осенью происходит спад. Зимой плотность популяции нематод в грунте незначительна. Количество червей начинает резко возрастать после очищения водоема ото льда (в марте), а в конце апреля достигает максимума.

Оз. С о н - К у л ь. Это второе по величине, после Иссык-Куля, озеро Кыргызстана. Расположено на высоте 301,5 м над уровнем моря. Площадь – 273,3 км², общий объем воды – 2,66 км³, максимальная глубина – 15 м. Береговая линия сильно изрезана, озеро вдается в сушу неглубокими заливами с отделившимися лагунами, иногда пересохшими и заросшими болотной растительностью. Состав грунтов в побережье разнообразен, преобладают галенчиковые, песчано-галенчиковые и илисто-песчаные фракции. На глубинах 3–12 м ложе дна выстлано илами, часто с запахом сероводорода и включениями остатков отмершей водной растительности и раковин моллюсков. Вода в озере пресная, безвкусная и прозрачная. Минерализация колеблется в пределах 371–446 мг/л. Нематодофауна озера изучена Л.В. Лемзиной [Лемзина, 1989]. Найдено 22 вида нематод (табл. 22). Плотность популяции червей различна в разных зонах водоема. Довольно низкая в илах глубокой центральной части – 10–50 экз./м² и относительно высокая в грунтах мелководного побережья – 200–500 экз./м². Высокая численность нематод наблюдается в выбросах водных растений, скапливающихся у уреза воды.

Распределение видов нематод по биотопам в озере Долгом
[по: Цалолыхин, 1972]

Вид	Дет- рит	Пе- сок	Ризо- сфера	Ил	Боя- га	Фонти- налис	Эло- деи
ОТРЯД ENOPLIDA							
<i>Ironus ignavus</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Tripyla glomerans</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	+	-	-	-	+
ОТРЯД MONONCHIDA							
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+	-	+	-	-
<i>Mylonchulus brevicaudatus</i>	-	+	-	-	-	-	-
ОТРЯД DORYLAIMIDA							
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	-	+	+	-	-	+	-
<i>Prodorylaimus longicauda- toides</i>	+	-	+	-	-	-	-
<i>Paractinolaimus macro- laimus</i>	+	+	+	-	-	+	-
<i>Dorylaimoides dittelevseni</i>	-	-	+	-	-	-	-
ОТРЯД MONHYSTERIDA							
<i>Monhystera wangi</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Monhystera sp.</i>	-	+	-	-	-	+	-
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	-	-	-	-	-	+	-
ОТРЯД CHROMADORIDA							
<i>Achromadora ruricola</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Achromadora sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA							
<i>Plectus cirratus</i>	+	-	+	-	-	-	-
ОТРЯД TYLENCHIDA							
<i>Hemicyclophora sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-
Всего видов	5	10	10	0	2	4	1

Состав фауны нематод мейобентоса горных глубоководных озер

Вид	Сон-Куль [по: Лемкина, 1989]	Севан [по: Га- гария, Ахо- пан, 1991]
ОТРЯД ENOPLIDA		
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	-	+
<i>Ironus longicaudatus</i>	+	-
<i>Ironus gagarini</i>	+	-
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	+	-
<i>Tripyla glomerans</i>	-	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	+	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	-	+
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	-	+
ОТРЯД MONONCHIDA		
<i>Mononchus sp.</i>	-	+
ОТРЯД DORYLAIMIDA		
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+
<i>Crocodyrilaimus dadayi</i>	+	-
<i>Eudorylaimus carteri</i>	-	+
ОТРЯД MONHYSTERIDA		
<i>Daptonema dubium</i>	-	+
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+
<i>Eumonhystera filiformis</i>	+	+
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	+	-
<i>Eumonhystera dispar</i>	+	-
<i>Monhystrella hastata</i>	+	-
<i>Hofmaenneria brachystoma</i>	-	+
ОТРЯД CHROMADORIDA		
<i>Prodesmodora circulata</i>	+	-
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	-	+
<i>Chromadorita leuckarti</i>	+	+
<i>Punctodora ratzeburgensis</i>	-	+
<i>Chromadorina bioculata</i>	+	+
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA		
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	-	+
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>	-	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	+
<i>Plectus tenuis</i>	+	-

Таблица 22 (окончание)

Вид	Соп.-Куль [по: Лемзина, 1989]	Севан [по: Гагарин, Аюкян, 1991]
О Т Р Я Д DIPLOGASTERIDA		
<i>Diplogaster rivalis</i>	+	—
<i>Fictor tsalolichini</i>	—	+
<i>Mononchoides sp.</i>	—	+
О Т Р Я Д RHABDITIDA		
<i>Panagrolaimus subelongatus</i>	+	—
О Т Р Я Д TYLENCHIDA		
<i>Aphelenchoides parietinus</i>	+	—
<i>Hirschmanniella gracilis</i>	+	+
Число видов	22	23
Численность, тыс. экз./м ²	—	200–300

В илах наиболее часто встречаются *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Crocodylaimus dadayi*. В прибрежной полосе преобладали *Crocodylaimus dadayi*, *Tobrilus gracilis*, *Monhystera paludicola*, *Eumonhystera filiformis*, *Plectus cirratus*. В обрастаниях камней отмечены *Tobrilus helveticus*, *Crocodylaimus dadayi*, *Chromadorita leuckarti*, *Plectus cirratus*. Очень богатый по видовому составу червей биоценоз выброшенных на берег водных растений (рдесты, элодея, фонтанелис). В них найдены многочисленные особи *Crocodylaimus dadayi*, *Eumonhystera vulgaris*, *Eumonhystera dispar*, *Plectus cirratus*, *Diplogaster rivalis*, *Fictor tsalolichini*, *Panagrolaimus subelongatus*, *Aphelenchoides parietinus*. В тканях рдеста зарегистрировано 48 особей вида *Hirschmanniella gracilis* – паразита водных макрофитов.

Оз. С е в а н. Интересный и важный в народохозяйственном отношении водоем, расположенный на территории Армении. Узкий перешеек разделяет озеро на две неравные части – Малый и Большой Севан. Площадь акватории (на 1929 г.) Малого Севана – 390 км², Большого Севана – 1024 км². Средняя глубина Малого Севана – 50,9 м, Большого Севана – 37,7 м. Минерализация воды довольно высокая – 650–740 мг/л, рН = 9,0–9,5. В связи с возрастанием использованием водных ресурсов за период с 1938 по 1986 г. уровень воды в водоеме понизился на 19 м, что повлекло за собой ухудшение гидробиологического режима. Произошел переход озерной экосистемы от олиготрофии к мезотрофии, что подтверждается массовым развитием синезеленых водорослей, вызывающих “цветение” воды в водоеме, увеличением численности гетеротрофных бактерий и т.д. Этот переход также отразился и на развитии донной фауны и, в частности, на свободноживущих нематодах – наиболее многочисленной группе донных беспозвоночных.

Таблица 23

Численность и встречаемость доминирующих видов нематод в Большом и Малом Севане [по: Гагарин, Аюкян, 1991]

Вид	Б. Севан		М. Севан	
	1	2	1	2
О Т Р Я Д ENOPLIDA				
<i>Tripyla glomerans</i>	56	45	2	29
<i>Tobrilus gracilis</i>	25	54	3	32
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	14	18	1	4
О Т Р Я Д MONHYSTERIDA				
<i>Daptonema dubium</i>	15	82	7	81
<i>Monhystera paludicola</i>	132	73	35	95
<i>Eumonhystera filiformis</i>	1	9	0	26
<i>Hofmanneria brachystoma</i>	0	18	1	26
О Т Р Я Д CHROMADORIDA				
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	1	27	1	28
<i>Chromadorita leuckarti</i>	6	36	1	14
<i>Punctodora ratzemburgensis</i>	—	—	0	26
<i>Chromadorina bioculata</i>	—	—	0	26
О Т Р Я Д ARAEOLAIMIDA				
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	1	27	0	16
<i>Paraplectonema pedunculata</i>	53	91	9	49
Всего:	304		60	
Примечание. 1 – численность в тыс. экз./м ² , 2 – встречаемость – в %				

Обнаружено 23 вида из 8 отрядов нематод (табл. 22). Численность червей на отдельных участках озера достигала 1,5–2,0 млн. экз./м²; средняя плотность нематод в мейобентосе 200–300 тыс. экз./м². Это во много раз превышает обычную численность свободноживущих круглых червей в пресных водоемах Европейской части СССР [Гагарин, 1981]. Наиболее плотные скопления нематод отмечены в прибрежной мелководной части озера; здесь же наблюдалось и наибольшее видовое разнообразие червей [Гагарин, Аюкян, 1991]. В мейобентосе глубоководной профундали нематод значительно меньше.

Доминирующее положение в мейобентосе занимает *Monhystera paludicola*, в значительном количестве встречающаяся практически во всех пробах, взятых в водоеме. Сравнительно высокая численность *Daptonema dubium* и *Paraplectonema pedunculatum*. Восемь видов:

Состав фауны нематод реки Волги

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лон	прото-ки, ерики	эвандельта		

ОТРЯД
ENOPHIDA

<i>Adoncholaimus aralensis</i>	-	-	-	+	+	-	+
<i>Enoploides fluviatilis</i>	+	-	-	-	-	+	-
<i>Alaimus primitivus</i>	-	+	-	+	-	-	-
<i>Paramphidelus dolichurus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Ironus ignavus</i>	+	-	-	+	-	-	+
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	-	+	-	+	-	+	+
<i>Cryptonchus tristis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rhabdolaimus sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Trischistoma monohystera</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Tripyla glomerans</i>	+	+	-	+	-	+	+
<i>Tripyla filicaudata</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	-	+	+	-	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	-	+	-	+	-	-	-
<i>Eutobrilus grandicapillatus</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Eutobrilus altherri</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Epitobrilus medius</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Epitobrilus allophysis</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Semitobrilus longicaudatus</i>	-	+	-	+	-	-	-

Dorylaimus stagnalis, *Brevitobrilus stefanski*, *Semitobrilus pellucidus*, *Eudorylaimus carteri*, *Hirschmanniella gracilis*, *Mononchus sp.*, *Mononchoides sp.* единичны и заселяют лишь мелководные участки и устья рек. По составу доминирующих видов озеро более близко к солоноватым водам, чем к пресноводным, в которых основное ядро составляют тобрилиды и дорилаймиды, а не монхистериды и хроматориды. По сравнению с 1950-ми годами отмечена смена доминирующих форм, что, вероятно, связано с процессом эвтрофикации водоема. Ранее доминировала *Punctodora ratzeburgensis* и, в общем, хроматориды (*P. ratzeburgensis*, *Chromadorina bioculata*, *Chromadorita leuckartii*) преобладали по частоте встречаемости и числу особей над другими группами круглых червей. Пресноводные хроматориды оксифильны и, в какой-то мере, являются биоиндикаторами сложных и необратимых процессов в экосистемах, протекающих под влиянием антропогенных нагрузок. В связи с этим, очень показательно отсутствие *Punctodora ratzeburgensis* и *Chromadorina bioculata* в мелководном Большом Севане, что косвенно указывает на далеко зашедший процесс его эвтрофикации по сравнению с глубоководным Малым Севаном. Данный вывод подтверждается также тем, что типично пресноводные формы из отряда Enopliida более широко распространены в Большом Севане (табл. 23).

Реки

Фауна нематод речной системы бывшего Советского Союза изучена относительно хорошо. Имеются полные сводки по фауне свободноживущих нематод р. Волги [Бенинг, 1928а; Гагарин, 1978е; Micoletzky, 1923], Днепра [Гурвич, 1989], Оки [Филиппев, 1928], Невы [Филиппев, 1929-1930], Камы [Micoletzky, 1927], Москва-реки [Парамонов, 1925], Ангара [Гагарин, Ербаева, 1982; 1984а; 1984б] и т.д.

Р. Волга. Фауну нематод Волги начали изучать с начала XX в. Впоследствии все данные были обобщены в монографии А.Л. Бенинга "Волга и ее жизнь" [Бенинг, 1928а]. После строительства на реке каскада водохранилищ усиленными темпами стали изучаться происходящие в них гидробиологические процессы. В связи с этим, начали интересоваться и свободноживущими круглыми червями. В настоящее время имеются данные по нематодофауне всех волжских водохранилищ. Незарегулированные отрезки реки изучены также довольно хорошо, хотя их осталось не так много. Это Верхняя Волга от г. Зубцова до с. Селижарова и водоемы дельты Волги (на территории Астраханского заповедника) [Гагарин, 1978б, 1990а].

К настоящему времени в Волге (исключая ее водохранилища) обнаружено 107 видов свободноживущих нематод (табл. 24). Почти половина данного состава найдена в ее верхнем течении. Интересно, что на течении и песчано-галечных грунтах найдено большое количество эноплид - 11 видов. Численность нематод колебалась в

Таблица 24 (продолжение)

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лок	прото-ки, ерики	эван-дельта		
<i>Brevitobilus stefanskii</i>	-	+	-	+	-	-	+
<i>Neotobilus longus</i>	-	+	-	-	-	-	+
ОТРЯД MONONCHIDA							
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	-	+	-	+	-
<i>Mononchus aquaticus</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Mononchus tunbridgensis</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Mylonchulus brevicaudatus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Mylonchulus striatus</i>	-	-	-	-	-	+	-
ОТРЯД DORYLAIMIDA							
<i>Aquatides aquaticus</i>	-	-	+	-	-	-	+
<i>Prodorylaimus longicaudatoides</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Prodorylaimus filiarum</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+	+	+	+	-	+
<i>Idiodorylaimus robustus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Laimydorus pseudostagnalis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	-	+	+	-	-	-	+
<i>Mesodorylaimus hofmaenneri</i>	-	-	+	+	-	-	-
<i>Crocodorylaimus flavomaculatus</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Crocodorylaimus daday</i>	-	-	+	-	-	-	+

Таблица 24 (продолжение)

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лок	прото-ки, ерики	эван-дельта		
<i>Chrysodoros filiformis</i>	+	-	-	-	-	+	-
<i>Eudorylaimus carteri</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Eudorylaimus leuckarti</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eudorylaimus sp.</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Aporcelaimellus krygeri</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	+	-	-	-	-	+	-
<i>Aporcelaimellus tritici</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Discolaimus sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tylencholaimus mirabilis</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Chrysonemoides holsaticus</i>	-	+	-	-	-	-	+
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i>	+	+	-	-	-	+	-
<i>Longidorus elongatus</i>	+	-	-	-	-	-	-
ОТРЯД MONHYSTERIDA							
<i>Theristus flevensis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Daptonema dubium</i>	+	+	-	+	+	+	+
<i>Daptonema osadchikhae</i>	-	-	-	+	+	-	-
<i>Daptonema sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Monhystera stagnalis</i>	+	+	-	+	-	-	+
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+	-	+	-	-	-
<i>Monhystera uncispiculatum</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Monhystera lemani</i>	-	-	+	+	-	-	-

Таблица 24 (продолжение)

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лон	прото-ки, ерики	эван-дельта		

<i>Monhystera wangi</i>	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eumonhystera filiformis</i>	+	+	-	-	-	-	+
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Eumonhystera dispar</i>	+	+	-	+	-	-	+
<i>Eumonhystera similis</i>	+	-	-	-	-	-	-

О Т Р Я Д CHROMADORIDA

<i>Prodesmodora circulata</i>	+	+	-	-	-	-	+
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	-	+	-	-	-	-	+
<i>Achromadora dubia</i>	-	+	-	-	-	-	+
<i>Chromadorita leuckarti</i>	+	+	-	-	-	-	-
<i>Chromadorina viridis</i>	+	-	-	+	-	-	-
<i>Chromadorina bioculata</i>	+	+	-	+	-	-	+
<i>Punctodora ratzeburgensis</i>	+	-	-	+	-	-	+

О Т Р Я Д ARAEOLAIMIDA

<i>Axonolaimus spinosus</i>	-	-	-	+	+	-	+
<i>Axonolaimus sera</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Aphanolaimus attentus</i>	-	+	-	-	-	-	-

Таблица 24 (продолжение)

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лон	прото-ки, ерики	эван-дельта		

<i>Aphanolaimus viviparus</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	+	+	-	+	-	-	+
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i>	-	+	-	+	-	-	-
<i>Chronogaster typica</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Chronogaster boettgeri</i>	-	-	-	+	-	-	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	-	+	+	-	-	+
<i>Plectus palustris</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Plectus tenuis</i>	+	+	-	-	-	+	-
<i>Plectus rhizophylus</i>	-	+	-	-	-	-	+
<i>Plectus parvus</i>	-	+	-	-	-	-	-

О Т Р Я Д RHABDITIDA

<i>Cuticularia oxycerca</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rhabditus sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Acrobeloides ciliatus</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Acrobeloides sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Eucephalobus striatus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Heterocephalobus elongatus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	-	-	-	-	-	-	-

О Т Р Я Д DIPLO- GASTERIDA

<i>Diplogaster rivalis</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Mononchoides striatus</i>	-	-	-	-	-	+	-

Таблица 24 (окончание)

Вид	Вся Волга, грунт [по: Бенинг, 1928а]	Верхняя Волга, грунт [ориг.]	Дельта Волги, грунт [по: Гагарин, 1990а]			Вся Волга, планктон [по: Левашов, 1927]	Дельта Волги, ризосфера [по: Гагарин, 1978б]
			по-лон	про-то-ки, ерики	эван-дельта		
<i>Diplogasteroides</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-
ОТРЯД TYLENCHIDA							
<i>Tylenchus davaini</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Tylenchus</i> sp.	-	+	-	-	-	+	-
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tylenchorhynchus dubius</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	-	-	-	-	-	+	-
<i>Helicotylenchus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Paratylenchus</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-
<i>Rotylenchus robustus</i>	+	-	-	-	-	-	-
<i>Hirschmanniella gracilis</i>	-	-	-	+	+	-	-
<i>Hirschmanniella oryzae</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Hirschmanniella behningi</i>	+	-	-	-	-	-	+
<i>Cricanemoides informis</i>	-	-	-	-	-	+	-
Всего видов:	36	42	10	34	7	26	42

пределах 10–200 тыс. экз./м² (ср. численность 60 тыс. экз./м²). В обрастающих камней найдены такие редкие виды как *Tripyla filicaudata* и *Eutobrilus altherri*. В большом количестве там же встречаются оксифильные хроматориды: *Chromadorita leuckarti*, *Chromadorina bioculata*. В грунтах среднего течения Волги состав фауны более разнообразный. В затонах и побережье, заросшим макрофитами, доминируют *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Monhystera stagnalis*, виды рода *Plectus*. В перифитоне многочисленны *Punctodora ratzeburgensis*,

Chromadorina bioculata, *Chromadorina viridis*. В пробах грунта из русла реки наибольшую численность имеют *Dorylaimus stagnalis*, *Chrysodorus filiformis*, *Tobrilus gracilis*. Большое количество червей зарегистрировано в планктоне, вероятно случайно туда попавших в результате смыва с растений или прибрежных участков суши [Левашов, 1927]. Там оказалось много почвенных форм из отрядов Tylenchida, Rhabditida, Diplogasterida. В меньшем числе присутствовали чисто водные формы.

Своеобразен состав фауны нематод водоемов дельты Волги. В грунтах осолоненного участка эвандельты обитают много видов, составляющих типичную нематодофауну Каспия (Чесунов, 1979а). Доминирует вид *Daptonema dubium*. Плотность червей невелика – 8–14 тыс. экз./м². В пресных постоянных и проточных водоемах дельты (протоки, культки, ерики) фауна нематод довольно разнообразна и включает 40 видов. Плотность популяции нематод составила 30–300 тыс. экз./м². Доминировали виды *Daptonema dubium* и *D. osadchikhae* (эндемик Каспия). В состав мейобентоса данных водоемов входит еще один эндемик Каспия – *Enoploides fluviatilis*. В грунтах зарослей водных макрофитов и в ризосфере обнаружена богатая фауна круглых червей (см. табл. 17 и 24). Многие виды – паразиты растений (виды рода *Hirschmanniella* и *Chrysonemoides holsaticus*), другие питаются бактериями, находящимися в местах поражения растений (*Panagrolaimus hygrophilus*, *Chronogaster typicus*). Довольно уникальна фауна червей в грунтах временных водоемов – полоях, образующихся при весеннем разливе Волги. В них многочисленны дорилеймиды: *Mesodorylaimus bastiani*, *Aporcelaimellus krygeri*, *Aporcelaimellus obtusicaudatus*. Численность червей невелика, колеблется в пределах 5–30 тыс. экз./м².

Р. Д и е п р. Нематодофауна Днепра и его водохранилищ хорошо изучена благодаря работам украинских гидробиологов В.В. Гурвича [1964, 1967, 1989, 1982], М.Н. Дехтяр [1988а, 1988б, 1989] и В.П. Машинной [1983, 1987, 1989].

Состав фауны нематод мейобентоса Днепра и его водохранилищ богат и разнообразен: 100 видов из 9 отрядов. Общее число видов различных групп червей и их количественное распределение по Днепру и отдельным водохранилищам приведены в таблице 25. Наибольшее распространение в грунтах имеют 12 видов: *Tobrilus gracilis*, *Dorylaimus stagnalis*, *Epitobrilus medius*, *Mononchus truncatus*, *Ironus tenuicaudatus*, *Lignavus*, *Theristus flevensis*, *Daptonema dubium*, *Monhystera stagnalis*, *M. paludicola*, *Eumhystera filiformis*, *Aphanolaimus aquaticus*. На чистых песках доминируют *Theristus flevensis* и *Daptonema dubium*, на илах – *Dorylaimus stagnalis*, *Tobrilus gracilis* и *Epitobrilus medius*. В обрастающих камней и растений преобладают хроматориды: *Chromadorina bioculata*, *Ch. viridis*, *Punctodora ratzeburgensis*, *Chromadorita leuckarti*. В фауне грунтов протоков, стариц и пойменных озер основное ядро составляют виды рода *Plectus*, *Eithmolaimus pratensis*, виды родов *Eudorylaimus* и *Aporcelaimellus*. Отмечено, что в водохранилищах Днепра фауна более разнообразна, чем на незарегули-

Таблица 23

Состав и встречаемость нематод (в %) в Днепре и его водохранилищах
[по: Гурвич, 1989]

Вид	Верх- ний Днепр	Киев- ское в-ще	Сред- ний Днепр	Водохранилища		Ниж- ний Днепр
				Кре- мENCHУГ- ское	Кахов- ское	
О Т Р Я Д ENOPLIDA						
<i>Adoncholaimus aralensis</i>	-	-	-	-	-	+
<i>Enoploides fluviatilis</i>	-	21	-	18	+	-
<i>Alaimus primitivus</i>	+	10	+	1	3	+
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	-	-	-	13	5	-
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	+	13	+	6	2	+
<i>Ironus ignavus</i>	+	18	+	14	3	+
<i>Ironus americanus</i>	-	-	-	7	-	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	-	-	-	2	-	+
<i>Tripyla glomerans</i>	-	-	-	3	2	-
<i>Tripyla affinis</i>	-	-	-	5	-	-
<i>Tripyla cornuta</i>	-	7	-	4	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	71	+	80	48	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	-	13	-	26	-	-
<i>Tobrilus bekmanae</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Tobrilus abberans</i>	-	8	-	12	1	1
<i>Tobrilus brevisetosus</i>	+	11	-	10	-	-
<i>Tobrilus wesenbergi</i>	-	1	-	-	-	-
<i>Eutobrilus grandipapillatus</i>	-	6	-	5	-	+
<i>Epitobrilus medius</i>	+	42	+	38	17	+
<i>Raritobrilus steineri</i>	-	-	-	6	-	-
<i>Raritobrilus allophysis</i>	-	14	-	15	7	-
<i>Brevitobrilus stefanski</i>	-	-	-	8	-	-
<i>Neotobrilus longus</i>	-	11	+	46	21	+
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	-	-	-	18	-	-
<i>Semitobrilus longicaudatus</i>	-	-	-	15	-	-
О Т Р Я Д MONONCHIDA						
<i>Mononchus aquaticus</i>	-	5	-	3	-	-
<i>Mononchus truncatus</i>	+	31	+	35	10	+
<i>Mononchus niddensis</i>	-	9	-	6	3	-
<i>Mononchus tunbridgensis</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Clarcus papillatus</i>	-	11	-	11	9	-

Таблица 25 (продолжение)

Вид	Верх- ний Днепр	Киев- ское в-ще	Сред- ний Днепр	Водохранилища		Ниж- ний Днепр
				Кре- менчуг- ское	Кахов- ское	
<i>Prionchulus muscorum</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Mylonchulus brachyurus</i>	-	6	-	3	-	-
<i>Mylonchulus lacustris</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Mylonchulus obtusicaudatus</i>	+	-	-	1	1	+
<i>Anatonchus tridentatus</i>	-	-	-	1	+	-
О Т Р Я Д DORYLAIMIDA						
<i>Aquatides aquaticus</i>	-	-	-	13	-	-
<i>Aquatides shadini</i>	-	-	-	5	-	-
<i>Prodorylaimus longicaudatoides</i>	-	-	-	5	6	-
<i>Prodorylaimium brigdammensis</i>	-	-	-	9	-	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	63	+	82	40	+
<i>Dorylaimus montanus</i>	-	-	-	2	-	-
<i>Dorylaimus crassus</i>	+	-	-	15	8	+
<i>Dorylaimus helveticus</i>	-	12	-	6	7	+
<i>Xiphinema diversicaudatum</i>	-	-	-	-	9	-
<i>Chrysodorus filiformis</i>	-	7	-	6	5	-
<i>Crocodylaimus dadayi</i>	-	-	-	4	-	-
<i>Laimydorus callosus</i>	+	10	-	1	4	-
<i>Laimydorus agilis</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	-	3	-	1	9	-
<i>Mesodorylaimus potus</i>	-	-	-	1	-	-
<i>Eudorylaimus carteri</i>	-	-	-	3	-	-
<i>Eudorylaimus centrocerus</i>	-	-	-	5	-	-
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	+	-	-	7	8	+
<i>Thornia steatopyga</i>	-	-	-	-	1	-
<i>Paractinolaimus macro-laimus</i>	-	-	-	2	-	-
О Т Р Я Д MONHYSTERIDA						
<i>Theristus flevensis</i>	+	45	+	28	11	+
<i>Theristus agilis</i>	-	-	-	8	-	-
<i>Daptonema dubium</i>	+	23	+	75	25	+

Таблица 25 (продолжение)

Вид	Верх- ний Днепр	Киев- ское в-ще	Сред- ний Днепр	Водохранилища		Ниж- ний Днепр
				Кре- мечуг- ское	Кахов- ское	
<i>Monhystrella hastata</i>	—	—	—	2	—	—
<i>Monhystera stagnalis</i>	+	7	+	25	21	—
<i>Monhystera macramphix</i>	—	—	—	12	—	—
<i>Monhystera paludicola</i>	+	12	+	26	18	+
<i>Eumonhystera filiformis</i>	—	9	+	24	13	+
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	+	—	+	3	5	+
<i>Eumonhystera simplex</i>	—	—	—	5	—	—
<i>Eumonhystera similis</i>	—	3	—	2	—	—
<i>Eumonhystera dispar</i>	—	19	—	10	8	—

ОТРЯД
CHROMADORIDA

<i>Prodesmodora circulata</i>	+	9	+	7	7	+
<i>Microlaimus globiceps</i>	+	4	+	8	15	+
<i>Achromadora terricola</i>	—	—	—	2	—	—
<i>Achromadora ruricola</i>	—	6	—	4	—	—
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	+	—	+	13	2	+
<i>Chromadorita leuckarti</i>	—	—	+	3	—	—
<i>Chromadorina viridis</i>	—	—	—	18	—	—
<i>Chromadorina bioculata</i>	—	—	—	2	—	—
<i>Punctodora ratzeburgensis</i>	+	—	+	14	10	+

ОТРЯД
ARAEOLAIMIDA

<i>Paraphanolaimus behningi</i>	7	—	—	7	—	—
<i>Aphanolaimus viviparus</i>	—	—	—	2	—	—
<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	+	7	+	1	2	+
<i>Aphanolaimus attentus</i>	—	—	+	—	1	+
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>	—	—	—	2	—	—
<i>Cylindrolaimus communis</i>	—	—	—	1	7	+
<i>Axonolaimus spinosus</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Plectus cirratus</i>	—	—	—	3	5	—
<i>Plectus palustris</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Plectus parvus</i>	+	—	+	1	3	+
<i>Plectus minor</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Plectus tenuis</i>	—	—	—	3	5	—
<i>Ceratoplectus armatus</i>	—	—	—	1	—	—
<i>Anaplectus granulatus</i>	—	10	—	1	12	—
<i>Euteratocephalus palustris</i>	—	2	—	—	—	—

Таблица 25 (окончание)

Вид	Верх- ний Днепр	Киев- ское в-ще	Сред- ний Днепр	Водохранилища		Ниж- ний Днепр
				Кре- мечуг- ское	Кахов- ское	

ОТРЯД
RHABDITIDA

<i>Acrobeles ciliatus</i>	+	6	+	1	2	+
<i>Mesorhabditis filiformis</i>	—	4	—	—	7	—

ОТРЯД
DIPLOGASTERIDA

<i>Diplogaster rivalis</i>	+	—	+	2	—	—
----------------------------	---	---	---	---	---	---

ОТРЯД
TYLENCHIDA

<i>Aphelenchus avenae</i>	—	3	—	—	—	—
<i>Criconecha lepidota</i>	—	3	—	1	1	—
<i>Rotylenchus robustus</i>	—	9	—	3	1	+
<i>Helicotylenchus multicinctus</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Psilenchus hilarulus</i>	—	—	—	1	—	—
Всего видов:	26	42	24	90	47	30

рованных участках реки. Интересно, что в мейобентосе Днепра широко распространены солоноватоводные виды *Enoploides fluviatilis*, *Theristus flevensis*, *Microlaimus globiceps*, редко встречающиеся в бассейне Волги.

Р. А н г а р а. Фауна нематод изучалась в течение трех лет Гагариным [1973б, 1974, 1976] в среднем течении реки, на участке будущего Усть-Илимского водохранилища. В 1976 г. отбор проб мейобентоса проводился после зарегулирования реки, но уровень воды в Усть-Илимском водохранилище еще не достиг проектной отметки.

В составе мейобентоса обнаружено 42 вида (табл. 26). Наибольшее количество их относится к отряду Dorylaimida — 17 видов и к отряду Enoploida — 9. В реке найдено много эндемичных форм. Это *Tobrilus amabilis* и *Eutobrilus selengaensis*, описанные С.Я. Цалолыхным [1980] из оз. Байкал. Вид *Epitobrilus medius* представлен в Байкале и Ангаре подвидом *baicalensis*. Кроме того, одиннадцать видов нематод из Ангара были описаны нами как новые для науки [Гагарин, Ербаева, 1982]. Это эндемичные формы, входящие в состав трех отрядов: Enoploida, Mononchida и Dorylaimida, что естественно, так как представители именно этих отрядов в свое время претерпели интенсивное видообразование в оз. Байкал [Цалолыхин, 1980].

Таблица 26

Состав фауны нематод мейобентоса р. Ангара
[по: Гагарин, Ермаева, 1982, 1984а, 1984б]

Вид	1973 г.	1974 г.	1976 г.
ОТРЯД ENOPLIDA			
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	+	+	+
<i>Tripyla glomerans</i>	+	+	+
<i>Tripyla sibirica</i>	-	-	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	-	-	+
<i>Tobrilus amabilis</i>	+	+	+
<i>Eutobrilus selengaensis</i>	+	+	+
<i>Eutobrilus erbaevae</i>	+	+	+
<i>Eutobrilus angarensis</i>	+	+	+
<i>Epitobrilus medius</i>	+	+	+
ОТРЯД MONONCHIDA			
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+
<i>Mononchus superbus</i>	+	+	-
<i>Mononchus angarensis</i>	+	+	+
<i>Miconchus crenicaudatus</i>	-	+	+
<i>Mylonchulus brevicaudatus</i>	+	+	-
<i>Mylonchulus gigas</i>	-	-	+
ОТРЯД DORYLAIMIDA			
<i>Aquatides aquaticus</i>	+	+	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+	+
<i>Laimydorus finalis</i>	+	-	-
<i>Crocodyrilymimus flavomaculatus</i>	+	-	-
<i>Crocodyrilymimus daday</i>	+	+	+
<i>Afrodorylaimus pisa</i>	-	+	-
<i>Labronema loeffleri</i>	+	-	-
<i>Eydorylaimus carteri</i>	+	+	+
<i>Epidorylaimus lugdunensis</i>	-	-	+
<i>Allodorylaimus bokori</i>	+	-	-
<i>Aporgelaimus sicus</i>	+	-	-
<i>Aporgelaimus fortis</i>	+	-	-
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	+	-	-
<i>Aporcelaimellus krygeri</i>	+	+	+
<i>Aporcelaimellus obscurus</i>	+	+	+
<i>Aporcelaimellus canis</i>	+	+	-
<i>Neoactinolaimus dzjubani</i>	+	+	-

Таблица 26 (окончание)

Вид	1973 г.	1974 г.	1976 г.
ОТРЯД MONHYSTERIDA			
<i>Daptonema dubium</i>	+	+	+
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+	-
<i>Eumonhystera filiformis</i>	-	+	-
ОТРЯД CHROMADORIDA			
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	+	+	+
<i>Chromadorita leuckarti</i>	-	+	-
<i>Achromadora terricola</i>	-	-	+
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA			
<i>Plectus parietinus</i>	+	+	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	+	+
<i>Anaplectus granulosus</i>	+	+	-
ОТРЯД DIPLOGASTERIDA			
<i>Koerneria angarensis</i>	+	+	+
Количество видов:	33	29	25
Численность, тыс. экз./м ² :	1,5	2,0	1,3

Эноплиды и дорилаймиды составляют основное ядро нематодофауны исследованного участка реки. Они наиболее часто встречаются в пробах мейобентоса и доля их от общей численности нематод в водоеме превышает 80%. Доминируют два вида: *Epitobrilus medius* и *Eutobrilus selengaensis*. Субдоминанты: *Eutobrilus angarensis*, *Dorylaimus stagnalis* и *Koerneria angarensis*. Численность нематод в среднем течении Ангары невысокая – 1,3–2 тыс. экз./м² (табл. 26).

Водохранилища

В настоящее время имеются данные по фауне нематод 21-ого водохранилища: семи водохранилищ бассейна р. Волги: Рыбинское, Ивановское, Горьковское, Саратовское, Волгоградское, Шекнинское, Учинское; пяти водохранилищ, построенных на р. Днепр: Кременчугское, Днепродзержинское, Днепровское, Каховское, Киевское; четырех водохранилищ горных рек Кавказа: Снонское, Ткибульское, Мингечаурское, Нурекское; двух водохранилищ Молдовы: Дубоссарское и Гидигичское и, кроме того, частично изучена фауна нематод Ириклинского, Кайракумского и Усть-Илимского водохранилищ. Наиболее полно и тщательно исследована фауна двух волжских водохранилищ: Учинского и Рыбинского.

Состав фауны нематод Учинского водохранилища
(по: Гагарин, 1972а, 1973б)

Вид	Грунт в прибрежье	Грунт в за- рослях	Ризо- ценоз	Пери- фитон
ОТРЯД ENOPLIDA				
<i>Rhabdolaimus terristris</i>	—	+	—	+
<i>Ironus ignavus</i>	+	+	+	+
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	—	+	+	+
<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	—	+	+	—
<i>Tripyla glomerans</i>	+	+	+	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	+	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	—	+	+	+
<i>Semiotobrilus longicaudatus</i>	+	—	—	—
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	+	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i>	+	+	+	+
ОТРЯД MONONCHIDA				
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+	+
<i>Mylonchulus brachyuris</i>	+	—	—	+
ОТРЯД DORYLAIMIDA				
<i>Aquatides aquaticus</i>	+	+	+	—
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+	+	+
<i>Dorylaimus montanus</i>	+	+	+	+
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	+	+	+	—
<i>Mesodorylaimus subtilis</i>	—	+	—	+
<i>Mesodorylaimus conurus</i>	—	—	+	+
<i>Crocodylaimus daday</i>	—	+	+	+
<i>Afrodorylaimus geniculatus</i>	+	—	—	—
<i>Eudorylaimus carteri</i>	—	—	—	+
<i>Ecumenicus monohystera</i>	+	+	—	—
<i>Chrysoneimoides holsaticus</i>	—	—	+	—
<i>Enchodelus macrorodius</i>	+	—	—	—
<i>Paractinolaimus duplicidentatus</i>	—	+	+	+
ОТРЯД MONHYSTERIDA				
<i>Monhystera stagnalis</i>	+	+	+	—
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+	+	+
<i>Eumonhystera filiformis</i>	+	+	+	+
<i>Eumonhystera dispar</i>	+	+	+	+
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	+	+	+	+
<i>Eumonhystera microphthalmia</i>	—	—	—	+
<i>Eumonhystera simplex</i>	—	+	+	+
<i>Monhystrella hastata</i>	—	+	+	+
<i>Theristus agilis</i>	—	—	+	—

Учинское водохранилище. Это водоем водопро- водного назначения, созданный в долинах рек Учи и Вязи, заполнен- ный в 1936–1938 гг. и питающийся водой канала им. Москвы. Уро- вень воды почти постоянный, только зимой он сбавляется на 1,5 м. Собственная площадь водосбора этого водоема очень ограни- чена – 42,5 м², включая акваторию – 20 м². Наибольшая глубина 21 м, средняя 7,5 м.

Исследования фауны нематод в водохранилище проводились ав- тором в 1968–1969 гг. Изучена фауна червей песчаного пляжа, при- мыкающей к нему прибрежной отмели, глубоководной зоны водо- ема, а также четырех наиболее распространенных в водоеме расте- ний: водяного риса (*Zizania latifolia* (Griseb.)), тростника обыкновен- ного (*Phragmites communis* Trin.), осоки вздутой (*Carex inflata* Huds.) и рдеста пронзеннолистного (*Potamogeton perfoliatus* L.). У растений изучался видовой состав нематод ризоценоза и обрастаний.

В водохранилище обнаружено 78 видов (табл. 27). В глубоковод- ной зоне, где ложе выстлано черным жидким и маслянистым илом, круглые черви практически отсутствуют. За все время исследования в данном биотопе найдены одна самка и две личинки *Tobrilus gracilis*.

На пляже и отмели найдено 42 вида червей (табл. 27). Плотность популяций низкая, колеблется в пределах 5–26 особей в 100 см³ грун- та [Гагарин, 1972а, 1973б]. На пляже более многочисленны *Plectus parvus*, *Eumonhystera filiformis*, *Panagrolaimus rigidus*, *Eudorylaimus mono- hystera*, *Bursilla monohystera*. На отмели по частоте встречаемости и плотности доминировали *Brevitobrilus stefanskii*, *Neutobrilus longus*, *Monhystera paludicola*, *Chromadorina bioculata*.

В весенне-осенний период зарегистрированы два максимума численности нематод в грунте: первый – в середине мая, вскоре после поднятия уровня воды в водохранилище, второй – в конце сентя- бря (см. рис. 28). Вода поднимается до нормального летнего уровня в конце апреля. Сброс воды в водохранилище (до 1,5 м) проводится в конце ноября и, таким образом, до апреля вся отмель обнажена и песок на ней промерзает. В марте 1969 г. было взято 15 проб мерз- лого песка. Когда песок оттаял, из него выделили нематод. Обнару- жено 65 особей, относящихся к 19 видам. Преобладали *Plectus cirra- tus*, *Eumonhystera filiformis*, *Brevitobrilus stefanskii*. Большинство червей были представлены личинками разных возрастов, но встречались и половозрелые особи, а некоторые самки *Eumonhystera filiformis* и *Brevitobrilus stefanskii* были с яйцами. Следовательно, нематоды впа- дали в анабиоз на разных стадиях развития.

В грунте среди зарослей водных растений обнаружен 51 вид (табл. 27). Наиболее разнообразен видовой состав в зарослях осо- ки – 35 видов, наиболее беден в зарослях рдеста – 18 видов [Гагарин, 1972а, 1973б]. Это связано с тем, что заросли осоки более густые, корневая система осоки мочковатая, корни густо ветвятся. К тому же, они расположены у уреза воды. В грунтах зарослей много видов- амфибиотгов и почвенных форм нематод: виды родов *Eudorylaimus*, *Aphelenchoides*, *Filenchus* и др. Рдест – погруженное водное растение;

Таблица 27 (продолжение)

Вид	Грунт в прибрежье	Грунт в зарослях	Ризоценоз	Перифитон
ОТРЯД CHROMADORIDA				
<i>Prodesmodora circulata</i>	+	+	+	+
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	-	+	-	-
<i>Chromadorina viridis</i>	+	-	-	-
<i>Chromadorina bioculata</i>	+	+	+	+
<i>Achromadora terricola</i>	-	-	+	-
<i>Achromadora ruricola</i>	-	-	+	-
<i>Achromadora dulia</i>	-	+	+	+

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA

<i>Aphanolaimus aquaticus</i>	-	+	+	+
<i>Aphanolaimus viviparus</i>	+	+	+	+
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	+	+	+	+
<i>Teratocephalus costatus</i>	-	-	+	-
<i>Euteratocephalus palustris</i>	-	+	+	+
<i>Euteratocephalus crassidens</i>	+	+	+	+
<i>Chronogaster typica</i>	+	+	+	+
<i>Chronogaster boettgeri</i>	-	+	+	-
<i>Plectus parietinus</i>	+	+	-	-
<i>Plectus acuminatus</i>	+	+	+	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	+	+	+
<i>Plectus tenuis</i>	-	-	+	+
<i>Plectus minor</i>	-	+	+	+
<i>Plectus parvus</i>	+	+	+	+
<i>Plectus rhizophilus</i>	-	+	+	+

ОТРЯД RHABDITIDA

<i>Cuticularia oxycerca</i>	-	-	-	+
<i>Bursilla monohystera</i>	+	+	+	+
<i>Pelodera sp.</i>	-	-	+	-
<i>Cephalobus persegnis</i>	+	-	-	-
<i>Heterocephalobus elongatus</i>	-	-	+	-
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	-	+	+	+
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	+	+	+	-

ОТРЯД TYLENCHIDA

<i>Aphelenchus avenae</i>	-	-	-	+
<i>Aphelenchoides pseudoparietinus</i>	+	-	-	-
<i>Aphelenchoides parietinus</i>	+	-	+	+
<i>Aphelenchoides arcticus</i>	-	+	+	+
<i>Aphelenchoides asteromucronatus</i>	+	+	+	+
<i>Aphelenchoides bicaudatus</i>	-	-	+	+
<i>Aphelenchoides subparietinus</i>	+	+	+	+

Таблица 27 (окончание)

Вид	Грунт в прибрежье	Грунт в зарослях	Ризоценоз	Перифитон
<i>Filenchus thornei</i>	-	-	+	+
<i>Filenchus filiformis</i>	+	+	+	+
<i>Aglenchus agricola</i>	+	+	-	+
<i>Coslenchus costatus</i>	+	-	+	+
<i>Malenchus acarayensis</i>	-	-	+	+
<i>Nothotylenchus loksai</i>	-	-	+	+
<i>Helicotylenchus erythrinae</i>	+	-	-	-
<i>Pratylenchus andriellus</i>	-	+	-	-
Всего видов	42	51	59	54

его куртины располагаются на глубине 1–2 м. Поэтому на нем обитают водные нематоды. В зарослях доминировали *Brevitobrilus stefanski*, *Paraphanolaimus behningi* и *Dorylaimus stagnalis*. Численность червей невысока: 9–18 экз./100 см³. Динамика численности в течение весенне-осеннего сезона сходна с таковой в грунтах прибрежья. Пик численности отмечен в мае и сентябре (см. рис. 32).

Комплекс нематод, обитающих в корневой системе водных макрофитов, включает 59 видов (табл. 27). Наибольшее число видов отмечено в ризосфере осоки – 51 вид, наименьшее – в корнях рдеста – 28 видов. В первой выявлено большое количество почвенных форм и фитогельминтов, за счет чего и увеличивается видовое разнообразие. Плотность популяции червей в ризосфере высокая. Наибольшая у осоки – в среднем 1170 экз./100 см³ (табл. 28). По числу особей в ризосфере всех обследованных растений доминировали три вида: *Panagrolaimus hygrophilus*, *Chronogaster typicus* и *Ch. boettgeri* (табл. 27, 28). В течение сезона наблюдается постепенное накопление червей в ризосфере, что связано с ростом и развитием корневой системы. В мае корни у растений только начинают развиваться и, численность нематод низкая (см. рис. 32). В последующие месяцы происходит постепенное увеличение плотности популяции червей с незначительными подъемами и спадами. В конце октября вегетация растений заканчивается и численность нематод резко падает.

В обростаниях стеблей и листьев растений найдено 54 вида нематод (см. рис. 27). Наиболее богатый видовой состав в обростаниях осоки и рдеста (соответственно 41 и 35 видов). Меньше – в обростаниях тростника и риса (соответственно 26 и 21 вид), что связано с большей площадью листьев и стеблей, находящихся в водной среде у первых. Плотность популяции червей довольно высокая – 100–1300 экз./100 см³ (табл. 28), причем в обростаниях рдеста и риса она значительно больше, чем в обростаниях других двух растений. В обростаниях рдеста и риса по численности превалировала *Chromadorina bioculata* (оксифильный перифитон), тростника –

Таблица 28

Численность (экз./100 см³, числитель) и частота встречаемости (% , знаменатель) доминирующих видов нематод в биоценозах водных макрофитов в Учинском водохранилище [по: Гагарин, 1973б]

Биоценоз	Доминирующий вид	Рдест	Рис	Трост- ник	Осока
Грунт в зарослях	<i>Tobrilus stefanskii</i>	4,5	6,7	3,5	5,6
	<i>Paraphanolaimus behningi</i>	85	72	86	80
	<i>Dorylaimus stagnalis</i>				
	Общая численность	9,0	18,0	13,8	18,0
Ризосфе- ра	<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	463	296	135	630
	<i>Chronogaster typica</i>	82	89	95	92
	<i>Chronogaster boettgeri</i>				
	Общая численность	890	564	190	1170
Перифи- тон	<i>Aphelenchoides arcticus</i>	1	0,7	19,5	54
		5	5	45	23
	<i>Plectus cirratus</i>	68	2,7	10,8	62
		30	10	40	45
	<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	11	13	1,3	391
		10	12	25	72
	<i>Chromadorina bioculata</i>	950	144	2,8	41
		100	56	13	10
	Общая численность	1300	292	92	757
		100	100	100	100

Aphelenchoides arcticus и *Plectus cirratus* (оксифобный перифитон), осоки — *Panagrolaimus hygrophilus*, *Aphelenchoides arcticus*, *Plectus cirratus* (оксифобный перифитон). Рдест — мягкое погруженное в воду растение, растет далеко от берега, придерживаясь чистой воды, обогащенной кислородом. Кроме того, в процессе фотосинтеза рдест продуцирует большое количество кислорода. По этой причине в его обрастаниях доминируют оксифильные хроматориды. Осока вегетирует на мелководье, в заболоченных и заиленных участках водоема, где всегда дефицит кислорода. Органическое вещество, входящее в состав обрастаний этого растения, имеет аллохтонное происхождение и при его разложении потребляется большое количество кислорода. Поэтому в перифитоне осоки преобладают виды, нетребовательные к кислородному режиму. На стеблях и листьях осоки всегда

имеется прикорневой грунт, откуда большая численность *Panagrolaimus hygrophilus* и видов рода *Chronogaster*. Сезонная динамика численности нематод перифитона зависит от особенности вегетации растений (см. рис. 32). В мае в водоеме появляются небольшие проростки растений; перифитон начинает только формироваться и плотность популяции нематод очень низкая. В летние месяцы происходит нарастание массы стеблей и листьев; обрастания на них увеличиваются, растут и численность нематод. В октябре происходит отмирание растений, сопровождающееся погружением отмерших стеблей и листьев на дно, занос их илом; перифитон практически перестает существовать.

Рыбинское водохранилище. Это огромный мелководный водоем со средней глубиной 5,6 м. При общей площади 4550 км², около 40% или 1800 км² представляет зона временного затопления. Эта площадь зависит от величины ежегодной "сработки" уровня воды, в отдельные годы эта величина достигает 60% всей акватории водохранилища. Чаще всего основное понижение уровня воды приходится на осенне-зимний период, но в отдельные годы уровень начинает падать с июня-июля. Раннее падение уровня создает крайне неблагоприятные условия для обитания гидробионтов в зоне временного затопления. Прибрежное мелководье, обычно густо населенное разнообразными гидробионтами, оказывается в условиях обсыхания от 6–7 месяцев до нескольких лет. В связи с этим, высокая водная растительность в водохранилище развита слабо (1,3% акватории). При двух-трехлетнем низком уровне воды обширные площади бывшего мелководья высыхают, что приводит к образованию дерна, гибели водной фауны и флоры и развитию почвенной.

В Рыбинском водохранилище обнаружено 76 видов нематод (табл. 29). В центральной глубоководной зоне, где донные отложения представлены малопродуктивными илами, видовой состав круглых червей беден — 19 видов. Нематоды довольно равномерно распределены в грунте. Плотность популяции червей колеблется в пределах 10–12 тыс. экз./м². Доминируют два вида: *Tobrilus gracilis* и *Dorylaimus stagnalis*.

В прибрежном мелководье фауна более обильная — 63 вида, включающих почвенные формы и амфибионты, в массе появляющиеся в период обсыхания прибрежья. Наибольшую численность имеют геобонты: *Aporcelaimellus krygeri* и *Aporcelaimellus centrocerus*. На нижнем, никогда не обсыхающем горизонте прибрежья, фауна формируется в основном за счет водных форм червей. В литорали, на песчаном мелководье, доминируют *Tobrilus gracilis*, *Brevitobrilus stefanskii*, *Dorylaimus stagnalis*, *Monhystera paludicola*, *Eumonhystera filiformis*. На заболоченных участках, на грубых илах наиболее часто встречаются *Euteratocephalus crassidens*, *Eudorylaimus carteri*, *Aporcelaimellus krygeri*. Нередки здесь стилиетные формы червей из родов *Aphelenchoides* и *Tylenchus*. Средняя плотность червей в мейобентосе прибрежья равна 30–35 тыс. экз./м².

Таблица 29

Состав фауны нематод мейобентоса Рыбинского водохранилища
[по: Гагарин, 1978а, 1978б, 1986а, 1986б]

Вид	При- брежье	Центр. часть	Устья рек, ручья
ОТРЯД ENOPLIDA			
<i>Alaimus primitivus</i>	+	-	-
<i>Paramphidelus dolichurus</i>	+	-	-
<i>Paramphidelus uniformis</i>	+	-	+
<i>Bastiana gracilis</i>	+	-	-
<i>Ironus tenuicaudatus</i>	-	+	+
<i>Ironus ignavus</i>	+	+	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	+	-	+
<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	+	-	-
<i>Tripyla glomerans</i>	+	-	+
<i>Tripyla affinis</i>	+	-	-
<i>Trischistoma monohystera</i>	-	-	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	+
<i>Tobrilus helveticus</i>	+	-	+
<i>Epitobrilus medius</i>	+	-	+
<i>Semitobrilus pellucidus</i>	-	-	+
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	+	+	+
<i>Neotobrilus longus</i>	+	-	+
ОТРЯД MONONCHIDA			
<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+
<i>Mononchus aquaticus</i>	+	-	+
<i>Mononchus maduei</i>	+	-	-
<i>Mylonchulus brachyuris</i>	+	-	+
<i>Mylonchulus lacustris</i>	-	-	+
ОТРЯД DORYLAIMIDA			
<i>Paravulvulus hartingii</i>	+	+	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+	+
<i>Dorylaimus montanus</i>	+	+	-
<i>Laimydorus pseudostagnalis</i>	-	-	+
<i>Mesodorylaimus conurus</i>	+	-	-
<i>Mesodorylaimus sp.</i>	+	-	-
<i>Crocodyrilaimus flavomaculatus</i>	+	-	+
<i>Crocodyrilaimus dadayi</i>	-	-	+
<i>Eudorylaimus carteri</i>	+	-	+
<i>Eudorylaimus centrocerus</i>	+	-	-
<i>Aporcelaimellus krygeri</i>	+	-	+
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	+	-	+
<i>Thornia steatopyga</i>	+	-	-
<i>Tylencholaimellus sp.</i>	+	-	-
<i>Trichodorus sp.</i>	+	-	-
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i>	-	-	+

Таблица 29 (продолжение)

Вид	При- брежье	Центр. часть	Устья рек, ручья
ОТРЯД MONHYSTERIDA			
<i>Monhystera stagnalis</i>	+	+	+
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+	+
<i>Monhystera wangi</i>	+	-	+
<i>Eumonhystera filifirmis</i>	+	+	+
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	+	-	+
<i>Eumonhystera dispar</i>	+	-	+
<i>Monhystrella paramacrura</i>	-	+	-
<i>Hofmaenneria brachystoma</i>	-	+	-
<i>Daptonema dubium</i>	-	+	+
ОТРЯД CHROMADORIDA			
<i>Prodesmodora circulata</i>	+	+	+
<i>Ethmolaimus pratensis</i>	+	+	+
<i>Chromadorita leuckartii</i>	+	-	+
<i>Achromadora terricola</i>	-	-	+
<i>Achromadora dubia</i>	+	-	+
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA			
<i>Cylindrolaimus communis</i>	-	-	+
<i>Aphanolaimus attentus</i>	+	-	+
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	+	+	+
<i>Paraplectonema pedunculatum</i>	+	+	-
<i>Chronogaster typica</i>	+	-	+
<i>Euteratocephalus crassidens</i>	+	-	-
<i>Euteratocephalus palustris</i>	+	-	+
<i>Plectus parietinus</i>	+	-	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	-	+
<i>Plectus rhizophilus</i>	-	-	+
<i>Plectus acuminatus</i>	+	-	-
<i>Plectus palustris</i>	+	-	+
<i>Plectus parvus</i>	+	-	+
<i>Anaplectus granulosus</i>	+	-	-
ОТРЯД RHABDITIDA			
<i>Rhabditis sp.</i>	+	-	+
<i>Bursilla sp.</i>	+	-	-
<i>Acrobeloides buetschlii</i>	+	+	+
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	+	-	+
ОТРЯД DIPLOGASTERIDA			
<i>Diplogaster ruvalis</i>	+	-	+

Таблица 29 (окончание)

Вид	При- брежье	Центр. часть	Устья рек, ручья
ОТРЯД TYLENCHIDA			
<i>Costenchenus costatus</i>	+	-	+
<i>Tylenchus sp.</i>	+	-	+
<i>Helicotylenchus sp.</i>	+	-	+
<i>Hirschmannella gracilis</i>	+	-	+
<i>Aphelenchoides sp.</i>	+	-	-
Всего видов	63	19	54
Численность, тыс. экз./м ²	30-35	10-12	30-33

Довольно разнообразен видовой состав нематод в устьях рек и ручьях – 54 вида. Развитие нематод здесь зависит, главным образом, от гидрологического режима устьевых участков. В местах, лишенных водной растительности, на илах и заиленных песках фауна обеднена. По числу особей преобладают три-четыре вида: *Tobrilus gracilis*, *Brevitobrilus stefanski*, *Monhystera stagnalis*, *Monhystera paludicola*, *Dorylaimus stagnalis*. В зарослях водной растительности мейобентос обогащен присутствием фитофильных форм и сапробионтов: *Chronogaster typicus*, *Achromadora dubia*, *Panagrolaimus rigidus*, *Diplogaster rivalis*. Численность нематод в устьях рек колеблется в пределах 30–33 тыс. экз./м².

Пруды

Фауна нематод прудов на территории Советского Союза изучена довольно хорошо [Кратель, 1959; Гагарин, 1978д, 1985, 1989б; Schneider, 1906; Skwatta, 1922]. Мы приведем данные только по трем прудам (табл. 30).

В течение трех лет (1984–1986 гг.) автором изучался состав и численность нематод в пруду деревни Григорово около п. Борок (Ярославская обл.). Выявлено 16 видов со средней численностью 15–19 тыс. экз./м². Состав фауны нематод в пруду на протяжении трех лет был весьма стабилен, но доминирующие виды менялись. В 1984 г. по числу особей над другими видами превалировал *Tobrilus helveticus* (45% всех найденных червей). Довольно высока была численность *Dorylaimus stagnalis* и *Plectus cipratus*. В 1985 г. доминирование *Tobrilus helveticus* было не таким явным (только 30% всех особей червей). Наблюдалась довольно высокая плотность популяций *Crocodyrilaimus dadayi* (15% от общей численности) и *Achromadora dubia* (13%). Кроме того, в водоеме появился *Semitobrilus gagarini*. В 1986 г. наибольшую численность имели *Brevitobrilus stefanski* (34% от всех остальных) и *Semitobrilus gagarini* (38%). Плотность популяций *Tobrilus helveticus* была намного ниже (1,5%). Довольно часто встречался *Eumonhystera filiformis*.

Таблица 30

Состав фауны нематод в прудах [по: Гагарин, 1978г, 1978д, 1989в]

Вид	Деревенский пруд около п. Борок (грунт)			Пруд в пределах г. Подольска			Пруд, за- болочен- ный, около п. Борок
				осока			
	1984 г.	1985 г.	1986 г.	грунт	стеб- ли	кор- ни	

ОТРЯД ENOPLIDA

<i>Paramphidelus dolichurus</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Ironus ignavus</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Prismatolaimus intermedius</i>	+	-	-	-	-	-	+
<i>Prismatolaimus dolichurus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tripyla glomerans</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	-	-	+	+	+	-
<i>Tobrilus helveticus</i>	+	+	+	+	-	+	+
<i>Semitobrilus gagarini</i>	-	+	+	-	-	-	-
<i>Brevitobrilus stefanski</i>	+	+	+	-	+	+	-
<i>Neotobrilus longus</i>	-	-	+	-	-	+	-

ОТРЯД MONONCHIDA

<i>Mononchus truncatus</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Mylonchulus sp.</i>	+	+	-	-	-	-	-

ОТРЯД DORYLAIMIDA

<i>Aquatides aquaticus</i>	-	-	+	-	-	+	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	+	+	+	+	+	+
<i>Dorylaimus montanus</i>	-	-	+	-	-	+	-
<i>Crocodyrilaimus dadayi</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	-	-	+	-	-	+	-
<i>Mesodorylaimus hoffmaenneri</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eudorylaimus arcus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eudorylaimus silvaticus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Aporcelaimellus krygeri</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Thornonema sp.</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Paractinolaimus macrolaimus</i>	-	-	-	-	-	-	+

Таблица 30 (продолжение)

Вид	Деревенский пруд около п. Борок (грунт)		Пруд в пределах г. Подольска			Пруд, за- болочен- ный, около п. Борок
			осока			
	1984 г.	1985 г.	1986 г.	грунт	стеб- ли	

ОТРЯД MONHYSTERIDA

<i>Monhystera stagnalis</i>	-	-	-	-	+	-	-
<i>Monhystera paludicola</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Eumonhystera filiformis</i>	+	+	+	+	-	-	-
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	-	-	-	+	+	+	+
<i>Eumonhystera dispar</i>	+	-	+	+	-	+	-
<i>Eumonhystera tuporis</i>	-	-	-	-	-	-	+

ОТРЯД CHROMADORIDA

<i>Achromadora dubia</i>	+	+	-	-	-	-	-
--------------------------	---	---	---	---	---	---	---

ОТРЯД ARAEOLAIMIDA

<i>Aphanolaimus viviparus</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Paraphanolaimus anisitsi</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Paraphanolaimus behningi</i>	+	+	+	-	-	-	-
<i>Chronogaster typica</i>	-	-	-	-	+	+	-
<i>Euteratocephalus palustris</i>	-	+	+	-	-	-	+
<i>Plectus cirratus</i>	+	+	+	-	-	-	+
<i>Plectus tenuis</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Plectus palustris</i>	-	-	-	+	-	+	-
<i>Plectus rhizophilus</i>	-	-	-	+	+	+	-
<i>Plectus parvus</i>	-	-	-	+	-	+	-
<i>Anaplectus granulatus</i>	+	-	-	-	-	-	-

ОТРЯД RHABDITIDA

<i>Cuticularia oxycerca</i>	-	-	-	+	-	-	-
<i>Pelodera strongyloides</i>	-	-	+	-	-	-	-
<i>Cephalobus persegnis</i>	-	+	-	-	-	-	-
<i>Eucephalobus striatus</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Halicephalobus sp.</i>	-	-	-	+	+	+	-

Таблица 30 (окончание)

Вид	Деревенский пруд около п. Борок (грунт)			Пруд в пределах г. Подольска			Пруд, за- болоче- ный, около п. Борок
				осока			
	1984 г.	1985 г.	1986 г.	грунт	стеб- ли	кори- ни	

<i>Panagrolaimus rigidus</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Panagrolaimus hygrophilus</i>	-	-	-	+	+	+	-

ОТРЯД DIPLOGASTERIDA

<i>Diplogaster rivalis</i>	-	-	-	+	+	+	-
----------------------------	---	---	---	---	---	---	---

ОТРЯД TYLENCHIDA

<i>Rotylenchus sp.</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Tylenchorhynchus dubius</i>	-	-	-	-	-	+	-
<i>Nothotylenchus sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+
<i>Aphelenchoides parietinus</i>	-	-	-	-	-	+	+
<i>Aphelenchoides sp.</i>	-	-	-	-	-	-	+
Всего видов:	16	17	21	14	10	23	20
Численность, тыс. экз./м ²	18	15	19	24	-	-	7

Второй пруд, в котором была изучена фауна нематод, расположен на окраине г. Подольска (Московская обл.). Пруд небольшой, площадью около 25 м², зарос водной растительностью. В него впадает ручей со сточными водами из окрестных домов. Это отразилось на составе его фауны, которая включает большое количество сапробиотических форм (табл. 30). Доминирует сапробионт *Diplogaster rivalis*. В мейобентосе велика численность *Plectus cirratus*. Водные растения на вид большие; корневая система их поражена фитопаразитами из отряда Tylenchida. В ризосфере преобладают *Chronogaster typicus* и *Panagrolaimus hygrophilus*; в перифитоне — *Diplogaster rivalis* и *Dorylaimus stagnalis* (оксифобный тип перифитона).

Третий обследованный пруд расположен также в окрестностях п. Борок (Ярославской обл.). Пруд небольшой, акватория его 70 м², сильно заболочен. По берегам моховые бочажины из сфагнума. Вода коричневого цвета, pH = 6,5. Обнаружено 20 видов (табл. 30). По численности преобладают *Rhabdolaimus terrestris*, *Euteratocephalus palustris*, *Paractinolaimus macrolaimus*. Довольно высока плотность *Prismatolaimus intermedius* и *P. dolichurus*. Около берегов, среди мха до-

волю часто встречаются мицелиофаги из отряда Tylenchida, виды родов *Aphelenchoides* и *Nothotylenchus*. Плотность популяций нематод в пруду довольно низкая – около 7 тыс. экз./м².

Минеральные источники

Данных по составу фауны нематод минеральных источников немного. Имеются сведения по видовому составу червей минеральных источников Кыргызстана [Гагарин, Лемзина, 1992] и минеральных источников, расположенных на о. Сахалин [Гагарин, 1991b].

По числу видов фауна нематод минеральных источников сравнительно бедна, включает 7–15 видов (табл. 31). Видовой состав червей зависит от степени минерализации воды в источниках. При повышенном содержании солей в фауне преобладают солоноватоводные виды: *Udonchus tenuicaudatus*, *Rhabdolaimus terrestris* и *Achromadora* sp. Если в источнике есть еще и избыток сероводорода, то состав фауны близок к морской. В грунтах присутствуют морские по происхождению виды: *Anoplostoma viviparum*, *Megadesmolaimus robustus*, *Dichromadora geophila*. При малой минерализации воды состав фауны чисто пресноводный. Среди червей преобладают *Dorylaimus stagnalis*, *Mononchus aquatilis* и *Semiotribulus gagarini*. В случае интенсивной эксплуатации источников, они бывают загрязнены. В таком случае в них многочисленны сапробиотические формы из отрядов Diplogasterida и Rhabditida: *Diplogaster rivalis*, *Acroboloides buetschlii*, виды рода *Panagrolaimus*.

Мелкие водоемы

К мелким водоемам относим ручьи, родники, придорожные канавы. Фауна нематод в них изучена довольно хорошо [Кузьмин, Гагарин, 1980, 1990; Гагарин, Кузьмин, 1983; Гагарин, 1985; Schneider, 1906; Steiner, 1916; Skwatta, 1922]. Рассмотрим фауну нематод на примере единичных водоемов (табл. 32).

Качественный состав круглых червей в мелких водоемах обычно не высок, включает 5–20 видов, но численность особей в них достигает млн. экз./м².

В ручьях, в основном, преобладают виды из отрядов Enoplida и Dorylaimida (табл. 32). Богат видовой состав нематод ручья на п-ове Таймыр, там найдено 25 видов со средней численностью 10–20 тыс. экз./м². Доминировали два вида: *Tobrilus tripylis* и *Mesodorylaimus litoralis* [Гагарин, 1991].

В горном ручье на Кавказе обнаружено всего девять видов. По численности доминировал оксифильный вид – *Chromadorita leuckarti*.

В фауне трех родников, расположенных в пойме среднего течения р. Парабель (Западная Сибирь) найдено семь видов нематод. Наиболее многочислен *Tobrilus helveticus*. Интересно отметить, что в родниках не обнаружены представители отрядов Monhysterida, Araeolaimida и Chromadorida.

Таблица 31

Состав фауны нематод минеральных источников

Вид	Кыргызстан [по: Гагарин, Лемзина, 1992]		О. Сахалин [по: Гагарин, 1991b]	
	Джалал-Абад	Джеты-Огуз	соленый	пресный
ОТРЯД ENOPLIDA				
<i>Pseudoncholaimus neglectus</i>	–	–	+	–
<i>Adoncholaimus brevispiculus</i>	–	–	+	–
<i>Anoplostoma viviparum</i>	–	–	+	–
<i>Tobrilus helveticus</i>	–	+	–	–
<i>Tobrilus gracilis</i>	–	–	–	+
<i>Semiotribulus gagarini</i>	–	–	–	+
ОТРЯД MONONCHIDA				
<i>Mononchus aquatilis</i>	+	+	–	–
<i>Mylonchulus lacustris</i>	+	–	–	–
ОТРЯД DORYLAIMIDA				
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	–	–	+
<i>Mesodorylaimus bastiani</i>	–	–	–	+
<i>Eudorylaimus carteri</i>	+	–	–	–
ОТРЯД MONHYSTERIDA				
<i>Monhystera stagnalis</i>	+	–	–	–
<i>Eumonhystera vulgaris</i>	–	–	–	+
<i>Monhystrella paramacra</i>	–	+	+	+
<i>Dipolaimella ocellata</i>	–	–	+	–
<i>Daptonema aquaedulcis</i>	–	–	+	–
<i>Megadesmolaimus robustus</i>	–	–	+	–
ОТРЯД ARAEOLAIMIDA				
<i>Parodontophora quadristica</i>	–	–	+	–
<i>Leptolaimus longispiculus</i>	–	–	+	–
<i>Udonchus tenuicaudatus</i>	+	–	–	–
<i>Rhabdolaimus terrestris</i>	+	–	–	–
<i>Plectus cirratus</i>	–	+	–	–
<i>Chronogaster typica</i>	+	–	–	+
<i>C. longicollis</i>	+	–	–	–
ОТРЯД CHROMADORIDA				
<i>Acromadora ruricola</i>	+	–	–	–
<i>Achromadora</i> sp.	+	–	–	–
<i>Chromadorita leuckarti</i>	–	+	–	–
<i>Ch. mirabile</i>	–	–	+	–
<i>Dichromadora geophila</i>	–	–	+	–

Таблица 31 (окончание)

Вид	Кыргызстан [по: Гагарин, Лемзина, 1992]		О. Сахалин [по: Гагарин, 1991b]	
	Джалал-Абад	Джеты-Огуз	солёный	пресный
ОТ Р Я Д R H A B D I T I D A				
<i>Cuticularia oxycerca</i>	+	+	-	-
<i>Pelodera sp.</i>	-	-	+	-
<i>Acrobeloides buetschlii</i>	-	+	-	-
<i>Panagrolaimus thienemanni</i>	-	-	+	-
ОТ Р Я Д D I P L O G A S T E R I D A				
<i>Diplogaster rivalis</i>	-	-	+	-
ОТ Р Я Д T Y L E N C H I D A				
<i>Aphelenchus sp.</i>	+	-	-	-
<i>Eutylenchus africanus</i>	-	-	-	+
Всего видов	14	7	14	9

Таблица 32

Фауна нематод мелких водоемов

Вид	Ручьи		Родники [ориг.]	Канавы [ориг.]	Тундровый водоем [ориг.]
	п-ов Тай- мыр [по: Гагарин, 1991]	Кавказ [ориг.]			
О Т Р Я Д E N O P L I D A					
<i>Alaimus primitivus</i>	+	-	-	-	-
<i>Ironus ignavus</i>	-	-	+	-	-
<i>I. tenuicaudatus</i>	+	-	+	-	+
<i>Tripyla filipjevi</i>	+	-	-	-	-
<i>T. magna</i>	+	-	-	-	-
<i>Tobrilus gracilis</i>	+	+	-	-	-
<i>T. helveticus</i>	-	+	+	+	-
<i>T. tripylis</i>	+	-	-	-	-
<i>T. parvus</i>	+	-	-	-	-
<i>Eutobrilus arcticus</i>	+	-	-	-	-
<i>E. antarcticus</i>	+	-	-	-	-
<i>Brevitobrilus stefanskii</i>	+	-	-	-	-
<i>Neotobrilus longus</i>	-	-	+	-	+
<i>Semitobrilus parapellucidus</i>	+	-	-	-	-
<i>Epitobrilus sp.</i>	-	+	-	-	-

Таблица 32 (окончание)

Вид	Ручьи		Родники {ориг.}	Канавы {ориг.}	Тундровый водоем {ориг.}
	п-ов Тай- мыр [по: Гагарин, 1991]	Кавказ {ориг.}			
О Т Р Я Д MONONCHIDA					
<i>Mononchus truncatus</i>	+	-	+	-	-
О Т Р Я Д DORYLAIMIDA					
<i>Paravulvulus hartingii</i>	+	-	-	-	-
<i>Dorylaimus stagnalis</i>	+	-	+	+	-
<i>Crocodylaimus flavomaculatus</i>	-	-	+	-	-
<i>Mesodorylaimus litoraris</i>	+	-	-	-	-
<i>M. pendschikenticus</i>	+	-	-	-	-
<i>Eudorylaimus lindbergi</i>	+	-	-	-	+
<i>E. centrocerus</i>	+	-	-	-	-
<i>Labronema goodeyi</i>	+	-	-	-	-
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i>	+	-	-	-	-
О Т Р Я Д MONHYSTERIDA					
<i>Daptonema fortis</i>	+	-	-	-	-
<i>Monhystera paludicola</i>	-	-	-	+	-
<i>Eumonhystera filiformis</i>	-	+	-	+	-
<i>E. vulgaris</i>	-	+	-	-	-
<i>E. dispar</i>	-	+	-	+	-
О Т Р Я Д ARAEOLAIMIDA					
<i>Plectus parietinus</i>	+	-	-	-	-
<i>P. cirratus</i>	+	+	-	-	-
<i>P. parvus</i>	-	-	-	-	+
<i>Anaplectus granulosus</i>	+	-	-	-	-
<i>A. submersus</i>	+	-	-	-	-
О Т Р Я Д CHROMADORIDA					
<i>Chromadorita leuckarti</i>	-	+	-	-	-
О Т Р Я Д DIPLOGASTERIDA					
<i>Diplogaster rivalis</i>	-	+	-	+	-
Всего видов	25	9	7	6	4

Структура фауны нематод пресных вод

Группа	Лимногенный комплекс
Палеолимническая	Семейства: Tripylidae, Alaimidae, Bastianidae, Odontolaimidae, Onchulidae, Prismatolaimidae, Cylandrolaimidae
Мезолимническая	Семейство: Tobrilidae; рода: <i>Ironus</i> , <i>Monhystera</i> , <i>Hofmaenneria</i> , <i>Paraplectonema</i> , <i>Aphanolaimus</i> , <i>Paraphanolaimus</i> , <i>Ethmolaimus</i>
Неолимническая	Некоторые виды родов: <i>Daptonema</i> , <i>Theristus</i> , <i>Leptolaimus</i> , <i>Enoploides fluviatilis</i> , <i>Chromadorita leuckarti</i> , <i>Chromadorina bioculata</i> , <i>Chromadorina viridis</i> , <i>Prochromadora oerleyi</i> , <i>Punctodora ratzeburgensis</i>

В придорожной канаве из шести найденных видов доминировал *Tobrilus gracilis*. Три вида относились к отряду Monhysterida.

В небольшом тундровом водоеме, расположенном вблизи г. Архангельска, наиболее многочисленным из четырех зарегистрированных там видов был *Ironus tenuicaudatus*.

В других тундровых водоемах часто доминировали виды родов *Plectus*, *Eumonhystera*, мицелиофаги из родов *Tylenchus* и *Filenchus* [Кузьмин, Гагарин, 1980, 1990; Гагарин, Кузьмин, 1983].

2.7. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ НЕМАТОД ПРЕСНЫХ ВОД

Общезвестно, что пресные воды по сравнению с океаном представляют благоприятную среду для сохранения древних архаических форм. Данное положение разработано на многих группах пресноводных животных и растений [Бирштейн, 1949]. Применимо оно также и для свободноживущих червей, населяющих внутриконтинентальные воды.

Фауна свободноживущих нематод пресных вод в систематическом и экологическом отношении неоднородна. Она содержит представителей практически всех отрядов класса нематод, формирующих в данной среде разнообразные экологические комплексы и группировки, куда довольно часто входят виды, аналогичные или близкие к таковым из морских, солоноватоводных и сухопутных биocenozов [Филиппев, 1937; Гагарин, 1973а, 1981б; Цалолыхин, 1977, 1984; Чесунов, 1981]. Это предполагает, что в своем становлении пресноводная фауна нематод прошла довольно длительный и сложный путь, причем в ее формирования активное участие принимали выходцы из моря и суши. По мнению ряда специалистов [Филиппев, 1937; Гагарин, 1973; Чесунов, 1981; Цалолыхин, 1983] настоящий состав нематодофауны представляет сложный комплекс видов, в разное время освоивших пресные воды.

Свободноживущие нематоды в пресных водоемах, как уже было сказано выше, встречаются в трех биocenозах (мейобентос, перифитон, ризоценоз), причем в первом они наиболее многочисленны и разнообразны. Различаются они также по своему генезису. Большинство нематод сформировались в условиях пресной воды и относятся к лимногенным формам, меньшая часть сравнительно недавно мигрировала из моря или почвы и сохранила свой первоначальный облик.

В связи с этим фауну нематод пресных вод можно разбить на две большие категории: первичноводные и вторичноводные. К первой относятся представители четырех отрядов: Enopliida, Acantholaimida, Monhysterida, Chromadorida; ко второй — виды из отрядов Rhabditida, Diplogasterida, Tylenchida и Dorylaimida.

Истинно первичноводных нематод по их эколого-таксономическим особенностям можно, в свою очередь, разделить на три группы.

В первую группу включены виды, приспособленные ко всем изменяющимся факторам среды, существующим в континентальных водоемах: высыханию, недостатку кислорода, колебаниям температуры и т.д. Обитают они в прибрежных водоемах, где эти факторы наиболее полно проявляются. Кроме того, эти виды входят в состав наземных моховых сообществ и стоят на нижней ступени эволюционного развития в рамках своих таксонов (отрядов). Они не имеют близких морских родичей и таксономически обособились до уровня семейства. Это палеолимническая группа, в которую входят виды семейств Tripylidae, Alaimidae, Onchulidae, Prismatolaimidae и др. (табл. 33).

Вторую группу составляют виды более требовательные к условиям своего существования. Они плохо выносят высыхание водоемов и недостаток кислорода. Их никогда не встретишь в наземных биocenозах, в фауне прибрежного мелководья они играют подчиненную роль. От ближайших морских родственников эти формы обособились до ранга рода. Они составляют мезолимническую группу, в состав которой входят виды семейства Tobrilidae, виды родов *Ironus*, *Monhystera*, *Paraplectonema*, *Aphanolaimus* и др. (табл. 33).

В третью неолимническую группу включены недавние морские иммигранты в пресные воды, которые обособились от морских форм только до видового уровня. Все они требовательны к содержанию кислорода и постоянству температуры. Это некоторые виды родов *Daptonema*, *Theristus*, *Enoploides fluviatilis*, *Chromadorita leuckarti*, *Punctodora ratzeburgensis* и др. (табл. 33).

Деление фауны нематод пресных вод на отдельные группы согласно их генезису и очередности вселения в континентальные водоемы, ни в коей мере не претендует на совершенство. Это первая по-

пытка по отношению к пресноводной нематофауне. Такое деление на группы согласуется с данными аналогичного деления других групп пресноводных животных: моллюсков [Старобогатов, 1970] и малощетинковых червей [Тимм, 1987].

Останки нематод в водных и наземных тафоценозах неизвестны, так как черви не имеют твердых, химически устойчивых образований, которые могли бы сравнительно долго сохраняться в захоронениях. В связи с этим проследить эволюцию свободноживущих круглых червей в пресноводных экосистемах прошлого возможно только косвенным путем, воссоздав облик древних континентальных водоемов и условия обитания в них по имеющимся геологическим и палеонтологическим данным и гидрохимии тогдашних вод. Располагая этими сведениями и данными по морфологии, эмбриологии ныне свободноживущих круглых червей, их систематики, экологии и зоогеографии, можно гипотетически представить состав нематофауны ушедших в прошлое древних водоемов.

По мнению ряда ученых [Парамонов, 1962; Элиава, 1983; Maggenti, 1971; Siddiqi, 1986] круглые черви, как самостоятельная группа беспозвоночных животных, сформировалась в морской среде еще до кембрия. В ордовике и силуре произошел массовый выход животных и растений на сушу, колонизация ее. Естественно предположить, что этот процесс затронул и свободноживущих морских нематод.

Вероятнее всего, в процессе адаптации морских нематод к наземным условиям или сразу же после их адаптации произошла бурная радиальная эволюция червей, приведшая к формированию основных отрядов свободноживущих нематод: Ecnopliida, Atractolaimida, Monhysterida, Chromadorida, Desmoscolecida.

По поводу места и времени формирования круглых червей как самостоятельной группы беспозвоночных животных у специалистов – нематодологов имеются разногласия. Большинство из них придерживаются мнения, что нематоды возникли в протерозое [Цаллолихин, 1983, 1991; Гагарин, 1991б, 1991г, 1992б; Maggenti, 1970, 1971; Siddiqi, 1986]. Данное убеждение основывается на нескольких косвенных данных. Во-первых, известны многочисленные ходы каких-то червей в породах, возраст которых исчисляется 700 млн лет (вендо-эдиарская фауна) [Розанов, 1986]. Во-вторых, в кембрии уже существовали более сложные, чем нематоды, группы животных (моллюски, членистоногие, иглокожие). И, в-третьих, существует громадное видовое разнообразие и повсеместное распространение нематод. Фактически они освоили все биоценозы на Земле. Для того, чтобы достичь такого богатства фауны и положения на планете требуется время и притом очень длительное.

Дискуссия о месте происхождения нематод изложена в главе I. На наш взгляд, более аргументированной является гипотеза, согласно которой нематоды сформировались в прибрежных мелководьях древних морей. В то время вода в океане по преобладающим катионам была магниевой кальциевой, по анионам – хлоридной, как и в настоящее время [Посохов, 1985].

В кембрии наблюдалось интенсивное развитие морской фауны и флоры, образовались многочисленные новые формы животных и растений. В ордовике и силуре произошел массовый выход животных и растений на сушу. Естественно предположить, что этот процесс затронул и свободноживущих морских нематод.

Освоение наземных биотопов происходило за счет заселения их литоральных формами, которые уже были адаптированы к периодическому обсыханию водоемов. Это были морфологически примитивные формы, которые были описаны нами в предыдущей главе. Повторим их морфологическую характеристику: гладкая кутикула; три губы, окружающие ротовое отверстие; на голове три круга невысоких щетинковидных папилл одинакового размера, причем папиллы второго и третьего круга отставлены друг от друга на значительное расстояние; округло-овальное отверстие амфидов; кардий без железистых образований; щелевидная стома, без онхов и зубов; мускулистый, равноутолщенный по всей своей длине пищевод; парные прямые яичники; наличие каудальных желез и спиннереты (см. рис. 19).

В начале палеозоя основная площадь суши была практически голая, лишенная растительного покрова. Уже оформился сток с суши, но он был нерегулирован и напоминал разбушевавшиеся горные реки. Жизнь процветала на прибрежно-морских равнинах с множеством отшнуровавшихся от моря лагун и замкнутых соленых, заболоченных водоемов, в которых вегетировали тогдашние растения: древовидные папоротники, каламниты, кордаиды и др. Донная фауна в этих водоемах отсутствовала из-за сильного засоления вод, заболоченности и сильной степени дистрофирования (обилие гуминовых веществ, бедность биогенами, в частности азотом, бескислородность). Эти условия способствовали консервации растительной органики, но были неблагоприятны для обитания водных животных. Последние развивались по берегам водоемов, вблизи уреза воды [Калугина, 1980]. Здесь в массе произрастали лишайники, мхи, плауны, папоротники, псилофиты и т.д. Отсюда характер тогдашней наземной фауны – амфибиотический, полудонный, с адаптацией к повышенной солености.

При адаптации червей к наземным условиям жизни происходила морфологическая эволюция нематод. Часть их пошла по пути сохранения мелких размеров тела, питания бактериями, грибами, водорослями. Начальные формы нематод сохраняли кольчатую кутикулу, шесть губ, округлые отверстия амфидов; головные щетинки одной длины или чаще, щетинки второго круга длиннее первого; парные гонады самок. Это ареолаймоидная эволюционная ветвь круглых червей.

У нематод второй, энтопloidной ветви увеличились размеры тела, укрепился и развился ротовой аппарат, т.е. они превратились в хищную форму червей. У них сформировалось своеобразное карманообразное отверстие амфидов; головные щетинки были расположены в два круга, причем шесть щетинок первого круга крупнее четырех щетинок второго круга; кутикула была визуально гладкая, половые трубки самок – парные, антидромные.

Таблица 34

Объем таксонов пресноводных и почвенных червей в основных отрядах водных нематод

Таксон	Надсемейство	Семейство	Род
Enoplida	4(1)	14(11)	43(42)
Araeolaimida	3(1)	5(4)	21(20)
Monhystera		3	9(6)
Chromadorida	2	4	8(3)

Прим. чание. В скобках приведено число таксонов, объединяющих исключительно пресноводных и почвенных червей; за скобками – число таксонов, общих для морских, пресноводных и наземных червей.

Вероятнее всего, этот период морфологической эволюции червей был достаточно бурный и проходил интенсивно. Часть червей вернулась обратно в море, другие стали осваивать многочисленные наземные биотопы и морфологически изменяться. В составе современной фауны имеются реликты тех дней, совмещающие признаки двух данных основных эволюционных ветвей: виды родов *Triloides*, *Alaimus*, *Rhabdolaimus*, *Bastania*, *Prismatolaimus* и др. Дробление ареолаймоидной ветви и выделение внутри нее отрядов *Monhystera* и *Chromadorida*, по всей вероятности, произошли позднее и в условиях моря.

Пресные водоемы, по химическому составу воды близкому к современному, появились в карбоне, а в перми были многочисленны и разнообразны [Посохов, 1985]. Первичная фауна пресных вод формировалась на основе адаптации, приспособления отдельных организмов моховых наземных сообществ к обитанию в новых для них условиях. Тогдашняя наземная фауна была более адаптирована к завоеванию пресных континентальных водоемов, чем морская фауна. Так, в карбоне появились пресноводные *Ostracoda* и *Notostraca*, в перми – *Isopoda*, *Amphipoda* и, по всей вероятности, *Nematoda* [Цалолихин, 1984].

В конце палеозоя большинство внутриконтинентальных водоемов имели повышенный солевой состав воды. В связи с этим, основное ядро палеолимнического комплекса нематод составили амфибиотические формы, выносящие значительное осолонение.

Состав современной фауны нематод пресных вод представлен в таблице 34. Как видим, основную роль играют представители двух отрядов: *Enoplida* и *Araeolaimida*. Эноплиды в пресноводных ценозах формируют наибольшее число таксонов, причем число их родов также более высокое. Ареолаймиды также многочисленны, но все же они более тяготеют к моховым сообществам, где явно доминируют (плектиды, тератоцефалиды). При этом ареолаймиды стали осваивать пресные водоемы позднее, о чем будет сказано ниже.

Большинство современных пресноводных эноплид являются амфибионтами, т.к. помимо водоемов они обитают и в увлажненных

наземных биотопах: мху, почве. Только представители семейства *Tobrilidae* встречаются исключительно в условиях пресной воды. Отсюда следует, что основная роль в формировании первичной фауны нематод пресных вод принадлежит эноплидам и, во-вторых, заселение палеозойских континентальных водоемов шло за счет амфибиотических форм моховых сообществ. Морфологически они близки к современным видам родов *Alaimus*, *Rhabdolaimus*, *Bastania*, *Udonchus*, *Tripyla*. Мы их относим к палеолимнической группе нематод (табл. 33).

В мезозое продолжалось дальнейшее формирование фауны и флоры континентальных водоемов. Соленость внутренних водоемов уменьшилась. В них появились пресноводные харовые водоросли, плауны и папоротниковые, которые адаптировались к водному образу жизни. Водный сток с суши стал более регулируемым. Нематоды, первыми приспособившиеся к обитанию в прибрежье континентальных водоемов, морфологически менялись: часть из них, вероятно, вымерла, а на смену им из мелководных солоноватых лагун и наземных моховых сообществ мигрировали другие виды. В водоемах в это время, кроме перечисленных выше видов, обитали также формы, близкие к современным представителям родов *Amphidelus*, *Aulolaimus*, *Onchulus*, *Odontolaimus* (палеолимническая группа) (табл. 33).

В мезозое в пресных водоемах начинает формироваться настоящая донная фауна нематод. Происходило это, скорее всего, в текущих водоемах, где условия обитания для животных были более благоприятны, чем в стоячих. Первыми истинными гидробионтами в пресных водах были формы круглых червей, близкие к современным видам из семейства *Tobrilidae* и родов *Ironus*, *Monhystera*, *Prodesmodora* и др. (мезолимническая группа) (табл. 33).

В конце мезозоя на суше развиваются покрытосеменные растения, которые формируют почвенный покров. Их экспансия связана с бурным развитием сапробиотических процессов и, как следствие этого, поступления в водоемы большого количества гумуса. Происходило эвтрофирование водоемов, ухудшение их газового режима, что отразилось на состоянии фауны пресных вод [Парамонов, 1962; Калугина, 1974]. Выжили только формы, приспособившиеся к условиям кислородного дефицита и обилию сероводорода. Большая часть нематод, по всей видимости, видоизменяла процесс обмена веществ, стала адсорбировать в полость тела серу в виде биокристаллов, что наблюдается у современных *Tobrilidae*, *Tripylidae*, видов родов *Ironus*, *Monhystera*, *Hofmanneria*, *Prodesmodora*, *Chronogaster*. На суше в это время происходило формирование почвенной нематодофауны. Главную роль в этом процессе принимали древние ареолаймиды [Парамонов, 1962; Гагарин, 1975]. Морфологические эволюционные преобразования этих животных шли по двум направлениям. Часть форм адаптировалась к питанию мицелием грибов и стала хищничать. Эта линия современных *Diplogastera*, конечным звеном эволюционного развития которых являются современные паразиты

растении и животных. Другая часть перешла к обитанию в сапробиотических очагах, питаясь сапробиотическими бактериями (Rhabditidae), а уже потом дала паразитические формы (Strongylida, Oxyurida). Отдельные формы ареолаймид еще на ранних стадиях данного эволюционного процесса мигрировали в пресные воды (Plectidae, Teratoscephalidae), где они обитают в прибрежной зоне и ныне.

Вопрос о времени возникновения двух больших групп свободноживущих нематод: Mononchida и Dorylaimida, остается открытым. Появление их в ордовике и силуре [Maggenti, 1971] вызывает сомнения. Во-первых, в то время еще не сформировались сульфатные и карбонатные типы вод, в которых обитают представители этих отрядов. Во-вторых, современные мононхиды и дорилаймиды тяготеют к обитанию в маломинерализованных водоемах, которых в то время еще не было. В-третьих, суша в ордовике и силуре была голой, практически лишенной растительного покрова. Поэтому и, вероятнее всего, анцестральные мононхиды, а потом и дорилаймиды, отделились от энтопид в мезозое, когда переход через пресные воды был облегчен и на суше вегетировали разнообразные растения. Миграция отдельных форм с суши в пресные водоемы происходила по-видимому, и в кайнозое.

В начале кайнозоя сформировался основной состав нематодофауны мезоэнтопидов пресных вод. В настоящее время в нижних течениях рек и глубоких олиготрофных озерах встречаются явно морские формы нематод: *Enoploides fluviatilis*, *Adoncholaimus aralensis*, виды родов *Daptonema*, *Theristus*, *Leptolaimus* (табл. 33), сравнительно недавно адаптировавшиеся к условиям пресной воды. Они составляют неолимническую группу нематод, подгруппу недавних морских иммигрантов.

В конце палеогена – начале неогена во внутренних водоемах широкое распространение получили цветковые макрофиты. Создался своеобразный биоценоз зарослевой фауны, перифитон, в состав которого вошли и оксифильные хроматориды: *Chromadorita leuckarti*, *Chromadorita b. oculata*, *Punctodora ratzemburgensis* и др., мигрировавшие в пресные воды из моря. Питаются они исключительно диатомовыми водорослями, которые известны из озерных осадков не ранее позднего эоцена (Диатомовые водоросли СССР, т. 1, 1974). Эти формы мы отнесли к неолимнической группе (см. табл. 33). Вокруг корней и системы водных растений за счет нематод, способных переносить кислородное голодание, сформировался ризоценоз. В него вошли почвенные сапробионты: *Panagrolaimus hygrophilus*, *P. thienemanni*, *Diplogaster rivalis* и фитогельминты: представители *Hirschmanniella*, *Chryonemoides*, *Calolaimus*, поражающие здоровые ткани растений. Обитателей данного ценоза мы отнесли к вторичноводным формам, к недавним почвенным иммигрантам.

В настоящее время происходит сильное эвтрофирование водоемов под влиянием антропогенного загрязнения. Это вызывает резкое изменение состава фауны нематод. В очагах загрязнения в мас-

совом количестве развиваются сапробиотические почвенные рабдитиды и диплогастериды: отдельные виды родов *Paroigolaimella*, *Diplogasteritus*, *Rhabditis*, *Pelodera* и др.

Таким образом, суммировав все сказанное, можно выделить несколько основных этапов в процессе освоения круглыми червями пресных вод. Начало палеозоя – массовый выход морских анцестральных нематод на сушу, резкое упрощение их организации; морфологическая эволюция червей на суше – формирование основных отрядов водных нематод. Конец палеозоя – появление пресных водоемов, формирование палеолимнической фауны червей. Мезозой – смена фаунистических комплексов нематод в пресных водоемах, появление истинных гидробионтов – основных обитателей донных ценозов. Конец мезозоя – экспансия покрытосеменных растений, поступление в пресные водоемы большого количества гумуса; адаптация донных нематод к условиям кислородного дефицита и обилию сероводорода. Кайнозой – развитие во внутренних водоемах цветковых макрофитов; формирование нематодофауны оксифильного перифитона и ризоценоза. Первый ценоз создается за счет миграции червей из моря, второй – за счет внедрения в водоемы почвенных форм. В настоящее время антропогенное загрязнение вызывает массовое внедрение в водоемы сапробиотических почвенных форм.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В.М. Систематическое положение рода Hofmanniella (Nematoda, Monhysteridae) и два новых вида этого рода из озера Ханка // Зоол. журн., 1983. Т. 62, вып. 11. С. 83-89.
- Алексеев В.М. К фауне пресноводных нематод Дальнего Востока. Владивосток, 1986. 11 с. Деп. в ВИНТИ 04.12.86, № 8514-B86.
- Беклемишев К.В. Вариант эволюционного древа многоклеточных // Эволюционная морфология беспозвоночных. Л.: Наука. 1976. С. 4-5.
- Белозуров О.И. Симметрия нематод // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 6, № 6. С. 860-872.
- Белозуров О.И. Строение и основные этапы эволюции эндокупола как скелетной системы головного конца нематод // Зоол. журн. 1985а. Т. 64, вып. 3. С. 359-367.
- Белозуров О.И. О происхождении и этапах эволюции стомы у нематод и анализ организации стомы в подотряде Oncholaimina // Там же. 1985б. Т. 64, вып. 7. С. 982-992.
- Белозуров О.И., Белозурова Л.С. Организация головного конца нематод Oncholaiminae. Владивосток, 1988. 100 с.
- Белозуров О.И., Листова Н.П. Морфология спиннереты и рассуждения о ее происхождении у нематод отряда Euporidida // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38, № 4. С. 582-594.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Монография Волжской биологической станции Саратов, 1928а. Т. 1. С. 138-152.
- Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне реки Камы // Работы Волжской биологической станции. Саратов, 1928б. Т. 10. С. 237-250.
- Бенинг А.Л. Качественный и количественный состав бентоса некоторых озер Центральной Якутии // Исследования озер СССР. Л., 1935. Т. 8. С. 28-35.
- Бириштейн Я.А. Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 27, вып. 1. С. 119-140.
- Валейтайн Д.У. Эволюция многоклеточных растений и животных // Эволюция. М., 1981. С. 149-173.

- Величко Е.С. О влиянии теплых вод Конаковской ГРЭС на фауну нематод // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1980. № 47. С. 35-39.
- Величко Е.С. О мейобентосе Новотроицкого водохранилища / Там же. 1981. № 52. С. 16-19.
- Величко Е.С. Новые данные о фауне нематод Ивановского водохранилища // Там же. 1984. № 64. С. 24-26.
- Гагарин В.Г. К фауне нематод (Nematoda) Учтинского водохранилища // Вестн. зоологии. 1972а. № 3. С. 30-35.
- Гагарин В.Г. К фауне нематод многолетнего дальневосточного риса в Учтинском водохранилище // Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. М., 1972б. С. 48-49.
- Гагарин В.Г. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Учтинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1973а. 24 с.
- Гагарин В.Г. Экологический анализ нематод Учтинского водохранилища // Экология и таксономия гелиминтов. М., 1973б. С. 40-45.
- Гагарин В.Г. О таксономии и филогении нематод надсемейства Plectoidea // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 4. С. 503-509.
- Гагарин В.Г. Три новых вида нематод отряда Rhabditida из районов сброса сточных вод // Там же. 1977. Т. 56, вып. 8. С. 1245-1248.
- Гагарин В.Г. К фауне нематод побережья Рыбинского водохранилища // Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. Рыбинск, 1978а. С. 25-32.
- Гагарин В.Г. К вопросу о нематодах корневой системы пресноводных макрофитов // Там же. 1978б. С. 33-45.
- Гагарин В.Г. Донные нематоды некоторых волжских водохранилищ // Гидробиол. журн. 1978в. Т. 14, № 5. С. 29-33.
- Гагарин В.Г. К фауне нематод мелких водоемов Подмосковья // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1978 г. № 38. С. 61-66.
- Гагарин В.Г. Некоторые данные о пресноводных нематодах Московской и Калужской областей // Там же. 1978д. № 39. С. 31-37.
- Гагарин В.Г. Класс Круглые черви // Волга и ее жизнь. Приложение. Л., 1978е. С. 322-325.
- Гагарин В.Г. О жизненных формах нематод // Экология. 1979. № 1. С. 69-75.
- Гагарин В.Г. Пресноводные нематоды Европейской части СССР. Л., 1981а. 248 с.
- Гагарин В.Г. К вопросу о путях формирования фауны нематод пресных вод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981б. С. 25-26.
- Гагарин В.Г. Некоторые данные о мейобентосе озера Плещеево // Функционирование озерных систем. Л., 1983. С. 83-86.
- Гагарин В.Г. К фауне свободноживущих нематод мелких водоемов европейской части СССР // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л., 1985. С. 80-90.
- Гагарин В.Г. Некоторые данные о мейобентосе Рыбинского водохранилища // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1986а. № 71. С. 22-25.

Гагарин В.Г. Мейобентос Рыбинского водохранилища и его притоков. Фауна и морфология водных беспозвоночных. Борок, 1986б. С. 30–46. Деп. в ВИНТИ 14 01.86, N 306-B86.

Гагарин В.Г. Дополнение к фауне нематод Ивановского водохранилища. Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1989а. № 82. С. 48–52.

Гагарин В.Г. Морфологическая изменчивость свободноживущих пресноводных нематод. Биология, систематика и функциональная морфология пресноводных животных. Л., 1989б. С. 18–26.

Гагарин В.Г. К фауне свободноживущих нематод дельты Волги // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1990а. № 88. С. 77–81.

Гагарин В.Г. Мейобентос Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища / Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990б. С. 72–78.

Гагарин В.Г. Фауна свободноживущих нематод водоемов полуострова Таймыр и замечания о видовых комплексах нематод в пресных водоемах. Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991а. С. 44–50.

Гагарин В.Г. К системе и филогении свободноживущих нематод (Nematoda) // Там же. 1991б. С. 150–165.

Гагарин В.Г. К фауне нематод минеральных источников острова Сахалин. Нематодные болезни растений. Кишинев, 1991в. С. 15.

Гагарин В.Г. Эволюция нематод в пресных водах // Тез. докл. науч. конф. "Эволюционная теория и проблемы фитогельминтологии". М., 1991г. С. 27–31.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР (отряды Dorylaimida, Rhabditida, Diplogasterida, Tylenchida). СПб., 1992а. 151 с.

Гагарин В.Г. К положению пресноводных и почвенных энтопланктон в системе нематод (Nematoda) // Биол. науки, 1992б. № 3. С. 10–18.

Гагарин В.Г. Свободноживущие нематоды пресных вод СССР (отряды Mononchida, Acanthocephala, Tylenchida, Chromadorida, Enopliida, Mononchida). СПб., 1993а. 247 с.

Гагарин В.Г. Акопян С.А. К фауне нематод озера Севан // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1991. N 90. С. 25–28.

Гагарин В.Г. Акопян С.А. Экологический обзор фауны свободноживущих нематод озера Севан // Там же. 1992. № 92. С. 36–39.

Гагарин В.Г., Величко Е.С. О мейобентосе озер Северо-Двинской системы и Шекснинского водохранилища // Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982. С. 112–117.

Гагарин В.Г., Ербаева Э.А. К фауне нематод среднего течения реки Ангара // Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1982. С. 38–39.

Гагарин В.Г., Ербаева Э.А. Список нематод реки Ангара и Усть-Илимского водохранилища // Экологические исследования озера Байкал и Прибайкалья. Иркутск, 1984а. С. 58–60.

Гагарин В.Г., Ербаева Э.А. К фауне нематод среднего течения реки Ангара // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1984б. № 64. С. 21–24.

Гагарин В.Г., Кузьмин Л.Л. Нематоды пресных вод в подзонах кустарниковых и арктических тундр Таймыра // Биологические проблемы Севера. Магадан, 1983. Ч. 2. С. 245–246.

Гагарин В.Г., Лемзина Л.В. Фауна нематод минеральных источников Кыргызстана // Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1992. N 94. С. 51–55.

Гагарин В.Г., Чижов В.Н. Строение и эволюция половой системы самок свободноживущих нематод // Зоол. журн. 1993. Т. 72, вып. 2. С. 27–39.

Гурвич В.В. Систематико-экологический обзор фауны безречных Каховского водохранилища // Каховские водохранилища. Киев, 1964. С. 182–189.

Гурвич В.В. Микро- и мезобентос Днепра и его водохранилищ в первые годы их существования // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулирования стока. Киев, 1967. С. 270–291.

Гурвич В.В. Состав и численность нематод Цыбульницкого залива Кременчугского водохранилища // Вестн. зоологии Киев, 1982. N 1. С. 24–29.

Гурвич В.В. Микро- и мезобентос // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев, 1989. С. 73–95.

Дексбах Н.К. Дно Косинских озер как среда и его обитатели. Тр. Косин. биол. станции. 1925. Вып. 35. С. 3–48.

Дехтяр М.Н. К фауне нематод Днепровско-Бугского лимана. Гидробиол. журн. 1988а. Т. 24. № 2. С. 32–36.

Дехтяр М.Н. Новые для фауны Днепра нематоды. 1. Вестн. зоологии. 1988б. № 6. С. 8–12.

Дехтяр М.Н. Новые для фауны Днепра нематоды. 2. Там же. 198. № 3. С. 3–7.

Джапарашвили Н.И. Нематоды Сионского водохранилища. Гидробиология и ихтиология внутренних водоемов Грузии. Тбилиси, 1972. Вып. 3. С. 73–78.

Джапарашвили Н.И., Элиава И.Я. К нематодофауне Ткибульского водохранилища // Материалы к фауне Грузии. Тбилиси, 1966. Вып. 1. С. 20–23.

Диатомовые водоросли СССР, ископаемые и современные. 1974. Т. 1. 403 с.

Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л., 1941. 242 с.

Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т. 8. № 4. С. 510–991.

Захидов М.Т., Цалолыхин С.Я., Гагарин В.Г. Нематоды пресных и солоноватых водоемов СССР. М., 1972. 57 с. Деп. в ВИНТИ 16.12.71, № 1626.

Ивашкин В.М. Замещение хозяев в жизненных циклах нематод по зооночным // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М., 1978. С. 43–48.

Ипатьева Г.В., Каширская Е.В., Филиппова Е.Н. К фауне и экологии свободноживущих нематод мелководий Волгоградского водохранилища // Видовой состав и экология водных и наземных организмов Саратов, 1983. С. 38–49.

Ипатьева Г.В., Чураков Ю.П. К фауне свободноживущих нематод Телецкого озера и бассейна реки Чулышман (Горный Алтай) // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981. С. 103.

Какауридзе Т.Г. Качественный и количественный состав планктона и бентоса Кумисского озера и их изменения в течение года // Тр. ин-та зоологии АН ГССР. 1953. Вып. 12. С. 103-121.

Калугина Н.С. Изменение подсемейственного состава хириноид (Diptera, Chironomidae) как показатель возможного эвтрофирования водоемов в конце мезозоя // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 45-56.

Калугина Н.С. Насекомые в водных экосистемах прошлого // Историческое развитие класса насекомых. М., 1980. С. 224-240.

Капишилов М.М. Эволюция биосферы. М., 1974. 254 с.

Кириянова Е.С. Свободноживущие круглые черви // Жизнь пресных вод СССР. Л., 1949. Т. 2. С. 38-64.

Кириянова Е.С., Краль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л., 1969. Т. 1. 447 с.

Костин Л.Х. О фауне свободноживущих нематод Гидигического водохранилища в зимний период // Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1975. Вып. 13. С. 75-80.

Краль Э.Л. Предварительный список установленных в Эстонии нематод // Faunistilisi manlemeid. 1959. Т. 1, № 1. С. 5-18.

Красильников Н.А. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., 1958. 242 с.

Криволицкий Д.А. Понятие "жизненная форма" в экологии животных // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28, № 2. С. 34-46.

Кузьмин Л.Л. К фауне нематод обитателей Северо-Двинской системы // Фауна, биология и систематика свободноживущих низших червей. Рыбинск, 1991. С. 50-54.

Кузьмин Л.Л., Гагарин В.Г. К фауне и распределению свободноживущих нематод в пресных водоемах Субарктики // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 7. С. 1092-1094.

Кузьмин Л.Л., Гагарин В.Г. Каталог свободноживущих почвенных и пресноводных нематод Арктики и Субарктики. Владимир, 1990. 66 с. Деп. в ВИНТИ 31.01.90, № 1943-В90.

Левашов М.М. О нематодах, встречающихся в пробах волжского планктона // Рус. гидробиол. журн. 1927. Т. 7. Вып. 1-2. С. 23.

Левашов М.М. Заметки о нематодах обитателей в Волге // Там же. 1928. Т. 8, вып. 1/2. С. 188-192.

Лемзина Л.В. Свободноживущие нематоды озер Иссык-Куль и Сон-Куль. Фрунзе, 1989. 142 с.

Малахов В.В. Строение кожно-мышечного мешка некоторых свободноживущих нематод // Докл. АН СССР. 1977. Т. 236, № 3. С. 766-767.

Малахов В.В. Морфология головного конца свободноживущих морских нематод по данным растровой электронной микроскопии // Биология моря. 1978. № 4. С. 78-81.

Малахов В.В. Эмбриональное развитие свободноживущих морских нематод из отрядов Chomadorida и Desmodorida // Зоол. журн. 1981. Т. 60, вып. 4. С. 485-495.

Малахов В.В. Нематоды. Строение, развитие, система и филогения. М., 1986. 215 с.

Малахов В.В., Овчинников А.В. Изучение органов чувств у свободноживущих морских нематод. 1. *Sphaerolaimus balticus* (Monhysterida, Sphaerolaimidae) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 6. С. 805-809.

Малахов В.В., Рыжиков К.М., Сонин М.Д. Система крупных таксонов нематод // Там же. 1982. Т. 64, вып. 8. С. 1125-1134.

Машина В.П. Нематоды песчаных прибрежий Кременчугского водохранилища // Гидробиол. журн. 1983. Т. 19, № 6. С. 85.

Машина В.П. Экологическая характеристика нематод Кременчугского водохранилища // Там же. 1987. Т. 23, № 4. С. 87-90.

Машина В.П. Свободноживущие нематоды отряда Enoplida Кременчугского водохранилища // Там же. 1989. Т. 25, № 4. С. 37-40.

Медведев Ф.С. Свободноживущие нематоды водоемов Средней Оби: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1981.

Медведев Ф.С. Пресноводные нематоды водоемов Верхнего Енисея // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 5. С. 42-44.

Медведев Ф.С., Шепелева И.Г. Пресноводные нематоды водоемов бассейна р. Шугор (правобережный приток Печоры) // Тр. Коми фил. АН СССР. 1983. № 57. С. 31-34.

Мечников И.И. Описание нового вида из рода *Diplogaster* // Зап. Имп. Акад. наук. 1863. Т. 4(2). С. 141-148.

Монин А.С. История Земли. Л.: Наука. 1977. С. 228.

Охотина М.А. Распределение нематод в Валдайском озере // Зап. Гидрол. ин-та. 1926а. Т. 1. С. 177-181, 201-203.

Охотина М.А. Свободноживущие нематоды Иваново-Вознесенской губернии // Тр. Иваново-Вознесен. политехн. ин-та. 1926б. Т. 9. С. 88-96.

Охотина М.А. К вопросу о фауне нематод Печоры // Рыбы и рыбный промысел среднего и нижнего течения Печоры. М., 1953. С. 226-227.

Павловский Е.Н., Кириянова Е.С. Фитонематология и вопрос о природной очаговости паразитарных заболеваний растений, вызываемых нематодами // Тр. ЗИН АН СССР. 1951. Т. 9(2). С. 363-377.

Парамонов А.А. Материалы к познанию свободных нематод реки Москвы // Рус. гидробиол. журн. 1925. Т. 7. С. 129-137.

Парамонов А.А. Свободные нематоды Кинбурнской косы и сопредельных вод // Тр. Гос. ихтиол. опыт. станции. 1929. Т. 4(1). С. 59-130.

Парамонов А.А. Общий обзор фауны нематод реки Клязьмы // Зап. Большев. биол. станции. 1937а. Т. 10. С. 87-96.

Парамонов А.А. Положение Nematodes в системе // Там же. 1937б. Т. 10. С. 97-117.

Парамонов А.А. Опыт экологической классификации фитонематод // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1952. Т. 6. С. 338-369.

Парамонов А.А. К познанию строения и функции фазмид // Там же. 1954. Т. 7. С. 19-49.

Парамонов А.А. Главные направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тиленхид (*Rhabditida et Tylenchida*) // Зоол. журн. 1958. Т. 37, вып. 5. С. 736-749.

Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. М., 1962. Т. 1. 480 с.

Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. М., 1964. Т. 2. 446 с.

Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. М., 1970. Т. 3. 253 с.

Петухов В.А. К нематодофауне некоторых озер бассейна рек Луи и Плюссы // Эколого-географическое исследование нематод. Л., 1984. С. 27-33.

Петухов В.А., Цалолыхин С.Я. К фауне нематод северо-запада СССР // Исследования пресноводных и морских беспозвоночных животных. Л., 1986. С. 68-76.

Платонова Т.А. Низшие Ecnephida (свободноживущие морские нематоды) морей СССР // Нематоды и их роль в мейобентосе. Л., 1976. С. 3-164.

Плотников В.И. К фауне червей Бологовского озера // Тр. Им. о-ва естествоиспытателей. 1900. Т. 3, № 1. С. 1-7.

Плотников В.И. К фауне червей пресных вод окрестностей Бологовской биологической станции // Тр. пресновод. биол. станции Им. о-ва естествоиспытателей. 1906. Т. 2, № 2. С. 30-41.

Посохов Е.В. Ионный состав природных вод. Генезис и эволюция. Л., 1985. 256 с.

Розанов А.Ю. Что произошло 600 миллионов лет назад. М., 1986. 96 с.

Рубцов И.А. Мерметиды: Классификация, значение, использование. Л., 1978. 297 с.

Рысс А.Ю. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenchidae мировой фауны. Л., 1988. 367 с.

Сахарова М.И. Сезонная динамика микробентоса Учинского водохранилища // Зоол. журн. 1970. Т. 49, вып. 12. С. 1767-1775.

Скальская И.А. Стрессовые состояния зооперифитона Рыбинского водохранилища // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 59-72.

Скрябин К.И. О филогенетической взаимосвязи нематод подкласса Phasmodia // Зоол. журн. 1942. Т. 20, вып. 2. С. 327-340.

Филиппов И.Н. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя. Пг., 1918-1921. 614 с.

Филиппов И.Н. Свободноживущие нематоды Петроградской губернии // Тр. Агрон. ин-та. 1921. Т. 2(7). С. 2-11.

Филиппов И.Н. Свободные нематоды из реки Оки // Работы Окской биол. станции. 1928. Т. 5, вып. 2/3. С. 81-112.

Филиппов И.Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. М.; Л.: Огиз-Сельхозгиз, 1934а. 440 с.

Филиппов И.Н. Класс круглых червей (Nematodes) // Руководство по зоологии. М.; Л., 1937. Т. 1. С. 557-627.

Ходырев Н.Н. Новые виды свободноживущих нематод для фауны СССР // Эколого-географические исследования нематод. Л., 1984. С. 102-104.

Ходырев Н.Н. Фауна и экология свободноживущих пресноводных нематод некоторых водоемов северо-востока европейской части СССР // Иктиология, гидробиология, гидрохимия, энтомология и паразитология. Якутск, 1988. Вып. 4. С. 152-153.

Цалолыхин С.Я. Фауна и экология свободноживущих нематод озера Долгого Ленинградской области // Вестн. ЛГУ. 1972. Т. 15, вып. 3. С. 27-33.

Цалолыхин С.Я. Эколого-фаунистическая характеристика бентоса // Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. Т. 2. С. 117-119.

Цалолыхин С.Я. Свободноживущие нематоды как индикаторы загрязнения пресных вод // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 118-122.

Цалолыхин С.Я. Некоторые вопросы филогении нематод // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977. С. 118-122.

Цалолыхин С.Я. Свободноживущие нематоды Байкала. Новосибирск, 1980. 120 с.

Цалолыхин С.Я. Нематоды семейств Tobrilidae и Tripylidae мировой фауны. Л., 1983. 230 с.

Цалолыхин С.Я. Проблема происхождения и развития нематод континентальных водоемов // Эколого-географическое исследование нематод. Л., 1984. С. 3-9.

Цалолыхин С.Я. Роль И.Н. Филиппова в становлении современной системы нематод // Нематологический сборник. Л., 1988. С. 5-15.

Цалолыхин С.Я. Типично пресноводные нематоды - что это такое? // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 12. С. 5-13.

Чесунов А.В. Свободноживущие нематоды Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979а. 22 с.

Чесунов А.В. К познанию рода *Nudora* (Nematoda, Desmodorida) // Зоол. журн. 1979б. Т. 58, вып. 10. С. 1457-1463.

Чесунов А.В. О географическом распределении свободноживущих нематод // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981. С. 88-96.

Чесунов А.В. Критический анализ семейства Aegialoalaimidae (Nematoda: Chromadoria), тенденции эволюционного развития пищевода у морских нематод и предложение двух новых семейств // Зоол. журн. 1990. Т. 69, вып. 8. С. 5-18.

Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 632 с.

Шербаков А.П. Озеро Глубокое. М., 1967. 325 с.

Элиава И.Я. Определитель свободноживущих нематод семейства Qudisianematidae (Dorylaimida). Тбилиси, 1982. 216 с.

Элиава И.Я. Свободноживущие нематоды семейства Dorylaimidae. Л., 1984. 263 с.

Эрзашибоев И.Н., Костин Л.Х. Нематоды Нурекского водохранилища в период его заполнения // Эволюция, систематика, морфология и экология свободноживущих нематод. Л., 1981. С. 105–107.

Юшин И.И. Сравнительно-морфологический анализ тонкого строения кутикулы свободноживущих морских нематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1988. 24 с.

Юшин В.В., Малахов В.В., Чесунов А.В. Тонкое строение кутикулы тела некоторых свободноживущих морских нематод из отряда Monhysterida // Зоол. журн. 1991. Т. 67, вып. 6. С. 904–913.

Andersson R.V. Comparative morphology and description of three species of *Teratocephalus* from Canada // Canad. J. Zool. 1969. Vol. 47, N 47. P. 829–840.

Andrassy I. Über den Mundstachel der Tylenchiden // Acta zool. hung. 1962. T. 8. P. 241–249.

Andrassy I. Nematodak Evolucioja es kendszerese // Magy. tudom. Acad. biol. Osztal. Közl. 1974. T. 17. P. 13–58.

Andrassy I. Evolution as a basis of the systematization of nematodes. Budapest, 1976. 288 p.

Andrassy I. Nematoda // Limnofauna Europea. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart. New York. Swets@Zeitlinger B.V. Amsterdam. 1978. P. 98–117.

Andrassy I. Revision of the order Monhysterida (Nematoda) inhabiting soil and inland waters // Opusc. Zool. 1981. Vol. 17/18. P. 32–43.

Andrassy I. A taxonomic review of the suborder Rhabditina (Nematoda: Secernentia). P.: Orstom, 1983. 241 p.

Andrassy I. Klasse Nematoda (Ordnungen Monhysterida, Desmoscolecida, Araeolaimida, Chromadorida, Rhabditida). B., 1984. 532 S.

Andrassy I. The genus *Eudorylaimus* Andrassy, 1959 and present status of its species (Nematoda: Qudsianematidae) // Opusc. Zool. 1986. T. 22. P. 3–42.

Andrassy I. The superfamily Dorylaimoidea (Nematoda) – a review: Families Thomiidae and Thornenematidae // Acta zool. hung., 1987. Vol. 33, N 3/4. P. 277–315.

Andrassy I. The superfamily Dorylaimoidea (Nematoda) – a review: Family Dorylaimidae // Opusc. Zool. 1988. Vol. 23. P. 3–63.

Bouwman L.A., Romeyn K. et al. Occurrence and feeding biology of some nematode species in estuarine Aufwuchscommunities // Cah. biol. mar. 1984. T. 25, N 3. P. 287–303.

Brzeski M. *Andrassya vivipara* gen. n., sp. nov. (Nematoda; Tripylidae) // Bull. Acad. pol. sci. 1960. Vol. 7, N 2. P. 81–84.

Brzeski M. Nematoda genera of the family Tripylidae (Nematoda, Enoplida) // Acta zool. Cracov. 1963. T. 8, N 7. S. 295–308.

Chitwood B.G. A revised classification of the Nematoda // J. Parasitol. 1933. N 20. P. 131.

Chitwood B.G. A revised classification of the Nematoda // Proceedings on helminthology. Moscow, 1937. P. 69–80.

Chitwood B.G. The designation of official names for higher taxa of invertebrates // Bull. Zool. Nomenclat. 1958. Vol. 15. P. 660–695.

Chitwood B.G., Chitwood M.B. An introduction to nematology. Baltimore, 1950. 213 p.

Coninck L. de. Systematique des nematodes // Traite de Zool. P., 1965. Vol. 4. P. 601–681.

Coninck L. de, Sch. Stekhoven J. The free-living marine nemas of the Belgian coast // Mem. Mus. Roy. Hist. Natur. Belg. 1933. Vol. 58. 163 p.

Daday E.V. Mikroskopische Süßwassertierte aus Turkestan // Zool. Jb. Syst. 1904. Bd. 19. P. 453–469.

Filipjev I.N. Classification of free-living Nematoda // J. Parasitol. 1929. Vol. 15. P. 281–282.

Filipjev I.N. Les Nematodes libres de la baie de la Neva et de l'extremite orientale du Golfe de Finlande // Arch. Hydrobiol. 1929. Bd. 20. S. 637–699; Bd. 21. S. 1–64.

Filipjev I.N. Über einige Nematoden aus dem Teleckoje-See (Altai, Sibirien) // Zool. Anz. 1933. Bd. 103. S. 8–86.

Filipjev I.N. The classification of the free-living nematodes and their relation to the parasitic nematodes // Smithsonian Miscell. Coll. 1934b. Vol. 89, N 1. P. 1–64.

Gadea E. Sobre la filogenia interna de los nematodos // Publ. Inst. Biol. Barcelona. 1973. T. 54. P. 87–92.

Gagarin V.G. Free-living nematodes recovered from sewage disposal sites at the Rybinsk water reservoir, Borok, Russia // Russ. J. Nematol. 1995. Vol. 3, N 2. P. 81–85.

Gerlach S.A. Die Gattung *Haliplectus* (Chromadorida; Leptolaimidae), zugleich ein Beitrag zur Morphologie und Phylogenie der Nematoden // Zool. Anz. 1963. Bd. 171. S. 96–113.

Gerlach S.A. Bemerkungen zur Phylogenie der Nematoden // Mitt. Biol. Bundesanst. Land. und Forstwirtschaft. Berlin–Dahlem. 1966. Bd. 118. S. 25–39.

Gerlach S., Riemann F. The Bremenhaven checklist of aquatic nematodes // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1973. H. 1, Suppl. 4. S. 1–404.

Gerlach S., Riemann F. The Bremenhaven checklist of aquatic nematodes // Ibid. 1974. H. 2, Suppl. 4. S. 405–736.

Hyman L.B. The invertebrates: Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta. N.Y., 1951. 572 p.

Jairajpuri M.S., Khan W.U. Predatory Nematodes (Nematoda) with special reference to India. New Delhi, 1981. 131 p.

Jensen P. Revision of Microlaimidae, erection of Mongololaimidae fam.n. and remarks on the systematic position of Paramicrolaimus (Nematoda, Desmodorida) // Zool. scr. 1978. Vol. 7, N 3. P. 159–173.

Jensen P. Feeding ecology of free-living aquatic nematodes // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1987. N 35. P. 35–47.

Lippens P.L. Anatomic, histologic and cytologic studies of members of the order Chromadorida // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1978 (1979). Vol. 108, N 1/2. P. 81–82.

Loof P.A., Jairajpuri M.S. The new species of *Chronogaster* Cobb, 1913 (Nematoda: Plectidae) // Proc. Helminthol. Soc. Washington. 1965. Vol. 32, N 2. P. 181–186.

Lorenzen S. New and khow gonadal characters in free-living nematodes and the phylogenetic implications // Ztschr. zool. Syst. und Evolutionforsch. 1978a. Bd. 16. S. 108–115.

Lorenzen S. Discovery of stretch receptor organs in nematodes – structure, arrangement and functional analysis // Zool. scr. 1978b. Vol. 7. P. 175–178.

Lorenzen S. The system of the Monhysterioidea (Nematodes). A new approach // Zool. Jb. Syst. 1978c. Bd. 105. S. 515–536.

Lorenzen S. Entwurf eines phylogenetischen System der freilebenden Nematoden // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1981a. Suppl. 7. S. 1–472.

Lorenzen S. Bau, Anordnung und postembryonale Entwicklung von Metanemen bei Nematoden der Ordnung Enopliida // Ibid. 1981b. Bd. 19. S. 89–114.

Lorenzen S. Nematoda: interstitial nematodes from marine, brackish and hypersaline environments // Stygo fauna Mundi: faunistic, distributional and ecological synthesis of the world fauna inhabiting subterranean waters (including the marine interstitial). Brill/Backuys, London. 1986. P. 133–142.

Maggenti A.R. Morphology and biology of the genus *Plectus* (Nematoda: Plectidae) // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1961. Vol. 28, N 2. P. 11–130.

Maggenti A.R. System analysis and nematode phylogeny // J. Nematol. 1970. Vol. 2. P. 7–15.

Maggenti A.R. Nemic relationships and the origins of plant parasitic nematodes // Plant parasitic nematodes. N.Y.: L., 1971. Vol. 1. P. 65–81.

Maggenti A.R. The role of cuticular strata nomenclature in the systematics of Nematoda // J. Nematol. 1979. Vol. 11, N 1. P. 94–198.

Man I.G. de. Inderzoekingen vrij in de aarde levende Nematoden // Tijdsch. nederl. dierk. Vereen. 1876. T. 2. P. 78–196.

Micoletzky H. Freilebende Nematoden der Wolga // Работы Волж. биол. станции. 1923. T. 7, вып. 1/2. С. 2–24.

Micoletzky H. Die freilebenden Süßwasser- und Moornematoden Danemark // Mem. Acad. Roy. Sci. et Lett. Danemark. Sect. sci. 1925. Bd. 8, N. 3. S. 57–308.

Micoletzky H. Zoologische Ergebnisse der Deutsch-Russischen Alai-Pamir-Expedition, 1928 // Zool. Anz. 1929. Bd. 84. S. 244–252.

Órley L. Monographie der Anguilluliden. Budapest, 1880. 171 S.

Pearse A. Introduction to parasitology. Balmimore, 1942. 357 p.

Pieczyńska E. Charakter wysypowania woinozyjacych nicieni (Nematoda) wrozych typach perfitonii jeziora Tarjty // Ekol. pol. 1959. Wol. 7, N 12. S. 313–337.

Pieczyńska E. Investigations on colonization of new substrates by nematodes // Ibid. 1964. Wol. 12, N 13. S. 185–234.

Prejs K. The littoral and profundal benthic nematodes of lakes with different trophy // Ibid. 1977. Wol. 25. S. 21–30.

Prejs K. Z badan nad ekologia nicieni w wodach s lodkich // Wiad. ekol. 1988. N 34, z. 1. S. 3–29.

Riemann F. Die Gattung *Trefusia* de Man, 1893 (Enopliida: Oxyostominidae): Beitrag zum natürlichen System freilebender Nematoden // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1966. Bd. 10. S. 1–30.

Riemann F. Causal aspects of nematode evolution: relations between structure, function, habitat and evolution // Mikrofauuna Meeresboden. 1977. Bd. 61. S. 217–218.

Riemann F., Thun W., Lorenzen S. Über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen Desmoscolecidae und Leptolaimidae (freilebende Nematoden) // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven. 1971. Bd. 13. S. 147–152.

Romeyn K., Bouman L.A. Food selection and consumption by estuarine nematodes // Hydrobiol. bull. 1983. Vol. 17, N 2. P. 103–109.

Rudolphi C.F. Entozoorum sive vermium intestinalium historia naturalis. Amsteraedami, 1808. 250 p.

Sanwal K.C. Subfamily Plectinae (Nematoda) in classification of Goodey (1963) and Coninck (1965): emendation of diagnoses of Plectoidea and Plectidae // Nematologica. 1969. Vol. 15, N 1. P. 101–106.

Schneider G. Süßwassernematoden aus Estland // Zool. Anz. 1906. Bd. 29. S. 679–683.

Siddiqi M.R. Tylenchida : parasites of plants and insects. Sent Albans: Commonw. Agr. Bur., 1986. 645 p.

Skwarra E. Freilebende Nematoden Ostpreussens // Schrift. Phys.-Ökon. Ges. Königsberg. 1922. Bd. 63. S. 107–112.

Steiner G. Freilebende Nematoden von Novaja Semlja // Zool. Anz. 1916. Bd. 47. S. 50–74.

Thorne G. Nematodes inhabiting the cysts of the sugarbeet nematode, *Heterodera schachtii* Schmidt // J. Agr. Res. 1928. Vol. 37. P. 571–575.

Thorne G., Swanger H.H. A monograph of nematode genera *Dorylaimus*, *Aporcelaimus*, *Dorylaimoides* und *Pungentius* // Capita Zool. 1936. Vol. 6, pt 4. P. 1–223.

Tietjen I.H., Lee I.I. Feeding behaviour of marine nematodes // Ecology of marine benthos. Columbia, 1977. P. 175–218.

Vitiello P., Coninck L.A. de. *Peresiana annulata* n.gen., n. sp. typ interesant de Desmoscolecida // Papp. et proc.-verb. réun. Commis interis. explor. sci. Mer Méditerr., 1968. Vol. 19. P. 201–209.

Wieser W. Die Bezeichnung zwischen Mundholenges – talt, Erhanungs weise und Vorkmenem bei freilebenden den marinen Nematoden // Ark. Zool. Ser. 2. 1953. Bd. 4. S. 349–484.

Witkowski T., Gutowska I. Preliminary observations on the distribution of nematodes (Nematoda) in the southern part of the Ieziorak Lake // Zesz. nauk. UMK. 1970. Wol. 25. P. 3–22.

Zullini A. The nematological population of the Po river // Boll. zool. 1974. Vol. 41, N 3. P. 183–210.

Zullini A. Nematodi di un impianto di Depurazione a filtri percolatori nei primi due anni di funzionamento Alteneo Permense // Acta natur. 1977. N 13. P. 385–418.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
-------------------	---

Глава 1

ТАКСОНОМИЯ И ФИЛОГЕНИЯ	5
------------------------------	---

1.1. Краткий очерк по истории развития таксономии и филогении свободноживущих нематод	6
1.2. Положение пресноводных и почвенных форм червей в системе и филогенезе отдельных отрядов нематод	16
Отряд Enoplida	16
Отряд Araeolaimida	28
Отряд Monhysterida	43
Отряд Chromadorida	49
1.3. Система нематод и филогенетические отношения внутри класса	58
Общая схема системы	58
Эволюция свободноживущих нематод и филогенетические отношения внутри класса	63

Глава 2

ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ	72
------------------------	----

2.1. Краткий исторический очерк изучения свободноживущих нематод пресных водоемов России	72
2.2. Понятие о жизненных формах нематод	74
2.3. Состав и численность свободноживущих нематод в водоемах	81
2.4. Пищевые группировки нематод	85
2.5. Экология свободноживущих нематод в водоемах	90
2.6. Фауна нематод отдельных водоемов	108
2.7. Пути формирования фауны нематод пресных вод	150

ЛИТЕРАТУРА	158
------------------	-----

Научное издание

Гегарин Владимир Григорьевич
СВОБОДНОЖИВУЩИЕ НЕМАТОДЫ
ПРЕСНЫХ ВОД РОССИИ
И СОПРЕДЕЛЬНЫХ СТРАН
ФАУНА И ПУТИ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ,
ЭКОЛОГИЯ, ТАКСОНОМИЯ, ФИЛОГЕНИЯ

Утверждено к печати
 Ученым советом
 Института биологии внутренних вод
 им. И.Д. Папанина

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
 Редактор-организатор *Н.В. Заяц*
 Редактор *Н.М. Александрова*
 Художник *Е.А. Быкова*
 Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
 Технический редактор *А.Л. Шелудченко*
 Корректоры *А.В. Морозова, Е.Л. Сысоева*

В ИЗДАТЕЛЬСТВЕ "НАУКА"

Готовятся к печати:

Атлас пресноводных рыб России

В монографии приводится краткое описание пресноводных рыбообразных и рыб России. Атлас содержит 293 вида, относящихся к 13 отрядам, 33 семействам и 138 родам. Дается латинское и русское название вида согласно последней ревизии, рисунок вида, краткое систематическое описание вида с указанием основных характерных видовых признаков, числа подвидов в водах России, приводится уточненный ареал с картой распространения, максимальные размеры и возраст, кратко дается описание образа жизни и статус вида с указанием его промысловой ценности и охранного статуса.

Для экологов, зоологов, ихтиологов, специалистов в области сохранения биологического разнообразия и рыбного хозяйства, студентов и аспирантов соответствующих специальностей.

ЛР № 020297 от 23.06.1997

Налоговая льгота –
общероссийский классификатор продукции
ОК-005-93, том 2; 953000 – книги, брошюры

Подписано к печати 12.11.01
Формат 60 × 90/16. Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. 11,0. Усл.кр.-отт. 11,3. Уч.-изд.л. 11,1
Тип. зак. 1323

Издательство "Наука"
117997 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
Internet: www.naukaran.ru

Санкт-Петербургская типография "Наука"
199034, Санкт Петербург В 34, 9-я линия, 12

Бюллетень Главного ботанического сада. Вып. 182

В выпуске представлены материалы изучения интродуцированных древесных растений в Москве и Санкт-Петербурге, безвременника и папоротников – на европейском севере, растений Алтая – на Украине. Помещены сведения о флористических находках в Хабаровском крае, редком крымском эндемике – клоповнике Турчанинова, конспект флоры хребта Эчкидаг (Крым) и обзор рода анемона флоры России, результаты изучения морфологии представителей березовых, лилий, лилейника, жимолости; сортов каллистефуса китайского в Армении и сортов пиона травянистого в Новосибирской области. Помещены также материалы по физиологии и биохимии, защите растений, информация и статья, посвященная 70-летию академика Л.Н. Андреева.

Для интродукторов, флористов, морфологов, анатомов, специалистов по защите и охране растений.

Популяционная динамика лесных насекомых

Монография посвящена разработке фенологической теории динамики численности лесных насекомых, базирующейся на основе принципа стабильности подвижности экологических систем. Взаимодействия популяций насекомых в лесном биогеоценозе рассматриваются как важный элемент устойчивости системы, нарушения которой может привести к необратимым последствиям. Динамика популяций анализируется с помощью фазовых портретов, построенных с учетом запаздывания системы и особенностей эколого-популяционных параметров конкретных видов насекомых.

Для экологов, энтомологов, лесоводов, а также для математиков, занимающихся вопросами моделирования экологических систем.

**АДРЕСА КНИГОТОРГОВЫХ ПРЕДПРИЯТИЙ
ТОРГОВОЙ ФИРМЫ "АКАДЕМКНИГА"**

Магазины "Книга-почтой"

121009 Москва, Шубинский пер., 6; 241-02-52
197345 Санкт-Петербург, ул. Петрозаводская, 75; (код 812) 235-05-67

Магазины "Академкнига" с указанием отделов "Книга-почтой"

690088 Владивосток, Океанский пр-т, 140 ("Книга-почтой"); (код 4232) 5-27-91
620151 Екатеринбург, ул. Мамина-Сибиряка, 137 ("Книга-почтой"); (код 3432)
55-10-03
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 298 ("Книга-почтой"); (код 3952) 46-56-20
660049 Красноярск, ул. Сурикова, 45; (код 3912) 27-03-90
220012 Минск, проспект Ф.Скорины, 72; (код 10375-17) 232-00-52, 232-46-52
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7; 124-55-00
117192 Москва, Мичуринский пр-т, 12; 932-74-79
103054 Москва, Цветной бульвар, 21, строение 2; 921-55-96
103624 Москва, Б. Черкасский пер., 4; 298-33-73
630091 Новосибирск, Красный пр-т, 51; (код 3832) 21-15-60
630090 Новосибирск, Морской пр-т, 22 ("Книга-почтой"); (код 3832) 35-09-22
142292 Пушкино Московской обл., МКР "В", 1 ("Книга-почтой"); (13) 3-38-60
443022 Самара, проспект Ленина, 2 ("Книга-почтой"); (код 8462) 37-10-60
191104 Санкт-Петербург, Литейный пр-т, 57; (код 812) 272-36-65
199164 Санкт-Петербург, Таможенный пер., 2; (код 812) 328-32-11
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр-т, 4; (код 812) 247-70-39
199034 Санкт-Петербург, Васильевский остров, 9-я линия, 16;
(код 812) 323-34-62
634 50 Томск, Набережная р. Ушайки, 18; (код 3822) 22-60-36
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 ("Книга-почтой"); (код 3472) 24-47-74
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49; (код 3472) 22-91-85

Коммерческий отдел, г. Москва

Телефон 241-03-09

E-mail: akadem.kniga@g.23.relcom.ru

Склад, телефон 291-58-87

Факс 241-94-64

*По вопросам приобретения книг
просим обращаться также
в Издательство по адресу:
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 90
тел факс (095) 334-98-59
E mail initsiat@naukaran.ru
Internet. www.naukaran.ru*

В. Г. ГАГАРИН



Гагарин Владимир Григорьевич – один из ведущих нематологов страны, член-корреспондент Российской экологической академии, доктор биологических наук. Специалист по фауне, экологии и систематике свободноживущих круглых червей (нематод).

Работает главным научным сотрудником в Институте биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Принимал участие в гидробиологическом обследовании более сотни мелких и крупных пресных водоемов: Волги и Ангары, Рыбинского, Иваньковского и Горьковского водохранилищ, озер Плещеево, Хубсугул (Монголия), Бива (Япония).

Автор более 150 научных работ, в том числе 4 монографий.