

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

25 ЛЕТ
ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛАБОРАТОРИИ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

19



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ

ТОМ XIX

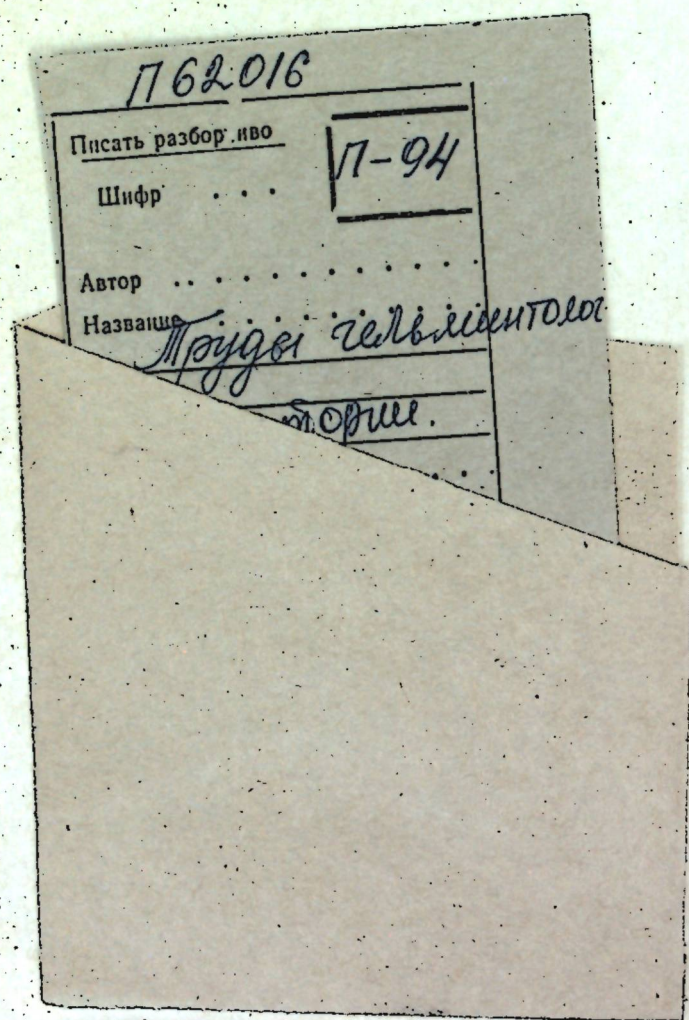
25 ЛЕТ
ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛАБОРАТОРИИ
АКАДЕМИИ НАУК
СССР

ИТОГИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
И ОЧЕРЕДНЫЕ ЗАДАЧИ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1968



25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. 1968 г.

Сборник имеет целью, с одной стороны, подытожить работу первой в истории Академии наук СССР специализированной лаборатории гельминтологического профиля и наметить задачи этого учреждения на ближайшее будущее; с другой стороны, в этом сборнике публикуется около 25 работ (оригинальных), охватывающих самые разнообразные проблемы теоретического характера, многие из которых тесно связаны с практическими задачами здравоохранения и сельского хозяйства.

Книга рассчитана на широкий круг читателей: биологов, медицинских и ветеринарных врачей и агрономов — защитников растений от вредителей.

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР
К. П. СКРЯБИН

КОЛЛЕКТИВ
ЛАБОРАТОРИИ ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ
АКАДЕМИИ НАУК СССР
ПОСВЯЩАЕТ
ЭТУ КНИГУ
СВОЕМУ ДОРОГОМУ УЧИТЕЛЮ,
ОСНОВАТЕЛЮ ЛАБОРАТОРИИ
АКАДЕМИКУ
КОНСТАНТИНУ ИВАНОВИЧУ
СКРЯБИНУ

Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

ПРЕДИСЛОВИЕ

25 лет назад, в разгар Отечественной войны, история советской гельминтологической науки ознаменовалась новым, весьма прогрессивным событием: Академия наук СССР сочла необходимым организовать небольшую научно-исследовательскую гельминтологическую ячейку — лабораторию.

Вначале она вошла в состав Зоологического института, а через год стала самостоятельной структурной единицей Отделения биологических наук АН СССР.

Гельминтологическая наука, родившаяся как самостоятельная биологическая дисциплина, в первые годы Советской власти, с первых дней своего существования выявила, с одной стороны, чрезвычайно широкое распространение разнообразных представителей мира гельминтов у людей, полезных животных и культурных растений, а с другой стороны, установила колоссальную отрицательную роль гельминтов как вредителей здоровья трудящихся и как фактор, резко тормозящий экономическое развитие всех отраслей животноводства и растениеводства.

За 25-летний период своей работы это новое и весьма скромное по масштабу академическое учреждение оказалось весьма полезным для нашей страны, поскольку оно стало разрабатывать многообразные биологические проблемы, тесно связанные с организацией мероприятий по борьбе с гельминтозами на строго научно-теоретической основе. Таковы работы по биохимии, физиологии гельминтов, по иммунитету и иммунодиагностике гельминтозов, по изучению роли диких животных в заражении человека и полезных животных гельминтозами, а также по разработке биологических методов борьбы с паразитическими червями и пр.

Разработка указанных и других актуальных проблем привела к необходимости значительного расширения как тематики, так и штатного контингента лаборатории: за 25 лет число ее сотрудников возросло в 20 раз. Сама же Лаборатория, разбившись на 4 самостоятельных сектора, стала по существу Институтом теоретической гельминтологии.

Настоящий сборник, посвященный 25-летию деятельности Гельминтологической лаборатории АН СССР, в весьма кратких чертах обрисовывает как основные этапы развития этого учреждения, так и те главнейшие научные направления, разработкой которых занялся дружный коллектив сотрудников.

Мы счастливы, что наше 25-летие совпадает с замечательной исторической датой — 50-летием существования первого на нашей планете советского социалистического государства.

Научная школа советских гельминтологов трудится над серьезнейшей проблемой — разработкой методов борьбы с массовым биологическим паразитизмом. Это значит, что мы ставим перед собой благородную цель добиться сохранения здоровья и увеличения продолжительности жизни нашего населения, резкого поднятия экономической мощи народного хозяйства, роста культуры и благосостояния трудящихся масс.

Академик К. И. Скрябин

К. И. СКРЯБИН, Н. П. ШИХОВАЛОВА

25 ЛЕТ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ
АКАДЕМИИ НАУК СССР

Гельминтология как наука создана в СССР за годы Советской власти. За этот период организована значительная сеть центральных и периферических научно-исследовательских гельминтологических учреждений биологического, ветеринарного, медицинского, ихтиологического и агрономического профилей, отсутствовавших до революции. Созданы высококвалифицированные кадры специалистов, объединенные во Всесоюзное общество гельминтологов при Академии наук СССР, насчитывающее около 2,5 тыс. человек.

Создано новое учение о девазации, предопределяющее полную ликвидацию наиболее патогенных гельминтов человека и животных не только как нозологических единиц, но и как зоологических видов.

В результате деятельности специализированных экспедиций выявлена в основном гельминтофауна населения СССР, домашних, охотничьих и промысловых животных и птиц, пресноводных и морских рыб, насекомых — вредителей сельского хозяйства.

Параллельно производилась ревизия и коренная перестройка классификации всех паразитических червей, в результате чего заново создана детализированная система гельминтов, основанная по возможности на принципах филогенетики.

Расшифрованы циклы развития многих патогенных гельминтов; вследствие этого стало возможным строить профилактические мероприятия на принципах биологической теории. Детально разработаны методы прижизненной и посмертной диагностики, изысканы новые антигельминтики, разработаны новые методы терапии и профилактики гельминтозов человека и животных. Создана новая отрасль науки — медико-санитарная и ветеринарно-санитарная гельминтология, позволяющая оздоравливать и охранять внешнюю среду от инвазионных элементов. Широкий размах приобретает работа по фитогельминтологии, разрабатываются принципы и методы повышения урожайности различных сельскохозяйственных культур.

Развиваются такие новые направления нашей науки, как биохимия и физиология гельминтов, ихтиогельминтология и энтогельминтология. Достижения последней дисциплины сулят интересные перспективы в деле использования гельминтов в биологической борьбе с насекомыми — вредителями сельского хозяйства.

В СССР создана оригинальная советская гельминтологическая литература в виде обширных монографий, определителей, учебников для вузов и техникумов, научно-популярных изданий, брошюр, плакатов и листовок.

Перечисленные выше достижения являются следствием упорной, целеустремленной, дружной работы коллектива научных и практических специалистов-гельминтологов.

Этот коллектив, объединенный в единую научную гельминтологическую школу, вносит немалую долю в дело здравоохранения и экономики народного хозяйства.

В СССР вопросы медицинской гельминтологии решаются коллективом гельминтологов медицинского профиля. Руководящим учреждением в этом отношении является Институт медицинской паразитологии и паразитарных болезней имени Е. И. Марциновского (директор академик АМН П. Г. Сергеев).

Вопросы ветеринарной гельминтологии и борьбы с гельминтозами сельскохозяйственных животных и растений разрабатываются коллективом гельминтологов ветеринарного и агрономического профилей на базе Всесоюзного ордена Трудового Красного Знамени института гельминтологии имени академика К. И. Скрябина (ВИГИС) (директор академик ВАСХНИЛ В. С. Ершов).

Для решения вопросов общей гельминтологии была создана Гельминтологическая лаборатория в системе АН СССР (ГЕЛАН). Лаборатория сыграла большую роль в развитии гельминтологических исследований в ряде учреждений АН СССР и учреждений республиканских академий наук. В итоге к настоящему времени почти во всех академиях союзных республик уже имеются специализированные лаборатории гельминтологического профиля.

В данной статье мы коснемся только вопросов роста и путей развития Гельминтологической лаборатории АН СССР за 25 лет ее существования.

Гельминтологическая лаборатория в системе АН СССР была организована 12 августа 1942 г. в Казани, в период эвакуации учреждений Отделения биологических наук АН СССР. Первое время Лаборатория числилась при Зоологическом институте АН СССР. В штате ее числились в то время всего четыре человека.

В конце 1943 г. Лаборатория стала самостоятельным учреждением, входящим в Отделение биологических наук АН СССР, и была переведена в Москву. В 1945 г. штат Лаборатории состоял из 4 человек: директор Лаборатории академик К. И. Скрябин, старший научный сотрудник Н. П. Шихобалова, художник Т. Н. Тимофеева и лаборант К. Ф. Шпаковская.

В 1945 г. в Лаборатории появились первые докторанты — А. А. Спаский и А. А. Мозговой; а в 1947 г. — первый аспирант К. М. Рыжиков. Этот небольшой коллектив и начал свою работу по вопросам общей гельминтологии в системе АН СССР.

К этому времени определились главные направления в деятельности Лаборатории:

1. Изучение фауны гельминтов человека и хозяйственно полезных животных в морфолого-биологическом, систематическом, экологическом, географическом и эпизоотологическом планах.
2. Изучение биологии гельминтов как основы профилактических мероприятий по борьбе с вызываемыми ими заболеваниями.
3. Изучение различных сторон взаимоотношений между организмами хозяина и гельминта.
4. Изучение физиологии и биохимии гельминтов и пораженных ими хозяев.
5. Теория девазации — проблемы полного радикального истребления гельминтов как зоологических видов и пути ее осуществления в отношении наиболее патогенных паразитов человека и хозяйственно полезных животных.
6. Теоретические основы фитогельминтологии и разработка биологических, химических и физических методов борьбы с нематодами растительных культур.

7. Составление монографических работ, справочников, определителей.

С каждым годом развивались исследования по указанным выше направлениям. В связи с расширением тематики росло и число сотрудников, и число аспирантов. Рост штатного состава Лаборатории по годам и число аспирантов демонстрируют следующие цифры:

Год	Сотрудники	Аспиранты	Год	Сотрудники	Аспиранты	Год	Сотрудники	Аспиранты	Год	Сотрудники	Аспиранты
1942	4	—	1949	9	10	1956	27	20	1962	56	9
1943	4	—	1950	11	12	1957	28	17	1963	63	10
1944	4	—	1951	11	15	1958	35	14	1964	66	15
1945	4	2	1952	14	19	1959	43	9	1965	70	15
1946	5	2	1953	17	17	1960	49	9	1966	77	11
1947	5	3	1954	17	17	1961	50	9	1967	78	18
1948	7	3	1955	20	22						

В 1962 г. для более четкого планирования и проверки исполнения тем по различным направлениям в Лаборатории были созданы четыре кабинета:

1. Кабинет фауны, морфологии, систематики (заведующий — академик К. И. Скрябин, заместитель — член-корреспондент АН СССР К. М. Рыжиков). Число сотрудников 19.

2. Кабинет экологии и биологии гельминтов (заведующий — профессор А. А. Мозговой, заместитель — доктор биол. и вет. наук В. М. Ивашкин). Число сотрудников 18.

3. Кабинет биохимии, физиологии гельминтов, иммунитета при гельминтозах и биофизических методов воздействия на гельминтов (заведующий — профессор Н. П. Шихобалова, заместитель — ст. научн. сотр. А. В. Павлов). Число сотрудников 11.

4. Кабинет фитогельминтологии (заведующий — профессор А. А. Парамонов, заместитель — ст. научн. сотр. Е. С. Турлыгина). Число сотрудников 12.

В 1965 г. на основе этих кабинетов в Лаборатории были официально созданы 4 соответствующих сектора (Постановление Президиума АН СССР от 4 июня 1965 г., № 312).

За 25 лет в Лаборатории прошли подготовку 12 докторантов и 56 аспирантов. Из лиц, проходивших аспирантуру, 18 человек были оставлены в качестве штатных сотрудников Лаборатории (в дополнение к указанным в 1964 г.¹: В. И. Шахматова, Н. И. Суменкова, Л. М. Толкачева, С. К. Бондаренко, А. М. Супруга, Г. В. Сегида, И. Г. Хохлова). Из числа сотрудников Лаборатории, не бывших в аспирантуре и докторантуре, к настоящему времени защитили на степень доктора наук пять человек: Н. П. Шихобалова, В. М. Ивашкин (на степень доктора ветеринарных наук и на степень доктора биологических наук), В. Е. Судариков, К. М. Рыжиков, С. Г. Мюге; на степень кандидата наук пять человек: В. Е. Судариков, Б. А. Шинков, Д. П. Козлов, Л. В. Филимонова, В. И. Фрезе.

Всего за 25 лет сотрудниками, докторами и аспирантами было защищено 48 кандидатских и 16 докторских диссертаций. Приводим ниже перечень только тех диссертаций, которые защищены с 1964 по 1968 г. (список ранее защищенных диссертаций приведен в статье К. И. Скрябина и Н. П. Шихобаловой, опубликованной в Трудях ГЕЛАН, т. XIV).

¹ Труды Гельминтол. лаборатории АН СССР, т. XIV, стр. 7.

ДОКТОРСКИЕ ДИССЕРТАЦИИ

- Ивашкин В. М. 1966 г. «Работы по проблемам фауны, биологии, филогении и систематики гельминтов».
- Мюге С. Г. 1967 г. «Физиология питания фитонематод и проблема тератологии гельминтозов растений».

КАНДИДАТСКИЕ ДИССЕРТАЦИИ

- Александрюк С. П. 1964 г. «Роль серотонина (5-окситриптамина) в регуляции двигательной активности гельминтов на примере лигул и аскарид».
- Дайя Г. Г. 1968 г. «Нематоды птиц азиатской субарктики».
- Козлов Д. П. 1965 г. «Эколого-фаунистическое изучение гельминтов какид (*Mammalia: Canidae*) Дальнего Востока и расшифровка биологического цикла нематоды *Thelazia callipaeda* Railliet et Henry, 1910».
- Костюк Н. А. 1965 г. «Морфо-физиологические закономерности онтогенеза пшеничной нематоды *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799) Chitwood, 1935».
- Лазаревская С. Л. 1965 г. «Нематоды жесткокрылых — вредителей сосны (фауна, биология, систематика)».
- Лосева Н. Г. 1966 г. «Сравнительно-гистологическое исследование пищеварительного тракта некоторых паразитических нематод».
- Метлицкий О. З. 1967 г. «Дитилинхоз садовой земляники и меры борьбы с ним».
- Назарова Н. С. 1964 г. «Биология *Spirocerca lupi* Rudolphi, 1809 и вопросы эпизоотологии спироцеркоза собак».
- Сегидя Г. В. 1968 г. «Анатомическое и гистологическое строение нервной системы *Ascaridia galli* Schrank, 1768».
- Суменкова Н. И. 1964 г. «Фауна нематод культивируемых шампиньонов в ее биоэкологических связях».
- Супряга А. Н. 1968 г. «Биология нематоды *Avioserpens mosgovoi*, Suprjaga, 1965 и ревизия рода *Avioserpens*».
- Толкачева Л. М. 1967 г. «Морфолого-систематическое и экологическое изучение гельминтов диких гусиных птиц низовья Енисея и Норильских озер».
- Туремуратов А. 1964 г. «Гельминты рыбоядных птиц бассейна Аральского моря (систематика, фаунистика, экология)».
- Филимонова Л. В. 1967 г. «Возбудитель наофитоза человека и животных в СССР и его биология».
- Фрезе В. И. 1965 г. «Протеоцефалоиды — ленточные гельминты промысловых рыб и других холоднокровных позвоночных».
- Хохлова И. Г. 1967 г. «Акантоцефалы птиц азиатской субарктики».
- Шахматова В. И. 1964 г. «Гельминты куных Карелии и цикл развития *Taenia intermedia* Rudolphi, 1809».
- Основные итоги 25-летней деятельности Лаборатории по отдельным научно-исследовательским направлениям изложены ниже в соответствующих итоговых статьях, написанных старшими сотрудниками, возглавляющими эти направления. В данной статье мы приводим результаты анализа систем трех классов гельминтов (трематод, цестод, нематод) и подводим итоги деятельности Лаборатории в области издания крупных монографий.
- На основе разработки обширных гельминтофаунистических материалов, собранных коллективом советских гельминтологов, и анализа советской и мировой литературы сотрудниками ГЕЛАН были проведены обобщающие

исследования по трематодам, нематодам, цестодам. В монографиях, посвященных отдельным группам гельминтов, приводятся результаты коренной перестройки крупных таксономических групп различных классов паразитических червей. К. И. Скрябиным в 1947 г. был опубликован первый том его многотомной монографии «Трематода животных и человека», а 22-й том вышел из печати в 1966 г. Эта монография обрисовывает все стороны морфологической структуры, цикла развития, экологии, географического распространения, патогенной роли (применительно к человеку, а также к домашним и промысловым животным) трематод всех без исключения животных нашей планеты. В отношении трематод, имеющих медицинское и ветеринарное значение, приводятся материалы по борьбе с вызываемыми ими заболеваниями. Указанная монография по охвату фактического материала, множеству рисунков и полноте библиографии — первая и пока единственная сводная работа по трематодам в мировой литературе. За 12 томов этой монографии К. И. Скрябин в 1957 г. был удостоен звания лауреата Ленинской премии.

В этом монументальном издании произведена радикальная перестройка системы ряда подотрядов, семейств, подсемейств трематод. Сущность этой перестройки кратко суммируется в книгах «Строительство советской гельминтологической науки и практики» (т. I, 1960; т. II, 1963. Изд-во АН СССР). Поэтому ниже, в перечне монографий, мы даем лишь сведения о годе выхода каждого тома с указанием, какому семейству трематод он посвящен.

Второе многотомное монографическое издание посвящено итогам изучения паразитических нематод и носит название «Основы нематодологии». В 1949 г. был опубликован первый, а в 1967 г. вышел из печати девятнадцатый том. Эта серия монографий построена по принципам основ трематодологии: на базе собственных материалов, являющихся обобщением изучения сборов гельминтов многочисленных союзных гельминтологических экспедиций, работавших в различных зонах Советского Союза, и анализа огромной мировой литературы приводится характеристика всех известных науке видов нематод, даны их определительные таблицы, рисунки, критически в исторической последовательности проанализирована перестройка системы каждой изученной таксономической группы нематод. В этих работах приводятся все известные материалы о биологии данной группы нематод, а для патогенных форм — сведения об их воздействии на организм хозяина и методах профилактики и борьбы с вызываемыми ими заболеваниями.

Итоги перестройки систем крупных таксономических групп нематод приведены во II томе книги «Строительство советской гельминтологической науки и практики».

В последние годы ревизию систем крупных таксономических групп нематод и анализ их филогенетических связей произвел В. М. Ивашкин, который в своих заключениях базируется в основном на данных эмбрионального и ранних фаз постэмбрионального развития.

Крупной работой в области нематодологии является также четырехтомный «Определитель паразитических нематод» (1949—1954), в котором дана система этих гельминтов с диагнозами и определительными таблицами таксономических категорий до рода включительно. Определитель сыграл большую роль в поднятии квалификации молодых сотрудников и оказал помощь специалистам.

Третья серия монографий, посвященная основам цестодологии, публикуется значительно медленнее, чем две предыдущие. Первый том был опубликован А. А. Спасским в 1951 г. и посвящен аноплоцефалам домашних и диких животных. К настоящему времени издано 6 томов этой серии.

Огромная работа проведена сотрудниками ГЕЛАН и по обобщению материалов, касающихся изучения фауны гельминтов отдельных групп промысловых и диких животных всех зон земного шара в свете экологии, зоогеографии и филогенетики. Эту серию работ начали исследователи, проходившие докторантуру в ГЕЛАН: С. М. Асадов (1960), С. Л. Делямуре (1955), Г. Б. Касимов (1956), а также сотрудник ГЕЛАН проф. А. А. Мозговой (1967).

В настоящее время сотрудник ГЕЛАН В. Л. Контримавичус закончил крупную обобщающую работу по гельминтофауне кунных земного шара.

Параллельно с изданием монографических работ по зоогельминтологии Гельминтологическая лаборатория АН СССР подготовила к изданию монографии по фитогельминтологии.

Профессор А. А. Парамонов и группа его учеников намечают издание ряда обобщающих работ по вопросам теории и практики борьбы с фитонематодами. Первые два тома «Основ фитогельминтологии» опубликованы А. А. Парамоновым в 1962 и 1964 гг., в настоящее время он завершил работу над третьим томом.

Ниже мы приводим перечень монографических работ, опубликованных после 1964 г. (перечень монографий, опубликованных ранее, приведен в XIV томе Трудов ГЕЛАН).

В серии «Трематоды животных и человека» опубликован том XXII, 1966. В нем охарактеризованы главным образом трематоды надсемейства *Allocreadioidea*.

В серии «Основы цестодологии» опубликованы:

Том IV. К. И. Абуладзе. 1964. Тениаты животных и человека. Том V. В. И. Фрезе. 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. Том VI. Е. С. Артюх (Артюхов). 1966. Давэнеаты — ленточные гельминты диких и домашних животных.

В серии «Основы нематодологии» опубликованы:

Том XII. К. И. Скрябин, А. А. Соболев, 1964. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть вторая. Физалоптеронидеи.

Том XIII. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская. 1964. Окспуранты животных и человека. Часть третья.

Том XIV. К. И. Скрябин, А. А. Соболев, В. М. Ивашкин. 1965. Спирураты животных и человека. Часть третья. Акуарионидеи.

Том XV. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская. 1966. Окспуранты членистоногих. Часть четвертая.

Том XVI. К. И. Скрябин, А. А. Соболев, В. М. Ивашкин. 1967. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть четвертая. Телязионидеи.

Том XVII. М. Д. Сонин. 1966. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть первая. Апроктоидеи.

Том XVIII. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская. 1967. Окспуранты. Часть пятая.

Том XIX. К. И. Скрябин, А. А. Соболев, В. М. Ивашкин. 1967. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть пятая.

Том XX. Е. М. Карманова. 1968. Диктофиматы животных и человека и вызываемые ими заболевания.

Том XXI. М. Д. Сонин. 1968. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть вторая. Диплотриенонидеи.

По фитогельминтологии опубликован один том: А. А. Парамонов. 1964. Основы фитогельминтологии, т. II. Частная таксономия фитонематод.

За последние годы изданы 5 томов «Труды Гельминтологической ла-

боратории АН СССР»: т. XIV—1964; т. XV—1965; т. XVI—1965; т. XVII—1966, т. XVIII—1967.

В общей сложности за 25-летний период деятельности Лаборатории опубликовано 22 тома монографии «Трематоды животных и человека», 21 том монографии «Основы нематодологии» и 3 тома сданы в печать, 6 томов монографии «Основы цестодологии» и 4 сдан в печать. Кроме того, по различным проблемам общей гельминтологии сотрудниками ГЕЛАН опубликовано более 1500 статей.

НОВЫЕ РОДЫ И ВИДЫ, ОПИСАННЫЕ СОТРУДНИКАМИ ГЕЛАН

Ниже мы приводим названия родов и видов, описанных сотрудниками ГЕЛАН с 1963 по 1966 г., а также несколько новых видов гельминтов от различных животных, не вошедших в перечень новых родов и видов, описанных сотрудниками ГЕЛАН с 1942 по 1963 г., составленный К. И. Скрябиным и Н. П. Шихобаловой (Труды ГЕЛАН, т. XIV).

Новые роды

Моногенонидеи

Семейство *Dactylogyridae* Bychovsky, 1933

Skrjabinonchus Achmerov, 1964; *Gussebianus* Achmerov, 1964; *Jainius* Achmerov, 1964; *Parancylodiscoides* Achmerov, 1964; *Subancylodiscoides* Achmerov, 1964

Трематоды

Семейство *Microphallidae* Travassos, 1920

Sagittotrema Bondarenko, 1966

Цестоды

Семейство *Proteocephalidae* La Rue, 1911

Corallotaenia Frese, 1965; *Postgangesia* Achmerov, in lit.

Семейство *Ophiotaenidae* Frese, 1963

Macrobothriotaenia Frese, 1965; *Tejidotaenia* Frese, 1965; *Testudotaenia* Frese, 1965; *Kapsulotaenia* Frese, 1963; *Rostellotaenia* Frese, 1963

Семейство *Monticelliidae* La Rue, 1911

Spasskyellina Frese, 1965; *Woodlandiella* Frese, 1965

Семейство *Caryophyllaeidae* Leuckart, 1878

Markewitschia Kulakovskaya et Achmerov, 1965

Семейство *Hymenolepididae* Railliet et Henry, 1909

Clobarilepis Bondarenko, 1966; *Anserilepis* Spassky et Tolkatscheva, 1965

Нематоды

Семейство *Filaroididae* Schulz, 1951

Glirovingylus Kontrimavichus, 1966

Семейство *Splendofilariidae* (Chabaud et Choquet, 1953) Sonin, 1962—1963

Parornithofilaria Sonin, 1965

Семейство *Lemnidae* Lopez-Neyra, 1956

Pseudlemnada Sonin, 1962—1963

Новые виды

Моногенонидеи

Семейство *Dactylogyridae* Burchovsky, 1933*Neodactylogyrus alaconchus* Achmerov, 1965 — от подуста-чернобрюшки.

Трематоды

Семейство *Bunoderidae* Nicoll, 1914*Bunodera mediovittellata* Zimbaluk et Roytman, 1966 — от трех- и девятипалой колюшки.Семейство *Cyathocotylidae* Poche, 1925*Cyathocotyle skrjabini* Petrov et Sudarikov, 1963 — от домашней утки.Семейство *Dicrocoeliidae* Odhner, 1910*Corrigla muris* Tokobaev, 1956 — от лесной мыши; *Platynosomum tuvensis* Krasnolobova et Timofeeva in litt. — от лесного конька.Семейство *Echinostomatidae* Dietz, 1909*Baschkirovitrema skrjabini* Krasnolobova et Sergeeva, 1964 — от обыкновенной чайки; *Euparyphium sobolevi* Ryjikov, 1965 — от морской чернети.Семейство *Gymnophallidae* Morosov, 1955*Gymnophallus skrjabini* Ryjikov, 1963 — от очковой гаги.Семейство *Microphallidae* Travassos, 1920*Pseudomaritrema longivittellata* Bondarenko, 1966 — от мородунки; *Sagittotrema problematica* Bondarenko, 1966 — от мородунки.Семейство *Philophthalmidae* Travassos, 1918*Parorchis crassus* Sudarikov et Pavlov, 1966 — от щеголя.Семейство *Strigeidae* Railliet, 1919*Australapatemon skrjabini* Ryjikov, Leonov et Zimbaluk, 1964 — от утиных птиц; *Cotylorosigra brandivittellata* Belogurov, Maksimov, Tolkatscheva, 1966 — от морянки.

Цестоды

Семейство *Caryophyllidae* Leuckart, 1878*Markowitschia sagittata* Kulakovskaya et Achmerov, 1965 — от амурского сазана.Семейство *Hymenolepididae* Railliet et Henry, 1909*Aploparaksis lymnocyrtus* Bondarenko, 1966 — от гаршнепа; *A. spasskii* Bondarenko, 1966 — от азиатского бекаса; *A. taimyrensis* Bondarenko, 1966 — от турухтана; *Echinatrium clanguli* Tolkatscheva, in litt. — от морянки; *Ech. melanittae* Tolkatscheva, 1966 — от черного турпана; *Globalilepis mamaevi* Bondarenko, 1966 — от фифи; *G. microcirrus* Bondarenko, 1966 — от гаршнепа; *Globalicephalus spinosa* Bondarenko, 1966 — от бекаса; *Microsomacanthus borealis* Ryjikov, 1965 — от сибирской гаги; *M. minimus* Ryjikov, 1965 — от сибирской гаги; *M. somateriae* Ryjikov, 1965 — от обыкновенной гаги; *M. spasskii* Tolkatscheva, 1965 — от хохлатого нырка; *M. strictophallus* Tolkatscheva, 1967 — от лутка; *Wardium lagoti* Bondarenko, 1966 — от тундряной куропатки.Семейство *Proteocephalidae* La Rue, 1911*Ophiotenia spasskii* Frese et Scharpilo, 1965 — от гадюки обыкновенной.

Акантоцефалы

Семейство *Apororhynchidae* Shipley, 1899*Apororhynchus paulonucleatus* Hohlova et Zimbaluk, in litt. — от желтой трясогузки.Семейство *Oligacanthorhynchus* Travassos, 1915*Oligacanthorhynchus kamtschaticus* Hohlova, 1965 — от соловья-красношейки.Семейство *Polymorphidae* Meyer, 1931*Polymorphus gavi* Hohlova, 1965 — от черноносы гагары.

Нематоды

Подотряд *Camallanata*Семейство *Dracunculidae* Leiper, 1912*Avioserpens mosgovoyi* Suprjaga, 1965 — от лисухи.Семейство *Cucullantidae* Cobbold, 1864*Cucullanus lebedevi* E. Skriabina, 1966 — от сибирского осетра.Семейство *Aproctidae* (Yorke et Maplestone, 1926) Skrjabin et Schikhobalova, 1945*Aprocta spassky* Sonin, 1966 — от кукушки *Rhopodytes tristis*.Семейство *Splendidofilaridae* (Chabaud et Choquet, 1953) Sonin, 1962—1963*Sarconema labiata* Belogurov, Daija et Sonin, 1966 — от шилохвосты.Семейство *Heterozyxematidae* Skrjabin et Schikhobalova, 1948*Fastigiuris devezus* Babaev, 1965 — от рыжеватой пшухи.Семейство *Cephalobidae* Chitwood et Chitwood, 1934*Daubaylia segmentinae* Sudarikov et Markov, 1964 — от пресноводных моллюсков.Семейство *Ascarophidae* Trofimenko, 1967*Ascarophis argumentosus* E. Skriabina, 1966 — от сибирского осетра.Семейство *Spiruridae* Oerley, 1885*Cylicospirura skrjabini* Kozlov, Owsjukova et Radkevitch, 1964 — от белого песка и обыкновенной лисцы.Семейство *Habronematidae* Ivashkin, 1961*Cyrnea jubilarica* Ryjikov et Hohlova, 1964 — от кукушки *Rhopodytes tristis*.Семейство *Rhabdochonidae* Skrjabin, 1946*Rhabdochona brevispicula* Achmerov, 1965 — от касатки Бражникова.Семейство *Schistorophidae* Skrjabin, 1941*Schistorophus cirripedesmi* Ryjikov et Hohlova, 1964 — от кулика *Cirripedesma teschenaulti*; *Sch. lili* Daija, Bondarenko et Gubanov, in litt. — от дальневосточного крошшепа; *Halcyon smirnovensis* и *H. peleata*; *V. limosa* Daija, 1966 — от большого веретеника; *Victorocara halcyoni* Ryjikov et Hohlova, 1964 — от ракши.Семейство *Acuariidae* Seurat, 1913*Skrjabinoclava nalcioni* Ryjikov et Hohlova, 1964 — от зимородка.Семейство *Streptocaridae* Skrjabin, Sobolev, Ivashkin, 1965*Stegophorus stercorarii* Leonov, Sergeeva, Zimbaluk, 1966 — от среднего поморника.Семейство *Tetrameridae* Travassos, 1914*Tetrameres crani asiatica* Ryjikov, 1963 — от обыкновенной гаги; *T. somateria* Ryjikov, 1963 — от обыкновенной гаги; *T. ixotus* Mamaev, 1959 — от кулика перевозчика.Семейство *Thelazidae* Skrjabin, 1915*Thelazia skrjabinillina* Timofeeva, 1964 — от хохлатого оседа.

Семейство *Aphelenchoididae* (Skarbilovich, 1947) Paramonov, 1953

Aphelenchoides macromucrons Slankis, 1967 — от короэда *Ips typographus*; *Ektaphe-*
lenchus piniperdae Kakulia et Lazarevskaja, 1965 — от короэда *Blastophagus piniperda*.

Семейство *Panagrolaimidae* (Thorne, 1937) Paramonov, 1956

Panagrolaimus longicaudatus Sumenkova, 1965 — в шампиньонах.

Семейство *Cephalobidae* (Filipjev, 1934) Chitwood et Chitwood, 1934

Chiloplacus sclerovaginitus Sumenkova et Razjivin, in litt. — прикорневая почва
хлопчатника и яблонь; *Ch. quintastriatus* Sumenkova, in litt. — прикорневая почва
хлопчатника.

В итоге за 25 лет сотрудниками Лаборатории описано 149 новых родов и 264 новых вида, в том числе: моногенонидей — 6 родов и 7 видов; трематод — 44 рода и 70 видов; цестод — 54 рода и 59 видов; акантоцефалов — 7 видов; нематод — 45 родов и 122 вида.

Начавшиеся с 1950 г. регулярные связи работников ГЕЛАН с гельминтологическими учреждениями зарубежных стран из года в год прогрессивно нарастают. Значительно число иностранных ученых, представителей как социалистических, так и капиталистических стран, посетивших СССР для знакомства с деятельностью Гельминтологической лаборатории. С другой стороны, многие научные сотрудники ГЕЛАН получали возможность выезжать как для участия в конференциях, симпозиумах, посвященных проблемам гельминтологии, так и для совместной работы по решению конкретных гельминтологических проблем.

В 1958 г. на Международной паразитологической конференции в Будапеште был заслушан доклад академика К. И. Скрябина «Интернационализация работ по изучению проблем теоретической и прикладной гельминтологии». Эта идея была аргументирована следующими доводами. К настоящему времени развитие гельминтологии приблизилось к такому этапу, когда остро ощущается необходимость наметить новые международные формы разработки теории и практики борьбы с наиболее патогенными гельминтами. Одной из таких форм могли бы быть объединения отдельных ученых, прежде всего европейских стран, в небольшие коллективы для разрешения наиболее актуальных проблем. Начинать это дело следует с разработки совместных мероприятий по борьбе с эхинококкозом и ценурозом, а также с трихинеллезом и фасциолезом. Равным образом чрезвычайно важно организовать из представителей ряда стран комиссии для совместной экспериментальной проверки сравнительной эффективности химиотерапевтических препаратов, используемых для дегельминтизации людей и полезных животных. В итоге Будапештская конференция признала необходимым организовать Международные комиссии из представителей социалистических стран по разработке теории и практики борьбы с тремя гельминтозами: эхинококкозом (руководство возложено на СССР), трихинеллезом (на Польшу) и фасциолезом (на Венгрию).

По предложению К. И. Скрябина в 1957 г. на Международной конференции в Праге был создан международный журнал «Helminthologia». Конференция избрала редакционный совет журнала с главным редактором К. И. Скрябиным. В редколлегию этого журнала от СССР входят профессор Н. П. Шихобалова (ГЕЛАН) и академик ВАСХНИЛ В. С. Ершов (ВИГИС). Первые два тома были изданы в Чехословакии, третий и четвертый в СССР, а пятый, шестой, седьмой снова в Чехословакии.

Советские гельминтологи связаны узами большой дружбы со специалистами различных континентов нашей планеты и прежде всего со странами

социалистического лагеря. В Болгарии на базе биологического отдела Академии наук по инициативе К. И. Скрябина была создана самостоятельная гельминтологическая лаборатория по примеру нашей ГЕЛАН, а в Чехословакии, в г. Кошице, профессор, ныне академик, Я. П. Говорка создал Гельминтологический институт по примеру нашего ВИГИС. Как в Болгарии (София), так и в Чехословакии (Брно) при ветеринарных факультетах, по образцу советских ветеринарных вузов, были организованы самостоятельные кафедры паразитологии и инвазионных болезней. Кафедры паразитологии в г. Софии присвоено имя академика К. И. Скрябина.

Деловая связь с зарубежными странами осуществляется методами научной переписки, обменом отрисками работ и выступлений на съездах, симпозиумах.

В ГЕЛАН закончили аспирантуру ряд зарубежных специалистов (из МНР, ДРВ, КНР, Индии).

К. М. РЫЖИКОВ, А. Х. АХМЕРОВ, В. Л. КОНТРИМОВИЧУС,
В. А. РОЙТМАН

ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ПО ФАУНЕ ГЕЛЬМИНТОВ (1942—1967)

В основе развития гельминтологической науки в СССР лежат работы, связанные с изучением видового состава гельминтов человека и животных, с познанием закономерностей их распространения на обширной территории страны и с выявлением очагов вызываемых ими опасных заболеваний. Скромные вначале, масштабы указанных изысканий быстро затем возросли, достигнув очень широкого размаха.

В настоящее время ни в одной стране мира эти исследования не проводятся в таком объеме, как у нас.

Другие направления гельминтологической науки — изучение морфологии, систематики, жизненных циклов и экологии паразитических червей — развивались на базе гельминтофаунистических работ. По существу прикладные области гельминтологии — ветеринарная и медицинская гельминтология — в своем развитии исходят также прежде всего из фаунистических работ. Гельминтофаунистическими исследованиями в нашей стране занимаются многие учреждения.

Это направление работ — одно из основных в исследовательской деятельности Лаборатории. Для проведения фаунистических исследований Лабораторией были организованы специальные экспедиции, в задачу которых входили сбор материала и проведение полевых наблюдений. «География» мест работы этих экспедиций довольно обширна: от побережья Северного Ледовитого океана до жарких Каракумов, от западных границ страны до восточных ее оконечностей. В большинстве своем это окраинные районы СССР, где раньше гельминтофаунистических исследований не проводилось.

Изучение именно этих территорий представлялось весьма заманчивым прежде всего с теоретической стороны. Полученные здесь материалы давали возможность глубже понять процесс формирования гельминтофаунистических комплексов на территории нашей страны и решить ряд вопросов зоогеографического порядка. Проводимые исследования представляли также и практический интерес, поскольку многие из обследуемых районов интенсивно осваиваются в хозяйственном отношении или подлежат освоению в ближайшем будущем.

Для сбора материала в экспедициях использовался обычно метод полных гельминтологических вскрытий животных, разработанный К. И. Скрыбным. Обработка собранных коллекций осуществлялась, как правило, после окончания экспедиционного сезона (экспедиции работали, за редким исключением, в теплые месяцы года) в лабораторных условиях.

Были исследованы в основном дикие животные, преимущественно охотничье-промысловые. Большое внимание уделялось вскрытию редких

животных, не изучавшихся или малоизученных в гельминтологическом отношении.

Лабораторией проведено 20 экспедиций (см. таблицу). На территории Европейской части СССР работало 4 экспедиции. Две из них проводили исследования в Коми АССР (1947 г.) и в Карелии (1961—1962 гг.). Наиболее полно в этих экспедициях были исследованы птицы, главным образом те группы их, которые связаны с водной средой. Две другие экспедиции работали в южных районах, на территориях двух крупнейших заповедников нашей страны — Беловежской пущи (Белоруссия, 1947) и Астраханского заповедника (дельта Волги, 1959). Работы экспедиции в Беловежской пуще были первым гельминтологическим обследованием этого замечательного уголка природы. Основное внимание уделялось изучению гельминтов млекопитающих, особенно большое число было вскрыто грызунов.

Работа экспедиции в Астраханском заповеднике была связана главным образом с выяснением путей циркуляции гельминтов в водных ценозах и с установлением путей заражения ими животных заповедника, преимущественно птиц и рыб. В связи с этим основными объектами изучения являлись различные беспозвоночные — промежуточные и резервуарные хозяева паразитических червей.

На территории Сибири экспедиции Лаборатории работали преимущественно в северных районах, где ими собран большой и ценный материал. Этими экспедициями обследованы низовья Оби (экспедиция 1965 г.), Енисей (1963—1964 гг.) и Лены (1957 г.).

Не менее детально оказалась изученной территория севера Дальнего Востока: две крупные экспедиции работали на Чукотке (1961—1962 гг.) и на Камчатке (1959—1961 гг.). В результате практически не исследованная ранее гельминтологами зона азиатской субарктики оказалась «освоенной» не менее полно, чем иные хорошо обжитые районы страны. По материалам, собранным экспедициями в северных районах Азиатского материка, созданы и создаются крупные оригинальные работы (подробнее о них сказано ниже).

Из других зон Сибири экспедиционные работы проводились на озерах Барабы, главным образом на крупнейшем из этой группы озере Чаны (экспедиция 1946 г.), на примыкающих к ним озерах Кустанайской области (1949 г.), на озере Байкал (1949 г.) и на территории средних и северных районов Якутии. Якутская экспедиция — одна из крупнейших экспедиций Лаборатории. Работа ее протекала в летние (а в некоторые годы и зимние) месяцы 1953—1956 гг.

Большие экспедиционные работы проведены Лабораторией на Дальнем Востоке. О двух экспедициях, Камчатской и Чукотской, осуществлявших исследования в этом районе, мы уже упоминали. Не менее полно обследованы и южные районы Дальнего Востока. Здесь работали экспедиции в Приморском крае (1948 г.) и в бассейнах нижнего и среднего Амура (1958—1960 гг.).

Амурская экспедиция по количеству вскрытых животных является самой крупной из всех экспедиций, организованных Лабораторией. Участниками ее было вскрыто в общей сложности около 14 тыс. животных (позвоночных).

Особого упоминания заслуживает Тихоокеанская экспедиция Лаборатории (1948 г.). Участники ее работали на судах китобойной флотилии «Алеут», промысливших китов в водах Тихого океана. Проводился сбор гельминтов китов и некоторых других животных — обитателей океана.

В Закавказье работала лишь одна экспедиция Лаборатории, которая проводила исследования в Самтредском районе Грузии (1948 г.) с целью

изучения распространения и биологии сингамусов, причиняющих в этих местах большой ущерб птицеводству. Одновременно проводился сбор гельминтофаунистического материала, главным образом от птиц.

В среднеазиатских республиках работали две экспедиции: в районах Южной Киргизии (1945 г.) и в устье Аму-Дарьи и бассейне Мургаба (1952—1953 гг.). Основная задача обеих среднеазиатских экспедиций — исследование птиц, главным образом водоплавающих, во время их сезонных миграций. Именно они и служили главными объектами вскрытий.

Суммарные результаты гельминтофаунистического изучения животных, проведенного экспедициями Гельминтологической лаборатории АН СССР (за 25 лет)

Район работы, годы, № экспедиции	Исследовано					всего
	рыб	амфи-бий	репти-лий	птиц	млеко-питаю-щих	
Европейская часть СССР						
Комп АССР (среднее течение Печоры), 1947 г. (265 СГЭ)	200	21	3	961	26	1211
Карелия (северные районы), 1961—1962 гг. (319 СГЭ)	947	60	35	1114	2954	5110
Белоруссия (заповедник «Беловежская пуща»), 1947 г. (264 СГЭ)	29	48	70	670	793	1610
Дельта Волги (Астраханский заповедник), 1959 г. (315 СГЭ)	1233	67	166	200	4804	6470
Сибирь						
Низовье Оби, 1965 г.	257	—	—	885	525	1667
Низовье Енисея и Норильские озера, 1963—1964 гг.	968	—	—	1564	892	3424
Низовье Лены, 1957 г. (302 СГЭ)	330	—	—	673	122	1125
Якутия, 1953—1956 гг. (290 СГЭ)	1501	113	23	2823	2046	6506
Оз. Байкал, 1949 г. (272 СГЭ)	593	16	28	1036	153	1826
Группа Барабинских озер (Новосибирская область), 1946 г. (257 СГЭ)	49	35	9	799	234	1126
Кустанайская область, 1949 г. (273 СГЭ)	27	—	—	170	4	201
Тувинская АССР, 1956—1957 гг. (306 СГЭ)	700	100	28	2452	326	3606
Дальний Восток						
Чукотка, 1961—1962 гг. (318 СГЭ)	407	—	—	2045	547	2999
Камчатка, 1959—1961 гг. (317 СГЭ)	1395	43	—	3525	905	5868
Нижний и средний Амур, 1958—1960 гг. (314 СГЭ)	6221	225	30	3971	3416	13863
Приморский край, 1948 г. (270 СГЭ)	17	—	30	558	199	804
Тихий океан (китобойная флотилия «Алеут»), 1946 г. (260 СГЭ)	30	—	—	172	5	267
Закавказье						
Западная Грузия, 1948 г. (268 СГЭ)	—	10	11	558	98	677
Средняя Азия						
Южная Киргизия, 1945 г. (250 СГЭ)	38	17	21	549	20	640
Узбекистан (низовье Аму-Дарьи) и Туркмения (бассейн Мургаба), 1952—1953 гг. (289 СГЭ)	73	110	91	433	147	854
Всего	15 070	865	545	25 148	18 216	59 855

Участниками всех названных экспедиций в общей сложности было вскрыто около 60 тыс. животных: птиц — 25 148 экз., млекопитающих — 18 216 и рыб — 15 070 экз. Сравнительно мало исследовано амфибий (865) и рептилий (545).

Помимо материалов, собранных экспедициями, в Лабораторию поступали также сборы гельминтов, производимые отдельными ее сотрудниками, аспирантами и докторантами во время специальных тематических выездов в те или иные районы страны.

На основе изучения коллекций гельминтов, имеющихся в Лаборатории, написано большое количество статей, диссертаций, оригинальных и сводных работ, в том числе монографий, по отдельным систематическим группам гельминтов.

Ниже приводятся суммарные результаты гельминтофаунистического изучения по группам хозяев, обследованных экспедициями ГЕЛАН.

ГЕЛЬМИНТЫ РЫБ

Началом ихтиогельминтологических исследований в Лаборатории следует считать 1945 год, когда была организована первая экспедиция в районы Южной Киргизии, где помимо других животных было вскрыто и небольшое число рыб.

В дальнейшем по мере развертывания экспедиционных работ и поступления новых материалов эти исследования все более расширялись.

В большинстве случаев обследованы рыбы пресноводных водоемов, в меньшей степени — морских.

Из наиболее значительных работ следует отметить изучение гельминтофауны рыб р. Печоры, оз. Байкала, бассейна р. Лены, водоемов Тувинской АССР, бассейнов рек Амура и Зеи, водоемов Камчатки, Чукотки, Норильской группы озер.

В итоге за 25 лет сотрудники Лаборатории обследовали более 15 тыс. экз. рыб более 200 видов. Вскрытые рыбы относятся к различным отрядам и разным экологическим комплексам.

Кратко остановимся на итогах изучения гельминтов рыб некоторых водоемов.

Работы на Печоре. В бассейне Печоры было вскрыто 199 рыб 12 видов, из них 9 (семга, сиг, ряпушка, налим, ерш, плотва, язь, карась, бычок) обследованы на гельминтофауну в бассейне этой реки впервые. Материал обработан А. А. Спасским и В. А. Ройтманом. Обнаружено 22 вида гельминтов пяти классов, из них у рыб Печоры выявлено 14 видов. Впервые в водоемах Европейского Севера зарегистрирована трематода *Allocreadium transversalis*, ранее отмечавшаяся в водоемах южной зоны страны. Большой материал был получен по виду *Sterliadochona tenuissima*, что дало повод для переописания этого вида, уточнения его синонимии, границ ареала и состава хозяев.

В итоге была составлена ихтиогельминтологическая характеристика бассейна р. Печоры.

Работы в Дагестане. Гельминтофауну рыб на территории Дагестанской АССР изучал аспирант Лаборатории Ю. С. Сандов (1950—1952 гг.). Он обследовал 1393 экз. пресноводных, проходных и морских рыб, у которых была выявлена довольно разнообразная фауна паразитических червей. В его работе описывается новый вид нематод — *Rhabdochona sulaki*, проводится ревизия сем. *Rhabdochonidae*. Проанализированы количественные показатели инвазии гельминтами у рыб отдельных отрядов и факторы, их определяющие (сезоны года, возраст хозяина, миграции, характер пищи,

образ жизни хозяев, размеры водоема и др.). Прослежены биоценологические отношения гельминтофауны рыб и рыбоядных птиц.

Работа Ю. И. Саидова была первым обстоятельным исследованием ихтиогельминтофауны указанного района.

Работы на Лене. Многолетние (1953—1957 гг.) исследования (501 экз., около 80 видов) в бассейне Лены — в русле на участке от г. Якутска до устья, а также на ее притоках Алдане и Вилюе — значительно дополнили сведения о гельминтофауне рыб этой реки (Н. И. Суменкова, Л. В. Филимонова, Е. С. Скрябина, В. Я. Трофименко, В. А. Ройтман, А. М. Наумова). Были зарегистрированы виды гельминтов (*Neoechinorhynchus tumidus*, *Plagioporus* sp., *Ascarophis lebedevi* E. Skriabina, 1966 и др.), ранее не отмечавшиеся у рыб Лены. Расширены списки паразитических червей некоторых видов рыб, определено распространение отдельных видов гельминтов по бассейну реки, составлены количественные характеристики зараженности рыб гельминтами по разным плесам реки. Материалы исследования гельминтофауны рыб бассейна р. Лены способствовали уточнению зоогеографической характеристики Сибирского округа Ледовитого моря провинции.

Работы на оз. Байкал. В прибрежной полосе западного и восточного побережий озера обследовано 593 экз. рыб 21 вида. В материалах вскрытий широко представлены эндемики (представители семейств *Comephoridae*, *Cottocomephoridae* и *Cottidae*) и типичные обитатели Байкала (рыбы сем. *Salmonidae*). Выявлено, что указанные группы рыб заражены гельминтами сильнее, чем представители ихтиофауны (щуки, карповые, палим, окунь), нерегулярно посещающие озеро.

Результаты камеральной обработки собранных гельминтологических коллекций позволили уточнить морфологические особенности ряда видов гельминтов (*Sterliadochona tenuissima*, *Cottocomephoronema problematica*, *Comephoronema weretschagini* и др.), выявить новый вид нематод *Capillaria baicalensis* от большоголовой широколобки (*Batrachocottus baicalensis*), провести ревизию отдельных групп гельминтов.

Работы в Тувинской АССР. До работ Лаборатории рыбы водоемов Тувинской АССР не подвергались гельминтологическому обследованию. За два летних сезона (1956 и 1957 гг.) было вскрыто 700 экз. рыб 14 видов, из них 528 экз. 13 видов в Большом Енисее (Бий-Хем) и озерах его поймы (Азас, Тере-Холь, Чагатай и др.) и 82 экз. 1 вида в оз. Убса-Нур. В собранных коллекциях выявлено 33 вида гельминтов — представителей шести классов (Спасский, Ройтман, Трофименко). В числе обнаруженных гельминтов оказалось 4 новых вида (*Salmonchus skriabini*, *S. gvosdevi*, *Dactylogyrus humili*, *Rhabdochona humili*). Безусловно представляют интерес данные обследования озерной и речной форм голого османа (*Oreoleuciscus humilis*) — одного из немногих видов рыб, обитающих в бессточном озере Убса-Нур. Исследования в верхнем плесе Енисея дополнили гельминтологическую характеристику ихтиофауны бассейна Енисея.

Работы в низовье Енисея и Норильской группе озер. Впервые была изучена гельминтофауна придаточных водоемов Енисея, находящихся за Полярным кругом (1963 г.). В бассейне р. Пелятки были обследованы 553 экз. рыб 12 видов 5 отрядов. В гельминтофауне зарегистрировано 36 видов, в том числе: 4 моногенонидей, 9 трематод, 8 цестод, 10 нематод и 5 скребней.

Гельминтофауна рыб обследованных водоемов оказалась сходной с таковой участка русла Енисея, находящегося за 77-й параллелью. Интересно обнаружение в желудке одного вскрытого налима яиц нематод рода *Comephoronema*, считавшегося монотипным эндемичным родом круглых паразитических червей рыб Байкала (В. Я. Трофименко).

В 1964 г. распространение комефоронем на севере Сибири было подтверждено работами на оз. Кета (верховье р. Пясины, западный Таймыр). В бассейне этого озера было обследовано 399 экз. рыб 13 видов 5 отрядов. Рыбы оз. Кета (водоема очень своеобразного по географическому положению, гидрологическому режиму и составу фауны беспозвоночных и рыб) обследованы впервые.

Камеральная обработка собранных материалов завершается. По предварительным данным, у рыб оз. Кета зарегистрировано 35 видов гельминтов, в том числе: 7 моногенонидей, 8 цестод, 8 трематод, 5 акантоцефалов, 7 видов нематод (В. Я. Трофименко, В. А. Ройтман).

Небольшой материал по гельминтам рыб р. Колымы был изучен В. Я. Трофименко (совместно с сотрудником Якутского филиала АН СССР Н. М. Губановым).

Работы на Амуре. Весьма интересны данные, собранные сотрудниками Лаборатории в бассейне Амура. За три года работы (314 СГЭ) был обследован 6221 экз. рыб, относящихся к 66 видам, 18 семействам. Из этого числа 2053 экз. 53 видов были добыты в р. Зее — самом крупном левом притоке Амура (верхний плес), остальные — в среднем и нижнем участках течения Амура.

Ихтиогельминтологическими сведениями по бассейну р. Зеи наука не располагала, тогда как гельминтофауна рыб других участков Амура неоднократно подвергалась изучению. У рыб р. Зея было зарегистрировано 88 видов гельминтов четырех классов (материалы по моногенем и пиявкам не обрабатывались). Девять видов паразитических червей были описаны как новые для науки. По материалам, собранным в бассейне Зеи, установлены новый род цестод (*Fissurobothrium*) и новый род нематод (*Prosungulonema*).

86 видов гельминтов впервые регистрируются у рыб названного водоема, 11 первый раз регистрируются в бассейне Амура и 3 — на территории СССР. Для 29 видов паразитических червей расширен список их хозяев. Ручьевая минога, сиг хадары, черный амур, владиславия, косатка Герценштейна, пестроногий подкаменщик в бассейне Амура обследованы на гельминтофауну впервые. У голяна Чекановского, ханканского пескаря и налима системы Амура в первый раз регистрируются эндогельминты.

Изучены состав гельминтофауны отдельных видов рыб, распределение гельминтов по различным плесам реки, количественные характеристики инвазии гельминтами, зависимость состава гельминтофауны от гидрологического и трофического факторов и т. д. На основании полученных данных в составе ихтиогельминтофауны Зеи были выделены два эколого-географических комплекса гельминтов, показаны пути формирования фауны паразитических червей в прошлом. Дан прогноз изменений гельминтофауны рыб верхнего плеса Зеи после образования Дамбукинского водохранилища.

Большой фаунистический материал дали сборы гельминтов от рыб среднего и нижнего плесов Амура. В указанных частях бассейна этой реки вскрыто более 4100 экз. рыб 88 видов 66 родов 19 семейств. У обследованных рыб обнаружены 395 видов гельминтов, в том числе: 205 моногенонидей, 75 трематод, 43 цестод, 40 нематод и 23 акантоцефалов (А. Х. Ахмеров). 16 видов оказались новыми для науки, причем 3 из них классифицированы как представители новых родов. Проведен эколого-географический анализ гельминтофауны амурских рыб.

Обработка материала по гельминтам рыб р. Амура в настоящее время завершается.

Работы в бассейне р. Усури и водоемах Приморского края. Эти исследования проведены в 1949—1951 гг. аспирантом Лаборатории Е. Б. Белоус.

Было обследовано 986 экз. рыб 38 видов. У них зарегистрировано 84 вида гельминтов, в том числе: 28 трематод, 20 цестод, 28 нематод и 8 видов акантоцефалов. 17 видов оказались новыми для науки, причем 2 из них выделены в самостоятельные роды.

По изученным материалам восстановлена видовая самостоятельность *Crepidostomum ussuriensis* Layman, 1933 и предложена оригинальная система трематод сем. *Haploporidae*, проведена ревизия таксономического положения некоторых видов трематод. В районах исследований выявлены очаги метагонимоза. Путем биологических экспериментов изучена роль некоторых рыб в передаче гельминтной инвазии животным и человеку.

Работы на Камчатке. Около 1500 экз. 36 видов пресноводных, проходных и морских рыб было обследовано в различных районах Камчатского полуострова. Впервые получены данные о гельминтах рыб р. Пенжина (северо-западная часть Камчатки), бассейна р. Плотникова (западное побережье), бассейнов рек Апуки и Березовой (восточное побережье). У обследованных рыб зарегистрировано 80 видов гельминтов пяти классов (включая личиночные формы).

Собранные материалы позволили уточнить границы ареалов многих видов гельминтов, расширить списки паразитов отдельных видов рыб. Впервые для пресноводных рыб Камчатки отмечаются *Triaenophorus nodulosus*, *T. crassus*, *Sterliadochona tenuissima*, *Salvelinema salmonicola* (= *S. salvelini*) и другие. Проведен экологический и зоогеографический анализы пресноводной ихтиогельминтофауны, на основании которых сделан вывод о целесообразности подразделения Анадырского округа на два участка, что совпадает с мнением ихтиологов (В. Я. Трофименко).

Интересные факты дало изучение гельминтов морских рыб побережий Камчатки (Е. С. Скрыбина). Изучены детали строения широко распространенных паразитов морских рыб *Podocotyle reflexa*, *Lepidapedon gadi*, *Cuscullanus heterochrous*. Установлены широкие пределы вариаций морфологических признаков этих видов, что необходимо учитывать при их дифференциации и определении таксономического положения.

Для некоторых гельминтов (*Bacciger petrowi*, *Derogenus varicus*, *C. heterochrous*) указываются новые хозяева.

Работы на Чукотке. Рыбы пресных водоемов Чукотского полуострова были обследованы на гельминтофауну в 1961—1962 гг. Исследованиями охвачена ихтиофауна верхнего и среднего течений р. Анадыря и восточного побережья Чукотки (окрестности пос. Уэлен).

За время работ было проведено 407 вскрытий рыб 12 видов 5 отрядов. Камеральная обработка собранных коллекций еще окончательно не завершена, но, по предварительным данным, в фауне паразитических червей рыб Чукотки выявлено 32 вида гельминтов 5 классов (В. Я. Трофименко). Большинство зарегистрированных видов гельминтов являются широко распространенными и обычными паразитами рыб Европейского Севера, Сибири и Дальнего Востока. Заслуживает внимания факт обнаружения у сига (*Coregonus lavaretus pidschian*) представителя рода *Ascarophis*, отличающегося морфологией и экологией от известных видов данного рода.

Работы на Чукотке значительно пополнили (23 вида регистрируются впервые) имеющиеся в литературе сведения о гельминтах рыб этого района СССР.

Таковы краткие результаты фаунистических исследований гельминтов рыб, проведенных за 25 лет сотрудниками ГЕЛАН.

Одной из первостепенных задач ихтиогельминтологии, осуществление которой уже начато в Лаборатории, является обобщение данных по гельминтам рыб отдельных систематических групп, по эколого-фаунистическим комплексам ихтиофауны, а также по зоогеографическим регионам.

Сотрудниками Лаборатории завершаются работы по обобщению сведений о гельминтах осетровых (Е. С. Скрыбина) и лососевых (В. А. Ройтман) рыб водоемов СССР. Такая же работа осуществляется А. Х. Ахмеровым по сельдевым рыбам. Планируется провести монографический анализ гельминтов названных групп рыб в глобальном масштабе.

Завершается работа по обобщению морфолого-экологических особенностей гельминтов рыб водоемов северных районов Сибири и Дальнего Востока (В. Я. Трофименко).

В ближайшие годы будут начаты исследования гельминтофауны рыб водоемов, не охваченных еще гельминтологическими обследованиями.

Намечаются работы по изучению процессов циркуляции гельминтов рыб в отдельных биотопах пресноводных водоемов.

ГЕЛЬМИНТЫ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ

Большая часть экспедиций Лаборатории работала в северных районах страны, где, как известно, амфибии и рептилии очень немногочисленны, а на Крайнем Севере и вообще отсутствуют. Поэтому количество исследованных животных этих классов по сравнению с другими группами хозяев невелико. Всего экспедициями Лаборатории вскрыто 865 экз. амфибий и 545 экз. рептилий.

К сожалению, материал по рассматриваемым группам животных почти не изучен. В отчетах отдельных экспедиций содержится лишь краткий анализ зараженности вскрытых амфибий и рептилий представителями различных классов гельминтов.

Камеральной обработке подвергался материал от амфибий Хабаровского края (сборы 314 СГЭ). Его изучала Л. П. Королева — студентка МГУ, оформившая результаты исследования в виде дипломной работы (1963 г.). В сборах от 272 амфибий 7 видов она нашла 12 видов гельминтов (4 вида трематод, 1 цестод, 6 нематод и 1 вид акантоцефалов). Из них 4 вида нематод (*Cosmocercoides bufonis*, *Aplectana multipapillosa*, *A. macintoshii*, *Paracoscocerca mucronata*) и 1 вид скребней (*Acanthocephalus nanus*) указываются впервые для территории СССР.

Ближайшая задача Лаборатории — обработать собранный материал. Необходимо приступить к обобщению данных по гельминтофауне амфибий и рептилий в союзном масштабе. Целесообразность такой работы неоспорима.

ГЕЛЬМИНТЫ ПТИЦ

Изучению гельминтов птиц в Лаборатории уделялось, пожалуй, большее внимание, чем гельминтологическому исследованию представителей других классов позвоночных. По крайней мере, количество вскрытых экспедициями птиц (25148 экз.) значительно превышает аналогичную цифру по другим классам. Несомненно, что и видовой состав исследованных животных этого класса разнообразнее, чем млекопитающих и рыб, вскрытых также в сравнительно большом числе особей.

Рассмотрим основные результаты гельминтофаунистического исследования птиц по отдельным регионам нашей страны.

Наибольшее число работ, выполненных в Лаборатории, связано с изучением гельминтов птиц Азиатской части СССР. При этом основные исследования проведены в трех областях указанной территории: на Дальнем Востоке, в Якутии и в зоне субарктики.

По материалам экспедиций, работавших в районах Дальнего Востока (Приморье, бассейн Амура, Камчатка, Чукотка), — всего здесь вскрыто более 10 тыс. птиц — создана кандидатская диссертация (Хуан Шен-и — Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц среднего Амура) и опубликовано около 15 работ, освещающих фауну отдельных групп птиц или содержащих данные о морфологии и систематике гельминтов птиц этого района. В числе этих работ сводка К. М. Рыжикова по гельминтофауне диких и домашних гусиных птиц Дальнего Востока.

На территории Якутии исследовано около 4 тыс. птиц. Часть сборов гельминтов от куликов и диких куриных птиц, вскрытых Якутской экспедицией, обработана Ю. Л. Мамаевым, который оформил результаты своих исследований в виде кандидатской диссертации. Большой материал по цестодам изучила Л. П. Спасская, она опубликовала ряд работ по этой группе гельминтов. Несколько работ по гельминтам гусиных птиц написано К. М. Рыжиковым. Однако большая часть материалов от птиц Якутии еще не обработана. Изучением этих материалов и обобщением данных, опубликованных ранее, занимается в настоящее время группа сотрудников Лаборатории (К. М. Рыжиков, С. К. Бондаренко, Л. М. Толкачева, И. Г. Хохлова). Кроме сборов экспедиций, обрабатывается еще материал, собранный в последние годы в северо-восточных районах Якутии сотрудником Якутского филиала АН СССР Н. М. Губановым, являющимся также одним из исполнителей указанной темы. Планируется, что в итоге этих исследований будет создана обобщающая работа по гельминтофауне птиц Якутии. Завершение работы предусмотрено на 1970 год.

Изучение гельминтов птиц субарктической зоны Азии основано на материалах экспедиций, работавших в этих районах. Всего в экспедициях, работавших в низовьях Оби, Енисея, Лены, а также на Чукотке и Камчатке, вскрыто около 6 тыс. птиц. Практически экспедициями изучались все, за исключением очень редких, виды птиц арктической фауны. На материалах, собранных на указанной территории, к настоящему времени выполнены четыре кандидатские диссертации (С. К. Бондаренко — Гельминты куриных и куликов низовья Енисея; Г. Г. Дайя — Нематоды птиц азиатской субарктики; Л. М. Толкачева — Гельминты гусиных птиц низовья Енисея; И. Г. Хохловой — Акантоцефалы птиц азиатской субарктики) и ряд небольших работ. Некоторые результаты обработки собранных «северными экспедициями» коллекций гельминтов от птиц опубликованы в специальном сборнике, вышедшем из Лаборатории.

Из других районов Азиатской части страны, где проводились более или менее значительные исследования фауны гельминтов птиц, можно упомянуть озера Кулундинской степи (Западная Сибирь), в частности оз. Чаны. Основную часть материалов работавшей здесь в 1946 г. экспедиции обработала Л. П. Спасская. Результаты этого исследования легли в основу ее кандидатской диссертации — Гельминтофауна охотничье-водоплавающих птиц Кулундинской степи. Гельминты птиц Казахстана и среднеазиатских республик, так же как и закавказских, непосредственно сотрудниками Лаборатории изучались мало. Однако большие работы по этим регионам выполнены местными специалистами. Некоторые из них проводили камеральное изучение материала в Лаборатории, во время стажировки или прохождения курса аспирантуры. В частности, таким образом кандидатские диссертации выполнили Н. А. Абласов (Гельминты водоплавающих птиц Киргизии) и Л. Ф. Боргаренко (Гельминты диких и домашних птиц Таджикистана). В настоящее время выполняется кандидатская диссертация по гельминтам птиц Туркмении аспирантом Мередовым.

Гельминтофауна птиц на территории Европейской части страны изучалась Лабораторией сравнительно мало. Это связано с тем, что данный

район в гельминтофаунистическом отношении довольно полно изучался ранее. Упомянем лишь несколько работ, выполненных на материалах экспедиций Лаборатории, проводившихся на указанной территории. Это работы О. В. Головина по материалам Печорской экспедиции, А. А. Рыжовой и Н. А. Дубова — по материалам Беловешской экспедиции, В. Е. Сударикова, Е. М. Кармановой и Т. Л. Бахметьевой — по сборам, проведенным в Астраханском заповеднике (последние работы лишь частично освещают фауну гельминтов, в основном они касаются их биологических особенностей). Впрочем, по Северному Каспию из стен Лаборатории вышла и чисто фаунистическая работа — кандидатская диссертация аспиранта Ю. С. Саидова. Он занимался изучением гельминтов рыб и рыбоядных птиц Дагестана, той его зоны, которая примыкает к Каспию.

По северу Европейской части СССР большая работа проводится в настоящее время сотрудницей Зоологического института АН СССР В. Г. Кулачковой. Она изучает гельминтофауну птиц Белого моря, используя материалы, собранные Карельской экспедицией Лаборатории, одним из руководителей которой она, кстати сказать, являлась.

Таков краткий обзор гельминтофаунистических исследований птиц, проведенных Лабораторией в различных районах страны.

Осветим другой аспект этих работ.

В Лаборатории велось и продолжается изучение фауны гельминтов отдельных групп птиц. Наибольшее внимание уделялось птицам отрядов куриных, гусиных, пастушковых и чайковых.

Гельминтами куриных птиц занимался Г. Б. Касимов — докторант Лаборатории, который опубликовал результаты своих исследований в виде монографии. Книга содержит характеристику фауны гельминтов куриных птиц всего земного шара. Однако наибольшее внимание в ней, естественно, уделяется паразитическим червям тех хозяев, которые обитают на территории нашей страны.

Гельминтами гусиных птиц занимался К. М. Рыжиков, который опубликовал довольно большое число работ, освещающих результаты изучения видового состава паразитов указанных птиц по отдельным районам страны, а также исследования по их морфологии и систематике. В настоящее время он проводит обобщение собственных и литературных данных по гельминтам этой группы птиц и оформление сводной работы. Как показывают предварительные данные, рассматриваемый отряд птиц по количеству обитающих у него видов гельминтов далеко превосходит все другие: на территории СССР у гусиных птиц найдено около 400 видов паразитических червей.

Из наиболее значительных работ по гусиным птицам, выполненных в Лаборатории в последнее время, отметим «Определитель гельминтов домашних водоплавающих птиц», написанный К. М. Рыжиковым (1967). Книга содержит краткую характеристику 137 видов паразитических червей, найденных у домашних уток и гусей на территории нашей страны, и сведения, необходимые для их систематического определения.

Гельминтов пастушковых птиц изучал А. В. Павлов. Велась обработка сборов паразитов указанных птиц по материалам отдельных экспедиций и обобщались данные в союзном масштабе по всему отряду. Работа эта завершена, и результаты ее опубликованы в нескольких статьях, помещенных в Труды Лаборатории. Всего, по данным А. В. Павлова, у пастушковых птиц на территории Советского Союза паразитируют 123 вида гельминтов. В фауне отряда в СССР насчитывается 11 видов птиц. Наиболее распространена лысуха. У нее найден 91 вид гельминтов.

Гельминтофауну чайковых птиц изучает Т. П. Сергеева. Ею учтено около 200 видов гельминтов, зарегистрированных на территории Совет-

ского Союза у представителей указанного отряда птиц. Фауна этих птиц в нашей стране представлена 35 видами.

В планах Лаборатории на текущую пятилетку предусмотрена обобщающая работа по гельминтофауне всех рыбоядных птиц нашей страны. Эта работа выполняется А. А. Шигиним.

Желательно, чтобы аналогичные обобщения были сделаны и по всем другим группам птиц, независимо от их хозяйственного значения. Такие работы представляют большой научный интерес и должны быть предусмотрены в планах дальнейших исследований. Понятно, что осуществление данных работ не может быть связано с деятельностью только коллектива Гельминтологической лаборатории. Это задача всех советских орнитогельминтологов.

ГЕЛЬМИНТЫ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Экспедициями Лаборатории было исследовано методом полных гельминтологических вскрытий 18 216 экз. млекопитающих различных отрядов. У большого числа животных исследованы лишь отдельные органы. Рассмотрим кратко итоги изучения гельминтов отдельных групп млекопитающих.

Гельминты грызунов и насекомоядных. Гельминтофаунистические исследования этих животных проводились в основном аспирантами Лаборатории. Кандидатские диссертации, посвященные изучению гельминтофауны грызунов и насекомоядных, выполнены Ю. Ф. Морозовым, М. М. Токобаевым, Юнь-Лянь, Ю. Ш. Мустафаевым и Я. Бабаевым. Ю. Ф. Морозов обобщил материалы, собранные от насекомоядных и грызунов различных районов (Беловежской пущи, Новосибирской области, Якутии). М. М. Токобаев провел исследование гельминтофауны грызунов Киргизии, Юнь-Лянь изучала фауну паразитических червей насекомоядных и грызунов Горного Алтая, Амурской области и Хабаровского края. Исследованию фауны паразитических червей микромаммалий северных районов Западной и Средней Сибири посвящена работа Ю. Ш. Мустафаева. Я. Бабаев завершил изучение гельминтофауны грызунов и зайцеобразных Туркмении.

Работы перечисленных авторов являются обстоятельными исследованиями, выполненными на большом фактическом материале и достаточно полно осветившими видовой состав гельминтов и особенности заражения ими зверьков в обследованных районах. Было описано 14 новых видов паразитических червей, 18 видов впервые зарегистрированы на территории СССР, для многих видов отмечены новые дефинитивные хозяева.

Во всех работах большое внимание уделено анализу путей и факторов формирования гельминтофауны. Рассмотрены особенности фауны паразитических червей различных систематических и экологических групп грызунов, составлены характеристики фаунистических комплексов различных ландшафтных зон, приведен большой материал по возрастным и сезонным изменениям зараженности и т. д.

В статье В. Л. Контримавичуса и И. Г. Хохловой рассмотрено влияние условий обитания грызунов на состав и динамику их гельминтофауны. Показано, что видовой состав гельминтов, частота инвазии, сезонные изменения зараженности неадекватны в трех близко расположенных, но различных по природным условиям участках территории.

Гельминты зайцев. В 1953—1956 гг. в Якутской АССР проводились широкие комплексные исследования по выяснению причин и закономерностей динамики численности одного из важнейших промысловых животных республики — зайца-беляка. Поскольку в литературе имелись сведе-

ния о влиянии гельминтов на численность зайцев, гельминтологической части исследования придавалось большое значение. Работу эту выполняли в основном сотрудники Лаборатории, в частности В. Л. Контримавичус.

Изучение гельминтов зайцев-беляков Якутии велось в двух направлениях. Маршрутным методом изучалась фауна паразитических червей этого животного в различных частях обширной территории республики. В то же время на двух стационарах, расположенных в Центральной Якутии и в Верхоянском районе, проводились регулярные ежемесячные вскрытия зайцев. В первом стационаре работа велась круглогодично, во втором — лишь в летние месяцы.

Полученные материалы позволили установить видовой состав паразитических червей зайцев в различных районах Якутии и степень зараженности их гельминтами, выяснить ряд факторов, влияющих на степень зараженности, и получить достаточно полные данные о сезонных и возрастных ее изменениях.

Установлено, что из числа обнаруженных у зайцев гельминтов лишь цестода *Mosgovioya pectinata* и нематоды *Protostrongylus kamenskyi*, *P. terminalis* и *Nematodirus aspinosus* могут оказывать влияние на состояние популяций хозяина. Гельминты первого вида паразитируют в основном у молодняка зайцев, однако зараженность ими бывает весьма высокой. Нематоды трех других видов поражают зайцев различного возраста. Максимальная зараженность ими отмечена в зимние (протостронгилюсы) и зимне-весенние (нематодирус) месяцы, что позволило обосновать мнение о латентном развитии личинок этих гельминтов в организме зайцев. Стало очевидным, что значительная часть личинок, благодаря высокой резистентности хозяев в летне-осенние месяцы, задерживается в тканевых барьерах. Развитие их становится возможным лишь в зимний период, когда ухудшение условий существования приводит к понижению сопротивляемости организма. Латентное развитие нематодирусов было подтверждено нахождением неполовозрелых и развивающихся гельминтов в зимние месяцы, когда заражение практически исключено.

Весьма интересные данные получены об особенностях динамики зараженности зайцев различного возраста. Было показано, что зимнее нарастание зараженности зайцев на первом году жизни начинается раньше и выражено сильнее, чем у особей старше года. Среди зверьков-перволюток протостронгилюсами сильнее инвазированы самцы, в то время как в группе зайцев старше года заметно интенсивнее заражены самки; что, видимо, обусловлено влиянием беременности и лактации на их резистентность.

Показано также, что зараженность зайцев прямо зависит от мест их обитания, плотности популяции и метеорологических факторов.

Проведенные исследования показали, что гельминты весьма существенно влияют на состояние популяций зайцев-беляков Якутии. Хотя гельминтозы, видимо, не служат непосредственной причиной массовой гибели беляков, их значение, выражающееся в общем понижении жизнестойкости больных особей, не вызывает сомнения.

Результаты упомянутых работ были опубликованы в ряде статей В. Л. Контримавичуса, А. А. Мозгового, К. М. Рыжикова и обобщены в сборнике «Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии», вышедшем в 1960 г. под редакцией С. П. Наумова.

Гельминты хищных млекопитающих. В Лаборатории выполнены работы по изучению гельминтофауны хищных млекопитающих, главным образом мустелид и канид.

В. И. Шахматова провела исследование гельминтофауны куных Карелии. Был выявлен видовой состав паразитических червей этих живот-

ных и степень их зараженности гельминтами в различных природных районах республики, рассмотрены особенности инвазии отдельных видов кунных.

В ряде работ В. Л. Контримавичуса излагаются результаты изучения гельминтофауны кунных в различных районах Дальнего Востока и Сибири. Приведен видовой состав паразитических червей, сведения о их географическом распространении, степени инвазии различных видов кунных. На большом фактическом материале рассмотрены особенности возрастной динамики зараженности соболей, приведены некоторые сведения о сезонных изменениях инвазированности кунных, освещены вопросы эпизоотологии соболифимоза и других важных гельминтозов, несомненно влияющих на состояние популяций хозяев. В. Л. Контримавичус обобщил также литературные и собственные данные о гельминтах кунных фауны СССР.

Гельминты канид Дальнего Востока (Хабаровского края, Камчатки, Чукотки) изучены Д. П. Козловым. Автор подробно осветил особенности фауны паразитических червей канид в различных природных зонах обследованной территории. Большое внимание уделено влиянию способа питания и характера пищи на состав гельминтофауны и степень зараженности хозяев.

При исследовании хищных млекопитающих получены данные о их зараженности такими актуальными в медико-ветеринарном отношении гельминтозами, как трихинеллез, эхинококкоз и альвеококкоз. Значительный интерес представляет обнаружение Д. П. Козловым трихинеллеза у моржей Чукотки.

Сотрудниками Лаборатории описаны 6 новых видов гельминтов, паразитирующих у хищных млекопитающих.

Гельминты парнокопытных. Ряд работ сотрудников, докторантов и аспирантов Лаборатории посвящен изучению гельминтофауны диких и домашних парнокопытных.

В. М. Ивашкин в отдельной книге подвел итоги многолетним исследованиям гельминтофауны домашних парнокопытных Монгольской Народной Республики.

Докторант Лаборатории С. М. Асадов опубликовал монографию «Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ», в которой приведены сведения о 232 видах гельминтов и рассмотрены пути их распространения по территории страны.

А. А. Мозговой обобщил сведения мировой литературы о гельминтах диких и домашних свиней.

Кандидатскую диссертацию, освещающую гельминтофауну лося, выполнил А. С. Рыковский.

Гельминты морских млекопитающих. Докторантом Лаборатории С. Л. Делямуре опубликована в 1955 г. монография «Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении». В этой интересной, хорошо известной специалистам книге обобщены обширные литературные сведения и оригинальные материалы автора о гельминтах ластоногих и китообразных, обитающих во всех акваториях земного шара. Особое место в данной работе отведено зоогеографической характеристике гельминтофауны ластоногих и китообразных. К весьма интересным теоретическим выводам С. Л. Делямуре пришел, анализируя гельминтофауну ластоногих и китов в аспекте их экологии и филогении. Выявив ряд закономерностей формирования гельминтофауны морских млекопитающих, он показал их обусловленность историческим развитием и образом жизни хозяев.

Помимо работ, посвященных изучению паразитических червей отдельных групп млекопитающих, в Лаборатории была выполнена диссертация

докторанта А. Н. Каденацки, в которой изложены результаты исследования гельминтофауны диких и домашних млекопитающих Крыма и дан детальный анализ факторов ее формирования.

Таким образом, работа по изучению млекопитающих велась в двух направлениях — проводились оригинальные исследования фауны паразитических червей отдельных групп животных в разных районах страны и обобщались сведения о гельминтах тех или иных млекопитающих в масштабе Советского Союза (С. М. Асадов) или всего мира (С. Л. Делямуре, А. А. Мозговой).

В настоящее время завершена работа В. Л. Контримавичуса, обобщающая сведения о гельминтах мустелид мировой фауны. На 1970 год планируется окончание исследования Д. П. Козлова, ставящего своей целью суммировать данные о гельминтах хищных млекопитающих фауны СССР.

Как видно из приведенного обзора, сотрудниками Лаборатории внесен большой вклад в изучение гельминтофауны животных нашей страны.

Исследования, проводимые в Лаборатории в этом направлении, продолжали широкие гельминтофаунистические изыскания, осуществленные в довоенные годы советскими гельминтологами.

Можно считать, что период «инвентаризации» видового состава гельминтов в нашей стране в основном закончен. Дальнейшие работы, как нам кажется, в области фаунистики надо ориентировать на познание закономерностей формирования гельминтофауны отдельных видов животных или групп животных определенных стадий, на выяснение генезиса фаунистических комплексов, на выяснение роли в этом процессе как исторических факторов, так и ныне действующих.

Такая задача требует изменения методики полевых исследований. Нужны длительные, т. е. многолетние, по возможности круглогодичные, стационарные наблюдения, ограниченные сравнительно узким кругом хозяев и небольшим числом видов гельминтов.

Именно к такого рода исследованиям и переходит в настоящее время коллектив фаунистов Лаборатории.

Ю. К. БОГОЯВЛЕНСКИЙ
ИССЛЕДОВАНИЯ
ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ
АН СССР
ПО МИКРОМОРФОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ
(1942—1967)

Всестороннее изучение паразитических червей — гельминтов подразумевает в первую очередь изучение их структурных особенностей, исследование их анатомического и гистологического строения.

Исследования макро- и микроструктуры гельминтов необходимы, по нашему мнению, не только для расширения и уточнения вопросов их систематики и филогении, но имеют и общепаразитологическое значение. Кроме того, микроморфологические данные составляют базу для дальнейших физиологических и биохимических исследований. В данное время, однако, анатомические исследования гельминтов значительно опередили микроморфологические. О микроструктуре гельминтов имеются разрозненные данные, основная часть которых является результатом работ, выполненных далеко не на современном уровне. В связи с этим многие очень существенные вопросы, связанные с различными микроструктурами паразитических червей, до последнего времени еще не разрешены.

Планомерные работы по изучению микроструктуры гельминтов фактически стали проводиться в нашей стране только в последние 10—15 лет. Их начал разрабатывать в Лаборатории в 1953 г. Е. Д. Логачев, проходивший докторантуру при Лаборатории. Объектами исследования Е. Д. Логачева послужили плоские черви, относящиеся к классам *Cestodea* и *Trematodea*. Е. Д. Логачев основное внимание уделял изучению тканей внутренней среды и покровных тканей, в меньшей степени им были исследованы мышечная и нервная ткани. Наряду с полученными оригинальными данными о тонком строении некоторых видов цестод и трематод Е. Д. Логачев сделал ряд теоретических обобщений и выводов. Вызывает интерес, например, его гипотеза о том, что соединительная ткань, заполняющая все промежутки между органами плоских червей, в связи с приспособлением к паразитированию приобрела новую для нее функцию — пограничную. Как следствие новой функции, по мнению Е. Д. Логачева, появилась новая форма покровной ткани — соединительнотканная кутикула. Заслуживает внимания представление Е. Д. Логачева о гистогенетических взаимоотношениях элементов десмобластического ряда соединительной ткани цестод. В настоящее время исследования микроморфологии плоских червей, начатые в Лаборатории, успешно продолжают Е. Д. Логачевым и его учениками на кафедре биологии Кемеровского медицинского института.

С 1955 г. в Лаборатории были начаты сравнительногистологические исследования кожно-мышечного мешка паразитических нематод (Ю. К. Богоявленский). Кроме того, в этих тканях изучались нуклеиновые кислоты (ДНК и РНК) и гликоген гистохимическими методами, также в сравнительном аспекте (Ю. К. Богоявленский и З. В. Дрыночкина). Ос-

новная задача этих исследований заключалась в изучении тонкой структуры кутикулы, гиподермы и соматической мускулатуры у паразитических нематод, относящихся к различным таксономическим группам и имеющих различную среду обитания. Одновременно мы пытались понять функции, выполняемые изучаемыми структурами.

Для выяснения структурных и функциональных особенностей кожно-мышечного мешка нематод был применен сравнительный морфо-экологический метод исследования. В связи с этим, с одной стороны, изучали в сравнительном аспекте строение кутикулы, гиподермы и соматической мускулатуры у представителей различных таксономических групп нематод, относящихся к подотрядам *Ascaridata*, *Oxyurata*, *Spirurata*, *Strongylata*, *Filariata*, *Trichocephalata* и *Diectophymata*. С другой стороны, было обращено внимание на среду обитания паразитов. В этих целях исследовали микроструктуру кожно-мышечного мешка у нематод, паразитирующих в разных отделах кишечника, в подкожной клетчатке, опухолевидных образованиях и т. п. (тканевые формы), в легких, бронхах и трахее (пневмогельминты), а также в полости тела, в воздухоносных мешках (птиц), в печени и в почках. Само собой разумеется, что сравнительный морфо-экологический метод без экспериментальной проверки не может полностью разрешить все вопросы, связанные с пониманием функции изучаемых структур нематод. Однако все же этот метод позволил нам разобраться в ряде вопросов, связанных с функцией некоторых структур кожно-мышечного мешка нематод, в частности дал ключ к пониманию функции отдельных слоев кутикулы.

Применение сравнительного морфо-экологического метода дало возможность выяснить механизм прикрепления к кутикуле опорных мышечных фибрилл, а также доказать, что сократительным элементом мышечных клеток нематод являются миофибриллы, состоящие из пучка протофибрилл.

Сравнительногистологическое изучение дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) в ядрах тканей нематод различных таксономических групп дало возможность полагать, что относительное количество ДНК и топография ее расположения могут служить систематическим признаком.

В настоящее время изучено и описано (Ю. К. Богоявленский) тонкое строение кожно-мышечного мешка у 38 видов паразитических нематод, из которых у 32 видов микроструктура никак ранее не изучалась.

В последние годы в Лаборатории начали проводить исследования тонкого строения не только кожно-мышечного мешка, но и других тканей и систем нематод.

Принимая во внимание отсутствие сведений о микроскопическом строении тканей нематод в постэмбриональном периоде их онтогенеза, были изучены закономерности структурных изменений тканей кожно-мышечного мешка некоторых нематод (*Ascaridia galli*, *Hystrix tricolor* и *Trichocephalus muris*) на различных этапах их постэмбрионального развития (Ю. К. Богоявленский и Н. А. Королева).

Проведенные исследования показали, что наиболее существенные изменения в процессе развития наблюдаются в гиподерме. Существенно возрастает роль гиподермы при линьке гельминта, когда значительно меняется структура этой ткани, наблюдаются резкие изменения ее нуклеопротеидного и углеводного обмена. Все это свидетельствует, по нашему мнению, о том, что синтез веществ вновь образующейся кутикулы, вероятно, осуществляется в гиподерме.

Н. Г. Лосева, окончившая аспирантуру Лаборатории, провела сравнительное морфо-экологическое исследование пищеварительного тракта 13 видов паразитических нематод, относящихся к подотрядам *Ascaridata*, *Oxyurata*, *Strongylata* и *Diectophymata*. При изучении тонкой структуры

различных отделов пищеварительного тракта Н. Г. Лосева основное внимание обращала на характер питания паразита.

Н. В. Пуляевская проводит работу по изучению микроморфологического строения различных отделов половых трубок нематод. Ею изучена и описана структура половых трубок самок у некоторых видов нематод подотрядов *Ascaridata*, *Strongylata* и *Spirurata*.

Применяя сравнительный морфо-экологический метод, Н. В. Пуляевская акцентирует внимание на биологических особенностях паразитов, изучая структуру половых трубок у нематод, относящихся к различным подотрядам и обладающих различным типом размножения (яйцекладущие, живородящие и яйцо-живородящие формы). Данные Н. В. Пуляевской позволяют сделать заключение о том, что у самок изученных видов нематод все отделы половой системы наряду с такими общими чертами строения стенок их генитальных органов, как наличие наружной мембраны, эпителиального слоя и мускульных волокон, имеют различия, заключающиеся в количестве и характере мышечных слоев, в синцитиальном или клеточном строении эпителия яйцеводов и в форме и размерах эпителиальных клеток яйцников, матки и вагины.

В Лаборатории начаты исследования по изучению анатомического и гистологического строения нервной системы нематод. Г. В. Сегида выявила компоненты нервной системы *Ascaridia galli* (ранее неизученные) при помощи импрегнации и на тотальных препаратах, окрашенных метиленовым синим. Ею было установлено, что центральная нервная система *A. galli* имеет некоторые отличительные черты в своем строении по сравнению с таковой других аскарид (*Ascaris suum*, *Ascaris lumbricoides*, *Parascaris equorum*). Так, окологлоточное кольцо у *A. galli*, в отличие от крупных аскарид, состоит только из отростков близлежащих нейронов или нейронов, лежащих в ганглиях. В самом же первом кольце, по данным Г. В. Сегида, нейроны не располагаются.

В 1967 г. З. В. Дрыночкина начала сравнительногистологические исследования выделительной системы нематод.

Подводя итоги изложенному, можно сказать, что в настоящее время в Лаборатории проводятся планомерные сравнительноэкологические исследования тонкого строения всех тканей паразитических нематод. В Лаборатории в основном используется описательный метод. К сожалению, большинство современных гистологов считают указанный метод устаревшим, всецело заменяя его в своих работах экспериментальным. Надо полагать, это происходит потому, что большинство морфологических исследований в настоящее время проводится на млекопитающих, анатомическое и гистологическое строение которых уже давно хорошо изучено. Другое положение с беспозвоночными, которые три последних десятилетия служат объектом исследования только отдельных гистологов, и даже столь важные в практическом отношении паразитические черви оказались микроморфологически чрезвычайно малоизученными. Никким образом не считаем возможным как бы на втором этапе исследований, когда в основном уже изучено макро- и микростроение организма.

В наших исследованиях мы попытались как бы модернизировать описательный метод, сочетая применение обычных гистологических методов с гистохимией и электронной микроскопией. Именно только сочетание этих методик, по нашему мнению, может дать полное представление о той или иной ткани паразитов.

На основании полученных микроморфологических и отчасти гистохимических данных мы рассчитываем уточнить некоторые спорные вопросы систематики и филогении нематод.

А. А. МОЗГОВОЙ, В. Е. СУДАРИКОВ

ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ПО БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ (1942—1967)

Изучение биологии гельминтов как теоретической основы профилактических мероприятий по борьбе с гельминтозами, знание деталей онтогенетического развития гельминтов, биологических и экологических особенностей стадий их жизненного цикла являются составной частью общей теории девазации патогенных паразитов человека и животных. Эти вопросы занимают в планах исследовательских работ Лаборатории большое место.

В Лаборатории проводится изучение биологии нематод, трематод и цестод. В ближайшее время планируются исследования по изучению биологии скребней. Ниже приводятся краткие итоги исследований по биологии гельминтов, выполненных в Лаборатории.

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИИ ТРЕМАТОД

Изучение биологии трематод шло по двум основным направлениям: исследование жизненных циклов отдельных видов трематод, патогенных для человека, домашних и промысловых животных, и изучение фауны личинок трематод у различных групп животных.

В планах Лаборатории большое место занимают исследования биологии гельминтов животных, связанных с водной средой. В соответствии с этой тематикой на протяжении ряда лет массовому обследованию подвергались отдельные группы водных беспозвоночных, а также позвоночные, экологически связанные с пресными водоемами.

При изучении биологического цикла основное внимание уделялось поискам промежуточных хозяев, срокам развития отдельных стадий онтогенеза. По мере того как накапливались знания о жизненных циклах отдельных видов трематод, рос интерес к выяснению общих закономерностей развития и влияния отдельных факторов на круговорот трематодной инвазии в естественных условиях. Большое внимание стали вызывать вопросы специфичности отдельных стадий к их хозяевам, плодовитость, экология личиночных и взрослых стадий.

К настоящему времени сотрудниками и аспирантами Лаборатории изучены биологические циклы 14 видов трематод и описано большое количество личиночных форм представителей этого класса гельминтов.

Полностью изучен жизненный цикл патогенного паразита кишечника мелкого рогатого скота — трематоды *Skrjabinotrema ovis* (сем. *Brachylaeimidae*). Итоги изучения стали основным содержанием диссертации аспиранта И. С. Касьянова. Согласно его данным (1954), промежуточными хозяевами трематоды являются наземные моллюски *Macrochlamys kasachstani*. В их теле из заглоченных яиц выходят мирацидии и развиваются спористы, редии и короткохвостые церкарии. К числу дополнительных хозяев принадлежит широкий круг наземных моллюсков родов

Macrochlamys, *Succinea*, *Subzebrinus*, *Sewertzovia* и *Helicella*. Овцы и козы заражаются, поедая вместе с травой моллюсков со зрелыми метацеркариями. Половой зрелости трематоды достигают через 27—30 дней.

Другим аспирантом Лаборатории — А. С. Рыковским (1955) был расшифрован биологический цикл трематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorphia*, паразитирующей в печени лоса и вызывающей тяжелые поражения этого органа. Ее развитие идет по фасциолидному типу, промежуточным хозяином является моллюск *Coretus corneus*. Знание биологии гельминта позволило А. С. Рыковскому объяснить, почему в засушливые годы инвазия лосей резко возрастает и почему самки заражены слабее самцов.

Т. А. Краснолобовой принадлежит заслуга в изучении всех звеньев жизненного цикла двух видов весьма патогенных трематод домашних птиц — *Prosthogonimus pellucidus* и *P. cuneatus* (1959—1961 гг.). Промежуточными хозяевами обоих видов трематод являются моллюски рода *Bithynia*, а дополнительными — разнокрылые стрекозы родов *Cordulia*, *Libellula*, *Somatoclora* и *Leucorrhinia*. Изучение биологии этих двух широко распространенных видов трематод привело Т. А. Краснолобову к интересным наблюдениям, показавшим, что скорость созревания и даже морфология простогонимусов зависят в значительной степени от вида хозяина и локализации гельминта. Подмеченные факты позволили ей под новым углом зрения пересмотреть таксономическую значимость морфологических признаков видов рода *Prosthogonimus*.

Л. В. Филимоновой (1965) принадлежит приоритет в расшифровке биологического цикла паразита человека и плотоядных — трематоды *Nanophyetus salminalis schikhobalowi* (Skrjabin et Podjapolskaja, 1931). Этот вид является эндемиком Дальнего Востока СССР и до работ Л. В. Филимоновой принадлежал к числу наименее изученных гельминтов человека. Промежуточным хозяином трематоды являются моллюски *Semisulcospira laevigata* и *S. cancellata* (сем. *Pleuroceridae*).

Интересные работы проводятся А. А. Шигиным по изучению биологии возбудителей диплостоматоза рыб. Это заболевание, известное в литературе под названием паразитарной катаракты, служит нередко причиной массовой гибели многих промысловых рыб. Исследования А. А. Шигина показали, что возбудителем диплостоматоза рыб являются метацеркарии не одного вида *Diplostomum spathaceum*, как считалось раньше, а личинки группы видов данного рода. Благодаря этим исследованиям стали известны в деталях жизненные циклы 7 видов диплостомумов, метацеркарий которых поражают хрусталик и стекловидное тело рыб средней полосы и юга СССР.

А. А. Шигин выяснил многие детали биологии типичного вида *D. spathaceum*, жизненный цикл которого отчасти был известен ранее. Он расшифровал жизненные циклы *D. indistinctum*, *D. gobiorum*, *D. commutatum*, *D. mergi*, *D. paraspachaceum*, *D. baeri*. Половозрелая стадия этих трематод паразитирует в кишечнике чайковых птиц и рыбоядных уток, метацеркарии — в тканях глаз рыб.

Обстоятельные исследования А. А. Шигина показали, что партениты этих видов трематод, за исключением *D. baeri*, адаптированы к жизни в моллюсках сем. *Limnaeidae* (роды *Limnaea*, *Galba*, *Radix*) и представляют собой достаточно четкую в биологическом отношении группу. Особняком стоит вид *D. baeri*, промежуточным хозяином которого является переднежаберный моллюск *Valvata piscinalis*, а метацеркарий паразитирует не в хрусталике, а в стекловидном теле.

В свете новых данных коренным образом изменились представления о возбудителях диплостоматозов рыб и их биологии.

Большая работа выполнена аспирантом Лаборатории Д. И. Райшнито

по изучению биологии широко распространенного паразита домашних и диких уток — трематоды *Apatemon gracilis*. До работы Д. И. Райшнито об отдельных звеньях цикла этой трематоды в литературе имелись фрагментарные и противоречивые сведения. Ему показано, что в дельте Волги доминирует подвид *A. g. minor*. Промежуточным хозяином трематоды зарегистрирован как в природе, так и в эксперименте только один вид моллюска — *Limnaea stagnalis*. Развивающиеся в нем партениты обладают огромной плодовитостью. Из тела одного прудовика может выделиться за сутки более 500 тыс. церкариев. Количество выделяемых церкариев зависит от веса моллюска (от веса печени, который коррелирует с весом тела), температуры среды и характера освещения (в темноте и в темное время суток церкариев выделяется больше). Церкарии *A. g. minor* обладают четкой избирательной способностью к пресноводным пиявкам — дополнительным хозяевам этой трематоды. Д. И. Райшнито проследила весь ход развития метацеркариев в теле пиявок и половозрелых трематод в кишечнике уток и других птиц. Ему изучены вопросы плодовитости марит и факторы, влияющие на плодовитость, динамику яйцекладки мариты, продолжительность ее жизни и ряд других моментов биологии.

При изучении метацеркариев трематод от рыб дельты Волги был зарегистрирован высокий процент заражения мальков и взрослых красноперок метацеркариями *Neascus scardinii*, локализирующихся в головном мозге рыбы. Изучение биологии метацеркарии привело к полной расшифровке жизненного цикла трематоды *Ornithodiplostomum scardinii* (В. Е. Судариков и Ю. В. Курочкин). Дефинитивным хозяином ее оказался лутук, а промежуточным — моллюск *Physa fontinalis*. Церкарии этой трематоды морфологически близки церкариям трематоды *Posthodiplostomum cuticola*, метацеркарии которой являются возбудителями черно-пятнистого заболевания рыб.

В последнее десятилетие много внимания уделялось изучению личиночных форм трематод. Первая работа по изучению фауны личинок трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья была выполнена Р. А. Куприяновой-Шахматовой и успешно защищена в качестве кандидатской диссертации в 1961 г. В результате обследования 15 023 экз. моллюсков 30 видов, собранных в водоемах Горьковской, Ульяновской и Куйбышевской областей, Марийской, Мордовской, Чувашской и Татарской АССР были обнаружены 49 видов церкариев и метацеркариев и половозрелая трематода *Aspidogaster conchicola*. Из числа церкариев три вида впервые зарегистрированы на территории СССР и два вида (*Cercaria limnaeae-stagnalis* и *C. unii*) описаны в качестве новых. Наиболее высокий процент заражения отмечен у моллюсков, обитающих в старых пойменных водоемах. Значительно слабее и беднее в видовом отношении заражены моллюски главных русел крупных рек — Волги и Оки. Самая низкая зараженность моллюсков отмечена в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Из метацеркариев, обнаруженных в моллюсках, Р. И. Куприянова-Шахматова вырастила 12 видов марит. Экспериментальным путем она доказала идентичность видов *Notocotylus attenuatus* и *N. thinemanni*.

Фауна метацеркариев трематод успешно изучалась группой сотрудников Лаборатории на базе Астраханского государственного заповедника.

В 1959 г. во время работ 315-й Союзной гельминтологической экспедиции (СГЭ) на Северном Каспии (Мангышлаке), в дельте Волги и в прилегающих к ней районах собраны личиночные формы трематод, часть из которых была обработана сотрудниками Лаборатории.

В 1962 г. в дельте Волги проведены работы по изучению динамики гельминтной инвазии в биотопах пресных водоемов различных типов. Было обнаружено, что среди беспозвоночных наибольшее распространение

имеют метацеркарии трематод сем. *Echinostomatidae*. Они были обнаружены у моллюсков родов *Acroloxus*, *Bithynia*, *Coretus*, *Hippeutis*, *Limnaea*, *Planorbis*, *Physa*, *Radix*, *Segmentina*, *Theodoxus*, *Valvata* и *Viviparus*, у олигохеты *Criodrilus lacuum* и у пиявки *Herpobdella octoculata*. Последний факт особенно интересен, поскольку о роли пиявок как дополнительных хозяев эхиностоматид ранее не было известно. Метацеркарии эхиностоматид были также обнаружены у рыб и амфибий.

Биологические работы в дельте Волги позволили установить положение в системе многих метацеркариев трематод и изучить отдельные звенья их биологических циклов. Было экспериментально доказано, что паразиты амфибий и рептилий *Tetracotyle colubri* и *T. crystallina* являются метацеркариями *Strigea strigis* и *S. sphaerocephala* (Судариков, 1960), а метацеркарий с провизорным названием *Tetracotyle ardeae* принадлежит виду *Strigea falconis* (Судариков, 1960). Метацеркарий паразитирует под кожей и фасциями мышц многих видов птиц и принадлежит к числу наиболее широко распространенных паразитов птиц дельты Волги. До этих работ систематическое положение метацеркария оставалось неизвестным.

К числу интересных фактов следует отнести находки метацеркариев трематод семейств *Strigeidae* и *Echinostomatidae* в теле олигохет. В кровеносных сосудах олигохеты *Criodrilus lacuum* В. Е. Судариков и Е. М. Карманова (1960) нашли метацеркария трематоды *Petasiger coronatus* (сем. *Echinostomatidae*) и неизвестный ранее вид метацеркария *Tetracotyle annelidophyla* n. sp. (сем. *Strigeidae*). Позднее (1962) от того же хозяина ими был описан еще один вид метацеркария — *Tetracotyle astrachanica* n. sp. (сем. *Strigeidae*). Из этих фактов можно сделать вывод об участии олигохет в жизненных циклах эхиностоматид, что по-новому освещает особенности биологии этой группы трематод, а также представителей сем. *Strigeidae*.

Метацеркарии трематод отряда *Strigeidida* были встречены также в пиявках волжской дельты (В. Е. Судариков, Е. М. Карманова, Т. Л. Бахметьева, 1962; Д. И. Райшпите) и в амфибиях и рептилиях (Судариков, 1962). Метацеркарии трематод других групп были встречены у крылатых особей плавневого слепня *Tabanus peculiaris* и в теле пресноводных раков отряда *Mysidacea*. В эксперименте было установлено их систематическое положение и особенности развития. Метацеркарии от слепней оказались видом *Plagiorchis laricola* (сем. *Plagiorchidae*), широко распространенным среди птиц дельты Волги (Судариков, Карманова, 1964). Метацеркарии от мизид принадлежали трематоды *Orientocreadium siluri* (сем. *Allocreadidae*), паразитирующей в кишечнике сомов (Заблоцкий, Курочкин, Судариков, 1964).

Исследования метацеркариев трематод животных дельты Волги продолжают. Наибольшее внимание уделяется изучению и анализу биологических особенностей трематод отряда *Strigeidida* (Судариков, 1954, 1959, 1964).

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИИ ЦЕСТОД И АКАНТОЦЕФАЛОВ

В 1954 г. была опубликована небольшая работа А. А. Спасского о цикле развития цестод рода *Lateriporus* (сем. *Dilepididae*). Виды этого рода цестод паразитируют у уток и чаек, биология их была неизвестна. А. А. Спасский показал, что цистицеркоид, описанный Листовым в 1892 г. от бокоплава под названием *Cysticercus polyacanthus*, является лярвоцистой вида *Lateriporus teres*, паразитирующей у уток. А. А. Спасский выделил цистицеркоид в самостоятельный тип «стробилоцисту» и привел схему биологического цикла видов рода *Lateriporus*.

При изучении зараженности моллюсков на горных пастбищах Киргизии гельминтами в печени *Macrochlamys kasachstani* (сем. *Ariophantidae*) были встречены моноцерки (Спасский, Касьянов, 1954). Авторы, описавшие этих моноцерков, предположили, что они являются лярвоцистами цестод рода *Anomotaenia*.

В работе 1956 г. К. М. Рыжиков, Н. М. Губанов и К. П. Федоров приводят результаты своих наблюдений над биологией цестоды *Mosgovoya pectinata* (сем. *Anoplocephalidae*). Культурой яиц *M. pectinata* от зайца-беляка из окрестностей Якутска авторы заразили орибатидных клещей *Ceratopia bipilis* и получили 6-дневных личинок (дальнейших наблюдений не проводилось). Аналогичные личинки были найдены и у естественно зараженных *C. bipilis* (другие виды клещей не обследовались). На этом основании авторы считают этот вид клещей промежуточным хозяином *M. pectinata*. Большая работа по изучению двух видов цестод рода *Taenia* проделана аспирантом Лаборатории В. В. Бржеским (1963, 1964). Исходным материалом ему послужили финны цестод от северного оленя *Cysticercus tarandi* и *C. parenchymatosa*. В эксперименте у собак цистицерки развивались во взрослых тени — *Taenia krabbei* и *T. parenchymatosa*. Автором проделана первая часть цикла. Он доказал самостоятельность обоих видов цестод, выявил круг промежуточных и дефинитивных хозяев, установил сроки развития. Итоги исследований послужили Бржескому материалом его кандидатской диссертации.

В. И. Шахматова полностью расшифровала биологический цикл *Taenia intermedia* — паразита кунных. Цестода была обнаружена В. И. Шахматовой у кунных Карелии. Ранее она регистрировалась только на территории стран Западной Европы, ее биология оставалась неизученной. В. И. Шахматова изучила все звенья жизненного цикла этой цестоды. Она установила, что промежуточным хозяином *T. intermedia* в эксперименте и в природе являются рыжая и пашенная полевки (в эксперименте и белые мыши), в грудной полости которых формируются лярвоцисты типа армотиридия. Развитие лярвоцисты продолжается до 4 месяцев. В теле кунницы, как дефинитивного хозяина, цестода достигает зрелости на 43-й день. Данные по биологии *T. intermedia* вошли в диссертацию В. И. Шахматовой.

В последние годы сотрудниками Лаборатории были опубликованы работы с описанием лярвоцист цестод от беспозвоночных. Е. М. Карманова (1961) нашла в олигохетах дельты Волги два вида лярвоцист гименолепидид — моноцерк *Aploparaxis filum* и моноцерк *Hymenolepis moghensis* — оба в полости тела *Limnodrilus newaensis*.

Ею в 1962 г. на территории Казахстана в полости тела олигохеты *Lumbriculus variegatus* найден цистицерк *Aploparaxis furcigera*. Е. М. Карманова считает, что развитие лярвоцист в олигохетах — характерная биологическая черта цестод рода *Aploparaxis*.

В период работы 315-й СГЭ в 1959 г. в полости тела бокоплавов *Dikergammarus haemobaphes*, собранных на берегу Каспийского моря (п-ов Мангышлак) были найдены плероцеркоиды летеца *Bothrimonus fallax* (сем. *Diplocotylidae*), являющегося паразитом осетровых рыб (Сударикова, Курочкина, 1964).

К числу опубликованных работ, содержащих анализ особенностей онтогенеза цестод, относятся работы В. И. Фрезе (1965, 1966). В них приведен обзор стадий онтогенеза и жизненных циклов цестод подотряда *Proteocephalata* и рассматривается зависимость онтогенетического развития протеоцефалит от биотических и абиотических факторов.

В Лаборатории проведено несколько работ по изучению биологических особенностей акантоцефалов. В. М. Ивашкин (1956) нашел инцистирован-

ных личинок скребня *Moniliformis moniliformis* у жука-чернотелки *Blaps holofila* в Западно-Казахстанской области. Личинок того же вида нашла Н. С. Назарова (1959) у священного копра *Scarabaeus sacer* в Крымской области. Оба эти вида промежуточных хозяев скребня регистрируются впервые. Видовую принадлежность личинок Назарова проверила экспериментально, успешно заразив ими щенка и лабораторных мышей.

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИИ НЕМАТОД

Сотрудниками Лаборатории полностью или частично изучена биология более 40 видов нематод, преимущественно из подотрядов *Spirurata*, *Ascaridata*, *Strongylata*. Основное внимание было уделено изучению биологии патогенных гельминтов человека, домашних и промысловых животных.

1. Подотряд *Ascaridata*. А. А. Мозговой (1952) положил начало изучению большой группы нематод рода *Parascaris*. Он расшифровал жизненный цикл *P. crassum* — патогенного и широко распространенного паразита домашних и диких уток. Самки *P. crassum* в кишечнике птиц откладывают яйца, в которых во внешней среде образуются личинки. Последующее развитие паразита происходит в промежуточном хозяине — олигохетах. У них личинки мигрируют в крупные кровеносные сосуды и там претерпевают свой метаморфоз. Попадая затем в пищеварительный тракт уток, личинки *P. crassum* на короткое время проникают под кутикулу мышечного желудка, после чего выходят в просвет тонкого кишечника и к концу третьей недели достигают половой зрелости. Изучение биологии *P. crassum* послужило основой для расшифровки циклов развития некоторых других представителей этого рода (*P. ensicaudatum*, *P. angusticollis*, *P. heteroura*, *P. skrjabiniensis*).

А. А. Мозговой, Л. К. Винаева (1959) изучили жизненный цикл *P. heteroura*, поражающего многочисленных промысловых птиц, преимущественно куликов. Онтогенез паразита в общих чертах аналогичен *P. crassum*.

В. Е. Судариков и К. М. Рыжиков (1951), изучая фауну гельминтов лозовичных Байкала, натолкнулись на большую зараженность желтокрылого бычка личинками рода *Contracaecum*. Авторы изучили этих личинок и пришли к выводу, что они принадлежат к виду *C. osculatum*, во взрослом состоянии паразитирующему у ластоногих. Они убедительно доказали, что желтокрылый бычок является для данного гельминта промежуточным хозяином. По мнению авторов, развитие *C. osculatum* происходит с участием промежуточных хозяев: гаммаруса *Macrohectopus branickii* и желтокрылого бычка *Cottocomephorus grewingki*. В течение ряда лет А. А. Мозговой, В. И. Шахматова и М. К. Семенова (1965) обстоятельно изучали биологию некоторых видов *Contracaecum*, полностью расшифровав три вида этого рода: *C. spiculigerum*, *C. microcephalum*, *C. spasskii*. Нематоды эти широко распространены и поражают рыбоядных птиц преимущественно голенастых, веслоногих и поганковых. Авторами установлено, что эти виды развиваются примерно по одной схеме. Взрослые самки перечисленных видов *Contracaecum* откладывают яйца, которые с фекалиями выходят во внешнюю среду. В воде в яйцах образуются личинки, которые линяют, после чего вылупляются и вскоре прикрепляются к плавающим мелким предметам или ко дну водоема, образуя колонии. Скопление личинок в большие группы является своеобразной адаптацией, связанной с привлечением промежуточных хозяев. Экспериментально установлено, что промежуточными хозяевами являются веслоногие рачки: *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus albidus*, *M. fuscus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Diaptomus castor*. В жизненном цикле указанных видов *Contracaecum* участвует и второй промежуточный (= дополнительный) хозяин — планктоноядные

рыбы (тарань, лещ, красноперка, уклей, гамбузия) и личинки стрекоз родов *Coenagrion* и *Agrion*. Обнаружение в цикле развития контрацекумов второго промежуточного хозяина меняет наши представления об онтогенезе этой группы гельминтов, у которых ранее был отмечен лишь один промежуточный хозяин. В дополнительном хозяине личинки *Contracaecum* проделывают линьку, в нем же происходят значительные морфологические изменения. Завершается развитие личинок *Contracaecum* в дефинитивном хозяине (водоплавающие птицы). Установлено участие в онтогенезе отмеченных видов *Contracaecum* резервуарного хозяина (рыбы).

Т. И. Попова, А. А. Мозговой и М. А. Дмитриенко (1964) установили промежуточного хозяина широко распространенного паразита морских рыб (сельди, белдюги, трески и др.) — *Contracaecum aduncum*. Им являются полихеты родов *Nereis*, *Lepidonotus*, *Harmathoe*, *Gattiana*.

Ценные данные получены А. А. Мозговым и В. Г. Косиновой (1963) по жизненному циклу *Raphidascaris acus*. Авторы установили, что промежуточным хозяином этой нематоды могут быть самые разнообразные животные: водные олигохеты — представители родов *Nais*, *Chaetogaster*, *Pristina*, *Limnodrilus*, *Psammoryctes*, *Tubifex*, *Eiseniella*, *Criodrilus*; ракообразные (*Cyclops* и *Macrocyclus*); моллюски (молодые формы родов *Planorbis* и *Limnaea*); личинки насекомых — хирономид (*Chironomus*), водолюбов (*Hydrophilus*). Исключительно большое разнообразие промежуточных хозяев *R. acus*, принадлежащих даже к различным типам животного царства, отмечается в гельминтологической литературе впервые.

Новые данные получены А. А. Мозговым, В. И. Шахматовой, М. К. Семеновой (1967) по биологии *Goezia ascaroides*. Авторы полностью расшифровали жизненный цикл весьма патогенного паразита рыб (сомов), вызывающего сильные язвенные поражения желудка. Самки геций в желудке рыб откладывают яйца, выходящие в воду с фекалиями. В воде в яйцах образуются личинки, которые дважды линяют, после чего вылупляются из скорлупы. Констатация двукратной линьки личинок в яйцах до вылупления представляет большой интерес, поскольку ранее у аскаридат это не отмечалось. В воде личинки *G. ascaroides*, благодаря наличию чехликов, легко поддерживаются во взвешенном состоянии. Промежуточным хозяином установлен веслоногий рачок диаптомус (*Diaptomus gracilis*). В кишечнике диаптомусов личинки *G. ascaroides* сбрасывают чехлики и мигрируют в полость тела. Через сутки личинки линяют, после чего быстро растут и развиваются. Примерно через две недели они достигают инвазионного состояния. В дефинитивном хозяине личинки *G. ascaroides* проделывают одну линьку и развиваются во взрослых геций.

2. Подотряд *Spirurata*. К. М. Рыжиков (1951) провел интересные опыты с личинками *Physocephalus sexalatus* — паразита всеядных и выявил для этого вида новых резервуарных хозяев. Полученные материалы позволили К. М. Рыжикову разработать современное представление о резервуарном паразитизме у гельминтов.

Аспирант Лаборатории Т. К. Доценко (1953) выполнила интересную работу по расшифровке цикла развития *Cheilospirura hamulosa* — патогенной нематоды, паразитирующей под кутикулой мышечного желудка домашних и диких куриных птиц. Половозрелые самки нематоды, обитая в стенке желудка птиц, откладывают яйца, которые через отверстие в опухоли попадают в просвет желудка, а затем и во внешнюю среду. Было установлено, что промежуточным хозяином *Ch. hamulosa* в СССР являются прямокрылые насекомые: кобылки и кузнечики — *Oedaleus infernalis*, *Tetris japonica*, *Rimnoa ussuriensis*, *Aliolopus* sp., *Gampsocleis sedakowi*, *Decticus verrucivorus* и др. В кишечнике насекомых личинки *Ch. hamulosa* выходят из яиц и мигрируют в полость тела, где дважды линяют. Через

3 недели личинки проникают в мышцы и там поселяются на длительное время. В желудке дефинитивных хозяев личинки хейлоспируры мигрируют под кутикулу мышечного желудка птиц и через 4 месяца достигают половозрелости.

Большую работу по изучению биологии *Parabronema skrjabini* провел В. М. Ивашкин (1956). Он полностью расшифровал жизненный цикл этой патогенной нематоды, паразитирующей у парнокопытных животных. Самки *P. skrjabini*, локализуясь в сычуге, откладывают яйца, содержащие личинок. Яйца с фекалиями выбрасываются наружу. Промежуточным хозяином *P. skrjabini* установлена жигалка (*Lyperosia titillans*). В насекомом происходят две линьки парабронемы. Заражение дефинитивных хозяев пероральное. Развитие *P. skrjabini* до половозрелой стадии протекает у ягнят 9 мес. и 20 дней, у крупного рогатого скота — до 12,5 мес.

Н. С. Назарова (1957, 1960) детально изучила развитие *Spirocerca lupi* в СССР. Эта весьма патогенная нематода паразитирует в стенке пищевода, желудка и других органах собак, шакалов, леопардов. Инвазированные животные выделяют с фекалиями яйца спироцерки, содержащие личинок. Заражаются промежуточные хозяева (жуки-копрофаги), поедая яйца паразита. В кишечнике жуков личинки освобождаются от яйцевых оболочек и мигрируют в полость тела насекомого, где через 30—35 дней достигают инвазионной стадии. В дефинитивном хозяине (собаке) *S. lupi* развивается до половозрелой стадии в течение 4,5—5 месяцев. В жизненном цикле *S. lupi* могут участвовать резервуарные хозяева (амфибии, рептилии, птицы и млекопитающие, а также рыбы).

Г. Я. Шмытова (1959—1962) провела обстоятельные исследования по биологии *Ascarops strongylina* — патогенного паразита домашних и диких свиней. Самки паразита, локализуясь в желудке свиней, откладывают яйца, которые с фекалиями выбрасываются наружу. Промежуточные хозяева *A. strongylina* — жуки-копрофаги. Г. Я. Шмытова на территории СССР выявила 16 видов жуков (*Copris lunaris*, *Geotrupes mutator*, *G. spiniger*, *G. stercorarius*, *Onthophagus nuchicornis*, *O. austriacus*, *O. vacca*, *O. vitulus*, *O. taurus*, *Gymnopleurus mopsus*, *Aphodius erraticus*, *A. immundus*, *A. lugens*, *A. melanostictus*, *A. subterraneus*, *Caccobius schreberi*), участвующих в цикле развития этой нематоды. В кишечнике жуков личинки выходят из яиц и мигрируют в полость тела, где они инкапсулируются и дважды линяют, достигая инвазионной стадии при температуре 13—14° на 31—32-й день. В жизненном цикле *A. strongylina* возможно участие резервуарных хозяев (млекопитающие, амфибии, рептилии и рыбы). При поедании свиньями промежуточных и резервуарных хозяев личинки *A. strongylina* выходят из капсул, внедряются в слизистую желудка и проделывают две линьки. Половой зрелости *A. strongylina* достигают через 26—32 дня, выделение яиц во внешнюю среду начинается через 46—50 дней, продолжительность жизни в дефинитивном хозяине — более 10,5 мес.

В. М. Ивашкин (1959) расшифровал цикл развития *Gongylonema problematicum* — нематоды мышевидных грызунов. Автор установил, что промежуточным хозяином ее является жук-чернотелка (*Blas holophila*). Продолжительность развития в дефинитивном хозяине около месяца.

Д. П. Козлов (1962) впервые полностью расшифровал цикл развития *Thelazia callipaeda* — патогенного паразита домашних и диких плотоядных, а также человека. Локализуясь в конъюнктивальном мешке и под третьим веком глаз, самки *Th. callipaeda* откладывают яйца, содержащие личинок. Автор установил промежуточного хозяина, которым оказалась муха *Phortica variegata*. Попав в кишечник насекомых, личинки нематоды мигрируют в полость тела, где и проделывают свой метаморфоз. Автор провел интересное наблюдение и установил, что инвазионные личинки

Th. callipaeda выходят из промежуточного хозяина не через ротовое отверстие, как у других видов телиазий, а через поверхность сосательной лопасти, которую они перфорируют.

А. А. Мозговой, Т. И. Попова и М. К. Семенова (1965) впервые расшифровали жизненный цикл *Synhimantus brevicaudatus* — широко распространенного паразита голенастых птиц (имаго) и рыб (личинки). Самки *S. brevicaudatus*, находясь в тонких кишках птиц, выделяют яйца с личинками, которые выбрасываются наружу с фекалиями. Промежуточный хозяин нематоды — личинки стрекоз (*Anax*). В жизненном цикле паразита доказано участие резервуарного хозяина — рыб (сом, щука, линь, сазан, трехиглая и девятииглая колюшки). Авторы установили возможность передачи личинок от одного резервуарного хозяина к другому. Завершается развитие *S. brevicaudatus* в дефинитивном хозяине в случае заглатывания им инвазированных личинок стрекоз или рыб.

В. М. Ивашкин, Г. Я. Шмытова и М. Г. Токтоучикова (1966), изучая в Европейской части СССР цикл развития нематоды *Thelazia gulosa*, паразитирующей под третьим веком и в конъюнктивальном мешке глаз крупного рогатого скота, установили в качестве промежуточного хозяина яйцекладущую муху *Musca vitripennis*. Авторы отмечают, что этот вид мух широко распространен на Украине, Черноморском побережье Кавказа, в Армении, Азербайджане, Туркмении. Эти же авторы нашли у *M. vitripennis* и личинок *Thelazia skrjabini*.

А. Гафуров (1967) изучил цикл развития паразита грызунов *Streptopharagus kutassi*. Промежуточными хозяевами этой нематоды в условиях Таджикистана зарегистрированы 9 видов жуков-чернотелок. Общая продолжительность цикла *S. kutassi* составляет 60—70 дней. Им же полностью расшифрован цикл развития нематоды барсука — *Vigisospirura potekhini*. Ее промежуточными хозяевами оказались также жуки-чернотелки (7 видов) и жук-навозник — *Scarabaeus sacer*. Цикл развития нематоды завершается за 65—80 дней.

3. Подотряд *Filariata*. Важную работу по изучению жизненного цикла *Stephanofilaria stilesi* провели В. М. Ивашкин, Л. А. Хромова и Г. Я. Шмытова (1963). Авторы впервые расшифровали цикл развития *S. stilesi* — патогенного паразита крупного рогатого скота в южных районах СССР. Самки *S. stilesi*, локализуясь в коже, откладывают яйца, содержащие личинок. Мухи *Lyperosia titillans*, являющиеся промежуточным хозяином, с кровью и лимфой животных заглатывают яйца паразита. В кишечнике мух личинки *S. stilesi* освобождаются от скорлупы яиц, проникают в полость насекомых и там в соединительнотканых капсулах развиваются до инвазионной стадии. Прорыв вторую линьку, инвазионные личинки мигрируют в хоботок мух. В процессе питания мух личинки из хоботка проникают в кожу животных, где и развиваются во взрослых паразитов.

4. Подотряд *Camallanata*. Интересные исследования по жизненному циклу *Gnathostoma hispidum* провел аспирант О. В. Головин (1956). Он полностью расшифровал биологический цикл этой нематоды, паразитирующей в желудке домашних и диких свиней. Яйца гнатостомы выходят во внешнюю среду с фекалиями животных. В воде или на влажной почве в яйцах развиваются личинки, которые проделывают двукратную линьку и через 3—4 дня вылупляются. Дальнейшее развитие *G. hispidum* происходит в промежуточном хозяине — веслоногом рачке из сем. *Cyclopidae*. В кишечнике циклопов личинки освобождаются от чехликов и через 15—30 минут проникают в полость тела рачков. На 5-й и на 9—10-й день пребывания в циклопах личинки дважды линяют. Заражаются дефинитивные хозяева при заглатывании инвазированных циклопов. Развиваются гнатостомы до половозрелой стадии немногим более 3,5 месяца.

О. В. Головин экспериментально доказал возможность передачи инвазии от циклопов к резервуарным хозяевам (рыбы, амфибии, рептилии и др.), а от последних — к дефинитивным. В работе О. В. Головина весьма ценно доказательство, что развитие гнатостом происходит с одним промежуточным хозяином, а не с двумя, как это считалось ранее.

А. М. Сунряга (1965) детально расшифровал биологию нематоды *Avioserpens mosgovoyi*, достигающей метра и более в длину. Автор впервые описал эту нематоду от промысловых птиц (лысухи, поганок, уток). Взрослые самки, локализуясь в подкожной клетчатке головы, шеи, туловища, откладывают многочисленных личинок, которые через отверстия в коже птиц выходят в воду. В воде личинки авиосерпенс очень активны: они сохраняют жизнеспособность при температуре воды 20—25° 4—8 дней, при 15—18° 10 дней и при 5° — более 20 дней. А. М. Сунряга экспериментально установил, что промежуточным хозяином *A. mosgovoyi* являются веслоногие рачки — *Cyclops furcifer*, *C. strenuus*, *C. vicinus*, *Macrocyclops oithonoides*, *Acanthocyclops boeufosna*, *A. bicuspidatus*, *Diaptomus gracilis*. В кишечнике циклопов личинки нематоды мигрируют в полость тела, где они дважды линяют. В жизненном цикле *A. mosgovoyi* возможно участие резервуарных хозяев (амфибий, рыбы, личинки стрекоз). Завершается развитие *A. mosgovoyi* в дефинитивном хозяине: лысухе, утках. Нематоды мигрируют из желудка и кишечника птиц в полость тела, где на серозных покровах и брыжейке на 4—5-е сутки проделывают линьку. В дальнейшем личинки мигрируют через воздухоносные мешки в подкожную клетчатку туловища, где к 12—14-му дню линяют вторично. К концу четвертой недели *A. mosgovoyi* начинают выделять живых личинок, что происходит до 41 дня. При благоприятных условиях весь цикл развития *A. mosgovoyi* в промежуточном и дефинитивном хозяевах завершается за 35—53 дня.

5. Подотряд *Strongylata*. К. М. Рыжиков (1949) обобщил данные по биологии *Syngamus trachea* — патогенного паразита домашних и промысловых птиц — и дополнил их собственными исследованиями. Автор установил, что яйца *S. trachea* выделяются во внешнюю среду обычно с пометом птиц и реже выбрасываются со слюной при кашле. При оптимальных условиях в яйцах на 8—9-й день образуются инвазионные личинки, проделавшие двукратную линьку. Выходения личинок из яиц во внешней среде не происходит. Автор установил, что в жизненном цикле *S. trachea* большая роль принадлежит резервуарным хозяевам: дождевым червям, наземным моллюскам, многоножкам и некоторым насекомым. В пищеварительном тракте птиц личинки, попавшие непосредственно или с резервуарными хозяевами, мигрируют в легкие, где дважды линяют, после чего проникают в бронхи и трахею, где и достигают половой зрелости.

К. М. Рыжиков (1949) изучил некоторые вопросы биологии и второго представителя рода — *Syngamus merulac*, паразита воробьиных птиц. Жизненный цикл этой нематоды во многом напоминает таковой *S. trachea*.

Н. П. Шихобалова и К. М. Рыжиков (1956) впервые изучили жизненный цикл нематоды гусей *Syngamus skrjabinomorpha*, который в основном протекает, как и у *S. trachea*. Самки *S. skrjabinomorpha* откладывают яйца на слизистую трахеи, они попадают в ротовую полость птицы и, пройдя пищеварительный канал, выбрасываются с экскрементами во внешнюю среду. Часть яиц попадает наружу из ротовой полости с капельками слюны и слюной. При температуре 27° в яйцах в течение 8—9 дней образуются инвазионные личинки, которые проделывают двукратную линьку (на 5—6-й и 7—9-й дни после заражения). В дефинитивном хозяине инвазионные личинки гематогенным путем мигрируют в печень, а затем и в легкие, где дважды линяют. К 10-му дню сингамусы попадают в трахею и через

17—21 день становятся половозрелыми. Длительность выделения яиц 2—3,5 месяца.

К. М. Рыжиков, Н. М. Губанов и К. П. Федоров (1956) расшифровали биологический цикл патогенных и широко распространенных нематод зайца — *Protostrongylus kamenskyi* и *P. terminalis*. Авторы установили, что промежуточным хозяином протостронгилюсов являются наземные моллюски *Vollonia tenuilabris* и *Pupilla muscorum*. У них личинки локализуются в ноге, достигая инвазионной стадии в течение 30—35 дней. При этом они дважды линяют и, будучи скормлены кроликам, на 19—22-й день достигают половозрелой стадии.

А. А. Мозговой, Т. И. Попова и В. И. Шахматова (1963) изучили некоторые фрагменты биологического цикла *Parafilaroides gymnuroides* патогенного легочного гельминта обыкновенной нерпы. Авторы установили промежуточного хозяина нематоды — полихету *Nereis pelagica*. Они высказывают предположение, что ластоногие, заглатывая многочисленных беспозвоночных, в том числе и инвазированных перепсов, заражаются парафиларидозом.

6. Подотряд *Trichocephalata*. Сотрудники лаборатории изучали биологию трихоцефалат домашних и диких животных. Н. П. Шихобалова (1937—1949) детально расшифровала жизненный цикл *Trichocephalus muris* — паразита мелких грызунов. Самки *T. muris* откладывают яйца, которые с фекалиями выходят паружу. При температуре 30° в яйцах через 14—20 дней развиваются личинки. В кишечнике дефинитивного хозяина личинки вылупляются, проделывая две линьки. Через 36—43 дня после заражения самки начинают выделять яйца. Паразитирует *T. muris* у мышей 76—100 дней.

У. А. Магомедбеков (1953) подробно описал развитие двух видов нематод мелких жвачных: *Trichocephalus ovis* и *T. skrjabini*. Автор установил, что развитие яиц *T. ovis* до стадии образования личинки при 30° происходит в течение 17 дней, а развитие яиц *T. skrjabini* при тех же условиях 35—36 дней. Снижение температуры увеличивает срок развития яиц власоглавов, при 10° развитие их прекращается, но они сохраняют жизнеспособность даже при понижении температуры до —28°. В желудочно-кишечном тракте овец личинки власоглавов выходят из яиц, достигают толстых и конца подвздошной кишок и там развиваются во взрослых паразитов (*T. ovis* за 45—52 дня, *T. skrjabini* за 42—46 дней). Продолжительность жизни *T. skrjabini* у овец 6,5—8 месяцев.

А. В. Павлов (1965) детально изучил биологию нематоды *Hepaticola hepatica*, паразитирующей в печени грызунов, хищных млекопитающих, обезьян и редко у человека. Автор установил, что гепатиколы в печени животных перемещаются по междольчатой соединительной ткани, где образуются ходы, в которых самки откладывают яйца. Взрослые гепатиколы в печени грызунов живут до одного месяца, после чего рассасываются. Яйца же паразита при жизни животного не выделяются во внешнюю среду. А. В. Павлов подметил интересную особенность, установив, что яйца *H. hepatica* рассасываются в основном при помощи карниворондов — хищных млекопитающих, птиц или насекомых. При этом ткань печени переваривается, а яйца гепатиколы выбрасываются во внешнюю среду с фекалиями. Реже это происходит после смерти хозяина, когда печень подвергается гниению. Развиваются яйца *H. hepatica* до инвазионной стадии через 42—45 дней. Заражение дефинитивных хозяев происходит при заглатывании ими инвазионных яиц гепатикол. Взрослые паразиты образуются через 3 недели после заражения животных.

А. В. Шликас (1966) расшифровал циклы развития четырех видов капиллярий и доказал, что капиллярии птиц — геогельминты. *Capillaria an-*

seris, *C. obsignata* в период онтогенетического развития проделывают все четыре линьки в организме дефинитивного хозяина. Что же касается капиллярий — биогельминтов (*C. caudinflata* и *C. bursata*), то они претерпевают первую линьку в промежуточном хозяине (дождевых червях), а три последующие в дефинитивном хозяине.

7. Подотряд *Diectophymata*. Важные исследования по биологии этой группы гельминтов провела Е. А. Карманова (1956—1965), полностью расшифровав жизненные циклы четырех видов этого подотряда: *Hystrichis tricolor*, *Eustrongylides excisus*, *Soboliphyme baturini* и *Diectophyma renale*. *Hystrichis tricolor* — весьма патогенный паразит уток. Локализуясь в железистом желудке птиц, самки *H. tricolor* откладывают яйца, которые с фекалиями выходят во внешнюю среду. При 22—30° в яйцах через 3 недели образуются личинки, которые, не проделывая линьки, к 58—62-му дню (от начала дробления яиц) становятся инвазионными. Промежуточный хозяин *H. tricolor* — малощетинковые черви *Criodrilus lacium* и *Allolobophora dubiosa*. В промежуточном хозяине личинки гистрихис мигрируют в полость тела, а затем в супранефральный кровеносный сосуд, где и претерпевают две линьки. В утке личинки *H. tricolor* выходят из малощетинковых червей в пищевод, проникают в железистый желудок, где дважды пробуравливают стенку желудка. При этом их головной и хвостовой концы свободно направлены в просвет желудка. Через 13 дней нематоды достигают половой зрелости; продолжительность выделения яиц самками гистрихис 30—45 дней. Весь цикл паразита совершается в 270—300 дней.

Diectophyma renale — гигантская нематода, паразитирует в почках и брюшной полости хищных млекопитающих, свиней, крупного рогатого скота и человека; отличается исключительной патогенностью. До работы Е. М. Кармановой ошибочно считалось, что эта нематода развивается с двумя промежуточными хозяевами. Жизненный цикл *D. renale* в настоящее время представляется следующим образом. Инвазированные животные выделяют с мочой яйца паразита, в которых длительное время формируются личинки. Последние не линяют и не выходят из яиц. В кишечнике олигохет личинки *D. renale* выходят из яиц и проникают в кровеносные сосуды, где дважды линяют. В цикле развития нематоды Е. М. Кармановой доказано участие резервуарных хозяев — рыб. Заражаются дефинитивные хозяева через олигохет или рыб. Личинки *D. renale* внедряются в мышечный слой желудка дефинитивных хозяев, откуда мигрируют в полость тела, а затем через капсулу внедряются в печень. Здесь личинки образуют многочисленные ходы и к концу первого месяца линяют. В последующем личинки выходят в брюшную полость, располагаясь между петлями кишечника. В период 2—3-го месяца паразитирования в дефинитивном хозяине личинки *D. renale* вторично линяют, становясь половозрелыми. *Soboliphyme baturini* — патогенный паразит куных. Промежуточные хозяева этого вида — олигохеты сем. *Enchytraeidae*, в которых происходит двукратная линька личинок нематод.

Eustrongylus excisus — патогенный гельминт рыбоядных и голенастых птиц, промежуточными хозяевами для этого вида установлены олигохеты *Lumbricus variegatus*, *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus* sp. Е. М. Карманова проследила две линьки личинок в организме малощетинковых червей и успешно инвазировала ими рыб (бычка *Neogobius melanostomus*), в которых происходит еще одна линька.

Работы по расшифровке жизненных циклов многих гельминтов домашних и промысловых животных, а также человека, проведенные в Лаборатории, дали практике ценные материалы, необходимые для организации и проведения научно обоснованных мер борьбы с некоторыми опасными гельминтозами и внесли значительный теоретический вклад в познание общих закономерностей биологии гельминтов.

Н. П. ШИХОБАЛОВА, О. А. ШИШОВА-КАСАТОЧКИНА,
А. В. ПАВЛОВ, З. К. ЛЕУТСКАЯ, Б. А. ШИШОВ

ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ПО БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ, ИММУНИТЕТУ ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗАХ И МЕТОДАМ ВОЗДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ЯЙЦА И ЛИЧИНКИ ГЕЛЬМИНТОВ (1942—1967) ¹

Для естествознания последних лет характерно изучение химических и физических основ биологических процессов. В гельминтологической науке также наступил этап, когда биохимические, биофизические и физиологические методы исследования приобретают весьма актуальное значение при решении вопросов теории и практики борьбы с гельминтозами.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО БИОХИМИИ ГЕЛЬМИНТОВ

В Лаборатории исследования по биохимии гельминтов и по влиянию их на обмен веществ в тканях хозяина были начаты в 1954 г.

Н. В. Болдырева (1956), изучая распределение радиоактивного фосфора в тканях здоровых и инвазированных сингамусами цыплят, установила нарушение фосфорного обмена у гельминтозных цыплят. Помимо того, изучались фосфорные соединения у аскаридий и у пораженных ими цыплят. В мышцах цыплят, пораженных аскаридозом, наблюдались изменения в содержании ряда фосфорных соединений, характерные для мышечной дистрофии. Н. В. Болдыревой удалось выявить у аскаридий два фосфорно-гуанидиновых соединения, одно из которых еще не расшифровано. С 1959 г. в Лаборатории ведутся работы по выяснению роли витамина А в жизни паразита и во взаимоотношении паразита и хозяина (З. К. Леутская).

З. К. Леутская (1959—1960) обнаружила у свиной аскариды β-каротин и другой, неидентифицированный каротиноид. На примере *Ascaris suum* установлено, что паразиты нуждаются в каротине (провитамине А) и витамине А. Каротин поступает в кишечник паразита, а затем в кишечной и кожно-мышечной ткани превращается в витамин А, который накапливается в полостной жидкости паразита. Следующий этап в этих исследованиях — изучение роли витамина А во взаимоотношениях хозяина — паразит.

З. К. Леутская (1961—1964) экспериментально показала, что причиной снижения запасов витамина А у животных, зараженных гельминтами, является не нарушение целостности стенок кишечника и вследствие этого плохая усвояемость витамина А, как считали некоторые авторы,

¹ В соответствии с проводимыми исследованиями раздел, посвященный биохимическим исследованиям, написан О. А. Шишовой-Касаточкиной, А. В. Павловым и З. К. Леутской, физиологии гельминтов — Б. А. Шишовым, иммунитету при гельминтозах и действию ионизирующей радиации на яйца и личинки гельминтов — Н. П. Шихобаловой.

а участие витамина А в формировании иммунитета. Этот вывод был сделан на основании целого ряда исследований.

С изменениями в содержании витамина А у иммунизированных животных наблюдается перегруппировка белковых фракций крови, причем со значительным увеличением фракций γ -глобулинов, снижение альбумино-глобулинового индекса, увеличение общего азота печени и увеличение общего азота сыворотки крови.

Работы по изучению роли витамина А в формировании у цыплят иммунитета к *Ascaridia galli* показали, что в печени цыплят происходит снижение запаса общего витамина А, витамина А-спирта (активная форма) и витамина А-эфира (запасная форма витамина А). Тем не менее количество витамина А-спирта и А-эфира в митохондриях печени повышается. Это говорит о том, что накопление витамина А необходимо для формирования иммунитета. Митохондрии являются ферментативными центрами и источниками энергии для ряда обменных процессов. Все это дает основание считать, что витамин А играет важную роль в процессе синтеза антител.

Показано также, что количество антител в сыворотке цыплят, иммунизированных антигеном из *A. galli*, зависит от количества витамина А, поступающего с пищей в период иммунизации.

Активное участие витамина А в синтезе антител косвенным образом подтверждается данными по проницаемости кутикулы *A. galli* по отношению к йоду, полученными А. В. Павловым и Л. А. Кошкиной. Из работ иностранных ученых известно, что антитела каким-то образом (прямо или косвенно) оказывают влияние на изменение проницаемости кутикулы нематод. Проведенные исследования позволили получить предварительные данные, которые показывают, что при введении в организм инвазированных цыплят витамина А проницаемость кутикулы *A. galli* увеличивается по сравнению с аскаридиями у хозяев, которые не получали витамин А.

В. М. Вадимов (1962) провел исследования форм витамина D и кальциевого обмена у животных, пораженных гельминтами.

В. М. Вадимов и Л. В. Пискунова (1962—1966) показали, что следствием ларвального аскаридоза у крыс является развитие рахита, который устраняется включением в диету крыс витамина D₂. Своевременное введение в диету крыс витамина D₂ снижает у них количество мигрирующих личинок. Эти же исследователи установили, что у цыплят, получавших рахитогенную диету, повышается заражаемость аскаридиями.

Для более глубокого решения вопроса о том, играет ли витамин D₂ роль в защитной функции организма и какова эта роль, проводились исследования по изучению кальциевого обмена у пораженных животных и влияния различных дозровок витамина D₂ на течение инвазионного процесса и формирование иммунитета при гельминтозах.

К настоящему времени отечественными и зарубежными исследователями изучены отдельные стороны обмена веществ у ряда гельминтов. В частности, изучены основные пути обмена углеводов, окислительные процессы, состояние белкового обмена и другие вопросы. Естественно, что изучение обмена веществ нельзя отрывать от проблемы проницаемости клеточных мембран и покровных тканей животных, так как синтез белка в клетках определяется в первую очередь активным транспортом составляющих его компонентов. Исследование механизма проницаемости покровных тканей гельминтов важно также и в связи с изучением обоснованных и целенаправленных действий антигельминтиков. В связи с этим сотрудниками Лаборатории А. В. Павловым и Л. А. Кошкиной начато изучение особенностей проницаемости кутикулы нематод (*Ascaridia galli* и *Heterakis gallinarum*) на различных этапах развития паразитов по отношению к йоду.

Установлено, что проницаемость кутикулы *A. galli* и *H. gallinarum* зависит от возраста паразита. Молодые формы аскаридий и гетераксов более устойчивы к пропикновению йода через кутикулу, чем взрослые. В основе таких изменений лежат, по-видимому, морфологические и биохимико-физиологические особенности, свойственные определенным стадиям развития нематод.

Подмечена зависимость проницаемости кутикулы *A. galli* от сезона года. Установлено, что проницаемость кутикулы аскаридий по отношению к йоду выше в весенне-летний период, чем в осенне-зимний.

Представляет интерес изучение особенностей основных путей обмена углеводов, окислительно-восстановительных процессов, характеристики белковых компонентов, их аминокислотных составов, конечных продуктов обмена и некоторых других вопросов. Многие аспекты белкового обмена у гельминтов, в частности питание и механизм транспорта аминокислот, до сих пор не изучены. В частности, присутствие гельминтов в кишечнике, очевидно, оказывает неблагоприятное влияние на утилизацию незаменимых аминокислот — важнейших компонентов питания. В настоящее время для некоторых млекопитающих и человека известна потребность не только в необходимом количестве белка для жизнедеятельности организма, но и, главным образом, в обеспечении качества белка с определенным соотношением десяти незаменимых аминокислот. Для паразитических червей неизвестна специфика потребления аминокислот. Потребляют ли они все незаменимые аминокислоты или некоторые из них? Могут ли они существовать на неполноценной по белку среде? Тем более что одна из жизненно важных аминокислот для человека (триптофан) не найдена у гельминтов. Неясна возможность потребления гельминтами неразщепленного белка. Принимая во внимание выделение на поверхности гельминтов ингибитора трипсина, представляет интерес определение протеолитической активности кутикулы.

При исследованиях взаимодействий гельминта с организмом хозяина весьма важно изучить азотистый обмен, в частности процессы, связанные с секрецией эндогенного белка и аминокислот, регулирующих аминокислотный состав в полости кишечника. Исследование роли отдельных аминокислот и различных белков в жизнедеятельности гельминтов может способствовать разработке наилучших условий действия антигельминтиков *in vivo*, а также созданию полноценной среды культивирования *in vitro* (для исследовательских целей).

Известно, что активный транспорт веществ связан с аэробными условиями, а для большинства видов гельминтов характерно преимущественно анаэробное существование. Тем не менее в последнее время встречаются указания о том, что гельминты нуждаются в небольшом количестве кислорода, используя для этой цели слизистую оболочку кишечника.

Тем самым вопрос о возможности активного или диффузионного транспорта аминокислот у гельминтов пока не выяснен. Можно предположить, что проницаемость кутикулы и функция естественных отверстий в пропикновении веществ характеризуются различными механизмами, направленными к обеспечению процесса переноса аминокислот. В пользу представления о транспорте аминокислот как активного биохимического процесса свидетельствует ряд факторов: избирательный транспорт L-изомеров, необходимость аэробных условий, конкурентные взаимоотношения, роль АТФ, торможение транспорта 2,4-динитрофенолом (ингибитор окислительного фосфорилирования). Принято считать, что активный транспорт веществ связан с образованием промежуточных соединений и активностью определенных ферментов типа пермеаз. Диффузия является мономолекулярным процессом, который характеризуется низким температурным коэффициентом и специфической энергией активации. Однако

С изучением функций нервной системы гельминтов тесно связано определение тех биологически активных веществ, которые принимают участие в деятельности нервной и мышечной систем паразитических червей. Среди этих веществ определенным интерес, в частности, представляет серотонин, обнаруженный в нервной ткани различных животных. В соответствии с этим в Лаборатории проведены исследования по определению серотониноподобных веществ у разных представителей гельминтов. Было показано, что ацетоновые экстракты из тела лигулы и аскариды (С. П. Александрюк), фасциолы, дикроцеллума и аскаридий (З. С. Долгун) содержат вещества, вызывающие сокращение атропинизированного препарата из стенки желудка крысы. Эффективность экстрактов из лигул и аскарид повышается при инкубации гомогенатов с раствором индопана и с раствором 5-окситриптофана в присутствии пиридоксина. На этом основании С. П. Александрюк считает, что изучаемые ею гельминты содержат серотонин и ферменты, осуществляющие его синтез и распад (5-окситриптофандекарбоксилазу и моноаминоксидазу). Снижение эффективности экстракта из нервной и мышечной тканей аскаридий, наблюдавшееся в опытах З. С. Долгун, после обработки тест-препарата цепенитом, также дает основание считать, что испытывавшийся экстракт содержит серотониноподобное вещество.

На основании опытов по изучению роли серотонина в регуляции двигательной активности лигул и аскарид С. П. Александрюк пришла к выводу о том, что серотонин оказывает действие на различные первичные структуры и мускулатуру. При этом отмечены некоторые различия в реакциях аскарид и лигул.

Помимо указанных исследований, в последнее время в Лаборатории проводятся эксперименты по выявлению системы ацетилхолин — холинэстераза в нервной и мышечной тканях гельминтов. Предварительные данные, полученные гистохимическим методом с использованием в качестве субстрата ацетилтхолина, показали интенсивную окраску нервного кольца, сократимой части соматической мускулатуры и мест схождения плазматических отростков мышц к нервным стволам у аскаридий. Значительно менее интенсивная окраска наблюдается при использовании бутирилтхолина. Эти данные позволяют предположить, что у аскаридий в нервной и мышечной ткани содержится специфическая и неспецифическая холинэстераза (Б. А. Шишов, А. К. Чупров).

Дальнейшее развитие исследований по изучению структуры и функций нервной системы гельминтов, а также по выяснению биологически активных веществ, которые определяют ее активность, важно как в плане общих исследований нейробиологии, так и в практических целях борьбы с гельминтозами.

ИЗУЧЕНИЕ ИММУНИТЕТА ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗАХ

В течение ряда лет в Лаборатории проводится изучение иммунитета при гельминтозах, в основном на лабораторных животных и домашних птицах (Н. П. Шихобалова).

За истекший период изучались явления естественного и приобретенного иммунитета при трихинеллезе и трихоцефалезе (на лабораторных животных), аскаридозе, сингамозе и гетеракидозе (на цыплятах).

В процессе исследований много внимания было уделено установлению некоторых закономерностей течения инвазии при интенсивном и слабом заражении животных. На примере указанных лабораторных моделей: было установлено, что чем массивнее инвазия, тем меньший процент гельминтов достигает половозрелого состояния, тем медленнее происходит их

развитие, меньше их средние размеры и короче срок жизни в организме хозяина, тем меньше среднее число яиц, откладываемых одной самкой (овуляторная функция самок понижена). Угнетенное состояние гельминтов, в основном, вызывается, очевидно, формирующимся в организме иммунитетом.

Изучение естественного и приобретенного иммунитета дает возможность более тонко разобраться в течении инвазионного процесса у хозяев различных видов (пород, конституций), различного пола, возраста, а также хозяев, характеризующихся индивидуальными особенностями физиологического состояния (питание, состояние нервной системы, сопутствующие заболевания и др.).

Явления возрастного иммунитета изучались на мышах, инвазированных власоглавами, а также на цыплятах, инвазированных аскаридиями и сингамусами. Вторичный иммунитет, формирующийся в результате первичной инвазии, изучался при трихинеллезе, трихоцефалезе, аскаридозе, сингамозе, гетеракидозе.

В процессе изучения приобретенного иммунитета на указанных выше экспериментальных моделях наблюдали следующие его проявления: уменьшение интенсивности инвазии; уменьшение размеров паразитов; замедленное развитие гельминтов; неспособность гельминтов развиваться до половозрелого состояния; сокращение срока жизни; сокращение срока яйцекладки и уменьшение количества выделяемых яиц.

На примере двух видов сингамусов (*Syngamus skrjabinomorpha* и *S. trachea*) показаны явления специфичности приобретенного иммунитета.

В результате первичного заражения *S. skrjabinomorpha* у цыплят развивается приобретенный иммунитет, который оказывается резко выраженным при вторичном заражении их тем же видом сингамусов и слабо выраженным при заражении их *S. trachea*.

В организме иммунного хозяина, как известно, вырабатываются антитела. Преципитаты были выявлены в виде микропреципитатов на личинках трихинелл, а также сингамусов, помещенных в соответствующую антисыворотку. На экспериментальных животных (мышах) была подтверждена возможность искусственной иммунизации их антигенами, приготовленными из личиночных форм трихинелл. На указанных выше экспериментальных животных было показано, что напряженность иммунитета зависит как от дозы инвазионного материала (яиц, личинок), вводимого при первичном заражении, так и от физиологического состояния животного-хозяина.

Изучению подвергались различные факторы, влияющие на формирование иммунитета. Особого внимания, в соответствии с данными литературы, заслуживает фактор питания. Многочисленными экспериментальными исследованиями (зарубежных и советских ученых) установлено, что резистентность к гельминтам снижается при белковом голодании, недостатке витаминов, некоторых минеральных солей и других жизненно важных ингредиентов.

Лаборатория поставила задачу изучения роли витамина А, а позднее и витамина D в течении инвазии при гельминтозах.

В 1950 г. Н. П. Шихобалова (совместно с биохимиком Научно-исследовательского института птицепромышленности Л. И. Кустовой) выявила роль витамина А в течении инвазионного процесса при аскаридозе цыплят. Было установлено, что аскаридии влияют на запасы витамина А в печени цыплят. При этом чем большее число аскаридий развивается в организме цыплят, тем сильнее истощаются запасы витамина А в печени. Влияние аскаридий на запас витамина А в печени цыплят было прослежено Н. П. Шихобаловой, Л. И. Кустовой и А. М. Косиловой в опытном хозяйстве Института птицепромышленности.

Авторы установили, что запасов витамина А в печени цыплят, спонтанно инвазированных аскаридиями, оказывается значительно меньше, чем у цыплят неинвазированных. Наблюдение это касается как цыплят, получавших полноценное витаминное питание, так и содержащихся на безвитаминном рационе. Снижение запасов витамина А у цыплят может быть вызвано паразитированием даже небольшого числа аскаридий.

После некоторого перерыва в Лаборатории возобновилось изучение роли витаминов в течении инвазионного процесса при аскаридозе и роли витамина А в формировании иммунитета.

В настоящее время эти исследования проводит З. К. Леутская, которой выполнена серия работ с целью изучения роли витамина А в процессе формирования иммунитета у цыплят к *Ascaridia galli*. Ее работы освещены в разделе, посвященном биохимии гельминтов, так же как и результаты исследований роли витамина D₂ при формировании иммунитета у цыплят к аскаридиям (В. М. Вадимов и Л. В. Пискунова).

В связи с общим широким развитием радиобиологических исследований за последние 10—15 лет возрос интерес и к изучению возможностей использования радиоактивных излучений в целях воздействия на жизнеспособность гельминтов в организме хозяина и во внешней среде и тем самым к использованию радиации в целях профилактики гельминтозов.

Привлекла внимание исследователей и возможность использования ионизирующей радиации для решения некоторых вопросов теории и практики иммунитета при гельминтозах. В Лаборатории проведены опыты (Н. П. Шихобаловой) иммунизации цыплят к аскаридиям путем заражения их инвазионными личинками, инактивированными ионизирующей радиацией (лучи Рентгена).

Установлено, что наиболее эффективна доза радиации, которая не позволяет гельминтам развиваться до имагинального состояния и в то же время не настолько велика, чтобы препятствовать развитию личиночных форм, которые могут оказывать антигенное воздействие на организм хозяина. В таком случае может быть достигнуто определенное иммунологическое состояние (вторичное) хозяина без его выраженного переболевания.

Н. П. Шихобалова и Л. С. Паружинская (1963) провели опыт иммунизации цыплят ослабленными личинками аскаридий и мышей личинками власоглава. Им было установлено, что у цыплят, зараженных инвазионными формами аскаридий, подвергнутыми действию ионизирующей радиации, формируется иммунитет, который при последующем заражении цыплят нормальными, необлученными личинками проявляется более или менее резким сокращением числа развивающихся паразитов.

Облучение производили дозой в 15 000 p, вызывающей резкую инактивацию личинок аскаридий, которые, начав развиваться в организме хозяина, в большом проценте покидают его, не достигнув половозрелого состояния.

Опыты иммунизации лабораторных животных личинками власоглава, инактивированными ионизирующей радиацией, позволили Н. П. Шихобаловой и Л. С. Паружинской прийти к следующему заключению.

У мышей, зараженных инвазионными личинками власоглава (*Trichocephalus muris*), подвергнутыми действию ионизирующей радиации в дозах свыше 3000—4000 p, паразиты проходят только первые стадии развития и выделяются, не завершив онтогенеза. При этом у мышей формируется относительный иммунитет, который при последующем заражении нормальными, необлученными личинками проявляется более или менее резким сокращением числа развивающихся паразитов.

Как известно, напряженность формирующегося иммунитета при гельминтозах в большой степени зависит от интенсивности первичной инва-

зии. Тем самым при иммунизации инактивированными личинками несомненную роль играет доза ионизирующей радиации, примененная при облучении личинок нематод перед их введением в организм хозяина.

Полученные результаты показали, что и при трихоцефалезе, как и при других нематодозах, иммунитет может формироваться в результате паразитирования личиночных или юных форм, не достигших половой зрелости.

Установлено, что для облучения инвазионных яиц (личинкок) власоглава в целях иммунизации ими животных должна быть применена доза значительно меньшая (около 3000 p), чем доза, применяемая для инактивации личинок стронгилят и аскаридат.

Н. П. Шихобаловой произведен анализ литературного (советского и зарубежного) материала по проблеме иммунитета при гельминтозах. В 1947 г. этот материал как отдельная глава был включен в ее докторскую диссертацию, а в 1950 г. ею была опубликована книга «Вопросы иммунитета при гельминтозах». Позднее соответствующие обзоры по отдельным актуальным проблемам иммунитета при гельминтозах были опубликованы Н. П. Шихобаловой совместно с Е. С. Лейкиной (1961). В последнем из этих обзоров (1967 — в печати, в томе IX многотомника по инфекционным заболеваниям, посвященном вопросам паразитологии) детальнее, чем в прежних работах, дан анализ вопросов о природе и механизме иммунитета при гельминтозах и современное представление о роли аллергии в течении гельминтозов. Подробный обзор и анализ работ, выполненных советскими исследователями (составленный Н. П. Шихобаловой), опубликован в 1967 г. в третьем томе монографии «Строительство гельминтологической науки и практики в СССР» (авторы акад. К. И. Скрибин, Н. П. Шихобалова, В. А. Гефтер и Е. Е. Шумакович).

Несомненно, что вопросы иммунитета при гельминтозах должны изучаться и в дальнейшем. Наиболее актуальные из них следующие: 1) изучение иммунитета (естественного и приобретенного) и аллергии при гельминтозах; 2) изучение факторов, влияющих на течение инвазионного процесса, путем воздействия на организм хозяина в целях повышения его сопротивляемости; 3) изучение природы и механизма иммунитета при тканевых и энтеральных гельминтозах; 4) изучение антигенных свойств гельминтов, выделение видоспецифических фракций; 5) изучение формирования антител и их взаимодействия с антигенами; 6) изучение иммунодиагностики гельминтозов; 7) изучение методов искусственной иммунизации (вакцинация, серотерапия) и иммунотерапии при гельминтозах.

Естественно, что все исследования должны быть сопряжены с изучением физиологических особенностей и биохимических процессов гельминтов на всех фазах их развития в организме хозяина. Эти исследования не должны быть оторваны от биохимических процессов, протекающих в организме, пораженном гельминтами.

Экспериментальные исследования последних лет говорят о том, что без тщательного изучения вопросов физиологии гельминтов нельзя понять механизма иммунитета.

Намечаемые исследования в области изучения разнообразных сторон взаимодействия в системе хозяин — гельминт несомненно должны проводиться с использованием современных биологических и, в частности, иммунологических методов исследований (меченые атомы, ионизирующая радиация, электрофорез и многие другие). Нет сомнений, что изучение вопросов иммунитета и аллергии при гельминтозах и применение иммунологических методов в практике окажут реальную помощь медицине и ветеринарии в мероприятиях по борьбе с гельминтозами человека и сельскохозяйственных животных.

ИЗУЧЕНИЕ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ЯИЦ И ЛИЧИНОК ГЕЛЬМИНТОВ

Исследования по изучению действия ионизирующего облучения на эмбриональное и постэмбриональное развитие гельминтов проводится в Лаборатории с 1956 г. В течение первых нескольких лет исследования проводились совместно с Институтом биофизики АН СССР (проф. Я. Л. Шехтман). Первые 2 года в них принимала участие З. Г. Василькова (сотрудник Института медицинской паразитологии и тропической медицины им. Е. И. Марциновского).

Основной задачей изучения радиочувствительности яиц гельминтов являлось получение данных, необходимых при решении вопроса о возможности использования ионизирующей радиации для дегельминтизации некоторых объектов внешней среды (в частности, дегельминтизации сточных вод). Одновременно возник вопрос и о возможности использования ионизирующей радиации для обезвреживания мясных продуктов, пораженных личиночными формами гельминтов. В этом плане Лабораторией была проведена серия работ:

а) по изучению действия ионизирующей радиации на личинки трихинелл;

б) по изучению радиочувствительности яиц нематод различных систематических групп.

Изучение действия ионизирующей радиации на личинки трихинелл. Вопросом использования ионизирующей радиации в целях обеззараживания свинины, пораженной личинками трихинелл, зарубежные исследователи занимаются последние 10—15 лет.

Н. П. Шихобалова, Е. М. Карманова и Я. Л. Шехтман (1957, 1958) провели ряд исследований по изучению действия ионизирующей радиации (лучи Рентгена и гамма-лучи кобальта-60) на личинок трихинелл. Облучению подвергались как личинки, выделенные из мышц, так и личинки в мышцах (в срезах) искусственно инвазированных лабораторных животных (мышей). После облучения личинок скормливали лабораторным животным (мышам), которых вскрывали в различные сроки, в зависимости от цели опыта.

Установлено, что личинки трихинелл, облученные дозой, превышающей 9 тыс. р, лишаются способности развиваться до половозрелого состояния в кишечнике экспериментальных животных (белых мышей). Личинки, облученные в дозах 4000—5000 р, развиваются в значительно меньшем проценте (в 2—3 раза), чем необлученные. При этом личинки-самцы более чувствительны к действию ионизирующей радиации, чем личинки-самки. Длительность жизни кишечных трихинелл сокращается с увеличением дозы ионизирующей радиации. При дозе, равной 7000 р (и большей), трихинеллы выделяются из организма мышей в течение первых двух суток, как правило, не достигнув половозрелого состояния. Наблюдаются задержка в развитии и уменьшение размеров кишечных трихинелл, полученных из облученных личинок. На 8-й день после заражения длина половозрелых самок трихинелл, развившихся из личинок, облученных 2000 р, составляла 79%, а 4000 р — 73% длины самок контрольных животных. Ионизирующая радиация подавляет продуктивную способность трихинелл. Самки, развившиеся из личинок, облученных дозой 5000 р, почти все оказываются лишенными сформированных эмбрионов.

С увеличением дозы ионизирующей радиации (в пределах 2000—5000 р) снижается число самок, развивающихся до половозрелого состояния; уменьшается процент самок, содержащих сформированных эмбрио-

нов (увеличивается процент стерильных), среднее число эмбрионов на одну самку. Сокращается период выделения самками личинок.

В итоге с увеличением дозы облучения личинок, вводимых при заражении мышей, уменьшается число мышечных трихинелл. В мышцах животных, получавших личинки, облученные дозой 5000 р, оказывается лишь небольшое число личинок, а у животных, зараженных личинками, облученными большей дозой (7000—9000 р), мышечные трихинеллы практически вовсе не обнаружены.

У экспериментальных животных в результате инвазии личинками трихинелл, облученных стерилизующей дозой (5000 р), может развиваться явление кишечного трихинеллеза без последующего мышечного.

Изучение радиочувствительности яиц паразитических нематод. В Лаборатории проведены работы по изучению действия ионизирующих излучений на эмбриональное и постэмбриональное развитие нематод различных систематических групп (Н. П. Шихобалова): аскаридат (*Ascaris lumbricoides*, *A. suum*, *Ascaridia galli*), трихоцефалат (*Trichocephalus muris*), стронгиллат (*Syngamus trachea*), оксипурат (*Heterakis gallinarum*). Для исследования были выбраны яйца тех видов гельминтов, на которых можно в лабораторных условиях проводить наблюдения за действием ионизирующей радиации не только на последующее эмбриональное, но и на постэмбриональное развитие.

Облучение производилось лучами Рентгена (от аппарата РУП-200) и гамма-лучами кобальта-60 (от аппарата ГУБЭ-800). (Дозиметрия при облучении лучами рентгена производилась поинтегральным методом с пересчетом по закону обратных квадратов.)

В качестве критериев радиочувствительности яиц были приняты следующие показатели.

1. Снижение процента яиц, в которых после облучения завершается эмбриональное развитие. При этом учитывали процент гибели яиц на разных стадиях развития.

2. Сроки развития эмбрионов в яйцах, подвергнутых облучению.

3. Снижение миграционной способности личинок, развивающихся в облученных яйцах (опыты на мышах, инвазированных облученными яйцами аскарид).

4. Степень угнетения постэмбрионального развития гельминтов в definitivoном хозяине, зараженном облученными яйцами или личинками.

Результаты этих исследований можно суммировать следующим образом.

1. Радиочувствительность яиц гельминтов повышается с увеличением дозы радиации. В облученных яйцах в меньшем проценте завершается эмбриональное развитие и темпы его замедляются.

Яйца аскарид и аскаридий, облученные до начала дробления в дозе 15—25 тыс. р, развиваются до стадии инвазионной личинки приблизительно в 50%, а после облучения дозами, большими 40 тыс. р, развиваются лишь единичные яйца. Яйца власоглавов (*Trichocephalus muris*) обладают несколько более высокой радиочувствительностью. После облучения яиц 15 тыс. р эмбриональное развитие завершается в среднем в 28%, дозой в 20 тыс. р — в 14%, а в 30 тыс. р — лишь 2—3%. Яйца сингамусов, выделенные из свежих фекалий цыплят, обладают еще более высокой чувствительностью. 50% яиц погибают, не достигнув инвазионной стадии уже после облучения дозой в 4 тыс. р, а после облучения 15 тыс. р практически погибают все яйца.

2. При облучении яиц, еще не приступивших к дроблению, относительно большими дозами ионизирующей радиации (50—100 тыс. р) зародыш, как правило, совершает первые фазы дробления, после чего развитие останавливается и яйца дегенерируют.

3. Яйца гельминтов наиболее чувствительны к действию ионизирующей радиации на стадии морулы и бластулы.

4. Инвазионная способность личинок аскарид и аскаридий, развившихся в облученных яйцах, как правило, оказывается значительно ослабленной в отличие от личинок власоглавов, жизнеспособность которых не снижается.

5. Облучение яиц с завершеным эмбриональным развитием снижает жизнеспособность паразитов, развивающихся в организме хозяина. При этом личинки аскарид, развившиеся в яйцах, облученных на стадии зиготы, и скормленные экспериментальным животным, оказываются несколько менее жизнеспособными (судя по их миграционной способности), чем личинки, вылупившиеся из инвазионных яиц, облученных непосредственно перед заражением животных.

Степень угнетения постэмбрионального развития аскаридий после облучения яиц на стадии зиготы и стадии инвазионной личинки оказывается приблизительно одинаковой. Иногда наблюдали несколько более высокую жизнеспособность паразитов, развивавшихся из личинок, облученных непосредственно перед заражением цыплят. Наблюдение за постэмбриональным развитием власоглавов показало, что сформированные личинки обладают более высокой радиочувствительностью, чем яйца на стадии зиготы.

6. Личинки-самки у большинства видов гельминтов, видимо, обладают более низкой радиочувствительностью, чем самцы. Наблюдения, проведенные за постэмбриональным развитием аскарид и сингамусов, показывают, что соотношение между количеством развивающихся самцов и самок меняется в сторону увеличения числа самок. Аналогичные данные были нами получены и при заражении мышей, облученных личинками трихинелл (Шихобалова, Карманова и Шехтман, 1958). Подобных изменений в соотношении между количеством развивающихся самцов и самок у власоглавов не отмечено.

Совместно с Институтом биофизики АН СССР (проф. А. А. Нейфах) Лабораторией проведено изучение действия больших доз ионизирующей радиации на яйца нематод (аскаридат). А. А. Нейфах и И. Т. Расс (1960) установили, что морфогенетическая функция ядер яиц у *Ascaris suum* начинается после первого деления дробления, на стадии двух бластомеров.

К. Б. Вольнская (1964) провела соответствующие опыты с яйцами *Parascaris equorum* и показала, что у яиц лошадиной аскариды морфологическая функция ядер начинается перед третьим делением дробления, со стадии восьми бластомеров, и приводит к остановке развития не позднее чем на следующей стадии. Таким образом, начало морфогенетической активности ядер *P. equorum* (четыре — восемь бластомеров) происходит на более поздней стадии, чем у *A. suum* (два — четыре бластомера). Эти исследования представляют безусловный теоретический интерес.

Лабораторией было проведено изучение отдаленного действия ионизирующей радиации.

Н. П. Шихобалова и Л. С. Паружинская-Корсак провели исследование отдаленного влияния ионизирующего облучения гельминтов в ряде последующих поколений (на примере *Ascaridia galli* у цыплят и *Trichicephalus muris* — у мышей). Получены данные, показывающие, что облучение яиц аскаридий и власоглавов оказывает не только непосредственное отрицательное воздействие на развитие яиц, подвергавшихся облучению, но и на жизнеспособность (эмбриональное и постэмбриональное развитие) гельминтов в ряде последующих поколений (до 4-го).

Ионизирующая радиация (в дозах, при которых приблизительно 50% яиц оказываются нежизнеспособными) значительно более сильно действует на развитие аскаридий в последующих поколениях, чем на развитие власоглавов.

Показано повышение радиочувствительности яиц на примере аскаридий при облучении в ряде последующих поколений.

При решении вопроса о возможности использования ионизирующей радиации для дегельминтизации объектов внешней среды следует учитывать отдаленное действие ионизирующей радиации на жизнеспособность гельминтов и повышение радиочувствительности яиц гельминтов при облучении в ряде последующих поколений.

Несомненно, что результаты изучения действия радиоактивности излучений на яйца и личинки гельминтов представляют и немалый теоретический интерес, поскольку они дают ценный материал для решения общих вопросов действия ионизирующей радиации на животный организм.

Следует расширить исследования по изучению действия ионизирующей радиации на различных видах гельминтов (нематод, трематод, цестод), проследив за влиянием радиации не только на эмбриональное, но и на постэмбриональное развитие исследуемых объектов, и не только непосредственно после облучения, но и в последующих поколениях. Нужны исследования по изучению механизма действия радиации, по вопросам восстановления жизнеспособности облученных яиц или личинок и по ряду других проблем, имеющих теоретическое и практическое значение.

А. А. ПАРАМОНОВ, П. С. КРЫЛОВ, С. Г. МЮГЕ,
Е. С. ТУРЛЫГИНА

ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ПО ФИТОГЕЛЬМИНТОЛОГИИ (1952—1967)

С 1952 г. в Лаборатории возникла группа фитогельминтологов. С первых лет работы в их исследованиях доминировал экологический подход к изучению фауны, таксономии, морфологии гельминтов растений.

А. А. Парамоновым (1952) была разработана схема экологического группирования фитонематод на основе их отношения к растению-хозяину. Он пришел к выводу, что, поскольку нематодное население растений образует динамически развивающийся биоценоз, в котором принимают участие также и другие группы организмов, в частности бактерии и грибы, необходимо полное изучение нематодологической фауны растений. Различные группы фитонематод, заселяющих ткани растений, играют в них различную роль и далеко не равнозначно воздействуют на растение.

Нематоды, поселяющиеся в растительных тканях, становятся жизненными формами, населяющими живую, реагирующую, изменяющийся биотоп — среду своеобразного биоценоза, в котором действуют живые растительные ткани, населяющие их бактерии, грибы и нематоды. Этот комплекс живет и взаимодействует, он же определяет и природу всех групп нематод растений.

Все группы фитонематод биоценологически связаны с растением, и каждая из них играет конкретную роль на различных фазах болезней растений и в их последствиях. Кроме того, входя в состав биоценологических комплексов, эти группы нематод, очевидно, характеризуются подлежащими изучению формами взаимных связей.

На основе этого теоретического исследования строилась вся последующая работа фитогельминтологов Лаборатории и развивались различные направления фитогельминтологических исследований: по таксономии и фаунистике фитонематод, их морфологии, экологии, филогении, физиологии, биохимии и по разработке научно обоснованных методов борьбы с фитогельминтами.

Фаунистические исследования были подчинены идее, согласно которой нематодное население растений должно изучаться в его развитии на протяжении всей вегетации. Предполагалось, что изучение фауны фитонематод культурных растений в развитии позволит установить конкретные закономерности динамики фауны. При этом предполагалось, что если изучение динамики фауны фитонематод будет сопровождаться параллельной регистрацией изменений биотических и абиотических условий вегетации растений, то сопоставление этих условий с процессами динамики фауны позволит накопить некоторые данные о факторах динамики, т. е. создать условия для выяснения элементов теории прогнозов численности фитоне-

матод. Вместе с тем изучение фауны в динамике позволяло ближе подойти к вопросам экологии отдельных видов фитонематод, поскольку они прослеживаются на протяжении всей вегетации.

А. А. Парамоновым были предложены принципы нового метода фаунистических исследований, получившего наименование «стационарного» метода изучения динамики фауны фитонематод.

Этот метод впервые применен в фаунистических исследованиях И. А. Барановской, П. С. Крыловым, И. М. Судаковой.

В результате изучения стационарным методом фауны нематод сельскохозяйственных растений на зерновых культурах (пшеница, овес, рожь, ячмень, кукуруза) было зарегистрировано около 300 видов, на овощных (капуста, помидоры, огурцы, морковь, лук) — свыше 250 видов, на картофеле — более 200 видов. При этом выявлено и описано 25 новых видов фитонематод.

Накопление данных о динамике фауны фитонематод имеет большое значение в создании предпосылок к изучению важной проблемы прогнозирования численности фитонематод и определению закономерностей сукцессий видов и экологических групп этих животных в процессах развития фитогельминтозов.

Так, Элиава (1961) показал, что наблюдаются определенные соотношения между развитием галлового нематодоза и фауны нематод-эусапробионтов.

Одним из интересных аспектов «стационарного» метода является возможность определения конкретных типов заселенности растений фитонематодами. Существуют конкретные корреляции между типом заселенности растений нематодами и состоянием поля. Были установлены три типа заселенности растений нематодами (Крылов, 1962; Парамонов, 1962), а именно: а) первичный гетеротопический, б) вторичный гетеротопический и в) монотопический. Первичный тип гетеротопической заселенности характерен для здорового поля. В здоровых растениях представлены все экологические группы фитонематод — эусапробионты, девисапробионты, фитогельминты и параризобионты (Парамонов, 1952).

Вторичный тип гетеротопической заселенности имеет двойное происхождение. В одних случаях он возникает в результате развития микозов и бактериозов, в других его источником может быть фитогельминтоз, в частности в тех случаях, когда он способствует развитию некрозов, которые становятся фактором привлечения в растительную ткань эусапробионтов, преимущественно из семейства рабдитид. Монотопический тип заселенности наблюдается в случаях развития какого-либо фитогельминтоза. Так, в луковичах луков, на начальных стадиях дитилеихоза, ткани заселяются популяцией *Ditylenchus dipsaci* — взрослыми самцами и самками, а равно и личинками. Рано или поздно монотопический тип заселенности переходит во вторичный гетеротопический, завершающийся распадом растительных тканей.

В анализе этих вопросов большую роль играет проблема экологической классификации фитонематод.

При изучении нематод растений экологическая классификация приобретает известное значение в оценке и анализе нематодных поражений растений и в определении характера заболевания.

При нахождении в тканях растений фитогельминта специфического патогенного эффекта следует ожидать типичного фитогельминтоза. Если, например, в растительных тканях обнаруживаются представители семейств афеленихид, афеленихидид или неотиленихид, в большинстве случаев, при отсутствии фитогельминтов специфического патогенного эффекта, можно предполагать заболевание инфекционного происхождения. Реше-

ние этих вопросов облегчается в случаях, когда используется метод, основанный на изучении процессов в динамике. В связи с этим необходим иной принцип изучения фитогельминтозов, особенно когда вопрос идет о нематодных заболеваниях подземных растительных органов, контактирующих с многочисленными почвенными организмами.

Новый подход к изучению подобных фитогельминтозов связан с идеей рассмотрения соответствующих фитогельминтозов как специфических биоценоотических процессов, в которых провоцирующую роль играет конкретный фитогельминт, тогда как вслед за специфическим поражением в ткани растений возникают очаги инфекции, развиваются сапробиотические (некротические) процессы и проникают сапробиотические нематоды. Фитогельминтоз в этих случаях осложняется, и конечная гибель растения определяется уже не только первичным фитогельминтозным поражением, но и развивающимися на его почве последующими процессами, возникшими под влиянием взаимодействующих соучастников сложного биоценоотического целого.

Первым исследованием такого рода в Лаборатории была работа Т. В. Покровской (1961, 1963, 1964), показавшая, что мелойдогиноз в тепличных условиях протекает по типу биоценоотического процесса, начальным звеном которого является галловая нематода, а конечным — различные группы сапробиотических нематод, в их связях с бактериальной и микозной флорой.

Исследования Т. В. Покровской показали, что мелойдогиноз как процесс несводим только к галловой нематоды и что вопрос идет о биоценоотическом процессе, в котором последовательно участвуют и другие фитонематоды. Ряд закономерностей распространения мелойдогиноза в теплицах органически связан с биоценоотической природой мелойдогиноза.

Эти данные с очевидностью указывают на сложность процессов фитогельминтозов подземных растительных органов. Однако не исключено, что подобная постановка проблемы окажется приложимой и к фитогельминтозам зеленых органов и гаметофита растений.

Одним из основных направлений в деятельности фитогельминтологов Лаборатории являются исследования по вопросам борьбы с фитогельминтозами.

В современной фитогельминтологии борьба с фитогельминтами ведется преимущественно в межвегетационные периоды, поскольку большинство наиболее эффективных нематодных препаратов, летально воздействующих на паразитов, в то же время убивают и растение. Усилия фитогельминтологов Лаборатории, занимающихся разработкой мер борьбы с фитогельминтозами, были направлены на поиск возможности воздействия на фитогельминтов в ходе самой вегетации веществами, которыми можно было бы подавить фитонематод, но не убивать растение. Были разработаны понятия о нематостатических веществах терапевтического действия и, в частности, аналогичных бактериостатическим, подавляющих потенцию размножения фитогельминтов. В исследовании этого вопроса работы велись *in vitro* и *in vivo*. В частности, Е. С. Турлыгиной было показано, что аммиачная селитра, некоторые микроэлементы и другие химические вещества оказывают угнетающее действие на половую функцию галловых нематод (количество яиц в матках резко снижается).

Параллельно с описанными работами возникла необходимость изучения реакций растений на фитогельминтов. С одной стороны, представлялось существенно важным выяснить, какова физиология растений, пораженных фитогельминтозами. С другой стороны, большое растение было использовано как зеркало, позволяющее видеть механизм вредоносного действия фитогельминтов на растения. Эти вопросы решались двумя

фитогельминтологами: Е. С. Турлыгиной, изучавшей физиологию больного растения, и С. Г. Мюге, который исследовал физиологию питания фитогельминтов.

С. Г. Мюге установил, что фитогельминты обладают внекишечным пищеварением. Это открывало возможность начать поиски факторов, ингибирующих экзоферменты нематод в растении, т. е. разрушить наиболее важное звено в цепи взаимоотношений паразита с хозяином. Чтобы избежать случайности в характеристике ферментативной функции того или иного вида фитогельминта, необходимо было проследить закономерности развития экскреторно-ферментативной функции фитонематод. Опираясь на схему эволюции фитонематод, предложенную А. А. Парамоновым (1954), С. Г. Мюге показал, что ферменты, катализирующие углеводное питание, варьируют у разных видов фитонематод. Но всем изучавшимся видам нематод свойствен протеолитический фермент типа катепсина, активность которого связана с наличием определенных донаторов водорода, активирующих этот фермент и одновременно играющих важную роль в дыхании растений. Воздействуя на дыхательный аппарат растения, оказалось возможным воздействовать и на протеолитическую активность гельминтов, что позволило снизить его патогенный эффект, вызвать голодание паразита и снизить его половую продуктивность.

Для изучения целенаправленных основ терапии растений было необходимо также рассмотреть физиологию фитогельминтов в онтогенезе. В этом направлении большую работу проводит Н. А. Костюк, которая детально изучила вопросы физиологии онтогенеза и анабиоза пшеничной утрицы. Было установлено, в частности, что на протяжении онтогенеза в организме пшеничной нематоды дважды происходят глубокие биохимические изменения, в результате которых сильно изменяется физиологическое состояние нематод. В период этих биохимических изменений нематоды наиболее чувствительны к воздействию неблагоприятных внешних условий.

Установлено также, что в состоянии анабиоза в организме пшеничной и других нематод (луковый дитилеух, овсяная нематода и др.) происходит гликолиз простых сахаров. Поэтому следует ожидать хороших результатов от применения ингибиторов гликолиза простых сахаров в борьбе с покоящимися фитогельминтами.

Фитогельминтологические исследования были направлены также на изучение проблем исторического развития фитонематод в целом и фитогельминтов, в частности. Исследования проводил А. А. Парамонов, посвятивший им ряд лет (1956—1967). Изучению вопросов филогенеза было придано при этом специфическое эколого-морфологическое направление. Морфологические признаки фитонематод изучаются с точки зрения их адаптивного значения.

В основу была положена мысль Дарвина, что эволюция носит конкретный адаптивный характер. Поэтому исследование направлений развития конкретных адаптаций становится важным фактором изучения филогенеза. В ходе этих исследований была сделана попытка анализа вопроса о происхождении фитогельминтов, т. е. форм отряда *Tylenchida*. А. А. Парамонов пришел к выводу, что исторические связи между нематодами и грибами должны рассматриваться как русло, по которому осуществлялось развитие фитопаразитизма нематод.

Все теоретические положения, разработанные А. А. Парамоновым в стенах Лаборатории, легли в основу его фундаментального трехтомного труда «Основы фитогельминтологии».

В настоящее время все описанные выше формы исследований в области фитогельминтологии образовали внутренний связанный комплекс, в котором слились фаунистика, экологическая морфология, филогения,

исследования по физиологии и биохимии фитогельминтов. Этот комплекс лежит в основе всей работы фитогельминтологической группы Лаборатории.

В последнее время фаунистические исследования тесно переплетаются с экспериментальными исследованиями (работы Т. В. Покровской, Н. И. Суменковой) и этим закладываются основы для создания нового направления фаунистической работы — экспериментальной фаунистики, в рамках которой эксперимент призван решать важные вопросы развития фауны и связей между этими процессами и жизнедеятельностью патогенных фитогельминтов.

Поскольку фитогельминтология стала развиваться значительно позже, чем зоогельминтология, то в ней осталось еще много «белых пятен». В фаунистическом отношении далеко не полностью изучена как громадная территория СССР, так и отдельные культуры. В связи с этим пачато изучение фауны нематод саженцев хвойных деревьев (В. Г. Губина), так как есть данные, что фитогельминты уничтожают большое количество сеянцев и саженцев, а также фауны нематод лекарственных растений (Л. В. Павлюк). Эти исследования позволят определить характер влияния нематод на синтез лекарственного сырья в растениях.

Аспирантами из союзных республик проводится изучение фауны нематод в различных концах нашей страны — в Литве, Латвии, Карелии, Молдавии, Украине, Казахстане, Киргизии, Грузии, на Дальнем Востоке и в других местах.

Работы фитогельминтологов Лаборатории внесли много нового в теорию и практику фитогельминтологии.

Результаты работ фитогельминтологов Лаборатории не раз экспонировались на ВДНХ. В 1960 г. в числе других работ Лаборатории были представлены работы Е. С. Турлыгиной («Борьба с галловым нематодозом тепличных культур обработкой их аммиачной селитрой») и С. Г. Мюге — «Обработка цветков тепличных культур стимулятором роста против галлового нематодоза» и «Химический метод обнаружения галлового нематодоза в живых растениях». В этом году ГЕЛАН была удостоена высшей награды ВДНХ — Диплома почета.

В 1964 г. работы П. С. Крылова «Комплекс мер борьбы со стеблевой нематодой картофеля» и И. А. Барановской «Прогнозы численности фитогельминтов» были удостоены бронзовых медалей ВДНХ.

Совместно с сотрудниками Института народного хозяйства им. Плеханова были разработаны «Методы фумигации чеснока и репчатого лука от нематод и клещей» (С. Г. Мюге, В. Д. Еременко, С. З. Знангиров) и «Методы определения зараженности картофеля, репчатого лука, чеснока и овощехранилищ нематодами и клещами» (В. Д. Еременко, Е. С. Турлыгина). В качестве инструкций эти методы были утверждены Министерством торговли РСФСР и направлены для практического использования.

Коллектив фитогельминтологов Лаборатории в настоящее время насчитывает 17 сотрудников, из которых шесть человек успешно защитили кандидатские диссертации и один — докторскую.

Таким образом, коллектив фитогельминтологии Лаборатории за время своего существования достиг такого уровня, который позволяет рассчитывать на дальнейший прогресс в деле разработки обоснованной и разносторонней теории борьбы с фитогельминтами.

С. Л. ЛАЗАРЕВСКАЯ

ИССЛЕДОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ПО ЭНТОМОГЕЛЬМИНТОЛОГИИ (1957—1967)

Нематоды — паразиты насекомых были известны еще в прошлом веке, однако начало активного развития энтомогельминтологии можно датировать лишь началом второй половины XX века. В Советском Союзе к этому времени уже имелись работы И. Н. Филиппева, П. А. Положенцева, И. А. Рубцова, Е. С. Кирьяновой. Их исследования послужили отправным пунктом для всего дальнейшего развития отечественной энтомогельминтологии. Скрытостволовые вредители леса, главным образом короеды, по сравнению с другими группами насекомых, изучены в гельминтологическом отношении относительно более полно. Однако, если подсчитать количество обследованных скрытостволовых вредителей (около 80 видов), то можно видеть, что они составляют лишь небольшой процент мировой фауны (только в СССР и сопредельных странах насчитывается 558 видов короедов, 300 видов усачей, 460 видов долгоносиков и 183 вида златок — вредителей леса).

В сводке П. А. Положенцева «Об изученности червей, паразитирующих в насекомых СССР» на 1957 г. было зарегистрировано всего 18 видов нематод от 10 видов короедов и 1 вида долгоносика.

Планомерное изучение нематод скрытостволовых вредителей леса в нашей стране было начато Гельминтологической лабораторией АН СССР в 1957 г. За истекшее десятилетие в стенах Лаборатории подготовлено 3 специалиста-энтомогельминтолога, которые ныне продолжают работу в этом направлении в Москве (С. Л. Блинова-Лазаревская), Тбилиси (Г. А. Какулия) и Риге (А. Я. Сланкис).

Настоящая статья имеет целью подвести итоги исследований по энтомогельминтологии, проведенных в Лаборатории.

Изучение фауны нематод. Обследовано 32 вида насекомых — вредителей, сосны, ели, кедра, лиственницы, в том числе 26 видов короедов (*Ips sexdentatus*, *I. acuminatus*, *I. typographus*, *I. duplicatus*, *Dendroctonus micans*, *Blastophagus piniperda*, *B. minor*, *Orthotomicus laricis*, *O. proximus*, *O. sutoralis*, *Pityogenes chalcographus*, *Crypturgus cinereus* и др.), 3 вида усачей (*Monochamus galloprovincialis*, *Acanthocinus aedilis*, *Rhagium inquisitor*), 2 вида долгоносиков (*Hylobius abietis* и *Pissodes pini*), 1 вид златок (*Phaeopros cyanea*).

Более или менее полно исследована фауна нематод короедов перечисленных выше хвойных пород в Московской и Оренбургской областях, а также в Боржом-Бакурианском ущелье и на мысе Пицуида в Грузинской ССР. В 1968 г. намечено провести сбор материала также в Тувинской АССР.

Экстенсивность инвазии по отдельным видам насекомых колебалась от 8,6 до 90%, интенсивность заражения в некоторых случаях достигала нескольких тысяч нематод в насекомом.

Всего зарегистрировано более 90 видов нематод. Большой процент от общего числа найденных видов нематод (31 из 90) составляли новые для науки виды. 10 из них оказались паразитами полостей тела короедов, имеющими несомненное значение в регуляции численности этих вредителей.

Биология нематод. Изучение фауны нематод в динамике позволило проследить онтогенез у 17 видов нематод 9 родов и 5 семейств. Для 6 видов нематод (*Parasitorhabditis acanthocini*, *P. sexdentati*, *P. proximi*, *P. piniperdae*, *Panagrolaimus ruemi* и *Bursaphelenchus piniperdae*) цикл развития прослежен полностью.

Полученные данные представляют интерес не только для изучения биологии нематод, но и для выяснения отдельных морфогенетических процессов, имевших место в филогенезе этих групп и сохранившихся у личинок нематод. На примере морфогенеза *Filipevella minima* прослежено превращение рабдитоидного пищевода с примерно равным корпусом и кардиальной частью (или даже превалированием последней) в диплогастероидный — с объемистым мышечным корпусом и железистым кардиальным бульбусом меньшего размера.

У личинок *Dirhabdilaimus leuckarti* (надсемейство *Diplogasteroidea*), половозрелые особи которых имеют слитную стому, выявлено деление стомы на 5 отделов, свойственное нематодам надсемейства *Cephaloboidea*. Этот интересный факт указывает на филогенетическую близость *Diplogasteroidea* и *Cephaloboidea*.

Большинство нематод, связанных с короедами, усачами, долгоносиками и златками, обладает специфичностью к определенному виду хозяина. В ряде случаев один вид нематод встречается у двух или трех близких видов насекомых. *Parasitorhabditis proximi* найден нами у *Orthotomicus larcis* и *O. proximus* и А. Я. Сланкисом у *O. suturalis*. Установлено, однако, что один и тот же вид нематод из родов *Mikolletzkyia* и *Rhabdombolaimus* может встречаться и у далеких в систематическом отношении насекомых. Так, *Mikolletzkyia pinicola* зарегистрирована Торном (Thorne) у короедов рода *Dendroctonus*, нами у короеда *Ips sexdentatus* и усача *Acanthocinus aedilis* и Г. А. Какулиной у короедов *Blastophagus piniperda* и *Bl. minor*.

Большой интерес представляет изучение латентных личинок (Daue-larven или Latenzlarven) нематод-ксилобионтов — инвазионной стадии, обеспечивающей расселение вида и сохранение его в неблагоприятных условиях внешней среды.

Изучение онтогенетического развития некоторых представителей родов *Parasitorhabditis*, *Panagrolaimus*, *Ektaphelenchus* и других показывает, что функции латентной личинки могут выполнять личинки II, III и IV стадий. При этом в одних родах эти функции выполняют особи одной и той же возрастной стадии (род *Ektaphelenchus*), в других — латентной личинки является признаком вида или группы видов (род *Parasitorhabditis*).

Цикл развития нематод стволовых вредителей леса, как правило, тесно связан с жизненным циклом насекомого-хозяина, и каждая экологическая группа нематод имеет свои специфические приспособления. Очень различны и взаимоотношения нематод с насекомыми.

Латентные личинки рода *Ektaphelenchus*, забираясь под элитры короедов, собираются в войлоковидные клубки и нередко окружают себя общим защитным коконом, материалом для которого, видимо, служат выделения вагинальных желез нематод. Личинки нематод рода *Panagrolaimus* собираются в одну или две группы у основания крыльев и прикрепляются головными концами при помощи особой капли секрета вокруг стигм. Хвостовые концы их направлены в разные стороны, так что группа напоминает распутившийся цветок астры. Питаются ли эти нематоды за

счет хозяина, еще окончательно не выяснено. Интересные исследования в этом направлении проводятся в Институте зоологии АН Грузинской ССР.

По-прежнему складываются взаимоотношения с хозяином у нематод рода *Parasitorhabditis*, латентные личинки которых локализируются в задней кишке короедов. Заражение жуков происходит во второй половине лета (июль, август), и личинки, характеризующиеся целым рядом ценогенетических приспособлений, до 10 месяцев (включая зимние) не растут и не развиваются, хотя сохраняют активность в теплое время года. По литературным данным, латентные личинки паразиторабдитисов в кишечнике хозяина не питаются. Нами установлено, однако, что, когда короеды приступают к яйцекладке, латентные личинки испытывают как бы толчок в развитии, и в их двойной «шкурке» формируется личинка следующей, третьей стадии. Эти линяющие личинки выходят из кишечника короеда в маточный ход и там уже сбрасывают «шкурку».

Интересно, что часть видов нематод рода *Parasitorhabditis* в процессе приспособления к насекомому-хозяину пошла еще дальше по пути к паразитизму. Личинки этих нематод проникают через кишечник в мальпигиевы сосуды и полость тела короедов и паразитируют там, причем личинки, локализующиеся в полости тела насекомых, проходят там две линьки и значительно увеличиваются в размерах.

Наиболее ярко паразитические отношения среди нематод-ксилобионтов выражены у паразитических тиленид (семейства *Allantonematidae* и *Contortylenchidae*), почти весь цикл развития которых, включая размножение, происходит в насекомом-хозяине, а свободноживущая стадия обеспечивает расселение вида.

Изучение биологии и строения латентных личинок позволило установить факты паразитических отношений с насекомыми у нематод (*Parasitorhabditis proximi*, *Panagrolaimus spondyli*), считавшихся ранее сапробионтами.

Разнообразие биологических циклов и паразито-хозяинных отношений, характерное для энтомонематод, отражает процесс становления паразитизма в этой группе и позволяет проследить основные направления и закономерности этого процесса.

Особый интерес представляет вопрос о влиянии нематод на насекомых. Литературные данные в высшей степени противоречивы — даже об одном и том же виде различные авторы высказывают прямо противоположные мнения.

Анализ литературных и оригинальных данных показал, что решающее значение при выяснении этого вопроса имеет методика исследования. Степень влияния нематод на хозяина, по нашему мнению, зависит от условий внешней среды (главным образом, влажности и температуры) и от плотности популяции насекомого-хозяина. Возможно также, что насекомые из разных популяций обладают различной восприимчивостью к нематодам.

Примененный А. Я. Сланкисом комплексный метод изучения влияния нематод на хозяина, включающий анатомо-морфологический анализ состояния жуков, зараженных различными видами нематод, и учет численности их потомства показал, что эндопаразитические нематоды родов *Contortylenchus*, *Polymorphotylenchus* и *Vastotylenchus* Slankis, in litt. значительно снижают плодовитость короедов и являются естественными регуляторами численности этих вредителей.

Количество потомства в семьях *Ips typographus*, зараженных нематодами *Vastotylenchus typographi* и *Contortylenchus diplogaster*, было снижено в среднем на 41,7%.

Отмечено пропикновение личинок нематод рода *Vastotylenchus* в половые трубки самок *Ips duplicatus* и *I. typographus*, а у самцов этих короедов обнаружены серьезные повреждения гонад, вплоть до полной кастрации насекомых.

В лабораторных условиях было установлено, что короеды *I. duplicatus*, зараженные нематодами *Vastotylenchus aculeatus*, погибают значительно скорее незараженных.

При заражении эндопаразитическими короедами отмечалось также нарушение правильности систем ходов.

При помощи статистической обработки собранного материала установлено, что в условиях Щелковского лесничества Московской области эндопаразитические тилеухиды практически не повлияли на количество жирового тела у *Ips typographus* и *I. duplicatus*.

Гибель и паразитарная кастрация короедов, зараженных нематодами, наблюдаются довольно редко. При обследовании свыше 1 тыс. скрытостволовых вредителей сосны в Бузулукском бору (Оренбургская область) автором выявлено лишь несколько особей долгоносиков *Hyllobius abietis*, полностью лишенных половых органов и жирового тела. Эти поражения были вызваны нематодой *Allantonema mirabile* Leuckart, 1887, при интенсивности заражения до 3 тыс. экз.

При изучении сезонной динамики численности различных нематод короеда стенографа (в насекомых и их ходах) была установлена значительная задержка развития в семьях короеда, инвазированных нематодой *Parasitaphelenchus sexdentati* (данные по Оренбургской области).

В то время как в семьях, свободных от *Parasitaphelenchus sexdentati*, массовый вылет жуков молодого поколения наблюдался в начале июля, в семьях, зараженных этой нематодой, формирование и вылет молодых жуков отмечались только в августе. В связи с подобной задержкой в развитии молодые жуки уже не успевают дать вторую генерацию, что при сильной зараженности популяции стенографа нематодой может оказаться серьезным фактором регуляции численности этого вредителя.

Анализ литературных и собственных данных приводит к заключению, что влияние нематод на хозяина чаще всего выражается в задержке развития последнего и снижении его плодовитости.

Систематика нематод. В результате анализа биологии и изменчивости морфологических и меристических признаков нематод была осуществлена ревизия рода *Rhabdiontolaimus* Fuchs, 1931, пересмотрены диагностические признаки видов рода *Contortylenchus* Rühm, 1956, род *Bovienema* Nickle, 1963 сведен в синонимы рода *Contortylenchus*. Накапливается фактический материал по видовой изменчивости и по другим группам нематод. Получены интересные данные по изменчивости некоторых диагностических признаков нематод родов *Cryptaphelenchus* (Fuchs, 1937) и *Parasitorhabditis* (Fuchs, 1937).

Всего в области перестройки системы энтомонематод проведена ревизия 7 родов отряда *Rhabditida* и 3 родов отряда *Tylenchida*, выделено 3 новых рода (*Filipjevella* Lasarevskaja, 1965; *Devibursaphelenchus* Kakulia, 1966; *Vastotylenchus* Slankis, in litt).

Подсемейство *Pseudodiplogasteroidinae* (Körner, 1954) возводится в ранг семейства и переводится из надсемейства *Rhabditoidea* в надсемейство *Diplogasteroidea*. В составе сем. *Pseudodiplogasteroididae* (Körner, 1954) предложено объединить формы с диплогастероидной организацией, сохранившие в рудиментированном состоянии отдельные признаки рабдитондных предков.

В результате анализа организации нематод сем. *Rhabditidae* выяснено таксономическое значение различных морфологических признаков и определены основные направления их эволюции. На основании полученных

данных обосновано новое подсемейство *Parasitorhabditinae* Lasarevskaja, 1963 и предложена схема эволюционных отношений нематод сем. *Rhabditidae*.

Задачи дальнейшей работы. На данном этапе первоочередной задачей, стоящей перед энтомогельминтологами — защитниками леса является изучение фауны нематод насекомых — вредителей леса и выявление видов, наиболее патогенных для этих насекомых.

Отношения между нематодами и насекомыми сложны и многообразны, к тому же они являются составной частью целого комплекса биоценологических взаимосвязей. Очень мало мы знаем о связях энтомонематод с различными микроорганизмами и грибковой флорой. В то же время установлено, что некоторые нематоды рода *Neoplectana* облигатно связаны с бактериями и, инкулируя их, вызывают быструю гибель хозяина. Отсюда необходимость тщательного всестороннего изучения биологии нематод насекомых в ее сложных взаимосвязях с условиями внешней среды и живыми организмами.

Серьезного внимания требует также и разработка систематики нематод жесткокрылых — вредителей леса. Большое число видов этой группы было встречено всего один раз и описано по недостаточному материалу. Почти не изучена нормальная изменчивость морфологических признаков, положенных в основу дифференциальной диагностики видов, для ряда видов (например, в роде *Cryptaphelenchus*) еще не найдены морфологические различия, и дифференцировка ведется по их биологии, а именно по биологической связи с различными видами короедов.

И наконец, наиболее важной задачей, фундаментом для которой должны послужить основательное изучение фауны и биологии нематод жесткокрылых — вредителей леса и разработка их систематики, является отбор видов нематод, наиболее перспективных для использования в биологической борьбе с насекомыми-вредителями и разработка методов их размножения и применения.

Н. Б. ВОРОНЮК, Б. А. ШИШОВ

К ИЗУЧЕНИЮ РОЛИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ В РЕГУЛЯЦИИ ЯЙЦЕКЛАДКИ У НЕМАТОД *ASCARIS SUUM* И *ASCARIDIA GALLI*

О структуре и функции нервной системы нематод известно еще сравнительно мало. Наиболее подробно изучена роль нервных структур в регуляции движения. Помимо соматической мускулатуры, у паразитических нематод наиболее развита половая система. Однако иннервация и участие нервной системы в регуляции ее деятельности почти не исследованы.

Известно, что половая трубка самок нематод, особенно в конечных отделах, содержит мышечные элементы, но их иннервация недостаточно ясна, даже у наиболее хорошо изученных в этом отношении *Ascaris suum* и *Parascaris equorum* (Musso, 1930). В литературе имеются данные о том, что у *P. equorum* и *Ascaris lumbricoides* оплетены тонкими нервными волокнами, концы которых уходят к стенке тела, а в матке и яйцеводах есть нервные сплетения (Zacharias, 1913; Rauther, 1933). Захарияс указывает, что сплетения связаны с мышечными структурами и железистыми клетками половой трубки гельминта. Помимо этого, отмечено, что волокна вентрального нервного ствола иннервируют мускулатуру конечного отдела половой системы. У ряда нематод около вульвы описаны ганглиозные скопления нервных клеток в брюшном стволе (Bronn, 1959).

В связи с рассматриваемым вопросом интересны данные о наличии в половой системе *A. suum* и других нематод холинэстеразы — фермента, принимающего участие в передаче нервного возбуждения. Значительное количество его обнаружено в мускулатуре матки и вагины (Lee, 1962; Lui, Bešeja, Krvavica, Corić, 1963; Lui, Corić, Krvavica, 1964).

Таким образом, морфологические данные позволяют предположить участие нервных структур в регуляции деятельности половой системы самок нематод.

Задачей настоящей работы явилось изучение роли нервных структур головного и хвостового отделов тела нематод в регуляции процесса яйцекладки. В качестве объектов исследования были выбраны *A. suum* и *Ascaridia galli*. Сравнительное изучение этих нематод представляет интерес, так как у них имеется ряд как общих, так и различных морфологических и физиологических признаков.

МЕТОДИКА

Половозрелые самки *A. suum* и *As. galli* были использованы в экспериментах в течение трех дней после доставки с мясо- и птицекомбинатов. В опытах *in vitro* у нематод отмечены колебания интенсивности яйцекладки и ее большая индивидуальная вариабельность (Кротов, 1963; Воронюк, 1966). Поэтому для получения средних показателей в экспери-

мент брали одновременно 10 гельминтов, которых помещали в сосуд с объемом физиологического раствора 250 мл для *A. suum* и 50 мл для *As. galli*. Через определенные интервалы времени гельминтов пересаживали в другие сосуды с тем же объемом среды. Количество выделенных яиц определяли следующим образом. К жидкости, в которой находились яйца, добавляли антиформин для предотвращения их склеивания. Во время перемешивания раствора электромешалкой брали 10 проб по 0,1 мл, подсчитывали яйца в каждой пробе и выводили среднюю, а затем делали пересчет на весь объем жидкости.

Нарушение функции головных или анальных нервных структур осуществляли путем наложения лигатур на соответствующие участки тела нематод. Головной или хвостовой конец гельминта затем отрезали. В результате у червей удаляли: головные экстерорецепторы, окологлоточное нервное кольцо с прилежащими к нему ганглиозными образованиями или анальные экстерорецепторы и анальные скопления нервных клеток. Определение интенсивности яйцекладки производили в течение шести часов с интервалом в 30 минут.

Учитывая, что и у *A. suum* и у *As. galli* интенсивность яйцекладки изменяется в течение шестичасового эксперимента, нарушение функции нервных структур осуществлялось в разное время:

1. В середине опыта, т. е. спустя три часа с начала наблюдений. Это дало возможность выяснить эффект наложения лигатур на яйцекладку данной группы гельминтов, а также сравнить близость кривых яйцекладки в первой половине опыта у контрольной группы гельминтов и опытных нематод.

2. Непосредственно перед началом эксперимента. При этом изменение интенсивности яйцекладки определяли по сравнению с яйцекладкой в контрольной группе. Преимущество последних опытов было в том, что они позволили рассмотреть полученные эффекты на фоне яйцекладки различной интенсивности.

Были проведены следующие серии экспериментов:

- 1) определение динамики яйцекладки у интактных гельминтов (контроль);
- 2) определение динамики яйцекладки у гельминтов с удаленными головными нервными структурами;
- 3) определение динамики яйцекладки у гельминтов с удаленными анальными нервными структурами (эта серия опытов была проведена только на *A. suum*).

Каждая серия включала 10 опытов. Параллельно проводимым сериям ставили соответствующие эксперименты с определением общего количества выделенных яиц за первую и вторую половины опыта. Эти данные служили дополнительной проверкой полученных эффектов. На представленных рисунках приводятся средние значения интенсивности яйцекладки одной особи самки, полученные при обработке данных от 10 экземпляров нематод (10 гельминтов в каждом из 10 опытов соответствующей серии).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты определений интенсивности яйцекладки с интервалом в 30 минут у *A. suum* даны на рис. 1 (сплошная линия). Количество выделенных яиц, как видно на рисунке, снижается к концу опыта. Подобное снижение наблюдалось во всех сериях экспериментов. Те же значения, что и в контрольной группе, имела яйцекладка в первые три часа (до удаления головных или анальных нервных структур) у опытных групп.

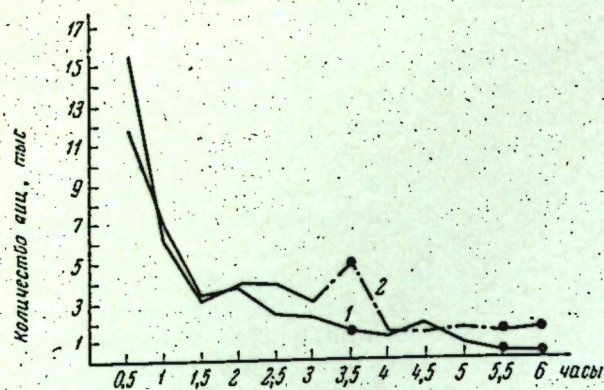


Рис. 1. Динамика выделения яиц у *A. suum*
1 — контроль; 2 — после удаления анальных нервных структур
Кружками отмечены достоверные различия

тур при определении яйцекладки через 30-минутные интервалы проявлялись в некотором подъеме кривой. Достоверными оказались различия в трех точках (рис. 1).

Определение общего количества яиц за 3 часа до и после операции не выявило статистически достоверного эффекта нарушения функции нервных структур хвостового конца. Следует отметить, что в данной серии экспериментов количество выделенных яиц за первую и вторую половины опыта было приблизительно равным; тогда как в других сериях интенсивность яйцекладки в первой половине эксперимента была несколько выше, чем во второй.

Сравнение двух кривых динамики яйцекладки у интактных гельминтов показало, что они сходны. Разница между соответствующими точками кривых статистически недостоверна. Близость кривых позволила считать, что среднее значение интенсивности яйцекладки 100 аскарид является достаточно стабильным в наших условиях опыта.

В описанных экспериментах зависимость интенсивности яйцекладки от деятельности головных и анальных нервных структур была недостаточно четко выражена. Возможно, что в некоторой степени это обусловлено низким уровнем яйцекладки, на фоне которого проводились операции. Поэтому было решено в следующих экспериментах удалять указанные нервные структуры перед началом опыта. Отмеченное выше сходство кривых интенсивности яйцекладки интактных гельминтов (рис. 1) позволило использовать эти данные в качестве контроля для последующих экспериментов.

Действительно, удаление переднего конца нематод в начале опыта выявило более четкую зависимость яйцекладки от функции головных нервных структур. Интенсивность яйцекладки контрольной группы гельминтов была выше соответствующих величин у опытных животных (рис. 2). Этот результат был подтвержден и при определении общего количества выделенных яиц в первую и вторую половины опытов.

Удаление хвостового конца нематод существенно не меняло количества выделенных яиц, лишь в течение последнего часа отмечалось небольшое статистически достоверное увеличение.

Таким образом, полученные данные указывают на различия в зависимости интенсивности яйцекладки от функции нервных структур головного и хвостового концов аскариды. Уменьшение выделения яиц, вызван-

ное удалением переднего конца аскариды приводило через час к небольшому снижению выделения яиц по сравнению с яйцекладкой интактных гельминтов. Однако различие оказалось достоверным только в двух последующих точках кривых. Такой же, но более четкий эффект от подобной операции наблюдался при определении общего количества яиц за три часа до и после удаления головного конца червей.

Эффект удаления анальных нервных структур

при определении яйцекладки у *A. galli* показало, что, в отличие от аскарид, уровень ее увеличивался к концу эксперимента. Такой характер выделения яиц наблюдался во всех проводимых сериях опытов. Сравнение интенсивности яйцекладки интактных особей и экземпляров с удаленными нервными структурами не выявило достоверных различий (рис. 3). Данные по определению количества яиц, выделенных за первую и вторую половины опытов, дали такие же результаты.

Изучение яйцекладки *A. suum* и *As. galli* показывает общие и различные черты в этом процессе у изучаемых видов. Так, во время шестичасового эксперимента уровень яйцекладки у аскарид снижается к концу опыта, в то время как у аскаридий она, наоборот, возрастает. Для обоих видов гельминтов характерно, что выделение яиц продолжается при нарушении функции головных или анальных нервных структур. Однако только у аскарид интенсивность яйцекладки значительно снижается после удаления головного конца. Механизм участия нервной системы в регуляции деятельности половой системы нематод пока неясен.

Тем не менее факт влияния головных отделов нервной системы на яйцекладку аскарид и отсутствие подобного эффекта у аскаридий позволяет предположить большее функциональное развитие головных нервных структур *As. suum*.

ЛИТЕРАТУРА

- Воронюк Н. Б. 1966. О динамике яйцекладки *Ascaridia galli* in vitro. — Материалы к научной конференции Всесоюз. общ-ва гельминтологов, ч. 5. М. стр. 92—99.
Кротов А. И., Кац К. М. 1963. Интенсивность яйцекладки аскарид in vitro как показатель их физиологического состояния. — Медицинская паразитология и паразитарные болезни, 39, стр. 3.
Bronn H. G. 1959. Klassen und Ordnung des Tierreichs. — Nematodes, 4, Abt. II, Buch 3, Lief. 7.

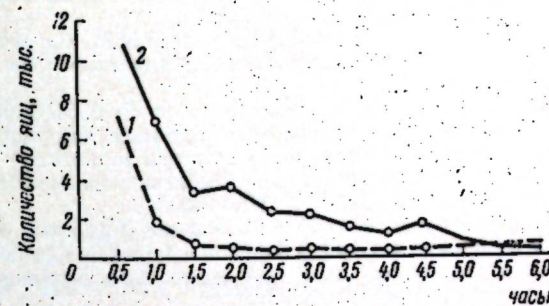


Рис. 2. Динамика выделения яиц *Ascaris suum*
1 — контроль; 2 — после удаления головных нервных структур. Кружками отмечены достоверные различия

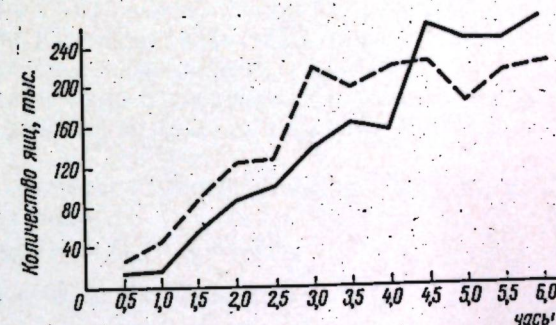


Рис. 3. Динамика выделения яиц у *Ascaridia galli*
1 — контроль; 2 — после удаления головных нервных структур. Различия между кривыми недостоверны.

- Lee D. H. 1962. The distribution of esterase enzymes in *Ascaris lumbricoides*.— Parasitology, 52, 1—2: 241—260.
- Lui A., Bečejac S., Krvavica S., Corić D. 1963. On the activity and localization of cholinesterase in *Ascaris suum* Goetz.— Veterin. arhiv, 33, 11—12. Zagreb: 307—311.
- Lui A., Corić D., Krvavica S. 1964. Some differences in the localization and distribution of acetylcholinesterase and butyrylcholinesterase in *Ascaris suum*, *Parascaris equorum* and *Neoascaris vitulorum*.— Veterin. arhiv, 34, 3—4. Zagreb: 84—86.
- Musso R. 1930. Die Genitalröhren von *Ascaris lumbricoides* und *megalocephala*.— Z. wiss. Zool., 137, H 2: 275—363.
- Rauther M. von, 1933. Nematodes. Handbuch der Zoologie, 2, H. 1. Berlin u. Leipzig.
- Zacharias O. 1913. Über den feineren Bau der Eiröhren von *Ascaris megalocephala*, insbesondere über zwei ausgedehnte Nervengeflechte in denselben.— Anat. Anz., 43, 8/9: 193—211.

Г. Г. ДАИЯ

К ФАУНЕ НЕМАТОД ДНЕВНЫХ ХИЩНЫХ ПТИЦ И СОВ ЯКУТИИ

В статье излагаются результаты камеральной обработки коллекции нематод от дневных хищных птиц (14 видов, 84 экз.) и сов (4 вида, 13 экз.), вскрытых на территории Якутии в 1953—1956 гг. во время работы 290-й Союзной гельминтологической экспедиции.

Приводим список исследованных птиц с указанием количества вскрытых экземпляров каждого вида хозяина и зараженности его нематодами (табл. 1).

В изученном материале обнаружено 13 видов нематод. Один из них описывается как новый для науки вид.

Ниже приводятся данные о каждом из этих видов.

Семейство *Capillariidae* Neveu-Lemaire, 1936

Thominx contorta (Creplin, 1829)

Эта нематода обнаружена в пищеводе мохноногого сыча (у 1 из 2 вскрытых, 3 экз.) и коршуна (у 1 из 16, 2 экз.).

Обычный паразит пищевода многих птиц, главным образом связанных с водной средой. Неоднократно регистрировался раньше и у хищных птиц и сов.

Семейство *Anisakidae* Skrjabin et Karokhin, 1945

Porrocaecum angusticolle (Molin, 1860)

Найден в кишечнике коршуна (у 8 из 16, 1—6 экз.) и орлана-белохвоста (у 1 из 4, 4 экз.).

Porrocaecum depressum (Zeder, 1800)

Эта нематода найдена в кишечнике пустельги (у 1 из 5, 1 экз.), кобчика (у единственного вскрытого, 2 экз.), тетеревиного (у 1 из 6, 7 экз.), канюка (у 1 из 8, 1 экз.), зимняка (у единственного вскрытого, 4 экз.) и мохноногого сыча (у 1 из 2, 2 экз.).

Семейство *Spiruridae* Orley, 1885

Cyrnea paraskrjabini (Skrjabin, 1917) Daija nom. nov.

Синонимы: *Habronema seurati* Skrjabin, 1917; *Cyrnea (Procyrnea) seurati* (Skrjabin, 1917) Chabaud, 1958

Эта нематода обнаружена под кутикулой мышечного желудка чеглока (у 5 из 7, 1—8 экз.), пустельги (у 1 из 5, 3 экз.) и кобчика (у единственного вскрытого, 13 экз.).

Вульва 0,90—1,0 мм впереди от ануса. Яйца содержат зародыши размером $0,04 \times 0,03$ мм.

Нематоды, изученные нами, несколько отличаются от нематод, описанных Шеллом (Schell, 1953), по длине левой спикулы (см. табл. 2). Остальные промеры в основном совпадают с данными Шелла. Мы считаем, что указанное отличие можно объяснить индивидуальной вариабельностью особей.

Microtetrameres bubo Schell, 1953

(рис. 2)

Этот паразит найден в железистом желудке бородатой неясыти (у единственной вскрытой, 4 экз.) и ястребиной совы (у 5 из 8, 2—16 экз.).

Нематода железистого желудка сов. Описана от виргинского филина из Северной Америки. Ястребиная сова регистрируется нами как новый хозяин данного паразита.

Описание вида (по 9 самцам и 8 самкам). Ярко выражен половой диморфизм. Самцы тонкие, беловатой окраски, кутикула их не вооружена. Спикулы неравные, длина левой иногда достигает длины тела нематоды. Самки веретеновидны скручены в плотную спираль, темно-красного цвета. Вульва на хвостовом конце, недалеко от ануса.

Самец. Длина тела 2,6—3,9 мм, максимальная ширина 0,10—0,16 мм. Ротовая капсула 0,023 мм глубиной и 0,013 мм шириной. Мышечный отдел пищевода 0,25—0,33 мм длиной, железистый 0,17—1,3 мм. Нервное кольцо отстоит от головного конца тела на 0,15—0,20 мм. Шейные сосочки расположены асимметрично, в 0,22 и 0,25 мм от головного конца. Экскреторная пора находится на расстоянии 0,20—0,22 мм от головного конца тела.

Спикулы разные по форме и величине. Левая спикула 1,9—2,6 мм длиной. Дистальный конец ее асимметрично двухвершинный. Правая спикула значительно короче, достигает 0,17—0,23 мм длины. Длина левой спикулы относится к длине тела как 1:1,1—1:1,5. Имеются 2 пары преанальных сосочков и 2—4 пары постанальных. Хвост заострен, загнут вентрально, 0,11—0,16 мм длиной. Отверстие клоаки находится на вершине выступа, вентрально расположенного, длина которого 0,04 мм и ширина 0,026 мм. Сужение между семявыносящим протоком и семенником в 0,70—0,97 мм впереди от отверстия клоаки.

Самка. Тело скрученное в спираль, образует три витка, его длина 1,20—1,45 мм, максимальная ширина 0,90—1,0 мм. Имеются кутикулярные поля позади экскреторного отверстия и на хвостовом конце позади ануса. Ротовая капсула бочонковидной формы, 0,03 мм глубиной. Длина мышечного отдела пищевода 0,25—0,29 мм, железистого 1,35—1,44 мм. Нервное кольцо отстоит от головного конца на 0,11—0,18 мм. Хвост заостренный, 0,17—0,18 мм длиной.

Вульва открывается в 0,10—0,15 мм впереди от ануса. Яйца овальные, содержат зародыши размером $0,04 \times 0,03$ мм.

П. Г. Ошмарин (1948) в своей кандидатской диссертации сообщает о новом виде микротетрамерусов *M. sobolevi* от длиннохвостой неясыти из Бурятии. Описание вида в данной работе он не дает. Позже П. Г. Ошмарин (1956, 1963) обнаружил этих же нематод у разных совинных птиц (длиннохвостой неясыти, болотной и полярной сов, ошейниковой совки) и пришел к выводу, что эти, а также нематоды, ранее определенные им как *M. sobolevi*, должны быть отнесены к виду *M. bubo* Schell, 1953. Ошмарин отмечает несколько признаков (иное число постанальных сосочков, иная форма и размеры левой спикулы), по которым эти нематоды отлича-

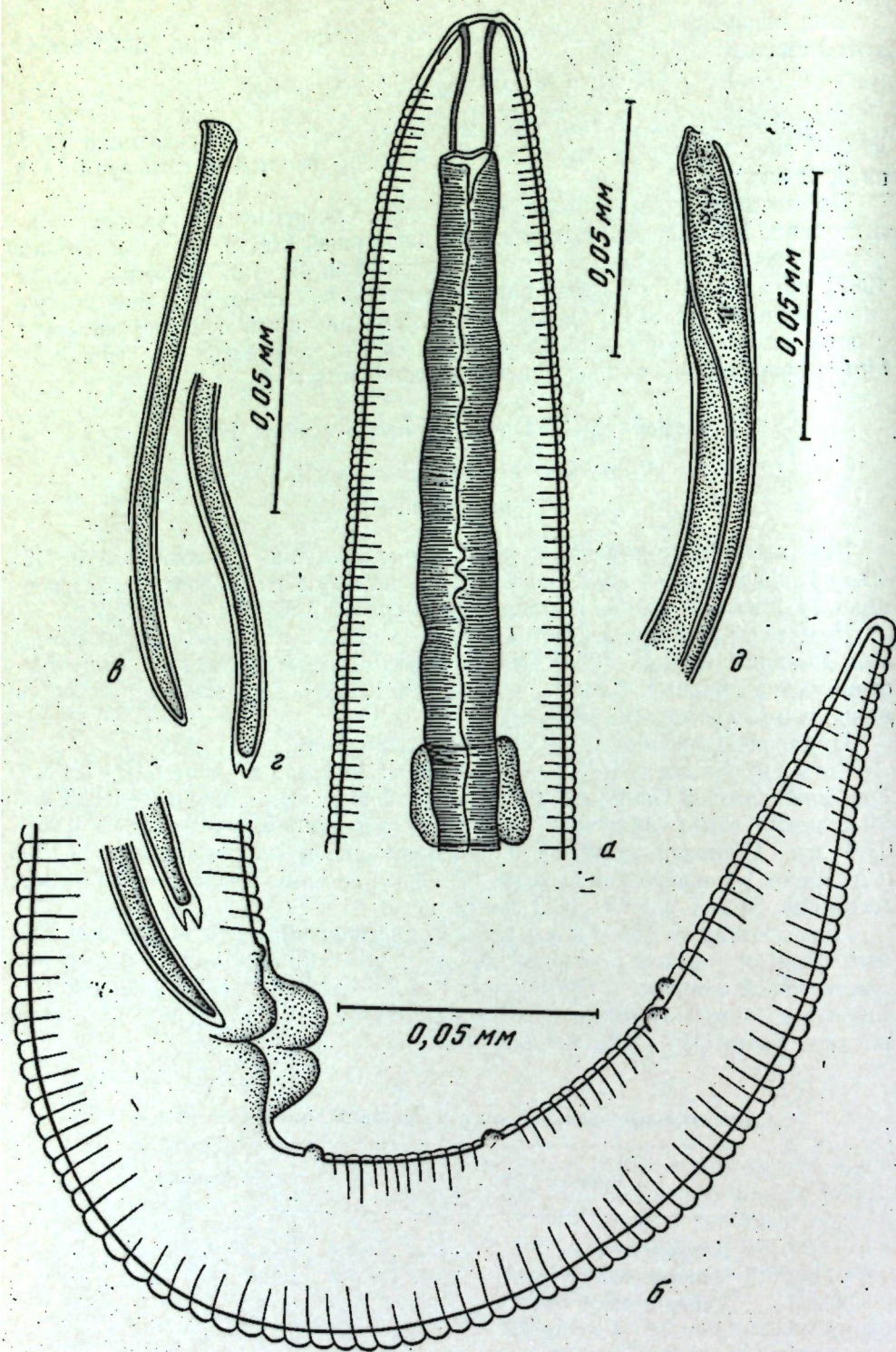


Рис. 1. *Microtetrameres accipiter* Schell, 1953

а — головной конец самца, латерально; б — хвостовой конец самца, латерально; в — правая спикула; г — дистальный конец левой спикулы; д — проксимальный конец левой спикулы (оригинал)

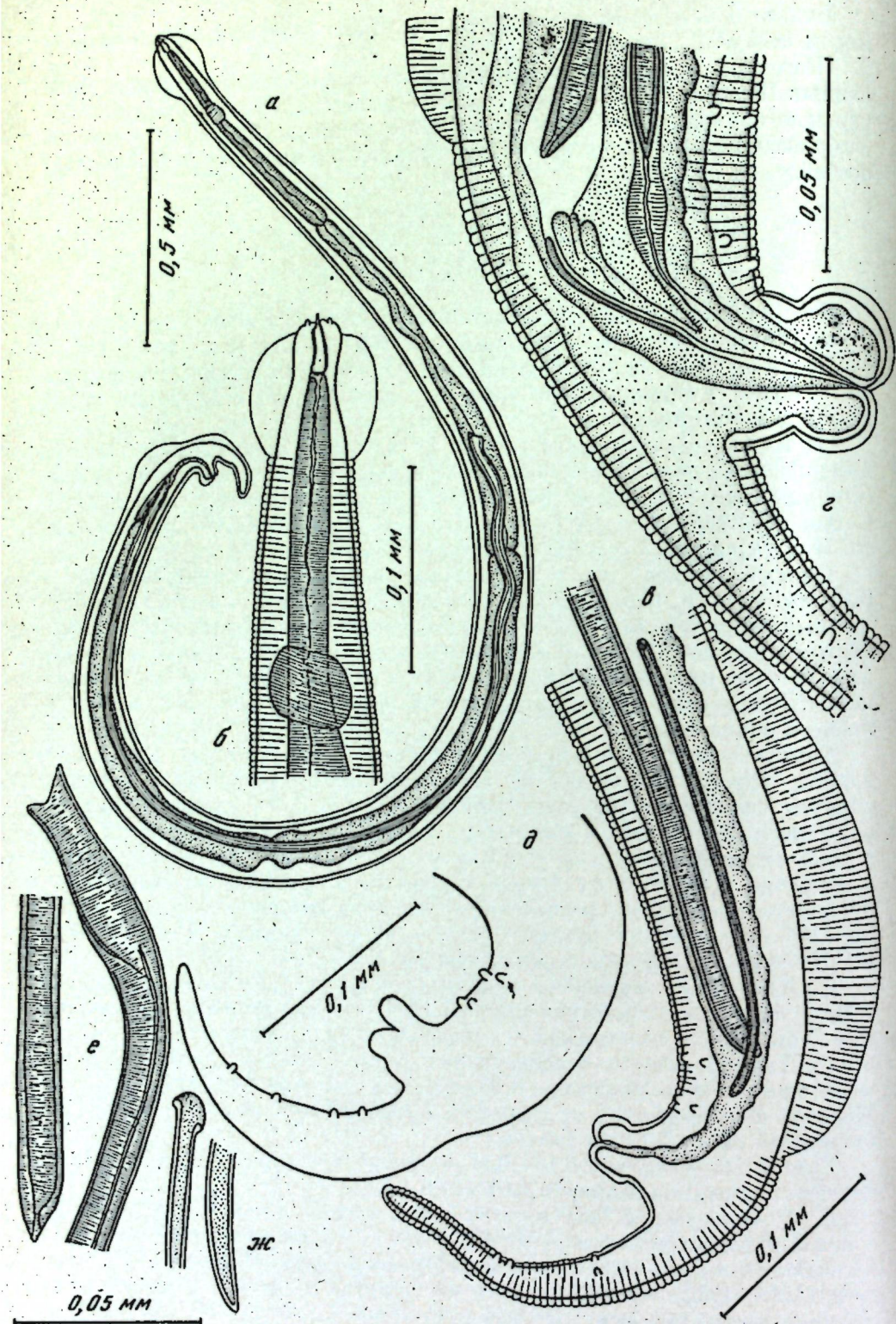


Рис. 2. *Microtetrameres bubo* Schell, 1953

а — общий вид самца; б — передний конец тела самца; в, г, д — хвостовой конец самца, латерально; е, ж — фрагменты спинкул (оригинал)

ются от *M. bubo* — вида, к которому он их относит. А. А. Соболев (Скрябин, Соболев, 1963) считает, что «эти отличия, а также иное географическое распространение дают право считать форму Ошмарина особым видом — *M. oschmarini*».

Мы обнаружили этих же нематод у бородачатой неясыти и ястребиной совы. Нематоды, обнаруженные Ошмаринным, Шеллом и нами, по размерам не имеют существенных различий (табл. 3). Шелл отмечает, что дистальный конец левой спикулы асимметрично двухвершинный, а по Ош-

Таблица 3

Сравнительные данные о прогестах *M. viho* (в мм)

Признак	По Шеллу, 1953	По Ошмарину, 1956	Наши данные
Самцы			
Длина тела	3,5—3,9	2,88	2,6—3,9
Максимальная ширина	0,079—0,081	0,09	0,10—0,16
Длина спикул: левой	1,8—1,9	1,83	1,9—2,6
правой	0,228—0,230	0,188	0,17—0,20
Самки			
Длина тела	1,0—1,2	3,6	1,20—1,45
Максимальная ширина	1,0	1,1	0,90—1,0
Расстояние от вульвы до ануса	0,108—0,162	—	0,10—0,15
Яйца: длина	0,46	0,045—0,049	0,40
ширина	0,028	0,025—0,028	0,03

марину дистальный конец этой спикулы на одном краю имеет шиповидное заострение. Мы установили, что дистальный конец левой спикулы в действительности двухвершинный, но так как эти вершины асимметричны, то с латеральной стороны создается впечатление, что конец спикулы имеет шиповидное заострение. На экземплярах из нашего материала можно было наблюдать большую вариабельность в числе и расположении постанальных сосочков, при этом встречались экземпляры, которые соответствовали описанию как Шелла, так и Ошмарина (рис. 2).

Поэтому мы не видим оснований считать *M. oschmarini* Sobolev, 1963 in Skrjabin et Sobolev, 1963 самостоятельным видом и предлагаем рассматривать его как синоним *M. bubo* Schell, 1953.

Microtetrameres inermis (Linstow, 1879)

Обнаружен в железистом желудке чеглока (у 1 из 7, 8 экз.).

Этот вид паразитирует главным образом у воробьиных птиц, реже встречается у соколов и сов (Скрябин, Соболев, 1963).

Семейство *Acuariidae* Seurat, 1913

Synhimantus laticeps (Rudolphi, 1819)

Нематоды этого вида обнаружены в железистом желудке чеглока (у 1 из 7, 6 экз.)...

Семейство *Gnathostomatidae* Railliet, 1895*Gnathostoma accipiter* Skrjabin, 1915

Инкапсулированные личинки этой нематоды найдены под фасциями мышц сапсана (у 1 из 11,4 экз.) и тетереvyтника (у 1 из 6, 1 экз.).

Семейство *Thelaziidae* Skrjabin, 1915*Thelaziella longispicula* Daija n. sp.

(рис. 3)

Нематоды, найденные у сапсана (взрослая птица), оказались представителями нового для науки вида. Ниже приводим описание по 10 имеющимся в материале экземплярам паразита.

Хозяин. Сапсан — *Falco peregrinus*.

Локализация. Под кожей в области затылка (мы не исключаем возможности неточного диагностирования локализации при вскрытии птицы или ошибочной записи в дневнике вскрытий, так как представители рассматриваемого рода паразитируют исключительно в глазах птиц).

Место и время обнаружения. Якутия, Орджоникидзеvский район, 25 июня 1956 г.

Материал. Паразиты найдены у 1 из 11 обследованных сапсанов.

Описание вида. Беловатые нематоды с утонченными головным и хвостовым концами, причем более утончен головной конец. Кутикула утолщенная, хорошо выражена ее поперечная исчерченность, особенно на переднем конце тела. Кольца кутикулы довольно крупные и имеют зубчатые края. Ротовое отверстие овальное; окружено двумя рядами сосочков. Ротовая капсула короткая, с толстыми хитиновыми стенками.

Самец. Длина тела 10,1¹ (9,6—12,0) мм, максимальная ширина 0,80 (0,80—12,0) мм. Ротовая капсула 0,03 мм глубиной и 0,043 (0,040—0,043) мм шириной. Пищевод 0,74 (0,73—0,80) мм длиной и 0,11 мм шириной (максимально). Нервное кольцо отстоит от головного конца на 0,39 (0,31—0,48) мм.

Хвостовой конец загнут вентрально, на нем 15 пар сидячих анальных сосочков, из числа которых 12 пар расположены преанально и 3 — постанально. Спикулы резко отличаются по форме и величине. Большая спикула нитевидная, 2,2 (2,0—2,4) мм длиной, на всем протяжении она одинаковой ширины; меньшая — 0,46 (0,44—0,49) мм длиной, расширена в дистальной части. Хвост 0,26 (0,26—0,30) мм длиной.

Самка. Длина тела 15,6 (11,1—18,2) мм, максимальная ширина 0,9 (0,9—1,1) мм. Глубина ротовой капсулы 0,03 мм, ширина 0,04 мм. Пищевод 0,95 (0,80—1,1) мм длиной и 0,13—0,14 мм шириной (максимально). Нервное кольцо окружает пищевод на расстоянии 0,31 (0,29—0,34) мм от головного конца тела.

Отверстие вульвы расположено на расстоянии 0,72 мм от переднего конца. Живорождение. Вагина направлена кзади и наполнена личинками. Матка дидельфия. Яйца, содержащие личинку, достигают 0,033—0,035 мм длины и 0,025—0,029 мм ширины. Анус находится на расстоянии 0,24 (0,24—0,26) мм от хвостового конца.

Дифференциальный диагноз. Основным дифференциальным признаком нового вида служит размер малой спикулы. Ее длина у

¹ Цифры перед скобками — промеры голотипа, цифры в скобках — промеры паратипов.

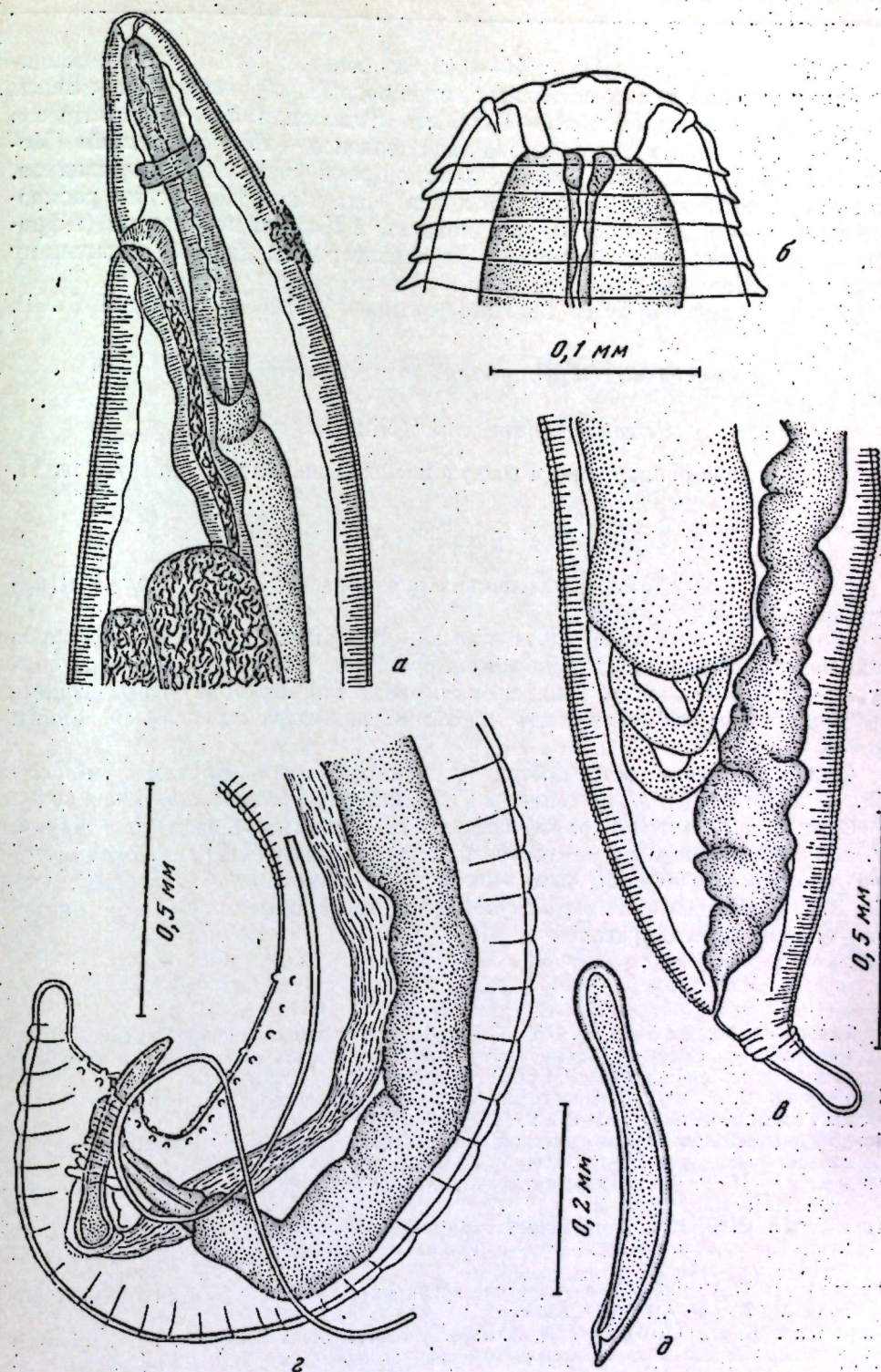


Рис. 3. *Thelaziella longispicula* Daija n. sp.

a — передний конец тела, латерально; б — головной конец тела; в — хвостовой конец самки, латерально; г — хвостовой конец самца, латерально; д — правая спикула (оригинал).

представителей нового вида (0,44—0,49 мм) более чем в 1,5 раза превышает длину таковой у всех остальных видов рода (наибольшей длины малая спикула достигает у *Th. sicki* — 0,306 мм (Strachan, 1957) — паразита сов Бразилии. У соколов известны два вида телязиел — *Th. campanulata* (Molin, 1858) и *Th. papillosa* (Molin, 1858). Кроме отмеченных признаков, они отличаются от представителей нового вида и географическим распространением — оба указанных вида найдены в Южном полушарии (Африка, Южная Америка). Вид назван по характерному дифференциальному признаку — большой длине спикулы.

Типы хранятся в музее Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Семейство *Diplotriaeidae* Anderson, 1958

Serratospiculum tendo (Nitzsch, 1857)

Эта нематода обнаружена в воздухоносных мешках сапсана (у 2 из 11, 4 и 6 экз.).

Diplotriaeana falconis (Connal, 1912)

Найдены в воздухоносных мешках дербника (у 1 из 9, 3 экз.) и пустельги (у 1 из 5, 1 экз.).

Краткий анализ материала. Как показывают приведенные данные, у обследованных птиц доминируют представители подотряда спирурат — к ним относятся 7 видов, в то время как филиарияты представлены тремя видами, аскариды двумя и трихоцефалаты только одним видом.

Наиболее часто встречаются у хищных птиц Якутии *P. depressum* (6 видов птиц), *M. accipiter* (у 5), *C. paraskrabini* и *C. leptoptera* (у 3).

Один вид *Thelaziella longispicula* n. sp. оказался новым для науки, *M. accipiter* впервые регистрируется на территории СССР, *M. oschmarini* сведен в синоним вида *M. bubo*. Изменено название вида *C. seurati* (Skrjabin, 1917) на новое — *C. paraskrabini* nom. nov., поскольку первое оказалось «nomen praecuratum».

ЛИТЕРАТУРА

- Губанов Н. М., Дайя Г. Г. 1967. К фауне нематод птиц Северной Якутии. — Сборник работ по гельминтофауне рыб и птиц. По материалам экспедиций Гельминтологической лаборатории АН СССР. М., ВИНТИ, стр. 120—132.
- Ивашкин В. М. 1961. К перестройке системы нематод подотряда спирурат. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11, стр. 95—97.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры (принятый XV международным зоологическим конгрессом). 1966, Изд-во «Наука». М.—Л., 100 стр.
- Ошмарин П. Г. 1948. Гельминтофауна промысловых животных Бурят-Монгольской АССР. Канд. дисс. М.
- Ошмарин П. Г. 1956. Тетрамериды (*Spirurata*, *Tetrameridae*) домашних и диких птиц Приморского края. — Труды Дальневост. филиала АН СССР, серия зоол., 3 (VI): 271—314.
- Ошмарин П. Г. 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М., Изд-во АН СССР, 323 стр.
- Скрябин К. И., Соболев А. А. 1963. «Основы нематодологии», 11. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания, ч. I. Спируроидеи. М. Изд-во АН СССР, 511 стр.
- Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. 1967. Основы нематодологии, 16. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания, ч. 4. Телязиоидеи. М., Изд-во АН СССР, 624 стр.
- Chabaud A. G. 1958. Essai de classification des nematodes *Habronematinae*. — Ann. parasitol. humaine et comparée, 33, 4: 445—508.
- Schell St. C. 1953. Four new species of *Microtetrameres* (Nematoda: Spiruroidea) from North American birds. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 72, 3: 227—236.

З. С. ДОЛГУН

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ В ТКАНЯХ РЯДА ГЕЛЬМИНТОВ

За последние 20 лет многие исследователи изучали роль биологически активного вещества серотонина (5 НТ) в регуляции функций организма животных, в частности в регуляции функций нервно-мышечной системы. Исследования в этом направлении позволили обнаружить серотонин в тканях позвоночных и многих беспозвоночных животных (Mansour, Lago a. Hawkins, 1957; Welsh, Moorhead, 1960, Erspamer, 1961; Welsh, 1964).

Работы, посвященные выявлению серотониноподобных веществ в тканях гельминтов и изучению их значения в отпавлении функций у названных животных, впервые проведены в нашей стране сотрудниками Гельминтологической лаборатории АН СССР С. П. Александрюк и З. С. Долгун (1963, 1965), С. П. Александрюк (1964).

Мы проводили исследования на *Ascaridia galli* и *Dicrocoelium lanceatum*.

Для определения серотонина используются различные методы: бумажная хроматография, спектрофотометрия и определение при помощи биологических тестов. Большинство исследователей сходится во мнении, что биологический метод определения содержания серотонина в тканях животных наиболее чувствителен. В качестве тестобъекта применяют изолированные органы животных: сердце, желудок, кишечник, матку. В предварительных опытах (Александрюк, Долгун, 1963) мы применяли метод Вейна (Vane, 1957) в модификации, предложенной Геддумом (Gaddum, 1956). Этот метод позволяет определять серотонин в концентрации 10^{-9} г/мл, но он технически труден. Позднее в экспериментах мы пользовались методом Вейна (Vane, 1957). В качестве инкубирующего раствора применялся раствор Рингера-Локка. В наших условиях препарат, приготовленный из фундальной части желудка крысы, также позволяет определять серотонин в пределах 10^{-8} — 10^{-9} г/мл. Этот препарат отвечает стабильными сокращениями на одну и ту же концентрацию серотонина в течение 4—5 часов, если крысу за сутки до эксперимента накормить серым хлебом и молоком.

Большое значение в исследовании серотонина и серотониноподобных веществ имеет метод экстрагирования их из тканей животных. В литературе почти нет данных, подробно описывающих способ экстрагирования указанных веществ из целых паразитических червей. В нашей работе мы применяли с небольшой модификацией метод экстракции серотонина из тканей животных, предложенный Эмином, Крауфордом и Геддумом (Amin, Crawford, Gaddum, 1954).

Для приготовления проб гельминтов собирали на мясо- или птицекомбинатах в первые 20—30 минут после забоя животных и помещали в термос с раствором Рингера-Локка при температуре до 37—38°. В этом рас-

творе их доставляли в лабораторию в течение 2—3 часов. *A. galli* обычно содержали в термостате до следующего дня при температуре 38°. *D. lanceatum* обрабатывали в день сбора.

В лаборатории гельминтов промывали, просушивали фильтровальной бумагой, взвешивали и готовили ацетоновые экстракты. Ацетоновые экстракты хранили в холодильнике при температуре 2—4°.

Ацетоновые экстракты из тканей *A. galli* и *D. lanceatum* вызывают сокращение препарата, что обусловлено, по-видимому, действием серотонина или серотониноподобных веществ, экстрагированных из тканей гельминтов. Чтобы выяснить, является ли экстрагируемое вещество серотином, мы провели контрольные опыты, в которых препарат обрабатывали антагонистом серотонина перед воздействием экстракта. Обычно препараты, приготовленные из фундальной части желудка крысы, обрабатывают антагонистом серотонина — диэтиламид-лизергиновой кислотой (LSD). В нашем распоряжении не было этого антагониста, но был его аналог — це-пентил.

Как удалось установить, це-пентил в концентрации 10^{-6} г/мл после контакта с препаратом в течение не менее 7 минут почти всегда блокирует чувствительность последнего к серотонину на 15—20 минут.

Контрольные определения, проведенные на препаратах, обработанных це-пентилом, показали, что экстрагируемые вещества из тканей *A. galli* и *D. lanceatum* являются серотином или веществами, очень близкими к последнему по своему действию на полоску из фундальной части желудка крысы.

Для количественного определения содержания серотониноподобных веществ в тканях *A. galli* мы брали 6—8 половозрелых самок, взвешивали их, заливали охлажденным ацетоном из расчета 20 мл на 1 г гельминтов. Затем гельминтов измельчали ножницами. Дальнейшая экстракция и обработка экстракта проводилась в соответствии с методом Эмина с соавторами (1954) с той лишь разницей, что эти авторы проводили экстракцию при комнатной температуре, а мы — на холоде. Обычно навеска аскаридий была до 1 г. Содержание серотониноподобных веществ в тканях *A. galli* определяется как $0,043 \pm 0,0026$ г/г сырого веса. Коэффициент вариации в этой серии опытов равен 22,7%. Средняя величина содержания серотониноподобных веществ в данной и в последующих сериях установлена на основании 40 определений.

Чтобы получить меньший разброс при определении содержания серотониноподобных веществ в тканях *A. galli*, во второй серии опытов мы готовили общий гомогенат из большого количества аскаридий. Из общего гомогената делали навески до одного грамма и только после этого заливали ацетоном в той же пропорции. Дальнейшая экстракция и обработка проб шла так же, как описано выше. Если от момента начала рассечения гельминтов и до заливания ацетоном проходит 4—7 минут, то содержание серотониноподобных веществ равно $0,043 \pm 0,0026$ г/г и коэффициент вариации составлял 22,7%. Если же от начала рассечения гельминтов до заливания ацетоном проходит 20—30 минут, то содержание серотониноподобных веществ определяется как $0,212 \pm 0,101$ г/г сырого веса гельминтов. Коэффициент вариации в этом случае равен 47,68%. Сопоставляя полученные величины, мы видим, что содержание серотониноподобных веществ во втором случае увеличилось почти в 5 раз. Объяснить это явление трудно, но можно предположить, что при растирании тканей гельминтов серотониноподобные вещества из связанных комплексов переходят в свободное состояние и становятся доступными для определения. Для сравнения содержание серотониноподобных веществ в пробах, приготовленных двумя способами, определяли на одном препарате.

Литературными данными о содержании серотониноподобных веществ в тканях аскаридий, определенном биологическим или каким-либо другим методом, мы не располагаем.

Нами проводились эксперименты по определению содержания серотониноподобных веществ в тканях трематоды *D. lanceatum*. Экстрагирование серотониноподобных веществ из тканей названных трематод проводилось так же, как описано выше. Содержание серотониноподобных веществ в тканях трематод определяется как $0,058 \pm 0,0038$ г/г сырого веса. Коэффициент вариаций 14,9%.

Известно, что в тканях *Fasciola hepatica*, являющихся, так же как и *D. lanceatum*, паразитами желчных ходов печени животных, содержится серотонина 0,06—0,08 г/г (Mansour, Lago a. Hawkins, 1957). Эти данные согласуются с нашими по содержанию серотонина у *D. lanceatum*.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрюк С. П. 1964. Роль некоторых медиаторов первого возбуждения в деятельности нервной системы гельминтов.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 14: 50—59.
- Александрюк С. П., Долгун З. С. 1963. Серотонин (5-окситриптами) в тканях аскарид (*Ascaris suum*). В сб.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР, стр. 291—293.
- Amin A. H., Crawford T. B., Gaddum I. H. 1954. The distribution of substance P and 5-hydroxytryptamine in the central nervous system of the dog.— J. Physiol., 126, N 3: 569—618.
- Gaddum I. D. 1956. The estimation of 5-hydroxytryptamine in the presence of adrenaline.— Brit. J. Pharmacol., 11: 66.
- Ersamer V. 1961. Recent research in the field of 5-hydroxytryptamine and related indolalkylamines.— Eortschr. Arzneimittel forsch., 3: 151.
- Mansour T. E., A. D. Lago, I. L. Hawkins. 1957. Occurrence and possible role of serotonin in *Fasciola hepatica*.— Federat. Proc., 16, (1367): 319.
- Mansour T. E. 1959. The effect of serotonin and related compounds on the Carbohydrate metabolism of the liver fluke, *Fasciola hepatica*.— J. Pharmacol. and Exper. Therapy, 126, 3: 212.
- Vane I. R., 1957. A sensitive method for the assay of 5-hydroxytryptamine.— Brit. J. Pharmacol., 12: 344.
- Welsh I. H. 1964. The quantitative distribution of 5-hydroxytryptamine in the nervous system of eyes and other organs of some vertebrates.— Comp. Neurochem.: 355.
- Welsh I. H., Moorhead H. 1960. The quantitative distribution of 5-hydroxytryptamine in the vertebrates especially in their nervous systems.— J. Neurochem., 6: 146.

Д. П. КОЗЛОВ, Ю. А. БЕРЕЗАНЦЕВ

ОБНАРУЖЕНИЕ ТРИХИНЕЛЛЕЗА У МОРЖА
НА ТЕРРИТОРИИ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

В последние два десятилетия факт обнаружения трихинеллеза у морских млекопитающих на арктическом побережье Европы, Азии, Америки, а также на островах Ледовитого океана привлек большое внимание ученых. Поводом к этому послужили многочисленные заболевания трихинеллезом людей, употреблявших в пищу мясо морского зверя в разных районах Полярного бассейна. Среди населения побережья северо-западной Гренландии весной 1947 г. отмечены вспышки трихинеллеза. Зафиксировано более 300 случаев заболеваний людей, из них 33 со смертельным исходом. В 1949, 1953, 1959 гг. также наблюдались вспышки заболеваний. Предполагалось, что источником заражения большей частью служило мясо моржей, а в некоторых случаях — мясо белухи (Roth, 1949; Madsen, 1961). После этих событий в Арктике стали усиленно изучать распространение трихинеллеза среди людей, наземных и морских млекопитающих. Исследования проводили датские, английские, американские, канадские и советские ученые.

На Крайнем Севере нашей страны также встречаются заболевания людей трихинеллезом и обнаружена зараженность трихинеллами некоторых видов диких млекопитающих. Чрезвычайно любопытно обнаружение трихинеллеза у некоторых видов морских млекопитающих, пути заражения которых до настоящего времени окончательно еще не выяснены.

В Гренландии Торборг, Тулинус, Рот (Thorborg, Tulinus, Roth, 1948) обнаружили трихинеллез у тюленей-лахтаков (*Erignathus barbatus*). Подробные сведения о распространении трихинеллеза у диких животных Гренландии приводят Рот (Roth, 1949, 1950) и Мадсен (Madsen, 1961). Обследованные ими моржи (*Odobenus rosmarus*) и лаштаки оказались заражены в 1%, а у нерп (*Phoca hispida*) трихинеллез встречался в 0,1%.

В работах Торханга и Ростеда (Thorhang, Rosted, 1956) отмечено, что трихинеллез у млекопитающих Севера встречается преимущественно в районе о. Шпицбергена и в восточных частях Полярного бассейна. Эти авторы обнаружили трихинеллез у 7 моржей из 74 обследованных.

На Аляске с 1949 по 1953 г. при обследовании морских млекопитающих трихинеллез был найден у одной белухи (*Delphinapterus leucas*) из 49 и у двух тюленей из 310 обследованных (Babero, Rausch, Schiller, 1956). Среди тюленей преобладали два вида — нерпа (*Ph. hispida*) и обыкновенный тюлень (*Ph. vitulina*). Кьютунен (Kuitunen, 1954) сообщает о зараженности трихинеллами 17 моржей из 394 обследованных на севере Канады. Фей (Fay, 1960), обобщив сведения различных авторов о зараженности моржей, отмечает, что из 1060 экз. обследованных животных трихинеллез был обнаружен у 10,5% зверей. Зараженными оказались только самцы. Известно, что среди моржей часто встречаются отдельные особи, ведущие хищный образ жизни; они нападают на другие виды млекопитающих и способны пожирать падаль.

Мы присоединяемся к мнению Мадсена (1961), считающего источни-

ком заражения непосредственно падаль — трупы наземных млекопитающих, особенно собак, которые смыываются в море и могут пожираться морскими млекопитающими. На этот счет имеются и другие, пока еще мало обоснованные, точки зрения. Некоторые исследователи считают, что гаммариды и другие ракообразные участвуют в передаче трихинелл от падали к морским млекопитающим (Vibe, 1950; Бритов, 1962б). Абс и Шмидт (Abs, Schmidt, 1954), Н. Н. Озерецковская, С. М. Успенский (1957), А. В. Меркушев (1960, 1963) и В. А. Бритов (1962б) считают, что в заражении морских млекопитающих играют роль птицы, поедающие трихинеллезную падаль, а затем с пометом рассеивающие трихинелл в море.

В СССР трихинеллез у ластоногих обнаружен только В. А. Бритовым (1962а) у пяти тюленей (по-видимому, *Histiophoca groenlandica*) из Архангельска. Всего им было исследовано 210 животных. С. Л. Делямуре и Е. В. Алексеев (1963) не нашли трихинеллеза у 144 тюленей (*Histiophoca groenlandica*), обследованных на Белом море. Н. И. Овсюкова (1963) на Чукотке обследовала также с отрицательным результатом 39 моржей, 84 нерпы, 56 лаштаков и 61 кита (виды китов автором не указаны).

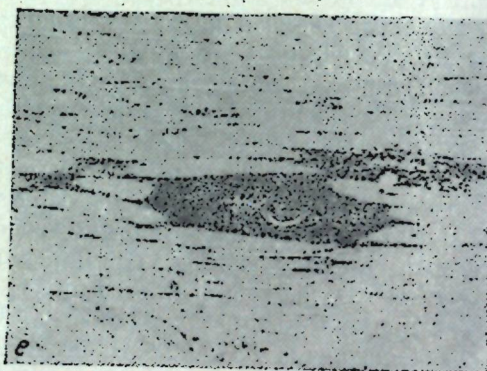
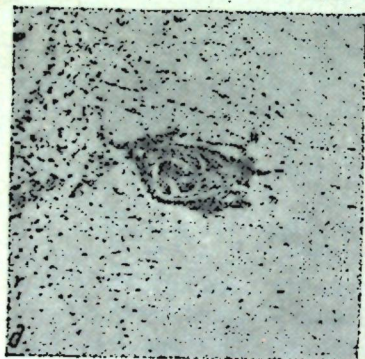
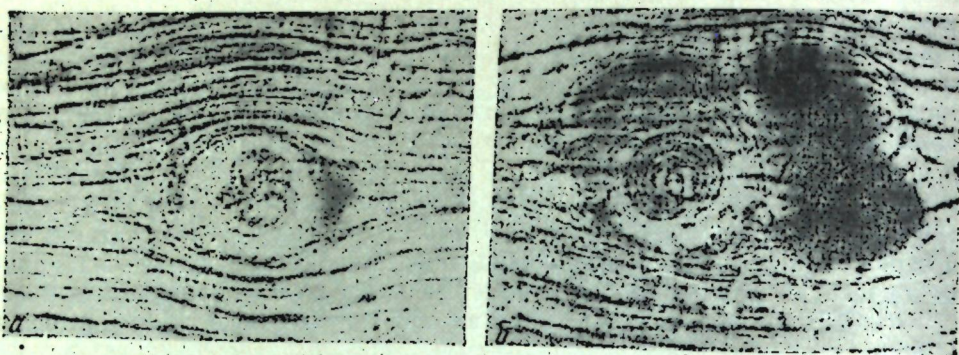
Наши исследования морских млекопитающих на трихинеллез начались в 1963 г. на Чукотке в окрестностях пос. Энурмино. Поводом для этих исследований послужило широкое распространение трихинеллеза у пушных зверей на звероферме и у собак. Обследованные голубые песцы (38 экз.) оказались заражены на 86,6%, серебристо-черные лисы (5 экз.) — на 83,3, а собаки (11 экз.) — на 72,7%. Дикie песцы (32 экз.), добытые в окрестностях поселка, были заражены трихинеллезом лишь на 18,8%. Из мясных продуктов животные зверофермы получали только мясо морского зверя и внутренние органы северного оленя. Тушки забитых пушных зверей не скармливались. Проникновение грызунов в клетки исключается, так как они обиты металлической сеткой и подняты высоко над землей. Эти обстоятельства заставили предположить, что заражение животных на звероферме происходит через мясо морского зверя. Исследование на трихинеллез компрессорным методом 10 нерп, добытых вблизи Энурмино, дало отрицательный результат.

В 1965 г. в этом районе были проведены более обширные исследования морских млекопитающих. Применялся компрессорный метод и одновременно метод переваривания мышц в искусственном желудочном соке. Исследовались мышцы конечностей, именные мышцы и диафрагма. Всего было обследовано 44 лаштаков, 70 нерп и 50 моржей. Трихинеллы были найдены у одного моржа (см. рисунок, а, б). Это первый случай обнаружения инвазии у моржа на территории СССР.

Интенсивность инвазии личинками трихинелл в разных группах мышц моржа (число личинок в 15 г мышц) была следующая: м. masseter — 55, грудные мышцы — 46, межреберные — 37, поясничные — 26, мышцы переднего лапа — 18, диафрагма — 13. Наименее пораженной оказалась диафрагма, тогда как у большинства наземных млекопитающих она поражается наиболее интенсивно. Пораженность мышц зависит от интенсивности кровоснабжения (Бритов, 1960). У наземных млекопитающих диафрагма постоянно функционирует, поэтому к ней притекает значительное количество крови, а следовательно, она и более интенсивно поражается личинками трихинелл. Ластоногие дышат значительно реже и диафрагма выполняет меньшую нагрузку, поэтому она, по-видимому, слабее снабжается кровью, что и объясняет ее меньшую поврежденность личинками трихинелл.

Личинками трихинелл от моржа были заражены белые мыши и белые крысы.

На срезах мышц моржа личинки трихинелл были окружены толстыми капсулами с отложением извести, что указывало на давность заражения (см. рисунок в, г). Капсулы имели строение, характерное для личинок



Инкапсулированная личинка трихинеллы

а — в раздавленных мышцах моржа (фиксированных формалином и просветленных молочной кислотой). На одном полюсе капсулы — небольшое обызвествление. Ув. 75 X; б — вторая личинка в мышцах моржа. На одном полюсе капсулы — массивный участок обызвествления. Ув. 75 X; в — на гистологическом срезе мышца моржа. Вокруг личинки и участка саркоплазмы с ядрами виден очень толстый гиалиновый слой капсулы. Ув. 75 X; г — на гистологическом срезе мышца моржа. В толстом гиалиновом слое капсулы заметны многочисленные мелкие зерна извести. Ув. 75 X; д — скопление клеток инфильтрата вокруг капсулы личинки трихинеллы в мышцах белой мыши, зараженной от моржа. Ув. 75 X; е — гибнущая личинка трихинеллы, окруженная воспалительным клеточным инфильтратом в мышце белой мыши, зараженной от моржа. Ув. 75 X (оригинал).

трихинелл в мышцах наземных млекопитающих. На гистологических срезах мышц белой мыши, зараженной трихинеллами от моржа и исследованной более чем через месяц, встречались инкапсулированные личинки. Вокруг многих капсул паразитов имелись клеточные инфильтраты (д на рисунке). Встречались погибшие личинки, окруженные воспалительным клеточным инфильтратом; разрушившим капсулу и инкапсулированный

участок саркоплазмы (е на рисунке). Это, по-видимому, связано с некоторыми штаммовыми особенностями трихинелл, не адаптированных еще к мышцам и поэтому не способных полностью подавить защитную воспалительную реакцию в организме мыши при инкапсуляции. Как установили Нельсон и Форрестер (Nelson, Forrester, 1962) и И. Я. Зиморой (1963), у трихинелл имеются штаммовые отличия, но они быстро, уже на втором пассаже, адаптируются к новому виду млекопитающего-хозяина. Капсулы личинок трихинелл в мышцах моржа имели следующие средние размеры: длина — $0,464 \pm 0,010$ мм, ширина — $0,360 \pm 0,007$ мм (измерено 100 капсул). Личинки трихинелл имели среднюю длину $1,033 \pm 0,01$ мм (измерено 58 личинок). Данные статистической обработки достоверны. Личинки трихинелл, извлеченные из мышц белой мыши (зараженной трихинеллами от моржа), имели среднюю длину $0,915 \pm 0,009$ мм. Обращает на себя внимание, что личинки имеют неодинаковые размеры в мышцах хозяев, хотя заражение произошло одним штаммом трихинелл.

ЛИТЕРАТУРА

- Бритов В. А. 1960. К вопросу о расселении трихинелл в мышцах. — Мед. паразитология, № 2, стр. 183—186.
- Бритов В. А. 1962а. Материалы по эпизоотологии, патогенезу и патоморфологии трихинеллеза у животных. Автореф. канд. дисс. Казань.
- Бритов В. А. 1962б. О роли рыб и ракообразных в передаче трихинеллеза морским млекопитающим. Зоол. ж., 41, № 5: 776—777.
- Десямуре С. Л., Алексеев Е. В. 1963. Обзор гельминтофауны беломорского стада гренландских тюленей. Сборник научно-исследовательских работ 1962 г. (гренландский тюлень и хохлат). Северное отделение. Полярного научно-исследовательского и проектного института морского рыбного хозяйства и океанографии им. Книповича, стр. 73—101.
- Зиморой И. Я. 1963. Изменение вирулентности трихинелл при их пассаже от плотоядных к грызунам. В сб. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». М., Изд-во АН СССР, стр. 71—74.
- Меркушев А. В. 1960. О роли птиц в циркуляции *Trichinella spiralis* в природе. — Зоол. ж., 39, № 2: 161—164.
- Меркушев А. В. 1963. О трихинеллезах в Советской Арктике. — Wiadomosci parazytologiczne, 9, № 5: 493—495.
- Овсюкова Н. И. 1963. О трихинеллезах животных в Чукотском национальном округе. Материалы Научн. конфер. Всес. об-ва гельминтологов. М., ч. 2, стр. 24—26.
- Озеродковская Н. Н., Успенский С. М. 1957. Групповое заражение трихинеллезом от мяса белого медведя в Советской Арктике. — Мед. паразитология, № 2: 152—158.
- Abs O., Schmidt H. 1954. Wie infizierten sich arktische Tiere mit Trichinen? — Z. des. innere Med., 9, 15: 758—760.
- Fay F. 1960. Carnivorous Walrus and some Arctic Zoonoses. — J. Arctic Inst. of North America, 13, 2: 111—122.
- Kuitunen E. 1954. Walrus Meat as a Source of Trichinosis in Eskimos. — Canad. J. Publ. Health, 45: 30.
- Madsen H. 1961. The Distribution of *Trichinella spiralis* in Sledge Dogs and Wild Mammals in Greenland under a Global Aspect. — Meddelelser on Gronland, 159, 7: 124.
- Nelson G., Forrester A. 1962. Trichinosis in Kenya. — Wiadomosci parazytologiczne, 1: 17—28.
- Rausch R., Babero B., Rausch R. V., Shiller E. 1956. The Occurrence of Larvae of *Trichinella spiralis* in Alaskan Mammals. — J. Parasitol., 42, 3: 259—271.
- Roth H. 1949. Trichinosis in Arctic Animals. — Nature, 163, 4151: 805—806.
- Roth H. 1950. Nuevas experiencias sobre la triquinosis con especiales consideraciones sobre su existencia en las regiones arcticas. — Rev. grancolombiana de zootechnica, Hig. y Med. Vet., 4, 4, 5, 6: 352—375.
- Thorborg N., Tulinius S., Rohd H. 1948. Trichinosis in Greenland. — Acta Pathol. et Microbiol. Scandinavica, 25: 778—794.
- Thorhang K., Rosted A. 1956. Researches into the Prevalence of Trichinosis in Animals in Arctic and Antarctic Waters. — Nord. Vet. Med., 8, 2: 115—129.
- Vibe C. 1950. The Marine Mammals and the Marine Fauna in the Thule District (North-West Greenland). — Meddelelser on Gronland, 150, 6: 1—115.

В. Л. КОНТРИМОВИЧУС

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ КУНЬИХ
(краткий очерк)

Куньи являются одним из наиболее интересных семейств млекопитающих, экологическая адаптация которых достигла широкого диапазона — от древесных до морских форм. В связи с этим они служат очень удобным объектом для различных гельминтофаунистических исследований.

Автор этих строк длительное время изучал гельминтофауну куньих Сибири и Дальнего Востока. Одновременно была собрана обширная (около 1000 источников) литература, содержащая сведения о паразитических червях мустелид мировой фауны. В настоящей статье, насколько позволит ее объем, мы попытаемся кратко охарактеризовать общие особенности гельминтофауны куньих и рассмотреть закономерности ее формирования.

Краткие сведения о хозяевах и степени изученности гельминтофауны куньих. По современным взглядам на систематику мустелид, семейство включает 23 рода с 56—64 видами. Таксономия тропических форм мустелид, и особенно представителей родов *Lutra* и *Coneratus*, обитающих в Южной Америке, разработана недостаточно, что не позволяет установить точного количества существующих там видов.

Большинство систематиков в составе *Mustelidae* выделяет пять подсемейств: *Mustelinae*, *Melinae*, *Mellivorinae*, *Mephitinae* и *Lutrinae*. Из них *Mustelinae* и *Lutrinae* встречаются практически на всем ареале семейства (т. е. отсутствуют лишь в Австралии и на Мадагаскаре), *Melinae* заселяют Европу, Азию (кроме Индии) и западную часть Северной Америки, *Mellivorinae* — почти всю Африку и Юго-Западную Азию и *Mephitinae* — Северную и Южную Америку.

Сведения о количестве родов и видов, насчитывающихся в каждом из подсемейств, и о степени изученности их гельминтофауны приведены в табл. 1.

Приведенные данные (табл. 1) свидетельствуют, что только около трети видов куньих можно считать более или менее изученными, о гельминтофауне 22 видов имеются явно неполные, зачастую отрывочные сведения и 13—21 вид (также примерно около одной трети) не исследовались вообще. Если рассматривать степень изученности родов, то только меньше половины из них (10) можно признать в какой-то мере изученными. О гельминтах мустелид 9 родов имеются неполные сведения, а представители 4 родов (*Gramnogaie*, *Lyncodon*, *Arctonyx* и *Mudaus*) вообще не подвергались исследованию.

Данные о количестве известных в настоящее время у куньих различных зоогеографических областей видов гельминтов, с указанием числа видов, обнаруженных только в пределах определенной области, приведены в табл. 2. Эти сведения позволяют сделать по крайней мере два вывода.

Во-первых, как и данные табл. 1, они свидетельствуют, что гельминтофауна куньих изучена еще далеко не полно, а имеющиеся сведения отно-

Таблица 1
Изученность гельминтофауны куньих различных подсемейств

Подсемейство	Роды				Виды			
	всего	в том числе изучены гельминтологически		сведений нет	всего	в том числе изучены гельминтологически		сведений нет
		хорошо	есть некоторые сведения			хорошо	есть некоторые сведения	
<i>Mustelinae</i>	11	4	5	2	31	14	10	7
<i>Mellivorinae</i>	1	—	1	—	1	—	1	—
<i>Melinae</i>	5	2	1	2	7	2	1	4
<i>Mephitinae</i>	3	2	1	—	7—11	2	5	0—4
<i>Lutrinae</i>	3	2	1	—	10—14	3	5	2—6
Всего	23	10	9	4	56—64	21	22	13—21

сятся главным образом к мустелидам Голарктики. Нет никаких оснований предполагать, что у куньих остальных зоогеографических областей паразитирует меньшее количество видов, чем, например, в Палеарктике или

Таблица 2
Количество видов гельминтов, известных у куньих различных зоогеографических областей

Область	Всего	Трематоды	Цестоды	Нематоды	Скребни
Голарктика	195/185	57/54	29/29	91/84	18/18
В том числе:					
Палеарктика	114/78	32/25	18/16	54/39	10/8
Неоарктика	100/72	31/25	13/11	46/28	10/8
Из них общих для обеих областей .	23	6	2	13	2
Эфиопская	13/11	4/3	1/1	8/7	—
Индомалайская	11/7	5/4	—	6/3	—
Неотропическая	26/21	10/8	—	10/7	6/6
Итого	235	73	30	108	24

Примечание. В числителе указано общее количество известных в данной области видов, в знаменателе — зарегистрированных только в ее пределах.

Неоарктике. Наоборот, вполне вероятно, что в тропических районах видовой состав паразитических червей окажется более разнообразным. Поэтому, исходя из современных представлений о систематике гельминтов, можно считать, что у куньих паразитирует не менее 400—500 видов гельминтов, а это означает, что нам известно лишь около половины из них (235 видов). Вероятно, приведенные данные о степени изученности гельминтофауны куньих характерны также для других групп позвоночных и в известной мере отражают положение дел в изучении гельминтофауны диких животных нашей планеты.

Во-вторых, материалы табл. 2 показывают, что гельминтофауна куньих различных зоогеографических областей, заселенных близкими в систематическом отношении формами (представители тех же родов или подсемейств) обладают довольно несходной фауной паразитических червей.

Ниже мы кратко остановимся на весьма любопытных данных, характеризующих темпы накопления информации о фауне гельминтов мустелид. Как известно, в 1935 г. вышел Каталог паразитов хищных млекопитающих Стайлса и Бэкер (Stiles a. Baker, 1935), в котором учтены сведения примерно по 1930 год. В табл. 3 указано количество видов гельминтов (по современным воззрениям на их систематику), отмеченное в Каталоге для

Таблица 3

Рост сведений о гельминтофауне куньих мира

Данные	Всего видов	Трематоды	Цестоды	Нематоды	Скребни
Стайлс и Бэкер (1930 г.)	66	18	13	30	5
Зарегистрировано после 1930 г.	169	55	17	78	19
Итого	235	73	30	108	25

куньих, а также сведения о количестве описанных после 1930 г. видов гельминтов и числе зарегистрированных у куньих ранее известных видов. За последние 35 лет список видов гельминтов куньих возрос в 3,5 раза по сравнению с предыдущей более чем полуторавековой историей гельминтологических исследований мустелид. Более наглядно рост сведений о гельминтах куньих можно продемонстрировать на примере Северной Америки, поскольку в данном случае можно сопоставить количество известных видов гельминтов по данным Стайлса и Бэкер (1930 г.), Эриксона (Erickson, 1946 — сведения примерно по 1945 г.) и нашим данным по 1965 г. (табл. 4). За последние 20 лет, как видно из этой таблицы, список гельминтов куньих Северной Америки увеличился в 2,5 раза.

Таблица 4

Рост сведений о гельминтофауне куньих Северной Америки

Данные	Всего	Трематоды	Цестоды	Нематоды	Скребни
Стайлс и Бэкер (1930 г.)	15	4	2	9	—
Эриксон (1945 г.) *	38	13	7	18	—
Наши данные по 1966 г.	100	31	13	46	10

* Из числа видов, приведенных Эриксоном, исключены 2 вида трематод от выдр Центральной Америки и 1 вид нематод от лалана Командорских островов.

Специфичность гельминтов куньих. Известных к настоящему времени гельминтов мустелид можно подразделить на три группы: паразитирующие только у куньих или для которых куньи являются основными хозяевами (облигатные паразиты); паразитирующие в основном у других групп позвоночных, но встречающиеся более или менее часто также у куньих (факультативные паразиты); являющиеся случайными паразитами мустелид.

В табл. 5 приведены цифры, характеризующие распределение гельминтов различных классов по этим трем группам. Анализируя приведенные

Таблица 5
Сведения о числе облигатных, факультативных и случайных гельминтов куньих

Класс	Всего видов	Облигатные		Факультативные		Случайные	
		число	%	число	%	число	%
Трематоды	73	31	42,0	27	37,0	15	21,0
Цестоды	30	15	50,0	9	30,0	6	20,0
Нематоды	108	74	69,0	19	17,0	15	14,0
Скребни	24	8	33,0	9	37,0	7	30,0
Итого	235	128	54,0	65	28,0	43	18,0

данные, видим, что облигатные паразиты куньих составляют лишь немногим более половины (54%) видов гельминтов, а почти одну пятую (18%) следует рассматривать как случайных паразитов. Наибольший процент облигатных паразитов (69%) отмечено среди нематод, затем идут, в порядке снижения числа узкоспецифичных видов, цестоды, трематоды и акантоцефалы.

Кроме упомянутых 54% видов, способных паразитировать только у куньих, 22% видов являются паразитами животных различных семейств отряда *Carnivora*, включая мустелид. Следовательно, 76% видов паразитов «сопряжены» с филогенетически близкой группой хозяев, хотя их специфичность варьирует в широких пределах от способности инвазировать куньих одного рода до паразитирования у хищников различных семейств. 19% видов являются паразитами различных отрядов млекопитающих, а 5% паразитируют главным образом у птиц. Куньи для этих гельминтов являются большей частью случайными хозяевами, хотя некоторые гельминты, как, например, нематоды рода *Dracunculus* или некоторые гетерофииды птиц, видимо, имеют в экологии мустелид определенное значение. Понятно, что в большинстве случаев нельзя говорить о филогенетической связи этих паразитов с куньими, поскольку последние получили их «биотопическим» путем от соседей по биоценозам.

Особенности гельминтофауны куньих различных подсемейств. Количество гельминтов, известных у куньих различных подсемейств, систематическое разнообразие их гельминтофауны (количество родов и семейств, к которым принадлежат их паразиты), а также особенности ценологических связей последних с куньими (количество облигатных, факультативных и случайных паразитов) приведены в табл. 6. Сведения о гельминтах каланов даны отдельно, поскольку фауна паразитических червей этого экологически обособленного животного не имеет ничего общего с остальными *Lutrinae*.

Характерно, что большинство видов облигатных паразитов куньих встречено только у куньих одного подсемейства и лишь 21 вид (17%) до сих пор зарегистрирован у животных нескольких подсемейств.

Переходим к краткой характеристике гельминтофауны куньих отдельных подсемейств.

***Mustelinae*.** Это подсемейство самое многочисленное по числу видов, и его представители наиболее полно изучены в гельминтологическом отношении. Гельминтофауна мустелин насчитывает наибольшее число видов — 137. Из них 70 видов (51%) являются облигатными паразитами куньих, а 50 видов (37%) встречаются только у этой группы мустелид. Характерными гельминтами *Mustelinae* следует назвать трематод родов

Euryhalmis, *Metamatorchis* и *Troglorema*, несколько видов нематод рода *Skrjabingylus*, метастронгиллоидей монотипичных родов *Sobolevingylus*, *Mustelivingylus*, *Trilobostrongylus*, виды родов *Crenosoma*, *Molineus* и др.

Mellivorinae. Подсемейство включает один, по мнению многих авторов, монотипичный род. Некоторые исследователи относят медоеда к *Mustelinae*. В настоящее время у него известно всего 7 видов гельминтов, из них три паразитируют только у этого животного. Общим с другими куньими является всего один вид — *Filaria martis*.

Melinae. Гельминтофауна барсуков насчитывает 54 вида паразитических червей. В это число входят паразиты двух видов хозяев, обитающих

Таблица 6

Особенности гельминтофауны куньих различных подсемейств

Подсемейство	Всего видов гельминтов	Облигатные	Факультативные	Случайные
<i>Mustelinae</i>	137	70	33	29
<i>Melinae</i>	54	26	19	9
<i>Mellivorinae</i>	7	4	1	2
<i>Mephitinae</i>	50	24	19	6
<i>Lutrinae</i>	45	24	16	5
<i>Enhydra</i> (калан)	12	2	9	1
Всего	235	128	65	43

в Евразии и в Северной Америке. О гельминтах остальных видов барсуков, населяющих южную Азию, почти никаких сведений нет. Следует отметить сравнительно небольшое число видов (12, или 22%), свойственных только барсукам. Основная часть видов гельминтов этих животных (26, или 48%) — паразиты, встречающиеся также у других куньих, преимущественно мустелин. В то же время в фауне гельминтов барсуков отсутствуют такие характерные паразиты *Mustelinae*, как трематоды рода *Euryhalmis* (кроме отдельных случаев обнаружения у них *E. squamula*), *Troglorema*, нематоды рода *Skrjabingylus* и т. д.

Характерными паразитами барсуков являются цестоды *Atriotaenia incisa*, *Fossor taxidiensis* и *Insinuarotaenia schikhobalowi*, нематоды *Taxoscaris melis*, *Perostrongylus falciformis*, *Neoascaris anakumae* и некоторые другие. Следует отметить также частое паразитирование анкилостомид родов *Ancylostoma* и *Uncinaria*, что, видимо, связано с малоподвижным образом жизни этих животных, благодаря которому они имеют больше возможностей заражаться моноксенными гельминтами.

Mephitinae. Довольно хорошо изучена гельминтофауна скунсов, обитающих в Северной Америке. О скунсах Южной Америки имеются лишь отрывочные сведения.

Всего у скунсов известно 50 видов гельминтов, из них 17 видов (34%) регистрировались только у этих животных, 7 (14%) видов паразитируют также у других куньих, преимущественно у представителей *Mustelinae*. Гельминтофауну скунсов и мустелин сближает паразитирование у последних 1—2 видов рода *Skrjabingylus*, нематоды *Filaria martis*, а также трематоды *Euryhalmis pyriformis*. Для гельминтофауны мепитин наиболее характерны цестоды рода *Oschmarenia* (= *Oochoristica*), отсутствующие у других куньих.

Lutrinae (кроме калана). Имеются сведения о гельминтах выдр Палеарктики и Неоарктики и менее полные — Неотропической области. Паразитические черви выдр других районов земного шара изучены мало.

Список гельминтов выдр насчитывает 45 видов, из них 21 вид (46%) паразитирует только у этих животных. Имеются указания об обнаружении у выдр 3 видов нематод (*Capillaria putorii*, *Sobolephyme baturini* и *Strongyloides martis*), являющихся облигатными паразитами мустелин и мелли. Однако эти гельминты, видимо, паразитируют у выдр редко и не типичны для них. Таким образом, гельминтофауна выдр практически не имеет ничего общего с фауной паразитических червей других куньих и состоит из вышеупомянутой группы узкоспецифичных видов и довольно значительного числа (16) широкоспецифичных видов, паразитирующих у хищников различных семейств. В связи с этим отметим, что выдры в свое время были выделены в самостоятельное семейство *Lutridae* De Kay, 1842. Обособленность гельминтофауны выдр от таковой других куньих, которую трудно объяснить только их экологией, свидетельствует о более высоком ранге этой группы. Напомним, однако, что гельминтофауны, например, зайцеобразных семейств *Leporidae* и *Ochotonidae* совершенно несходны, и на этом основании Л. С. Шалдыбин (1965а) предлагал рассматривать эти группы в качестве самостоятельных отрядов, что вряд ли приемлемо, учитывая особенности их экологии и палеонтологии.

Таблица 7

Связь гельминтофаун куньих и других позвоночных

Группа хозяев	Всего родов		В том числе			
	число	%	облигатные и факультативные паразиты куньих		случайные паразиты	
			число	%	число	%
Куньи	20	19,0	20	21,0	—	—
Хищные млекопитающие	17	15,0	15	16,0	2	10,0
Млекопитающие различных отрядов	43	38,0	37	39,0	6	31,0
Млекопитающие и птицы	27	25,0	16	17,0	11	59,0
Теплокровные и холоднокровные позвоночные	7	6,0	7	7,0	—	—
Итого	114	100,0	95	100,0	19	100,0

Калан (*Enhydra lutris*). У этого животного известно 12 видов гельминтов, из них 8 — паразиты ластоногих и, реже, китообразных. Два вида скребней рода *Corynosoma* описаны от калана, и у других хозяев не отмечались, один вид трематод общий с песцом и один (*Nanophyetus* sp.) является, видимо, случайным паразитом.

Связь гельминтофаун куньих и других позвоночных. Если гельминтофауна куньих, рассматриваемая на видовом «уровне», проявляет довольно четко выраженную филогенетическую сопряженность между паразитом и хозяином, то распределение по хозяевам видов, входящих в состав одного рода, показывает весьма своеобразную связь между фаунами паразитических червей животных различных систематических групп, не укладывающуюся в рамки эволюционного параллелизма.

В табл. 7 приводятся данные о количестве родов, в состав которых входят только гельминты мустелид, только паразиты хищных млекопитающих и т. д. Если исключить 19 родов, содержащих случайных паразитов кунных, то получается, что примерно $\frac{1}{5}$ (21%) родов «специфична» для кунных, т. е. в их состав входят только паразиты этих животных. Большинство из этих родов монотипичны, а некоторые из них, видимо, обоснованы не совсем оправданно. Число родов, объединяющих только паразитов хищных млекопитающих, невелико — 16%. Зато представители 39% родов паразитируют у млекопитающих различных отрядов, 17% родов — у млекопитающих и птиц, а 7% — у теплокровных и холоднокровных животных. Укажем, однако, что только у однопроходных и ящеров пока неизвестны гельминты, принадлежащие к тем же родам, что и паразиты кунных. У млекопитающих остальных 16 отрядов паразитируют черви тех же родов, что и у кунных. У хищных других семейств известны паразиты 15 родов, представленных в гельминтофауне мустелид, а с грызунами у кунных имеется 27 общих родов (здесь и дальше также не учтены роды, включающие случайных паразитов мустелид), с насекомоядными — 14, с сумчатыми и парнокопытными — по 13, с приматами (кроме человека) — 12, с неполозубыми — 7, с рукокрылыми — 6 и т. д. Существуют роды, общие с позвоночными других классов: с птицами — 21, рептилиями — 8, амфибиями — 6 и с рыбами — 4 рода.

Взаимосвязь между ареалами паразитов и хозяев. Только сравнительно немногие гельминты мустелид имеют большой ареал, который, насколько позволяют судить имеющиеся данные, в значительной степени перекрывает ареалы их хозяев (*Skrjabinogylus nasicola*, *Filaria martis*, *Taenia martis*, *T. mustelae* и др.). Большинство паразитов ограничено в распространении, их ареалы занимают лишь часть ареалов хозяев, причем в ряде случаев трудно дать какое-либо объяснение их отсутствию в тех или иных районах. Так, нематода *Skrjabinogylus petrowi* была описана от соболей из зверохозяйств Европейской части СССР, у которых она паразитировала весьма часто. Впоследствии этот гельминт многократно отмечался у лесной и каменной куниц (диких), однако он отсутствует у диких соболей и пока не регистрировался восточнее Урала. *S. petrowi*, как и многие метастронгилоидеи, отличается очень широкой специфичностью к промежуточным хозяевам и способен развиваться во многих наземных моллюсках. Поэтому его ареал вряд ли ограничен распространением промежуточных хозяев.

Кроме *S. petrowi*, у кунных рода *Martes* паразитирует еще один вид этого рода — *S. ryjkovi*, недавно описанный нами от харзы Хабаровского края. Распространение скрябингилюсов среди куниц, таким образом, весьма любопытно, поскольку один из них паразитирует у европейских видов, второй — у обитающего в Юго-Восточной Азии. В то же время эти нематоды отсутствуют в естественных условиях у соболей (хотя и являются обычными их паразитами в зверохозяйствах), а также у японской и обеих американских куниц.

Ограничены в своем распространении определенной территорией также паразитические черви, менее специализированные в отношении окончательных хозяев и встречающиеся у кунных различных родов, подсемейств или даже хищников других семейств. В силу этого гельминтофауна, например, американской норки и скунса (представители различных подсемейств) в каком-либо районе Северной Америки имеет не меньше сходства, чем фауна паразитических червей европейской и американской норки (принадлежащих к одному подроду) на их родине.

* * *

Изложенные сведения позволяют сделать несколько выводов.

1. Гельминтов кунных можно распределить на две группы: узкоспецифичные виды, способные паразитировать только у мустелид одного (46% видов) или нескольких (8%) подсемейств, и широкоспецифичные (46%) виды, паразитирующие у хищников различных семейств, а в некоторых случаях также у млекопитающих других отрядов и птиц. Основная часть гельминтов мустелид (76%) паразитирует у систематически близких видов млекопитающих, что свидетельствует о «филогенетической сопряженности» паразитов и хозяев.

2. Из числа родов, в состав которых входят гельминты кунных, лишь $\frac{1}{5}$ «специфична» для них и включает только паразитов мустелид. Основная часть родов содержит виды гельминтов, паразитирующих либо у млекопитающих различных отрядов, либо у позвоночных различных классов. При этом в большинстве случаев нельзя проследить какую-либо взаимосвязь между систематическим положением хозяев и приуроченностью к ним видов паразитов отдельных родов.

3. Несмотря на систематическое родство кунных, заселяющих различные зоогеографические области, их гельминтофауна имеет мало сходства. Ареалы многих гельминтов, в том числе узкоспецифичных для кунных, занимают лишь часть ареалов их хозяев. Это позволяет утверждать, что географическое распространение паразитических червей определяется не только распространением их хозяев, но в значительной степени также особенностями внешней среды и историей формирования ее фауны.

Сделанные выше выводы дают возможность обрисовать в общих чертах пути формирования гельминтофауны кунных. Комплекс видов, составляющих фауну паразитических червей мустелид, неоднороден в смысле их физиологических адаптивных свойств, биоценотических связей с хозяевами и роли, которую они играют в экологии кунных, равно как неодинаково значение последних в экологии отдельных паразитов. «Случайные» паразиты мустелид филогенетически связаны с другими хозяевами, они не имеют сколь-либо существенного значения в экологии мустелид, а последние — в экологии паразитов. Факультативные паразиты кунных — виды с широкой специфичностью к окончательным хозяевам, в большинстве связаны с обширным кругом хозяев, значение которых в экологии этих гельминтов определяется конкретными местными условиями. Важная особенность данной группы гельминтов, видимо, та, что они не образуют стойких «рас по хозяину», и это позволяет паразитам разных поколений инвазировать дефинитивных хозяев.

Большая часть видов гельминтов мустелид экологически связана только с кунными или, точнее, с отдельными их группами. При этом 74% из их числа принадлежат к родам, в состав которых входит паразиты других, зачастую систематически отдаленных хозяев. Большинство этих видов возникло, очевидно, путем физиологической специализации части особей исходных форм к паразитированию у кунных, и эта специализация послужила изолирующим механизмом, обусловившим их развитие в самостоятельные виды. Некоторые из этих видов получены кунными от родственных им животных, однако многие паразиты «перешли» от соседей по биотопам, принадлежащим к другим отрядам или даже классам. Естественно, что кунные в свою очередь также являлись «донорами» паразитов для других групп животных. Таким образом, практически невозможно уязвить филогению многих родов паразитов с филогенией хозяев, как это делает, например, Шалдыбин (1965б). Значительно вернее, на наш взгляд, объяснить сложную картину распределения паразитов по хозяевам экологической радиацией отдельных видов гельминтов, благодаря которой они

переходят на систематически не родственные, но обитающих в одних и тех же биоценозах хозяев. Вероятно, что такая радиация является одним из основных факторов видообразования у паразитических червей. Дальнейшее расселение хозяев и паразитов, вымирание отдельных видов и групп создали картину распространения гельминтов по хозяевам и территории, наблюдаемую нами в настоящее время. Естественно, что нельзя отрицать параллельного развития паразитов и хозяев, но, как уже указывал Б. Е. Быховский (1957), оно представляет частный путь эволюции.

Несомненно, что современная гельминтофауна кунных формировалась в нескольких очагах, почти независимо один от другого. Многократные миграции хозяев, происходившие в прошлом, не оказали, видимо, большого влияния на этот процесс, о чем свидетельствуют значительные отличия в гельминтофауне мустелид крупных зоогеографических регионов и довольно отчетливо выраженная сопряженность отдельных видовых комплексов гельминтов не только с различными группами хозяев, но и с определенной географической средой. Влияние абиотических факторов среды на величину и характер ареалов гельминтов и на состав региональной гельминтофауны животных в ряде случаев следует признать решающим.

Анализ особенностей гельминтофауны мустелид дает основания усомниться в правильности широко распространенного мнения о более медленных темпах эволюции паразитов по сравнению с темпами эволюции их хозяев. Против такого утверждения говорят следующие факты.

1. Гельминтофауна кунных подсемейства *Mustelinae*, населяющих Евразию и Северную Америку и представленных одними и теми же (горностаем, росомачей) или близкими видами, имеет сравнительно мало общих видов гельминтов и в каждой из них есть паразиты, принадлежащие к родам и даже семействам, отсутствующим в составе другой.

2. Фауна паразитических червей широко распространенных родов кунных (например, *Lutra*), заселяющих различные регионы, имеет не только эндемичные узкоспецифичные виды, но роды или даже подсемейства (*Meliniinae*: *Cyathocotylidae*) гельминтов.

Эти особенности гельминтофауны мустелид трудно объяснить иначе, чем допуская, что в ряде случаев эволюция паразитов протекает быстрее, чем их хозяев. Мы считаем, что можно без особых затруднений дать теоретическое объяснение этому — смена поколений паразитов происходит быстрее, чем у хозяев, их плодовитость во много раз выше, они вынуждены адаптироваться к нескольким средам обитания (внешняя среда, промежуточные и окончательные хозяева), каждая из которых не постоянна. Поэтому возможности проявления естественного отбора у паразитических организмов более широкие, а сам отбор более действен. Хотя некоторые гельминты, видимо, являются очень древними, средний возраст их, по крайней мере наземных форм, на наш взгляд, меньше, чем их хозяев или свободноживущих организмов вообще.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их систематика и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 509 стр.
- Шалдыбин Л. С. 1965а. Гельминты грызунов и зайцеобразных фауны Советского Союза. Автореф. докт. дисс. М., Всес. ин-т гельминтологии им. К. И. Скрябина.
- Шалдыбин Л. С. 1965б. Исторические предпосылки формирования гельминтофауны грызунов и зайцеобразных Советского Союза.— Ученые записки Горьк. гос. пед. ин-та, вып. 56, стр. 99—127.
- Erickson A. B. 1946. Incidence of worm parasites in Minnesota mustelidae and host lists and keys to North American species.— Amer. Midland Naturalist, 36, 2: 494—509.
- Stiles C. W., Baker C. E. 1935. Key-catalogue of parasites reported for *Carnivora* (cats, dogs, bears etc) with their possible public health importance.— Bull. Nat. Inst. Health, 163: 913—1223.

Н. А. КОРОЛЕВА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА *Hystrix tricolor*

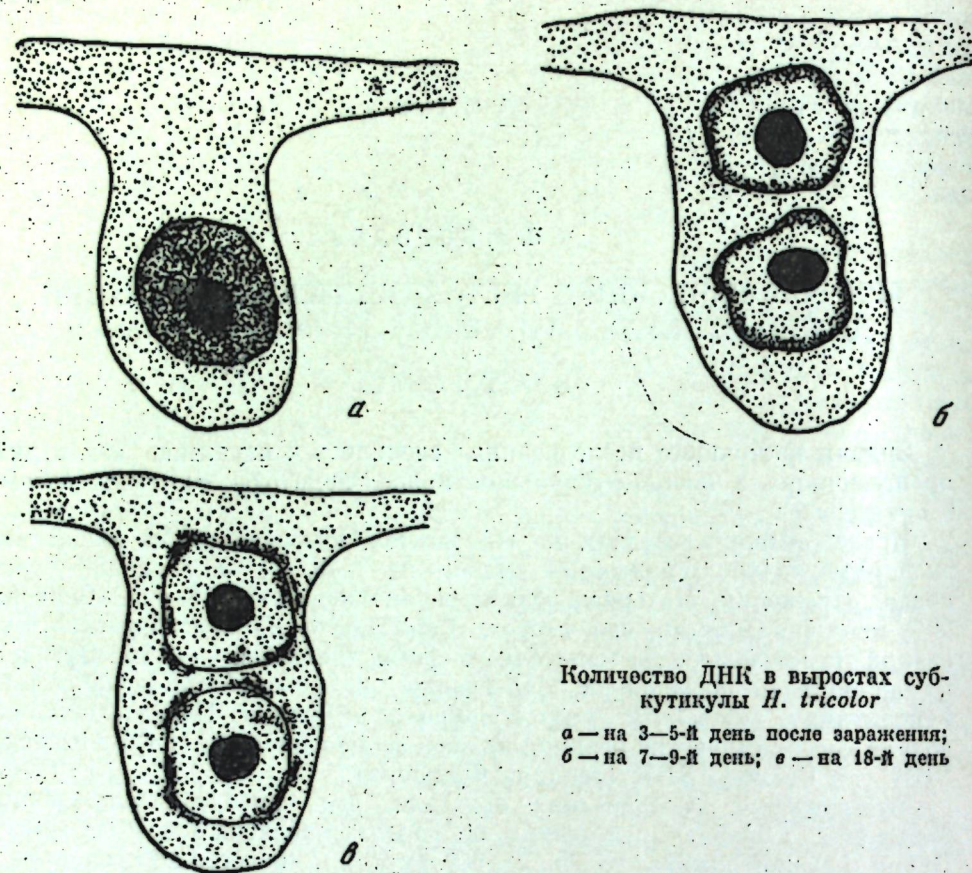
В ОНТОГЕНЕЗЕ

Задачи настоящего исследования сводились к изучению изменений, происходящих в кожно-мускульном мешке нематоды *Hystrix tricolor* в онтогенезе.

Исследования проводили на гельминтах, извлеченных из кишечника экспериментально зараженных цыплят на 2—5, 7—10, 15 и 18-е сутки после заражения. Материал фиксировали жидкостью Буэна, Ценкера, 10%-ным формалином, фиксатором Шабадша и Карнуа. Изучение проводили на продольных и поперечных срезах толщиной 5—7 мк. Препараты окрашивали по Маллори, Ван-Гизону, железным гематоксилином по Гейденгайну, квасцовым гематоксилином по Эрлиху. Параллельно проводили гистохимические реакции на выявление гликогена (по Шабадшу), РНК (по Браше), ДНК (реакция Фельгена).

Проведенные исследования показали, что наиболее существенные изменения в процессе развития *H. tricolor* наблюдаются в гиподерме. Перед началом линек (3—5, 7—9-е сутки) гиподерма утолщается и заполняется многочисленными гранулами. В это время в гиподерме отмечается повышенное содержание рибонуклеиновой кислоты. Кутикула отделяется от гиподермы, поскольку на поверхности последней начинают формироваться новые кутикулярные слои. При достижении новой кутикулой толщины старой полость между обеими кутикулами заполняется мелкими частицами, которые, по-видимому, представляют собой разрушающийся материал старой кутикулы. При этом наружный слой старой кутикулы подвергается лишь частичному разрушению. Его обрывки нередко можно видеть на препаратах вокруг отдельных участков тела гельминта. Клеточные границы в гиподерме на ранних сроках не наблюдаются. Синцитиальный характер имеет и гиподерма взрослых форм *H. tricolor*.

Своеобразным строением отличается субкутикулярный слой гиподермы. Он снабжен выростами, в которых расположены округлые ядра. Последние характеризуются значительными скоплениями хроматина и центрально расположенным ядрышком. Количество ядер в выростах гиподермы в процессе развития варьирует. В то время как на ранних стадиях можно наблюдать до 4 ядер, у взрослых форм обнаруживается, как правило, только одно, реже два ядра. Представляют интерес изменения в содержании и характере распределения ДНК в ядрах, локализованных в выростах субкутикулы. На 3—5-е сутки Фельген-положительный материал в ядре интенсивно окрашенных мелких глыбок равномерно распределен по всему ядру (см. рисунок, а). По мере развития гельминта наблюдается снижение интенсивности реакции при одновременном перемещении глыбок хроматина к периферии ядра (б на рисунке). Наблюдаемое и в дальнейшем (15—18-е сутки) уменьшение количества ДНК в ядрах сопровождается появлением в перинуклеарной области мелких Фельген-



Количество ДНК в выростах субкутикулы *H. tricolor*

а — на 3—5-й день после заражения;
б — на 7—9-й день; в — на 18-й день

положительных зерен. Не исключена возможность, что в данном случае имеет место функционально обусловленный переход ДНК из ядра в цитоплазму (в на рисунке).

Повышенное содержание РНК в выростах гиподермы отмечалось в основном на 3—5 и 7—9-е сутки, т. е. в период подготовки и собственно процесса линьки. Количество гликогена увеличивается постепенно. Некоторый скачок заметен лишь перед наступлением линьки.

Структура мускульных клеток *H. tricolor* в процессе развития практически постоянна. Изменяется размер клетки. Так, например, у взрослого гельминта мускульная клетка в два раза больше, чем у гельминта, находящегося на ранних стадиях онтогенеза. Накопление РНК в сократимой части мускульных клеток наблюдается перед началом линьки. Ядра мускульных клеток характеризуются относительно низким содержанием ДНК. Распределение хроматина в процессе развития не претерпевает каких-либо заметных изменений.

Количество гликогена в мускульных клетках по мере развития гельминта постепенно увеличивается и остается на довольно высоком уровне в клетках взрослой особи.

Результаты проведенных исследований показывают, что наиболее заметные структурные цитохимические изменения в процессе развития *H. tricolor* наблюдаются в гиподерме. По-видимому, особо возрастает роль гиподермы при линьке гельминта. В этот период существенно меняется структура гиподермы, наблюдаются резкие изменения нуклеопротеидного и углеводного обмена. Все это свидетельствует, по нашему мнению, о том, что синтез веществ вновь образующейся кутикулы, вероятно, осуществляется в гиподерме.

Н. А. КОСТЮК

АНАБИОЗ У ФИТОНЕМАТОД

В данной статье кратко обобщены литературные сведения и собственные наблюдения над анабиозом фитонематод с целью разностороннего освещения этого интереснейшего явления.

Термин «анабиоз» применяется для обозначения явления резкого снижения жизнедеятельности животного и растительного организма, выражающегося в неподвижности и в прекращении питания, роста, развития и размножения. При описании этого состояния принято использовать также термины: спячка, состояние покоя, окоченение и оцепенение.

ФАКТОРЫ, ВЫЗЫВАЮЩИЕ АНАБИОЗ ФИТОНЕМАТОД

Анабиоз фитонематод — широко распространенное явление. Свободно-живущие и паразитические нематоды растений переходят в это состояние при высыхании и в насыщенном водяными парами воздухе, при неблагоприятном воздействии температуры или химических факторов окружающей среды и без изменения условий внешней среды. При переходе в состояние анабиоза тело нематод часто принимает «позы покоя» — спиралевидное, штопорообразное, но чаще зигзагообразное положение.

Анабиоз высохших нематод наиболее легко заметить, и он поэтому лучше изучен. Сохранение жизнеспособности в воздушно-сухом состоянии свойственно представителям 10—12 семейств нематод. Явление наблюдается преимущественно у фитогельминтов и почвенных видов. Наибольшее число приспособленных к высыханию нематод относится к семействам *Tylenchidae*, *Cephalobidae* и *Plectidae* (Steiner, 1940). В литературе есть сообщения о нахождении высохших покоящихся нематод в сухой почве, в сухом песке с крыш домов, в высохших мхах и лишайниках, в сухих семенах, стеблях, листьях и луковицах высших растений, в высохших грибных культурах (Кириянова, 1950; Ладыгина, 1965; Шмидт, 1955; Cairns, 1952; Gislen, 1948; Lee, 1961; Wallace, 1963). Многие фитогельминты остаются живыми в воздушно-сухом виде по нескольку лет (Corder, 1933; Beth, 1937; Fielding, 1951). Наибольший срок жизни таких нематод (39 лет) зарегистрирован для *Tylenchus polyhynchus* (Steiner a. Albin, 1946).

Определение гигроскопичности галлов пшеничной нематоды *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799; Chitwood, 1935) показало, что высохшие фитогельминты могут сохранять жизнеспособность при содержании всего лишь 0,4% воды в их организме. Оптимальное содержание воды для пивазионных личинок этой нематоды 6—7% (Костюк, 1965), а для некоторых других фитонематод 14—16% (Судакова, Якименко, 1967).

Следует отметить, что частичное обезвоживание организма не всегда приводит нематод в состояние покоя. Они могут оставаться подвижными в растворах с высоким осмотическим давлением (Blake, 1961). В опытах автора нематоды *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865; *Acrobeloides*

buetschlii (de Man, 1884) Steiner, Buhner, 1933 и *Panagrolaimus rigidus* (A. Schneider, 1866) Thorne, 1937 двигались в 50%-ном растворе глюкозы после исчезновения жидкости из схизоцеля, полости кишечника и полости половой трубки. Только высыхание тканей кожно-нервно-мускульного мешка и внутренних органов приводило их к неподвижности, а затем и к гибели.

Некоторые свободноживущие нематоды и фитонематоды из отряда *Rhabditida* длительно остаются подвижными, кроме того, при частичном обезвоживании тела в воздушной среде с пониженной влажностью они способны выделять наружу значительное количество жидкости при недостатке последней в окружающей среде и поэтому продолжают двигаться там, где другие нематоды не могут передвигаться из-за отсутствия «смазки» между их телом и субстратом. Мы наблюдали, в частности, подвижных *Mesodiplogaster lheritieri* (Maupas, 1919) Goodey, 1963 и *Panagrolaimus rigidus* в камерах с относительной влажностью воздуха 93—95%.

Анабиоз в насыщенном парами воды воздухе отмечался автором у самых различных представителей отряда *Tylenchida*, если они не соприкасались с жидкостью. Фитогельминты переходили в это состояние на фильтровальной бумаге, помещенной во влажную камеру, на слегка подсохшей поверхности агара в культуральных сосудах, между листовыми влагищами растений с пониженным тургором и внутри созревающих пшеничных галлов.

Состояние покоя личинок фитогельминтов, наблюдавшееся некоторыми исследователями внутри помещенных в воду яиц, вызывается, по-видимому, во многих случаях отсутствием контакта личинок с водой, а прекращение вылупления из яиц личинок фитогельминтов, отмечаемое после перенесения яиц из воды в растворы с высоким осмотическим давлением (Blake, 1961), переходом личинок в состояние анабиоза в связи с прекращением контакта с жидкостью.

Анабиоз, вызванный изменением температуры окружающей среды, обычно наблюдается у фитогельминтов при повышении температуры в пределах от +30,0 до +50,0° и при понижении температуры в пределах от +8 до -5° (Ладыгина, 1962, и др.).

Анабиоз, вызванный химическими факторами, у фитогельминтов отмечается в гниющей растительной ткани (Hastings a. Newton, 1934). Личинки сапрозойных нематод, напротив, покоящимися бывают при отсутствии гниющей среды (Парамонов, 1962). Н. М. Ладыгина (1957а) наблюдала прекращение подвижности у нематод в связи с уменьшением во внешней среде содержания кислорода. На переход в подвижное состояние и вылупление из яиц личинок гетеродерид подавляюще действует высокое содержание в окружающей среде углекислого газа (Gillard, D'Herde, Brande, 1958) и низкое содержание аммиака (Johnson, Townsend, 1949). Химическими факторами вызывается также, по-видимому, анабиоз микогельминтов в старых грибных культурах (Hirschmann, 1962) и состояние покоя, отмеченное нами у фитогельминтов *Tylenchorhynchus* sp. и *Helicotylenchus* sp. внутри желтеющих каллюсов люцерны, выращенных асептически *in vitro*.

Анабиоз, не связанный с изменением условий окружающей среды, наблюдал Берчфилд (Birchfield, 1957) у *Radopholus similis* Cobb: нематоды становились покоящимися после практического исчезновения жировых глобул в кишечнике. Аналогичное явление отмечалось и нами у части истощенных инвазионных личинок пшеничной нематоды в воде. Обычно же в чистой воде при благоприятной температуре фитогельминты большую часть времени подвижны. У них наблюдаются только кратковременные остановки движения, во время которых тело нематод принимает «позы покоя».

Исключением являются инвазионные личинки гетеродерид: во влажной среде анабиоз преобладает у них над подвижным состоянием. Личинки гетеродерид могут несколько месяцев быть покоящимися в воде и во влажной почве. Чтобы вывести их из состояния покоя, применяют обычно различные раздражители: диффузаты растения-хозяина, некоторые химические вещества и т. д. Этой физиологической особенностью, по нашему мнению, объясняется наблюдаемое в отдельных случаях сохранение личинками гетеродерид жизнеспособности в почве на протяжении 18—25 лет (Бороздина, 1960).

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В СОСТОЯНИИ АНАБИОЗА

Ранее мы (Костюк, 1965а) изучали обмен веществ в состоянии анабиоза, вызванного всеми упомянутыми выше причинами, на инвазионных личинках пшеничной нематоды. В дальнейшем нами проведены наблюдения над покоящимися нематодами: *Panagrolaimus rigidus* (Schneider, 1866); *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865; *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942; *Aph. bicaudatus* (Imamura, 1931) Filipjev et Schuurmans-Stekhoven, 1941; *Aph. parietinus* (Bastian, 1865) Steiner, 1932; *Ditylenchus dipsaci* (Kuhn, 1857) Filipjev, 1936; *Heterodera avenae* Wollenweber, 1924 и *Paraphelenchoides limberi* (Steiner, 1936) Naque, 1966. Анабиоз первого вида нематод из числа указанных был вызван химическими факторами, других — прекращением контакта с жидкостью, а иногда и высушиванием.

Установлено, что в состоянии покоя в организме фитогельминтов происходит гликолиз простых сахаров, а вещества, необходимые нематодам в подвижном состоянии (липиды, белки, пуриновые кислоты), в период инвазии растений не расходуются. Если переход в состояние анабиоза постепенен, тело всех упомянутых выше фитонематод в этом состоянии не содержит обычно полисахаридов, в то время как подвижные нематоды (за исключением личинок *Heterodera avenae*) содержат полисахариды, не расщепляющиеся под действием амилазы. Наблюдения, сделанные на инвазионных личинках пшеничной нематоды и на молодых самках рисового афеленха *Aphelenchoides besseyi*, показали, что в насыщенном водой организме фитогельминтов происходит при переходе в состояние анабиоза «биохимическая подготовка» к этому состоянию. Этот процесс протекает следующим образом: полисахариды, отмечавшиеся в теле подвижных нематод, исчезают и вместо них появляется гликоген. Затем исчезает и гликоген. Если прервать «биохимическую подготовку» при помощи высушивания, длительность жизни нематод в состоянии покоя уменьшается. Уменьшение длительности жизни фитогельминтов будет тем значительнее, чем раньше прервана «биохимическая подготовка» в их организме.

Если тело покоящихся фитогельминтов насыщено водой, то в нем, кроме «биохимической подготовки» может периодически происходить ресинтез полисахаридов из конечных продуктов гликолиза. Во время ресинтеза полисахаридов нематоды аэробно дышат, а при помещении в воду тотчас начинают двигаться. Если же перенести в воду покоящихся нематод, в организме которых не происходит ресинтеза полисахаридов, они некоторое время остаются неподвижными — находятся в состоянии анабиоза, вызванном токсическим действием конечных продуктов гликолиза. Эти наблюдения также были сделаны на инвазионных личинках пшеничной нематоды и самках рисового афеленха. В организме покоящихся личинок овсяной нематоды *Heterodera avenae* ресинтез полисахаридов не происходит.

Наблюдения над высохшими нематодами, помещенными во влажную камеру, показали, что начало и продолжительность ресинтеза полисахаридов

ридов в их организме зависит от длительности пребывания в высохшем виде. В организме личинок пшеничной нематоды и самок рисового афеленха, находившихся в высохшем виде не более 3 лет, ресинтез полисахаридов начинался через несколько дней после помещения их во влажную камеру с температурой 20—22° и продолжался не более 10 дней, а в организме личинок пшеничной нематоды, находившихся в высохшем виде 10 лет, ресинтез полисахаридов начинался через 20 дней при тех же условиях и продолжался около месяца. По-видимому, ресинтез начинается после перераспределения в организме конечных продуктов гликолиза и удаления их из нервной системы.

На ресинтез полисахаридов оказывает также влияние температура внешней среды. Так, например, у личинок пшеничной нематоды, хранившихся в высохшем виде 3 года, ресинтез полисахаридов начинался через 10 дней после помещения во влажную камеру с температурой 20—22°, через месяц после помещения во влажную камеру с температурой 3—5° и через два месяца после помещения в воду с температурой 0° (при этой температуре личинки оставались покоящимися в воде). Температура 30° подавляла ресинтез полисахаридов в организме личинок. При этой температуре личинки жили всего 3—8 дней, в то время как при температуре 20—22° они жили более 5 месяцев.

На примере инвазионных личинок пшеничной нематоды установлено, что после ресинтеза полисахаридов в организме покоящихся нематод происходит анаэробный синтез гликогена. Этот синтез наблюдался и отдельно от ресинтеза полисахаридов — у покоящихся личинок, перенесенных в кипяченую воду после пребывания в высохшем виде.

Ресинтез и анаэробный синтез полисахаридов увеличивают длительность жизни нематод в состоянии анабиоза. В наших опытах высохшие личинки пшеничной нематоды жили в состоянии покоя дольше, если они подвергались воздействию насыщенного парами воды воздуха (особенно если период увлажнения был достаточен для завершения ресинтеза и анаэробного синтеза полисахаридов в их организме, но не слишком длителен). Заметим, что если во время увлажнения нематоды соприкасались с жидкостью и переходили в подвижное состояние, то длительность их жизни в состоянии покоя не увеличивалась, а резко уменьшалась. Уменьшалась длительность жизни покоящихся нематод и в результате слишком быстрого высыхания после периода увлажнения. Постепенное и равномерное высыхание всегда благоприятнее.

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ФИТОНЕМАТОД В СОСТОЯНИИ АНАБИОЗА

Кроме указанных выше факторов («биохимической подготовки» организма нематод, ресинтеза полисахаридов и т. д.), длительность жизни фитонематод в состоянии анабиоза зависит от видовой принадлежности, возраста, условий той местности, в которой они живут, и физиологического состояния в период, предшествующий переходу в анабиоз. Например, пшеничная нематода в конце 2-го возраста, характеризующаяся активной жизнедеятельностью — интенсивным питанием, ростом и развитием, практически не способна оставаться живой в состоянии покоя. Выдерживать высыхание и длительно оставаться в состоянии анабиоза могут только личинки 2-го возраста до заполнения в формирующийся колос нового растения-хозяина. Они отличаются тем, что не развиваются и даже при питании почти не растут. Способность таких личинок длительно жить в состоянии покоя уменьшается при снижении количества запасных питательных веществ в организме и увеличивается при их повышении (Костюк, 1965б).

На длительность жизни в состоянии анабиоза оказывают влияние также температура и влажность окружающей среды (Ладыгина, 1957б; Endo, 1962; Wallace, 1963, и др.). В частности, переменная влажность внешней среды сокращает жизнь покоящихся нематод (Судакова, 1965), а переменная температура ускоряет переход личинок гетеродерид в подвижное состояние и вылупление их из яиц в воде (Bishop, 1955).

Общие закономерности изменения длительности жизни в зависимости от конкретных условий температуры и влажности сходны у различных покоящихся фитогельминтов: по мере повышения или понижения температуры и влажности окружающей среды по отношению к оптимальным для данного фитогельминта условиям длительность его жизни уменьшается, хотя наблюдаются и некоторые отклонения от этой закономерности. В частности, в отдельных случаях относительно долго фитогельминты могут жить во влажной камере, а относительно мало — при условиях влажности, несколько превышающей оптимальную (Костюк, 1965б).

ВОЗОБНОВЛЕНИЕ НЕМАТОДАМИ ПОДВИЖНОСТИ ПОСЛЕ ПРЕБЫВАНИЯ В СОСТОЯНИИ АНАБИОЗА

По нашим наблюдениям, из состояния покоя в подвижное состояние в воде переходят те фитогельминты, в организме которых начинаются аэробные окислительные процессы. И наоборот, вещества, возбуждающие в организме фитогельминтов аэробные окислительные процессы, стимулируют их выход из состояния анабиоза.

Для перехода нематод в подвижное состояние необходим также контакт с водой. Наглядным примером этому служит выход из анабиоза инвазионных личинок пшеничной нематоды в галлах, попавших в почву при посеве зараженного зерна: личинки становятся подвижными только после того, как в полость галла проникает вода. По нашим наблюдениям, оболочка большинства галлов остается визуально целой во влажной почве на протяжении нескольких месяцев. Вода проникает в галлы по микроскопическим порам, очень медленно и постепенно, и личинки начинают соприкасаться с ней не раньше чем через одну-две недели после посева. В дождливую погоду при температуре 20—25° большинство личинок покидает галлы в течение 30—40 дней (и в присутствии растений-хозяев, и в свободной от растений почве), а в засушливую — не раньше чем через несколько месяцев.

Ресинтез полисахаридов начинается в теле личинок до перехода их в подвижное состояние и выхода из галлов. Если нематоды во влажных галлах долго остаются покоящимися, то в их организме наблюдается и анаэробный синтез гликогена. Выходят из галлов и инвазируют растения обычно энергично подвижные личинки, в правом гиподермальном валке которых, в области выделительного канала ренетты, синтезируются полисахариды в виде тяжа шириной до 10 мк (завершающий этап ресинтеза полисахаридов).

В связи с токсическим действием конечных продуктов гликолиза нематоды, находившиеся в состоянии анабиоза более долгий срок, в воде дольше остаются покоящимися (за исключением некоторых случаев анабиоза в насыщенном парами воды воздухе). Например, личинки пшеничной нематоды, находившиеся в высохшем виде 1—2 года, начинают двигаться через час после помещения в воду с температурой 20—22°, а личинки, находившиеся в высохшем виде 10 лет, — через 4 дня. Иными словами, чем дольше нематоды находятся в анабиозе, тем труднее вывести их из этого состояния.

Длительность периода неподвижности, наблюдаемого у перенесенных в чистую воду покоящихся нематод, зависит также от условий темпера-

туры и влажности, при которых они находились в анабиозе: чем благоприятнее были эти условия, тем быстрее нематоды становятся подвижными в воде (Костюк, 1965б).

ВЛИЯНИЕ АНАБИОЗА НА АКТИВНУЮ ЖИЗНЬ ФИТОНЕМАТОД

Влияние анабиоза на подвижную жизнь голодающих нематод наблюдалось нами при изучении инвазионных личинок пшеничной нематоды. Жизнь таких личинок распадается на два этапа. На первом этапе личинки быстрее двигаются, а из продуктов аэробного окисления жиров в их гиподерме синтезируются полисахариды. К концу первого этапа эти полисахариды исчезают. Закачивается первый этап обычно после исчезновения основных запасов жира в организме, если личинки были взяты для наблюдений после периода питания в материнском галле, до перехода их в состояние покоя. В среднем первый этап подвижной жизни продолжается у личинок пшеничной нематоды 30—45 дней в воде с температурой 20—22°.

На втором этапе подвижной жизни личинки пшеничной нематоды двигаются слабо, а их тело всегда имеет «позу покоя». В гиподерме и кишечнике личинок или в одном кишечнике появляются полисахариды, и начинается синтез из них жиров (процесс, по всей видимости, анаэробный). Одновременно происходит расходование жиров. Длительность второго этапа подвижной жизни личинок пшеничной нематоды зависит от количества в их организме углеводов. В воде с температурой 20—22° данный этап продолжается в среднем 15—30 дней.

Отмечено, что предварительное пребывание в высушенном виде влияет на скорость движений личинок пшеничной нематоды почти на всем протяжении первого этапа подвижной жизни: те личинки, которые дольше находились в состоянии покоя, двигаются с меньшей скоростью.

В организме личинок, которые перешли в подвижное состояние после пребывания в высушенном виде, происходит ресинтез полисахаридов из конечных продуктов гликолиза. Анаэробного синтеза гликогена не происходит.

Начало ресинтеза полисахаридов в организме личинок, пребывающих в подвижном состоянии в воде, в такой же степени зависит от длительности предварительного пребывания в высушенном виде, как и в организме личинок, пребывающих в состоянии покоя во влажной камере. Однако выделения растения-хозяина могут ускорить начало этого процесса: у личинок, помещенных в водную вытяжку из молодых растений пшеницы, ресинтез начинается раньше, чем у личинок в воде.

Ресинтез полисахаридов влияет на продолжительность первого этапа подвижной жизни личинок пшеничной нематоды: при завершении ресинтеза вместе с полисахаридами, образовавшимися в ходе этого процесса, расщепляются все полисахариды, синтезированные из продуктов аэробного окисления жиров, и у нематод начинается второй этап подвижной жизни. В результате к началу второго этапа личинки могут содержать различное количество липидов, белков и рибонуклеиновой кислоты. Они могут даже иметь заполненный жировыми глобулами кишечник. Мы это наблюдали у слабо подвижных личинок при температурах 3—5 и 29,5°.

Так как в анабиозе расходуются углеводы, у личинок пшеничной нематоды, прежде находившихся в состоянии покоя, может уменьшиться продолжительность второго этапа подвижной жизни (напомним, что длительность второго этапа зависит от количества углеводов в организме нематод).

В связи с отмеченными особенностями общая длительность подвижной жизни фитогельминтов может несколько увеличиваться или несколько уменьшаться. В качестве примера рассмотрим данные о длительности жизни в подвижном состоянии при температуре 20—22° личинок пшеничной нематоды.

Личинки были взяты из сухих галлов, хранившихся менее года, а также в течение 1, 3, 4, 6 и 10 лет. Среди них в подвижном состоянии наиболее долго жили личинки, пробывшие в высушенном виде 4 года. Быстрее всего погибли личинки из галлов, хранившихся менее года и год, и личинки из галлов, хранившихся 10 лет. У первых личинок был относительно коротким первый этап подвижной жизни, а у вторых — второй этап подвижной жизни.

Влияние анабиоза на инвазионную способность и размножение нематод изучала И. Н. Судакова (1965, 1967) на примере рисового афеленха. Она выяснила, что интенсивность заражения фитогельминтами растений и количество откладываемых самками яиц в результате анабиоза уменьшаются. В частности, продуктивность самок, хранившихся 3 года в высушенном виде при температуре 4—5°, была в 5 раз ниже по сравнению с особями, не впадавшими в анабиоз. Снижение продуктивности нематод тем сильнее, чем дольше они были покоящимися. Однако на продуктивности последующих поколений анабиоз материнских особей не сказывается.

АНАБИОЗ И ВОПРОСЫ БОРЬБЫ С ФИТОГЕЛЬМИНТАМИ

В заключение остановимся на значении анабиоза для практики борьбы с фитогельминтами. В состоянии анабиоза голодающие нематоды обычно живут дольше, чем в подвижном состоянии, и поэтому возможно распространение фитогельминтов на далекие расстояния и длительное сохранение их инвазии в почве. При переходе в состояние покоя, особенно при последующем высушивании, сильно возрастает сопротивляемость организма нематод воздействию ядохимикатов и высокой температуры, и вследствие этого с покоящимися фитогельминтами труднее бороться.

Чтобы охарактеризовать устойчивость покоящихся нематод к воздействию неблагоприятных факторов внешней среды, приведем несколько примеров. Бранд, Д'Эрд и Гиллард (Brandt, D'Herde, 1954; Gillard, 1958) выявили невосприимчивость к нематоцидам у высушенных личинок картофельной гетеродеры. Радемахер (Rademacher, 1950) при разработке мер борьбы с покоящимися личинками пшеничной нематоды установил, что почти все химические вещества, убивающие личинок, не пригодны для предпосевной обработки зараженного зерна, так как уничтожают силу прорастания семян.

В опытах Бошера и МакКина (Bosher a. McKeen, 1954; Bosher, 1960) покоящиеся личинки *Ditylenchus dipsaci* оставались живыми после охлаждения до —80° и лиофилизации. Самки рисового афеленха выдерживают охлаждение до температуры —194° с последующей лиофилизацией (Судакова, Александров, Пимахов in litt.). Высушенные личинки пшеничной нематоды остаются живыми в вакууме и при охлаждении почти до температуры абсолютного нуля (Филиппов, 1934), а также в парафине и в атмосфере чистого азота (Limber, 1962). Аналогичные результаты получены и для других нематод. В опытах Рамма (цит. по Шмидт, 1955) нематоды из мха оставались живыми после высушивания в вакууме при высокой температуре, после длительного пребывания при комнатной температуре в атмосфере чистого высушенного азота, гелия и водорода, после охлаждения до температуры жидкого водорода (—254°) и после 20 месяцев хранения при температуре жидкого воздуха (—190°). В опытах Беккереля (Becquerel)

erel, 1936, 1950) нематоды из мха оживали после высушивания в высоком вакууме при температуре около абсолютного нуля.

На основании материала, рассмотренного в предыдущих разделах, можно сделать некоторые теоретические выводы для разработки мер борьбы с покоящимися фитогельминтами:

1. Следует ожидать, что ингибиторы гликолиза простых сахаров дадут хорошие результаты при борьбе с фитогельминтами, находящимися в состоянии анабиоза.

2. Уменьшить длительность жизни некоторых покоящихся фитогельминтов можно, вероятно, путем подавления в их организме ресинтеза и анаэробного синтеза полисахаридов. По нашим наблюдениям, эти процессы ингибируются слабыми растворами молочной кислоты, а также температурой выше 29°.

3. В некоторых случаях можно, очевидно, уменьшить длительность жизни фитогельминтов в состоянии покоя, если прервать «биохимическую подготовку» их организма к пребыванию в этом состоянии путем правильного выбора сроков уборки зараженного нематодами урожая с поля.

4. Для борьбы с фитогельминтами следует также использовать изменение длительности их жизни в зависимости от условий температуры и влажности внешней среды. В частности, можно, по-видимому, подобрать такие условия хранения зараженных фитогельминтами семян, при которых нематоды погибнут, а семена всхожести не потеряют.

Пребывание в анабиозе иногда приводит к увеличению длительности жизни и, соответственно, вредоносности фитогельминтов. Учитывая это, не следует откладывать меры по обеззараживанию почвы от покоящихся фитогельминтов.

ЛИТЕРАТУРА

- Бороздина К. И. 1960. Биологическое обоснование химического метода борьбы с картофельной нематодой (*Heterodera rostochiensis* Wollenweber). Материалы к 5 Всесоюзному совещанию по изучению нематод. Изд-во Самаркандского ун-та. Самарканд, стр. 19—20.
- Кирьянова Е. С. 1950. Круглые черви нематоды (растительноядные и почвенные виды). — Животный мир СССР, 3; Изд-во АН СССР, 477—491.
- Костюк Н. А. 1965а. К состоянию анабиоза некоторых фитогельминтов. — Труды Гельминтол. лаборатор. АН СССР, 16, 55—57.
- Костюк Н. А. 1965б. О некоторых факторах, влияющих на длительность жизни пшеничной нематоды в состоянии покоя. Материалы к Научн. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. 1 М., стр. 127—131.
- Ладыгина Н. М. 1957а. Влияние содержания кислорода во внешней среде на стеблевых нематод и гетеродерид. — Труды Научно-исслед. ин-та биологии и биол. фак-та Харьковского ун-та, 30, 257—261.
- Ладыгина Н. М. 1957б. Влияние температуры и влажности на стеблевых нематод картофеля и лука. — Труды Научно-исслед. ин-та биологии и биол. фак-та Харьковского ун-та, 27, 101—104.
- Ладыгина Н. М. 1962. К сравнительной характеристике свекловичной и овсяной нематод. В сб.: «Нематоды вредные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Изд-во Самаркандского ун-та, стр. 152—163.
- Ладыгина Н. М. 1965. О расселении стеблевых нематод с семенами растений. — Вестник Харьковского ун-та, № 11, серия биол., вып. 1: 99—101.
- Парамонов А. А. 1962. «Основы фитогельминтологии», т. 1. Изд-во АН СССР, 365—366.
- Судакова И. М. 1965. Продолжительность жизнеспособности рисового афеленха в зерне риса. Материалы к Научн. конф. Всес. об-ва гельминтологов, ч. 4. М., стр. 267—271.
- Судакова И. М. 1967. Консервация фитонематод методом конвективного высушивания. Сообщение II. В сб.: «Полезные и вредные беспозвоночные животные Узбекистана». Ташкент, стр. 136—139.
- Судакова И. М., Александров М. В., Пимахов А. Ф. (в печати). О выживаемости нематод растений в условиях замораживания — высушивания. Материалы к Научн. конф. Всес. об-ва гельминтологов, декабрь 1967.

- Судакова И. М., Якименко Л. Н. 1967. Консервация фитонематод методом конвективного высушивания. Сообщение I. В сб.: «Полезные и вредные беспозвоночные животные Узбекистана». Ташкент, стр. 131—136.
- Филиппов И. Н. 1934. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. Сельхозгиз, 193 стр.
- Шмидт П. Ю. 1955. Анабиоз. Изд-во АН СССР, стр. 115.
- Becquerel P. 1936. La vie latente de quelques Alges et animaux inferieurs aux basses temperatures et la conservati on de la vie dans l'univers. — C. r. Acad. Sci. Paris, 202 (11): 978—981.
- Becquerel P. 1950. La suspension de la vie au-dessous de 1/20K absolu par demagnetisation adiabatique de l'alun de fer dans le vide le plus eleve. — C. R. Acad. Sci. Paris, 231: 261—263.
- Beth C. W. 1937. Observations on the length of dormancy of certain plant infecting nematodes. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 4, (2): 53.
- Birchfield W. 1957. Observation on the longevity without food of the burrowing nematode. — Phytopathology, 47: 161—162.
- Bishop D. 1955. The emergence of larvae of *Heterodera rostochiensis* under conditions of constant and of alternating temperature. — Ann. Appl. Biol., 43: 525—532.
- Blake C. D. 1961. Importance of osmotic potential as a component of the total potential of the soil water on the movement of nematodes. — Nature, 192 (4798): 144—145.
- Bosher I. E. 1960. Lingevity in vitro *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev from Narcissus. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 27 (2): 127—128.
- Bosher I. E., McKeen W. E. 1954. Lyophilization and low temperature studies with the bulb and stem nematode, *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1858) Filipjev. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 21 (2): 113—117.
- Brandt I. van den D'Herde I. D., Gillard A. 1958. Onderzoek naar de werking van nematiciden op lucht droge en bevochtigde cysten van *Heterodera schachtii* Schmidt. — Meded. Landbouwhogeschool en Opzoekingsstat. Staat Gent., 23 (3—4): 618—627.
- Cairns E. I. 1952. Anabiotic survival of a new species of *Ditylenchus nematode*. — Phytopathology, 42 (9): 464.
- Corder M. N. 1933. Observation on the length of dormancy in certain nematodes infecting plants. — J. Parasitol., 20: 104.
- Endo B. V. 1962. Survival of *Heterodera glycines* of controled relative humidities. — Phytopathology, 52 (1): 80—88.
- Fielding M. I. 1951. Observation on the lenght of dormancy in certain plant infecting nematodes. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 18 (2): 110—112.
- Gillard A., D'Herde I., Brandt I. van den. 1958. Invloed van koolznur op het uitkomen der larven van *Heterodera rostochiensis* Wol. — Meded. Landbouwhogeschool en Opzoekingsstat. Staat Gent, 23 (3—4): 689—694.
- Gislen T. 1948. Aerial plankton and its conditions of life. — Biol. Reviews, 23: 109—126.
- Hastings R. I., Newton W. 1934. The influence of a number of factors upon the activation of dormancy or quiescent bulb nematodes, *Anguillulina dipsaci* (Kühn, 1858) Gerv. and Ben., 1859 (*Anguillulidae*). — Proc. Helminth. Soc. Wash., 1: 52—54.
- Hirschmann H. 1962. The life cycle of *Ditylenchus trifurmis* (Nematoda: Tylenchida) with emphasis on postembryonic development. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 29 (1): 30—43.
- Johnston L. R., Townsend W. 1949. The inhibition of hatching of potato root eelworm (*Heterodera rostochiensis* Woll) in partially sterilized soil. — Ann. Appl. Biol., 36 (4): 504—512.
- Lee D. L. 1961. Two new species of cryptobiotic (anabiotic) freshwater nematodes, *Actinolaimus hintoni* sp. nov. and *Dorvaimus keilini* sp. nov. — Parasitology, 51 (1—2): 237—240.
- Limber D. 1962. Notes on the dormancy of *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799) Filipjev, 1936 under constant humidity. — Proc. Helminth. Soc. Wash., 29 (1): 91—92.
- Rademacher B. 1950. Auftreten und Bekämpfung des Weizenälchens (*Anguina tritici* Steinb. beim Dinkel *Triticum spelta*) im Zusammenhang mit der Federbuschsporenkrankheit (*Dilophospora graminis* Desm.) und einer Bakteriose. — Z. für Pflanzenkrankh. u. Pflanzenschutz., 57 (9—10): 334—343.
- Steiner G. 1940. Anabiosis in nematodes, its distribution, mechanism and significance. — Rep. Proc. III Intern. Congr. Microbiol., 1, 434—445.
- Steiner G., Albin F. E. 1946. Resuscitation of the nematode *Tylenchus polyhypnus* n. sp., after almost 39 years' dormancy. — J. Wash. Acad. Sci., 36 (3): 97—99.
- Wallace H. R. 1963. The Biology of Plant Parasitic Nematodes. London, p. 34—1000, 143—147.

Л. А. КОШКИНА

К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЕНИИ ПРОНИЦАЕМОСТИ КУТИКУЛЫ *ASCARIDIA GALLI* В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИММУННОГО СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНА

В литературе накопилось значительное количество работ, показывающих, что при недостатке витаминов в кормах заражение животных гельминтами происходит во много раз сильнее, чем в условиях полноценного кормления (Zimmerman, Vincent a. Ackert, 1926; Ackert, Nolf, 1931; Mac-Coy, 1934; Roach, 1943; Аюпан, 1956, и др.). Особое внимание уделено изучению влияния витаминов А в питании цыплят на зараженность их аскаридиями. Работы ряда авторов (Ackert, 1931, 1932; Ackert, Fisher a. Zimmerman, 1927; Шихобалова, Кустова, Касилова, 1951; Pandl, Krishnamurthy, 1959; Deo a. Srivastava, 1962, и др.) показали, что отсутствие в диете цыплят витамина А благоприятно сказывается на развитии у них аскаридий. При вскрытии цыплят с А-витаминной недостаточностью в их кишечнике было обнаружено большее количество гельминтов, а сами гельминты были значительно большего размера, чем у цыплят с нормальным питанием. Авторы высказывают мнение, что недостаток витамина А ослабляет физиологическую устойчивость организма животных, и тем самым создаются благоприятные условия для паразита.

Это мнение подтверждается исследованиями Н. П. Шихобаловой, Л. И. Кустовой и А. М. Касиловой (1951), которые показали, что даже у цыплят, получавших полноценное витаминное питание, наблюдается снижение запасов витамина А в печени при заражении их аскаридиями.

Работами З. К. Леутской (1965) и З. К. Леутской и В. Е. Луцковой (1967) установлено, что витамин А оказывает влияние на процесс выработки иммунитета к *A. galli* у цыплят, участвуя в синтезе гамма-глобулинов крови, идущих на построение антител. Леутская показала, что с увеличением дозы витамина А в диете при вакцинации цыплят антигеном из *A. galli* резко увеличивается количество антител в крови этих цыплят по сравнению с контрольными, т. е. у цыплят вырабатывается более напряженный иммунитет. Вопрос о механизме воздействия иммунитета хозяина на паразита остается открытым.

Соулсби (Soulsby, 1961) предположил на основании своих наблюдений за личинкой 3-й стадии *Ascaris suum*, что в иммунном хозяине антитела и эозинофилы каким-то образом (прямым или косвенным, по мнению автора) влияют на кутикулу, увеличивая ее проницаемость к некоторым красителям.

Доступ антител и эозинофилов к кишечным паразитам облегчается посредством анафилактических реакций кишечника (Mulligan, Uroquhart, Jennings, Weilson, 1965). Эти реакции, как сообщают авторы, создают увеличение капиллярной проницаемости кровеносных сосудов кишечника.

что ведет к проникновению значительного количества белков плазмы и, таким образом, антител в кишечник, где эти антитела могут затем действовать непосредственно на кутикулу гельминта.

Занимаясь изучением проницаемости кутикулы *A. galli* на различных этапах развития паразита, нам удалось подметить, что при добавлении в рацион подопытным птицам зеленого корма, содержащего, как известно, витамины, проницаемость кутикулы аскаридий, извлеченных из этих цыплят, оказалась выше, чем у гельминтов, извлеченных из птиц, не получавших такого корма. Кроме того, у этих птиц была значительно меньше и интенсивность инвазии.

Можно было бы предположить, что добавление зеленого корма и витамина А, т. е. более полноценное питание цыплят, повысит у них физиологическую устойчивость, а возможно, и приведет к выработке более стойкого иммунитета, который в свою очередь окажет влияние на проницаемость кутикулы аскаридий.

В целях изучения вопроса о влиянии иммунитета цыплят на проницаемость кутикулы аскаридий нами проведены следующие эксперименты.

Цыплята, зараженные инвазионными яйцами *A. galli*, были разделены на три группы:

Первая группа — опытная, получала с 30-го дня после заражения витамин А в масляном растворе 0,1 мл один раз в 3 дня из расчета по 800 м. ед. (суточная доза) перорально.

Вторая группа — контрольная, не получала витамина А.

Третья группа — 2-я контрольная, получала только по 0,1 мл растительного масла один раз в 3 дня в целях исключения его влияния на проницаемость кутикулы аскаридий как поверхностно-активного вещества.

Нам была введена четвертая группа цыплят, которую мы называем 2-й опытной. Эти цыплята получали витамин А в масляном растворе по 1200 м. ед. ежедневно в течение 10 дней до заражения их инвазионными яйцами *A. galli*.

Известно, что витамин А размягчает эпителиальные клетки организма. Следовательно, введение витамина А в организм хозяина может оказать размягчающее действие на кутикулу аскаридий и, тем самым, возможно, на ее проницаемость. Для исключения влияния витамина А на кутикулу паразита и была выделена эта группа цыплят. Цыплята всех опытных групп находились в одинаковых условиях основного кормления и содержания.

Цыплята первых трех групп вскрывались в разные сроки: на 45-й, 55-й, 70-й день после заражения. Цыплята IV-й группы вскрывались на 60-й день после заражения.

Извлеченных из кишечника гельминтов помещали в раствор йода в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$, приготовленный на растворе Рингера; на 1 час при 39°. Определение количества проникшего йода велось по методу Шёнпегера, средняя ошибка при определении количества галлогена равна $\pm 0,18\%$ (Schöniger, 1955).

Для 45- и 70-дневных аскаридий определение проникшего йода проводилось по пять раз, для 55- и 60-дневных десятикратно. Всего было проведено 7 опытов. Для каждого эксперимента был обязателен контроль, в качестве которого служили гельминты от тех же групп цыплят, но не сохранившиеся в растворе йода.

Для определения иммунного состояния организма цыплят было проведено изучение распределения белков сыворотки крови цыплят методом электрофореза (Гурвич, 1955; Леутская, 1963). Сыворотку крови получали от цыплят I, II и IV групп, забитых в различные сроки после заражения. Для I и II групп сыворотка бралась на 55-й, 67-й и 70-й день после зараже-

ния. для IV группы на 30-й день. Количественное определение гамма-глобулинов сыворотки крови проводилось на фотоэлектроколориметре (ФЭК-1) и микрофотометре (МФ-2).

Были произведены также подсчет количества и промер гельминтов на 30-й и 65-й дни после заражения, так как имеются литературные данные, указывающие на прямую связь между напряженностью иммунитета и размером гельминтов (Hendricks, 1950). Материал был обработан статистически.

Результаты опытов представлены в таблице. Цифры показывают среднюю величину количества проникшего йода через кутикулу аскаридий в % на мг веса паразита.

Соотношение количества гамма-глобулинов выражено в виде двух процентных чисел: 100% — количество гамма-глобулинов от невитаминизированных птиц.

Количество йода, проникшего через кутикулу *Ascaridia galli*
(в % на мг веса паразита)

№ опыта	День вскрытия	Для гельминтов I группы — опытной	Для гельминтов IV группы — второй опытной	Для гельминтов II группы — контрольной	Для гельминтов III группы	Соотношение количества гамма-глобулинов, %
1	45-й	2,22		0,5		100 : 133,5
2	55-й	1,92		0,48		
3	55-й	2,51		1,77		
4	55-й			2,64	2,57	100 : 147
5	60-й		3,40	0,54		
6	60-й		7,59	0,94		
7	70-й	11,65		5,11		100 : 133,6

Данные, представленные в таблице, показывают, что гельминты, извлеченные из цыплят, получавших витамин А, обладают более высокой проницаемостью кутикулы по отношению к йоду на всех возрастах. Из опыта для IV группы можно заключить, что витамин А непосредственно не оказывает влияния на изменение проницаемости кутикулы аскаридий. Не влияет также на проницаемость кутикулы и введение растительного масла как поверхностно-активного вещества.

Изучение распределения белков сыворотки крови от витаминизированных цыплят (I и IV группы) и невитаминизированных цыплят (II группа) показало, что количество гамма-глобулинов у витаминизированных цыплят значительно больше. Так, для витаминизированных цыплят, забитых на 55-й день, гамма-глобулины составляют в среднем 40,8% общего количества белков сыворотки крови, а для невитаминизированных цыплят — 35,06% соответственно. Если принять за 100% количество гамма-глобулинов в сыворотке крови у невитаминизированных цыплят, то количество гамма-глобулинов для витаминизированных цыплят составит 133,5%, т. е. наблюдается увеличение гамма-глобулинов в сыворотке витаминизированных цыплят на 33,5%. На 30-й, 67-й и 70-й день после заражения содержание гамма-глобулинов у витаминизированных цыплят по сравнению с невитаминизированными увеличилось на 47, 40,6 и 33,6% соответственно.

Эти данные говорят о том, что цыплята, получавшие витамин А, приобрели более напряженный иммунитет, чем невитаминизированные.

На более напряженный иммунитет у цыплят, получавших витамин А, указывают и данные о количестве и размере гельминтов:

У витаминизированных цыплят, вскрытых на 60-й день после заражения, наблюдалось значительно меньшее количество гельминтов по сравнению с невитаминизированными цыплятами при одинаковой дозе заражения яйцами *A. galli*: у витаминизированных цыплят обнаружено 22,7 самки, 18,8 самца; для невитаминизированных — 29,5 самки, 33 самца.

На 30-й день после заражения гельминты, извлеченные из витаминизированных цыплят, имели среднюю длину для самок: 1-й опыт — $0,36 \pm 0,07$ см, 2-й опыт — $0,79 \pm 0,35$ см; для самцов: 1-й опыт — $0,54 \pm 0,08$ см, во 2-м опыте самцы не были обнаружены. В то же время у невитаминизированных цыплят гельминты имели длину для самок: 1-й опыт — $2,43 \pm 0,23$ см, 2-й опыт — $3,18 \pm 0,52$ см; для самцов: 1-й опыт — $1,73 \pm 0,13$ см.

На 65-й день после заражения гельминты, извлеченные из витаминизированных цыплят, имели в среднем длину для самок: 1-й опыт — $3,70 \pm 0,7$ см, 2-й опыт — $4,87 \pm 0,13$ см с коэффициентом вариации $S = 30,2\%$; для самцов: 2-й опыт — $3,87 \pm 0,08$ см с $S = 27,3\%$. Гельминты из невитаминизированных цыплят имели длину для самок: 1-й опыт — $6,20 \pm 0,5$ см; 2-й опыт — $5,82 \pm 0,5$ см с $S = 11,8\%$; для самцов: 1-й опыт — $4,97 \pm 0,28$ см, 2-й опыт — $4,27 \pm 0,03$ см с $S = 11,5\%$.

Статистическая обработка показала, что различия в длине гельминтов достоверны.

Данные показывают, что гельминты, извлеченные из витаминизированных цыплят, имеют большой коэффициент вариации, что указывает на большое разнообразие в длине гельминтов у этой группы. Действительно, в этой группе наблюдают различия в длине в пределах для самок от 1,5 до 7,2 см, для самцов от 0,7 до 5,2 см. Можно предположить, что более напряженный иммунитет у витаминизированных цыплят оказал замедляющее действие на развитие гельминтов.

Таким образом, можно сделать вывод, что более напряженный иммунитет у цыплят, который мы получили при введении им витамина А, оказал каким-то образом влияние на кутикулу *A. galli*, сделав ее более проницаемой по отношению к йоду.

ЛИТЕРАТУРА

- Акопян В. Д. 1956. Влияние витамина А на повышение резистентности овец к цистикаулезу. — Труды Арм. н.-и. ин-та жив. и ветерин., 1, 9: 129—136.
- Гурвич А. Е. Изучение сыворотки белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге. — Лабор. дело, 3: 3—9.
- Леутская З. К. 1963. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови цыплят при формировании иммунитета к *A. galli*. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 14: 128—130.
- Леутская З. К. Изучение роли витамина А в образовании антител у цыплят к *Ascaridia galli*. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 15: 105—111.
- Леутская З. К., Луцкова В. Е. 1967. Влияние витамина А на количество антител в сыворотке цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. — Материалы V конференции паразитологов Украинской ССР. Киев, стр. 53.
- Шихобалова Н. П., Кустова Л. И. и Касилова А. М. 1951. Влияние аскаридий на запасы витамина А в печени цыплят. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 5: 10—13.
- Ackert J. E. 1931. The morphology and history of the fowl nematode, *Ascaridia lineata*. — Parasitology, 23: 360—379.
- Ackert J. E. 1932. Fowl resistance to parasitism affected by Vitamins A and B. — Arch. Biol. Sci., 16, b: 1369—1379.
- Ackert J. E., Fisher M. L. and Zimmerman N. B. 1927. Resistance to parasitism affected by the fat soluble vitamin A. — Amer. J. Hyg., 13: 320—360.
- Ackert J. E., Nolf L. O. 1931. Resistance of chickens to parasitism affected by Vitamin B. — Amer. J. Hyg., 13: 337—344.

- Deo P. G., Srivastava U. D. 1962. Studies on the effects of different deficient diet on the natural resistance of Chickens to *Ascaridia galli*.— Ind. J. Vet. Sci. Anim. Husband., 32, 1: 54—69.
- Hendricks J. R. 1950. The relationship between presipitin titer and number of *Trichinella spiralis* in the intestinal tract of mice following test infections.— J. of Imm., 64, 3: 173—177.
- MacCoy O. R. 1934. The effect of vitamin A of deficiency on the resistance of rates to infection with *Trichinella spiralis*.— Amer. Hyg., 20: 169—180.
- Mulligan W., Croquhart G. M., Jennings F. W., a. Wellson. J. T. M. 1965. Immunological studies on *Nippostrongylus brasiliensis* infection in the Rat: the «Sell-Cure» Phenomenon.— Exper. Parasit., 16, 3: 341—347.
- Pande P. G., Krishnamurty D. 1959. Inter-relationship between hypovitaminosis A and *Ascaridia galli* infestation in poultry.— Poultry Sci., 38, 1: 13—25.
- Roach R. W. 1943. Two cases of avitaminosis A encountered in poultry.— Vet. Rec., 55: 265—266.
- Schöniger W. 1955. Eine mikroanalytische Schellbestimmung von Halogen in organischen Substanzen.— Mikrochim. acta, 1, H. 8: 123—129.
- Soulshy E. J. L. 1961. Immune Mechanisms in Helminth Infections.— Vet. Rec., 73, 43: 1053—1058.
- Zimmerman N. B., Vincent L. and Ackert J. E. 1926. Vitamin B as factor in the resistance of chicken to *Ascaridia perspicillum* (Rud.).— J. Parasit., 12: 164.

Т. А. КРАСНОЛОБОВА

ВЛИЯНИЕ НЕКОТОРЫХ БИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА МОРФОЛОГИЮ ТРЕМАТОД РОДА *PROSTHOGONIMUS* (LÜNE, 1899)

Общезвестно, что формирование определяется не только генотипической корреляцией, но значительное влияние на него оказывают и условия существования (Северцов, 1939; Шмальгаузен, 1938).

Если учесть это обстоятельство, естественно предположить возможное влияние разнообразных условий обитания на морфологию трематод. Мы попытались проследить влияние некоторых биотических факторов (вид хозяина, локализация, возраст паразита и хозяина и другие) на морфологические признаки трематод рода *Prosthogonimus*. Трематоды данной группы были выбраны потому, что они отличаются от многих других групп трематод исключительно широким кругом дефинитивных хозяев (более 150 видов птиц), которыми служат представители различных отрядов птиц, с резко отличающейся биологией. Кроме того, гельминты этого рода приспособились к паразитированию в различных органах с разной биохимической средой (яйцевод, фабрициева сумка, кишечник).

К настоящему времени в составе рода *Prosthogonimus* насчитывается 41 вид. Значительное количество видов этого рода описано по единичным экземплярам, от близких или одинаковых видов хозяев, без глубокого дифференциального диагноза. Незначительным морфологическим признакам придавалось диагностическое значение, а изменчивость их не учитывалась.

В таксономии рода *Prosthogonimus* до сих пор большое значение придается следующим признакам: степень развития половой системы, размеры и соотношение размеров присосок, форма и длина тела, положение личника по отношению к брюшной присоске, протяженность желточников и бурсы цирруса, характер расположения извивов матки относительно брюшной присоски, размеры яиц и шипов.

Нами с 1959 по 1966 г. в различных географических пунктах Советского Союза было проведено более 200 экспериментов по выяснению влияния различных условий обитания на устойчивость диагностических признаков трематод рода *Prosthogonimus*. Эти опыты были поставлены для разрешения вопроса, являются ли многочисленные виды этого рода самостоятельными или морфологическими вариациями одного или нескольких видов. В результате удалось выявить значительную вариабельность большинства морфологических признаков (считавшихся ранее диагностическими), обусловленную главным образом влиянием среды обитания в различных хозяевах, локализацией, возрастом паразита, его численностью, а также возрастом хозяина.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ДЕФИНИТИВНЫХ ХОЗЯЕВ

Общезвестно, что хозяин и паразит образуют биологическую систему организмов. Организм хозяина по отношению к паразиту является стацией или средой его обитания. Типичная эндостация обеспечивает паразиту оптимальные условия существования, в противном случае при попадании паразита в несвойственную ему эндостацию (Павловский, 1934) наблюдается неблагоприятное влияние на него со стороны хозяина. Это воздействие может проявляться в удлинении сроков, необходимых для развития паразита до половозрелого состояния, понижении его плодовитости, уменьшении размеров, сокращении срока жизни, ограничении жизнеспособности яиц и личинок паразита и т. д.

В систематике трематод рода *Prosthogonimus* степени развитости половой системы уделялось большое внимание. К. И. Скрябин (1941) при анализе филогенетической эволюции трематод этого рода использовал эту особенность в качестве основного критерия при подразделении рода *Prosthogonimus* на подроды. Действительно, среди трематод этого рода, с одной стороны, имеется значительное количество видов, характеризующихся мощно развитой половой системой (*P. cuneatus*, *P. pellucidus*, *P. brauni*, *P. furcifer*, *P. fülleborni* и другие), с другой стороны, значительная часть видов (*P. anatinus*, *P. skrjabini*, *P. orientalis*, *P. querquedulae*, *P. rudolphii*, *P. penni*, *P. karausiaki*, *P. horiuchii*, *P. spinatus* и другие) имеет слабо развитую половую систему. У представителей первой группы гельминтов, описанных преимущественно от птиц отряда *Galliformes*, матка заполняет пространство, расположенное как вне, так и внутри кишечных стволов, у трематод второй группы, описанных от птиц отряда *Anseriformes*, матка обычно расположена интердекально (в некоторых случаях имеются отклонения, т. е. матка пересекает ветви кишечника; тем не менее она развита значительно слабее, чем у паразитов первой группы). В прямой коррелятивной зависимости от матки находятся и желточники.

Нами (Краснолобова, 1959) при экспериментальном заражении домашних цыплят и утят метацеркариями *Prosthogonimus* sp. (в эксперименте использовались только идентичные цисты из имаго стрекоз *Cordulia aenea* L.) было отмечено значительное удлинение сроков развития паразита до половозрелого состояния и угнетение его половой системы в утках по сравнению с простогонимусами, развившимися из идентичных метацеркариев в фабрициевой сумке цыплят.

Для подтверждения изменчивости степени развития половой системы у трематод рода *Prosthogonimus* в зависимости от принадлежности дефинитивных хозяев к отрядам *Galliformes* или *Anseriformes* нами с 1962

Таблица 1
Приживаемость молодых марит *P. cuneatus* при пассаже их от утят цыплятам

Пересажено паразитов от утят	Возраст паразита, дни	Возраст утят, дни	Приживаемость в цыплятах, число, %	Возраст цыплят, дни	Число паразитов, отошедших с калом
35	7	9	24 (66,6)	14	6
14	18	15	11 (79)	12	1
25	10	12	16 (64)	10	4
17	18	9	13 (76)		2
16	18	20	9 (56)	15	3

по 1966 г. в районе оз. Энгуре (Латвийская ССР) проведено около 100 экспериментов по заражению домашних цыплят и домашних и диких утят различных видов (*Anas platyrhynchos*, *Aythya ferina*, *A. fuligula*). Идентичные метацеркарии были получены из одного вида спонтанно зараженных имаго стрекоз *Cordulia aenea*.

Экспериментальная проверка видовой принадлежности метацеркариев из спонтанно зараженных стрекоз путем скармливания их домашним цыплятам позволила определить их как метацеркариев вида *P. cuneatus*.

Нами было скормлено более 10 000 метацеркариев 200 стерильным цыплятам, в фабрициевой сумке которых было выращено более 7000 типичных экземпляров *P. cuneatus*. Этот вид метацеркария был использован для экспериментов, так как он оказался наиболее массовым у стрекоз *Cordulia aenea* (кроме этого вида, были встречены и метацеркарии *P. ovatus*). В двух опытах были использованы экспериментально выращенные метацеркарии вида *P. cuneatus*.

Приводим краткое описание метацеркарий *P. cuneatus*, использованных в наших опытах (рис. 1). Метацеркарий заключен в цисту с мощной радиально исчерченной оболочкой. Диаметр его в цисте 0,571 мм.

Метацеркарий, выделенный из цисты, имеет длину тела 1,239 мм при ширине 0,424 мм. Ротовая присоска 0,147 мм в диаметре, брюшная — 0,179 мм. Пищеварительная система представлена ротовым отверстием, префаринксом (замечен только у живых метацеркариев), фаринксом, пищеводом, разветвляющимся на два кишечных ствола. Граница кишечных стволов находится на уровне заднего края брюшной присоски. Отчетливо просматривается выделительный пузырь Y-образной формы. Мерцательные клетки выявлены на живом материале при помощи фазового контраста ФК-4.

Формула их 2 [(2 + 2 + 2) + (2 + 2 + 2)], а расположение видно на рис. 1, б. Зачатки половой системы: семенники округлые; их диаметр 0,0205 мм; яичник 0,02 мм, расположен под брюшной присоской (этот признак характерен и для мариты *P. cuneatus*) матка в виде едва заметной ниточки начинается от яичника; сбоку от ротовой присоски видна половая бурса. Таким образом, метацеркарий *P. cuneatus* до попадания в дефинитивного хозяина имеет такое же положение органов, что и взрослые трематоды.

При заражении этими метацеркариями цыплят и утят оказалось, что паразиты, развившиеся в фабрициевой сумке цыплят (1200 экз.), диагностировались как типичные экземпляры *P. cuneatus*. Трематоды, развившиеся в фабрициевой сумке утят (730 экз.), по признаку слабого развития половой системы могли быть отнесены к различным видам простогонимусов из группы утиных паразитов, хотя заранее было известно, что мы имеем дело с одним видом метацеркария (рис. 3).

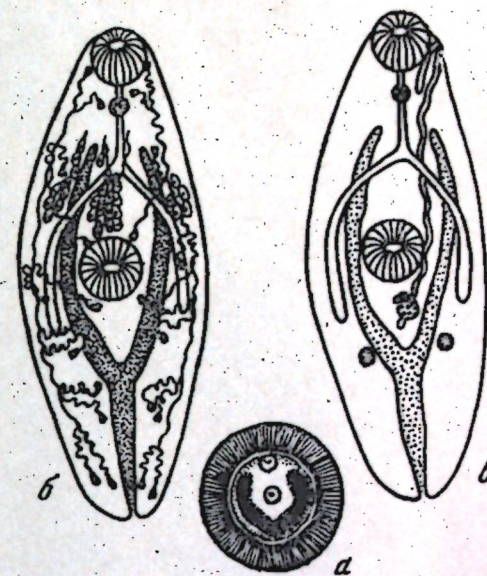


Рис. 1. Метацеркарий *P. cuneatus*

а — в цисте; б — выделительная система; в — зачатки половой системы (оригинал)

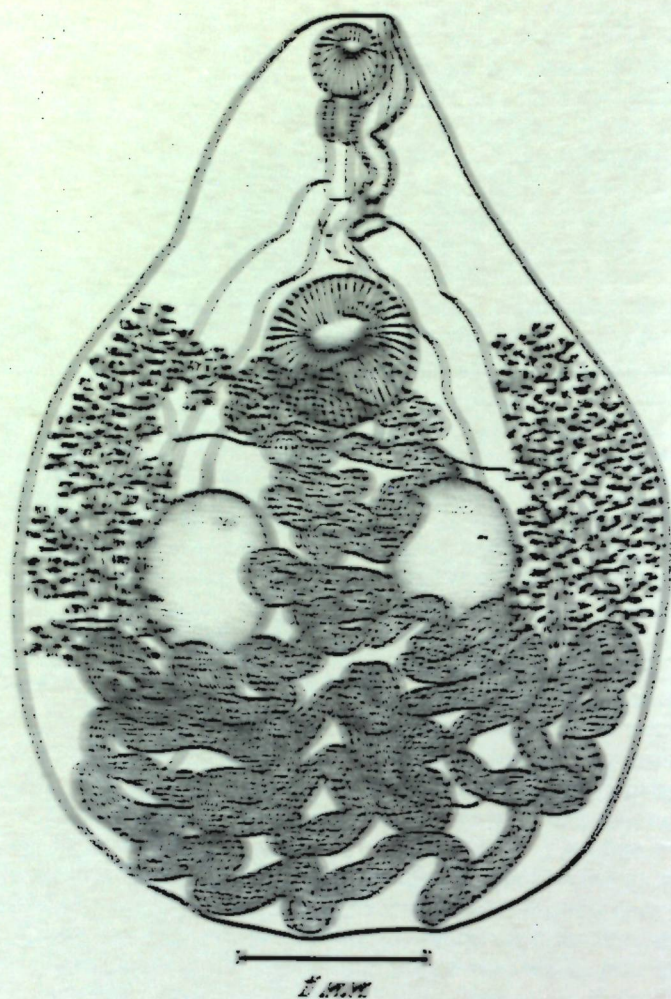


Рис. 2. *P. sinensis* из фибриновой сумки экспериментально зараженного утенка на 35-е сутки, общий вид (оригинал)

Для окончательной проверки наличия захода яиц трематод в сумку экспериментов по трансплантации молодых экспериментально зараженных экземпляров протозонидиозов из фибриновой сумки утки в фибриновую сумку пиявки. Основные цель опыта доказать, что паразиты, развивавшиеся в утках, не являются специфическими паразитами утки, а имеют общего *Amphistomus*, а представляют собой модификацию вида, развивающегося в пиявках. В опытах во пересадке были использованы экспериментально зараженные в фибриновой сумке утки паразиты различного возраста (рис. 4) — 7-10- и 18-дневные (сравнение 18-дневного экземпляра *P. sinensis* из фибриновой сумки утки с 14-дневной особью паразита из того же органа пиявки наглядно иллюстрирует замедленный темп развития паразитов в фибриновой сумке утки при сходных условиях опыта).

Паразиты вводились пиявкам в клоуноу тиреотой с небольшим количеством воды. В течение часа проводилось обследование тела на возможность отхождения паразитов. Отхождение единичных экземпляров в первые минуты после пересадки наблюдалось во всех опытах. Тем не

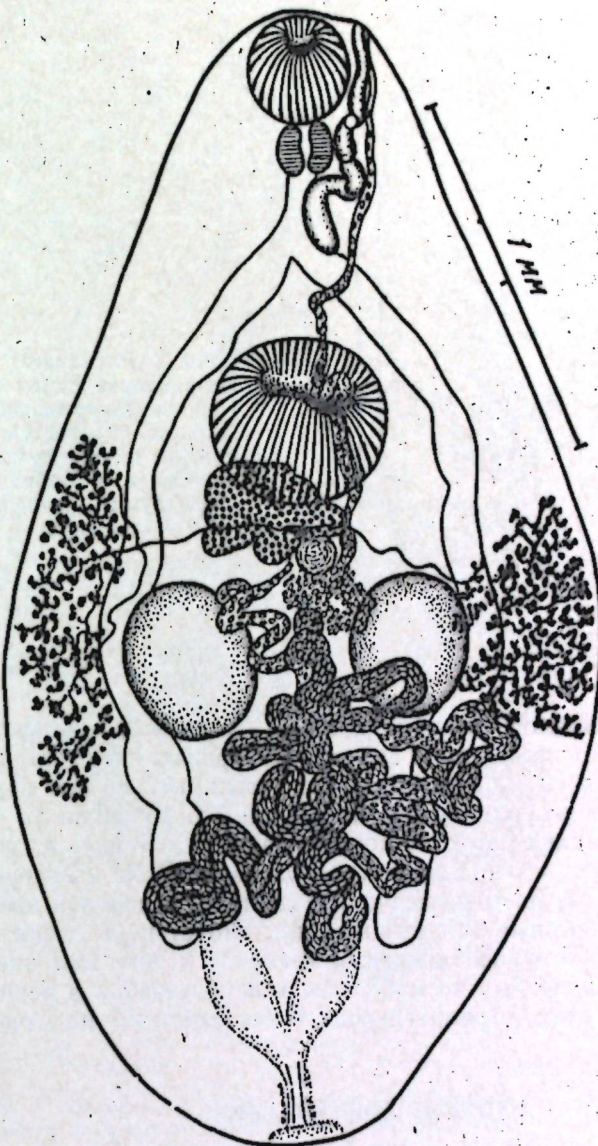


Рис. 3. *P. sinensis* из фибриновой сумки экспериментально зараженного утенка *Nyroca ferina* на 35-е сутки, общий вид (оригинал)

менее приживаемость при трансплантации паразитов оказалась высокой (табл. 1).

При вскрытии цыплят через сравнительно короткие сроки после пасажа (8—12 дней) в фибриновой сумке были обнаружены преимущественно половозрелые паразиты, которых легко можно было диагностировать как типичных *P. sinensis* (рис. 5). Паразиты, развившиеся в контрольных утках, отличались слабо развитой половой системой и достигли половой зрелости лишь на 35-сутки (сроки развития паразита в утках могут варьировать в зависимости от вида утки и возраста хозяина, а также от сезона года).

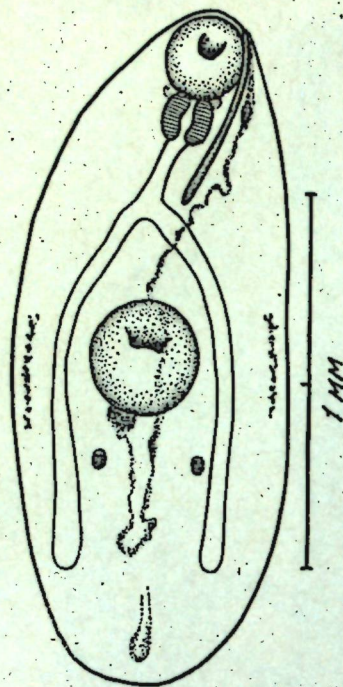


Рис. 4. *P. cuneatus* из фабрициевой сумки экспериментально зараженного утенка *Anas platyrhynchos* на 18-е сутки — пересажен в фабрициевую сумку цыпленка (оригинал)

Изменение степени развития половой системы у трематод рода *Prosthogonimus* легко объяснимо, если рассматривать птиц отряда *Galliformes* нормальными дефинитивными хозяевами, в которых паразит находит оптимальные условия существования и его развитие не испытывает тормозящего влияния со стороны организма хозяина, а птиц отряда *Anseriformes* второстепенными или факультативными, в которых простогонимусы отстают в росте и медленнее достигают половой зрелости.

Приведенные данные свидетельствуют, что степень развития половой системы зависит от паразитирования трематод у того или иного дефинитивного хозяина и потому не может быть использована в качестве критерия для подразделения трематод рода *Prosthogonimus* на отдельные под-роды.

ВЛИЯНИЕ ЛОКАЛИЗАЦИИ

Известно, что трематоды рода *Prosthogonimus* приспособились к паразитированию в различных органах, даже в пределах одного вида хозяина. У молодых птиц паразиты, как правило, локализуются в фабрициевой сумке, у взрослых в функционирующем яйцевом. Значительно реже простогонимусы встречаются в кишечнике или клоаке птиц. Мы попытались выяснить влияние условий обитания в различных органах на морфологию трематод рода *Prosthogonimus*. С этой целью было поставлено 90 экспериментов и заражено метацеркариями *P. cuneatus* 70 цыплят и 20 кур-несушек. В экспериментах было получено 2200 экз. простогонимусов (1200 из фабрициевой сумки цыплят и 1000 из яйцевода взрослых кур) различного возраста: недельного, двух-, трех- и четырехнедельного. Анализ этого материала показал, что трематоды из фабрициевой сумки отличаются от трематод из яйцевода главным образом соотношением присосок, протяженностью желточников и другими второстепенными признаками, которые считались таксономическими при определении яйцеводных форм простогонимусов (*P. pellucidus*, *P. furcifer*).

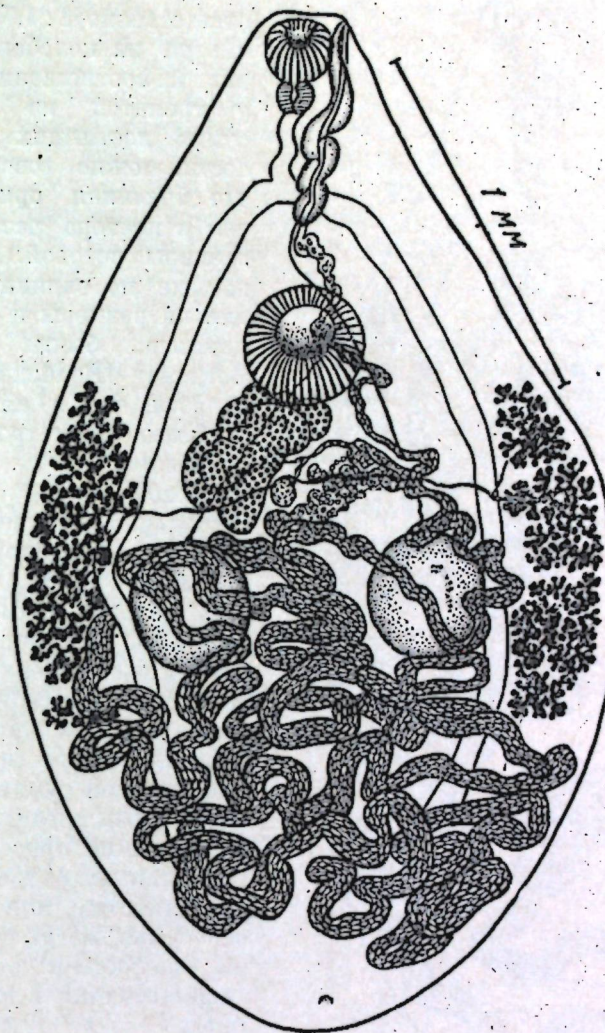


Рис. 5. *P. cuneatus*, развивающийся в фабрициевой сумке цыпленка после пересадки из фабрициевой сумки утенка (на 12-й день), общий вид (оригинал)

Признак размеров и соотношений присосок в определительных таблицах таксонов семейства *Prosthogonimidae* (Скрябин, 1961) указан так: «...присоски равные или почти равные (теза), присоски неравного размера: брюшная не менее чем в полтора раза крупнее ротовой (антитеза)». По этому признаку был отдифференцирован целый ряд видов, в том числе *P. cuneatus* и *P. pellucidus*. Сравнительные данные измерений присосок и их соотношений показывают (табл. 2), что в яйцевом соотношение диаметров присосок остается почти постоянным во время роста паразита, т. е. можно говорить о присосках почти равного размера (рис. 6).

Приблизительно такое же соотношение присосок (1:1,07) наблюдается и у метацеркарий *P. cuneatus* из стрекоз *Cordulia aenea*. У паразитов, развившихся в фабрициевой сумке, соотношение присосок менялось во время роста паразита от 1:2,07 до 1:2,6. У паразитов (в возрасте 14 дней) из фабрициевой сумки других видов птиц (цесарки и галки)

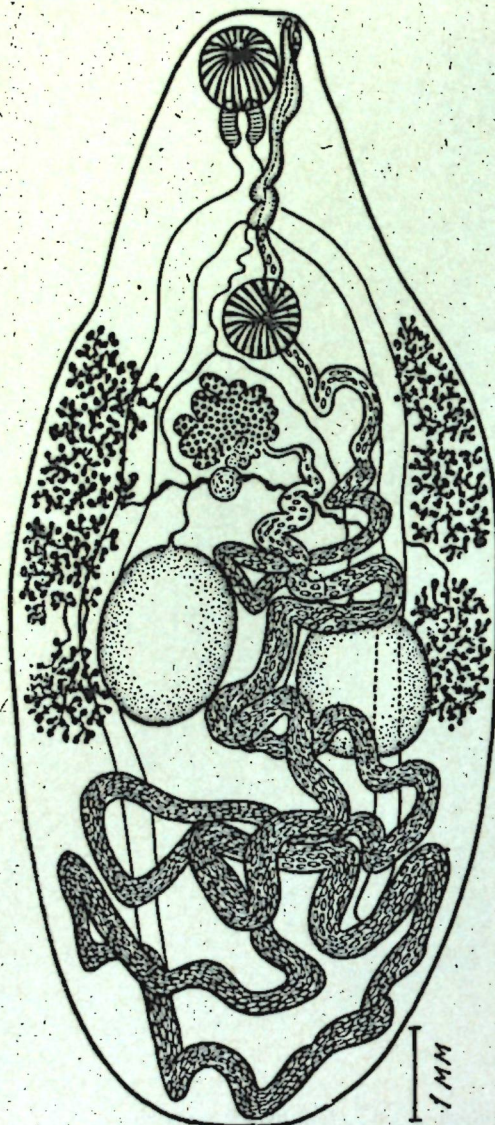


Рис. 6. *P. cuneatus* в возрасте 28 дней из яйцевода экспериментально зараженной курицы, общий вид (оригинал)

ска в этих условиях скорее служит органом прикрепления, чем передвижения. В функционирующем яйцевом, очень крупном органе, паразиты могут активно перемещаться, а ток веществ в этом органе создает усло-

соотношение присосок было соответственно 1:1,7 и 1:1,8. Несмотря на колебания в размерах и соотношениях присосок у трематод из фабрициевой сумки, достигших половой зрелости, можно говорить о том, что брюшная присоска более чем в полтора раза превышает размеры ротовой. Аналогичные данные по влиянию локализации на размеры и соотношение присосок были получены и Боддеке (Boddeke, 1960). Он показал, что в яйцевом соотношение диаметров присосок колеблется от 1:1,3, в фабрициевой сумке соотношение постепенно изменяется, пока диаметр брюшной присоски не станет приблизительно в 3 раза больше диаметра ротовой присоски. Изменчивость размеров и соотношений ротовой и брюшной присосок была подтверждена экспериментами по трансплантации паразитов из фабрициевой сумки в яйцевод.

На наш взгляд, различия в соотношении присосок у одного вида паразита, локализирующегося в яйцевом или в фабрициевой сумке, могут быть объяснены различными условиями его существования в этих двух органах.

Фабрициева сумка — маленький и по существу замкнутый орган, в котором отсутствует ток веществ, что лишает паразитов возможности перемещения и отхождения их из организма хозяина. Ротовая присоска в этих условиях скорее служит органом прикрепления, чем передвижения.

Таблица 2

Влияние локализации на соотношение присосок у *P. cuneatus*

Возраст паразита, дни	Соотношение присосок у экзemplаров из фабрициевой сумки	Соотношение присосок у экзemplаров из яйцевода	Возраст паразита, дни	Соотношение присосок у экзemplаров из фабрициевой сумки	Соотношение присосок у экзemplаров из яйцевода
7	1:2	1:1,08	21	1:2,4	1:1,08
14	1:2,07	1:1,08	28	1:2,6	1:1,08

вия для элиминации. Оба эти фактора влияют на рост ротовой присоски. Таким образом, признак размеров и соотношений присосок изменчив и зависит от локализации паразитов, возраста паразита (у экзemplаров из фабрициевой сумки), а возможно, и от других факторов.

У *P. cuneatus*, развившихся в яйцевом, по сравнению с особями из фабрициевой сумки изменились и другие признаки: протяженность и границы желточников, размеры и форма тела, топография яичника.

Форма тела менялась от грушевидной у экзemplаров из фабрициевой сумки до продолговато-овальной из яйцевода (сравнение признаков проводилось на нефиксированном материале).

Продолговато-овальная форма тела у *P. cuneatus* в яйцевом обусловлена, по-видимому, током веществ, существующим в этом органе. Изменение же формы тела связано со смещением границ желточников и яичника. У экзemplаров из яйцевода желточники, как правило, начинаются ниже, чем у особей этого вида из фабрициевой сумки птиц. Передняя граница их расположена на уровне заднего края брюшной присоски, в то время как у паразитов из фабрициевой сумки несколько выше этого уровня. Яичник у простогонимусов из яйцевода находится на некотором расстоянии под брюшной присоской, а у особей из фабрициевой сумки — непосредственно под брюшной присоской, либо налегает на ее задний край. Кроме того, у половозрелых паразитов *P. cuneatus* одного и того же возраста из фабрициевой сумки и яйцевода наблюдаются значительные различия и в размерах тела (приблизительно вдвое). Если сравнивать экзemplары разного возраста, эта разница может быть и более значительной.

ВОЗРАСТ ПАЗАРИТОВ

Возраст паразитов оказывает влияние не только на размеры, но и на морфологию самого паразита (развитие половой системы, соотношение присосок у особей из фабрициевой сумки). Ранее нами (Красноллова, 1961) описывалось изменение морфологии *P. cuneatus* в процессе онтогенеза. К настоящему времени получен экспериментальный материал по изменению морфологии и размеров трематод *P. cuneatus* в различных органах: яйцевом и фабрициевой сумке различных птиц (возраст паразитов — одно-, двух-, трех- и четырехнедельный). Этот материал будет изложен более подробно в специальной работе.

На морфологию и размеры паразита оказывает влияние также и численность паразита. Это влияние сказывается главным образом на размерах тела и органах паразитов.

В наших опытах при заражении различных птиц определенным количеством метацеркариев (50 экз., кроме экспериментов с курами) мы получали трематоды, которые по своей морфологии были одинаковыми. Такая однородность материала объясняется не только идентичностью использованных метацеркариев, но и особенностями изучения полученного в опытах материала. Паразиты изучались в живом, расслабленном состоянии, что полностью исключало влияние фиксации, которая может вызывать резкие нарушения в морфологии паразита, особенно если гельминт фиксируется сразу в состоянии растяжения или сжатия, что неоднократно нами наблюдалось.

В результате экспериментальных исследований нами установлено (на нефиксированном материале):

1) степень развития половой системы паразита (подродовой критерий) может варьировать в зависимости от вида хозяина, в котором происходит развитие, и возраста паразита;

2) соотношение присосок — один из основных диагностических признаков — зависит от локализации, а также от возраста особей из фабрициевой сумки;

3) такие диагностические признаки, как протяженность желточников, положение яичника под брюшной присоской или на некотором расстоянии от нее, форма тела, зависели от локализации трематод в яйцевод или фабрициевой сумке;

4) размеры органов и тела простогонимусов зависят главным образом от возраста паразита, локализации, вида хозяина, численности паразитов, возраста хозяина.

Фиксация материала резко влияла не только на мерные признаки трематод рода *Prosthogonimus*, но и на форму и размеры тела паразитов (даже из одного органа и одного хозяина), на протяженность желточников (при разной степени сокращения левой и правой сторон паразита границы левого и правого желточников оказывались разными) и половой бурсой. Эти признаки использовались и в таксономии рода.

По данным Боддеке (1960), в зависимости от размера экземпляра паразита, варьируют и такие признаки, как длина шипов на кутикуле, размеры яиц (яйца в матке молодых незрелых особей меньше яиц, выделенных зрелыми трематодами).

К каким же выводам мы приходим в результате проведенной нами многолетней работы?

Вид *P. cuneatus* характеризуется широкой модификационной изменчивостью, морфология его очень пластична, и описанные выше изменения носят функциональный характер.

В результате проведенных экспериментов мы пришли к выводу, что особи *P. cuneatus* из яйцевода кур идентичны по своей морфологии видам (*P. pellucidus*, *P. furcifer*) также из яйцевода кур. Вариации *P. cuneatus* из фабрициевой сумки хозяев отряда *Anseriformes* идентичны видам *P. anatinus*, *P. skrjabini* и другим, описанным от гусеобразных.

Мы уже упоминали о большой аналогии и сходных результатах нашей работы и голландского исследователя Боддеке. Расхождение заключается лишь в окончательном выводе. Боддеке (1960) после своих экспериментальных исследований приходит к выводу о существовании в Европе и Азии лишь одного вида рода *P. ovatus*. Этот вывод Боддеке сделал на основании обнаружения лишь 1 экз. *P. ovatus* у 1 из 5 экспериментально зараженных скворцов (заражение было произведено идентичными метацеркариями из стрекоз *Cordulia aenea*). Все скворцы были взяты из Амстердамского зоопарка, что исключает, на наш взгляд, абсолютную гарантию в стерильности подопытного материала.

На основании своих многолетних исследований, посвященных изучению биологии и экспериментальному изучению изменчивости простогонимид, а также на основании литературных данных мы считаем реальным существование двух видов на территории СССР: *P. ovatus* и *P. cuneatus*. Подтверждением нашего вывода может служить одновременное обнаружение метацеркарий *P. ovatus* и *P. cuneatus* в имаго стрекоз *Cordulia aenea*. Ранее метацеркарии этих видов трематод обнаружил В. Я. Панин (1957). В инцистированном состоянии метацеркарии отличаются по диаметру цист, а в экцистированном состоянии мерными признаками и положением зачатка яичника. При экспериментальном заражении этими метацеркариями стерильных птенцов галок и сорок, а также в двух экспериментах с цыплятами нами были одновременно получены мариты *P. ovatus* и *P. cuneatus*. Основным отличительным признаком этих видов следует считать топографию матки относительно брюшной присоски. У *P. ovatus* петли матки расположены как впереди,

так и позади брюшной присоски, у *P. cuneatus* матка занимает лишь пространство позади брюшной присоски. В наших многочисленных экспериментах с видом *P. cuneatus* мы ни разу не регистрировали случаев захождения петель матки вперед от брюшной присоски, несмотря на исключительно мощное развитие ее у особей из фабрициевой сумки цыпленка, а также у форм из яйцевода. Кроме указанного признака, диагностическим критерием следует признать для этих видов и положение яичника. У *P. ovatus* яичник расположен дорзально от брюшной присоски на уровне ее, у *P. cuneatus* он находится под брюшной присоской, у яйцеводных форм из яйцевода несколько ниже ее. Такое различие в положении яичника можно обнаружить уже у метацеркарий этих видов. Особенно отчетливо этот признак просматривается у молодых трематод в дефинитивном хозяине. Оба эти признака — топография матки и положение яичника (дорзально или под брюшной присоской) — следует считать константными.

В заключение отметим, что пока еще очень мало работ, посвященных экспериментальному изучению изменчивости трематод.

ЛИТЕРАТУРА

- Красноллова Т. А. 1959. Об идентичности *Prosthogonimus pellucidus* Linstow, 1873 и *Prosthogonimus anatinus* Markow, 1902. — *Helminthologia*, 1—4: 113—119.
- Красноллова Т. А. 1961. Биология простогонимид — возбудителей заболевания домашних птиц. Канд. дисс. М. ВИГИС.
- Павловский Е. Н. 1934. Организм как среда обитания. — *Природа*, № 1: 80—91.
- Панин В. Я. 1957. Биология трематод *Prosthogonimus ovatus* (Rud., 1803) и *P. cuneatus* (Rud. 1809) — паразитов фабрициевой сумки и яйцевода диких и домашних птиц. Изв. АН Казах. ССР, серия биол., вып. 2 (14): 53—65.
- Соверцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л. Изд-во АН СССР, 610 стр.
- Скрябин К. И. 1941. Анализ филогенетической эволюции трематод рода *Prosthogonimus* Lühe. — Докл. АН СССР, 33, № 7—8: 468—472.
- Скрябин К. И. 1961. Трематоды животных и человека, т. 19. М.
- Шмальгаузен И. И. 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Boddeke R. 1960. The Life history of *Prosthogonimus ovatus* Rudolphi. — *Trop. Geogr. Med. Nether.*, 12 (3): 263—292; 12 (4): 363—387.

З. К. ЛЕУТСКАЯ, В. В. ЛУЦКОВА

ВЛИЯНИЕ ВИТАМИНА А НА УРОВЕНЬ АНТИТЕЛ В СЫВОРОТКЕ КРОВИ ЦЫПЛЯТ, ИММУНИЗИРОВАННЫХ АНТИГЕНОМ ИЗ *ASCARIDIA GALLI*

В настоящее время известно, что дефицит витамина А в питании снижает резистентность животных к различным инвазиям и инфекциям. Однако до сих пор нельзя с определенностью сказать, какова роль витамина А в этом процессе.

Проведенные исследования (Леутская, 1963, 1964, 1965) дали основание считать, что витамин А принимает участие в формировании иммунитета у животных.

Было показано (Леутская, 1964), что при недостаточности витамина А в сыворотке иммунизированных цыплят обнаруживается значительно меньшее количество антител, чем в норме.

Настоящая работа продолжает эти исследования и ставит своей целью установить зависимость количества антител в сыворотке иммунизированных животных от количества витамина А, поступающего с пищей.

После 1,5-месячного возраста цыплята были разделены на три группы, каждая из которых получала искусственную синтетическую диету (обычно принятую в витаминологии), лишенную витамина А.

Состав диеты был следующий: экстрагированный казеин, крахмал, дрожжи, липидные жирорастворимых витаминов, проросшая пшеница, растительный жир, витаминная смесь (лишенная витамина А) и солевая смесь. Диета соблюдалась до конца всего опыта.

Первая группа цыплят (контрольная) получала дополнительно ежедневно 1000 м. е. витамина А в масле. Вторая группа (с повышенным количеством витамина А) получала по 4000 м. е. витамина А в масле. Третья группа (А-авитаминозная) препарат витамина А не получала.

Через 3—5 дней после помещения всех трех групп цыплят на диету, их иммунизировали внутрибрюшинными инъекциями антигена из *Ascaridia galli* в течение месяца.

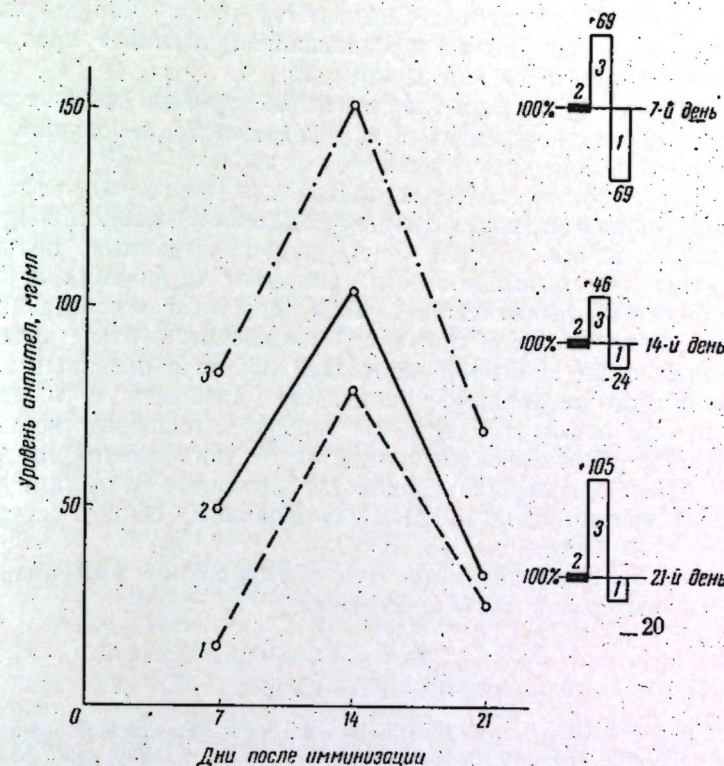
Антиген представляет собой 10%-ный экстракт из свежих *A. galli* в физиологическом растворе.

С 5-го дня после конца иммунизации цыплят всех трех групп ежедневно забивали для взятия крови.

В сыворотке крови количественно определяли содержание антител иммунохимическим методом (Heidelberger, 1939; Mc Duffie, Kabat, 1956) с модификацией, предложенной Гурвичем и Капнером (Гурвич и Капнер, 1958).

В центрифужные пробирки вносили по $0,3 \text{ мл}$ раствора, содержащего возрастающие количества антигена (от 25 до 2500 мкг/мл). Затем в эти же пробирки добавляли такое же количество иммунной антисыво-

ротки, перемешивали и помещали на 20 минут в термостат при 37° . После этого пробирки помещали на сутки в рефрижератор. На следующий день пробы центрифугировали при $1500\text{--}2000 \text{ об/мин}$, надосадочную жидкость отсасывали и промывали физиологическим раствором и дистиллированной водой.



Изменение количественного содержания антител в сыворотке крови иммунизированных цыплят, получавших и не получавших витамин А в диете, и изменения содержания антител в процентах по отношению к контролю

1 — А-авитаминозная группа; 2 — контрольная группа 1000 м. е. витамина А ежедневно; 3 — группа с повышенным количеством витамина А — 4000 м. е. ежедневно

Полученный осадок растворяли в $0,1 \text{ мл}$ раствора и определяли в нем содержание белка по методу Лоури (Lowry, Rosenbrough, Farr, Randall, 1951). Интенсивность окраски растворов измеряли спектрофотометром СФ-4 при 595 мμ .

О количестве антител судили по количеству белка, приходящегося на максимальный осадок антиген — антитело минус 10% белка (Kabat, Heidelberger, 1937).

Полученные данные приведены на рисунке. Как видно из графика, в сыворотке иммунизированных цыплят, не получавших в течение опыта витамин А, наблюдается значительное снижение содержания антител по сравнению с контрольной группой во все дни после иммунизации.

В сыворотке цыплят, получавших по 4000 м. е. (т. е. повышенное количество) витамина А, содержание антител во все дни опыта значительно превышает содержание антител в сыворотке крови контрольных цыплят. Особенно высокий прирост (105%) наблюдался на 21-й день.

Однако самое высокое содержание антител во всех трех группах цыплят обнаруживается в 11—15-й дни после иммунизации. Это согласуется с данными других авторов (Glover, Bishop, 1963) о том, что при иммунизации внутривнутренними инъекциями максимум антител обнаруживается на 14-й день после иммунизации.

Поэтому уровень витамина в питании не только определяет образование или поступление антител в сыворотку крови (что хорошо видно на графике), но и, как можно предположить, удлиняет срок сохранения антител в сыворотке после иммунизации.

Таким образом, недостаток витамина А в питании цыплят приводит к снижению образования антител, а относительно небольшой избыток его — к повышению содержания антител в сыворотке.

То, что недостаток витамина А приводит к снижению антител в сыворотке, было показано еще в 1964 г. (Леутская, 1964). Мы продолжали наши исследования, так как по предыдущим данным нельзя было с уверенностью сделать вывод о том, принимает ли витамин А непосредственное участие в синтезе антител, либо недостаток его ослабляет организм и, как следствие этого, приводит к снижению синтеза антител.

Полученные нами данные в настоящей работе о повышении количества антител при увеличении количества витамина А в диете (до 4000 м. е. против нормы в 1000 м. е.) говорят о непосредственной зависимости количества образованных антител от поступления витамина А с пищей, так как повышение количества витамина А не приводило ни к увеличению привеса цыплят, ни к улучшению их общего состояния по сравнению с контролем.

Таким образом, роль витамина А в формировании иммунитета определяется его участием в синтезе антител.

ЛИТЕРАТУРА

- Гурвич А. Е. и Капнер Р. Б. 1958. Количественное определение содержания антител при помощи реакции преципитации на бумаге. — Лабор. дело, № 2; 23.
- Леутская З. К. 1963. Влияние витамина А на процесс образования антител при иммунизации цыплят антигеном из нематод *Ascaridia galli*. — Докл. АН СССР, 153, № 1: 243.
- Леутская З. К. 1964. Уровень антител при недостаточности витамина А у цыплят, иммунизированных антигеном из нематод *Ascaridia galli*. — Докл. АН СССР, 159, № 1: 463.
- Леутская З. К. 1965. Изучение роли витамина А в образовании антител у цыплят к *Ascaridia galli*. — Труды Гельминтол. лабор. 15: 105.
- Glover T. D., Bishop D. M. 1963. Effect of the route administration of bovine gamma-globulin on antibody formation in the guinea-pig. — Nature, 198, N 4883: 901—902.
- Heidelbeiger M. 1939. Quantitative absolute methods in the study of antigen — antibody reactions. — Bact. Rev., 3: 1—49.
- Kabat E. A., Heidelbeiger M. 1937. A quantitative theory of the precipitin reaction. V. The reaction between crystalline horse serum albumin and antibody formed in the rabbit. — Exptl. Med., 66, 4—229.
- Mcduffie F. C., Kabat E. A. 1956. A comparative study of methods used for analysis of specific precipitates in quantitative immunochimistry. — J. Immunol., 77, № 3: 193.
- Lowry O. H., Rosenbrough J. H., Farr L. A., Randall R. J. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. — J. Biol. Chem., 193, 1: 265.

А. А. МОЗГОВОЙ, В. И. ШАХМАТОВА, М. К. СЕМЕНОВА

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ *CONTRACAECUM SPICULIGERUM* (*ASCARIDATA: ANISAKIDAE*) — ПАРАЗИТА ДОМАШНИХ И ПРОМЫСЛОВЫХ ПТИЦ

Цикл развития *C. spiculigerum* до недавнего времени не был расшифрован. В. Б. Дубинин (1949) скармливал бакланам и пеликанам личинок *C. siluri glanidis* от карповых рыб и получил у них взрослых особей *C. spiculigerum*. На основании этих опытов автор заключил, что в развитии данного паразита участвуют рыбы.

А. А. Мозговой, В. И. Шахматова, М. К. Семенова (1965) расшифровали цикл развития *C. spiculigerum*, дав краткое его описание. В настоящем сообщении мы более подробно излагаем жизненный цикл *C. spiculigerum*, дополнив его новыми оригинальными данными.

Цикл развития *C. spiculigerum* мы изучали в период 1963—1966 гг. в Приазовских плавнях (Краснодарский край) и Кызыл-Агачском заповеднике (Азербайджанская ССР). Исходным материалом служили яйца гельминтов, отложенные самками в воду. С этой целью гельминтов извлекали сразу после отстрела бакланов. Самок нематод помещали в воду при комнатной температуре на несколько дней; при этом они через короткие промежутки времени откладывали склеенные в комочки яйца, по 16—60 шт. Одна самка *S. spiculigerum* в течение часа обычно откладывает 800—1200 яиц.

Яйца круглые, или овальные, 0,049—0,056 мм длиной и 0,056—0,062 мм шириной. Оболочка яиц прозрачная, трехслойная, наружная поверхность ее слегка сетчатая. Яйца выделяются самками во внешнюю среду без признаков деления на бластомеры (в предсегментационном состоянии). При благоприятных условиях внешней среды в яйцах формируются личинки. Мы проследили развитие яиц *C. spiculigerum* в тонком слое воды (0,5—1,0 см) при температуре 25—29° (рис. 1).

К концу третьих суток в яйцах образуются личинки (I стадии), располагающиеся в яйце в два оборота.

Личинки I стадии (выдавленные из яиц) 0,38—0,43 мм длиной и с максимальной шириной 0,017 мм (рис. 2, а). Тело их, заполненное гранулами, более заостренное к заднему концу и притупленное к переднему. Заметны зачатки пищевода. Личиночный зуб на головном конце отсутствует, имеется лишь небольшое, слабо заметное утолщение — начало образования зуба. К концу четвертых суток личинки линяют и на 5—6-й день выходят из яиц.

Вылупление личинок *C. spiculigerum* при температуре 30° наблюдается на 4-й день, при 17—22° через 7—8 дней, при 9—15° через 12—15 дней, при 2—3° личинки почти не выходят из яиц. Вылупление личинок происходит чаще всего головным концом, реже — хвостовым. Вышедшие из яиц личинки очень активны, в течение 5—20 минут они головным концом прикрепляются к плавающим мелким предметам или ко дну чашки

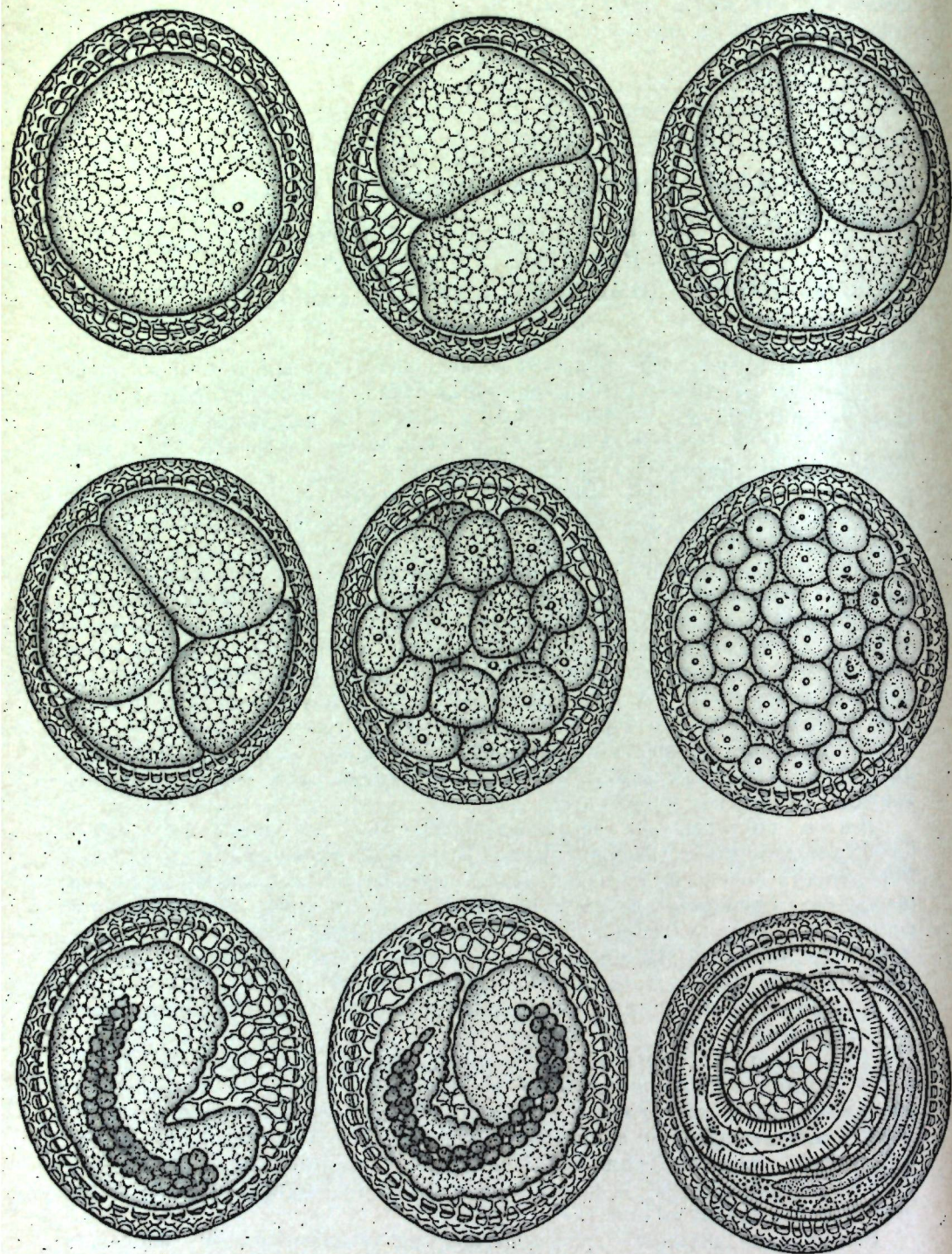


Рис. 1. Стадии эмбриогенеза *Contracaecum spiculigerum* (оригинал)

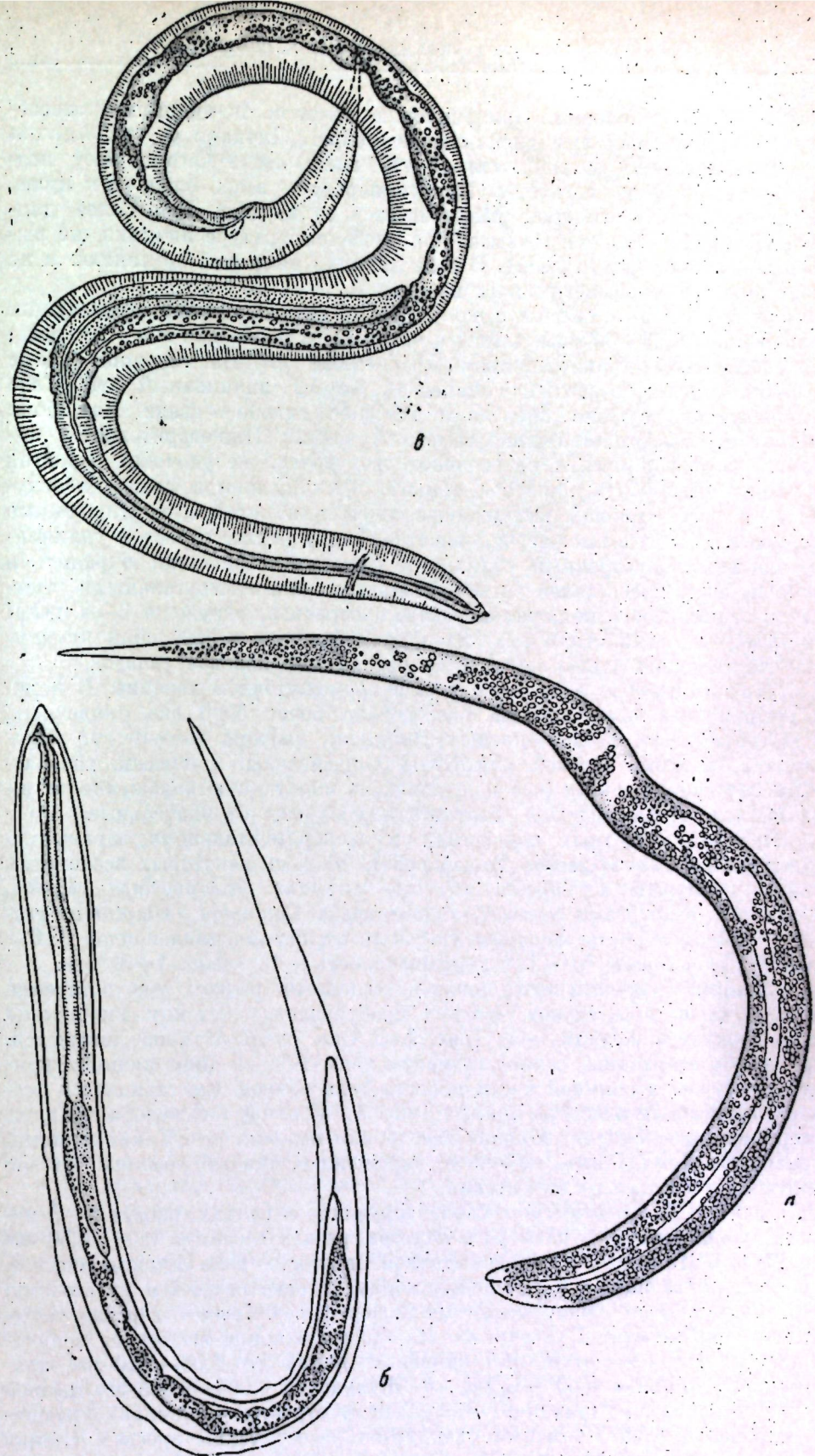


Рис. 2. Личинки *Contracaecum spiculigerum*
 а — личинка I стадии; б — личинка II стадии, вышедшая из яйца; в — личинка II стадии из полости тела циклопа (оригинал)

Петри, образуя колонии. Прикреплению личинок, по-видимому, способствует выделяемый ими специальный секрет. Личинки *C. spiculigerum* в воде при 22—25° сохраняются 15—18 дней, после чего теряют подвижность и вскоре погибают. При температуре воды, близкой к нулю, жизнеспособность личинок увеличивается до 45 дней. Еще более длительное время остаются живыми при этой температуре личинки, не вышедшие из яиц (до 75 дней). В воде личинки нематоды не линяют и не претерпевают морфологических изменений.

Личинки II стадии (рис. 2, б) несколько меньше предыдущих и достигают 0,36—0,38 мм длины с чехликом и 0,28—0,36 мм — без него; максимальная ширина личинок 0,015—0,021 мм. На головном конце имеется хорошо развитый конической формы личиночный зуб. Тело незначительно сужено кпереди и наиболее сильно — кзади. На обоих концах его выступает хорошо заметный чехлик. Пищеварительный аппарат дифференцирован на пищевод, желудочек, желудочный отросток и кишечную трубку. Пищевод тонкий, прямой, иногда слегка изогнутый; он имеет хорошо выраженные внутренние стенки и сглаженные наружные. Желудочек очерчен нечетко. Желудочный отросток удлиненно овальный, прозрачный, с тонкими стенками. Кишечник окрашен в темный цвет, представлен четырехугольными или многоугольными клетками; задняя часть кишечника узкая, прозрачная, окружена 2—4 железистыми клетками. Анус находится на небольшом возвышении кутикулы. На середине длины кишечника расположен половой зачаток.

Развитие *C. spiculigerum* в промежуточном хозяине. В поисках промежуточного хозяина обследовано более 5000 экз. животных, преимущественно беспозвоночных (циклопы, дафнии, гаммарусы, хирономиды, личинки стрекоз, олигохеты, тенедиды, моллюски, головастики, мальки карповых рыб и другие), на спонтанную зараженность их личинками *C. spiculigerum*. Результаты получены отрицательные.

Этих же животных подвергали и экспериментальному заражению личинками *C. spiculigerum*. Инвазировать удалось некоторых веслоногих рачков подотряда Cyclopoida (*Cyclops strenuus*, *Macrocyclops albidus*, *M. fuscus*, *Mesocyclops leuckarti*) и подотряда Calanoida (*Diaptomus gracilis*). Экстенсивность экспериментального заражения циклопидов 95,0—100,0%, каланойдов 5,0—10%; интенсивность — 12 (чаще 1—3) экз.

Личинки *C. spiculigerum*, попав к веслоногим рачкам, уже в течение первых часов сбрасывают чехлик, пробуравливают стенку кишечника и мигрируют в полость тела (рис. 2, в). Они очень активно двигаются, заползают в антенны, задние сегменты тела. К 4—6 дням личинки концентрируются в спинной части полости тела рачков, где становятся менее подвижными и вскоре линяют (рис. 3). К концу 4-й недели личинки свертываются в спираль и полностью теряют подвижность. Такие личинки обнаруживаются в виде комочков, окруженных тканью хозяина. Их мы считаем личинками третьей стадии.

Личинки *C. spiculigerum*, паразитирующие в рачках, растут 2—3 недели, увеличиваясь в размере в полтора раза и достигая 0,46—0,50 мм длины и 0,015—0,017 мм максимальной ширины. Тело цилиндрическое, слегка суживающееся к головному концу и более резко — к хвостовому. Кутикула тонкая, нежно поперечно исчерчена. Ротовое отверстие щелевидное, окруженное 4 сосочками. На головном конце выступает конический зуб. Пищевод отчетливо заметный, длина его 0,08—0,10 мм, максимальная ширина 0,006—0,007 мм. Желудочек 0,004—0,005 мм длиной и 0,003—0,004 мм шириной. Желудочный отросток постепенно расширяется кзади, слепой конец его закруглен, имеет узкий просвет. Стенки этого отростка утолщены, мелкозернистой структуры. Половой зачаток

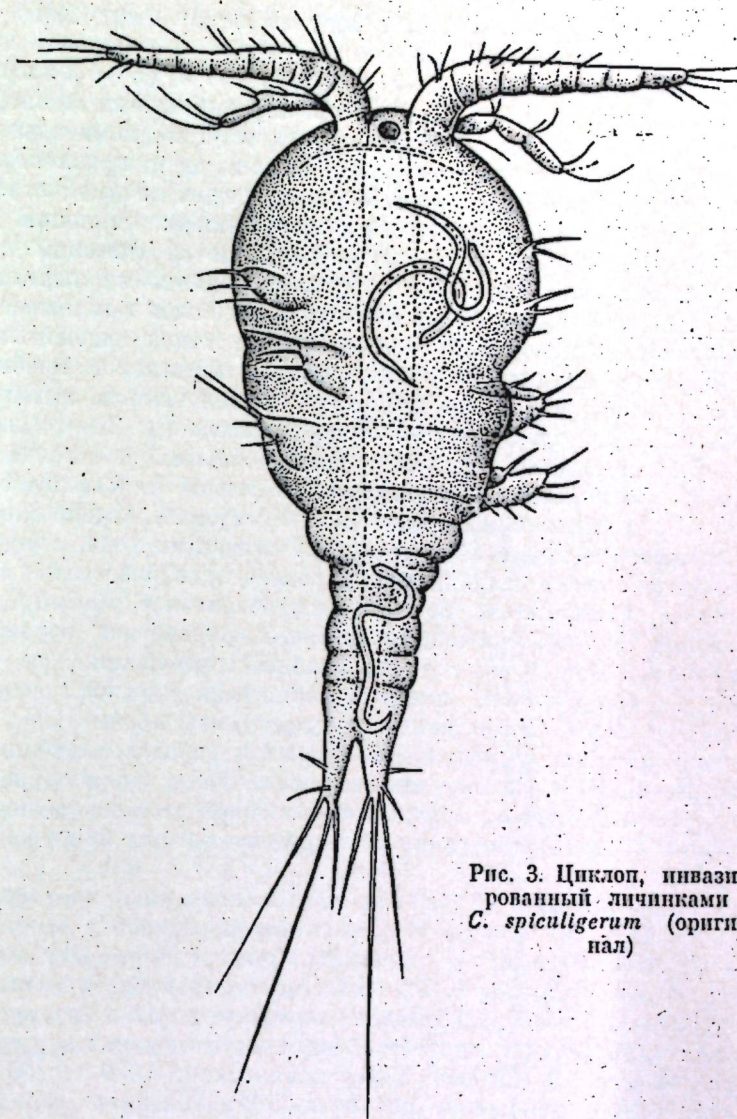


Рис. 3. Циклоп, инвазированный личинками *C. spiculigerum* (оригинал)

у личинок из рачков, в отличие от таковых, вылупившихся из яиц, хорошо заметный; имеет вид овального образования, расположенного в области конца желудочного отростка; состоит из 3—4 клеток.

Продолжительность пребывания личинок *C. spiculigerum* в организме рачков не имеет значения для дальнейшего онтогенеза; для передачи инвазии дополнительному (второму промежуточному) хозяину достаточно пребывание личинок паразита в первом хозяине только один день. В последнем случае отмечается лишь удлинение срока развития в дополнительном хозяине сравнительно с личинками, пробывшими в теле рачков 2—3 недели.

Личинки *C. spiculigerum* весьма патогенны для веслоногих рачков, особенно при большой интенсивности. Так, циклопы, инвазированные 3—5 личинками паразита, менее активны, чем незараженные. При поражении 6 и более личинками они становятся малоподвижными, опускаются на дно, часто гибнут. Мы установили, что в случае гибели рачков

личинки *C. spiculigerum* выходят в воду и снова могут быть заглочены неинвазированными животными.

Развитие личинок *C. spiculigerum* в дополнительном (2-м промежуточном) хозяине. Проведенными экспериментами мы установили, что дополнительным хозяином нематоды являются растительно- и планктоноядные рыбы: тарань, лещ, красноперка, уклей, гамбузия. Кроме того, мы успешно инвазировали личинок стрекоз родов *Coenagrion* и *Agriion*, скармливая им зараженных циклопов. При этом было замечено, что наиболее легко заражаются личинки стрекоз на ранних стадиях развития, когда объектом питания их являются рачки. Личинки стрекоз старшего возраста питаются более крупными животными (личинками комаров и др.) и заражение таких насекомых происходит значительно труднее (требуется более длительное пребывание их совместно с инвазированными рачками). Интенсивность инвазии стрекоз личинками *C. spiculigerum* часто очень высокая (до 70—80 экз., иногда до 150). Экстенсивность инвазии в наших опытах достигала 70—80%. Личинки *C. spiculigerum* локализуются в рыбах на серозных покровах полости тела в специальных капсулах. У личинок стрекоз они обычно обнаруживаются в грудных и брюшных сегментах тела, а при большой интенсивности могут находиться в голове и в хвостовых сегментах.

Основные эксперименты по изучению развития *C. spiculigerum* в дополнительном хозяине проводили на личинках стрекоз, заражая их личинками гельминта после двухнедельного пребывания их в рачках. Личинки *C. spiculigerum*, попав в кишечник стрекоз, задерживаются в нем 16—20 часов. Затем они мигрируют в полость тела. В первые дни паразитирования у насекомых личинки паразита подвижны и способны перемещаться. Затем они свертываются в спираль, располагаясь вокруг трахейных трубок, нервных стволов или свободно в полости тела. В свернутом состоянии личинки не передвигаются, а лишь периодически сокращаются.

10-дневные личинки *C. spiculigerum*, извлеченные из личинок стрекоз, достигают 0,69—0,88 мм в длину и максимально в ширину 0,043—0,049 мм. Ширина тела у головного конца 0,046—0,049 мм, у ануса 0,016—0,018 мм. Пищевод 0,132—0,135 мм длиной, желудочный отросток 0,132—0,148 мм. Кишечный вырост отсутствует, но на его месте заметно утолщение кишечника в виде скопления клеток, у некоторых экземпляров достигающее 1,0—2,0 мм. Хвост конический, 0,089—0,100 мм длины. Кутикула тонко поперечно исчерчена. На головном конце имеются зачатки губ в виде трех небольших закругленных выступов кутикулы, на одном из которых находится зубовидный отросток.

30-дневные личинки достигают 2,20—3,27 мм длины и 0,10—0,15 мм максимальной ширины. Тело покрыто тонкой поперечно исчерченной кутикулой; интервалы между исчерченностью наиболее крупные в средней части тела, наиболее мелкие — на концах. Пищевод 0,38—0,43 мм длиной; ширина его в начале 0,016—0,019 мм, в конце — 0,026 мм. Желудок 0,019—0,033 мм длиной и с максимальной шириной 0,026—0,039 мм. Желудочный отросток длинный, 0,42—0,49 мм длиной и 0,049 мм шириной с толстыми стенками. Кишечный вырост хорошо развит, 0,23—0,26 мм длиной и с максимальной шириной 0,042—0,043 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,14—0,15 мм от головного конца. Хвост 0,11—0,15 мм длиной. Половой зачаток представлен двумя параллельно лежащими трубками позади конца желудочного отростка.

Личинку личинок *C. spiculigerum* в дополнительном хозяине нам наблюдать не удалось. Судя по значительным морфологическим изменениям личинок между 10-м и 30-м днями развития их в стрекозах (появление

нового органа — кишечного выроста), можно предположить, что таковая происходит в этот период.

Помимо стрекоз, личинками *C. spiculigerum* от циклопов, как уже отмечалось, заражаются и рыбы, но развитие у них идет несколько медленнее. Правда, рыбы, так же как и стрекозы, заражаются личинками нематоды независимо от срока пребывания их в рачках. Личинки *C. spiculigerum* мигрируют через стенку кишечника рыб в полость тела и располагаются на серозных покровах. В первые 5—6 дней после заражения рыб личинки паразита свободно перемещаются и капсул вокруг них еще не образуется. Такие личинки достигают 0,50—0,70 мм длины и морфологически не отличаются от таковых из полости тела рачков. Вскоре вокруг личинок формируется капсула. Последняя вначале прозрачная, очень тонкая и эластичная; из нее личинки легко освобождаются. Капсула имеет форму личинок. Развитие *C. spiculigerum* в рыбах идет медленнее, чем в личинках стрекоз. Личинки *C. spiculigerum* от рыб в возрасте 13—14 дней имеют длину тела 0,76—0,91 мм и максимальную ширину 0,023—0,026 мм. На головном конце имеются три небольших кутикулярных выроста — зачатки губ. Личиночный зуб еще сравнительно большой. Пищевод 0,132—0,183 мм длиной, 0,013 мм шириной в начале и 0,016 мм в конце. Желудочек 0,016—0,023 мм длиной и 0,013—0,019 мм шириной, желудочный отросток 0,151—0,197 и 0,013—0,016 мм соответственно. Кишечного выроста еще нет или имеется лишь небольшое утолщение у начала кишечника.

К 20—30 дням капсула уплотняется, становится грубоволокнистой, темно-бурого цвета; личинки нематоды с трудом извлекаются из капсул. Длина личинок к этому времени достигает 3,0—4,0 мм, и у них имеется хорошо развитый кишечный вырост.

Резервуарные хозяева *C. spiculigerum*. Нами проведены опыты по скармливанию двум линиям личинок нематоды от личинок стрекоз с положительными результатами: личинки *C. spiculigerum* мигрировали в полость тела рыб и там инцистировались. Изучение этих личинок показало, что они не отличаются от исходных. Это обстоятельство позволяет нам рассматривать рыб (линей) резервуарными хозяевами первого порядка.

Развитие *C. spiculigerum* в дефинитивном хозяине. Для заражения дефинитивных хозяев мы использовали молодых бакланов,

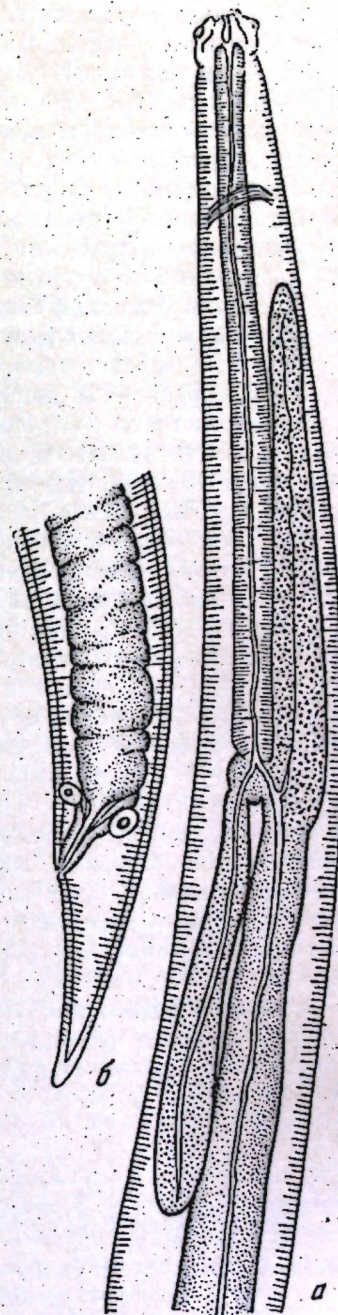


Рис. 4. *C. spiculigerum* из конечного отдела пищевода баклана

а — передний отдел тела, латерально; б — хвостовой конец самки, латерально (оригинал)

выращенных в условиях, исключающих спонтанное заражение. Опыты проведены в нескольких вариантах.

1. Двум бакланам скормили инвазированных циклопов в количестве 250—300 экз. (600—900 личинок *C. spiculigerum*). При этом одному баклану заданы циклопы через 21 день после их заражения личинками паразита, другому — через 35 дней. В обоих случаях личинки *S. spiculigerum* достигли своего максимального размера. Оба баклана были вскрыты через 6 дней после заражения; личинки *C. spiculigerum*, как и следовало ожидать, не были обнаружены. Данный опыт подтверждает необходимость участия в цикле двух промежуточных хозяев.

2. Двум бакланам были скормлены личинки *S. spiculigerum* от экспериментально зараженных рыб. Одному баклану было дано 50 личинок нематод от красноперки (продолжительность развития их в циклопе 14 дней, в рыбе — 16 дней). Вскрытие баклана через 6 дней показало отсутствие личинок *C. spiculigerum*. Второму баклану скормлено 70 личинок паразита от лещей, в которых они развивались 30 дней и ранее в циклопах 10 дней. При вскрытии этого баклана личинок *C. spiculigerum* также не обнаружено.

3. Двум бакланам скормили личинок нематоды от личинок стрекоз. Один баклан инвазирован 53 личинками *C. spiculigerum*, развивавшимися 15 дней в циклопах и 39 дней в личинках стрекоз.

Через 6 дней баклан был вскрыт и под слизистой оболочкой желудка его обнаружены 17 личинок *C. spiculigerum* (рис. 4). Личинки эти достигали 3,7—4,1 мм длины и 0,15—0,16 мм максимальной ширины. Кутикула нежно поперечно исчерчена. На головном конце выступает зубовидный отросток. Ротовое отверстие окружено тремя выпячиваниями — зачатками губ. Длина пищевода 0,55—0,70 мм, ширина 0,026—0,039 мм, желудочка 0,16—0,17 и 0,018—0,019 мм, желудочного отростка 0,58—0,60 и 0,065—0,069 мм, и кишечного выроста 0,30—0,35 и 0,065—0,072 мм, соответственно. Второму баклану скормлено 37 личинок *C. spiculigerum*, развивавшихся 12 дней в циклопах и 50 дней в личинках стрекоз. Баклан вскрыт через 4 дня после заражения и под слизистой желудка найдены 12 личинок нематоды, морфологически полностью напоминавших предыдущих.

Таким образом, цикл развития *C. spiculigerum* протекает с участием промежуточного (вслюпного рачка) и дополнительного (личинки стрекоз, рыбы) хозяев. В цикле развития возможно участие резервуарного хозяина — рыбы.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинин В. Б. 1949. Экспериментальные исследования над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги. — Паразитол. сб. М. — Л., 11, 126—160.
- Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семенова М. К. 1965. К изучению цикла развития *Contracaecum spiculigerum* (Ascaridata: Ancyrocephala) — нематоды водоплавающих птиц. — Матер. научн. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтологов, ч. 4. М.: 169—174.

С. Г. МЮГЕ

ВЛИЯНИЕ ПРОПИЛГАЛЛАТА НА ЭКСТРАИНТЕСТИНАЛЬНОЕ ПИЩЕВАРИЕ ФИТОГЕЛЬМИНТОВ

Было показано, что фитогельминты обладают внекишечным пищеварением, выделяя в растительную ткань ряд гидролитических ферментов (Dieker, 1955—1956; Зиновьев, 1956; Мюге, 1956). Протеолиз белка в данном случае осуществляется катепсинами, активность которых зависит от наличия в среде — растительной клетке — их активаторов. Катепсины фитогельминтов активируются донаторами водорода, причем различные виды фитогельминтов требуют определенных активаторов (глутатион, аскорбиновая кислота, цистеин и другие). Наличие в растении-хозяине специфических для паразита активаторов катепсинов в значительной степени обуславливает возможность существования гельминта в растении (Мюге, 1965). Поскольку донаторы водорода играют определенную роль в окислительно-восстановительных процессах растения, то при инвазии фитогельминтами происходит некоторая перестройка этих процессов, так как в клетку вводится новый окислительный фактор — катепсин гельминта. Обнаруживается это явление изменением активности ряда дыхательных ферментов растения, а в некоторых случаях увеличением неорганического фосфора и выделением тепла, что, наряду с повышением активности дыхания, косвенно указывает на разобщение дыхания и фосфорилирования.

Однако в растении, очевидно, включаются «аварийные» окислительные системы и последнее явление через некоторое время после инвазии исчезает.

Влияние на окислительные процессы растения, оказалось возможным ингибировать протеолитическую активность гельминтов, вызывая тем самым уменьшение их патогенного воздействия на хозяина и голодание самих паразитов (Мюге, 1964).

Это влияние может осуществляться или перестройкой окислительных процессов растения таким образом, что участвующие в них донаторы водорода не могут активизировать SH-группы катепсина нематод, так как последний к ним не адаптирован, или нормализацией вызванных гельминтами изменений в цепи окислительных процессов растения.

Для проверки первого предположения мы использовали ингибиторы некоторых цепных окислительных реакций, в частности пропилгаллат (ПГ).

В целях исследования влияния пропилгаллата на питание и ферментативную активность фитогельминтов, паразитирующих в вегетативных органах, мы опрыскивали 0,01%-ным ПГ листья папоротника, зараженного листовой нематодой *Aphelenchoides olisistis*. Внешнее проявление инвазии этой нематоды выражается в некрозе листовых пластинок, причем быстрота распространения некроза (коричневых пятен на листе) пропорциональна количеству особей нематод и их ферментативной активности.

Для опыта были выбраны листья папоротника (*Pteris*) с примерно одинаковыми очагами инвазии. Опытные листья опрыскивались 0,01%-ным раствором ПГ, а контрольные — водопроводной водой. Участки некротизированной ткани замерялись и сравнивались (см. таблицу).

Листья после опыта были пропущены через воронку Бермана. В контрольных листьях № 1 и 2 было обнаружено большое количество живых нематод, в листе № 3 было большее количество мертвых нематод и лишь единичные были слабо подвижны.

В опытных листьях живых нематод обнаружено не было. Это можно объяснить гибелью нематод от голода, так как специальными опытами установлено, что пропилгаллат в данной концентрации для червей не токсичен.

Площадь очага поражения листьев папоротника листовой нематодой (в см²)

	№ листа	День опыта								
		1	3	5	10	15	18	25	30	35
Конт-роль	1	0,23	0,30	0,36	0,64	1,2	2,4	4,0	10	Погибли
	2	0,25	0,35	0,40	0,78	1,4	2,8	4,5	12	
	3	0,30	0,35	0,45	0,66	2,0	2,6	4,3	Весь погиб	
Опыт	4	0,25	0,26	0,30	0,50	0,55	0,55	0,55	0,60	0,6
	5	0,25	0,28	0,30	0,50	0,50	0,55	0,58	0,60	0,6
	6	0,30	0,32	0,36	0,56	0,60	0,65	0,70	0,70	0,7

Наличие мертвых особей в контрольном листе объясняется тем, что к моменту взятия пробы весь лист погиб, а фитогельминты способны питаться только живой растительной тканью.

Одновременно с описанным опытом мы провели и параллельный, с поливом раствора ПГ под корень. Уменьшение инвазии в этом случае замечено не было.

В других сериях опытов показано, что обработка растений ПГ ингибирует протеолитическую активность и ряда седенгарных фитогельминтов (Мюге, 1962, 1963, 1964).

Известно, что пропилгаллат наиболее активно реагирует с ферментами, содержащими SH-группы (Агатова, Варгания, Эмануэль, 1963).

Следовательно, наряду с другими ферментами, находящимися в растительных клетках, связывался и катепсин, выделенный нематодами. Однако ингибирование протеолиза и других ферментов растительных клеток, содержащих SH-группы, приводило к усиленному синтезу последних или к активному синтезу ферментов, катализирующих реакции, аналогичные тем, которые осуществлялись ингибированными ферментами. Это связано с тенденцией клетки стабилизировать биохимическое состояние, нарушенное каким-либо эндогенным фактором (Мойед, 1964; Умбаргер, 1964; Чанс, 1964).

С другой стороны, было замечено, что протеолитическая активность извлеченных из растения фитогельминтов уменьшается со временем.

Аналогичные данные были получены В. Г. Зиновьевым (1957). Поэтому мы поставили перед собой задачу выяснить, не влияет ли ингибирование экзоферментов нематод, выделенных в растительную клетку, на темп выделения этих ферментов нематодами.

Для опыта растения свеклы, зараженные *H. schachtii*, обрабатывались пропилгаллатом. Заражение производилось личинками примерно одного

возраста. Через определенные промежутки времени нематод снимали с корней (по 50 экз. с корня) и переносили в физиологический раствор для экстрагирования ферментов. Одновременно в корешках гистохимически определялся гидролиз белка.

Активность выделенных червями протеолитических ферментов зависела от ингибирования этих ферментов в растении, что указывает на связь между активностью ферментов в среде (а следовательно, и питанием паразита) и темпом их выделения.

Таким образом, ПГ ингибирует как катепсин нематод, так и другие ферменты, содержащие SH-группы, имеющиеся в растении. Однако он различно влияет на их синтез. Стимулируя синтез клеточных ферментов, ПГ не взаимодействует с ферментативными железами паразита, снижая темп образования катепсина.

ЛИТЕРАТУРА

- Агатова А. И., Варгания Л. С., Эмануэль Н. М. 1963. Механизмы взаимодействия свободных радикалов, образующихся из ингибиторов радикальных процессов с SH-группами белков.— Докл. АН СССР, 150, № 3: 547—550.
- Зиновьев В. Г. 1956. Ферментативная активность некоторых фитогельминтов и биохимические изменения в поврежденных ими частях растений.— В сб.: «Проблемы паразитологии». Тр. II научн. конф. паразитологов УССР. Киев, стр. 292—293.
- Зиновьев В. Г. 1957. Ферментативная активность нематод-паразитов растений.— Зоол. ж., 36, вып. 4, стр. 617—620.
- Мойед Г. С. 1964. Некоторые вопросы регуляции активности ферментов конечным продуктом. В кн.: «Регуляторные механизмы клетки». Изд-во «Мир», стр. 417—428.
- Мюге С. Г. 1956. Сравнительный анализ фитонематод.— В сб.: «Проблемы паразитологии». Труды II научн. конф. паразитологов УССР. Киев, стр. 300—301.
- Мюге С. Г. 1962—1963. Влияние ингибиторов свободно-радикальных реакций на галлообразование и развитие фитогельминтов.— Helminthologia, 4: 344—349.
- Мюге С. Г. 1964. Паразитологические нематоды растений. Изд-во «Колос», 75 стр.
- Мюге С. Г. 1965. О физиологической специфичности фитогельминтов.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 16, стр. 81—92.
- Умбаргер Г. 1964. Подавление активности фермента конечным продуктом (ингибирование конечным продуктом) как механизм обратной связи.— В кн.: «Регуляторные механизмы клетки». Изд-во «Мир», стр. 390—407.
- Чанс Б. 1964. Регуляторные механизмы ферментных систем. Регуляторные механизмы клетки. Изд-во «Мир», стр. 371—389.
- Dieter A. 1955—1956. Vergleichende experimentelle Untersuchungen an zoophagen und phytophagen Nematode.— Wiss. Z. Martin-Luther-Univ., Halle-Wittenberg. Math.-Naturwiss. Reihe, 5(2) : 157—185.

А. В. ПАВЛОВ

ОСОБЕННОСТИ ПРОНИЦАЕМОСТИ КУТИКУЛЫ *ASCARIDIA GALLI* И *HETERAKIS GALLINARUM* ПО ОТНОШЕНИЮ К ЙОДУ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТА ПАЗАРИТОВ

Известно, что проницаемость — общее свойство оболочек клеток живых организмов. Проницаемость клеточных мембран не только обеспечивает поступление из окружающей среды в клетку необходимых веществ и выделение из нее продуктов внутриклеточного метаболизма, но и определяет взаимосвязь ее со средой.

У ряда беспозвоночных животных, особенно у обитающих в окисленных средах либо в тканях других организмов, свойствами проницаемости кутикулы обладают не только клетки органов, но и структуры, составляющие внешнюю покровы этих животных.

Связанное в полной мере может быть отнесено и к покровным тканям гельминтов, в том числе нематод. Благодаря свойствам проницаемости, которыми обладают покровные ткани таких организмов, как цестоды, не имеющих пищеварительной трубки, осуществляются процессы питания и защиты от переваривающего действия соков хозяина. Проницаемость покровных тканей нематод не только способствует обменным процессам, но и обеспечивает постоянство внутренней среды паразита. Постоянство внутренней среды в свою очередь определяет двигательную активность нематод, не только способствующую захвату пищи, передвижению ее по кишечнику, транспорту продуктов обмена, но и обеспечивающую локализацию нематод в организме хозяина. Следовательно, проницаемость покровных тканей нематод обеспечивает функциональную целостность организма паразита и определяет его связь с организмом хозяина.

Каковы же свойства проницаемости покровных тканей нематод? Являются ли процессы транспорта веществ через кутикулу активными и регулируемые со стороны организма паразита или кутикула нематод должна рассматриваться как физическая полупроницаемая мембрана, через которую совершается переход растворимых веществ по законам осмоса, диффузии или фильтрации? Существует ли зависимость проницаемости от физиологического состояния организма хозяина и паразита? Наблюдаются ли изменения в проницаемости покровных тканей нематод в филогенезе и онтогенезе? Эти и многие другие вопросы, связанные с функцией покровных тканей нематод, давно обращают внимание исследователей, чем и объясняется появление в печати по данной проблематике значительного количества работ (Павлов, 1964), в их числе и обобщающих (Lee, 1965). Однако многие вопросы остаются нерешенными или спорными. В частности, существуют различные трактовки особенностей проницаемости кутикулы в онтогенезе нематод. Читвуды (B. Chitwood,

M. Chitwood, 1950) отмечают, что кутикула личинок первой стадии рабдитид и стронгиллат сравнительно легко проницаема для различных красителей, но относительно непроницаема для них на более поздних стадиях развития червей. Гонзалес (Gonzales, 1940) пришел к выводу о том, что личинки трихинеллы более устойчивы к действию на них дезинфектора мертиолат (выдерживают 48-часовую экспозицию), чем взрослые (выдерживают 30-минутную экспозицию).

Вопросы проницаемости кутикулы нематод в онто- и филогенезе и послужили предметом наших исследований. Мы решили начать эти исследования с изучения особенностей проницаемости кутикулы по отношению к йоду *in vitro* на двух видах нематод — *Ascaridia galli* и *Heterakis gallinarum*, являющихся представителями различных систематических и экологических групп паразитических червей.

Для определения как связанного с белками тканей йода, так и свободного йода был избран довольно простой и относительно точный йодометрический метод Шёнигера (Schöniger, 1955). При определении количественного содержания йода в исследуемых тканях, согласно прописи, требуется не менее 9 мг сырого веса. Отсюда ясно, что для проведения наблюдений за особенностями проницаемости кутикулы на самых ранних стадиях развития паразитов требуется большое количество птиц-доноров. Поэтому было решено начать исследования на гельминтах с 15-дневного возраста. В связи с этим в эксперимент брались 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55, 60, 65 и 70-дневные (от начала заражения) экземпляры *A. galli* и *H. gallinarum*. Все птицы-доноры содержались в течение всего эксперимента в одинаковых условиях и заражались соответственно одними и теми же культурами инвазионных яиц аскаридий и гетеракисов, выращенных при комнатной температуре.

Яйца для культур собирали из конечных отделов матки гельминтов, взятых от забивавшихся на птицекомбинате кур.

Отобранные для исследования пробы гельминтов помещали в раствор йода в разведении $1 \cdot 10^{-5}$ для *A. galli* и $1 \cdot 10^{-6}$ для *H. gallinarum*. Разница в концентрации растворов для указанных видов гельминтов обусловлена тем, что раствор йода в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ для *H. gallinarum* губителен. Гельминты в растворе йода содержались в течение 30 минут, 1 часа, 24 часов. Содержанию гельминтов в растворах йода указанных выше концентраций не вызывало их гибели. Индикатором, определявшим жизнеспособность паразитов в растворах, служила двигательная активность, регистрируемая визуально. Во всех анализах обязательным был контроль. В качестве контроля для каждого эксперимента служила часть червей, не содержавшихся в растворе йода. При этом определение количества йода у контрольных гельминтов проводилось немедленно по извлечении их из кишечника хозяина. Каждое наблюдение (как экспериментальное, так и контрольное) проводилось пятикратно.

Мы не учитывали роли естественных отверстий у гельминтов (ротное, анальное, половое, выделительная пора) в проникновении йода в организм паразита. При этом мы исходили из того, что основным путем проникновения химических веществ, являющихся ядами для гельминтов, служит кутикула (Trim, 1944; Alexander a. Trim, 1946; наши данные).

Результаты количественного определения йода в тканях нематод, содержащихся в соответствующих по концентрации растворах, представлены на рис. 1 и 2, из которых видно, что имеются определенные пики увеличения или уменьшения количества йода в тканях гельминтов. На рис. 1 отчетливо намечаются три основных пика увеличения содержания йода в тканях *A. galli* независимо от времени пребывания их в соответствующей концентрации раствора. Эти пики характерны для 25, 50 и

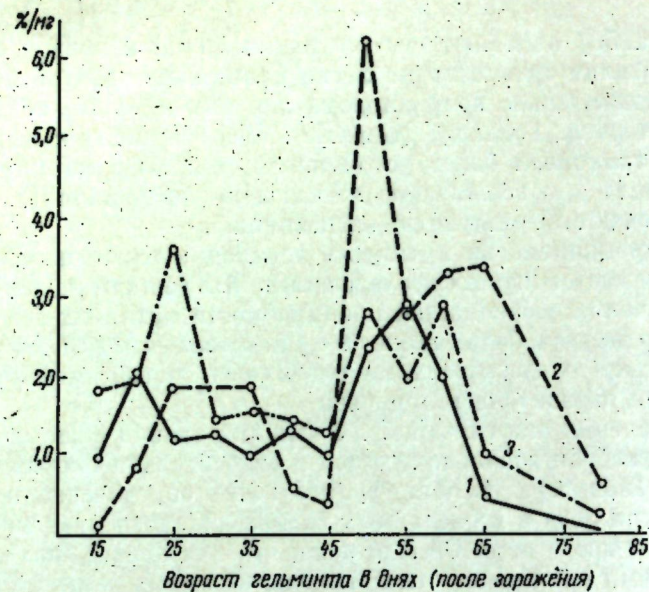


Рис. 1. Количество йода в тканях экспериментальных *A. galli*

Время выдержки гельминтов в растворе йода:
1 — 30 мин.; 2 — 24 часа; 3 — 1 час

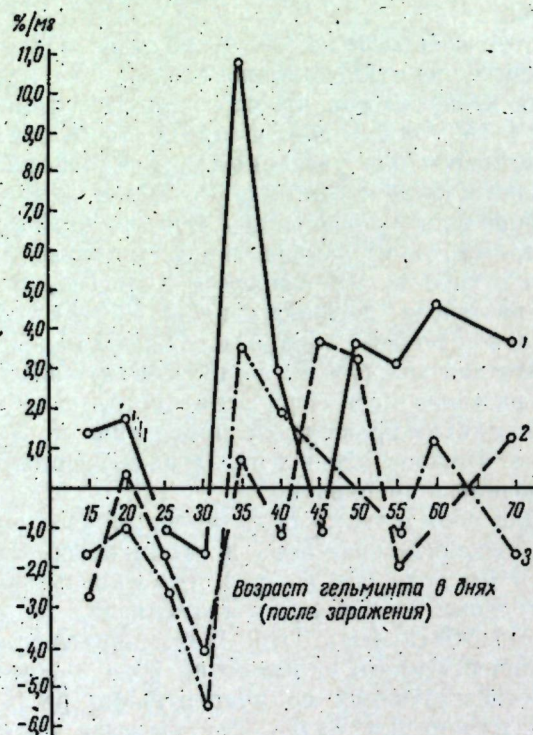


Рис. 2. Количество йода в тканях экспериментальных *H. gallinarum*

Обозначения те же, что и на рис. 1

60-дневных *A. galli*. И наоборот, у 15, 45 и 80-дневных аскаридий отмечается снижение содержания йода в тканях.

Что касается *H. gallinarum*, то как видно на рис. 2, наибольшее количество йода отмечается у 35, 45 и 60-дневных гельминтов. Наименьшее количество йода обнаружено у 15, 30, 55 и 70-дневных гетеракисов.

Анализ кривых, показывающих количественное содержание йода в тканях, говорит об определенной зависимости проницаемости кутикулы от возраста паразита по отношению к йоду. Чем же определяется такая зависимость? Почему как для аскаридий, так и для гетеракисов отмечена наибольшая устойчивость кутикулы на определенных стадиях развития паразитов и главным образом на ранних стадиях? Если рассматривать это положение с точки зрения строения кутикулы на отдельных этапах развития, например аскаридий (Богоявленский и Королева, 1965), то можно сделать следующие выводы. По данным указанных авторов, толщина кутикулы 10—15-дневных аскаридий составляет 4—6 мк и не выглядит таким мощным образованием, как у взрослых форм. Кроме того, на этой стадии развития кутикула аскаридий не имеет мембрановидного слоя. Что же касается гиподермы, то, по данным тех же авторов, у аскаридий 15—25-дневного возраста заметны клеточные границы, в то время как у взрослых гельминтов она приобретает синцитиальный характер. Такое строение кутикулы у молодых форм аскаридий, казалось бы, должно способствовать более легкому проникновению йода. Но, с другой стороны, мы видим, что гиподерма (одна из составных частей покровных тканей нематод) в этот период развития имеет клеточное строение, что говорит о ее функциональной активности.

В связи с изложенным имеются основания предполагать, что проницаемость покровных тканей аскаридий и гетеракисов обусловлена, по-видимому, тремя основными факторами — морфологическим, биохимическим и физиологическим, тесно между собой связанными.

Базируясь на этих предположениях, устойчивость покровных тканей аскаридий и гетеракисов в раннем возрасте можно, вероятно, объяснить тем, что в этот период развития завершается формирование всех основных органов паразитов, заканчивается линька. Этот период должен, по-видимому, характеризоваться наиболее интенсивными обменными процессами, которые играют существенную роль в защите паразита от неблагоприятных воздействий среды. В самом деле, можно предположить, что в период роста и развития паразита, когда, например, происходит линька, в гиподерме протекают интенсивнейшие процессы обменного порядка, играющие большую роль в формировании новой кутикулы и интенсивном росте организма в целом. Это подтверждается известным положением о том, что у кишечных форм гельминтов энергия, необходимая для выполнения различных видов физиологической работы, освобождается при аноксидативном расщеплении гликогена (Иванов, 1930), наибольшее количество которого, по данным Богоявленского и Королевой (1965), отмечается у молодых форм.

Значительное увеличение проницаемости кутикулы аскаридий на 50-й день и у 35-дневных гетеракисов мы склонны объяснить физиолого-биохимическими факторами, отличающими паразитов этих возрастов от других возрастов. В эти периоды развития у аскаридий и гетеракисов самыми активными процессами являются, вероятнее всего, процессы созревания половых клеток и формирование яиц у самок, т. е. отмечается наибольшая половая активность, требующая затраты большого количества энергии. В организме гельминтов в это время происходит, по-видимому, перераспределение энергетического баланса в сторону увеличения ее в активно функционирующей половой системе. Это приводит к изменениям

в отравлении других физиологических функций, в том числе и защитной. Но вряд ли можно представить себе, чтобы в организме усиление деятельности одних физиологических функций могло протекать долгое время за счет других, не менее важных. Безусловно, через некоторое время в организме снова восстанавливается относительное равновесие расходуемой отдельными системами энергии. Поэтому, вероятно, увеличение проницаемости кутикулы, как видно из графиков, непродолжительно и устойчивость ее постепенно восстанавливается. Все эти объяснения, конечно, проблематичны и требуют своего разрешения. Несомненным является факт зависимости проницаемости покровных тканей двух экологически и систематически различных видов гельминтов *A. galli* и *H. gallinarum* от их возраста.

В заключение отметим, что, вероятнее всего, проницаемость покровных тканей аскаридий и гетеракисов по отношению к йоду носит характер диффузии, регулируемой со стороны организма паразита.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоявленский Ю. К. и Королева Н. А. 1965. Анализ гистологического строения кожно-мышечного мешка *Ascaridia galli* в процессе онтогенеза (преимaginationальные стадии).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 15, 60—63.
- Иванов И. И. 1950. Биохимия гельминтов.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 4: 139—167.
- Павлов А. В. 1964. К вопросу о проницаемости кутикулы нематод (предварительный обзор).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 14, 136—146.
- Alexander A., Trim A. 1946. The biological activity of phenolic compounds. The effect of surface active substances upon the penetration of hexyl resorcinol into *Ascaris lumbricoides* var. *suis*.— Proc. Roy. Soc., B, 133: 220—224.
- Chitwood B., Chitwood M. 1950. In introduction to nematology. Baltimore. p. 51—52.
- Gonzales J. O. 1940. The in vitro of immune serum on the larval and adult of *Trichinella spiralis*.— J. Inf. Diseases, 67, 3: 291—300.
- Lee D. L. 1965. The physiology of nematodes. London, 154 p.
- Schöniger W. 1955. Eine mikroanalytische Schnellbestimmung von Halogenen in originalischen Substanzen.— Mikrochim. acta, H. 1: 123—129.
- Trim A. 1944. Experiments on the mode of hexyl resorcinol as an anthelmintic.— Parasitology, 35: 209—219.

Т. В. ПОКРОВСКАЯ

О НЕКОТОРЫХ ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ФИТОНЕМАТОД В ГАЛЛАХ, РИЗОСФЕРЕ И ТРУХЕ ПРИ МЕЛОЙДОГИНОЗЕ ОГУРЦОВ

Жизнь растения тесно связана с почвой, с этим своеобразным и специфичным биотопом, населенном множеством животных и растительных организмов. Среди многоклеточных беспозвоночных животных большое место занимают почвенные нематоды и фитонематоды — в зависимости от типа почвы от 92 до 99% (Эглитис, 1954).

Большинство фитонематод тяготеет к растению и поселяется в ризосфере. Поэтому почва становится посредником между растением и нематодами. Несмотря на то, что нематодофауна корневой системы растений формируется за счет нематод почвы, фауна нематод растения специфична и обусловлена своеобразием растительной ткани, как живого организма. Особенность фауны нематод корневой системы растения выражается, например, в том, что в ней преобладают девисапробионты и фитогельминты (по количеству видов и особей). Это положение верно для растений, выращиваемых в различных почвенно-климатических зонах Советского Союза (Мержеевская, 1953; Каримова, 1957; Барановская-Милова, 1961).

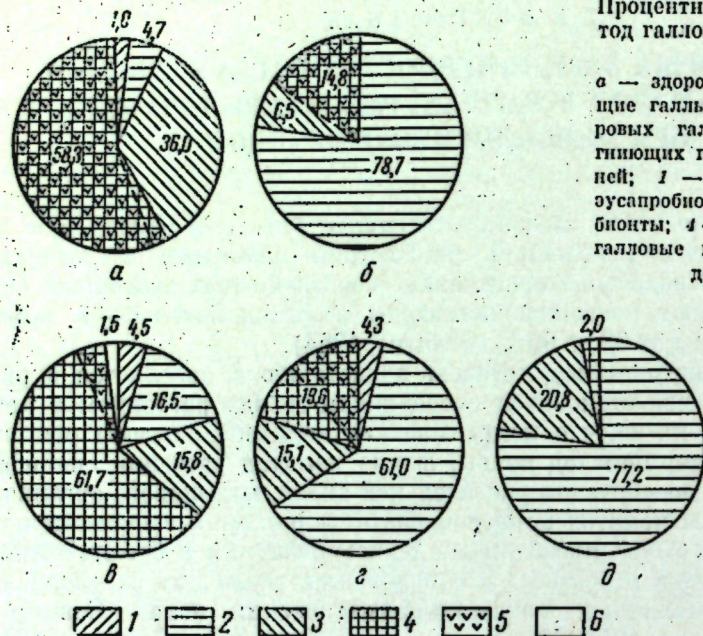
Нематодофауна больных растений имеет иную характеристику. При возникновении сапробиотических очагов в таких растениях преобладают эусапробионты.

Для обобщений по нематодофауне ризосферы требуется еще значительное количество данных. В ризосфере здоровых растений могут преобладать фитонематоды любой экологической группы: и параризобионты, и девисапробионты, и фитогельминты, и эусапробионты. Фауна нематод растения в свою очередь влияет на таковую почвы. Этому вопросу и посвящается настоящая статья, материалом которой послужило сравнительное изучение нематодофауны галлов, образующихся при мелойдогенозе огурцов, фауны нематод их ризосферы и трухи корней (труха корней представляет собой оставшиеся после гниения мягких сочных тканей «скелетные» части корня, представленные преимущественно клетчаткой). Изучение фитонематод трех указанных биотопов позволяет понять, как происходит в них распределение нематод и каковы причины миграций некоторых нематод. Кроме того, эти данные расширяют и дополняют наши представления о процессах, протекающих в галлах.

Образцы почвы и трухи корней брались нами в той же грунтовой теплице совхоза «Тепличный», где производился сбор галлов (Покровская, 1964). В лаборатории из каждого взятого образца отбиралась средняя проба (по Арипушкиной, 1961), часть которой (16,3 см³) помещали в воронки Бермана на 6 часов. Фиксировались нематоды ТАФ.

На рисунке приведена экологическая характеристика нематодофауны почвы, галлов и трухи корней. Количество особей нематод каждой экологической группы выражено в процентах к общей их численности

с целью подчеркнуть значимость той или иной экологической группы в данном биотопе. При сравнении фауны нематод здоровых галлов с фауной ризосферы этих галлов бросается в глаза высокое процентное содержание фитогельминтов в обоих биотопах (58,3 и 61,7). Эу- и девисапробионты в ризосфере составляют около трети всех нематод. Обилие в ризосфере нематод этих двух групп определяется тем, что в почве, в тех или



иных ее микроучастках, всегда протекают сапробиотические процессы. Параризобионты незначительны (4,5%), несмотря на то, что они являются почвенными формами. Очевидно, это связано с тем, что параризобионты вытесняются нематодами других экогрупп. Нематодофауна здоровых галлов характеризуется большим процентным содержанием девисапробионтов и меньшим эусапробионтов. Однако в сумме обе эти группы составляют более 40% от общей численности нематод. Небольшой процентный состав параризобионтов естествен, так как они не характерны для растительной ткани.

Фауна нематод гниющих галлов и их ризосферы иная. В обоих биотопах преобладают эусапробионты (78,7 и 61%, соответственно), которым подчинены фитонематоды остальных групп, т. е. развитие сапробиотических очагов в галлах сильно изменило нематодную характеристику указанных биотопов. Фауна нематод растения влияет на нематодофауну почвы. Развитие сапробиотических процессов в галлах вызвало в них усиленное размножение и накопление эусапробионтов. Переносчики бактерий и активные участники сапробиотического распада — эусапробионты — способствуют всплеску сапробиотических процессов в почве, окружающей галлы. С сапробиотом антагонизируют многие параризобионты и фитогельминты. В среде сапробиоза ни фитогельминты, ни параризобионты не являются конкурентами для эусапробиотических нематод.

О том, что сапробиотический процесс, развившийся в корневой системе растения, оказывает существенное влияние на состав нематод ризосферы, свидетельствуют также данные Г. И. Соловьевой (1965). На осно-

ве численности особей нематод, обнаруженных Г. И. Соловьевой в корнях капусты и в ризосфере, составлена табл. 1, отражающая распределение нематод в указанных биотопах согласно экологическому группированию по А. А. Парамонову (1962). Из таблицы видно, что в капусте, пораженной килой и капустной мухой, содержание эусапробионтов резко возрастает независимо от того, на какой почве выращивалась капуста. В ризосфере больных растений также значительно увеличивается процентный состав эусапробионтов по сравнению с ризосферой здоровых растений.

Таблица 1

Заселенность столовой капусты и ее ризосферы нематодами в зависимости от состояния растений и типа почвы (в %)

Экогруппа	Глинистая почва						Песчаная почва						Глинистая почва						Песчаная почва																																
	Растения												Ризосфера растений																																						
	пораженные						пораженные						пораженных						пораженных																																
	здоровые	килой		капустной мухой		здоровые	килой		капустной мухой		здоровых	килой		капустной мухой		здоровых	килой		капустной мухой																																
Параризобионты	1,9	2,4	1,6	3,4	0	0,1	17,4	16,7	10,4	9,5	14,3	33,0	Эусапробионты	40,0	83,9	80,9	54,7	95,5	97,4	38,8	58,9	50,3	26,5	62,4	37,2	Девисапробионты	53,0	12,1	10,5	37,3	2,7	1,6	28,9	9,8	21,3	25,6	11,2	18,8	Фитогельминты	5,1	1,6	7,0	4,6	1,8	0,9	14,9	14,6	18,0	38,4	12,1	12,0

Примечание. Данные приведены по Южной Карелии.

Полученные нами данные свидетельствуют, что фауна нематод ризосферы гниющих галлов значительно изменяется по сравнению с таковой здоровых галлов (табл. 2).

В ризосфере гниющих галлов почти в два раза увеличивается общая численность нематод, преимущественно за счет нематод семейства *Rhabditidae*. Рабдитид в ризосфере гниющих галлов больше, чем всех нематод в ризосфере здоровых галлов. Более чем в 2,5 раза увеличивается численность *Cephalobidae* и более чем в 3 раза возрастает количество *Heteroderidae* (галловых нематод). Из ризосферы гниющих галлов уходят тилеухиды (виды рода *Tylenchus*) и хоплолаимиды (виды рода *Helicotylenchus*) — ни те, ни другие не адаптированы к жизни в сапробиозе. Особенно интересно увеличение количества инвазионных личинок галловых нематод в ризосфере гниющих галлов, что доказывает высказанную А. А. Парамоновым мысль (1954, 1962) о выселении личинок мелойдогин в почву при загнивании галлов.

В гниющих галлах численность нематод возрастает за счет размножения *Panagrolaimidae* (*Micronema intermedia*), *Diplogasteridae*, *Rhabditidae* и *Heteroderidae* (*Meloidogyne incognita*) (табл. 2). При этом численность *M. intermedia* увеличивалась в 290 раз, рабдитид — в 107 раз, инвазионных личинок мелойдогин — в 2,4 раза, а общее количество нематод возросло более чем в 9 раз.

Таким образом, при сравнении гниющих галлов с их ризосферой видно, что первые значительно интенсивнее заселены нематодами. Интересно, что увеличение численности эусапробионтов в гниющих галлах

сопровождалось накоплением особей каждого семейства этой экологической группы, в то время как в ризосфере этих галлов увеличивалась численность преимущественно *Rhabditidae*. Кроме того, из среды гниющих галлов полностью исчезают параризобионты. Выявленное распределение нематод позволяет нам утверждать, что основной сапробиотический очаг сосредоточен в гниющих галлах, а не в ризосфере этих галлов, и что изменение фауны нематод ризосферы гниющих галлов в отличие от такового

Таблица 2
Влияние биотопов на численность фитонематод

Экогруппы и их состав	Ризосфера		Галлы		Труха корней
	здоровых галлов	гниющих галлов	здоровые	гниющие	
Параризобионты					
<i>Tripylidae</i>	9	13	—	—	—
<i>Dorylaimidae</i>	—	3	3	—	—
Эусапробионты					
<i>Rhabditidae</i>	18	230	12	1232	2645
<i>Diplogasteridae</i>	12	7	—	169	636
<i>Panagrolaimidae</i> (<i>Micronema intermedia</i>)	3	—	3	871	846
Девисапробионты					
<i>Plectidae</i>	10	3	3	24	264
<i>Cephalobidae</i>	21	48	111	168	847
Фитогельминты					
<i>Aphelenchoididae</i>	—	3	—	—	106
<i>Tylenchidae</i> (виды рода <i>Tylenchus</i>)	106	29	3	—	—
<i>Hoplolaimidae</i> (виды рода <i>Helicotylenchus</i>)	7	—	—	—	—
<i>Heteroderidae</i> (<i>Meloidogyna incognita</i>)	9	45	181	437	—
Неопределенные формы	3	—	—	—	—
Всего	198	381	316	2951	5344

ризосферы здоровых галлов происходит под непосредственным влиянием сапробиотических процессов, протекающих в галлах. Вместе с тем анализ нематодофауны ризосферы гниющих галлов показал, что эти участки почвы неблагоприятны для развития форм, антагонизирующих с сапробиотической средой. К этим формам относятся *Tylenchidae* (виды рода *Tylenchus*) и инвазионные личинки мелойдогин. Проведенные нами лабораторные опыты показали, что личинки мелойдогин гибнут в гниющих галлах через сутки, а в колониях сапрофитных бактерий — через 1,5 суток. Об этом же свидетельствуют данные Н. И. Суменковой (1965), в опытах которой при обогащении почвы сапробиосом (вытяжкой из навоза) личинки мелойдогин быстрее заражали огурцы, чем в контроле.

Попавшая в почву из гниющих галлов, инвазионные личинки галловых нематод снова оказываются в чуждой для них сапробиотической среде и стремятся как можно скорее покинуть ее. В таких условиях личинки должны быстро реагировать на поступающие в почву диффузаты здоровых корней. Одним из благоприятных моментов для личинок являются поливы. Вместе с поливной водой в сапробиотические очаги почвы занос-

сятся и диффузаты корней, которые активно воспринимаются личинками в условиях сапробиоса. Диффузаты дают личинкам ориентир. Нематоды, как известно, движутся против тока жидкости, поэтому личинки галловых нематод устремляются вверх, к поверхностным горизонтам почвы. Здесь они находят молодые здоровые корни растений и внедряются в них. Не случайно поэтому мелойдогиноз огурцов в условиях теплиц характеризуется тем, что заражение корневой системы, помимо распространения в горизонтальном направлении, идет от нижних горизонтов к верхним. Такое распространение мелойдогин вверх происходит на протяжении всей вегетации. Способствуют этому также периодические подсыпки огурцов почвой. После подсыпки начинают развиваться новые корни, которые привлекают нематод, и указанный цикл повторяется.

К моменту обнаружения галлов в поверхностном слое почвы галлы, находящиеся в нижних горизонтах, либо охвачены сапробиотическим распадом, либо сгнили. Поэтому появление многочисленных галлов на поверхности почвы означает, что корневая система растения практически вся заражена мелойдогинами.

К концу вегетации растения сильно истощаются и не могут образовывать дополнительную корневую систему. Галлы сгнивают. Инвазионные личинки попадают в почву, обогащенную, как уже было показано, сапробиотическими формами нематод. Неблагоприятное влияние среды усугубляется и вот почему.

После того как галлы сгниют, в почве остается труха корней, т. е. «скелетные» части корневой системы, представленные преимущественно клетчаткой, которая продолжительное время разрушается микроорганизмами почвы. Труха корней — своеобразный биотоп, населенный почти исключительно эу- и девисапробионтами (см. рисунок). На долю фитогельминтов падает лишь 2%, а параризобионты не обнаружены. Отличительная особенность трухи корней состоит также в том, что это густо заселенный биотоп с высокой плотностью популяций ряда сапробиотических нематод. Особенно многочисленны *Rhabditidae*, численность которых составляет около половины общего количества особей, обнаруженных в трухе (табл. 2). Приведенный список семейств фитонематод показывает, что труха корней — это сапробиальный биотоп.

Присутствие нематод семейства *Aphelenchoididae* не меняет характеристики трухи как сапробиотической среды (см. рисунок). *Aphelenchoididae* могут существовать в этой среде как миксохилофаги и хищники (например, представители рода *Seinura*).

Как уже было указано, нематодофауна гниющих галлов оказывает значительное влияние на фауну нематод ризосферы, резко повышая при этом роль эусапробионтов. Несомненно, что и фауна нематод трухи оказывает подобное же действие на нематодофауну почвы. Таким образом, в поверхностных слоях почвы сохраняется длительно существующий сапробиотический очаг (с момента загнивания галлов до полной минерализации растительных остатков). Вегетация закончена, поливы прекращены. Верхний горизонт почвы иссушается, растительный покров отсутствует. Личинки галловых нематод в поисках более благоприятных условий устремляются в нижние горизонты почвы, где больше влаги, где меньше сапробиоса, а на следующий год, после высадки огуречной рассады, снова устремляются вверх, заражая молодые растения. В связи с этим не случайно первичное заражение растений в следующую ротацию происходит в нижних слоях почвы, а затем в ходе болезни перемещается в верхние.

Анализ нематодофауны галлов, их ризосферы и трухи корней показывает, что основными стимулами в процессах миграции личинок явля-

ются диффузаты здоровых корней и сапробиотические очаги: первые привлекают, а последние отталкивают инвазионных личинок галловых нематод.

Сапробиотические процессы оказывают большое влияние на распределение нематод в корневой системе растения и в ризосфере. Они служат причиной миграции в первую очередь фитонематод тех групп, которые антогонизируют с сапробиотом и не адаптированы к жизни в его условиях. К таким формам принадлежат многие параризобионты и фитогельминты, особенно те из них, которые приспособлены к питанию живой растительной тканью. В нашем материале — это галловые нематоды, виды рода *Tylenchus*, параризобионты.

Развитие сапробиотических процессов в галлах заставляет личинок мелойдогин выселяться в почву, а обилие сапробиоты в почве стимулирует личинок к дальнейшей миграции: они либо внедряются в молодые корни (при наличии кормового растения), либо отыскивают более подходящие участки почвы, характеризующиеся меньшим развитием сапробиотических процессов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аринушкина Е. В. 1961. Руководство по химическому анализу почв. Изд-во МГУ, 95 стр.
- Барановская-Милова Н. А. 1961. Факторы, влияющие на численность нематод культурных злаков, в полевых условиях. В сб. «Вопросы фитогельминтологии». Изд-во АН СССР, стр. 17—31.
- Каримова С. М. 1957. Нематоды сельскохозяйственных культур левобережья низовья Аму-Дары. В сб. «Паразитические круглые черви — нематоды с/х культур Узбекистана». Ташкент, стр. 135—258.
- Мержеевская О. И. 1953. Нематоды главных полевых культур БССР. Минск, 191 стр.
- Парамонов А. А. 1954. Специфичность фитогельминтов и ее значение в сельскохозяйственной практике. — Зоол. ж. 33, вып. 5; 1002—1024.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. I. Изд-во АН СССР, 479 стр.
- Покровская Т. В. 1964. Сукцессия фитонематод различных экологических групп в процессе мелойдогнотоза. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 14, стр. 154—162.
- Соловьева Г. И. 1965. Сравнительно-экологический анализ нематодофауны капуст и сопровождающих сорных растений (в условиях Карельской АССР). Канд. дисс. М.
- Суменкова Н. И. 1965. Влияние шампиньонных грунтов на почвенную нематодофауну теплиц. — В сб.: Проблемы биологии и экологии гельминтов растений. — Труды Гельминтол. лаб. АН СССР, 16, 147—152.
- Эглитис В. К. 1954. Фауна почв Латвийской ССР. Рига, 262 стр.

Н. В. ПУЛЯЕВСКАЯ

О ГИСТОЛОГИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ ГЕНИТАЛЬНЫХ ОРГАНОВ САМКИ *SYNGAMUS SKRJABINOMORPHA* RYJKOV, 1948

В работе приводятся данные о строении генитальных органов самок *S. skrjabinomorpha* (*Strongylata*) по сравнению с соответствующими структурами яйцекладущих самок аскаридат (Пуляевская и Балагина, 1965).

Сведений о гистологическом строении стенок половых трубок *S. skrjabinomorpha* нами в литературе не обнаружено.

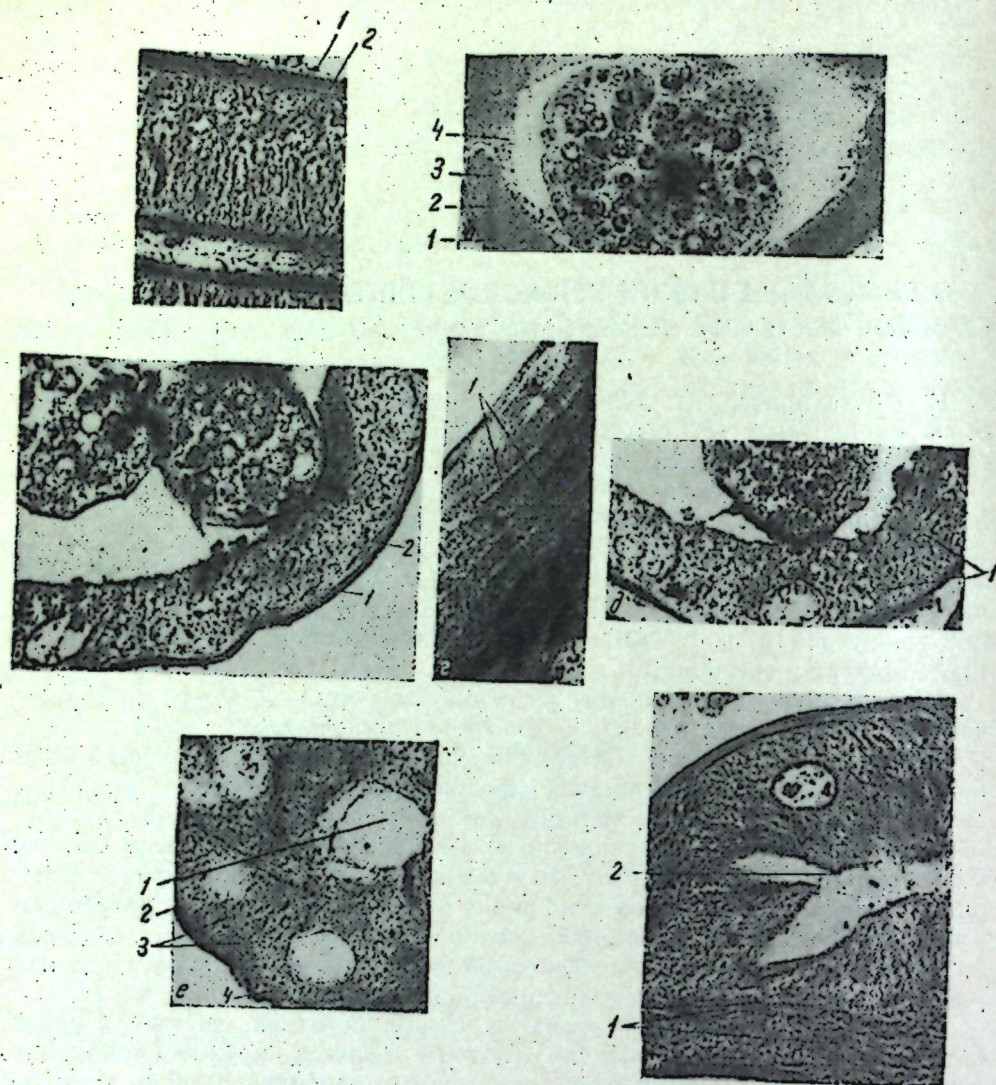
Половозрелых самок *S. skrjabinomorpha* фиксировали жидкостью Ценкера, жидкостью Буэна и 10%-ным формалином. Поперечные, продольные и наклонные парафиновые срезы толщиной 5—7 мк окрашивались гемалаун-эозином, железным гематоксилином по Гейденгайну, трехцветным Маллори и орсеином.

Проведенные исследования выявили следующую картину гистологического строения генитальных органов *S. skrjabinomorpha*.

Яичники. Яичники обладают хорошо выраженной наружной мембраной (около 0,8 мк толщиной) (см. рисунок, а). Внутри от мембраны расположен очень тонкий мышечный слой (0,5 мк), заметный на большинстве препаратов и красящийся по Маллори в розовый цвет. Он как бы состоит из мелких прерывистых волокон. У изученных ранее аскаридат мышечных элементов в яичнике мы не наблюдали. За указанным слоем следует мелкозернистый эпителиальный сплоснутый (толщиной 1,2 мк), содержащий редкие ядра с продольной осью в 1,8 мк, тогда как у аскаридат эпителий носит отчетливый клеточный характер.

Яйцеводы. Яйцеводы являются самой короткой частью половой трубки. Стенка их (6 на рисунке) снаружи покрыта наружной мембраной (около 0,8 мк толщиной), к которой примыкает очень тонкий слой, вероятно мышечный, однако отдельные волокна в нем плохо различимы. Далее следует плотный мелкозернистый сплоснутый эпителий (примерно 5 мк толщиной), в котором наблюдаются сильно вытянутые по продольной оси (около 12,5 мк) ядра, заполненные хроматином. Внутри от эпителия расположен еще один, самый внутренний, неясной структуры слой, толщиной 2,5 мк, названный нами «прозрачным». На продольном срезе в месте расширения яйцевода при переходе его в матку эпителиальный слой содержит округлые ядра (продольная ось 7,5 мк, поперечная 6 мк) с хорошо заметным ядрышком в центре. «Прозрачный» слой окрашивается по Маллори в бледно-розовый цвет. У аскаридат же мышечный слой стенки яйцевода более мощный и четкий, «прозрачного» слоя не наблюдалось.

Матка. Наружная мембрана матки несколько толще, чем в яйцеводах и яичниках (около 1,7 мк толщиной), под ней расположены продольные мышечные волокна, которые на поперечном срезе (в на рисунке) неясно выражены, тогда как на продольном срезе (г на рисунке) видны отчетливо (толщина волокон 2,5—3,6 мк). В матке аскаридат нами



Строение стенок различных отделов половой трубки *S. skrjabinomorpha*
 а — стенка яичника (продольный срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — наружная мембрана, 2 — мышечный слой; б — стенка яйцевода (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — наружная мембрана, 2 — мышечный слой, 3 — синцитиальный эпителий, 4 — «прозрачный» слой, с — стенка матки (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — наружная мембрана, 2 — мышечный слой; е — стенка матки (продольный срез, Ценкер, Гемалаун-везин, 900 ×): 1 — продольные мышечные волокна; д — стенка матки (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — эпителиальные клетки; е — стенка вагины (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — просвет вагины, 2 — наружная мембрана, 3 — эпителиальные клетки с ядрами, 4 — мышечный слой; ж — стенка вагины (косой срез, Ценкер, Маллори, 900 ×): 1 — мышечный слой, 2 — внутренняя кутикулярная выстилка

отмечалось два типа мышечных волокон: поперечные и продольные. К мышечному слою *S. skrjabinomorpha* примыкает слой эпителиальных клеток (д на рисунке) с отчетливыми границами. Эти клетки значительно уплощены (ширина 50 мк, высота 7,5 мк) и содержат одно крупное ядро (продольная ось 10 мк, поперечная — 5 мк) бедное хроматином. В отличие от них эпителиальные клетки стенки матки у аскаридат сильно вытянуты в длину, глубоко вдаются в просвет трубки. Дистальные концы

маток *S. skrjabinomorpha* перед слиянием в вагину резко сужаются. Стенки здесь утолщаются, эпителиальные клетки более высокие (12,5 мк), содержат 1—2 крупных округлых ядра (диаметром 7,5—10 мк) с хроматином, преобладающим по периферии ядра.

Вагина. Наружная мембрана и мышечный слой вагины на поперечном срезе очень тонкие (около 1,75 мк). Эпителиальные клетки крупные (высота до 22,5 мк), неправильной формы, расширенные у основания (ширина около 20 мк). Каждая клетка содержит одно крупное ядро (продольная ось 7,5 мк) с одним ядрышком. Мелкие глыбки хроматина расположены тонким слоем по периферии ядра (е на рисунке). Поверхность клеток, обращенная в просвет, граничит с внутренней кутикулярной выстилкой, окрашивающейся, по Маллори, в синий цвет. На косых срезах четко видны мышечные волокна (ж на рисунке). Мускулатура вагины аскаридат гораздо более мощная, чем у *S. skrjabinomorpha*, мышечный слой содержит продольные и поперечные волокна с хорошо заметными ядрами. Стенка вагины *S. skrjabinomorpha* достигает в целом большей толщины (2,5 мк), чем другие отделы полового тракта этого гельминта.

На основании полученных нами данных и сравнения их с соответствующими данными по аскаридатам мы пришли к следующим выводам:

1. Каждый отдел половой трубки изучаемого представителя строигилит содержит три основных структурных компонента: наружную мембрану, мышечные волокна и эпителиальный слой.

2. Микроморфологическое строение стенок полового тракта *S. skrjabinomorpha* по сравнению с соответствующими структурами аскаридат имеет следующие отличия:

стенка яичника *S. skrjabinomorpha*, как предполагается, содержит мышечные волокна, а ее эпителий не имеет клеточных границ, в то время как в яичнике аскаридат мышечные волокна отсутствуют, а эпителий имеет клеточное строение;

в стенке яйцевода отмечается «прозрачный» слой, который отсутствует у аскаридат;

стенка матки *S. skrjabinomorpha* содержит только продольные мышечные волокна. Помимо этого, она заметно отличается от стенки матки аскаридат формой эпителиальных клеток;

вагина *S. skrjabinomorpha* обладает гораздо менее мощной мускулатурой, чем вагина аскаридат.

ЛИТЕРАТУРА

Пуляевская Н. В., Балагина Г. М. 1965. Сравнительно-гистологическое и гистохимическое исследование половых трубок некоторых нематод подотряда *Ascaridata*. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 15: 120—126.

Д. П. РАЙШИТЕ

РАЗВИТИЕ ТРЕМАТОДЫ *APATEMON GRACILIS*
(RUD., 1819) SZIDAT, 1928 (*STRIGEIDAE*)
В ДЕФИНИТИВНОМ ХОЗЯИНЕ

Жизненный цикл *A. gracilis* в настоящее время изучен недостаточно. В литературе приводятся разрозненные, часто противоречивые данные об отдельных звеньях биологического цикла этой трематоды, которые не дают полного представления об особенностях ее биологии. Начальная часть цикла от яйца до стадии церкарии ранее не изучалась.

Ряд авторов (Судариков, 1959; Dubois et Rausch, 1950; Dubois, 1953) считает *A. gracilis* полиморфным видом, распадающимся на подвиды, расы, географические вариации. В дельте Волги доминирующей формой у утиных птиц является подвид *A. g. minor* (Yamaguti, 1933; Dubois, 1953). Все встреченные нами в естественных условиях церкарии и метацеркарии принадлежали к этому подвиду. Приведенные в настоящей работе сведения касаются *A. g. minor*.

При изучении развития *A. g. minor* в организме дефинитивного хозяина было обращено внимание на определение возрастных морфологических изменений, сроков достижения половой зрелости, приживаемости и локализации (нормальной и возрастной).

Для решения этих вопросов экспериментально было заражено 49 домашних уток в возрасте от 3 до 85 суток. Заражение проводилось метацеркариями от естественно и экспериментально зараженных пиявок *Herpobdella octoculata* (сем. *Herpobdellidae*).

Количество метацеркариев в пиявках подсчитывалось при компрессовании их под бинокулярным микроскопом. Метацеркариев скармливали утятам вместе с тканью пиявок. С третьего дня от момента заражения птиц подвергали ежедневному трехкратному гельминтооскопическому обследованию. Вскрытия уток проводились в разные сроки, начиная с 6 часов от момента заражения.

При вскрытии птиц для установления более точной локализации трематод в кишечнике уток их желудочно-кишечный тракт расчленился на отделы: пищевод, железистый желудок, мышечный желудок, две равные части дуоденума (D_1 и D_2), четыре равные части следующих за дуоденумом тонких кишок (T_1 , T_2 , T_3 и T_4), слепые отростки, толстая кишка и клоака. Изучение морфологии развивающихся трематод проводилось на живых экземплярах и по постоянным препаратам. Ниже приведены данные измерения органов (лимиты, в скобках — средние величины), сделанные по 25 экземплярам каждого возраста (за исключением трематод в возрасте 29 суток, где данные измерения получены от 8 экз.) (табл. 1). Трематоды фиксировались 70%-ным этиловым спиртом и красились уксуснокислым кармином. В качестве просветляющей среды применялся диметилфталат (по Сударикову, 1965).

Таблица 1

Возрастные изменения размеров тела и отдельных органов *A. g. minor* (в мм)

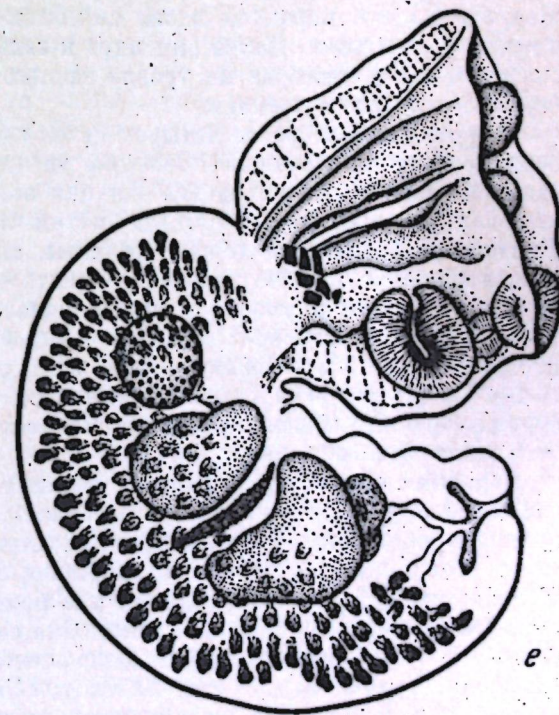
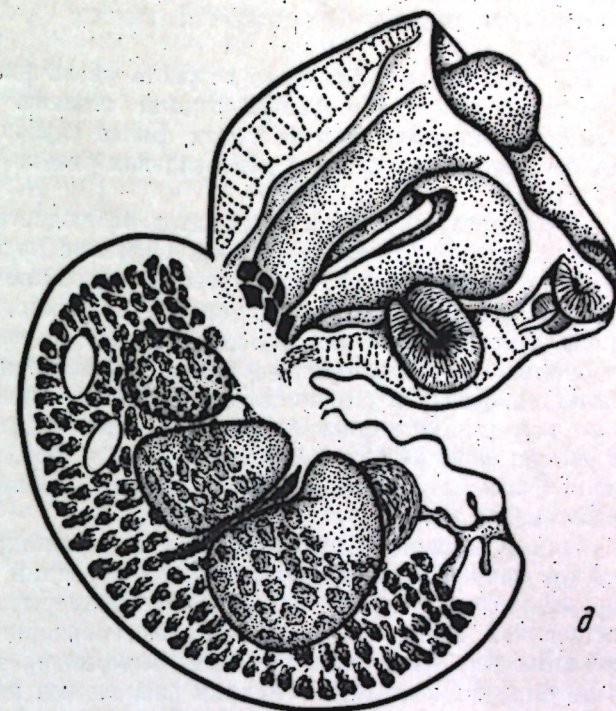
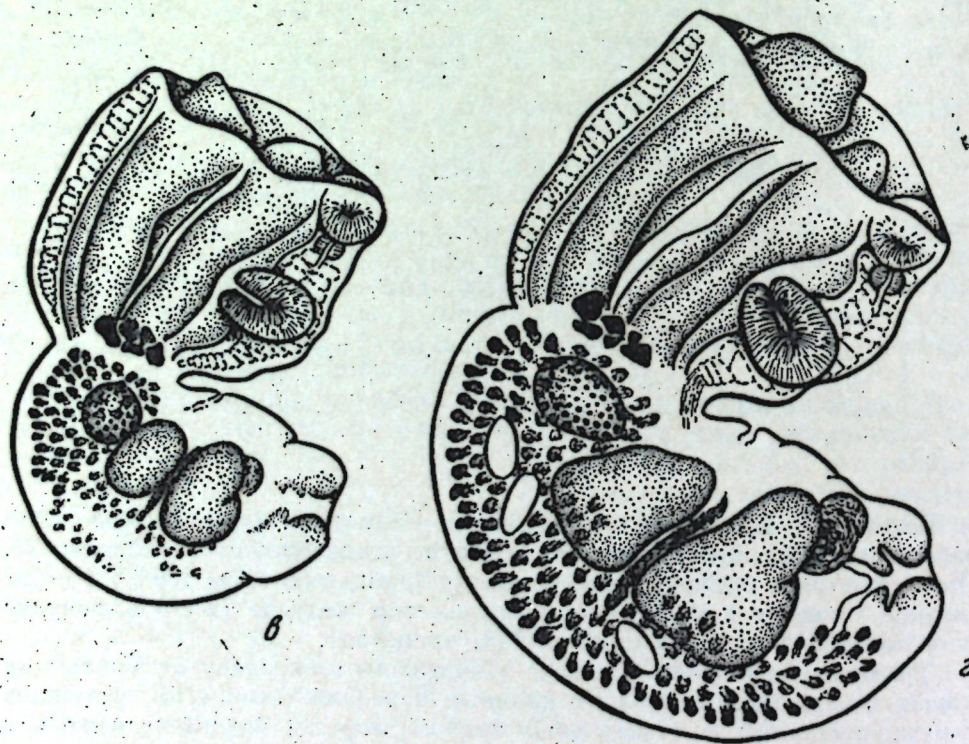
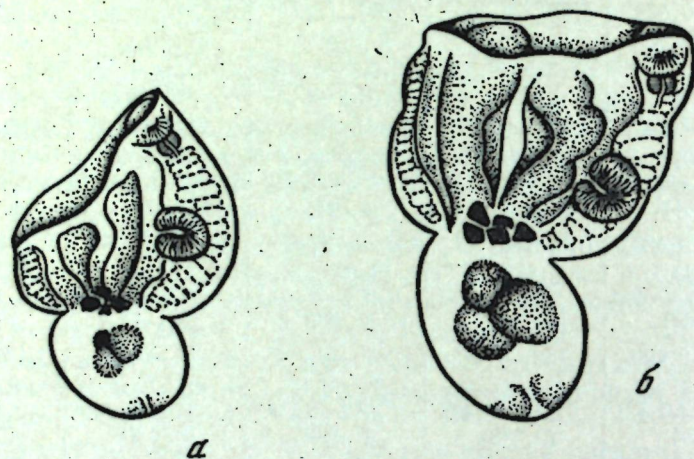
Возраст (в сут- ках)	Передний сегмент	Задний сегмент	Яичник	Передний семенник	Задний семенник
1	0,204—0,264 (0,250) × ×0,162—0,226 (0,204)	0,074—0,113 (0,098) × ×0,097—0,194 (0,130)	—	—	—
2	0,204—0,356 (0,273) × ×0,222—0,347 (0,307)	0,143—0,243 (0,188) × ×0,145—0,240 (0,190)	—	—	—
3	0,324—0,429 (0,389) × ×0,324—0,388 (0,364)	0,264—0,398 (0,363) × ×0,245—0,324 (0,279)	0,024—0,040 (0,028) × ×0,024—0,032 (0,030)	0,032—0,056 (0,040) × ×0,048—0,064 (0,048)	0,040—0,081 (0,045) × ×0,040—0,089 (0,072)
4	0,306—0,490 (0,400) × ×0,321—0,421 (0,364)	0,429—0,688 (0,560) × ×0,286—0,409 (0,367)	0,034—0,097 (0,090) × ×0,064—0,039 (0,081)	0,102—0,133 (0,122) × ×0,122—0,145 (0,133)	0,129—0,184 (0,156) × ×0,145—0,172 (0,164)
5	0,324—0,490 (0,411) × ×0,327—0,421 (0,364)	0,593—0,777 (0,680) × ×0,327—0,409 (0,388)	0,080—0,097 (0,093) × ×0,064—0,102 (0,039)	0,102—0,133 (0,122) × ×0,113—0,145 (0,137)	0,137—0,162 (0,156) × ×0,145—0,190 (0,180)
12	0,347—0,490 (0,413) × ×0,324—0,421 (0,364)	0,445—0,785 (0,682) × ×0,347—0,405 (0,388)	0,030—0,097 (0,089) × ×0,072—0,097 (0,089)	0,102—0,133 (0,122) × ×0,113—0,145 (0,133)	0,137—0,162 (0,147) × ×0,145—0,182 (0,170)
18	0,324—0,445 (0,398) × ×0,298—0,388 (0,366)	0,564—0,777 (0,680) × ×0,309—0,388 (0,364)	0,072—0,097 (0,089) × ×0,072—0,097 (0,089)	0,113—0,133 (0,122) × ×0,113—0,139 (0,132)	0,133—0,170 (0,145) × ×0,164—0,170 (0,166)
21	0,347—0,455 (0,398) × ×0,324—0,388 (0,364)	0,564—0,777 (0,686) × ×0,309—0,405 (0,347)	0,072—0,089 (0,081) × ×0,072—0,097 (0,039)	0,113—0,133 (0,122) × ×0,122—0,145 (0,133)	0,122—0,164 (0,133) × ×0,156—0,181 (0,170)
25	0,288—0,437 (0,380) × ×0,245—0,388 (0,345)	0,584—0,731 (0,676) × ×0,309—0,364 (0,327)	0,048—0,031 (0,072) × ×0,056—0,039 (0,031)	0,089—0,113 (0,102) × ×0,102—0,133 (0,109)	0,102—0,137 (0,122) × ×0,122—0,156 (0,145)
29	0,256—0,347 (0,315) × ×0,288—0,384 (0,358)	0,576—0,742 (0,681) × ×0,301—0,364 (0,320)	0,056—0,031 (0,070) × ×0,056—0,031 (0,070)	0,081—0,133 (0,098) × ×0,089—0,113 (0,102)	0,098—0,133 (0,118) × ×0,113—0,148 (0,132)

Возрастные изменения (см. рисунок). Трематоды через 6 часов после заражения дефинитивных хозяев почти не отличались от метацеркариев. Из общего числа обнаруженных трематод (принимаются за 100%) 8% были еще в цистах и находились в железистом желудке (всего в желудке встречено 25% и в кишечнике — 75% трематод).

Трематоды в возрасте 12 часов обнаружены в переднем отделе тонких кишок, имели несколько более длинный передний сегмент по сравнению с метацеркариями. Головная чаша широко открыта. Задний сегмент, как и у метацеркария, несколько изогнут на дорзальную сторону. В желези-

стом желудке находилось 8,1% трематод, которые были без цист и морфологически не отличались от метацеркариев.

Трематоды в возрасте одних суток имели вытянутое тело, четко разделенное сужением на передний и задний сегменты. Передний сегмент с широко открытым отверстием головной чаши. Вентральная стенка чаши короче дорзальной. Орган Брандеса хорошо развит. Железы органа образуют скопление чаще всего овальной, реже подковообразной формы; расположены в толще дна головной чаши. Ротовая присоска субтерминальная, размером $0,064 \times 0,072$ мм. Она мускулистая, шаровидной формы, расположена на краю головной чаши. Фаринкс шаровидный, реже овальный, размером $0,024 \times 0,024$ мм. Пищевод приблизительно такой же длины, как и фаринкс. Брюшная присоска ($0,072$ мм) по размерам близка ротовой. Она находится у основания лопастей органа Брандеса. Задний



Apatemon gracilis minor
из кишечника уток

Возраст гельминта: а — 1
сутки; б — 2 суток; в —
3 суток; г — 4 суток; д —
5 суток; е — 29 суток
(оригинал)

сегмент короткий, изгибается на дорзальную сторону, сужен каудально и тупо закруглен. Сразу за межсегментарным сужением находятся зачатки гонад.

У трематод двухсуточного возраста увеличивается общая длина тела, особенно сильно развивается задний сегмент. Большую часть заднего сегмента занимают зачатки гонад. Более глубокой становится вентральная впадина. Вентральная и дорзальная стенки головной чаши одинаковой длины.

В возрасте трех суток у трематод наблюдается сильное развитие заднего сегмента и органа Брандеса. Строение органа Брандеса полностью соответствует V типу его строения, описанному В. Е. Судариковым (1959). Вентральная лопасть органа приблизительно равномерной толщины. Дорзальная лопасть более мощная, имеет несколько утолщенное основание, далее толщина ее уменьшается, но на вершине немного расширяется. Лопасты заполняют собой вентральную впадину и часто выступают над краями головной чаши. Брюшная присоска поперечноовальная, ее размер $0,090 \times 0,122$ мм, ротовой $0,080 \times 0,089$ мм; при дальнейшем развитии размеры последней почти не изменяются. Фаринкс размером $0,028 \times 0,028$ мм.

Задний сегмент конусовидный, реже цилиндрической формы. Он достигает почти такой же длины, как и передний, и сильно изгибается на дорзальную сторону. Увеличиваются размеры гонад. Круглый яичник расположен непосредственно за межсегментарным сужением. Передний семенник цельнокрайний, круглый, реже поперечно вытянутый, находится за яичником. Задний семенник расположен непосредственно за передним. Он чаще всего цельнокрайний, вытянутый в поперечном направлении, но крупнее переднего. Фолликулы желточных желез в большинстве сосредоточены в передней части сегмента между межсегментарным сужением и яичником. Далее они идут к заднему концу тела в виде узкой полосы и заканчиваются на уровне заднего семенника. Область полового атриума отделена сужением.

У трематод в возрасте четырех суток задний сегмент цилиндрической формы, изогнут дорзально. Заметно увеличены в размерах семенники. Задний семенник почковидный. Яичник поперечно овальный. У 60% исследованных трематод в петлях матки встречались единичные яйца. Желточные фолликулы хорошо развиты, широкой полосой они проходят по вентральной стороне заднего сегмента до его конца. На 4-е сутки с момента заражения вместе с вполне половозрелыми встречаются трематоды на стадии развития, соответствующей 2 и 3 дням. Такие трематоды составляли 15% от общего числа исследованных.

На 5-е сутки трематоды отличаются от четырехдневных лишь длиной заднего сегмента, более крупными семенниками и более мощным развитием желточников.

Передний сегмент чашевидный, пригнут к дорзальной стенке заднего сегмента, вентральная впадина глубокая. Вентральная лопасть органа Брандеса равномерной толщины. Дорзальная лопасть развита мощнее, имеет утолщенное основание, на вершине лопасть несколько расширена. Железистая часть органа овальной или подковообразной формы, расположена на дне впадины под лопастями. Она состоит из 5—7 долек овальной формы. Ротовая присоска расположена субтерминально, на краю головной чаши. Брюшная присоска ($0,133 \times 0,145$ мм) лежит в головной чаше на дорзальной ее стенке: она крупнее ротовой. Фаринкс овальный, реже шаровидный ($0,032 \times 0,024$ мм), расположен непосредственно позади ротовой присоски. Пищевод короткий.

Задний сегмент цилиндрический, сильно изогнут в дорзальную сторону. В передней трети сегмента расположен поперечноовальной формы

яичник. Передний семенник находится на небольшом расстоянии от яичника, цельнокрайний, поперечно вытянутый, реже круглый. Задний семенник находится сразу за передним, он слегка лопастной, реже почковидной формы. Фолликулы желточных желез хорошо развиты, расположены вентрально по всей длине заднего сегмента до его конца. Желточный резервуар поперечно вытянутый, лежит между семенниками. Лауреров канал открывается на дорзальную сторону на уровне переднего края переднего семенника. Семенной пузырек находится на уровне заднего края заднего семенника ближе к дорзальной стороне. Петли матки поднимаются до уровня переднего края яичника, затем спускаются по вентральной стороне сегмента вниз и в заднем конце сегмента сливаются с семяизвергательным каналом, образуя гермафродитный канал. Гермафродитный канал короткий, открывается в половой атриум на вершине половой папиллы. Половая папилла хорошо развита. Объем полового атриума небольшой. Половое отверстие располагается терминально. Экскреторная пора открывается вентрально от полового отверстия.

Наряду с полностью развившимися маритами встречаются особи, по развитию соответствующие 3-дневному возрасту.

У трематод в возрасте от 6 до 21 суток существенных различий не наблюдается ни в строении, ни в размерах отдельных органов.

В возрасте от 21 до 25 суток у трематод наблюдаются первые признаки старения: несколько уменьшаются длина переднего сегмента, размеры семенников и яичника.

У 25-дневных особей довольно сильно уменьшаются размеры переднего сегмента и семенников. Уменьшается также ширина заднего сегмента, он еще больше изгибается на дорзальную сторону.

Трематоды в возрасте 29 суток имеют более короткие стенки головной чаши, чем 25-суточные. Мускулатура чаши становится дряблой, ее стенки теряют тонус, уменьшается расстояние между ротовой и брюшной присоской, размеры их также несколько уменьшаются: ротовой до $0,080 \times 0,081$ мм, брюшной — до $0,122 \times 0,140$ мм. Фаринкс размером $0,032 \times 0,032$ мм. Головная чаша широко открыта. Семенники сохраняются в размерах, яичник становится шаровидным. Желточные фолликулы мелкие, задний сегмент еще больше изгибается, его ширина уменьшается. В петлях матки заметны лишь единичные яйца.

Живые зрелые экземпляры *A. g. minor* очень подвижны. Они непрерывно сокращают и вытягивают тело (передний сегмент подвижнее заднего). При сокращении передний сегмент касается иногда заднего. Задний сегмент сильно изгибается на дорзальную сторону, становится шире и принимает почти шаровидную форму. При вытягивании тела передний сегмент по отношению к заднему располагается под острым или прямым углом, и никогда не располагается под тупым углом. Лопасты органа Брандеса способны далеко выдвигаться над краями головной чаши. Когда лопасты вытягиваются, вентральная лопасть принимает языковидную форму и огибает дорзальную лопасть, при этом щель между лопастями уменьшается. При сокращении тела половая (генитальная) папилла выступает из отверстия полового атриума.

Трематоды в возрасте 6, 9 и 10 суток при повторном заражении уток (заражение проводилось спустя 12 суток после прекращения выделения яиц от первого заражения) своей морфологией не отличались от трематод того же возраста при первом заражении.

Достижение половозрелости и общая продолжительность жизни. Данные, полученные в опытах по заражению домашних уток, показывают, что половозрелости трематоды достигают, в зависимости от возраста хозяина, на 4—6-е сутки. У трематод, развившихся в молодых утках, появ-

ление яиц в фекалиях отмечается через 92—102 часа после заражения, у уток старших возрастов (45- и 85-суточных) — через 116—140 часов. Развитие трематод в кишечнике уток идет неравномерно. Как уже упоминалось, у молодых уток на 4-е сутки развития с момента заражения около 15% трематод находится на стадии развития, соответствующей 2 и 3 дням. На 5-е сутки встречается около 10% экземпляров на стадии развития, соответствующей 3-дневному возрасту. У уток старших возрастов встречаются трематоды, не достигающие половозрелости на 8—9-е и даже на 10-е сутки. Таким образом, половозрелость трематоды *A. g. minor* в организме молодых уток наступает на 7-е сутки, а в организме взрослых — на 9—11-е сутки с момента заражения.

Продолжительность жизни трематод в молодых утках равна 37—41 суткам, во взрослых 29—35 суткам.

При повторном заражении (через 12 суток с момента прекращения выделения яиц трематодами первого заражения) первые яйца трематод попадают в фекалиях на 5—6-е сутки (через 130—144 часа после заражения). Продолжительность жизни таких трематод составляла 19—28 суток.

Приживаемость. Знание особенностей приживаемости трематод в организме definitivoного хозяина и факторов, влияющих на нее, представляет большой интерес при изучении эпизоотологии гельминтоза. Термином «приживаемость» мы пользуемся условно, поскольку он не полностью отражает изучаемое явление. Расчет приживаемости мы ведем по количеству экземпляров трематод, обнаруженных при вскрытии по сравнению с количеством заданных метацеркариев. Такой расчет показывает приживаемость на момент вскрытия экспериментальной птицы. Это обстоятельство принимается нами во внимание при расчетах и выводах.

Вычисление процента приживаемости при первом заражении дается нами по итогам 32 вскрытий уток разных возрастов, зараженных различным количеством метацеркариев и вскрытых в разные сроки после заражения. Наши наблюдения показывают, что приживаемость зависит от возраста хозяина. Например, у молодых уток, зараженных в возрасте 15—30 суток, при вскрытии на 2—8-е сутки после заражения приживаемость равнялась 47,5—77%. В то же время у взрослых птиц, зараженных в возрасте 80—85 суток и вскрытых в те же сроки, она составляла лишь 18,5—35%. Процент приживаемости трематоды *A. g. minor* в возрасте 1—2 суток составлял 73, в возрасте 4—6 суток — 67, в возрасте 10—20 суток — 51 (табл. 2).

У молодых уток, которым было скормлено 39—50 метацеркариев *A. g. minor*, при вскрытии на 10—11-е сутки приживаемость составляла 59—66%, а при скормлении 200—800 метацеркариев — 42—62,2%, т. е. мы не наблюдали прямой зависимости между процентом приживаемости и количеством заданных метацеркариев.

При повторных заражениях уток через 5, 10 и 12 суток с момента первого заражения приживаемость была равна приживаемости при первом заражении. При заражении спустя 20 суток с момента первого заражения процент приживаемости падает. Например, при повторном заражении утки спустя 20 суток с момента ее первого заражения (задано 50 метацеркариев) и вскрытой на 22-е сутки с момента первого заражения, приживаемость от второго заражения равнялась 58% (при первом заражении на 2-е сутки она равна 65—78%). В другом аналогичном опыте (задано 200 метацеркариев) приживаемость от второго заражения равнялась 50,5%. При повторных заражениях, спустя 12 суток с момента прекращения выделения яиц трематодами первого заражения, приживаемость резко падает. В наших опытах 3 утки были повторно заражены 200 метацеркариями каждая. При вскрытии на 6, 9 и 10-е сутки с момен-

Таблица 2

Возрастная локализация и приживаемость трематоды *A. g. minor* в кишечнике домашних уток

Возраст трематод, сутки	Число уток в опыте	Скормлено метацеркариев	Локализация							Обнаружено трематод	% приживаемости
			желудок	D ₁	D ₂	T ₁	T ₂	T ₃	T ₄		
До 1	2	100	14/17	27/33	31/37,6	9/11	1/1,2	—/—	—/—	82/100	82
1—2	4	407	20/7	20/7	56/19	97/32,5	65/21,6	31/10,3	17/5,6	299/100	73,2
2—4	3	304	7/3,5	7/3,5	59/29	91/40,5	42/21	11/5,5	1/0,5	211/100	69
4—6	5	402	6/2,2	6/2,2	86/32	166/61,5	9/3,3	—/—	2/0,7	270/100	67
6—8	3	195	3/2,4	3/2,4	21/17	91/74	6/5	1/0,8	—/—	123/100	63
8—10	4	501	—/—	—/—	42/16,3	190/74	23/9	—/—	—/—	257/100	51,5
10—20	5	1439	16/2,2	16/2,2	150/20,5	380/51	145/20	37/5	6/0,8	737/100	51,2
Старше 20	6	750	1/0,9	1/0,9	10,9	85/78	7/6,4	—/—	4/3,9	109/100	14,6
Всего	32	4098	14/0,7	80/3,6	455/22	1109/53	298/15	80/33	30/1,4	2088/100	40/2

Примечание. В числителе указано количество обнаруженных трематод, в знаменателе — % к общему количеству трематод, обнаруженных при вскрытии.

та заражения приживаемость была равна 31, 20 и 36%. В следующих двух опытах уткам повторно было скормлено по 50—55 метацеркариев. Приживаемость на 10-е сутки равнялась 42—12,5%. В двух других аналогичных опытах две утки были заражены через 12 суток после прекращения выделения яиц от второго заражения. При вскрытии на 5-е сутки с момента заражения у одной птицы приживаемость трематод равнялась 7%, у другой — 0%.

Итак, приживаемость при повторном заражении, начиная с 20 суток от момента первого заражения, падает, что может быть связано с возникновением иммунитета у уток к заражению *A. g. minor*.

Локализация. Локализация в теле хозяина является одной из важных биологических характеристик. В порме каждый вид занимает определенный орган или часть этого органа или является паразитом конкретной ткани. До места своего нормального обитания гельминт нередко совершает сложную миграцию. Локализация личинок молодых и половозрелых особей в теле хозяина может быть различна, поэтому можно говорить о возрастной локализации. Для некоторых видов кишечных трематод это явление было описано В. Б. Дубининым (1941).

Распределение *A. g. minor* разных возрастов по отделам кишечника приведено в табл. 2. В первые 12 часов часть трематод находится в железистом желудке, а другая часть достигает передних отделов тонких кишок. Трематоды в возрасте от 1 до 2 суток встречаются во всех отделах кишечника, но преобладающее количество (80%) падает на отделы D₁, D₂, T₁ и T₂. В тех же отделах концентрируется 94,3% трематод в возрасте от 2 до 4 суток. При вскрытии на 4—6-е сутки после заражения эта цифра достигает 98,5%, на 8—10-е сутки — 99%.

Из приведенных данных следует, что половой зрелости достигают лишь те трематоды, которые сумели закрепиться в местах их нормального обитания, а экземпляры, попавшие в другие отделы кишечника, элиминируются из организма хозяина. В. Б. Дубинин (1941), говоря о явлении возрастной локализации, считал, что трематоды, попавшие в кишечник хозяина, «оглушенные» действием желудочных соков, спускаются с пищей в задние отделы кишечника и оттуда двигаются в его передние отделы, к месту нормального обитания. У трематоды *A. g. minor* этого явления нам наблюдать не удалось.

Нашими исследованиями установлено, что локализация половозрелых *A. g. minor* не зависит ни от возраста хозяина, ни от количества скормленных метацеркариев. Во всех случаях они локализуются в одних и тех же отделах кишечника. Подавляющее большинство экземпляров половозрелых трематод локализуется во второй половине дуоденума, первой четверти тонких кишок и частично в начале второй их четверти (табл. 2). В указанных отделах сосредоточено 83% общего числа прижившихся трематод.

В слепых отростках кишок трематоды *A. g. minor* не встречались.

При повторных заражениях трематоды локализуются в тех же отделах кишечника, как и при первом заражении.

ЛИТЕРАТУРА

- Дубинин В. Б. 1941. Новые данные по возрастной локализации паразитических червей в кишечнике птиц. — Докл. АН СССР, 30 (4): 374—378.
 Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. — Трематоды животных и человека, 16: 217—631.
 Судариков В. Е. 1965. Новая среда для просветления препаратов гельминтов. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 15: 156—157.
 Dubois G. 1953. Liste systématique des *Strigeida*, complément de la monographie. — Mém. Soc. neuchât. Sci. natur., 8, 2: 141.
 Dubois G., Rausch R. 1950. Troisième contribution à l'étude des strigéides (*Trematoda*) nord-américains. — Bull. Soc. neuchât. Sci. natur., sér. 3, 73: 19—50.

Т. П. СЕРГЕЕВА

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ И ВИДОВОМ СОСТАВЕ РОДА *RUSGUNIELLA* (SEURAT, 1919) (*SPIRURATA: ACUARIOIDEA*)

Положение рода *Rusguniella* в системе спирурат. Род *Rusguniella* (Seurat, 1919) включен К. И. Скрыбиным, А. А. Соболевым и В. М. Ивашкиным (1965) в семейство *Streptocaridae* Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1965.

Кроме него, в это семейство включены роды *Streptocara* Railliet, Henry et Sisoff, 1912; *Proyseria* Petter, 1959, *Stegophorus* Wehr, 1934, *Seuratia* Skrjabin, 1916 и *Koriakinema* Oschmarin, 1949¹.

Род *Rusguniella* несколько обособлен от представителей других родов этого семейства. Нематоды этого рода четко отличаются по структуре головной орнаментации от представителей названных родов (у *Rusguniella* головная орнаментация в виде полукруглых кутикулярных образований, у нематод остальных четырех родов она в виде кутикулярных воротничков с зубчиками по внешнему краю или кутикулярных мембран, покрывающих всю голову, также с зубчиками по краю).

Цервикальные сосочки у нематод рода *Rusguniella* простые щетинковидные, одновершинные, что отличает их от нематод остальных четырех родов, у которых цервикальные сосочки с тремя (роды *Proyseria*, *Stegophorus* и *Seuratia*) и больше (*Streptocara*) зубчиками. Кроме того, они отличаются наличием кутикулярных крыльев, а также локализацией, о чем сказано ниже. В связи с перечисленными отличиями мы считаем возможным перевести род *Rusguniella* из семейства *Streptocaridae* в семейство *Acuariidae* (подсемейство *Acuariinae*).

Из родов, входящих в состав семейства *Acuariidae*, род *Rusguniella* ближе всего к представителям рода *Aviculariella*, входящего в состав подсемейства *Acuariinae* (триба *Synacuariinae*).

Род *Aviculariella* (Wehr, 1931) в настоящее время (по Скрыбину, Соболеву, Ивашкину, 1965) включает три вида, которые паразитируют в мышечном желудке или под его кутикулой у зимородков.

Оба рода *Rusguniella* и *Aviculariella* близки между собой по следующим признакам:

- 1) кутикулярная (воротнички и мембраны) орнаментация ограничена областью головы, занимая небольшое пространство позади губ; 2) имеются щетинковидные цервикальные сосочки; 3) имеются две резко различны по структуре и размерам спикеры.

Систематическое положение родов и их видовой состав были предметом многочисленных обсуждений.

¹ Единственный вид рода *Koriakinema* Oschmarin, 1949. — *K. gusi* Гибсон (G. Gibson, 1964) считает синонимом *Streptocara californica* (Geddes, 1919). К. М. Рыжиков (1966) высказывает аналогичное мнение. Мы согласны с вышеупомянутыми авторами.

Некоторые исследователи (Chabaud, 1953; Йыгис, 1963) даже считают, отличия между этими родами настолько незначительными, что полагают возможным объединить их в один род.

Нами было изучено большое количество экземпляров обоих родов из коллекций музея Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Признавая близость этих двух родов, мы не можем согласиться с упомянутыми авторами о синонимизации родов *Rusguniella* и *Aviculariella*, поскольку они дифференцируются по ряду признаков.

Основное различие между этими родами состоит в строении головной орнаментации.

У нематод рода *Rusguniella* канатики серповидной формы, состоят из двух кутикулярных пластинок с зубчиками по краю, соединенных перемычкой. У представителей рода *Aviculariella* канатики треугольной формы, также ограничены областью головы, тонко поперечно исчерчены, со свободными без штриховки краями.

У представителей *Rusguniella* вульва находится в середине тела, у авикуляриелл — в конце тела.

Нематоды сравниваемых родов отличаются также длиной фаринкса: у *Aviculariella* он значительно длиннее, чем у *Rusguniella*.

Вышеуказанные различия, а также то, что нематоды рода *Aviculariella* паразитируют в мышечном желудке или под его кутикулой только у зимородков, дают достаточное основание для разделения этих родов.

Ревизия видового состава рода. Род *Rusguniella* по системе К. И. Скрябина, А. А. Соболева и В. М. Ивашкина (1965) подразделен на два подрода (*Rusguniella* и *Rusgunioides*) по признаку наличия или отсутствия боковых крыльев.

На территории СССР зарегистрированы представители лишь первого подрода. Он включает 5 видов, из которых в Советском Союзе зарегистрировано три — *Rusguniella elongata* (Rudolphi, 1819), *R. skrjabini* (Chuan, 1961) и *R. arctica* (Ryjkov, 1960). *Rusguniella elongata* в СССР впервые была зарегистрирована Гильбертом в 1930 г. у черной крачки, автором впервые было дано описание самца этого вида.

Нами изучена большая коллекция нематод этого вида, собранная от черной крачки (*Chlidonias nigra*) в Латвийской ССР. При изучении их особое внимание было обращено на строение головного конца нематоды и дистального конца большой спикулы самца.

Было замечено, что большая спикула на дистальном конце имеет небольшой крючок, а головное «ожерелье» — зубчатость по внутреннему краю. Оба эти признака не были ранее отмечены в описании вида.

На основании различий в строении дистального конца большой спикулы и головного «ожерелья» в последнее время было описано два вида.

В 1960 г. К. М. Рыжиковым от гаги-гребенушки из устья р. Лены был описан вид *Rusguniella arctica*. Впоследствии этот вид был обнаружен Хуан Шен-и (1961) у чирка-трескунка и косатки на Амуре.

R. arctica была отдифференцирована от *R. elongata* на основании более сложной структуры кутикулярных выступов на голове, т. е. заостренных на краях полукругов, и иного строения дистального конца большой спикулы (наличие отростка).

Как уже отмечалось, эти признаки были обнаружены и у *Rusguniella elongata*. Это служит достаточным основанием для сведения *R. arctica* в синоним вида *R. elongata*.

Второй вид (*R. skrjabini*) был описан в 1961 г. Хуан Шен-и от куликов Дальнего Востока (р. Амур).

Одним из основных признаков, по которому автор отдифференцировал этот вид от других русгуниелл, служит небольшой отросток на ди-

стальном конце большой спикулы. При этом автор считает, что отросток иного строения, чем у *R. arctica*. Промеры основных органов несколько отличаются от промеров соответствующих органов *R. elongata*. От *R. arctica* новая нематода также отличается иным строением головных кутикулярных выступов.

Кроме того, основанием для выделения *R. skrjabini* в самостоятельный вид автор считает тот факт, что хозяевами нового вида являются кулики, не зарегистрированные до этого хозяевами нематод рода *Rusguniella*.

Изучая нематод, определенных нами как *R. elongata*, мы обнаружили небольшой крючок на дистальном конце большой спикулы. Промеры органов *R. skrjabini* укладываются в пределы колебаний промеров таковых *R. elongata* (см. таблицу). Нами отмечены лишь небольшие отклонения в размерах большой спикулы (у *R. skrjabini* — 0,495—0,673 мм; а у *R. elongata* — 0,47—0,6 мм). Это расхождение очень незначительное, тем более, что длина самца *R. skrjabini* превышает длину *R. elongata*. Имеются различия также в количестве постапальных сосочков у этих двух видов (у *R. skrjabini* — 6 пар; у *R. elongata* 5 пар).

Нами были изучены нематоды (самцы) вида *R. skrjabini* из материала Хуан Шен-и, хранящегося в музее Гельминтологической лаборатории АН СССР. Мы не обнаружили у экземпляров этой нематоды 6-й пары постапальных сосочков. Небольшие отклонения, указанные выше, на наш взгляд, недостаточны для выделения *R. skrjabini* в самостоятельный вид. Мы считаем возможным свести *R. skrjabini* в синоним *R. elongata*.

Нами был также изучен материал и по видам *R. arctica* и *R. elongata* из коллекций музея Гельминтологической лаборатории АН СССР. Каких-либо отличий в строении головного «ожерелья» у всех трех видов обнаружено не было. Оно состоит из двух полукругов, каждый из которых представляет собой две хитинизированные пластинки с зубчиками по внутреннему краю с тонкой перемычкой между ними.

Никаких различий не было замечено и в строении спикул. Отросток на дистальном конце большой спикулы одинакового строения для всех видов рода *Rusguniella*.

В состав подрода *Rusguniella*, кроме *R. elongata*, *R. skrjabini* и *R. arctica*, согласно Скрябину, Соболеву, Ивашкину (1965), включены еще два вида — *R. alcedonis* и *R. alii*, зарегистрированные у зимородков.

В нашем распоряжении имелись описания этих видов. Первый из них — *R. alcedonis* (Yamaguti et Mitunaga, 1943) обнаружен в мышечном желудке *Alcedo atthis bengalensis* (о. Тайвань). Известен лишь самец этого вида. Судя по рисунку, орнаментация головного конца его полностью совпадает с орнаментацией головы представителей рода *Aviculariella*.

Длинный фаринкс, не характерный для рода *Rusguniella*, и паразитирование в мышечном желудке зимородков также, на наш взгляд, подтверждают целесообразность перевода этого вида в род *Aviculariella*.

В связи с этим вид *R. alcedonis* должен быть выведен из рода *Rusguniella* и помещен в род *Aviculariella*.

Вид *Rusguniella alii* (Rasheed, 1960) от *Ceryle radis leucomelanura* из Индии паразитирует под кутикулой мышечного желудка.

Недостаточно четкий рисунок, изображающий строение головной орнаментации, не дает возможности точно определить родовую принадлежность обсуждаемого вида. Однако положение вульвы в конце тела, длинный фаринкс, паразитирование под кутикулой мышечного желудка зимородков сближает этот вид с представителями рода *Aviculariella*.

В связи с этим условно оставляем вид *R. alii* в роде *Rusguniella*.

Сравнение мерных признаков (в мм) некоторых представителей рода *Rusguniella*

Признак	<i>R. arctica</i> Ryjkov, 1960		<i>R. skrjabini</i> Chuan, 1961		<i>R. elongata</i> (Rudolphi, 1819)		<i>R. tringae</i> , Wang, 1965	
	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
Длина тела	16	9,6	48	12,5	23—37	7,5—9,7	—	12,3
Ширина тела	0,512	0,16	0,46	0,195	0,25—0,36	0,015—0,017	—	0,224
Удаленность скерделя от переднего конца	0,125	0,076	0,099	0,062	0,05—0,09	0,045—0,06	—	—
Удаленность первичных сосочков от переднего конца	—	—	—	0,146	0,13—0,18 Левый Правый	0,11—0,13	—	0,14
Фаринкс	0,16	0,116	0,114×0,037	0,087×0,016	0,11—0,19	0,105—0,12	—	0,105
Мышечный отдел пищевода	—	0,432	0,675	0,525	0,075—0,12	0,065—0,08	—	0,736
Железистый отдел пищевода	—	2,320	2,88	2,05	0,65—0,9	1,9—2,5	—	3,84
Расстояние вульвы от переднего конца тела	—	—	20 мм от переднего конца	—	1,7—3,1	2,8—3,2	—	—
Количество хвостовых сосочков	—	9 (4:5)	—	9 (4:6)	13—21	—	—	—
Экскреторное отверстие	—	—	—	—	—	—	—	—
Длина большой спикулы	—	0,537	—	0,239	0,26—0,43	0,23—0,31	—	0,36
Длина малой спикулы	—	0,083	—	0,495—0,673	—	0,47—0,6	—	0,64
Удаленность первого кольца от переднего конца тела	—	—	—	0,124	—	0,10—0,12	—	0,87
Размеры яиц	0,036×0,023	—	0,037×0,025	—	0,38 0,035—0,037× ×0,02—0,024	—	—	—

4 — преанальных
6 — справа;
4 — постапальных
с каждой стороны

В 1966 г. китайский исследователь Ванг (P. C. Wang) описал из желудка *Tringa ochropus* вид *Rusguniella tringae*. Описание вида сделано лишь по самцу.

Без сомнения, описанные нематоды принадлежат к роду *Rusguniella*, судя по характеру головной орнаментации, и к подроду *Rusguniella* по признаку наличия боковых крыльев. Но описание экземпляров от *Tringa ochropus* в качестве самостоятельного вида вызывает сомнение.

Судя по рисунку, приводимому Вангом, морфология вида напоминает морфологию *R. elongata*, за исключением количества хвостовых сосочков. Автор отмечает 4 пары преанальных сосочков с одной стороны и 6 пар с другой, и по 4 пары постапальных сосочков с каждой стороны.

У *R. elongata* 4 пары преанальных и 5 пар постапальных сосочков. Общее расположение хвостовых сосочков у *R. tringae* такое же, как и у *R. elongata*. Видимо, автором этого вида не были замечены сосочки с левой стороны. Для самцов представителей рода *Rusguniella* характерно всегда одинаковое число преанальных и постапальных сосочков с левой и правой сторон.

Промеры основных органов *R. tringae* в основном укладываются в пределы колебаний промеров соответствующих органов *R. elongata*. У *R. tringae* фаринкс, железистый отдел пищевода и большая спикула немного длиннее по сравнению с таковыми у *R. elongata* (см. таблицу). Это различие можно объяснить большей длиной описанных Вангом самцов по сравнению с длиной мужских особей *R. elongata*.

Исходя из вышесказанного, мы сводим вид *A. tringae* в синоним вида *R. elongata*.

На основе проведенной ревизии видового состава подрода *Rusguniella* мы оставляем в нем только один вид *Rusguniella elongata* (Rudolphi, 1819), а виды *R. arctica* Ryjkov, 1960; *R. skrjabini* Chuan, 1961 и *R. tringae* Wang, 1966 признаем его синонимами.

R. alcedonis (Yamaguti et Mitunaga, 1943) переводим в род *Aviculariella*, а *R. alii* Rasheed, 1960 условно оставляем в роде *Rusguniella*.

Проводя обследование неповрежденных экземпляров птиц непосредственно после умерщвления их хлороформом, мы убедились в том, что, как правило, нематоды вида *Rusguniella elongata* паразитируют в воздухоносных мешках или в полости тела (точно установить место локализации затруднительно вследствие повреждения стенок воздухоносных мешков при вскрытии птиц). Такая необычная локализация для типичных и высокоорганизованных спирурат, каковы нематоды рода *Rusguniella*, наводит на мысль о родстве между нематодами этого рода и примитивными нематодами подотряда *Filariata*.

Из существующих филарий наиболее примитивны нематоды подсемейства *Dicheilonematinae* (семейство *Diplotrienidae*), (Сонин, 1962), для которых полость тела и воздухоносные мешки служат обычными местами паразитирования.

Большинство авторов придерживается мнения о родстве филарий и спирурат и о происхождении филарий от спирурат Андерсон (Anderson, 1957) считает, что все филарии, встречающиеся в воздухоносных мешках, могут представлять отдельную линию эволюции.

По строению эпителиальных образований, расположенных на голове, наличию разных по величине спикул и толстостенной оболочки яиц они напоминают нематод рода *Rusguniella*.

Возможно, что у нематод вышеупомянутого рода и представителей подсемейства *Dicheilonematinae* имелся общий предок, от которого берут начало две ветви; одна из них дала начало спируратам типа *Rusguniella*, другая привела к филариям подсемейства *Dicheilonematinae*.

Безусловно, что все эти предположения очень проблематичны, так как нет данных о биологии ни одного из представителей нематод рода *Rusguniella* и подсемейства *Dicheilonematinae*, которые дали бы веское доказательство в пользу этого предположения.

ЛИТЕРАТУРА

- Гильберт Л. И. 1930. К фауне нематод птиц Западного края СССР.— Научн. известия Смоленск. гос. ун-та, вып. 1: 98—100.
- Иыгис В. 1963. Фауна цестод, нематод и скребней водных и прибрежных птиц окрестностей Пухты.— Ежегодник об-ва естествоиспыт. 55: 94—128.
- Рыжиков К. М. 1960. К гельминтофауне гаги-гребенушки.— Труды Гельминтол. лаб. АН СССР, 10: 173—187.
- Рыжиков К. М. 1966. О видовом составе рода *Streptocara* (Nematoda, Spirurata). Материалы Научн. конф. Всес. об-ва гельминтологов, ч. 3. М.: 242—244.
- Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. 1965. «Основы нематодологии». т. 14. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания, ч. 3. М.: 570 стр.
- Сонин М. Д., 1962. Филярии птиц Советского Союза. Канд. дисс. М.
- Хуан Шен-и. 1961. *Rusguniella skrjabini* — новый вид нематод от куликов.— Труды Гельминтол. лаб. АН СССР, 11: 309—314.
- Хуан Шен-и. 1961. Гельминтофауна домашних и охотничье-промысловых птиц Нижнего Амура. Канд. дисс. М.
- Anderson R. 1957. The life history cycles of *Dipetalonematidae* nematodes (Filaroidae, Dipetalonematidae). The problem of their evolution.— J. Helminthol., 31, 4: 203—224.
- Chabaud A. G. 1953. Sur un nematode *Acuariidae* parasite du martin pecheur *Alcedo atthis*.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 28 (56): 365—371.
- Gibson G. 1964 Taxonomic and biological observation on *Streptocara californica* (Gedoelst, 1964) Gedoelst et Liegeys, 1922 and the genus *Streptocara* (Nematoda: Acuariidae).— Canad. J. Zool., 42: 773—774.
- Wang P. C. 1966. Notes on *Acuariidae* of birds from fukien China.— Acta Parasitologica Sinica, 3, 1: 15—29.

К. И. СКРЯБИН, В. М. ИВАШКИН

ЭВОЛЮЦИЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД ПОДКЛАССА *SECERNENTE* В ЭКОЛОГИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

За последние годы рядом исследователей (Скрябин, 1941, 1946; Соболев, 1947; Шульц, 1951; Делямуре, 1952; Мозговой, 1953; Попова, 1953; Сонин, 1962—1963; Ивашкин, 1961а, б, в, 1966; Chitwood, 1950; Dougherty, 1951; Cameron, 1950, 1952, 1956, 1964; Baer, 1952; Chabaud, 1954, 1955а, б, 1957а, б; Chabaud et Brigoo, 1964; Rogers, 1962; Inglis, 1965 и др.) была сделана попытка разобраться в происхождении и эволюции той или иной группы паразитических нематод позвоночных.

Хаймен (Hymen, 1951) совершенно правильно считает, что паразитические нематоды произошли от свободноживущих нематод, причем из последних наиболее примитивны свободноживущие морские нематоды. Из двух существующих подклассов класса *Nematoda Adenophorea* являются филогенетически более древними, чем *Secernentea*.

Признавая полифилитическое происхождение паразитических нематод позвоночных указанных подклассов, мы считаем, что у каждого из существующих отрядов паразитических нематод были свои свободноживущие предки. Никак нельзя согласиться с Читвуд, Доуэрти, Шабо, Инглисом и другими, которые полагают, что предками всех паразитических нематод подкласса *Secernentea* были рабдитонидно подобные формы. Поскольку палеонтологические данные о нематодах почти полностью отсутствуют, при изучении эволюции паразитических нематод следует учитывать их связь с эволюцией различных категорий хозяев (промежуточных и дефинитивных).

Паразиты эволюционизировали вместе со своими хозяевами, и в зависимости от длительности связей хозяина и паразита выражена специфичность последнего. Шабо (1954), разбирая вопрос о циклах развития спирурид и других нематод со сходной биологией, различает несколько видов специфичности паразитов, а именно:

Филогенетическая специфичность. Когда паразит или группа паразитов строго адаптирована к хозяевам, принадлежащим к определенному зоологическому филуму.

Филогенетическая специфичность отражает очень древнюю адаптацию гельминтов к хозяевам.

Этологическая специфичность основана на общности поведения, когда гельминты обитают в систематически далеких хозяевах, имеющих общее лишь в том, что они находятся в равных условиях для заражения. Бэр (Baer, 1947) специфичности филогенетической противопоставляет специфичность этологическую. Этологическая специфичность представляет собой результат сравнительно недавней адаптации гельминтов к хозяевам.

Экологическая специфичность. Виды, очень далекие в систематическом отношении, например *Ixodidae* и *Argasidae*, но близкие экологиче-

ски (живут в норах полевок), могут быть промежуточными хозяевами *Dipetalonema blanci*, в то время как морфологически и систематически близкие к переносчику клещи не являются промежуточным хозяином указанного паразита.

В данном случае нет филогенетической специфичности, так как промежуточные хозяева филогенетически далеки, и нет этологической специфичности, поскольку при экспериментальном заражении развитие паразита возможно только у строго ограниченного круга хозяев.

Специфичность по признаку сходства обмена веществ. Слабо специализированный вид, обитающий во взрослом состоянии в кишечнике позвоночного, будет иметь промежуточным хозяином беспозвоночное с низким обменом, в котором среда мало отличается от внешней среды. Очень специализированный вид, обитающий во взрослом состоянии в тканях позвоночного, будет иметь промежуточным хозяином членистоногого с более сложным обменом, в значительной степени не зависящего от внешней среды.

Инглис (1965) отмечает, что большинство нематод не обладает выраженной специфичностью в отношении хозяев, и из этого заключает, что эволюция многих групп паразитических нематод происходила в большей мере независимо от эволюции хозяев. Эти нематоды тяготели не к систематическим группам хозяев, а к группам хозяев со схожими экологическими условиями и характером питания. По терминологии Шабо (1954), как указывалось выше, специфичность такого порядка называется экологической. Подобные явления в общем ходе эволюции паразитических нематод действительно происходят и их необходимо учитывать, однако общий принцип параллельной эволюции крупных таксонов паразитических нематод и их хозяев остается в силе.

Так, по данным Инглиса (1965), процент специфических родов гельминтов у млекопитающих составляет 96, у птиц — 81, у рыб — 77, у рептилий — 62 и у амфибий — 40.

Мы считаем, что доказательства Читвуда (1950), Доуэрти (1951), Шабо (1957а, б), Оше (Osche, 1963) о происхождении фазмидневых паразитических нематод от свободноживущих нематод надсемейства *Rhabditoidea* можно признать убедительными только в отношении паразитических нематод позвоночных, входящих в отряд *Rhabditida* (подотряды *Rhabditata*, *Oxyurata* и *Strongylata*). Что же касается фазмидневых нематод позвоночных; объединяемых в отряде *Spirurida*, подотрядах *Spirurata*, *Ascaridata*, *Camallanata*, *Cucullanata* и *Filaria*, то их эволюция никак не связана с наземными сапробиотическими рабдитоидоподобными формами.

Нематоды отряда *Spirurida* связаны с водной средой, и их филогенетический возраст должен значительно превышать филогенетический возраст нематод позвоночных отряда *Rhabditida*. Однако у *Spirurida* пока не найдены (по морфологии) прямые предки среди свободноживущих морских нематод. Спрент (Sprent, 1962) высказал предположение, что аскариды могли произойти от морских свободноживущих *Enoplida*. Шабо (1954) и многие другие авторы считают, что промежуточный хозяин у фазмидневых нематод позвоночных появился исторически позднее, чем дефинитивный, и что он является более поздним включением в их цикл развития.

Однако поскольку все нематоды, паразитирующие у водных позвоночных, развиваются с участием промежуточных хозяев, легко предположить, что первоначально эти нематоды были связаны с беспозвоночными животными на первых стадиях развития, а возможно, и дости-

гали половой зрелости в них. Марголис и Батлер (Margolis a. Butler, 1954) у пыльчатой креветки *Pandalus borealis* находили половозрелых нематод рода *Contracaecum*.

Все нематоды позвоночных, связанные с водной средой, развиваются с участием беспозвоночных (промежуточных) и некоторых позвоночных (резервуарных) хозяев. В данном случае промежуточных хозяев по сравнению с дефинитивными следует считать первичными.

Так, у паразитических нематод подкласса *Adenophorea*, паразитирующих у позвоночных, промежуточными хозяевами (если они есть) всегда являются олигохеты¹, которые сами имеют морское происхождение. Промежуточными хозяевами аскаридат, связанных с водной средой, также часто являются кольчатые черви (полихеты, олигохеты) или представители класса ракообразных, тоже по происхождению связанные с водной средой. За последние годы, благодаря работам профессора А. А. Мозгового с сотрудниками и других исследователей, установлено участие в циклах развития аскаридат и других беспозвоночных (личинки хирономид, личинок стрекоз и др.), однако они (при естественной инвазии) никогда не регистрируются как промежуточные хозяева, а обычно выполняют роль резервуарных, а в некоторых случаях, возможно, и дополнительных хозяев. Этих хозяев следует рассматривать как более поздних в циклах развития аскаридат. Они как вторично водные животные включались в циклы развития паразитов в более позднее время. Аскаридат наземных животных мы, в согласии с Оше (1958), Мозговым (1953) и другими, рассматриваем как бывших гетероксенных нематод, потерявших связь с промежуточным хозяином.

С появлением первых наземных или полуназемных позвоночных, все группы паразитов — предки современных *Spirurida*, которые смогли преодолеть вместе с хозяевами указанный период, попав в другие условия среды, должны были найти себе промежуточных хозяев. В одних случаях ими оказывались филогенетически родственные группы, например кольчатые черви, которые связаны как с водой, так и с сушей. В других случаях происходила замена (викаризация) одних промежуточных хозяев (например, ракообразных) другими (например, насекомыми). При этом у таких групп, как *Ascaridata*, перешедших на сушу, такой замены промежуточных хозяев не произошло. У аскаридат, паразитирующих у наземных животных, промежуточными хозяевами (если они есть) из беспозвоночных остались только кольчатые черви. Представители подотрядов *Camallanata* и *Cucullanata* (в состав последнего мы включаем надсемейство *Gnathostomoidea*) развиваются обычно с участием ракообразных, и только у некоторых гнатостоматид (род *Echinocephalus*) промежуточными хозяевами зарегистрированы моллюски.

У нематод подотряда *Spirurata*, которые паразитируют у водных позвоночных, промежуточными хозяевами являются ракообразные. Зарегистрированные А. А. Мозговым, Т. И. Поповой и М. К. Семеновой (1965) для *Desportesius brevicaudatus* личинки стрекоз, с нашей точки зрения, являются резервуарными хозяевами, а роль промежуточного должны выполнять ракообразные, как у *D. spinulatus* (Шабо, 1950, 1954). Кольчатые черви в качестве промежуточных хозяев у спирурат не зарегистрированы. Следовательно, можно сделать вывод, что филогенетический возраст у *Spirurata* меньше, чем у *Ascaridata*. *Camallanata* также филогенетически моложе *Ascaridata*. У спирурат, паразитирующих у наземных позвоночных, промежуточными хозяевами являются насекомые или (редко) многоножки (например, кивсяки у *Rictularia*

¹ Исключение составляет *Cystoopsis acipenseris*, который развивается с участием ракообразных (бокоплавов).

amurensis (Морозов, 1960). У нематод подотряда *Filariata*, которые потеряли связь с водной средой (они не зарегистрированы у рыб), промежуточными хозяевами являются паукообразные и насекомые. У них, как у самого филогенетически молодого подотряда отряда *Spirurida*, нет никакой связи с кольчатыми червями и ракообразными.

Следовательно, у *Spirurida*, как и у нематод подкласса *Adenophorea*, паразитирующих у позвоночных, связанных с водной средой, промежуточный хозяин является первичным (а не вторичным, как считает Шабо).

В таблице приведены группы промежуточных хозяев *Spirurida* по подотрядам.

Беспозвоночные, зарегистрированные как промежуточные хозяева нематод отряда *Spirurida*

Тип и класс беспозвоночных	<i>Ascaridata</i>	<i>Cucullata</i>	<i>Camallanata</i>	<i>Spirurata</i>	<i>Filariata</i>
Кольчатые черви	+	—	—	—	—
Моллюски	+	+	—	—	—
Членистоногие: ракообразные	+	+	+	+	—
паукообразные	—	—	—	—*	+
многоножки	—	—	—	+	—
насекомые	—	—	—	+	+

* Указанные в работе С. О. Высоцкой и В. И. Кулачковой (1953) данные о гамазовых клещах как промежуточных хозяев *Streptocara* sp. не убедительны.

Промежуточными хозяевами аскаридат, камалланат и кукулланат являются только беспозвоночные водного происхождения, причем связь их с этими беспозвоночными весьма консервативна. Наглядным примером могут служить нематоды рода *Gnathostomum* (*Cucullanata*), паразитирующие в желудке свиней и сохранившие промежуточными хозяевами циклопов. При переходе аскаридат к паразитированию у наземных животных их промежуточными хозяевами оставались также только кольчатые черви или роль промежуточного хозяина брал на себя дефинитивный хозяин.

Никакой замены промежуточных хозяев у нематод этих трех подотрядов при переходе их к наземным позвоночным не произошло.

У спирурат, связанных с водной средой, промежуточными хозяевами являются ракообразные. У них при переходе к наземным животным произошла замена промежуточного хозяина. Беспозвоночных одного класса (ракообразных) типа членистоногих заменили беспозвоночные другого класса (насекомые) этого же типа.

У филариат нет никакой связи с водными беспозвоночными. Их промежуточными хозяевами являются паукообразные, т. е. одна из самых ранних наземных групп типа членистоногих. Если это не связано с викарризацией промежуточных хозяев, то можно высказать предположение, что примитивные филариаты появились раньше, чем спирураты у позвоночных животных, связанных с сушей, поскольку у спирурат паукообразные в качестве промежуточных хозяев не зарегистрированы. Второй группой промежуточных хозяев филариат, так же как у спирурат, являются насекомые, однако в целом филогенетически более молодые, чем у спирурат. Это, возможно, связано с повторными викарризациями промежуточных хозяев у филариат.

Более тесную связь аскаридат, камалланат и кукулланат с промежуточными хозяевами по сравнению со спируратами и филариатами можно объяснить длительностью исторических связей гельминтов с промежуточными хозяевами.

В смене промежуточного хозяина безусловно большую роль может играть и экологический фактор, о чем нами указывалось выше. У гетероксенных нематод морских млекопитающих, при переходе их с суши в море, также должна была произойти замена промежуточных хозяев.

Инглис (1965), соглашаясь с Читвуд и другими исследователями о происхождении фазмидиновых паразитических нематод от наземных сапробиотических *Rhabditoidea*, в то же время высказывает предположение, что *Seuratoidea*, *Ascarodoidea* и *Spiruroidea* (s. l.) произошли от форм, тесно связанных с какими-то беспозвоночными или паразитирующими в них в течение первых трех личиночных стадий, причем эти паразиты могут инвазировать водных позвоночных только при использовании последними этих беспозвоночных в качестве пищи.

Инглис также согласен со Спрентом (1954, 1962), что *Ascaridata* произошла от паразита какого-то беспозвоночного, но не может принять его утверждения, что этот паразит произошел от группы морских нематод. Далее, Инглис, как и Шабо, хотя на иной основе, считает, что группа *Cosmocercidae* напоминает модель предков фазмидиновых паразитов позвоночных. Это одна из самых примитивных групп паразитирующих в позвоночных. В итоге Инглис приходит к выводу, «...что фазмидиновые паразиты позвоночных имели два главных корня происхождения: 1 — в воде, хотя вторично произошли от наземных паразитов, и 2 — на земле».

На рис. 1 приводим схему филогении паразитических нематод по Инглису (1965).

Таким образом, хотя Инглис и говорит о двух корнях происхождения фазмидиновых нематод позвоночных, но, по-видимому, находясь под влиянием взглядов Читвуда (1950) и других исследователей, допускает серьезную ошибку о происхождении всех их от *Rhabditida*.

Фазмидиновые паразиты позвоночных животных, связанные с водной средой, являются первичноводными. Они филогенетически значительно старше наземных *Rhabditida* и естественно никак не могли вторично произойти от них. Предками нематод отряда *Rhabditida*, как указывает А. А. Парамонов (1962) и другие, являются плектиды, а паразитические нематоды позвоночных этого отряда произошли от свободноживущих рабдитид.

В состав отряда *Rhabditida* входят три подотряда — *Rhabditata*, *Oxyurata* и *Strongylata*. Большей частью рабдитиды, в отличие от спирурид, являются моноксенными, однако некоторые стронгиляты, в частности представители надсемейства *Melaststrongyloidea*, развиваются с участием промежуточных хозяев. Нематод надсемейства *Strongyloidea* мы рассматриваем как бывших биогельминтов, потерявших связь с промежуточным хозяином. Исходя из наших взглядов на промежуточного хозяина как первичного, мы считаем, что нематоды надсемейства *Strongyloidea*, или, вернее, их предки, первоначально (на определенных стадиях развития) были паразитами наземных олигохет и моллюсков. Затем эти беспозвоночные выполняли роль промежуточных хозяев, а половозрелые *Strongyloidea* стали паразитировать у позвоночных. В этот период, по-видимому, они локализовались вне пищеварительного тракта дефинитивного хозяина. При возвращении в кишечник [современные *Strongyloidea*, по К. И. Скрябину (1946) — вторичные энтерогельминты] они потеряли промежуточного хозяина. У некоторых стронгилоидеа, которые еще паразитируют в органах дыхания, например нематоды рода *Syngamus*,

дождевые черви продолжают принимать участие в циклах развития, однако уже в качестве резервуарных хозяев.

Все представители современного надсемейства *Metastrongyloidea* развиваются с участием промежуточных хозяев, причем у одних групп (семейство *Metastrongylidae*) эту роль выполняют олигохеты, а у других

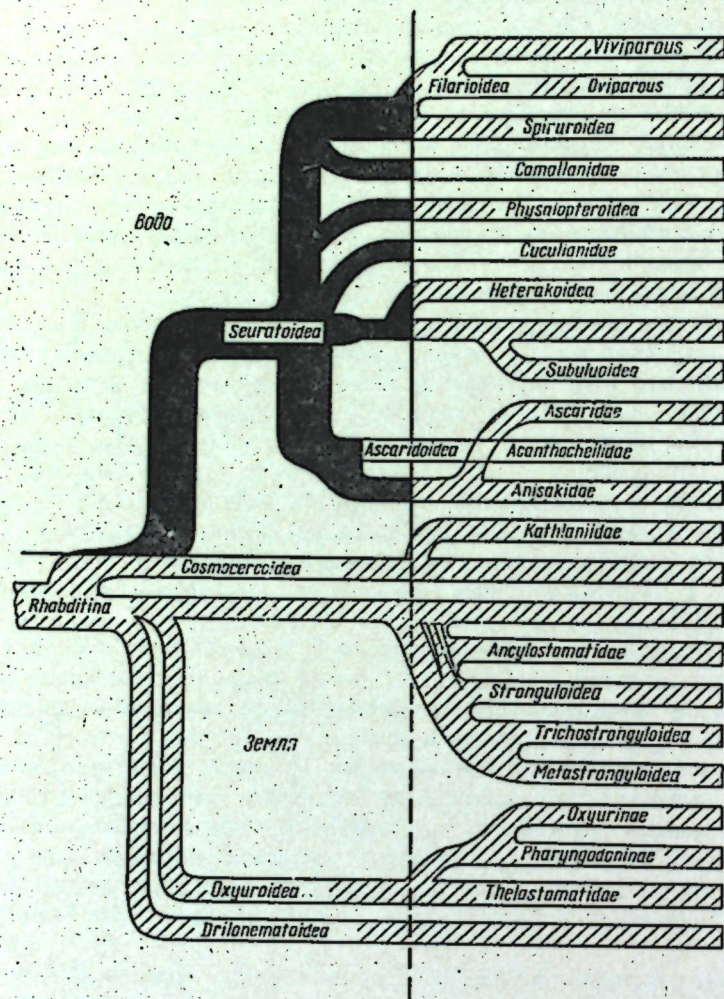


Рис. 1. Схема филогении основных групп фазидиевых нематод.

Вертикальная линия показывает период, когда позвоночные покинули воду и заселили сушу. Те группы нематод, которые происходили от водных организмов, показаны черным цветом в верхней половине рисунка, слева. В нижней половине рисунка отражены группы нематод, которые сформировались в сухопутных условиях; нематоды, которые не могли перейти от водных к сухопутным условиям, показаны белыми полосками (по Инглису, 1965)

(по-видимому, у всех остальных) — моллюски, и у некоторых паразитов морских млекопитающих — полихеты. Связям гетероксенных нематод с определенными классами беспозвоночных промежуточных хозяев мы придаем исключительно большое значение. Учитывая это, а также группы дефицитивных хозяев, локализацию паразитов и их морфологические особенности, мы сочли возможным в надсемействе *Metastrongyloidea* оставить только типичное семейство *Metastrongylidae*. Для других бывших

Metastrongyloidea (кроме типичного семейства) мы обосновываем новое надсемейство *Pseudalioidea*.

Oxyurata также связаны с наземными хозяевами, начиная с членистоногих, и кончая млекопитающими, и только несколько атипичных видов (безусловно, вторичноводных) паразитируют в пресноводных рыбах. И, наконец, из подотряда *Strongylata* у рыб паразитируют только два вида, которых Ямагути (Yamaguti, 1961) объединил в особое семейство.

В целом нематоды отряда *Rhabditida* связаны в основном с сушей.

У нематод подотряда *Rhabditata*, паразитирующих у позвоночных, промежуточных хозяев нет. У *Oxyurata* только одна группа *Subuluroidea* развивается с участием промежуточных хозяев-насекомых.

По-видимому, так же как и у других групп нематод, внешние промежуточные хозяева субулюроидей ранее были их хозяевами, и субулюроидей проходили у жесткокрылых первые стадии онтогенеза, что происходит в настоящее время у многих паразитов насекомых, когда личиночные стадии являются паразитическими, а половозрелые — свободноживущими. У *Strongylata* с участием промежуточных хозяев развиваются представители надсемейств *Metastrongyloidea* и *Pseudalioidea*. У надсемейства *Metastrongyloidea* переносчиками являются кольчатые черви, а у представителей надсемейства *Pseudalioidea* — моллюски и в отдельных случаях полихеты.

По Бейлясу (1923, 1938), личинки нематод с прямым жизненным циклом более молодые и менее резистентные, и поэтому при проникновении в неспецифического хозяина быстро погибают. У гетероксенных нематод специфичность к промежуточному хозяину более высокая, чем к дефинитивному. Инглис (1965) указывает, что если паразит пользуется двумя или более хозяевами, то он должен адаптироваться к двум различным средам, т. е. должен быть настолько пластичным, чтобы выдерживать широкие колебания условий внешней среды. Разница условий особенно резко выражена, если один хозяин холоднокровный, а другой — теплокровный. Гетероксенные нематоды способны выдерживать резкие эволюционные изменения своих хозяев. Аскариды и спирураты, встречающиеся у всех позвоночных, как водных, так и наземных, как холоднокровных, так и теплокровных хозяев, смогли так широко распространиться благодаря своей пластичности, выработавшейся в результате их непрямых жизненных циклов.

Мы еще раз подчеркиваем, что из нематод подкласса *Secernentea*, паразитирующих у позвоночных, филогенетически наиболее древней ветвью является отряд *Spirurida*, а относительно молодой — *Rhabditida*.

Общая схема филогении нематод указанных отрядов изображена на рис. 2 и 3.

Исходя из вышесказанных взглядов на филогению *Secernentea*, паразитирующих у позвоночных, мы в предыдущих наших работах и в настоящей статье внесли некоторые изменения в существующую систему этой группы.

К. И. Скрябин (1946), определяя место *Ascaridata* в своей филогенетической системе, указывал на генетические связи между *Spirurata* и *Ascaridata*. Им было высказано предположение о существовании в прошлом группы *Spiro-ascaridata*, которая в процессе дальнейшей эволюции расщепилась на две ветви: *Spirurata* и *Ascaridata*. *Oxyurata* он считал производными *Rhabditata* и подчеркивал, что биологически они остались первичными геогельминтами, а экологически — первичными энтерогельминтами и что объединение *Ascaridata* и *Oxyurata* в едином отряде *Ascaridida* неверно.

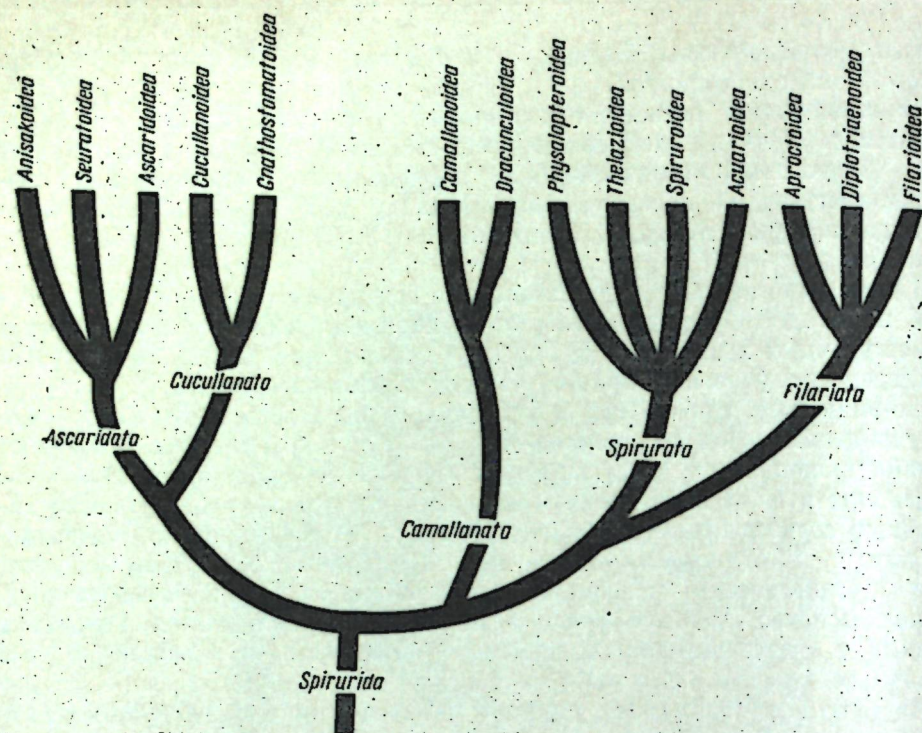


Рис. 2. Схема филогении нематод отряда *Spirurida* (оригинал)
(Надсемейство *Seuratoidea* мы оставляем условно в подотряде *Ascaridata*)

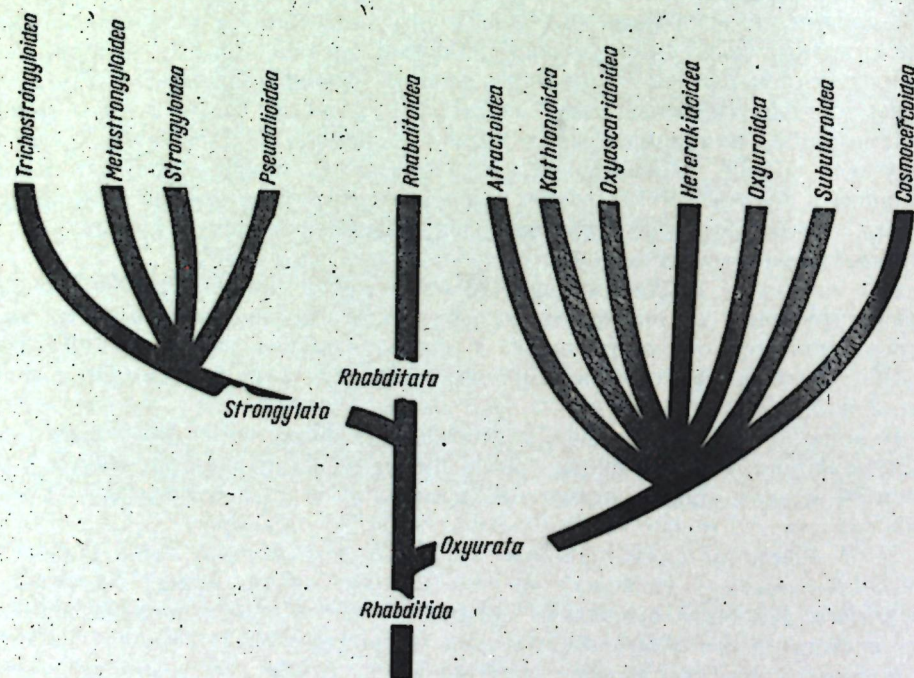


Рис. 3. Схема филогении паразитических нематод отряда *Rhabditida* (оригинал)

Шабо, Кампана-Руже и Бриго (Chabaud, Campana-Rouget et Brigoo, 1959, 1960) обосновали новое надсемейство *Seuratoidea*, которое в известной мере является аналогом гипотетической группы *Spiro-ascaridata*.

В. М. Ивашкин (1961b) ликвидировал отряд *Ascaridida* Skrjabin et Schulz, 1940. Подотряд *Ascaridata* он включил в отряд *Spirurida*, а подотряд *Oxyurata* в отряд *Rhabditida*. В связи с этим мы даем измененные диагнозы указанных отрядов, диагноз обоснованного в 1962 г. В. М. Ивашкиным надсемейства *Cucullanioidea*, создаем новый подотряд *Cucullanata*, новые надсемейства *Gnathostomoidea* и *Pseudalioidae*. Приводим таблицу для определения отрядов, подотрядов и надсемейств подкласса *Secernentea* и систему нематод указанного подкласса (до семейств включительно).

Перечень таксонов в приведенной системе дается в соответствии с принятым в наших определителях и монографиях порядком: вначале типичный, а затем в порядке алфавита. Однако, учитывая филогенетический возраст отрядов, на первое место мы ставим отряд *Spirurida*, а на второе — отряд *Rhabditida*.

ДИАГНОЗ ОТРЯДА *SPIRURIDA* CHITWOOD, 1933

Secernentea, у которых имеются две или три губы или шесть рудиментарных губ; иногда губы отсутствуют. Пищевод без вальвулярного бульбуса и обычно состоит из двух отделов: переднего мышечного и заднего железистого. У некоторых форм железистая часть совсем незначительная, в виде впячивания (*Cucullanata*) или отростка-желудочка (*Ascaridata*), или совсем отсутствует. Экскреторная система имеет П-образный тип, т. е. состоит из двух задних каналов, соединенных в верхней части. У анисакии два непарных канала (передний и задний). У самца две спилкулы, хвостовые крылья имеются или отсутствуют. Бурсы с ребрами никогда нет. Самки чаще всего дидельфические, иногда количество маток больше двух (до 32). Развитие гетероксенное (некоторые виды потеряли промежуточного хозяина).

Паразиты позвоночных.

Типичный подотряд *Spirurata* Railliet, 1914.

ДИАГНОЗ ОТРЯДА *RHABDITIDA* CHITWOOD, 1933

По А. А. Парамонову, 1962, с нашим добавлением. *Secernentea*. Мелкие свободноживущие (паразиты растений) и крупные (паразиты животных) формы; 6, 3, 2, 0 губ. Кутикула чаще кольчатая. Стома пятичленная, невооруженная или вооруженная онхами или зубами; иногда и теми и другими. Стилета нет. Пищевод состоит из трех частей: корпуса, истмуса и кардиального отдела, обычно несущего мышечный кардиальный бульбус, часто с дробильным аппаратом в нем. У нематод подотряда *Strongylata* пищевод лишен кардиального бульбуса, но несколько расширен в заднем конце. У самцов развитые или рудиментированные бурсальные крылья с «ребрами»; свободноживущие, преимущественно почвенные формы, сапробионты различных типов; обычны в тканях здоровых растений, паразиты растений (редко), животных и человека.

Типичный подотряд *Rhabditata* Chitwood, 1933.

Диагноз подотряда *Cucullanata* subord. nov.

Spirurida. Развитые губы отсутствуют. Псевдолябии отсутствуют (надсемейство *Cucullanioidea*) или хорошо развиты (надсемейство *Gnathostomoidea*). Стома слабо (надсемейство *Gnathostomoidea*) или хорошо

(надсемейство *Cucullanoidea*) развита. Пищевод целиком мышечный или с очень слабо выраженным делением на мышечную и железистую части. Имеется 3, 4 или 6 одноядерных шейных желез. Хвостовые крылья самцов имеются или отсутствуют, спиккулы равные или неравные. У самок две или четыре матки. Вульва в задней половине тела. Яйцекладущие. Яйца без сформированных личинок. Развитие гетероксенное.

Паразиты круглоротых, рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Типичное надсемейство *Cucullanoidea* Ivashkin, 1962.

Диагноз надсемейства *Cucullanoidea* Ivashkin, 1961

Cucullanata. Развитые губы и псевдолябии отсутствуют. Стома хорошо развита. Пищевод мышечный, с небольшим железистым впячиванием (клапаном) в просвет кишки. Имеется три (дорзальная и две субвентральные) одноядерных пищеводных железы. Из них проток первой открывается в области стомы, вторых — в пищевод, непосредственно позади первого кольца. Ядро дорзальной железы лежит кзади от ядер субвентральных желез. Спиккулы равные или почти равные и сходные по форме. Рулек обычно имеется. Хвостовые крылья, как правило, отсутствуют. Имеется хорошо или слабо выраженная преанальная присоска, лишенная хитинового ободка. Самки дидельфные. Вульва позади середины тела. Яйцекладущие. Яйца без сформированных личинок.

Паразиты круглоротых, рыб, амфибий, рептилий.

Типичное и единственное семейство *Cucullanidae* Cobbold, 1864.

Диагноз надсемейства *Gnatostomoidea* superfam. nov.

Cucullanata с 4—6 одноядерными пищеводными железами (лемнискообразными органами, по Головину, 1954). Имеются большие трехлопастные псевдолябии. Стома выражена слабо. Передний конец ограничивается посредством резкой перетяжки от основной части тела, образуя своеобразные головные вздутия.

Пищевод с очень слабо выраженным делением на мышечную и железистую части. Спиккулы разные или равные по длине. Вульва чаще расположена близ заднего конца тела. Яйцекладущие. Яйца без сформированных личинок.

Паразиты рыб, рептилий и млекопитающих.

Типичное и единственное семейство *Gnathostomatidae* Railliet, 1895 emend. Nicoll, 1927.

Диагноз надсемейства *Pseudaliidoidea* superfam. nov.

Strongylata. Губы и псевдолябии на головном конце не развиты или совершенно отсутствуют. Хвостовая бурса выражена умеренно, слабо или совсем отсутствует. У некоторых форм задняя часть самца у основания бursy скелетирована мощно развитым опорным аппаратом (теломоном, «аркати»). Спиккулы губчатые. Рулек сложный или простой.

Гетероксенные. Развитие происходит с участием моллюсков и, возможно, кольчатых червей.

Паразиты наземных и морских млекопитающих.

Типичное семейство *Pseudaliidae* Railliet, 1916.

В связи с обоснованием нами нового подотряда *Cucullanata* и, следовательно, выводом кукулланид из подотряда *Camallanata* несколько изменяются диагнозы этого подотряда и диагнозы надсемейства *Camallanoidea*.

С обоснованием надсемейства *Pseudaliidoidea* некоторые изменения произошли также и в диагнозе надсемейства *Metastrongyloidea*. Однако измененных диагнозов указанных таксонов в тексте мы не приводим. Они будут помещены в определительной таблице.

Таблица для определения отрядов, подотрядов и надсемейств нематод подкласса *Secernentea*

1(28) Имеются три, две или шесть губ. Иногда губы отсутствуют. Часто имеются псевдолябии (подотряд *Spirurata*). Вентро-латеральные сосочки отсутствуют или имеются. Стиллет отсутствует. Пищевод без вальвулярного бульбуса, состоит обычно из двух отделов: переднего мышечного и заднего железистого. У некоторых форм железистая часть незначительная или полностью отсутствует. Экскреторная система обычно П-образная. У самца две спиккулы. Бурсы с ребрами никогда нет. Самки чаще всего дидельфные, иногда количество маток больше двух (до 32). Развитие гетероксенное (некоторые виды «потеряли» промежуточного хозяина). Паразиты позвоночных. Отряд *Spirurida* Chitwood, 1933.

2(9) Пищеводные железы одноядерные. Живородящие или яйцекладущие. Развитие гетероксенное. Промежуточные хозяева (ракообразные и иногда моллюски) связаны с водной средой. Паразиты позвоночных.

3(6) Пищевод целиком мышечный или с очень слабым делением на мышечную и железистую части. Яйцекладущие. Яйца без личинок. Развитие гетероксенное. Промежуточные хозяева — ракообразные, моллюски. Эмбриональное развитие происходит во внешней среде (вода). Паразиты круглоротых, рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Подотряд *Cucullanata* subord. nov.

4(5) Развитые губы и псевдолябии отсутствуют. Стома хорошо развита. Надсемейство *Cucullanoidea* Ivashkin, 1961.

5(4) Имеются большие трехлопастные псевдолябии. Стома выражена слабо. Надсемейство *Gnatostomoidea* superfam. nov.

6(3) Пищевод состоит из двух частей — передней (мышечной) и задней (железистой). Живородящие. У личинок имеются крупные кармановидные фазмиды. Развитие гетероксенное. Промежуточные хозяева ракообразные. Паразиты позвоночных, преимущественно рыб. Подотряд *Camallanata* Chitwood, 1936.

7(8) Стома обычно хорошо развита. Вульва расположена у середины тела. Надсемейство *Gnatostomoidea* superfam. nov.

8(7) Стома слабо развита. Вульва у взрослых самок обычно облитерирована. Надсемейство *Dracunculoidea* Cameron, 1934.

9(2) Пищеводные железы многоядерные. Личинки с поровидными фазмидами. Яйцекладущие (яйца с личинками или без них) или живородящие.

10(15) Имеется обычно три крупные губы. Пищевод цилиндрический, иногда с небольшим расширением на заднем конце. Железистая часть его представлена в виде желудочка, который находится между пищеводом и кишечником. У ряда видов желудочек отсутствует. Яйца многослойной и плотной скорлупой, при откладке не содержат личинок. Эмбриональное развитие происходит во внешней среде. Гетероксенные, реже моноксенные. Паразиты всех классов позвоночных. Подотряд *Ascaridata* Skrjabin, 1915.

11(14) Головной конец снабжен тремя губами.

12(13) Пищевод цилиндрический. Железистый желудочек чаще всего имеется. Слезные отростки желудочка и кишечника (для многих форм те и другие) присутствуют. Гетероксенные. Промежуточные хозяева кольчатые черви, ракообразные. Паразиты преимущественно водных позвоночных. Надсемейство *Anisakoidea* Mosgovoy, 1950.

13(12) Пищевод цилиндрический. Желудочек и кишечник отсутствуют. У самцов иногда имеется преклоакальная присоска. Моноксенные паразиты позвоночных, преимущественно сухопутных. Надсемейство *Ascaridoidea* Railliet et Henry, 1915.

14(11) Губы на головном конце отсутствуют или очень сильно редуцированы. Пищевод короткий, простой и цилиндрический, или короткий и разделенный на две части (мышечную и железистую). Преклоакальная присоска имеется или отсутствует. Развитие неизвестно. Паразиты рыб, амфибий, птиц и млекопитающих. Надсемейство *Seuratoidea* Chabaud, Campana-Rouget et Brigoo, 1959*.

* Диагноз, данный Шабо с соавторами (1959), настолько несовершенен, что требует дополнительной доработки.

- 15(10) Имеются две псевдолябли и иногда дорзальные и вентральные губы, или губы и часто псевдолябли отсутствуют. Пищевод типично разделен на переднюю мышечную и заднюю железистую части. Яйцекладущие или живородящие. Гетероксенные. Промежуточные хозяева членистоногие.
- 16(17) Рот обычно простой, без губ. Иногда имеются псевдолябли. Задний отдел кишечника иногда атрофирован. Вульва почти всегда расположена в области пищевода. Яйцекладущие или живородящие. Паразиты кровеносной и лимфатических систем, соединительной ткани и замкнутых полостей позвоночных (кроме рыб)... Подотряд *Filariata* Skrjabin, 1915.
- 17(16) Имеются псевдолябли и иногда вентральные и дорзальные губы. Позади ротовой полости находится фаринкс, часто хитинизированный. Яйцекладущие. Яйца содержат сформированную личинку. Паразиты всех классов позвоночных... Подотряд *Spirurata* Railliet, 1914.
- 18(19) Псевдолябли отсутствуют или развиты слабо. Имеется небольшая ротовая капсула... Надсемейство *Thelazioidea* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949.
- 19(18) Псевдолябли хорошо развиты, лопастные или цельные. Если они не развиты, то имеется резко выраженный половой диморфизм.
- 20(21) Головной конец тела снабжен канатиками, роговидными придатками или гомологичными им образованиями... Надсемейство *Acuarioidea* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949.
- 21(20) Головной конец тела лишен канатиков, роговидных придатков или гомологичных им образований.
- 22(23) Ротовая капсула сильно редуцирована. Псевдолябли цельные, нелопастные. Позади них часто наблюдается надвигающийся вперед кутикулярный воротничок, либо снабженное зубами или лишенное их вздутие. У некоторых перисто надрезанные выступы псевдоляблей... Надсемейство *Physalopteroidea* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949.
- 23(22) Ротовая капсула развита, обычно хитинизирована, иногда с зубами. Псевдолябли чаще более или менее лопастные. Кутикулярный воротничок или вздутие позади них отсутствует. Если псевдолябли и губы редуцированы, то имеется резко выраженный половой диморфизм... Надсемейство *Spiruroidea* Railliet et Henry, 1915.
- 24(25) Паразиты млекопитающих. Спикулы неравные, а если равные, то несходные по форме. Обычно живородящие... Надсемейство *Filarioidea* (Weinland, 1858).
- 25(24) Паразиты амфибий, рептилий и птиц и, как исключение, млекопитающих.
- 26(27) Спикулы равные или почти равные, сходные по форме. Яйцекладущие или живородящие. Яйца с личинкой, последняя лишена шипиков на заднем конце тела. Паразиты птиц, реже рептилий и млекопитающих... Надсемейство *Aproctoidea* (Yorke et Maplestone, 1926) Sonin, 1962.
- 27(26) Спикулы различны по длине, а если равные, несходны по форме. Яйцекладущие или живородящие. Яйца с личинками, последняя имеет шипики на переднем и на заднем концах тела. Паразиты амфибий, рептилий и птиц... Надсемейство *Diptotriaenoidea* (Skrjabin, 1915) Sonin, 1962.
- 28(1) Имеется три или шесть губ, редко две, четыре или более шести, либо губы отсутствуют. Пищевод обычно состоит из трех отделов: тела, перешейка и бульбуса или псевдобульбуса иногда булабовидной формы в имагинальной стадии, но с ясно различимыми отделами в личиночной стадии. Экскреторная система H-образная. Самец с одной или двумя спикулами. Хвостовая бурса имеется или отсутствует. Свободноживущие организмы или паразиты растений, беспозвоночных и позвоночных... Отряд *Rhabditida* Chitwood, 1932.
- 29(36) Головной конец без губ или они имеют рудиментарный характер. [У *Metastrongyloidea* имеются псевдолябли или три (?) губы]. Пищевод лишен обособленного бульбусовидного вздутия, но несколько расширен в заднем конце. Самцы, как правило, имеют хвостовую бурсу с ребрами. Самки яйцекладущие или, значительно реже, живородящие. Развитие моно- или гетероксенное. Паразиты позвоночных... Подотряд *Strongylata* Railliet et Henry, 1913.
- 30(33) Хвостовая бурса обычно несколько редуцирована или полностью отсутствует. Развитие гетероксенное. Паразиты дыхательной или сосудистой системы, а также некоторых замкнутых органов и тканей млекопитающих.

- 31(32) Головной конец снабжен тремя губами или двумя трехлопастными псевдоляблями. Хвостовая бурса относительно хорошо развита, но с атипичными ребрами. Спикулы длинные, нитевидные или короткие, толстые. Гетероксенные. Развитие протых... Надсемейство *Metastrongyloidea* Lanc, 1917.
- 32(31) Губы и псевдолябли на головном конце не развиты или совершенно отсутствуют. Спикулы губчатые. Рулек сложный или простой. Гетероксенные. Развитие происходит с участием моллюсков, полихет. Паразиты наземных и морских млекопитающих... Надсемейство *Pseudalioidae* superfam. nov.
- 33(30) Хвостовая бурса мощно развита, снабжена ребрами. Развитие моноксенное. Паразиты пищеварительного тракта, редко дыхательной системы (*Syngamidae*) или тканей (*Stephanuridae*) позвоночных.
- 34(35) Имеется ротовая капсула с резко хитинизированными стенками. Паразиты органов пищеварения, редко дыхательных путей или тканей... Надсемейство *Strongyloidea* Weinland, 1858.
- 35(34) Ротовая капсула либо отсутствует, либо слабо развита, причем лишена резко хитинизированных стенок. Паразиты органов пищеварения, реже дыхания... Надсемейство *Trichostrongyloidea* Cram, 1927.
- 36(29) Имеется 6, 4, 3, 2, 0 или более 6 губ. Пищевод состоит из трех частей: тела, перешейка и бульбуса или псевдобульбуса. Хвостовой бурсе с ребрами нет. Развитие обычно моноксенное, редко (надсемейство *Subuluroidea*) гетероксенное. Свободноживущие организмы, паразиты растений, беспозвоночных и позвоночных.
- 37(38) Пищевод снабжен бульбусом с жевательными пластинками или псевдобульбусом. Самец по размерам и форме резко отличается от самки. Спикулы две (одна) или самцы без спикул. Развитие моноксенное или (надсемейство *Subuluroidea*) гетероксенное с участием насекомых. Паразиты позвоночных и членистоногих... Подотряд *Oxyurata* Skrjabin, 1923.
- 38(37) Пищевод имеет характерное расширение в виде бульбуса не только в задней части, но и в передней. Развитие моноксенное. У некоторых форм, паразитирующих у млекопитающих (представители семейства *Strongyloidea*), происходит чередование двух поколений — свободноживущего и паразитического. Свободноживущие либо паразиты растений, беспозвоночных и позвоночных... Подотряд *Rhabditata* Chitwood, 1933.
- 39(40) Пищевод состоит из обособленного переднего утолщенного мышечного отдела, внутренняя поверхность которого имеет хитинизированную выстилку среднего отдела (перешеек), лишенного хитинизированного слоя и заднего закругленного бульбуса, снабженного клапаным аппаратом. Спикул одна или две, изредка спикула отсутствует... Надсемейство *Atractoidea* Skrjabin et Schikhobalova, 1951.
- 40(39) Пищевод иной, не атрактоидной структуры.
- 41(44) У самцов мощно развита преклоакальная мускулатура, формирующая либо присоску, обрамленную хитиновым ободком, либо псевдоприсоску, лишенную хитинового ободка. Имеются две спикулы равной или неравной величины.
- 42(43) Преклоакальная присоска обрамлена хитинизированным кольцом. Ротовая капсула либо отсутствует, либо слабо развита, зубовидные элементы в ней отсутствуют... Надсемейство *Heterakioidea* Chabaud, 1957.
- 43(42) Имеется преклоакальная удлиненно-овальная псевдоприсоска, лишенная хитинизированного ободка. Ротовая капсула ясно выражена, вооружена зубовидными элементами... Надсемейство *Subuluroidea* Travassos, 1930.
- 44(41) Присоска или псевдоприсоска отсутствуют.
- 45(46) Имеется одна спикула, реже спикула отсутствует... Надсемейство *Oxyuroidea* Railliet, 1916.
- 46(45). Имеются две спикулы... Надсемейство *Cosmoceroidea* Skrjabin et Schikhobalova, 1951.

Примечание: В таблицу не вошли надсемейства *Oxyascarioidea*, *Kathlanioidae* и *Rhabditoidea*, диагнозы которых требуют дополнительного уточнения.

Мы изложили свои взгляды на положение промежуточных хозяев в эволюции паразитических нематод подкласса *Secernentea* и нашли воз-

можным с эколого-биологических позиций пересмотреть зоологическую систему указанного подкласса и, на уровне крупных таксонов, внести в нее некоторые изменения.

Система нематод подкласса *Secernentea*,
паразитирующих у позвоночных (по Скрыбину и Ивашкину, 1968)

Тип *Nemathelminthes* Schneider, 1873

Подтип *Nemathelmintha* Skrjabin et Schulz, 1940

Класс *Nematoda* Rudolphi, 1808

Подкласс *Secernentea* (Linstow, 1905) Dougherty, 1958

Отряд *Spirurida* Chitwood, 1938

Подотряд *Spirurata* Railliet, 1914

Надсемейство *Spiruroidea* Railliet et Henry, 1915

Семейства: *Spiruridae* Oerley, 1885

Habronematidae Ivaschkin, 1961

Hedruridae Railliet, 1916

Histioccephalidae Skrjabin, 1941

Salobrellidae Freitas, 1941

Tetrameridae Travassos, 1914

Надсемейство *Acuarioidae* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949

Семейства: *Acuariidae* Seurat, 1913

Schistorophidae Skrjabin, 1941

Streptocaridae Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1965

Надсемейство *Physalopteroidea* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949

Семейства: *Physalopteridae* Leiper, 1908

Proleptidae E. Skriabina, 1968

Надсемейство *Thelazioidea* Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949

Семейства: *Thelaziidae* Skrjabin, 1915

Crassicaudidae Skrjabin et Andreeva, 1934

Desmidocercidae Cram, 1927

Gongylonematidae Sobolev, 1949 in Skrjabin, Sobolev, Schikhobalova, 1949

Pneumospiruridae Wu et Hu, 1938

Rhabdochondidae Skrjabin, 1946

Rictularidae Railliet, 1916

Spinitectidae Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1967

Подотряд *Ascaridata* Skrjabin, 1915

Надсемейство *Ascaridoidea* Railliet et Henry, 1915

Семейства: *Ascarididae* Baird, 1853

Ascaridiidae Skrjabin et Mosgovoy, 1953

Надсемейство *Antsakoidae* Mosgovoy, 1950

Семейства: *Antsakidae* Skrjabin et Karokhin, 1945

Angusticaecidae Mosgovoy, 1950

Goeziidae Skrjabin et Karokhin, 1945

Heterocheilidae Railliet et Henry, 1915

Надсемейство *Seuratoidea* Chabaud, Campana-Rouget et Brigoo, 1959

Семейство *Seuratidae* (Hall, 1916) Railliet, 1916

Подотряд *Camallanata* Chitwood, 1936

Надсемейство *Camallanoidea* Travassos, 1920

Семейство *Camallanidae* Railliet et Henry, 1915

Надсемейство *Dracunculoidea* Cameron, 1934

Семейства: *Dracunculidae* Leiper, 1912

Anguillicolidae Yamaguti, 1935

Tetanonematidae Skrjabin et Schikhobalova, 1948

Подотряд *Cucullanata* subord. nov.

Надсемейство *Cucullanoidea* Ivaschkin, 1962

Семейство *Cucullanidae* Cobbold, 1864

Надсемейство *Gnathostomatoidea* superfam. nov.

Семейство *Gnathostomatidae* Railliet, 1895, emend Nicoll, 1927

Подотряд *Filarata* Skrjabin, 1915

Надсемейство *Filaroidea* (Weinland, 1858)

Семейства: *Filariidae* Cobbold, 1879

Dipetalonematidae Wehr, 1935

Setariidae (Yorke et Maplestone, 1926)

Skrjabin et Schikhobalova, 1945

Stephanofilaridae Wehr, 1935

Надсемейство *Aproctoidea* (Yorke et Maplestone, 1926) Sonin, 1962—1963

Семейства: *Aproctidae* (Yorke et Maplestone, 1926)

Skrjabin et Schikhobalova, 1945

Splendidofilaridae (Chabaud et Choquet, 1953)

Sonin, 1962—1963

Надсемейство *Diplotrienoidea* (Skrjabin, 1915) Sonin, 1962—1963

Семейства: *Diplotrienidae* (Skrjabin, 1915) Anderson, 1958

Oswaldofilaridae (Chabaud et Choquet, 1953)

Sonin, 1966

Отряд *Rhabditida* (Oerley, 1880) Chitwood, 1933

Подотряд *Rhabditata* Chitwood, 1933

Надсемейство *Rhabditoidea* Travassos, 1920

Семейства: *Rhabditidae* Oerley, 1880

Angiostomatidae Blanchard, 1895

Cylindrocorporidae Goodey, 1939

Rhabdiasidae Railliet, 1916

Strongyloididae Chitwood et McIntosh, 1934

Подотряд *Oxyurata* Skrjabin, 1923

Надсемейство *Oxyuroidea* Railliet, 1916

Семейства: *Oxyuridae* Cobbold, 1864

Heteroxynematidae Skrjabin et Schikhobalova, 1951

Syphacidae Skrjabin et Schikhobalova, 1951

Надсемейство *Atractoidea* Skrjabin et Schikhobalova, 1951

Семейства: *Atractidae* Travassos, 1919

Crossocephalidae Skrjabin, 1948

Cruziidae Travassos, 1917

Haplodontophoridae Skrjabin et Schikhobalova, 1948

Labiduridae Thapar, 1925

Schrankianidae Freitas, 1959

Travnematidae Skrjabin, Schikhobalova et

Lagodovskaja, 1953

Надсемейство *Cosmoceroidea* Skrjabin et Schikhobalova, 1951

Семейства: *Cosmocercidae* Travassos, 1925

Gyrinicolidae Yamaguti, 1938

Lauroiidae Freitas, 1956

Надсемейство *Heterakidoidea* Chabaud, 1957

Семейства: *Heterakidae* Railliet et Henry, 1914

Aspidoderidae Freitas, 1956

Spinicaudidae Skrjabin, Schikhobalova

et Lagodovskaja, 1961

Strongyluridae Freitas, 1956

Надсемейство *Kathlanoidea* Skrjabin, Schikhobalova et

Lagodovskaja, 1964

Семейство *Kathlantidae* Travassos, 1918

Надсемейство *Oxyascaridoidea* Skrjabin, Schikhobalova et

Lagodovskaja, 1964

Семейства: *Oxyascarididae* (Travassos, 1920) Freitas,

1958

Subulascarididae Freitas et Dobbin, 1957

Надсемейство *Subuluroidea* Travassos, 1930

Семейства: *Subuluridae* Yorke et Maplestone, 1926

Maupasiniidae Inglis, 1960

Parasubuluridae Berghe et Vuylsteke, 1938

Подотряд *Strongylata* Railliet et Henry, 1813

Надсемейство *Strongyloidea* Weinland, 1858

- Семейства: *Strongylidae* Baird, 1853
Amidostomatidae Baylis et Daubney, 1926
Ancylostomatidae Looss, 1905
Cloacinidae Travassos, 1919
Diaphanocephalidae Travassos, 1920
Stephanuridae Travassos et Vogelsang, 1933
Syngamidae Leiper, 1912
Trichonematidae Witenberg, 1925
Надсемейство *Metastrongyloidea* Lane, 1917
Семейство *Metastrongylidae* Leiper, 1908
Надсемейство *Pseudaliioidea* superfam. nov.
Семейства: *Pseudaliidae* Railliet, 1916
Crenosomatidae Schulz, 1951
Filaroididae Schulz, 1951
Protostrongylidae Leiper, 1926
Надсемейство *Trichostrongyloidea* Cram, 1927
Семейства: *Trichostrongylidae* Leiper, 1912
Dictyocaulidae Skrjabin, 1941
Heligmosomatidae Cram, 1927
Ollulanidae Skrjabin et Schikhobalova, 1952

По мере развития гельминтологии улучшалась и совершенствовалась система гельминтов, в том числе и паразитических нематод. Первоначально она базировалась только на морфологических данных, затем стали широко использоваться материалы по биологии гельминтов, эпизоотологии и эпидемиологии гельминтозов. В будущем безусловно будут учитываться сведения по физиологии, биохимии гельминтов и по иммунологии, которые, так же как и использованные нами в настоящей статье экологические данные, еще более приблизят существующую систему паразитических нематод к естественной.

ЛИТЕРАТУРА

- Высоцкая С. О., Кулачкова В. И. 1953. Гаммазовые клещи как промежуточные хозяева круглых червей. — Докл. АН СССР, 91, № 2: 441—443.
Головкин О. В. 1954. Нематоды-гнатостоматиды и особенности их биологии. Канд. дисс. М.
Долямура С. Л. 1942. В кн. «Определитель паразитических нематод», т. III. Стронгиляты. Изд-во АН СССР, стр. 738—783.
Ивашкин В. М. 1961а. Биологические особенности спирурат. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11: 59—91.
Ивашкин В. М. 1961б. К перестройке системы нематод подотряда спирурат. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11: 95—97.
Ивашкин В. М. 1961в. К систематике нематод подкласса *Phasmodia* Chitwood et Chitwood, 1933. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11: 115—117.
Ивашкин В. М. 1966. К филогении паразитических нематод. — Изв. АН СССР, серия биол., № 6: 881—882.
Мозговой А. А. 1953. К изучению филогенетических связей и путей эволюции аскаридат. — В сб.: «Работы по гельминтологии». Изд-во АН СССР, стр. 422—431.
Мозговой А. А., Попова Т. И., Семенова М. К. 1965. К расчленению цикла развития нематоды *Synhlmanthus brevicaudatus* (Dujardin, 1845) — паразита голенастых птиц и пресноводных рыб. — Докл. АН СССР, 162, № 3: 719—720.
Морозов Ю. Ф. 1960. К биологическому циклу *Rictularia amurensis* Schulz, 1927 (*Nematoda: Rictulariidae*). Гельминтологический сборник к 50-летию Горьковского пед. ин-та, стр. 17—28.
Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. I. Изд-во АН СССР: 479 стр.
Попова Т. И. 1953. К изучению экологии нематод надсемейства *Strongyloidea* Weinland, 1858. В сб.: «Работы по гельминтологии». Изд-во АН СССР, стр. 552—558.
Скрябин К. И. 1941. О филогенетической взаимосвязи нематод подкласса *Phasmodia*. — Зоол. ж., вып. 3: 327.
Скрябин К. И. 1946. Строительство советской гельминтологии. Изд-во АН СССР, стр. 75—90.
Соболев А. А. 1947. Спирулаты домашних и охотничье-промысловых животных. Докт. дисс. Моск. вет. академия.

- Сонин М. Д. 1962—1963. Перестройка системы нематод подотряда *Flariata* Skrjabin, 1915. — Helminthologia, 4, 1—4: 485—494.
Шульц Р. С. 1951. Филогенез нематод подотряда стронгилят и перестройка системы *Metastrongyloidea*. — Докл. АН СССР, нов. серия, 80, № 2: 293—296.
Баер J. G. 1947. Les helminthes parasites des vertebres. Relations phylogéniques entre leur evolution et celle de leurs hotes. I Coloq. franco-suisse. Besançon, p. 99—113.
Баер J. G. 1952. Ecology of animal parasites. Illinois Press. Urbana, 224 p.
Baylis H. A. 1923. On the Classification of the *Ascaridae*. III — Parasitology. Cambridge, 15, 3: 223—232.
Daylis H. A. 1938. Helminths and Evolution. In de Beer: Evolution. Essays, aspect of evolutionary biology. Oxford, p. 249—270.
Cameron T. W. M. 1950. Parasitology and evolution. — Trans. Roy. Soc. Canada, 44, Sect. 5: 1—20.
Cameron T. W. M. 1952. Parasitism, Evolution und Phylogenie. Endeavour II, p. 193—199.
Cameron T. W. M. 1956. Parasites and parasitism. Nethuen, London.
Cameron T. W. M. 1964. Host specificity and evolution of helminthic parasites. — Advances in parasitology, 2: 1.
Chabaud A. G. 1950. Cycle évolutif de *Synhlmantus* (*Desportesius*) *spinulatus* (*Nematoda, Acuariidae*). — Ann. Parasit., 25: 150—166.
Chabaud A. G. 1954. Sur le cycle évolutif des Spirurides et des nematodes ayant une biologie comparable. Valeur systematique des caracteres biologiques. — Ann. Parasit., 29, 1—2: 42—88; 3: 206—249; 4—5: 359—425.
Chabaud A. G. 1955a. Essai d'interpretation phyletique des cycles évolutifs chez nematodes parasites de vertebres. Conclusions taxonomiques. — Ann. Parasit., 30, 1—2: 83—126.
Chabaud A. G. 1955b. Valeur des caracteres biologiques pour la systematique des Nematodes Spirurides. — Vie et Milieu, 5: 299—309.
Chabaud A. G. 1957a. Specificite parasitaire chez les nematodes parasites de vertebres. First symposium on host specificity among parasites of vertebres. Neuchatel: 230—242.
Chabaud A. G. 1957b. Sur la systematique des nematodes du sousordre des Ascaridina parasites des vertebres. — Bull. Soc. Zool. Fr., 82: 243.
Chabaud A. G., Brigoo E. R. 1964. L'endemisme chez les helminths de Madagascar. — C. R. Soc. Biogeogr., 356: 3.
Chabaud A. G., Campana-Rouget Y., Brigoo E. R. 1959. Les nematodes *Seuratoidea* nov. supfam. et l'origine des *Spirurida*. — C. R. Acad. Sci., 248: 1449—1451.
Chabaud A. G., Campana-Rouget Y., Brigoo E. R. 1960. Les nematodes *Seuratoidea*. — Ann. Parasitol. hum. et comp., 35, 3: 316—346.
Chitwood B. G. 1950. Nemic relationships. Chapt. 13. In: An Introduction to Nematology. Baltimore, 2d Ed.: 191—205.
Dougherty E. G. 1951. Evolution of zooparasitic groups in the Phylum *Nematoda*, with special reference to host-distribution. — J. Parasitol., 37: 353—378.
Hyman L. H. 1951. The Invertebrates: acanthocephala, aschelminthes and entoprocta (vol. 3), McCrow-Hill, New York, p. 573.
Ingilis W. G. 1965. Patterns of evolution in Parasitic Nematodes. Third Symp. Brit. Soc. Parasit. Oxford, p. 79—123.
Margolis L., Butler T. H. 1954. An unusual and heavy infection of a prawn, *Pandalus borealis* by a nematode, *Contracaecum* spec. — J. Parasitol., 40: 649—655.
Osche G. 1958. Beiträge zur Morphologie, Oecologie und Phylogenie der *Ascaridoidea* (*Nematoda*). Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt. — Z. Parasitenkunde, 18: 479—572.
Osche G. 1963. Morphological, biological and ecological considerations in the phylogeny of parasitic nematodes. In the lower metazoa, comparative biology and phylogeny. Cambridge Univ. Press. London, p. 283—302.
Sprent J. F. A. 1954. The life cycles of nematodes in the family *Ascarididae* Blanchard, 1896. — J. Parasitol., 40: 608.
Sprent J. F. A. 1962. The Evolution of *Ascaridoidea*. — J. Parasitol., 48: 818.
Yamaguti S. 1961. Systema helminthum, pt. II, vol. III. The nematodes of vertebres. New York — London, 1261 p.

В. Е. СУДАРИКОВ

О ГЕОГРАФИЧЕСКОМ РАСПРОСТРАНЕНИИ ТРЕМАТОД
ОТРЯДА *STRIGEIDIDA*

Трематоды, объединяемые ныне в отряд *Strigeidida*, являются обширной группой паразитов рептилий, птиц и млекопитающих, широко распространенной по земному шару. Они зарегистрированы на всех материках, за исключением Антарктиды. Не исключено, что они могут быть встречены и на этом континенте среди паразитов пингвинов. Сведения об этой группе трематод обобщены в отечественных и зарубежных монографиях (Dubois, 1938, 1953; Судариков, 1959, 1960а, б, 1961), что позволяет дать краткий анализ особенностей географического распространения ее представителей.

Работы зоогеографического направления занимают в мировой гельминтологической литературе весьма скромное место. Чаще всего в отечественных паразитологических работах эти вопросы освещаются в плане зоогеографического районирования паразитов животных территории СССР. Это направление применительно к паразитам рыб было начато В. А. Догелем (1941, 1947) и продолжается его учениками (Полянский, 1958; Шульман, 1958, и др.). В гельминтологической литературе обобщенные данные о распространении гельминтов отдельных групп позвоночных по различным зонам территории СССР встречаются в работах М. М. Левашова (1950а, б), И. Е. Быховской-Павловской (1959, 1962), С. М. Асадова (1960) и других.

Длительное время гельминты были вне сферы интересов зоогеографов. В начале текущего века Иеринг (Ihering, 1902) в работе «Гельминты, как вспомогательное средство при зоогеографическом исследовании» обращает внимание на важность знаний о распространении гельминтов и их хозяев при решении зоогеографических проблем. В этой и более ранней своей работе 1891 г. он пытается, используя паразитологические данные, решить вопрос о происхождении фауны Южной Америки. Но метод Иеринга (термин предложен Догелем) не получил должного развития.

Заслуга в развитии зоогеографии отдельных групп гельминтов принадлежит советским ученым. Наиболее полно эти вопросы рассматриваются в работах А. А. Соболева (1947, 1957, 1958а, б — на примере нематод подотряда *Spirurata*), А. А. Спасского (1951 — на примере цестод подотряда *Anoplocephalata*), С. Л. Делямуре (1955 — на примере гельминтов ластоногих и китообразных), Т. И. Поповой (1955 — на примере нематод семейства *Strongyloidea*) и В. И. Петровича (1956, 1958 — на примере скребней). Эти вопросы затрагиваются также в работах Ф. Н. Морозова (1952), А. А. Мозгового (1953), В. И. Фрезе (1964, 1965), Е. С. Артюха (1966), В. С. Сударикова (1965) и других.

Работами советских авторов убедительно доказано, что распространение гельминтов по территориям и акваториям, так же как и распростра-

нение свободноживущих организмов, подчинено определенным законам. Естественно, что факторы расселения гельминтов иные, чем у их хозяев. Теперь вряд ли у кого-нибудь может возникнуть сомнение в том, что в список организмов, характеризующих ту или иную зоогеографическую область, должны быть включены и гельминты.

Стригениды являются материковыми формами. Исключение составляет лишь вид *Braunina cordiformis* от ластоногих, который может быть отнесен к морским гельминтам. С оговорками к последним могут быть отнесены также *Cardiocephaloides brandesii* и виды рода *Cardiocephalus*, паразитирующие у морских птиц.

Сведения о географическом распространении стригенид даются нами по материалу, опубликованному в XVI—XIX томах монографии «Трематоды животных и человека». Для своего анализа мы пользуемся данными о 83 родах и 350 видах. Роды и виды, правомочность которых вызывает сомнение, во внимание нами не принимались.

Ареалы видов этого отряда приурочены к зоогеографическим областям, а не к материкам. Так, например, очень трудно провести границу между фауной стригенид Европы и Азиатской части СССР. В то же время фауна трематод этого отряда Азиатской части Союза сильно отличается от таковой Юго-Восточной Азии. Фауна стригенид Северной Африки близка фауне Евразии и далека от фауны Экваториальной Африки. Стригениды Северной Америки имеют много общего с трематодами Евразии и резко отличаются от стригенид Мексики и других территорий Центральной Америки. Эти факты говорят о том, что при изучении географии трематод рассматриваемого отряда следует исходить из границ зоогеографических областей, а не материков. К аналогичному выводу пришел А. А. Спасский (1950), анализируя географическое распространение цестод подотряда *Anoplocephalata*. Поэтому свои рассуждения мы ведем применительно к зоогеографическим областям и подобластям. Сходство фауны стригенид отдельных областей устанавливается нами путем выявления общих родов и видов. Очень мало для такого сравнения дают роды и виды, распространенные в 6 или 5 зоогеографических областях (гекса- и пентарегиональные роды и виды). Поэтому наша аргументация строится преимущественно на особенностях распространения моно- и трирегиональных родов и видов.

ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ
ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ СТРИГЕНИД

Подавляющее число видов стригенид обнаружено в умеренном поясе Северного полушария. Все остальные случаи обнаружения падают на тропический пояс. И лишь единичные находки стригенид были сделаны за Северным полярным кругом и к югу от Южного тропика.

Если нанести на карту мира места обнаружения отдельных видов стригенид, то можно убедиться, что многие крупные районы земной поверхности окажутся свободными от стригенид. Часть из этих «белых пятен» следует отнести за счет слабой изученности отдельных территорий.

Распространение стригенид приурочено к бассейнам рек или крупных водоемов и морскому побережью. Главнейшими станциями этих трематод являются плавни в дельтах рек, зоны лесов и степей. В тундру стригениды проникают вместе со своими хозяевами из более южных районов. Вопрос о том, в какой мере тундра является зоной заражения для стригенид, еще не разрешен. Свободны от стригенид зоны пустынь и высокогорные районы. Наиболее северной находкой является обнаружение Г. С. Марковым (1941) вида *Diplostomum spathaceum* у черноголового

Таблица 1
Современное распределение семейств и подсемейств стригендид по зоогеографическим областям

Семейство	Подсемейство	Зоогеографические области *					
		I	II	III	IV	V	VI
<i>Strigeidae</i>	<i>Strigeinae</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Codonocephalinae</i>	+	—	+	—	+	+
	<i>Cotylurinae</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Pseudapatemoninae</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Diplostomatidae</i>	<i>Diplostomatinae</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Crassiphialinae</i>	+	+	+	+	+	+
		+	+	+	+	+	+
<i>Alariidae</i>	<i>Alariinae</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Fibricolinae</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Proterodiplostomatidae</i>	<i>Proterodiplostomatinae</i>	+	+	+	+	+	+
	<i>Massoprostatinae</i>	—	—	—	+	+	—
	<i>Polycotylinae</i>	+	+	+	+	+	—
		+	+	+	+	+	—
<i>Ophiodiplostomatidae</i>	<i>Ophiodiplostomatinae</i>	+	+	+	+	+	—
	<i>Proalarioidinae</i>	—	—	—	—	+	—
		—	+	+	—	—	—
<i>Bolbocephalodidae</i> <i>Duboisicellidae</i> <i>Cyathocotylidae</i>	<i>Bolbocephalodinae</i>	—	+	+	—	+	—
	<i>Duboisicellinae</i>	—	—	+	—	—	—
	<i>Cyathocotylinae</i>	—	+	+	—	+	—
	<i>Mühlinginae</i>	—	+	—	—	—	—
		—	+	+	—	+	—
<i>Prohemistomatidae</i>	<i>Prohemistomatinae</i>	+	+	+	+	+	—
	<i>Prosostephaninae</i>	—	+	+	—	—	—
	<i>Gogateinae</i>	—	+	+	—	—	—
		+	+	+	+	+	—
<i>Brauninidae</i>	<i>Braunininae</i>	—	—	+	—	+	—
		—	—	+	—	+	—

* Зоогеографические области: I — Эфиопская; II — Индо-Малайская; III — Палеарктическая; IV — Неарктическая; V — Неотропическая; VI — Австралийская.

хохотуна в губе Безымянная на островах Новая Земля. Самым южным видом стригендид является вид *Fibricola sarcophili*, описанный Сандерсом (Sanders, 1957) от сумчатого дьявола с о. Тасмания.

К настоящему времени стригендиды зарегистрированы в Эфиопской, Восточной, Палеарктической, Неарктической, Неотропической и Австралийской зоогеографических областях. Они не найдены на Мадагаскаре, на Больших Зондских островах (за исключением единичной находки *Cyathocotyle crocodili* Yamaguti, 1954 от крокодила с о. Сулавеси), на

о. Новая Гвинея, на островах Океании, Новой Зеландии, на западе и юге Южной Америки, в Антарктиде.

Распространение семейств и подсемейств стригендид. Из десяти семейств, объединяемых ныне в отряд *Strigeidida*, только два (*Bolbocephalodidae* и *Duboisicellidae*) эндемичны. Оба семейства состоят из одного монотипического рода. Семейство *Bolbocephalodidae* обосновано для аберрантных, сильно видоизмененных стригеат, адаптированных к паразитизму в толще кишечной стенки птиц. Единственный вид этого семейства *Bolbocephalodes intestiniforax* встречается только в бассейне Средиземного моря. Семейство *Duboisicellidae* представлено своеобразным паразитом американских сумчатых — *Duboisicella prolobo* и эндемично для Неотропической области. Но не всегда монотипичность рода и эндемизм связаны между собой. Семейство *Brauninidae* также представлено единственным, монотипическим родом, но не эндемично. Единственный представитель этого семейства — своеобразный паразит дельфинов *Braunina cordiformis* Wolf, 1903 — найден в бассейне Средиземного моря и у берегов Флориды и Панамы и в Черном море. Остальные семь семейств стригендид имеют полирегиональное распространение.

Семейства, имеющие в своем составе крупные роды, гексарегинальны, их представители встречаются во всех шести названных выше зоогеографических областях. К таким семействам принадлежат *Strigeidae*, *Diplostomatidae* и *Alariidae*. Представители более мелких семейств имеют и более узкое распространение (табл. 1).

Распространение родов и видов стригендид. Из 83 родов стригендид 50 или около 60% являются монорегиональными родами, т. е. приуроченными к одной из зоогеографических областей (табл. 2).

Таблица 2
Распределение монорегиональных родов стригендид по зоогеографическим областям

Зоогеографическая область	Зарегистрировано родов			Зоогеографическая область	Зарегистрировано родов		
	всего	из них монорегиональных			всего	из них монорегиональных	
		число	%			число	%
Эфиопская . . .	19	5	26,3	Неоарктическая	35	10	28,6
Восточная	26	5	19,2	Неотропическая	39	17	43,6
Палеарктическая	41	11	26,8	Австралийская	10	2	20,0

Монорегиональные роды, как правило, являются и монотипическими родами. Так, из 50 монорегиональных родов стригендид монотипичных 36, т. е. 72%, 12 родов имеют в своем составе по два вида, 1 род — три и 1 род — четыре вида (табл. 3). Подобная закономерность была подмечена А. А. Соболевым для нематод подотряда *Spirurata*. А. А. Соболев (1947) указывал, что значительная часть родов, распространение которых ограничено пределами одного материка, монотипична.

Оставшиеся 33 рода из 83 являются би- и полирегиональными родами, в их числе: бигеональных — 8 родов (9,6%), трирегиональных — 9 (10,8%), тетрарегиональных — 7 (8,4%), пентарегиональных — 5 (6,0%) и гексарегинальных — 4 рода (5,0%).

Если отбросить моно- и бигеональные роды, то окажется, что 25 из 83 широко распространены, встречаются на территории трех и более зоогеографических областей. В этих родах сосредоточен 271 вид из 350 видов

отряда. Говоря о нематодах отряда *Spirurata*, А. А. Соболев (1947) писал: «...Основная масса спирурат принадлежит к относительно небольшой, но широко распространенной группе родов». Эта же закономерность справедлива и для стригенид, что иллюстрируется данными табл. 4.

Полпрегиональные роды, как правило, являются крупными родами, с большим числом видов. Например, пента- и гексарегиональные роды являются самыми крупными родами во всем отряде *Strigeidida*. Они охватывают 165 видов, что составляет около 47% от общего числа зарегистрированных видов стригенид. Но есть и исключения из этого правила. Монотипический род *Bolbophorus* встречается в трех областях. Трирегиональными родами являются также роды *Nematostrigea* и *Pharyngostomum*, в составе которых всего по два вида.

Таблица 3

Список монорегиональных родов стригенид и их распространение по зоогеографическим областям

Род	Зоогеографические области *					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Adenodiplostomum</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Archaeodiplostomum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Australapatemon</i>	—	—	—	—	—	+
<i>Austrodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Bolbocephalodes</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Cercocotyle</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Chabastrigea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Cheloniodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Codonocephalus</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Crassiphiala</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Cynodiplostomum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Cystodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Didelphodiplostomum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Duboisia</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Duboisella</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Enhydridiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Glossodiplostomoides</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Gogatea</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Harvardia</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Herpetodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Heterodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Lophocycadiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Massoprostatum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Mesodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Mesophorodiplostomum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Mühlingia</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Neogogatea</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Neostrigea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ophiodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Ornithodiplostomum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Paradiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Petalodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pharyngostomoides</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Podospathalum</i>	—	—	—	—	+	—

Таблица 3 (окончание)

Род	Зоогеографические области *					
	I	II	III	IV	V	VI
<i>Polycotyle</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Procyotrema</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Proleithodiplostomum</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Prolobodiplostomum</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Prosostephanus</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Prostrigea</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Proterodiplostomum</i>	—	—	—	—	—	—
<i>Pseudocrocodilicola</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pseudodiplostomum</i>	—	—	—	+	—	—
<i>Pseudhemistomum</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Pulvinifer</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Scolopacitrema</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Serpentostephanus</i>	—	—	+	—	—	—
<i>Sphinctrodiplostomum</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Szidatia</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Tangiella</i>	—	+	—	—	—	—
Итого родов	5	5	11	10	17	2

* Обозначения те же, что и в табл. 1.

Виды этих родов паразитируют у хозяев, широко распространенных по земному шару. Вместе со своими хозяевами получили широкое распространение и гельминты.

Среди стригенид подавляющее большинство составляют монорегиональные виды. Так, из 350 правомочных видов стригенид 312 монорегиональны (около 90%). И только 38 видов встречаются в двух и более зоогеографических областях (табл. 5 и 6).

В распространении монорегиональных видов стригенид можно усмотреть ту же закономерность, которая была замечена А. А. Соболевым на примере спирурат. А. А. Соболев (1947) писал: «...Большинство видов спирурат, во-первых, являются моноконтинентальными по своему распространению, а во-вторых, принадлежат к широко распространенным родам».

На этом примере мы вновь сталкиваемся с закономерностью, которая является общей для гельминтов различных классов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ФАУНЫ СТРИГЕНИД РАЗЛИЧНЫХ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ

Арктогел

Эфиопская область. По современным данным, в области зарегистрировано 19 родов и 36 видов стригенид. Все находки видов сделаны в Восточно-Африканской и Западно-Африканской подобластях, т. е. в тропической зоне африканского материка. Места находок стригенид приурочены преимущественно к бассейнам рек Конго, Замбези и Великих озер. Главнейшими станциями, населенными хозяевами стригенид, являются влажный тропический лес и саванны.

Таблица 4

Распределение полирегиональных родов стригендид по зоогеографическим областям

Год	Зоогеографические области *					
	I	II	III	IV	V	VI
Бирегиональные						
<i>Alloidioplostomum</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Braunina</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Cardiocephaloides</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Crocodylicola</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Gelanocotyle</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Paracoenogonimus</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Proalarioides</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Schwarzitrema</i>	—	—	—	+	+	—
Итого	—	3	5	5	3	—
Трирегиональные						
<i>Alaria</i>	—	—	+	+	+	—
<i>Bolbophorus</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Cyathocotyle</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Holostephanus</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Nematostrigea</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Pharyngostomum</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Pseudapatemon</i>	—	+	+	+	—	—
<i>Pseudoneodioplostomum</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Pseudostrigea</i>	+	+	+	—	—	—
Итого родов	5	6	9	5	1	—
Тетрарегиональные						
<i>Cardiocephalus</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Cotylurus</i>	—	+	+	+	+	—
<i>Fibricola</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Hysteromorpha</i>	—	—	+	+	+	+
<i>Ophiosoma</i>	—	+	+	+	+	—
<i>Prohemistomum</i>	—	+	+	+	+	—
<i>Tylodelphys</i>	+	—	+	+	+	—
Итого	1	3	7	7	7	3
Пентарегиональные						
<i>Apateon</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Apharyngostrigea</i>	—	+	+	+	+	+
<i>Mesostephanus</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Parastrigea</i>	+	+	+	+	+	—
<i>Uvulifer</i>	+	+	+	+	+	—
Итого	4	5	5	5	5	1

Таблица 4 (окончание)

Год	Зоогеографические области *					
	I	II	III	IV	V	VI
Гексарегиональные						
<i>Diplostomum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Neodioplostomum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Posthodioplostomum</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Strigea</i>	+	+	+	+	+	+
Итого	4	4	4	4	4	4

* Обозначения те же, что и в табл. 1.

На территории Эфиопской области нет ни одного эндемичного, семейства стригендид. Из семейств, имеющих полирегиональное распространение, здесь не обнаружены *Cyathocotylidae* и *Ophioplostomatidae*. По современным данным, в области 5 эндемичных родов — *Chabaustrigea*, *Neostrigea*, *Prostrigea*, *Harvardia* и *Prolobodiplostomum*. Из 36 видов стригендид 24 имеют монорегиональное распространение. Интересно, что подавляющее большинство видов являются паразитами дневных и ночных хищников (родов *Cuncuma*, *Buteo*, *Aquila*, *Pseudogyps*, *Theraptorius*, *Strix*, *Neotis*, *Tyto*, *Scotopelia*) и частично голенастых птиц (родов *Dissoura*, *Scopus*, *Ibis*, *Butorides*). Четыре вида описаны от крокодилов и два от млекопитающих. В числе последних эндемичный вид *Prolobodiplostomum garambense* от грызунов и трирегиональный вид от хищников — *Pharyngostomum cor datum*.

Таблица 5

Распределение монорегиональных видов стригендид по зоогеографическим областям

Область	Всего видов	В том числе монорегиональных	%	Область	Всего видов	В том числе монорегиональных	%
Эфиопская	37	26	63,7	Неоарктическая	80	56	70
Восточная	73	60	82,2	Неотропическая	76	62	81,6
Палеарктическая	121	88	72,7	Австралийская	23	20	87

Распределение видов по областям приведено в табл. 6. Наиболее богаты видами роды *Strigea* и *Neodiplostomum*, включающие как полирегиональные формы, так и эндемичные.

Индомалайская, или Восточная область. На территории области зарегистрировано 73 вида 26 родов. Основная масса этих видов обитает в Индийской подобласти, небольшое число в Бирмано-Китайской, Зондской и Филиппинской подобластях. В Целебесской подобласти зарегистрирован только один вид *Cyathocotyle crocodili*, паразитирующий у крокодилов.

Наибольшая часть видов обнаружена в бассейнах Ганга и Ировади, на юго-восточном побережье Китая и на Филиппинских островах. Стациями хозяев стригендид являются в Индийской подобласти низменные равнины и болотистые джунгли в низовье Ганга, в Бирмано-Китайской и Филиппинской подобластях преобладает влажный тропический лес, а также болотистые джунгли.

Фауны стригендид области отличается богатством и своеобразием. Из 73 зарегистрированных видов стригендид 59, или около 81%, составляют

Вид	Зоогеографические области *					
	I	II	III	IV	V	VI
Бирегиональные						
<i>Alaria arisaemoides</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Apharyngostrirea garciai</i>	—	+	+	—	—	—
<i>A. intermedia</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Cardiocephaloides brandesii</i>	—	—	+	+	+	—
<i>Cotylurus brevis</i>	—	—	+	+	—	—
<i>C. communis</i>	—	—	+	+	—	—
<i>C. erraticus</i>	—	—	+	+	—	—
<i>C. flabeliformis</i>	—	—	+	+	—	—
<i>C. pileatus</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Crocodilicola pseudostoma</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Cyathocotyle orientalis</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Diplostomum baeri</i>	—	—	+	+	—	—
<i>D. spathaceum</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Mesostephanus appendiculatus</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Nematostrirea serpens</i>	—	—	+	+	—	—
<i>Neodiplostomum aluconis</i>	+	+	—	—	—	—
<i>N. attenuatum</i>	—	—	+	+	—	—
<i>N. butasturinum</i>	+	+	—	—	—	—
<i>N. conicum</i>	—	—	+	—	+	—
<i>N. paraspithula</i>	—	—	—	+	+	—
<i>N. spathoides</i>	+	—	+	—	—	—
<i>N. tjtense</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Ophiosoma microcephala</i>	—	+	—	—	+	—
<i>Posthodiplostomum minimum</i>	—	—	—	+	+	—
<i>Pseudapatemon mammiliiformis</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Pseudoneodiplostomum bifurcatum</i>	+	—	+	—	—	—
<i>Tylodelphys gavia</i>	—	—	+	+	—	—
Итого	4	7	18	13	7	—
Трирегиональные						
<i>Bolbophorus confusus</i>	+	—	+	+	—	—
<i>Cotylurus cornutus</i>	—	—	+	+	+	—
<i>Neodiplostomum cochleare</i>	+	—	+	+	—	—
<i>N. spathula</i>	—	—	+	+	—	+
<i>Pharyngostomum cordatum</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Strigea sphaerula</i>	+	—	+	+	—	—
Итого	4	1	6	5	1	1
Тетрарегиональные						
<i>Apharyngostrirea cornu</i>	—	+	+	+	+	—
<i>Hysteromorpha triloba</i>	—	—	+	+	+	+
Итого	—	1	2	2	2	1
Пентарегиональные						
<i>Apatemon gracilis</i>	+	+	+	+	+	—
Итого	1	1	1	1	1	—
Гексарегиональные						
<i>Strigea falconis</i>	+	+	+	+	+	+
Итого	1	1	1	1	1	1

* Обозначения те же, что и в табл. 1.

эндемики. Богато представлены в видовом отношении крупные полирегиональные роды — *Strigea*, *Apharyngostrirea*, *Diplostomum*, *Neodiplostomum*, *Uvulifer*, *Pseudoneodiplostomum*, *Cyathocotyle*, *Holostephanus*. Из 26 родов шесть эндемичны: *Glossodiplostomatoides*, *Subuvulifer*, *Mühlingina*, *Gogatea*, *Prosostephanus* и *Tangiella*.

В пределах Индо-Малайской области сосредоточено наибольшее число видов подотряда *Cyathocotylata*. Так богато эта группа не представлена ни в какой другой зоогеографической области. При этом два подсемейства — *Mühlinginae* и *Prosostephaninae* — эндемичны.

Фауна стригидид Восточной области имеет наибольшее сходство с фауной Палеарктики. Эти области имеют 20 общих родов и 9 видов. С Неотропиками — 12 родов и 4 вида.

Палеарктическая область. Выделение Палеарктической области в самостоятельную признается далеко не всеми зоогеографами. Многие рассматривают Палеарктику вместе с Неоарктикой как подобласть обширной Голарктической области. Фауны Евразии и Северной Америки имеют различные корни. И лишь позднее широкий обмен отдельными элементами фаун и относительное сходство факторов, влияющих на эволюционный процесс органического мира, привели к возникновению многих черт сходства в фаунах севера евразийского континента и Северной Америки.

Фауна стригидид Палеарктики и Неоарктики имеет много сходства. Например, половина родов стригидид Палеарктики встречается и в Северной Америке. Однако имеются и значительные различия, что оправдывает рассмотрение Палеарктики и Неоарктики в качестве самостоятельных зоогеографических областей. Например, в Неоарктике нет эндемичных семейств и даже подсемейств, тогда как для Палеарктики характерно эндемичное семейство *Bolbocephalodidae*.

Территория Палеарктики, особенно в границах СССР, является наиболее изученным в гельминтологическом отношении районом земного шара. Районирование Палеарктики представляет собой настолько трудную задачу, что многие зоогеографы предпочитают делать обзор фауны по ландшафтными зонам. Отечественные зоогеографы делили Палеарктику на Средиземноморскую, Центрально-Азиатскую, Гималайско-Китайскую и Северную подобласти. И. И. Пузанов (1938) предложил разделить обширную Северную подобласть на две самостоятельные подобласти — Европейско-Обскую и Восточно-Сибирскую.

Анализ фауны стригидид Палеарктики не показывает четкого распределения по подобластям, т. е. почти не встречается форм, специфичных для одной подобласти.

Типичными станциями обитания хозяев стригидид являются зоны тайги, европейских широколиственных лесов и дальневосточного широколиственного леса. Зоны тундры и степей не типичны для стригидид. Отдельные виды последних проникают в эти станции со своими хозяевами, но мы не имеем данных о том, что типичные обитатели тундр и степей заражаются стригидидами на месте. Нет данных и о стригидидах монгольских и высокогорных тибетских степей, а также обширной зоны пустынь, лежащей широкой полосой поперек Африки и Евразии.

К настоящему времени на территории Палеарктики зарегистрировано 119 видов стригидид 41 рода. Здесь обнаружены представители всех семейств стригидид, за исключением эндемичного неотропического семейства *Duboisellidae*. Из названного выше общего числа видов 86 видов и 11 родов известны только для Палеарктики.

Для области характерно семейство *Bolbocephalodidae*, распространение которого ограничено Средиземноморской подобластью. Крупные роды которого — *Apatemon*, *Apharyngostrirea*, *Cotylurus*, *Cyathocotyle*, *Diplos-*

totum, *Neodiplostomum* и *Tylodelphys* здесь богато представлены видами. В то же время такой крупный род, как *Strigea*, содержит только три палеарктических вида, род *Uvulifer* — два.

Говоря о самостоятельности и разнообразии фауны стригенид Палеарктики, следует заметить, что процент монорегиональных родов относительно невелик при значительном проценте монорегиональных видов.

Неоарктическая область. Стригениды на территории области распространены весьма неравномерно. Основная масса видов этих трематод встречается от юга США до широт, лежащих приблизительно около 50-й параллели. Стригениды встречаются на побережье Флориды, в бассейне Миссисипи, Рио-Гранде и Колорадо, на побережьях Тихого и Атлантического океанов и в бассейне Великих озер. Несколько находок алярий, паразитирующих у *Canidae*, сделано на Аляске. Бэр (Baer, 1956) указал на случай обнаружения *Apatemon gracilis minor* на побережье Гренландии. В Канаде стригениды встречаются лишь на юге страны в бассейне Великих озер.

Стации обитания хозяев стригенид различны. Главнейшими из них являются зона тайги, которая сменяется широколиственным лесом, приобретающим на юге субтропический характер, и прерии Запада. На территории области зарегистрировано 80 видов стригенид 35 родов. По богатству видового состава Неоарктика превосходит все зоогеографические области, кроме Палеарктики. Большое число видов, обнаруженных на территории области, следует отнести за счет лучшей изученности этого района по сравнению, например, с Неотропиками или Эфиопской областью.

Из общего числа родов и видов стригенид 10 родов и 56 видов, по современным данным, являются неоарктическими. Вполне возможно, что часть из них будет обнаружена и в других районах земного шара, поскольку у большинства из них хозяева имеют очень широкое распространение. Поэтому не все эти роды и виды можно считать эндемичными. К эндемичным формам, на наш взгляд, можно с большим правом отнести стригенид от енотовидных (*Procyonidae*) и североамериканских сумчатых. Обе эти группы хозяев — характерный элемент фауны Северной Америки. Поэтому к эндемичным неоарктическим родам следует причислить роды *Pharyngostomoides*, *Procyotrema*, *Didelphodiplostomum*, а также виды родов *Archaeodiplostomum*, *Polycotyle* и *Pseudocrocodilicola* — паразитов миссисипинского аллигатора. Фауна стригенид Неоарктики имеет много видов, общих с другими областями. Неоарктика не имеет эндемичных семейств или подсемейств. Там до сих пор не найдены и можно считать отсутствующими семейства *Ophiodiplostomatidae* и *Cyathocotylidae*. Весьма характерной особенностью для Неоарктики является необычайно богатство видов рода *Alaria*. Из 15 видов рода 11 встречается на территории Северной Америки и только три — в Неотропической области и 1 — в Евразии.

На территории области встречаются виды почти всех крупных родов, но в то же время отдельные крупные роды, например *Strigea*, *Apatemon*, *Apharyngostrirea*, *Parastrirea*, *Diplostomum* и *Neodiplostomum*, представлены видами относительно бедно по сравнению с другими зоогеографическими областями.

Неогей

Неотропическая область. Фауна стригенид Неотропиков отличается не только обилием родов и видов, но и своей оригинальностью. Здесь отмечено наибольшее число эндемичных родов стригенид. Число зарегистрированных видов достигает 79 и уступает лишь Палеарктике, территории которой исследована несравненно лучше, чем территория Центральной и Южной Америки.

Стригениды к настоящему времени зарегистрированы в Центральной Американской, или Мексиканской, Бразильской и Антильской подобластях и не известны для Чилийско-Патагонской подобласти.

Большинство случаев обнаружения падает на тропический пояс и лишь несколько находок было сделано к югу от Южного тропика. Главнейшими местами обитания стригенид являются бассейны Амазонки, Ориноко, Параны и Панамского канала, Большие Антильские острова, Мексиканское нагорье. Преобладающей стацией, населенной хозяевами стригенид, является влажный тропический лес.

К настоящему времени в границах Неотропической области зарегистрировано 79 видов 39 родов стригенид, из этого числа 39 видов и 16 родов эндемичны.

Фауна стригенид Неотропиков весьма своеобразна. Для области характерно эндемичное семейство *Duboisellidae*, единственный представитель которого — *Duboisella prolobo* — паразитирует у американских сумчатых. Область отличается неповторимым богатством представителей надсемейства *Proterodiplostomatoidea*. Надсемейство представляет собой группу с относительно большим числом родов и небольшим числом видов в каждом. В надсемейство входит 17 родов, из которых 11 являются эндемичными Неотропиков. При этом, эндемичными являются подсемейства *Massoprostatinae* и *Ophiodiplostomatinae*. Богато представлено также семейство *Alariidae*. Из девяти родов семейства два (*Enhydridiplostomum* и *Podospathalum*) известны только для Неотропической области. Эндемичны семь видов алярий, в том числе три из рода *Alaria*.

Нотогея

Австралийская область. Все находки стригенид в Австралийской области приурочены к восточному побережью материка и о. Тасмания, т. е. по современным данным, стригениды распространены в пределах собственно Австралийской, или Ново-Голландской, подобласти. На территории Папуасской, или Ново-Гвинейской, подобласти стригениды найдены не были.

Фауна стригенид Австралии отличается чрезвычайной бедностью. Здесь известно всего десять родов этого отряда, из которых только род *Adenodiplostomum* не встречен пока на других материках. Единственный вид рода паразитирует у эндемичного хозяина — гигантского зимородка-хохотуна (*Dacelo gigas*) и может при современном уровне знаний считаться формой, характерной для Австралийской области. Однако можно подозревать, что виды этого рода могут обитать и в других зоогеографических областях, поскольку зимородки широко распространены и в Старом Свете. Род *Australapatemon* с видом *A. intermedius* — паразит черного лебедя, мало оснований считать эндемичным, поскольку сам черный лебедь является пришельцем в Австралию, а его родичи широко расселены по земному шару.

В Австралийской области зарегистрировано 23 вида стригенид (сюда же включен вид *Alaria alata*, находка которого в Австралии весьма сомнительна). Из этого числа 20 зарегистрированы только на территории Австралии. Большинство их паразитирует у эндемиков Австралии. Эти виды принадлежат семействам *Strigeidae*, *Diplostomatidae* и *Alariidae*. Для Австралийской области характерно отсутствие подотряда *Cyathocotylata* и надсемейства *Proterodiplostomatoidea* (подотряд *Strigeata*). Можно ожи-

дать, что представители последних будут найдены у австралийских рептилий, поскольку в смежной Индо-Малайской области они встречаются.

Следует указать, что Австралийская область относительно богата видами родов *Strigea* и *Fibricola*. Из восьми известных ныне видов последнего рода три зарегистрированы в Австралии. Вид *F. sarcophila* паразитирует у сумчатого дьявола на о. Тасмания, *F. minor* — у эндемичного рода бобровых мышей *Hydromys*, *F. intermedius* — у *Rattus assimilis*. На территории Австралии найдено семь видов рода *Strigea*, из которых шесть монорегиональны. Австралийская область не имеет борегиональных родов и видов. Единственный трирегиональный род *Cardiocephalus* встречается, кроме Австралии, в Палеарктике и Неотропиках. Этот род не типичен для Палеарктики, где имеется только один вид этого рода. Тетрарегиональные роды *Fibricola* и *Hysteromorpha* с типичным видом *H. triloba* распространены в Голарктике и Неотропиках. Род *Hysteromorpha* широко расселен по Западному полушарию. Род *Fibricola* характерен для Западного полушария. В Старом Свете он был обнаружен только в Приморье (СССР). Трирегиональный вид *Neodiplostomum spathula*, кроме Австралии, встречен в Голарктике.

Из сказанного можно заключить, что фауна стригенид Австралии имеет наибольшую близость с фауной Неотропиков и в меньшей степени с фаунами Палеарктики и Неоарктики. С остальными зоогеографическими областями Австралию связывают только широко распространенные поликонтинентальные формы стригенид.

О САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ ФАУН СТРИГЕНИД ОТДЕЛЬНЫХ ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИХ ОБЛАСТЕЙ

Вопрос о самостоятельности фауны стригенид той или иной зоогеографической области решить трудно. Это обусловлено прежде всего различной изученностью гельминтофауны отдельных областей. Например, на территории Палеарктики зарегистрировано наибольшее число родов и видов стригенид по сравнению с другими зоогеографическими областями. Однако это не дает нам права категорически заявить, что фауна стригенид Палеарктики богаче и разнообразнее, чем, например, фауна Неотропиков или Восточной области, поскольку их территория изучена несравненно слабее Палеарктики. Наоборот, зная, что в целом фауна Неотропиков и Восточной области отличается разнообразием и оригинальностью, можно ожидать, что и фауна стригенид здесь будет богатой и разнообразной.

Поэтому при современном уровне знаний можно лишь приблизительно решить вопрос о самостоятельности фауны стригенид отдельных зоогеографических областей.

Основным критерием при определении самостоятельности фауны областей является относительное число монорегиональных или эндемичных форм. Соотношения моно- и полирегиональных родов и видов по зоогеографическим областям приведены в табл. 2 и 4, 5 и 6. Приведенные данные позволяют заключить следующее.

Во-первых, фауна стригенид Эфиопской области имеет много общего с фауной Палеарктики, Восточной области и Неоарктики и мало общего с фауной стригенид Австралии.

Во-вторых, восточная область и Голарктика обладают наиболее близкими фаунами стригенид. Много общих черт имеется также с фауной Неотропиков.

В-третьих, палеарктическая фауна стригенид наиболее близка к фауне Неоарктики и Неотропиков. С первой ее сближает 22 общих рода и 23 общих вида, со второй — 18 родов и 5 видов. Сходство климато-географиче-

ских и экологических условий Палеарктики и Неоарктики, а также сходство в факторах формирования фауны обусловили сходство и в фауне стригенид. На примере фауны стригенид Палеарктики и Неоарктики можно проследить случаи систематического викарианта. Паразита совиных птиц Палеарктики *Strigea strigis* заменяет в Неоарктике вид *S. elegans*. Паразитирующий в клоаке и фабрициевой сумке чаяк палеарктический вид *Cotylurus platycephalus* заменен в Северной Америке видом чаяк *C. communis* с той же локализацией. Неотропические виды *Cotylurus flexicaudum* от чаяк, *Alaria canis* от собак являются викарирующими формами для палеарктических видов *Cotylurus cornutus*, *Ophiosoma patagiatum*, *Diplostomum spathaceum* и *Alaria alata*, паразитирующих у тех же групп хозяев.

В-четвертых, фауна стригенид Неотропической области наибольшее сходство имеет с фауной Неоарктики (19 общих родов и 9 видов), Палеарктики (18 общих родов и 5 видов) и Восточной области (12 общих родов и 4 вида). Значительно меньше общего у нее с фаунами Эфиопской области и Австралии. Тем не менее можно полагать, что неотропическая фауна сыграла известную роль в формировании фауны Австралии.

В-пятых, австралийская фауна стригенид показывает элементы сходства с фауной Голарктики и Неотропиков. Из сходства в распространении три- и тетрарегиональных родов можно заключить, что фауна Австралии тяготеет к фауне Неотропиков и в меньшей степени к фаунам Палеарктики и Неоарктики.

С остальными областями Австралию связывает широко распространенные поликонтинентальные формы стригенид.

ЛИТЕРАТУРА

- Артюх Е. С. (Артюхов). 1966. Основы цестодологии, т. VI. Давнеаты — ленточные гельминты диких и домашних животных. Изд-во «Наука», 511 стр.
- Асадов С. М., 1960. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ. Баку, 511 стр.
- Быховская-Павловская И. Е. 1959. Некоторые закономерности географического районирования трематод птиц СССР. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 9: 59.
- Быховская-Павловская И. Е. 1962. Трематоиды птиц фауны СССР. Эколого-географический обзор. М.—Л., Изд-во АН СССР, 407 стр.
- Делямуро С. Л. 1955. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. М., Изд-во АН СССР, 517 стр.
- Догель В. А. 1941. Курс общей паразитологии. Л., 288 стр.
- Догель В. А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов. — Зоол. ж. № 26 (6): 481—492.
- Левашов М. М. 1950а. Гельминты как компоненты биосферы. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 3: 42—49.
- Левашов М. М. 1950б. Гельминтофаунистический статус СССР и опыт характеристики гельминтов по эколого-географическим зонам. (Аннотация докт. дисс.). Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 6: 392—396.
- Марков Г. С. 1941. Паразитические черви птиц Губы Безымянной (Новая Земля). — Докл. АН СССР, нов. серия, 39, № 6: 573—576.
- Мозговой А. А. 1953. Основы нематодологии, т. 2, кн. 1. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. Изд-во АН СССР, 353 стр.
- Морозов Ф. Н. 1952. Трематоиды надсемейства *Heterophyoidea* Faust, 1929. — Трематоиды животных и человека. Изд-во АН СССР, 6: 153—168.
- Петроченко В. И. 1956. Акантоцефалы домашних и диких животных, т. I. Изд-во АН СССР, 431 стр.
- Петроченко В. И. 1958. Акантоцефалы домашних и диких животных, т. II. Изд-во АН СССР, 458 стр.
- Полянский Ю. И. 1958. Зоогеографическая характеристика паразитофауны морских рыб СССР. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Изд-во ЛГУ стр. 231—255.

- Попова Т. И. 1955. Основы нематодологии, т. V. Стронгилоидеи животных и человека. Изд-во АН СССР, стр. 1—223.
- Пузанов И. И. 1938. Зоогеография. Изд. Наркомпроса РСФСР, 358 стр.
- Соболев А. А. 1947. Спирураты домашних и охотничье-промысловых животных. (Тезисы докт. дисс.).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 3: 273—277.
- Соболев А. А. 1957. О географическом распространении гельминтов наземных животных.— Материалы к Совещанию по вопросам зоогеографии суши. Изд-во Львовск. ун-та, стр. 125—126.
- Соболев А. А. 1958а. Географическое распространение и филогенетические отношения физалонтеронд. Тезисы докл. к конференции Всесоюз. об-ва гельминтологов, стр. 138.
- Соболев А. А. 1958б. О географическом распространении гельминтов наземных животных.— В сб.: «Проблемы зоогеографии суши». Изд-во Львовск. ун-та, стр. 241—246.
- Спасский А. А. 1951. Основы цестодологии, т. I. Аноплосцефалы — ленточные гельминты домашних и диких животных. Изд-во АН СССР, 735 стр.
- Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 1.— Трематоды животных и человека. Изд-во АН СССР, 16: 219—631.
- Судариков В. Е. 1960а. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 2.— Там же, 17: 155—640.
- Судариков В. Е. 1960б. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 3.— Там же, 18: 451—694.
- Судариков В. Е. 1961. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 4.— Там же, 19: 267—469.
- Судариков В. Е. 1965. О некоторых особенностях географического распространения трематод отряда *Strigeidida*. Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток, стр. 312—315.
- Фрезе В. И. 1964. Географическое распространение протеоцефалей (*Cestoda: Proteocephalata*). Материалы к Научн. конференции Всесоюз. об-ва гельминтологов, т. 2, стр. 209—212.
- Фрезе В. И. 1965. Основы цестодологии, т. V. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. Изд-во АН СССР, 538 стр.
- Шульман С. С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Изд-во ЛГУ, стр. 184—230.
- Baer J. G. 1956. Parasitic helminths collected in West Greenland.— Medde. om Gronland udgivne af Kommis. f. videnskabelige underspgelser i Gronland, 124, N 10: 5—55.
- Dubois G. 1938. Monographie des *Strigeida* (Trematoda).— Mem. Soc. neuchât. sci. natur., 6: 1—535.
- Dubois G. 1953. Liste systematique des *Strigeida*, complement de la monographie.— Mém. Soc. neuchât. sci. natur., 8, N 2: 1—141.
- Ihering H. 1891. On the ancient relations between New Zealand and South America.— Trans. a. Proc. New Zeel. inst., 24: 431—445.
- Ihering H. 1902. Die Helminthen als Hilfsmittel der zoogeografischen Forschung.— Zool. Anz., 26: 42—51.
- Sanders D. F. 1957. A new strigeid trematode from an Australian marsupial.— J. Helminthol., 31, 4: 257—264.

Е. С. ТУРЛЫГИНА, К. Ф. ШПАКОВСКАЯ
ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ И АНТИБИОТИКОВ
НА ГАЛЛООБРАЗОВАНИЕ И ПОЛОВУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ
НЕМАТОДЫ *MELOIDOGYNE INCOGNITA*

Микроэлементы играют большую роль в жизни растений. Из 75 элементов, зарегистрированных в растениях, 60 приходится на долю микроэлементов. Они способствуют увеличению урожая, повышают устойчивость растений к различным заболеваниям, а также воздействуют и на паразитов, поселяющихся в растительных тканях. По данным Ф. Е. Маленова (1961), действие микроэлементов при различных заболеваниях растений проявляется в увеличении механической прочности покровных тканей растений, что препятствует проникновению паразитов; уменьшению закупорки сосудов растений, возникающей в результате воздействия ферментов паразитов; задержке развития и распространения паразитов (известны случаи переваривания мицелия гриба в растительных тканях); специфическом воздействии микроэлементов на вещества, выделяемые паразитами, и в лучшем усвоении основных удобрений, что повышает устойчивость самого растения-хозяина.

Микроэлементы уже давно применяются для подавления различных грибных и бактериальных заболеваний (например, при фитофторозе картофеля, гельминтоспорозе кукурузы и др.). В последнее время микроэлементы стали применять также и при заражении растений фитогельминтами. Так, Элленби (Ellenby, 1942) указывает, что цинк, бор и марганец улучшают рост и повышают урожай картофеля, выращенного на участке, сильно пораженном картофельной нематодой. Холман (Holman, 1954) обработкой почвы йодом (1 : 20 000) вызывал уменьшение количества нематод хризантем, нарциссов и гладколугов. В 1959 г. Грейншер, смешивая с почвой небольшие количества различных соединений ртути, установил, что это эффективный способ борьбы с картофельной нематодой; при этом достигается 75% гибели паразита.

Многие работы посвящены борьбе с галловой нематодой путем воздействия микроэлементов. Г. Ф. Симмуль (1960, 1961) показал эффективное действие фосфида цинка против галловой нематоды в защищенном грунте. Н. Багдыков и В. Родин (1960) применяли молибден, цинк и марганец для обработки огурцов, пораженных мелойдогнотом. Кроме опрыскивания больных растений, они применяли предпосевное намачивание семян, что оказалось более эффективным. Обработанные растения, несмотря на наличие на корнях галловой нематоды, сохранялись до конца ротации, тогда как контрольные погибали значительно раньше. В работах В. С. Тресковой (1962, 1964, 1966) указывается, что обработка мелойдогнотных томатов бором, медью, молибденом, марганцем и смесью этих элементов повышает устойчивость растений, снижает зараженность их галловой нематодой и увеличивает урожай на 15—114%.

Микроэлементы также влияют на вылупление личинок нематод из цист.

В 1956 г. Воллес (Wallace) установил, что хлориды ртути повышают вылупление личинок *Heterodera schachtii* из яиц. Элленби и Джильберт (Ellenby, Gilbert, 1958), изучая вылупление личинок *H. rostochiensis*, нашли, что ионы двухвалентных металлов стимулируют, а ионы одновалентных металлов подавляют вылупление личинок. Наконец, Кларк и Шеферд (Clarke, Shepherd, 1966) изучали действие 46 солей на вылупление личинок 9 видов рода *Heterodera*. Авторы установили, что наиболее активны соли тех металлов, которых мало в почве. Некоторые соли способствуют вылуплению личинок, другие — тормозят и, наконец, третьи не влияют на вылупление нематод. Наиболее активны соли цинка: они вызвали вылупление личинок у 7 из 9 исследуемых видов *Heterodera*.

Все эти данные указывают на то, что микроэлементы могут непосредственно воздействовать на фитогельминтов, подавляя их развитие. Действие их проявляется не только через растения, как видно из работ, связанных с вопросами борьбы, но и непосредственно на фитонематод, ускоряя или замедляя их выход из цист.

О механизме действия микроэлементов говорить трудно, тем более что специальных исследований по этому вопросу не проводилось. По-видимому, они активируют действие окислительно-восстановительных ферментов растений, которые в свою очередь инактивируют токсины и ферменты паразитических организмов.

В последнее время установлено, что в борьбе с паразитами растений комплекс микроэлементов с антибиотиками дает лучшие результаты, чем применение каждого из указанных веществ в отдельности. В таком случае наблюдается своеобразный взаимный синергизм двух этих компонентов: антибиотики увеличивают токсическое действие микроэлементов, а последние способствуют проникновению антибиотиков, также действующих самостоятельно на паразитов.

Надо отметить, что все вещества, в том числе и микроэлементы, плохо задерживаются в корневой системе. Исключение составляют антибиотики, которые хорошо передвигаются по растению, в результате чего содержание их в корнях и листьях одно и то же (Klemmer, Riker, Allen, 1955). В этом плане они хороши для борьбы с гельминтами, паразитирующими в корнях растений.

О воздействии антибиотиков на нематод указаний в литературе очень мало. В 1903 г. Меткалф (Metcalf) установил, что сапробиотическая нематода *Rhabditis brevispina* погибает в присутствии гриба *Aspergillus*. Это же было подтверждено Мурад (Murad, 1966) на *Pelodera chitwoodi*. Бишоп (Bishop, 1958) изучал влияние различных антибиотиков на галловую нематоду *Meloidogyne incognita* var. *acrita* и отмечает, что токсических антибиотиков для этого вида нематод не обнаружено. С другой стороны, Нольте (Nolte, 1956) установил, что пенициллин ускоряет вылупление личинок *Heterodera rostochiensis* из цист.

Подытоживая литературные данные, можно сказать, что сведений по влиянию антибиотиков на нематод не только крайне мало, но они и противоречивы. Нам кажется, однако, что этот вопрос очень интересный и заслуживает внимания, так как выяснение этих взаимоотношений есть выяснение взаимоотношений между двумя высокоспециализированными паразитами — нематодами и грибами.

Мы изучали действие на галловую нематоду *Meloidogyne incognita* микроэлементов: меди (CuSO_4), марганца (MnSO_4), железа (FeSO_4), буре ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$), антибиотика стрептомицина и комплекса меди со стрептомицином. Исследования проводились на огурцах, зараженных галловой нематодой.

МЕТОДИКА

Обработку зараженных растений огурцов проводили следующими концентрациями указанных микроэлементов: сернистый марганец — 1; 0,5; 0,3%; сернистая медь — 1; 0,5; 0,05; 0,02%; сернистое железо — 0,5; 0,1%; бура — 1; 0,5; 0,1; 0,01%. Стрептомицин применяли в концентрациях 1, 10, 20 и 25 мг/мл. В комплексе сернистой меди со стрептомицином медь употреблялась в концентрации 0,5%, а стрептомицин — 25 мг/мл.

Опыты проводили в вегетационных сосудах. Поливали растения трижды: первый раз — через 5–6 дней после заражения, а последующие разы — с промежутком в 10 дней. Фиксировали растения через 10–12 дней после третьего полива. Продолжительность каждого опыта была 37–40 дней; повторность 3–5-кратная.

Нами было проведено четыре серии опытов.

Первая серия. Проросшие семена огурцов высевали в почву, зараженную галловой нематодой, и через 5–6 дней их начинали обрабатывать вышеуказанными микроэлементами. В дальнейшем для удобства эту серию опытов мы будем условно обозначать как «обработка всходов».

Вторая серия. Проросшие семена высевали в незараженную почву и заражение растений нематодами проводили в фазу двух настоящих листьев. Через 5–6 дней после заражения проводили первый полив указанными веществами.

Эта серия обозначается как «обработка рассады».

Третья серия. Семена огурцов замачивали в течение 24 часов в 0,02 и 0,05%-ных растворах сернистой меди. Затем семена частично высевали в зараженную почву, а частично — в незараженную и в этом случае заражение растений проводили в фазу двух настоящих листьев.

Четвертая серия. Проросшие семена высевали в зараженную почву и обрабатывали стрептомицином через 1, 5, 10 и 20 дней после посева семян. Каждую партию поливали один раз. Такая обработка дает возможность воздействовать на различные стадии развития нематод в растении. Эта методика была заимствована из фитопатологии.

Контролем служили растения огурцов, посаженные тем же способом и в те же сроки, что и опытные, но ничем не обрабатываемые.

В качестве показателя действия перечисленных веществ нами была выбрана скорость развития и плодовитость галловых нематод. Поэтому в конце опыта мы подсчитывали количество галлов на 1 см корня, измеряли величину галлов, отмечали наличие или отсутствие яйцевых мешков у самок галловых нематод и подсчитывали количество яиц в яйцевых мешках и половых трубках нематод.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сернистый марганец. Наиболее эффективной оказалась обработка растений растворами MnSO_4 в концентрациях 0,3 и 0,5%. При обработке растений растворами наблюдалось уменьшение количества и размеров галлов, а также уменьшение количества яиц в яйцевых мешках (табл. 1).

Обработка всходов снизила количество галлов на 1 см корня в 6–17 раз, размер галлов — в 3,1–3,3 раза, количество яиц — в 3 раза. Обработка рассады дала лучшие результаты по сравнению с обработкой всходов: при концентрации раствора 0,5% растения были свободны от галловой нематоды; при концентрации 0,3% было отмечено уменьшение количества галлов в 3, 4 раза, их размера — в 5 раз и количества яиц — в 3 раза.

1%-ный раствор MnSO_4 оказался фитотоксичным.

Сернистая медь. Ею обрабатывали всходы, рассаду и семена. Положительные результаты получены при обработке рассады и семян при посеве их в незараженную почву с последующим заражением в фазу двух настоящих листьев.

В первом случае количество галлов уменьшилось в 2—3 раза, размер галлов — в 3,5—4,6 раза; самки присутствовали, в их половых трубках были яйца, но яйцевые мешки отсутствовали.

Таблица 1

Влияние $MnSO_4$ на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Концентрация $MnSO_4$, %	Обработка всходов					Обработка рассады				
	число галлов на 1 см корня	размеры галлов, мм	наличие самок	число яиц в половой трубке	число яиц в мешке	число галлов на 1 см корня	размеры галлов, мм	наличие самок	число яиц в половой трубке	число яиц в мешке
0,3	0,4	1	+	2—5	136	0,7	0,8	+	12—15	140
0,5	1,1	1,06	+	0—15	149	—	—	—	—	—
Контроль	6,8	3,3	+	9—14	435	2,4	4,2	+	6—15	480

Примечание. Во всех таблицах знак + обозначает наличие самок, а знак — отсутствие галлов, самок и яиц.

Во втором случае (предпосевное замачивание семян) отмечено уменьшение количества галлов в 3,2—5,2 раза, размера галлов — в 1,2—1,6 раза. Самки с яйцами были отмечены только в контроле, в опыте самки без яйцевых мешков были зарегистрированы только при обработке растений 0,020%-ным раствором $CuSO_4$, а при 0,05%-ном растворе — старшим возрастом были личинки с шипом (табл. 2).

Таблица 2

Влияние $CuSO_4$ на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Концентрация $CuSO_4$, %	Обработка рассады					Обработка семян				
	число галлов на 1 см корня	размеры галлов, мм	наличие самок	число яиц в половой трубке	число яиц в мешке	число галлов на 1 см корня	размеры галлов, мм	наличие самок	число яиц в половой трубке	число яиц в мешке
0,02						0,4	2	+	—	—
0,05						0,25	1,5	—	—	—
0,5	0,8	0,9	+	1—5	—			—	—	—
1	1,1	1,2	+	0—11	—			—	—	—
Контроль	2,4	4,2	+	4—16	480	1,3	2,5	+	10—17	430

Сернистое железо. Положительные результаты были получены только на рассаде, так же как и при обработке $CuSO_4$. Отмечалось уменьшение количества галлов в 2—6 раз, размеров галлов — в 1,5—1,9 раза; самок в опыте зарегистрировано не было, тогда как в контроле были самки с яйцевыми мешками (табл. 3).

Бура оказалась неэффективной. Обработка ею растений не уменьшала ни размеров, ни количества галлов и не снижала половой продуктивности самок галловых нематод.

Стрептомицин оказал положительное действие (полное отсутствие галлов на растениях) при обработке высевных семян через один день после посева, при концентрации раствора 25 мг/мл. Обработка через 5, 10 и 20 дней после посева не дала уменьшения количества и размеров галлов, в некоторых случаях их было столько же или даже больше, чем

Таблица 3

Влияние $FeSO_4$ на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Концентрация $FeSO_4$, %	Число галлов на 1 см корня	Размеры галлов, мм	Наличие самок	Число яиц в половой трубке	Число яиц в мешке
0,1	0,13	1,3	—	—	—
0,5	0,5	1,05	—	—	—
Контроль	1,2	2,06	+	8—12	400

Таблица 4

Влияние стрептомицина на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Дни обработки, в сутках	Концентрация стрептомицина, мг/мл	Число галлов на 1 см корня	Размеры галлов, мм	Наличие самок	Число яиц в половой трубке	Число яиц в мешке
1	1	0,4	1	—	—	—
	10	0,6	1	—	—	—
	20	0,6	0,5	—	—	—
	25	—	—	—	—	—
5	1	0,4	2,1	+	0—5	6
	10	—	—	—	—	—
	20	0,3	0,5	—	—	—
	25	—	—	—	—	—
10	1	0,5	2,1	+	—1	—
	10	0,8	1,3	+	—1	33
	20	0,3	1	+	—	—
	25	0,7	1,7	+	—	—
20	1	0,7	2,07	+	0—2	—
	10	0,5	4,1	+	—	—
	20	0,5	1,5	+	—	—
	25	0,8	1,6	+	—	—
Контроль	—	0,8	1,4	+	1—11	116

в контроле. При обработке растений через 5 дней при концентрации стрептомицина 1 мг/мл и через 10 дней — при концентрации 10 мг/мл наблюдалось небольшое число яиц в яйцевых мешках. В других вариантах опыта самки присутствовали, но яйцевых мешков не было (табл. 4). При вскрытии самок галловой нематоды в половых трубках некоторых из них были обнаружены яйца, но в незначительном количестве.

Комплекс $CuSO_4$ и стрептомицина оказывал против галловой нематоды положительное действие. Обработка им всходов и рассады уменьшала галлообразование. При обработке всходов число галлов не уменьшалось, но размер их сократился в 2,4 раза; самок обнаружено не было.

При обработке рассады число галлов уменьшалось в 1,4 раза, размер их — в 1,8 раз; самки имели очень небольшое число яиц в половых трубках, яйцевых мешков у них не было (табл. 5).

Таким образом выявлено, что лучшие результаты получены при обработке растений огурцов, зараженных галловой нематодой, $MnSO_4$ и комплексом $CuSO_4$ со стрептомицином. В этих случаях уменьшение зараженности растений наблюдается и при действии указанных веществ на рассаду и на всходы.

Таблица 5

Влияние комплекса медь — стрептомицина на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Обработка	Число галлов на 1 см корня	Размеры галлов, мм	Наличие самок	Число яиц в половой трубке	Число яиц в мешке
Всходы	0,57	1,25	—	—	—
Рассада	0,35	1,7	+	0—2	—
Контроль	0,5	3	+	4—13	354

Отрицательные результаты получены при обработке растений бурой, что согласуется с данными В. С. Тресковой (1966).

Остальные микроэлементы ($FeSO_4$ и $CuSO_4$) положительные результаты дали только при обработке ими зараженной рассады. Во всех случаях результаты обработки рассады были лучше, чем обработки всходов. Нам кажется это вполне логичным. Прежде всего при обработке рассады заражение растений происходит в фазу двух настоящих листьев, когда растения уже несколько окрепли. При этом микроэлементы, с одной стороны, повышают выносливость растительного организма, а с другой — воздействуют на паразитов. В случае же обработки растений в стадии всходов, растения еще очень слабы, чтобы сопротивляться нематодам, и воздействие паразитов превалирует над влиянием микроэлементов.

На нематодах действие микроэлементов сказалось в уменьшении количества галлов (меньшее число личинок проникло в корень) и уменьшении размеров галлов (это может быть результатом либо меньшего числа личинок, проникших в одно место, либо, что менее вероятно, более слабой реакцией растения). Действие микроэлементов могло сказаться на нематодах еще в почве, что и вызвало уменьшение числа и размеров галлов.

Помимо этого, действие указанных веществ приводит к торможению скорости развития нематод, проявляющегося в том, что в опыте личинки не достигают половозрелой стадии, тогда как в контроле за то же время личинки превращаются в самок, которые начинают откладывать яйца. Заддержка развития в других случаях проявляется и в том, что самки не продуцируют яиц. При вскрытии половых трубок у таких самок или не было яиц, или их было не более 1—2.

Наконец, при действии микроэлементов уменьшается половая продуктивность самок галловых нематод.

Действие антибиотика можно объяснить следующим. Так как стрептомицином обрабатывали семена, посеянные в зараженную почву в первый день, то, возможно, антибиотик влиял на нематод, находящихся еще в почве. Когда же нематоды проникали уже в растительный организм, антибиотики не достигали их, почему полив через 5, 10 и 20 дней не дал результатов. Подтверждением этому может служить и тот факт, что при вскрытии галлов с корней обработанных огурцов все стадии нематод были живыми, хотя известно (Ковешников, 1962), что антибиотики, проникнув в галлы, убивают паразитов.

ЛИТЕРАТУРА

- Багдыков Н., Родин В. 1960. Использование микроэлементов. — Картофель и овощи, № 1: 47—49.
- Ковешников А. Д. 1962. Действие антибиотических веществ на опухоли томатов, вызываемые *Pseudomonas tumefaciens*. — Микробиология, 31, вып. 5: 827.
- Маленов Ф. Е. 1961. Микроэлементы в фитопатологии. М., Изд-во СХГ, стр. 1—29.
- Симмуль Г. Ф. 1960. Применение фосфида цинка. — Картофель и овощи, 1: 49—50.
- Симмуль Г. Ф. 1961. Фосфид цинка против галловой нематоды в защищенном грунте. — Записки Ленингр. с.-х. ин-та, 81: 101—104.
- Трескова В. С. 1962. Роль микроэлементов и нематостатических веществ в понижении вредности галловой нематоды. — В сб. «Нематоды вредные в сельском хозяйстве и борьба с ними». Труды 5-го Всесоюз. совещания фитогельминтолог. Самарканд, стр. 299—311.
- Трескова В. С. 1964. К вопросу терапии растений при мелойдогнпозе. — Труды Азерб. станц. Всесоюз. ин-та защиты растений, 2: 104—115.
- Трескова В. С. 1966. Мелойдогнпоз томатов на Апшероне и борьба с ним при помощи нематостатических веществ и микроэлементов. Автореф. канд. дисс. Баку.
- Bishop D. 1958. A technique for screening antibiotics against eelworm. — Nematologica, 3, 2: 143—148.
- Clarke A. J., Shepherd A. M. 1966. Inorganic ions and the hatching of *Heterodera* spp. — Ann. appl. Biol., 58: 497—508.
- Ellenby C. 1942. Trace-elements and potato-sickness. — Nature, 149, 3767: 50.
- Ellenby C., Gilbert A. B. 1958. Influence of certain inorganic ions on the hatching of the potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Wollenweber. — Nature, 182, 4640: 925—926.
- Grainger J. 1959. Principles and practice for the control of eelworm diseases, pt. 1. — Internat. Sugar 1, 61, 725: 131—133.
- Holman D. 1954. Zodie. — Commers. Grower, 3033.
- Klemmer H. W., Riker A. I., Allen O. N. 1955. Inhibition of crown gall by selected antibiotics. — Phytopathology, 45, 11: 618—625.
- Metcalf H. 1903. Cultural studies of a nematode associated with plant decay. — Trans. Amer. Microscop. Soc., 24: 89—102.
- Murad I. L. 1966. Possible antibiotic action of *Aspergillus* sp. against a nematode. — Tex. J. Sci., 18, N 1: 89—90.
- Nollé H. W. 1956. Beiträge zum Problem der Aktivierung der *Heterodera*-zisten. — Nematologica, 1, 1: 72—77.
- Wallace H. R. 1956. The emergence of larvae from casts of the beet eelworm *Heterodera schachtii* Schmidt in aqueous solutions of organic and inorganic substances. — Ann. Appl. Biol., 44, 2: 274—282.

А. А. ШИГИН

К ПОЗНАНИЮ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И МОРФОЛОГИИ ЦЕРКАРИЯ *DIPLOSTOMUM INDISTINCTUM* (TREMATODA: DIPLOSTOMATIDAE)

Diplostomum indistinctum (Guberlet, 1923) Hughes, 1929 был описан от чайковых птиц Северной Америки и до начала 50-х годов считался североамериканским видом. Первое сообщение о находке взрослых трематод этого вида на евро-азиатском материке сделал Б. Е. Курашвили (1953), обнаруживший их у малой чайки Грузии. Позднее они были зарегистрированы у чаек и крачек Рыбинского водохранилища (Шигин, 1961), бассейна Аральского моря (Туремуратов, 1962) и Тувинской автономной республики (Сергеева и Краснолобова, 1963). А. П. Максимова (1965) сообщила о находке этих трематод у серой утки Центрального Казахстана. Эти сведения, однако, далеко не отражают истинного распространения *D. indistinctum* на территории нашей страны, поскольку до последнего времени большинство паразитологов, изучавших гельминтофауну рыбоядных птиц, не признавали видовой самостоятельности этого вида и объединяли его в один вид с *D. spathaceum* (Rud., 1819).

В связи с тем, что трематоды рода *Diplostomum* являются возбудителями весьма опасного и широко распространенного заболевания рыб, известного под названием диплостоматоза или паразитарной катаракты, изучение жизненного цикла *D. indistinctum*, помимо чисто теоретического интереса, имеет определенную практическую значимость.

До нас жизненный цикл *D. indistinctum* никем не изучался.

В данной статье освещены результаты экспериментальных и фаунистических исследований по выявлению круга промежуточных и дополнительных хозяев *D. indistinctum*, а также детально описан церкарий этого вида. Описания мариты и метацеркарии не приводятся, поскольку вполне удовлетворительная характеристика этих стадий развития имеется в работах Дюбуа (Dubois, 1938), В. Е. Сударикова (1960) и А. А. Шигина (1967).

Изучение церкариев проводилось как на живом, так и на фиксированном материале. На живых церкариях изучалась экскреторная система, железы проникновения и каудальные тельца. При этом использовалось фазово-контрастное устройство КФ-1 и прижизненная окраска витальными красителями (нейтральным красным и сульфатом нильского голубого). Остальные детали строения, а также размерные характеристики получены на основании изучения постоянных бальзамных препаратов. Изучение общей морфологии, размеров тела и органов и кутикулярного вооружения проводилось по экземплярам, зафиксированным и окрашенным уксуснокислым кармином. Для изучения расположения сенсилл, экскреторных пор и выводных пор протоков желез проникновения использовались церкарии, импрегнированные азотнокислым серебром по методике Т. А. Гиневской и А. А. Добровольского (1963).

ВЫЯВЛЕНИЕ ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ

Выявление круга промежуточных хозяев *D. indistinctum* осуществлялось путем поисков естественно зараженных моллюсков паренхимитами рода *Diplostomum* и выращиванием из выделяемых ими церкариев последующих стадий развития трематод. Позднее, когда были установлены морфологические особенности церкариев данного вида, для этих же целей были использованы материалы массового обследования моллюсков на их зараженность паренхимитами трематод. В этом случае видовая принадлежность церкариев устанавливалась по их морфологическим особенностям и лишь в сомнительных случаях (в новых районах исследований и при обнаружении у новых хозяев) проводилась экспериментальная проверка.

Ниже приводятся результаты опытов по выращиванию метацеркариев из церкариев от спонтанно зараженных моллюсков.

Опыт 1. 19 мая 1962 г. в аквариум с 30 годовиками плотвы (*Rutilus rutilus*) было добавлено 1500 церкариев, выделенных овальным прудовиком *Radix ovata*, добытым в районе Дарвинского заповедника на Рыбинском водохранилище. По морфологическим особенностям эти церкарии были отнесены нами к *Cercaria helvetica* XV Dubois, 1929.

На протяжении первых трех суток после заражения было вскрыто 10 подопытных рыб. В хрусталиках каждой их них были обнаружены от 9 до 17 особей внедрившихся личинок.

Последующие вскрытия подопытных рыб производились 19 июня, 4 и 19 июля, в результате которых были получены в значительном количестве развивающиеся метацеркарии одного, полутора и двухмесячного возраста.

Экспериментально полученными метацеркариями были заражены птенцы обыкновенных чаек. Одному из них было скормлено 100 метацеркариев в возрасте полутора месяцев и двум — по 100 метацеркариев двухмесячного возраста. Первый птенец совсем не заразился, а при вскрытии двух других на 10-е сутки после их заражения в них были обнаружены 44 и 53 экз. *D. indistinctum* (соответственно табл. 2, опыты 231 и 232). Таким образом, было установлено, что при 18—20° метацеркарии достигают инвазионности к концу второго месяца.

Опыт 2. Целью данного опыта было выращивание инвазионных метацеркариев из церкариев, полученных от ушкового прудовика *Radix auricularia*, добытого в дельте Волги.

В качестве подопытных животных были использованы сеголетки воблы (*Rutilus rutilus caspicus*) длиной 27—29 мм. 30 июня 1965 г. в аквариум со 120 рыбами было подсажено 3000 церкариев. По своим морфологическим особенностям эти церкарии оказались аналогичны тем, которые использовались в первом опыте. На протяжении опыта температура воды в аквариуме колебалась в пределах от 23 до 27, составив в среднем 25°.

Вскрытие подопытных рыб производилось 24 и 30 июля, 6, 12 и 18 августа.

Наблюдение за развитием метацеркариев показало, что уже к 24 июля, т. е. через 25 суток после заражения рыб, в метацеркариях началась закладка известковых телец, а к 18 августа все метацеркарии завершили свое развитие и достигли инвазионной стадии. Определение выращенных метацеркариев позволило установить их принадлежность к *D. indistinctum*.

Таким образом, проведенные опыты показали, что церкарии *D. indistinctum* были описаны ранее Дюбуа (Dubois, 1929) под названием *Cercaria helvetica* XV.

Это обстоятельство позволяет несколько расширить круг промежуточных хозяев *D. indistinctum*, используя для этих целей данные по

работ, посвященных изучению фауны личиночных форм трематод моллюсков. К настоящему времени церкарии данного вида были обнаружены у моллюсков из водоемов окрестностей Невшателя (Dubois, 1929) и Цюриха (Meyer, 1964), а также на Рыбинском водохранилище (Гинецкая, 1959) и в дельте Волги (наши данные). В качестве хозяев данного вида церкарий указываются брюхоногие моллюски рода *Radix* — *R. auricularia*, *R. ovata* и *R. pereger*, за исключением указания Мейера (Meyer, 1964) о нахождении *C. helvetica* XV у обыкновенного прудовика *Limnaea stagnalis*. Проводя дифференциальную диагностику *C. helvetica* XV от церкарий других видов рода *Diplostomum*, указанный автор руководствовался прежде всего такими признаками как относительные размеры брюшной присоски и наличие плавательной мембраны на фурках хвоста. По этим признакам *C. helvetica* XV действительно очень четко отличается от всех описанных церкарий данного рода. Однако эти признаки присущи не только *C. helvetica* XV, они свойственны также церкариям *D. mergi*, которые в отличие от *D. indistinctum* развиваются не только у ушкового (*R. auricularia*), но и обыкновенного прудовика церкарий *D. mergi* и не найдя тех незначительных различий, отличающих этот вид от *C. helvetica* XV, Мейер ошибочно причислил их к *C. helvetica* XV. *D. mergi* — широко распространенный паразит рыбоядных уток Европы, поэтому обнаружение церкарий этого вида в водоемах Швейцарии, где работал Мейер, не менее вероятно, чем церкарий *D. indistinctum*.

Учитывая сказанное, мы пока воздерживаемся от включения обыкновенного прудовика в число промежуточных хозяев *D. indistinctum* и считаем, что развитие этой трематоды идет с участием только прудовиков рода *Radix*.

ВЫЯВЛЕНИЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ХОЗЯЕВ

Выявление круга дополнительных хозяев *D. indistinctum* осуществлялось постановкой опытов по выращиванию взрослых трематод от спонтанно и экспериментально зараженных рыб и путем массового обследования рыб из различных водоемов на предмет их зараженности метацеркариями рода *Diplostomum*. В последнем случае видовая диагностика метацеркарий основывалась на их морфологических особенностях.

В табл. 1 приведены данные экспериментов по выращиванию взрослых трематод из метацеркарий рода *Diplostomum*, паразитирующих в хрусталиках плотвы, чехони, синца, леща, густеры и ерша Рыбинского водохранилища. Результаты этих опытов показали, что все перечисленные виды рыб являются хозяевами *D. indistinctum*, поскольку из паразитирующих в них метацеркарий были выращены взрослые трематоды этого вида.

Эта же серия опытов показала, что в хрусталиках карповых рыб Рыбинского водохранилища, кроме метацеркарий *D. indistinctum*, паразитируют метацеркарии и другого вида этого рода — *D. spathaceum*. В связи с этим возникла необходимость разделения метацеркарий от естественно зараженных рыб по видам и установления их принадлежности к каждому из названных видов.

Детальное изучение морфологии метацеркарий из хрусталиков рыб Рыбинского водохранилища позволило разделить их на две группы, представители которых четко отличаются друг от друга по количеству и размерам известковых телец во вторичной экскреторной системе, относительными размерами органа Брандеса и присосок, а также формой

Таблица 1
Результаты опытов по выращиванию марит рода *Diplostomum*
в обыкновенных чайках из метацеркарий,
от рыб Рыбинского водохранилища

№ опыта	Скормлено метацеркарий	Рыба	Выращено всего	Взрослых трематод	
				<i>D. indistinctum</i>	<i>D. spathaceum</i>
2	177	Плотва	111	64	47
12	11	Чехонь	4	4	—
13	9	Синец	3	1	2
14	21	Ерш	21	16	5
17	31	»	21	17	4
19	65	Густера	29	19	10
20	36	Лещ	5	4	1
23	200	Плотва	4	4	—
29	200	»	50	23	27
34	60	Чехонь	32	30	2
37	25	Чехонь	10	8	2
41	50	Синец	10	1	9
45	50	Лещ	7	2	5
46	240	Плотва	60	15	45
47	60	Густера	20	8	12
62	50	»	42	16	26
Всего...	1285	—	429	232	197

* В опыте использовали синюю чайку.

тела, характером движения и некоторыми другими особенностями (Шигин, 1965а, б).

Разделив по этим признакам метацеркарий от естественно зараженных рыб (плотва, лещ, густера) и заразив ими птенцов чаек, мы получили чистое заражение птенцов каждым из указанных видов рода *Diplostomum*. Результаты этих опытов применительно к *D. indistinctum* приведены в табл. 2 (опыты 199, 203 и 229).

Установив таким образом принадлежность метацеркарий к *D. indistinctum*, мы получили возможность значительно расширить круг дополнительных хозяев этого вида трематод путем широкого обследования рыб на их естественную зараженность метацеркариями этого вида. Такие обследования были проведены на Рыбинском водохранилище (1959—1962 гг.), в дельте Волги (1963—1966 гг.) и в Ахтаринских лиманах Азовского моря (1965—1966 гг.). Всего нами было обследовано 1273 рыбы, относящихся к 44 видам и подвидам.

Метацеркарии *D. indistinctum* были обнаружены у следующих 15 видов и подвигов рыб, которые и составляют круг дополнительных хозяев этого вида: плотва (*Rutilus rutilus*), вобла (*R. rutilus caspicus*), серушка (*R. rutilus fluviatilis*), лещ (*Abramis brama*), синец (*A. ballerus*), белоглазка (*A. sapa*), густера (*Blicca bjoerkna*), язь (*Leuciscus idus*), елец (*L. leuciscus*), чехонь (*Pelecus cultratus*), уклей (*Alburnus alburnus*), красноперка (*Scardinius erythrophthalmus*), карась золотой (*Carassius carassius*), ерш (*Acerina cernua*), налим (*Lota lota*), щука (*Esox lucius*).

ОПИСАНИЕ ЦЕРКАРИЯ *DIPLOSTOMUM INDISTINCTUM*

Синоним: *Cercaria helvetica* XV Dibois, 1929.

Хозяева. Прудовики: *Radix ovata*, *R. auricularia* и *R. pereger*.

Места обнаружения. Европа (Швейцария и СССР); в СССР — Рыбинское водохранилище и дельта Волги.

Общая морфология и размеры (по экземпляру от *R. ovata*, зафиксированному и окрашенному уксуснокислым кармином и заключенному в бальзам).

Таблица 2

Результаты опытов по заражению обыкновенных чашек метациркариями *Diplostomum indistinctum* от естественно и экспериментально инвазированных рыб

№ опыта	Скормлено метациркариев	Выращено <i>D. indistinctum</i>	№ опыта	Скормлено метациркариев	Выращено <i>D. indistinctum</i>
199	12	1	229	2	2
203	15	3	231	100	44
227	52	12	232	100	53
Всего				281	115

Тело 0,235 мм длиной при максимальной ширине на уровне брюшной присоски 0,085 мм. К концам тело сужается, причем сужение переднего конца выражено сильнее, чем заднего. Терминальный орган удлинено-грушевидной формы, его длина 0,070 мм, а максимальная ширина 0,030 мм. Брюшная присоска относительно крупная, 0,055 мм в диаметре. Она занимает почти центральное положение: расстояние от переднего края тела до центра брюшной присоски равно 0,120 мм и составляет 51,1% от общей длины тела церкария. Хвостовой ствол лишь немногим короче длины тела, его длина 0,210 мм, а ширина 0,035 мм. Фурки хвоста снабжены хорошо выраженными плавательными мембранами.

Индивидуальная изменчивость церкариев *D. indistinctum* (по 20 экз.)

Размеры (в мм)	Длина			Ширина		
	Мин.	Макс.	Сред.	Мин.	Макс.	Сред.
Тело	0,205	0,250	0,228	0,065	0,086	0,075
Терминальный орган	0,068	0,075	0,071	0,028	0,030	0,029
Брюшная присоска	0,045	0,060	0,051	0,028	0,030	0,029
Хвостовой ствол	0,160	0,190	0,175	—	—	—
Отношения*	Мин.			Макс.		
	Сред.			Сред.		
АВ тела к АВ терминального органа	6,97			9,87		
АВ тела к АВ брюшной присоски	4,30			7,56		
АВ терминального органа к АВ брюшной присоски	0,56			0,87		
А хвостового ствола к А тела (в %)	77,6			95,2		
В брюшной присоски к В тела (в %)	64,7			77,7		
В к А тела (в %)	30,0			38,4		
О к А тела (в %)	50,0			55,8		

* А — длина; В — ширина; АВ — произведение длины на ширину; О — расстояние от переднего конца тела до центра брюшной присоски.

Кутикулярное вооружение представлено двумя различными элементами: мелкими и толстыми кутикулярными шипиками, покрывающими большую часть тела церкария, и различной конфигурации крючьями, сконцентрированными на переднем конце тела и на брюшной присоске (рис. 1).

Большая часть кутикулярного вооружения сконцентрирована в передней части тела: вентральная поверхность вооружена сильнее дорзальной. По характеру вооружения тело церкария можно разделить на четыре зоны.

Апикальная зона, или зона терминального органа, занимает переднюю часть тела и состоит из терминального пучка крючьев и довольно широкого пояса из поперечных рядов крючьев и кутикулярных шипов.

Терминальный пучок состоит из 11 крючьев, расположенных в три ряда непосредственно позади ротового отверстия между выводными порами протоков желез проникновения. По форме они напоминают крючья цестод днорхонидного типа. Длина их не превышает 2—2,5 мм.

Упомянутый пояс из многочисленных, плотно расположенных поперечных рядов крючьев и шипов имеет 0,018—0,020 мм ширины. Первые два ряда его образованы довольно крупными крючьями, напоминающими и по форме и по размерам крючья терминального пучка. В последующих рядах размеры крючьев резко уменьшаются, а сами крючья теряют свойственную им форму и постепенно превращаются в короткие, но толстые шипы, отличающиеся от кутикулярных шипиков заметно большей толщиной и клиновидной формой.

Преэкваториальная, или преацетобулярная, зона следует непосредственно за апикальной и простирается назад до уровня центра брюшной

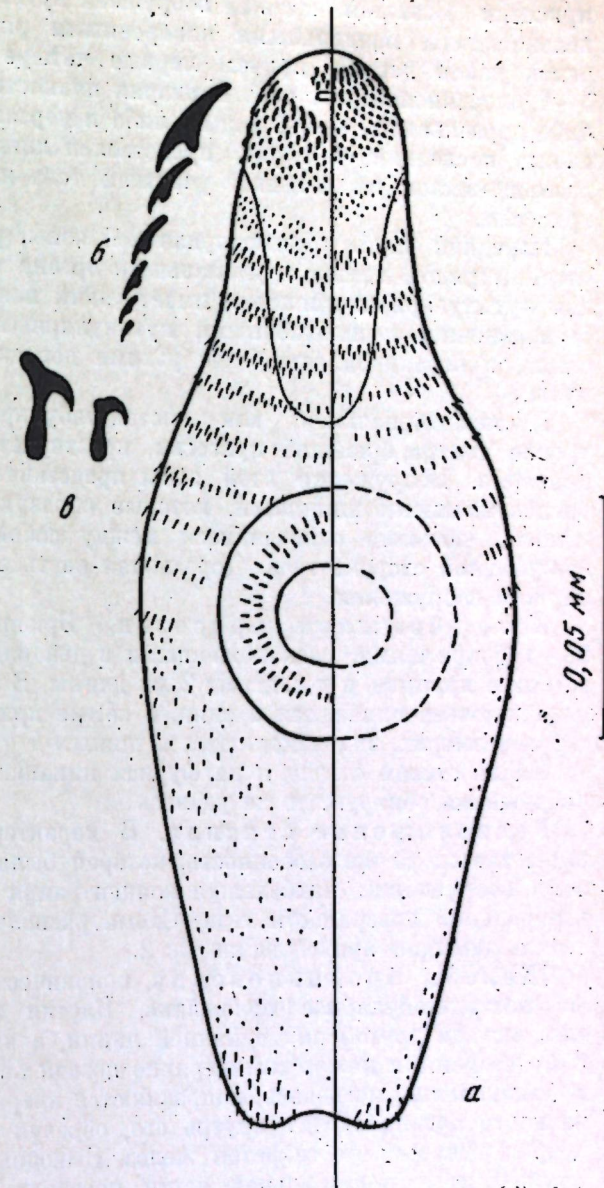


Рис. 1. Церкарий *Diplostomum indistinctum* (Gubert, 1923) Hughes, 1929

а — расположение элементов кутикулярного вооружения на теле церкария; б — крючья терминального органа; в — крючья брюшной присоски (оригинал)

присоски. Большая часть ее вооружена кутикулярными шипиками, расположенными правильными поперечными рядами. Общее число таких рядов равно девяти, причем первые четыре из них двойные. Первые 3—4 ряда опоясывают тело церкария полностью, а последующие имеют либо дорзальный (4—6-й ряды), либо и дорзальный и вентральный разрывы; последний, 9-й ряд, представлен лишь несколькими шипиками, размещенными на боковых участках тела на уровне центра брюшной присоски.

Передняя часть преэкваториальной зоны, расположенная между последним рядом шипов терминального органа и первым поперечным рядом кутикулярных шипиков, имеет узкий пояс, образованный мелкими, беспорядочно расположенными кутикулярными шипиками. Спереди и сзади он ограничен еще более узкими полосками невооруженной кутикулы.

Постэкваториальная, или постацетабулярная, зона, начинаясь на уровне центра брюшной присоски, простирается до заднего конца тела церкария. Вооружение этой зоны представлено мелкими беспорядочно расположенными шипиками, которые образуют две латеро-вентральные полосы, частично сливающиеся между собой по медианной линии на вентральной стороне тела. Дорзальная часть этой зоны лишена кутикулярного вооружения.

Зона брюшной присоски. Брюшная присоска вооружена 98—117 крючьями, расположенными в два ряда. Крючья наружного ряда более крупные и достигают 2 мм длины. В задней части присоски оба ряда крючьев сливаются в один, а самые крючья, постепенно уменьшаясь в размерах, видоизменяются в шипы.

На хвостовом стволе и на фурках никаких элементов кутикулярного вооружения обнаружить не удалось.

Расположение сенсилл. В характере расположения сенсилл наблюдается та же особенность, которая была отмечена для кутикулярного вооружения: наибольшая концентрация их в передней части и на вентральной поверхности тела. Схема расположения сенсилл на теле и хвосте церкария приведена на рис. 2.

Железы проникновения в количестве двух пар; они занимают постацетабулярное положение. Клетки первой пары расположены одна позади другой по медианной линии, а клетки второй пары смещены в стороны и лежат симметрично позади первой пары. Протоки желез проникновения, изгибаясь, направляются вперед и в задней части терминального органа входят внутрь его, образуя здесь расширенные резервуары, заполненные секретом желез. Выводные протоки этих желез открываются в терминальной части переднего конца тела каждый самостоятельным отверстием (рис. 3, а).

Экскреторная система построена по общему для церкариев рода *Diplostomum* плану. Формула экскреторной системы: $2[3 + 3 + (2)] = 16$. Кроме этих 16 мерцательных клеток, в каждом сосуде, соединяющем главный боковой сосуд с местом слияния коллекторных сосудов первого порядка, имеется по три пучка ресничек, напоминающих мерцательный аппарат терминальных клеток (рис. 3, а).

Пищеварительная система, видимо, не функционирует, так как ее развитие не закончено. Она состоит из отдельных клеток, не соединенных единым пищеварительным каналом. Префаринкс и пищевод состоят каждый из одной клетки. Первая из них сильно вытянута по длине и большей своей частью помещается внутри терминального орга-

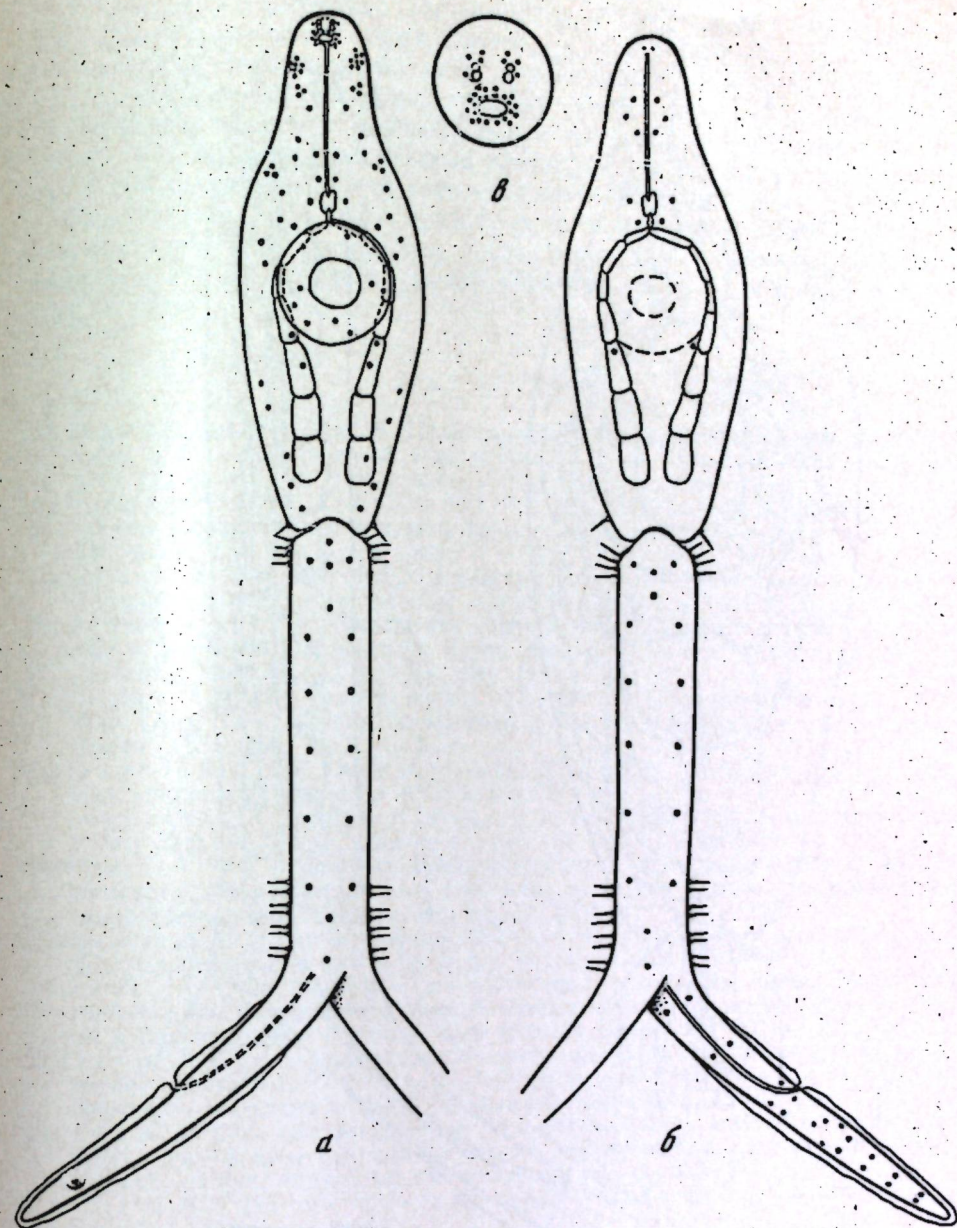


Рис. 2. Церкарий *Diplostomum indistinctum* (Guberlet, 1923) Hughes, 1929
Схема расположения сенсилл: а — вентрально; б — дорзально; в — апикально (оригинал)

на. Вторая значительно короче первой и расположена непосредственно позади зачатка фаринкса. Каждая ветвь кишечника состоит из семи клеток; первые три из них узкие и длинные, остальные — короткие и толстые (рис. 2, а).

Каудальные тельца лопастные, в количестве 11 пар. Спустя некоторое время после выхода церкария из моллюска каждое тельце разделяется глубокими перетяжками на 2—3 части, в результате чего складывается ложное впечатление о большом и непостоянном числе их (рис. 3, б).

Поза покоя хорошо выражена и весьма характерна. Во время флотации фурки хвоста расправляются, а тело подгибается в сторону одной из фурук настолько, что угол, образованный осью хвостового ствола и тела, оказывается близким к прямому (рис. 3, в).

Церкарии обладают положительным фото- и отрицательным геотаксисом. Они выходят из моллюска преимущественно в дневные часы суток и при рассеянном свете распределяются более или менее равномерно в поверхностном слое воды; прямого солнечного света они избегают. При температуре 18—20° отдельные особи церкариев сохраняют свою жизнеспособность до 36 часов, однако основная масса их погибает к концу первых суток.

ЛИТЕРАТУРА

- Гинецкая Т. А. 1959. К фауне церкариев моллюсков Рыбинского водохранилища, ч. I. Систематический обзор церкариев. В сб.: «Экологическая паразитология» под ред. Ю. И. Полянского. Изд-во ЛГУ, стр. 96—149.
- Гинецкая Т. А., Добровольский А. А. 1963. Новый метод обнаружения сенсил личинок трематод и значение этих образований для систематики. — Докл. АН СССР, 151, № 2: 460—463.
- Курашвили Б. Е. 1953. Фауна гельминтов охотничье-промысловых птиц Грузии. В кн.: «Работы по гельминтологии». Изд-во АН СССР, стр. 340—346.
- Макимова А. П. 1965. Сосальщики диких гусеобразных птиц водоемов Центрального Казахстана. Материалы к Научн. конфер. Всесоюз. об-ва гельминтологов (декабрь, 1965), ч. I. М., стр. 126—131.
- Сергеева Т. П., Краснолобова Т. А. 1963. К фауне трематод рыбоядных и птиц Тувы. В кн.: «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР, стр. 90—96.
- Судариков В. Е. 1960. Отряд *Strigoida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. — «Трематоды животных и человека», 17: 155—530.
- Туремуратов А. Т. 1962. К познанию гельминтофауны цапель и чаек дельты р. Аму-Дарья. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 12: 263—277.
- Шигин А. А. 1959. О видовом составе трематод рода *Diplostomum* (*Strigoida*), паразитирующих у чаек. Десятое совещание по паразитологическим проблемам и природно-очаговым болезням. Изд-во АН СССР, вып. 2, стр. 218.
- Шигин А. А. 1961. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища. — Труды Дарвинск. гос. запов., Вологодск. кн. изд-во, вып. 7: 309—362.
- Шигин А. А. 1965а. Некоторые итоги изучения систематики метацеркариев рода *Diplostomum* — возбудителей диплостоматозов пресноводных рыб СССР. Материалы к Научн. конфер. Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. I. М., стр. 216—265.
- Шигин А. А. 1965б. О таксономическом значении вторичной экскреторной системы метацеркариев рода *Diplostomum*. Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. — Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 15: 200—202.
- Шигин А. А. 1968. Систематический обзор метацеркариев рода *Diplostomum* — паразитов рыб дельты Волги и Рыбинского водохранилища. Гельминтологический сборник. — Труды Астраханск. гос. запов., вып. XI, стр. 275—324.
- Dubois G. 1929. Les cercaires de la région de Neuchâte. — Bull. Soc. neuchât. Sci. natur., 53: 1—177.
- Dubois G. 1938. Monographie des *Strigoida* (Trematoda). — Mém. Soc. neuchât. Sci. natur., 6: 1—535.
- Meyer P. O. 1964. Die Trematodenlarven aus dem Gebiete von Zürich. — Vierteljahrsschr. der Naturforsch. Gesellschaft in Zürich., H. 4: 277—372.

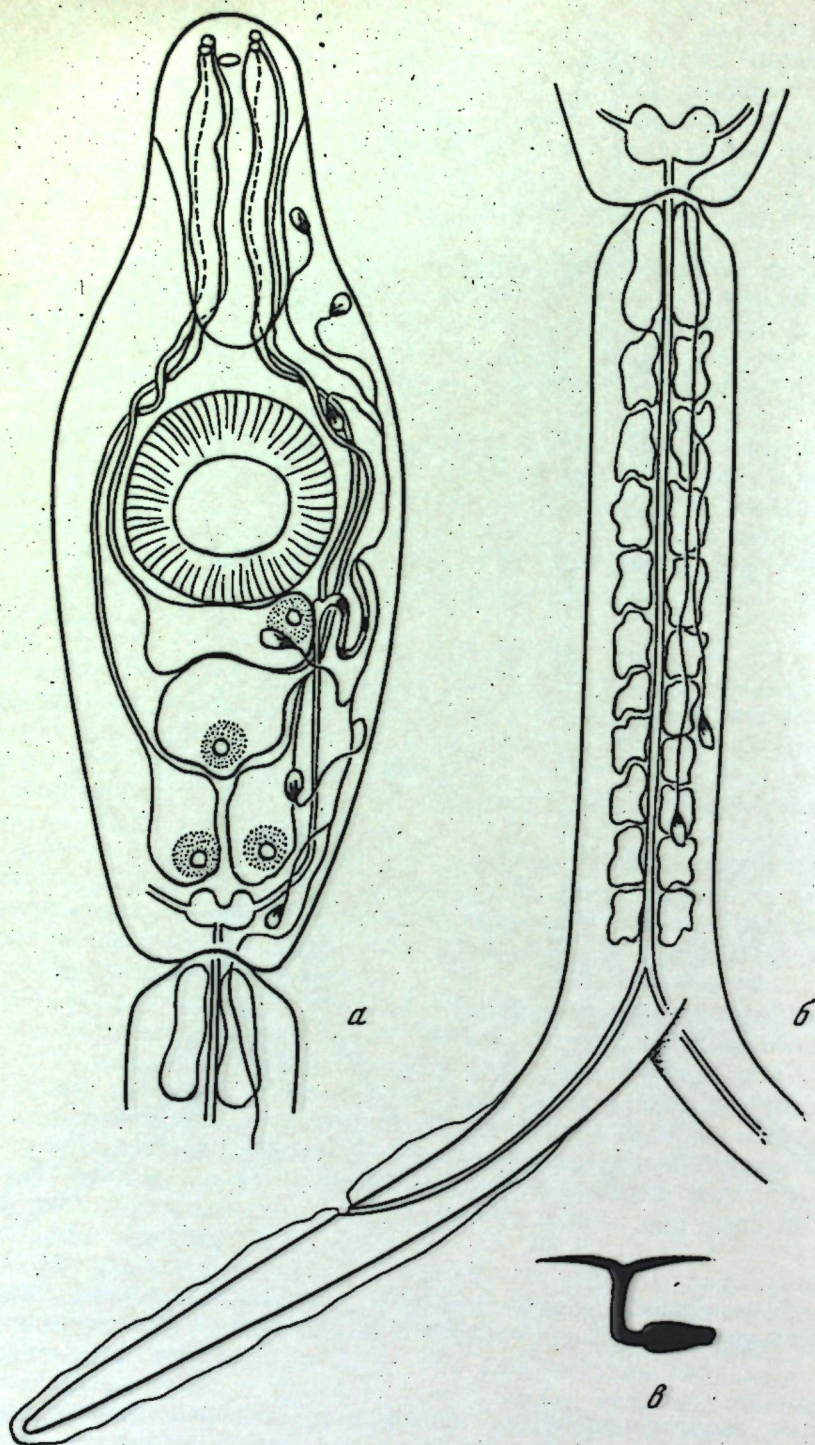


Рис. 3. Церкарий *Diplostomum indistinctum* (Guberlet, 1923) Hughes, 1929
Топография элементов экскреторной системы, желез проникновения и каудальных телес;
а — в теле церкария; б — в хвостовом стволе; в — поза покоя церкария

И. И. ШИХОБАЛОВА, Л. С. ПАРУЖИНСКАЯ

ИЗУЧЕНИЕ ОТДАЛЕННОГО ВЛИЯНИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ОБЛУЧЕНИЯ НА РАЗВИТИЕ ГЕЛЬМИНТОВ (НА ПРИМЕРЕ *ASCARIDIA GALLI* И *TRICHOCEPHALUS MURIS*)

В процессе изучения радиочувствительности яиц паразитических нематод различных систематических групп возник вопрос об отдаленном действии облучения.

Для решения поставленного вопроса о влиянии облучения на жизнеспособность аскаридий и власоглавов в ряде последующих поколений нами проводилось облучение яиц как не приступивших к делению, так и яиц с завершенным эмбриональным развитием. Облучение производилось дозами, которые подавляют развитие указанных гельминтов приблизительно на 50%.

Исследования проводились на аскаридиях (*Ascaridia galli*) и власоглавах (*Trichocephalus muris*). Эти два гельминта представляли возможность проводить наблюдения за эмбриональным и постэмбриональным развитием в лабораторных условиях.

Нашими предыдущими исследованиями (Шихобалова и Паружинская, 1959, 1961а, 1962—1963) было установлено, что после облучения яиц аскаридий, не приступивших к делению, дозой в 15000 p (лучи Рентгена) до инвазионной стадии развивается приблизительно 50% яиц (по сравнению с контролем); и что инвазионная способность личинок оказывается пониженной. Установлено также, что яйца аскаридий с развившимся эмбрионом более чувствительны к действию ионизирующей радиации, чем яйца, не приступившие к делению. После облучения инвазионных яиц дозой в 2500—4000 p постэмбриональное развитие в цыплятах завершается приблизительно 60—40% аскаридий. При этом особенно чувствительными оказываются самцы. Установлено, что радиочувствительность для облучения яиц аскаридий на стадии одного бластомера, мы применяли дозу в 15000 p, а для облучения на стадии инвазионной личинки — дозу в 1500 p. Такая относительная малая доза для облучения инвазионных яиц была взята на том основании, что после облучения дозами свыше 3000—4000 p практически развиваются только самки, и лишь единичные самцы достигают половозрелого состояния. Уловив же наших опытов требовалось найти условия эксперимента, при которых цыплята одновременно с самками из которых можно было получить яйца для наблюдений за дальнейшим развитием аскаридий.

Яйца власоглава, согласно ранее проведенным исследованиям (Шихобалова и Паружинская, 1960, 1961а, 1962—1963), облучались на стадии одного бластомера дозой в 10000 p, развиваясь до инвазионной стадии в среднем в 60% случаев, а дозой в 15000—20000 p в 30—15%; при этом инвазионная способность личинок, развившихся из облученных яиц

(дозами меньшими 20000 p), практически не снижается. Различий в жизнеспособности самцов и самок, развивающихся из облученных яиц, не отмечено (Шихобалова, Паружинская, 1960). После облучения личиновозрелого состояния развиваются лишь 3,5—1,5% власоглавов (по отношению к числу паразитов у контрольных мышей, получивших необлученные инвазионные яйца). После облучения дозой в 2000 p Различий в жизнеспособности самцов и самок власоглавов после облучения инвазионных яиц также не обнаружено.

Основываясь на указанной радиочувствительности яиц власоглавов, для наблюдений за отдаленным ее действием мы применяли следующие дозы ионизирующей радиации (лучи Рентгена): 10000 p для облучения яиц, не приступивших к делению, и 2000 p для инвазионных яиц.

МЕТОДИКА

Облучение яиц производилось в небольших чашечках из плексигласа под слоем воды около 2 мм от аппарата РУП-200, без фильтра. После облучения яиц на стадии одного бластомера их переносили в часовые стекла, отмывали и помещали в термостат при температуре 26°. Наблюдения за развитием яиц производили каждые 3 дня; просматривалось до 200 яиц.

Опыты с аскаридиями. Яйца аскаридий выделялись из самок. Яйца, не приступившие к делению, облучались при следующем режиме: без фильтра, мощность дозы при отдельных облучениях колебалась от 1490 до 2480 p/мин, напряжение трубки 190 кВ, при токе 15 та.

Яйца с завершенным эмбриональным развитием облучались при режиме: без фильтра, мощность дозы при отдельных облучениях колебалась от 875 до 3120 p/мин.

При заражении цыплят им вводилось перорально по 300 инвазионных яиц. При облучении яиц с завершенным эмбриональным развитием заражение цыплят производилось в тот же день. Контрольные цыплята получали равное число инвазионных яиц аскаридий, не подвергавшихся облучению.

В каждой группе было по 15 цыплят в возрасте 25—30 дней. Цыплят вскрывали на 20-й и 60-й дни после заражения. Собранных аскаридий подсчитывали и измеряли (отдельно самок и самцов). Опыты проводили в течение 1965—1966 гг., каждый опыт (4 поколения) в среднем длился около года. Опыты повторялись 4—6 раз.

Контролем служили цыплята, подвергавшиеся одновременному заражению яйцами аскаридий, не облучавшихся в первом поколении.

Опыты с власоглавами. Яйца власоглавов выделяли из фекалий мышей (по методу Фюллеборна), хорошо отмывали водой и содержали для наблюдений за их развитием в часовых стеклах в 1%-ном растворе HCl в термостате при температуре 26°.

При облучении яиц (аппарат РУП-200) мощность дозы в отдельных сеансах облучения была от 4505 до 2020 p/мин, напряжение трубки 190 кВ, при токе 15 та.

Инвазионными считались яйца с подвижными личинками, имеющими стилет на головном конце. При заражении мышам перорально вводили в пищевод металлическим тонким зондом с утолщением на конце по 200 инвазионных яиц. При облучении яиц с завершенным эмбриональным развитием (инвазионных) заражение мышей производилось в день облучения.

Одновременно с экспериментальными заражались контрольные мыши, получившие яйца, не подвергавшиеся облучению. Вскрывали мышей на 20-й и 65—70-й дни после заражения.

Дозиметрия производилась поизационным методом с пересчетом по закону обратных квадратов (и в предыдущих и в данных опытах).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Отдаленное действие ионизирующей радиации на развитие *Ascaridia galli*

Результаты наблюдений за развитием аскаридий в последующих поколениях после облучения яиц, не приступивших к делению, представлены в табл. 1, рис. 1.

После облучения (дозой в 15 000 p) яйца развились до инвазионной стадии в среднем (по 6 опытам) в 29,9% при колебаниях по шести опытам в пределах 16—45,5%. В контроле процент развившихся яиц оказался равным в среднем 71,6 при колебаниях в отдельных культурах в пределах 50,5—85. По отношению к контролю яйца в среднем развились на 41,6%.

Яйца, выделенные самками аскаридий второго поколения, развились в значительно меньшем проценте, чем яйца, выделенные контрольными паразитами. В эксперименте в среднем (по шести опытам) вышло 27,6% яиц (при колебаниях по отдельным опытам от 12 до 45%, в то время как в контроле вышло в среднем 65,3% при колебаниях от 50,5 до 85%). Разница в процентах при статистической обработке оказалась достоверной. Процент к контролю в эксперименте оказался равным в среднем 42,3.

Наблюдения за развитием яиц аскаридий в третьем поколении проводилось в четырех опытах, а в четвертом поколении — в трех опытах.

В третьем поколении влияние облучения на развитие яиц оказалось слабее, чем во втором, поскольку оно проявлялось не во всех опытах. По отношению к контролю процент развившихся яиц в отдельных опытах оказался равным: 50,0, 37,6 и 57,0, а в среднем он оказался равным 50,4.

В четвертом поколении из трех опытов только в одном было отмечено снижение в проценте развившихся яиц. По трем опытам процент к контролю выразился в 80,2.

Проведенные наблюдения говорят за то, что отдаленное влияние облучения на эмбриональное развитие постепенно ослабевает, и к четвертому поколению оно практически исчезает. Бросается в глаза несколько замедленное развитие яиц в экспериментальных культурах второго поколения по сравнению с контрольными.

Приведем несколько цифр. На четвертый день в экспериментальной культуре яиц, развившихся до 2—4 бластомеров, было 36%, до 8 бластомеров и ранней морулы — 20%; в это время в контрольной культуре на указанных стадиях было соответственно 3,6 и 44,6%, а 29,1% яиц уже содержали морулу и бластулу. На восьмой день в эксперименте яйца содержали морулу и бластулу в 43,8%, гастролу и не вполне сформированную личинку в 16%; в это время в контроле соответственно было 36,5 и 39,7%.

В третьем поколении задержка в развитии оказалась менее выраженной, а в четвертом ее практически не было. Наблюдения за постэмбриональным развитием аскаридий показали, что во втором и третьем поколениях развивается несколько меньшее число аскаридий, чем в соответствующих контролях (табл. 1, рис. 1).

Среднее число личиночных форм, развившихся из яиц, выделенных из самок аскаридий второго и третьего поколений, судя по вскрытиям

Таблица 1

Влияние ионизирующего облучения яиц (лучи Рентгена) на развитие аскаридий в последующих поколениях

Группа	I поколение				II поколение				III поколение				IV поколение			
	Эмбриональное развитие		Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие		Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие		Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие		Постэмбриональное развитие	
	Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяйне	20-й день	60-й день	Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяйне	20-й день	60-й день	Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяйне	20-й день	60-й день	Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяйне	20-й день	60-й день
Опыт	29,9	17,0±14,9 ♀ : ♂ = 2,4 : 1	7,7±1,8 ♀ : ♂ = 2,4 : 1	27,6	33,5±5,9 ♀ : ♂ = 1,4 : 1	9,3±1,4 ♀ : ♂ = 1,4 : 1	38,4	27,3±6,4 ♀ : ♂ = 1,2 : 1	56,7	37,8±9 ♀ : ♂ = 0,8 : 1	14,2±2,15 ♀ : ♂ = 0,8 : 1		72	41±4,8 ♀ : ♂ = 1 : 1	22,6±4,1 ♀ : ♂ = 1 : 1	
Контроль	71,6	32,3±11,7 ♀ : ♂ = 1 : 1	15,3±1,9 ♀ : ♂ = 1 : 1	65,3	79,6±13,1 ♀ : ♂ = 0,9 : 1	18,6±2 ♀ : ♂ = 0,9 : 1	63,6	62±6,5 ♀ : ♂ = 1 : 1	81	48,1±6,2 ♀ : ♂ = 1 : 1	29,7±6,4 ♀ : ♂ = 1 : 1		82	53,8±7,9 ♀ : ♂ = 1 : 1	16,1 ♀ : ♂ = 1 : 1	
Опыт		40,9±3,7 ♀ : ♂ = 3,8 : 1	13,4±1,9 ♀ : ♂ = 3,8 : 1	48,9	37,7±4 ♀ : ♂ = 0,9 : 1	7,3±1,9 ♀ : ♂ = 0,9 : 1	62,5	42,2±4,5 ♀ : ♂ = 1,1 : 1	73,5	54,8±8 ♀ : ♂ = 1 : 1	20,8 ♀ : ♂ = 1 : 1					
Контроль		40,4±5 ♀ : ♂ = 1 : 1	29±3,2 ♀ : ♂ = 1 : 1	82	45,1±4,8 ♀ : ♂ = 1 : 1	30,8±2,6 ♀ : ♂ = 1 : 1	81	48,1±6,2 ♀ : ♂ = 1 : 1								

Облучение яиц, не приступивших к делению (доза 15 000 p)

Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 1500 p)

цыплит на 20-й день после заражения, оказался значительно меньше, чем в контроле. Соответственно во втором поколении их было $33,5 \pm 5,9$ и $79,3 \pm 13,1$ и в третьем — $27,3 \pm 6$ и $62 \pm 6,5$ экземпляра. При статистической обработке этих данных различие оказалось достоверным.

Число половозрелых аскаридий, обнаруженных на 60-й день после заражения, было также значительно меньше, чем в контроле. Во втором поколении оказалось 50% и в третьем — 42,2% к контролю (табл. 1, рис. 1). В четвертом поколении различия были незначительными. Статистическая обработка показала достоверность разницы в числе развившихся аскаридий в эксперименте и контроле второго и третьего поколений. Измерения паразитов не выявили различий в их размерах. Соотношение между числом самок и самцов было резко измененным в сторону уменьшения числа самок только у аскаридий, развившихся непосредственно после облучения. Выявленного отставания в постэмбриональном развитии аскаридий второго и третьего поколений выявлено не было.

Полученные данные говорят о том, что облучение яиц, не приступив-

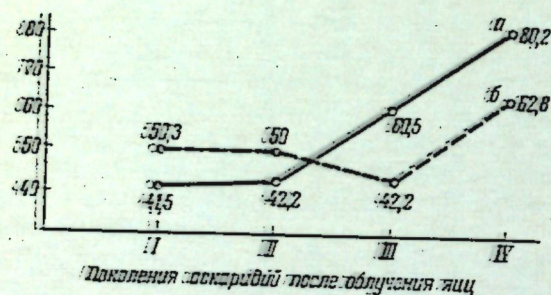


Рис. 1. Влияние ионизирующего облучения яиц, не приступивших к дроблению, на эмбриональное и постэмбриональное развитие аскаридий в последующих поколениях

а — процент яиц, развившихся до инвазионной стадии (по отношению к контролю); б — процент аскаридий, развившихся до половозрелого состояния (по отношению к контролю); I, II, III, IV — поколения аскаридий

ших к делению, дозой в 15 000 р, оказывает отдаленное влияние на эмбриональное и постэмбриональное развитие аскаридий в последующих поколениях. Во втором и третьем поколениях инвазионной стадии достигает меньший процент яиц и уменьшается число аскаридий, завершающих постэмбриональное развитие в организме хозяина. При статистической обработке разница оказалась достоверной. К четвертому поколению различия стираются.

Результаты наблюдений за развитием аскаридий в последующих поколениях после облучения яиц со сформированными инвазионными личинками (показаны в табл. 1, рис. 2).

Облучение личинок (инвазионных яиц) дозой в 1500 р оказало влияние на постэмбриональное развитие аскаридий. У экспериментальных цыплят в среднем (по 4 опытам) оказалось $13,4 \pm 1,9$ аскаридий, при отношении числа самок к числу самцов 3,8:1, а у контрольных соответственно $29 \pm 3,2$ аскаридий при отношении 1:1. При этом самки только в 21,7% оказались оплодотворенными, в то время как в контроле все 100% самок содержали оплодотворенные яйца.

Во втором поколении яйца аскаридий в эксперименте достигли инвазионной стадии в значительно меньшем проценте (48,9), чем в контроле (82) (табл. 1). В отдельных опытах процент колебался от 35 до 54, а в контроле от 79 до 85. В среднем по отношению к контролю процент развившихся яиц оказался равным 59,6.

В третьем поколении процент яиц, в которых было завершено эмбриональное развитие, колебался в эксперименте от 60 до 67, а в контроле от

79 до 84. По отношению к контролю средний процент развившихся яиц выразился в 77,1.

В четвертом поколении различия в эмбриональном развитии стирались, хотя было отмечено небольшое уменьшение процента развившихся яиц (табл. 1, рис. 2). Разница в числе яиц с завершенным эмбриональным развитием во II и III поколениях при статистической обработке оказалась достоверной. Выраженной задержки в развитии яиц во втором и третьем поколениях не отмечалось.

Наблюдения за постэмбриональным развитием аскаридий во втором и третьем поколениях выявили отдаленное воздействие облучения. Число развившихся личинок аскаридий к 20-му дню во втором поколении в среднем было $37,7 \pm 4$ (при колебаниях по отдельным опытам в пределах 31,2—54,2), в то время как в контроле их было в среднем по $45,1 \pm 4,8$ (при колебаниях от 36,2 до 83,4). Число развившихся взрослых паразитов к 60-му дню у экспериментальных цыплят во втором поколении в среднем было $7,3 \pm 1,9$ экз. (при колебаниях от 5,6 до 8,6), а в контроле соответственно $30,8 \pm 2,6$ экз. (при колебании от 16,1 до 41,9). По отношению к контролю во втором поколении выросло в среднем 23,7% яиц.

В третьем поколении аскаридий было в среднем $14,1 \pm 4,9$ экземпляра (при колебании от 13 до 15,2), а в контроле $29,7 \pm 6,4$ (от 16,1 до 41,9). По отношению к контролю в эксперименте выросло в среднем 47,4%. Разница в числе паразитов и во втором и в третьем поколениях достоверна.

Изменений в соотношениях между числом самцов и самок аскаридий во втором и третьем поколениях по сравнению с контролем не оказалось.

Интересно, что не все самки аскаридий, полученные при вскрытии цыплят на 60-й день после заражения, в эксперименте оказались оплодотворенными. Во втором поколении из общего числа 87 самок оплодотворенные яйца содержали 60,6%. В третьем поколении оплодотворенными оказались 51,6% самок (из общего числа 147). В контроле во втором и третьем поколениях все самки были оплодотворенными. В четвертом поколении процент оплодотворенных самок в эксперименте (94,4) оказался таким же, как и в контроле (98,5). Выраженного отставания в постэмбриональном развитии аскаридий, судя по началу выделения яиц аскаридиями, во втором и третьем поколениях не было отмечено. Не было различий и в размерах аскаридий второго, третьего поколений у экспериментальных и контрольных цыплят.

В результате наблюдений за отдаленным действием облучения яиц аскаридий с завершенным эмбриональным развитием можно видеть, что во втором и третьем поколениях, по сравнению с контролем, меньший процент яиц достигает инвазионной стадии и меньшее число аскаридий завершает постэмбриональное развитие в организме хозяина.

Говорить о том, на какой из двух проверенных стадий (яиц, не приступивших к дроблению, или на стадии инвазионной личинки) ионизирующее облучение оказывает более сильное отдаленное воздействие, мы не считаем возможным, поскольку дозы облучения были различны. Для облучения инвазионных яиц брали относительно очень малую дозу (1500 р).

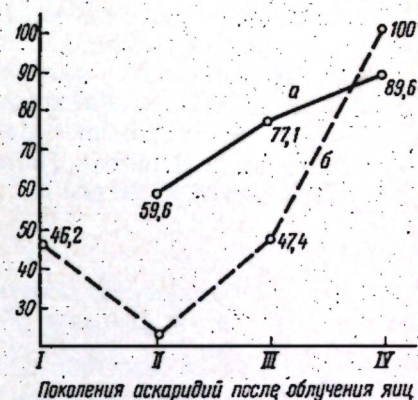


Рис. 2. Влияние ионизирующего облучения яиц, содержащих инвазионную личинку на эмбриональное и постэмбриональное развитие аскаридий в последующих поколениях. Обозначения те же, что и на рис. 1

поскольку нам надо было получить половозрелых особей (самцов и самок), хотя бы и в меньшем числе, чем в контроле.

Радиочувствительность яиц аскаридий близка к радиочувствительности яиц других аскаридат, поэтому очень возможно, что ионизирующее облучение будет оказывать аналогичное воздействие на жизнеспособность аскарид (*Ascaris lumbricoides*, *A. suum*).

Естественно, что отдаленное действие ионизирующей радиации, выявленное при облучении яиц аскаридий, не может быть перенесено на всех нематод. Известно, например, что радиочувствительность яиц власоглавов имеет свои специфические особенности. Поэтому затронутый нами вопрос об отдаленном действии радиации должен быть изучен и на других видах гельминтов. Нами проведено изучение отдаленного действия ионизирующей радиации на развитие власоглавов *Trichocephalus muris*.

Отдаленное действие ионизирующей радиации на развитие *Trichocephalus muris*

Результаты наблюдений за жизнеспособностью власоглавов после облучения яиц власоглавов, не приступивших к делению, представлены в табл. 2. После облучения дозой 10 000 р яйца достигли стадии инвазионной личинки в 26,6% (в среднем по 4 опытам). В контрольной культуре процент оказался равным 91%.

Число власоглавов, достигших у экспериментальных мышей 20—25-дневного возраста, оказалось значительно меньшим, чем у контрольных, соответственно (по четырем опытам) в среднем на мышь по 28,6 и 55,2 экз. Замечена была значительная задержка в развитии. Выделение яиц власоглавов у мышей контрольных групп началось значительно раньше.

В контрольных группах на 38-й день все мыши выделяли яйца, в то время как в экспериментальных группах в это время яйца власоглавов выделяли только по отдельным опытам 36—61% мышей, и только к 45-му дню их начали выделять все мыши. При вскрытии на 60—73-й день (по отдельным опытам) число власоглавов у экспериментальных и контрольных мышей было почти одинаковым ($8,2 \pm 0,9$ и $9,8 \pm 0,9$ экз.). Отношение между числом самок и самцов власоглавов у экспериментальных и контрольных мышей было одинаковым.

Яйца, выделенные самками власоглавов второго поколения, развились до инвазионной стадии в несколько меньшем проценте, чем в контроле (табл. 2). В среднем по отношению к контролю (по 4 опытам) процент яиц с завершенным эмбриональным развитием оказался равным 73. При этом по отдельным опытам он колебался и был равен: 42, 69, 91 и 92.

Яйца, выделенные самками власоглавов третьего поколения, развились до инвазионной стадии почти в таком же проценте, что и в контроле. В среднем этот процент составил 77 по отношению к контролю, а в отдельных опытах он был равен 65,9, 86,9, 79,5, 96,5.

Наконец, в четвертом поколении процент яиц, в которых завершалось эмбриональное развитие, еще больше приблизился к контролю и составил 78,6 (по отношению к контролю).

Развитие яиц во втором поколении протекало несколько медленнее, чем в контроле. На четвертый день в эксперименте (в среднем по 4 опытам) 65% яиц содержали 2—4 бластомера и 35% — 8 бластомеров и раннюю морулу. В контроле соответственно было 13,3 и 86,6%. На восьмой день в эксперименте, в среднем, 26% яиц были на стадии 2—4 бластомера, 72,5% — на стадии 8 бластомеров и ранней морулы. В контроле содержали 8 бластомеров — раннюю морулу — 67,8% яиц, а 31,3% уже

Таблица 2

Влияние ионизирующего облучения яиц на развитие власоглавов в последующих поколениях

Группа	I поколение			II поколение		
	Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
	средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	среднее число личинок	среднее число взрослых власоглавов	средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	среднее число личинок	среднее число взрослых власоглавов

Облучение яиц, не приступивших к делению, дозой в 10 000 р

Опыт	26,6	$29,2 \pm 4,6$	$8,2 \pm 0,9$	61	$36,3 \pm 2,4$	$7 \pm 0,84$
Контроль	91	$47,2 \pm 7,0$	$9,8 \pm 1,1$	83,5	$41,2 \pm 3,0$	$8 \pm 1,12$

Облучение яиц с законченным эмбриональным развитием дозой в 2000 р

Опыт		$35,6 \pm 6,8$	$9,7 \pm 0,9$	78	$37,2 \pm 5,5$	$12 \pm 1,6$
Контроль		$94,2 \pm 8,0$	$17 \pm 1,9$	88	$63,7 \pm 6,7$	$14,4 \pm 1,4$

Группа	III поколение			IV поколение		
	Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
	средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	среднее число личинок	среднее число взрослых власоглавов	средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	среднее число личинок	среднее число взрослых власоглавов

Облучение яиц, не приступивших к делению, дозой в 10 000 р

Опыт	66,5	$33 \pm 3,7$	$5,3 \pm 0,9$	70	$39,8 \pm 3,4$	$11,6 \pm 1,2$
Контроль	86,3	$40 \pm 5,0$	$7,1 \pm 0,85$	89	$48,3 \pm 6,8$	$13,2 \pm 2,7$

Облучение яиц с законченным эмбриональным развитием дозой в 2000 р

Опыт	86	$88,9 \pm 6,0$	$23,2 \pm 3,6$	—	—	—
Контроль	86,7	$75 \pm 14,3$	$21 \pm 4,1$	—	—	—

Примечание: Число личинок учитывалось при вскрытии мышей на 20-й день после заражения, а число взрослых паразитов — на 60—70-й день.

продвинулись в развитии до поздней морулы и бластулы. Некоторое отставание наблюдалось и на 16-й день, когда в контроле уже 96% яиц содержали гастролу и не вполне сформированную личинку, в эксперименте на гастролу и не полностью сформированной личинке было только 49% яиц.

В третьем поколении отставание в развитии яиц было незначительным, а в четвертом его не было вовсе.

Постэмбриональное развитие власоглавов второго и третьего поколений протекало несколько медленнее, хотя процент паразитов, достигших имагинального состояния, и оказался почти одинаковым с контролем. Во втором поколении в контроле на 38-й день все мыши выделяли яйца власоглавов, а в эксперименте только 23,8%, и лишь к 45-му дню стали выделять все заразившиеся. В третьем поколении отставание в начале выделения яиц было выражено слабее.

В итоге можно констатировать, что облучение яиц *T. muris*, не приступивших к дроблению, дозой в 10 000 p оказывает нерезко выраженное отрицательное влияние на развитие власоглавок. Во втором поколении по сравнению с контролем несколько меньший процент яиц развивается до инвазионной стадии и несколько меньшее число власоглавок достигает половозрелого состояния в организме хозяина, причем развитие протекает несколько медленнее. В третьем поколении указанные различия в развитии выражены значительно слабее, а в четвертом их практически не отмечено.

Результаты наблюдений за жизнеспособностью власоглавок после облучения яиц с завершённым эмбриональным развитием представлены в табл. 2.

После облучения инвазионных яиц дозой в 2000 p, судя по вскрытиям, произведенным на 60-й день, у экспериментальных мышей в среднем было по $9,7 \pm 0,9$ экз. (5,7 ♀, 4 ♂), а у контрольных — по $17 \pm 1,9$ (8 ♀, 9 ♂). Яйца (второго поколения), выделенные самками, развившимися из облученных яиц, развились до инвазионной стадии, в среднем по четырем опытам, в несколько меньшем проценте (78), чем в контроле (88). По отдельным опытам, по отношению к контролю, процент развившихся яиц колебался в пределах 83—90.

В экспериментальных культурах наблюдалась некоторая задержка в развитии яиц. На восьмой день, например, в эксперименте 83% яиц были на стадии 8 бластомеров и ранней морулы, и 14,5% на стадии морулы и бластулы, а в контроле в это время только 3% яиц содержали раннюю морулу, а 95,7% морулу и бластулу. Задержки в развитии яиц власоглавок третьего поколения не наблюдалось.

Во втором и третьем поколениях до половозрелого состояния власоглавы развились приблизительно в таком же количестве, что и в контроле, причем одинаковым было и соотношение между числом самок и самцов.

Во втором поколении число личиночных форм власоглавок, обнаруженных при вскрытии мышей на 20-й день, было меньшим (34,3 личинки в среднем на мышь), чем в контроле (74,9 личинки).

В третьем поколении такой разницы отмечено не было. Отставание в постэмбриональном развитии, судя по началу выделения яиц самками во втором и третьем поколениях, было почти незаметным.

В итоге можно отметить, что облучение инвазионных яиц *T. muris* дозой в 2000 p оказало лишь очень слабое воздействие на развитие власоглавок в последующих поколениях. Облучение дозой в 10 000 p яиц, не приступивших к дроблению, оказало несколько более выраженное воздействие. Во втором и третьем поколениях несколько меньший процент яиц, чем в контроле, достигал инвазионной стадии. Возможно, что более слабый эффект после облучения инвазионных яиц зависел от малой дозы радиации.

Сопоставление полученных результатов показало, что отдаленное воздействие ионизирующей радиации на развитие аскаридий (*Ascaridia galli*) оказывается значительно более выраженным, чем воздействие на власоглавок (*Trichocephalus muris*).

ВЫВОДЫ

1. Ионизирующее облучение яиц гельминтов может оказывать не только непосредственное отрицательное воздействие на развитие яиц, подвергавшихся облучению, но и на жизнеспособность (эмбриональное и постэмбриональное развитие) гельминтов в ряде последующих поколений.

2. Ионизирующая радиация (в дозах, при которых приблизительно 50% яиц оказываются жизнеспособными) более сильно действует на развитие аскаридий (*A. galli*) в последующих поколениях, чем на развитие власоглавок (*T. muris*).

3. После облучения яиц аскаридий (*A. galli*), не приступивших к дроблению, дозой в 15 000 p и яиц с завершённым эмбриональным развитием дозой в 1500 p во втором и третьем поколениях наблюдается меньший процент яиц (по сравнению с контролем), достигающих инвазионной стадии, и меньшее число аскаридий, завершающих постэмбриональное развитие в организме цыплят.

4. Ионизирующее облучение яиц власоглавок (*T. muris*), не приступивших к дроблению, дозой в 10 000 p оказывает слабо выраженное отрицательное влияние на развитие власоглавок в последующих поколениях: во втором и третьем поколениях несколько меньший процент яиц, чем в контроле, достигает инвазионной стадии.

Влияния на число власоглавок, достигших половозрелого состояния во втором и третьем поколениях, не отмечено, хотя развитие и протекало несколько медленнее, чем в контроле. Отдаленного воздействия ионизирующей радиации при облучении яиц с завершённым эмбриональным развитием дозой 2000 p практически отмечено не было.

5. При решении вопроса об использовании относительно небольших доз ионизирующей радиации для дегельминтизации объектов внешней среды необходимо учитывать отдаленное действие ионизирующей радиации на яйца гельминтов.

6. Нужны дальнейшие исследования, чтобы установить, насколько отдаленное воздействие ионизирующей радиации зависит от дозы и методов облучения. Следует провести соответствующие наблюдения за радиочувствительностью яиц нематод других систематических групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1959. Изучение действия ионизирующей радиации на эмбриональное и постэмбриональное развитие *Ascaridia galli* (Schrank, 1788).— *Helminthologia*, 1, N 1—4: 291—299.
- Шихобалова Н. П. и Паружинская Л. С. 1960. Изучение действия ионизирующей радиации (лучи Рентгена) на яйца власоглавок (*Trichocephalus muris* Schrank, 1788).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 10: 248—252.
- Шихобалова Н. П. и Паружинская Л. С. 1961а. Изучение радиочувствительности яиц власоглавок, облученных на стадии инвазионной личинки.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11: 332—336.
- Шихобалова Н. П. и Паружинская Л. С. 1961б. Колебания в радиочувствительности яиц, выделенных из отдельных аскарид и аскаридий.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11: 337—339.
- Шихобалова Н. П. и Паружинская Л. С. 1962—1963. Изучение радиочувствительности яиц паразитических нематод.— *Helminthologia*, 4, 1—4: 436—445.

Б. А. ШИШОВ, П. Е. ЧЕРНИЛОВСКАЯ, Н. Б. ВОРОНЮК

К СРАВНИТЕЛЬНОМУ ИЗУЧЕНИЮ РЕГУЛЯЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ НЕМАТОД *ASCARIDIA GALLI* И *ASCARIS SUUM*

Физиология нервной и мышечной систем нематод в настоящее время изучается главным образом на модели свиной аскариды. Другие представители нематод в этом направлении почти не исследованы.

Сравнительное изучение физиологии движения *Ascaridia galli* и *Ascaris suum* представляет определенный интерес, так как эти гельминты имеют как общие, так и различные биологические и морфологические признаки (Спасский, 1963, и др.). В частности, общими чертами для них является то, что обе нематоды паразитируют в тонком кишечнике (правда, их хозяева далеки по своему систематическому положению), не имеют специальных органов для фиксации и их локализация обеспечивается двигательной активностью.

Результаты исследования двигательной активности *A. suum* были опубликованы ранее (Шишов, 1961). В данной статье приводятся экспериментальные результаты, полученные на *As. galli*.

МЕТОДИКА

Исследования проводили *in vitro* на взрослых самках аскаридий. Гельминтов получали с птицекомбината и при забое экспериментально зараженных кур. До опытов и в ходе экспериментов нематод содержали в растворе Рингера при 38—39°. В лабораторных условиях гельминты сохраняли подвижность в течение 3—4 дней. Кимографическая регистрация движения аскаридий проводилась так, как было описано для аскарид (Шишов, 1961). Нематод помещали в камеру с раствором Рингера, где поддерживалась постоянная температура (рис. 1). В наших экспериментах аскаридий фиксировали тонкими крючками за кутикулу в отличие от других работ, где для этого накладывали лигатуры по концам тела гельминта (Guevara Pozo, Cabrerizo Portero, 1963; Saenz-Beltran, Guevara Pozo, 1965). В целях проводившегося исследования такой прием казался более удобным, так как при этом менее вероятно нарушение функций экстерорецепторов и ганглиозных образований, расположенных в головном и хвостовом концах тела нематод.

Регистрирующий писчик оказывал растягивающее действие на нематоду с силой, необходимой для удержания гельминта, подвешенного в камере, в горизонтальном положении. Это соответствовало нагрузке в 0,1—0,5 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При кимографической регистрации получены разнообразные записи двигательной активности аскаридий. Это разнообразие обусловлено довольно сложными движениями, которые совершают нематоды (волнообразные или змеевидные, штопорообразные движения, свертывание в кольца, образование по длине тела различных изгибов, продольные сокращения и т. д.); особенно подвижен головной конец нематод, который совершает так называемые «поисковые движения».

По амплитуде, частоте и длительности сокращений кимограммы можно разделить условно на несколько типов (рис. 2). В ходе длительных экспериментов выделенные типы записей могут заменять друг друга, образуя

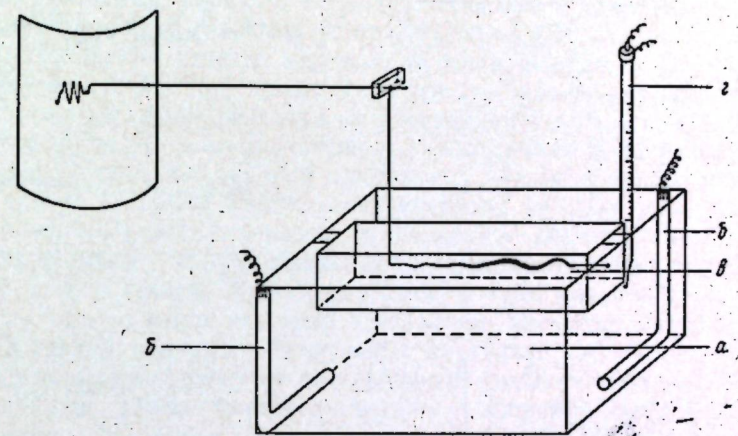


Рис. 1. Схема метода регистрации движения аскаридий.

а — внешняя камера с раствором электролита; подача электрического тока на электроды (б) обеспечивает необходимую температуру в камере; в — камера для фиксации гельминтов; з — контактный термометр

различные переходные формы. Наиболее стабильны и долго длятся мелкие волнообразные и, особенно, мелкие продольные сокращения (рис. 2, ж).

В связи с тем что двигательная активность нематод наблюдается в относительно постоянных условиях опыта, возникает вопрос, какие структуры определяют моторные реакции гельминтов.

Для выяснения зависимости формирования движения аскаридий от функции экстерорецепторов проводились эксперименты по деафферентации. Поскольку известно, что экстерорецепторы у нематод сконцентрированы главным образом на головном и хвостовом концах тела, то для нарушения их функции на гельминтов накладывали лигатуры на расстоянии 2—3 мм от концов тела. В этой серии были получены следующие результаты: наложение лигатур приблизительно в 30% опытов не изменяло ни характера сокращений, ни уровня записей кимограмм. В остальных экспериментах изменения были невелики и неоднозначны. Они походили на вариации в исходной норме. Анализ кимограмм позволяет сделать вывод, что наложение лигатур и удаление переднего и заднего концов тела гельминтов существенно не изменяет двигательной активности. Таким образом, движение аскаридий сохраняется в условиях значительной деафферентации. В связи с этим можно считать, что афферентация от экстерорецепторов может регулировать моторную активность, но она не является необходимым условием для возникновения сокращений.

Нарушение функции головных и анальных ганглиев, возникающее в результате наложения лигатур, также не вызывало четкого эффекта и не прекращало моторики. Отсюда следует, что и эти структуры не являются ведущими в становлении сократительной активности аскаридий.

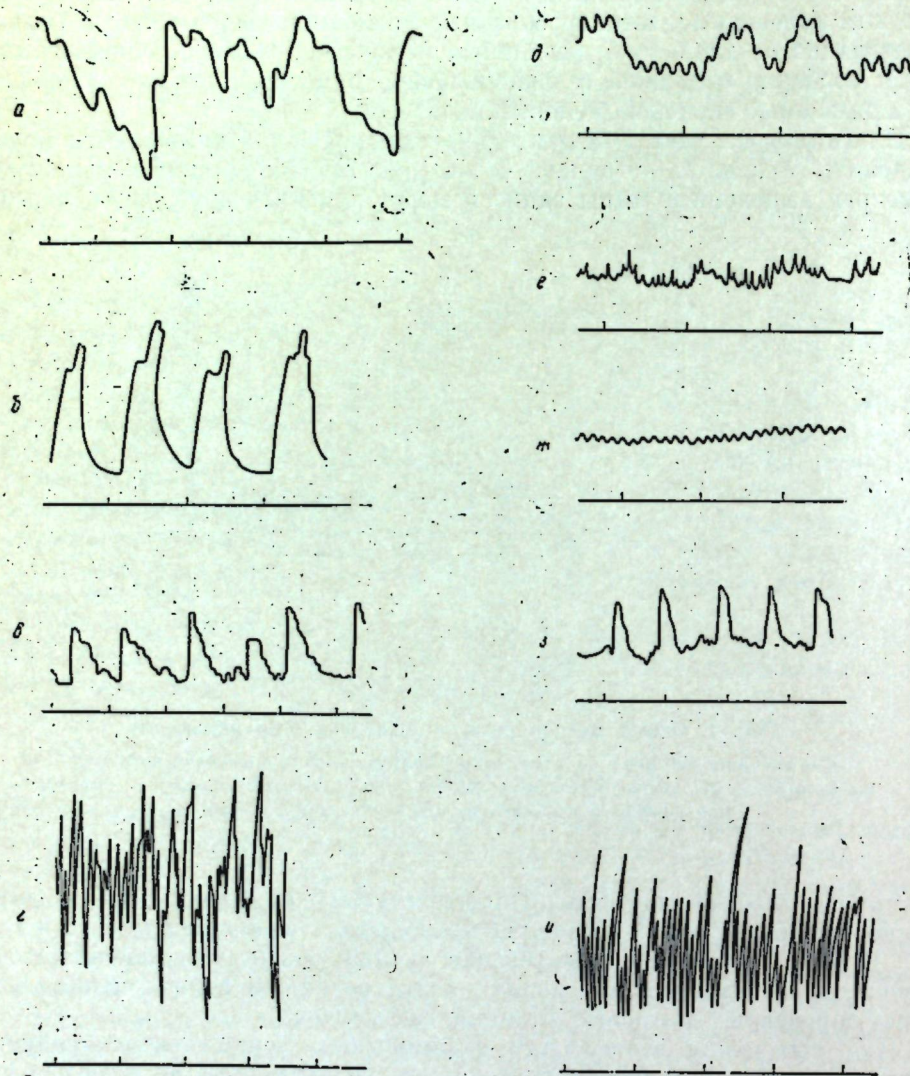


Рис. 2. Различные записи двигательной активности аскаридий
Отметка времени: а, е, и — 2 мин.; б, в, г, ж, з — 2,5 мин.; д — 3 мин.

Полученные нами записи движения нематод в условиях относительной нормы, а также при нарушении функции экстерорецепторов и ганглиозных образований сходны с данными, полученными при фиксации аскаридий лигатурами (Saenz-Beltran, Guevara Pozo, 1965). Указанные авторы подразделили записи движений аскаридий на пять типов: однообразный (сходна наша запись на рис. 2, ж); асимметричный (рис. 2, е); диморфный, т. е. где чередуются мелкие сокращения с более сильными (рис. 2, з); дифазный, в котором отдельные сильные расслабления записываются ниже основного уровня кривой (рис. 2, г), и, наконец, нерегулярный, куда относят различные другие формы записи.

Сопоставление данных, полученных на *As. galli*, с результатами экспериментов, проводившихся ранее на *A. suum* (Шишов, 1961), указывает на сходство и различие в функции нервных структур в регуляции движения нематод. Так, у обоих видов гельминтов двигательная активность сохраняется при выключении экстерорецепторов головного и хвостового отделов тела.

Движение существенно не меняется и при нарушении анальных скоплений нервных клеток. В функции же головных отделов нервной системы у этих нематод наблюдается определенное различие. У аскарид удаление головного конца тела приводит к качественному изменению движения — периодически возникающие сокращения сменяются постоянными волнообразными движениями. Это дает основание считать, что тормозные процессы в регуляции двигательной активности *A. suum* осуществляются с участием головных нервных структур. Подобного эффекта не наблюдается при нарушении головных ганглиев у *As. galli*.

То, что головные отделы нервной системы аскариды контролируют активность нижележащих моторных структур, указывает на их более высокое функциональное развитие по сравнению с таковыми у аскаридий.

Развитие функций обычно связано с определенными структурными изменениями. Строение нервной системы у *As. galli* изучено гораздо меньше, чем у *A. suum*. Однако есть указания на некоторые различия. Анатомическое и гистологическое исследование нервной системы аскаридий, проводимое сотрудником Гельминтологической лаборатории АН СССР Г. В. Сегидой, показывает, что у этих нематод в отличие от аскарид не обнаружены нейроны в головном нервном кольце. В нижележащих отделах нейроны обнаружены не только по ходу медиальных нервных стволов, но и сбоку от них среди клеток мускулатуры. Приведенные материалы также свидетельствуют о меньшей централизации и, соответственно, о более примитивном строении нервной системы аскаридий.

ЛИТЕРАТУРА

- Спасский А. А. 1963. О филогенетических связях рода *Ascaridia*. Паразиты животных и растений Молдавии, стр. 69—74.
Шишов Б. А. 1961. К вопросу о регуляции и механизме сократительной активности *Ascaris suum*. — Helminthologia, 3: 299—310.
Guevara Pozo, Cabrerizo Portero. 1963. Estudios sobre de farmos antihelminticos por registro. 1. *Ascaridia galli* como animal reactivo. — Rev. iber. Parasitol., 23, N 1—2: 3—26.
Saenz-Beltran, Guevara Pozo. 1965 El metodo guimografico utiligelminticos y otras sustancias. — Rev. iber. Parasitol., 25, 1—2: 131—160.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	4
К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова. 25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР	5
К. М. Рыжиков, А. Х. Азмеров, В. Л. Конгримавичус, В. А. Ройтман. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по фауне гельминтов (1942—1967)	16
Ю. К. Бозоявленский. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по микроморфологии гельминтов (1942—1967)	30
А. А. Мозговой, В. Е. Судариков. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по биологии и экологии гельминтов (1942—1967)	33
Н. П. Шихобалова, О. А. Шишова-Касаточкина, А. В. Павлов, З. К. Леутская, Б. А. Шишов. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по биохимии и физиологии гельминтов, иммунитету при гельминтозах и методам воздействия ионизирующей радиации на яйца и личинки гельминтов (1942—1967)	45
А. А. Парамонов, П. С. Крылов, С. Г. Мюге, Е. С. Турлыгина. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по фитогельминтологии (1952—1967)	58
С. Л. Лазарева. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по энтомогельминтологии (1957—1967)	63
Н. Б. Воронюк, Б. А. Шишов. К изучению роли нервной системы в регуляции яйцекладки у нематод <i>Ascaris suum</i> и <i>Ascaridia galli</i>	68
Г. Г. Дайя. К фауне нематод дневных хищных птиц и сов Якутии	73
З. С. Долгуш. Определение содержания биологически активных веществ в тканях ряда гельминтов	83
Д. П. Козлов, Ю. А. Березанцев. Обнаружение трихинеллеза у моржа на территории Советского Союза	86
В. Л. Конгримавичус. Пути формирования гельминтофауны куных (краткий очерк)	90
Н. А. Королева. Морфологические и гистохимические изменения кожно-мускульного мешка <i>Hystrix tricolor</i> в онтогенезе	99
И. А. Костюк. Анабиоз у фитонематод	101
Л. А. Кошкина. К вопросу об изменении проницаемости кутикулы <i>Ascaridia galli</i> в зависимости от иммунного состояния организма хозяина	110
Т. А. Краснолобова. Влияние некоторых биотических факторов на морфологию трематод рода <i>Prosthogonimus</i> (Lühe, 1899)	115
З. К. Леутская, В. В. Луцкова. Влияние витамина А на уровень антител в сыворотке крови дыплат, иммунизированных антигеном из <i>Ascaridia galli</i>	126
А. А. Мозговой, В. П. Шамазова, М. К. Семенова. Жизненный цикл <i>Contracaecum spiculigerum</i> (Ascaridata: Anisakidae) — паразита домашних и промысловых птиц	129
С. Г. Мюге. Влияние пропилгаллата на экстрантестинальное пищеварение фитогельминтов	137
А. В. Павлов. Особенности проницаемости кутикулы <i>Ascaridia galli</i> и <i>Heterakis gallinarum</i> по отношению к йоду в зависимости от возраста паразитов	140
Т. В. Покровская. О некоторых закономерностях распределения фитонематод в галлах, ризосфере и трухе при мелойдогнотозе огурцов	145
Н. В. Пуляевская. О гистологическом строении генитальных органов самки <i>Syn-gamus skirjabinomorpha</i> Ryjikov, 1948	151

Д. И. Райшуре. Развитие трематоды <i>Apatemon gracilis</i> (Rud., 1819) Szidat, 1928 (<i>Strigeidae</i>) в дефинитивном хозяине	154
Т. П. Сергеева. О систематическом положении и видовом составе рода <i>Rusgnitella</i> (Seurat, 1919) (<i>Spirurata: Acuarioidea</i>)	163
К. И. Скрябин, В. М. Ивашкин. Эволюция паразитических нематод подкласса <i>Secernentea</i> в экологическом аспекте	169
В. Е. Судариков. О географическом распространении трематод отряда <i>Strigeidida</i>	186
Е. С. Турлыгина, К. Ф. Шпаковская. Влияние микроэлементов и антибиотиков на галлообразование и половую продуктивность нематоды <i>Meloidogyne incognita</i>	201
А. А. Шигин. К познанию жизненного цикла и морфологии церкария <i>Diplostomum indistinctum</i> (Trematoda: Diplostomatidae)	208
Н. П. Шихобалова, Л. С. Паружинская. Изучение отдаленного влияния ионизирующего облучения на развитие гельминтов (на примере <i>Ascaridia galli</i> и <i>Trichocephalus muris</i>)	218
Б. А. Шишов, П. Е. Черниловская, Н. Б. Воронюк. К сравнительному изучению регуляции двигательной активности нематод <i>Ascaridia galli</i> и <i>Ascaris suum</i>	228

УДК 576.895.10.

25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. К. И. Скрябин, Н. П. Шубалова. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Очерк истории научно-организационной деятельности Гельминтологической лаборатории АН СССР за 25 лет.

УДК 576.895.10.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по фауне гельминтов (1942—1967). К. М. Рыжиков, А. Х. Ахмеров, В. Л. Кондриковичус, В. А. Рабштайн. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

С целью изучения фауны гельминтов животных и выявления очагов опасных гельминтозов Гельминтологической лабораторией АН СССР с 1942 по 1967 г. проведено 20 экспедиций. Большая часть их работата на окраинных территориях страны (Камчатка, Коми АССР, низовья рек Оби, Енисея, Лены, Чукотка, Камчатка, бассейн Амура). Экспедициями было вскрыто 59 955 позвоночных животных, в том числе 15 070 рыб, 25 148 птиц и 13 210 млекопитающих. Результаты обработки сборов экспедиций отражены в большем числе опубликованных работ, в кандидатских диссертациях (написана 21 диссертация) и ряд докторских. Они широко использованы в издаваемых Лабораторией монографических трудах. В статье дан краткий обзор по гельминтам рыб, птиц и млекопитающих, выполненным на материалах экспедиций.

УДК 576.895.10.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по макроморфологии гельминтов (1942—1967). Ю. К. Боголюбский. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Дан краткий обзор работ по гистологии и гистохимии гельминтов, проведенных в Гельминтологической лаборатории АН СССР. Первые работы в этом направлении были исследования покровных и внутренних тканей трематод и цестод (Б. Д. Погодин). С 1955 г. в сравнительном аспекте с использованием гистохимических методов и электронной микроскопии изучаются гистология систем органов паразитических нематод.

УДК 576.895.10.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по биологии и экологии гельминтов (1942—1967). А. А. Мозговой, В. Е. Судариков. 1968. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В статье приводятся краткие итоги работ по биологии гельминтов, выполненных сотрудниками Гельминтологической лаборатории АН СССР за 25 лет. Всего гельминты или частично изучены 38 биологических видов: цестоды, в том числе трематоды — 14 видов, цестоды — 5 видов, аскариды — 1 вид и нематоды — 35 видов.

УДК 576.895.10.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по биохимии и физиологии гельминтов, выполняемой при сравнительных и методах воздействия на их развитие. Изучение яиц и личинок гельминтов. Н. П. Шубалова, О. А. Шубалова-Васильева, А. В. Павлов, Э. А. Петская, В. А. Писков. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В статье кратко излагаются результаты исследований по биохимии, физиологии гельминтов и эмбриологии при гельминтозах, а также по биологическим методам воздействия на яйца и личинки гельминтов, полученные в Гельминтологической лаборатории АН СССР, а также перспективные исследования в этих областях.

УДК 576.895.10.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по фитогельминтологии (1952—1967). А. А. Парамонов, П. С. Крылов, С. Г. Мюге, Е. С. Турлыгина. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В статье характеризуются результаты деятельности фитогельминтологов Гельминтологической лаборатории АН СССР, основные направления и перспективы работ.

УДК 632.651.

Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по энтомогельминтологии (1957—1967). С. Л. Лазаревская. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В статье обобщаются результаты изучения нематод жесткокрылых—вредителей леса, проведенных в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Обследовано 26 видов короедов, 3 вида усачей, 2 вида долгоносиков, 1 вид златок. Зарегистрировано более 90 видов нематод, в том числе новых для науки 31 вид. Для 10 видов нематод (роды *Contortylenchus*, *Polymorphotylenchus*, *Parasitaphelenchus* и др.) установлено несомненное значение их в регуляции численности насекомых-хозяев. Разбираются вопросы биологии и онтогенетического формообразования нематод, взаимоотношения между нематодами и насекомыми.

УДК 576.895.132.

К изучению роли нервной системы в регуляции яйцекладки у нематод, *Ascaris suum* и *Ascaridia galli*. Н. В. Воронюк, Б. А. Шишов. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Изучали роль головных и анальных нервных структур в регуляции яйцекладки у *A. suum* и *As. galli* в опытах *in vitro*. Количество выделенных яиц регистрировали через каждые 30 минут в течение 6 часов. Удаление указанных нервных структур осуществляли путем наложения лигатур на соответствующие концы гельминта. Показано, что у обоих видов гельминтов выделение яиц сохраняется при нарушении функции головных или анальных структур. Однако интенсивность яйцекладки после удаления головного конца значительно снижается только у аскарид.

Иллюстраций 5. Библиогр. 9 назв.

УДК 576.895.132.

К фауне нематод дневных хищных птиц и сов Якутии. Г. Г. Дайя. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В сборах нематод от птиц отрядов *Falconiformes* (вскрыто 97 птиц 14 видов) и *Strigiformes* (13 птиц 4 видов) выявлено 13 видов нематод. Наиболее распространенными оказались *Porrocaecum depressum*, *Microtetrameres acipifer* и *Cyanea leptoptera*. По экземплярам, найденным под кожей в области затылка у *Falco peregrinus*, описывается новый вид нематоды — *Thelaziella longispicula*. *Microtetrameres oschmarini* Sobolev, 1963 сведен в синоним вида *M. budo* Schell, 1955. Название вида *Cyanea seurali* изменено на новое — *C. parashrjabinii* nom. nov., поскольку первое оказалось *nomen praecuratum*. Иллюстраций 3. Библиогр. 10 назв.

УДК 576.895.10.

Определение содержания биологически активных веществ в тканях ряда гельминтов. З. А. Долгун. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Модифицирован метод определения серотонина (метод I. K. Vane) применительно к гельминтам. Установлено наличие серотониноподобных веществ в тканях *Ascaridia galli* и *Dicrocoelium lanceatum*. Библиогр. 10 назв.

УДК 576.895.132.

Обнаружение трихинеллы у моржа на территории Советского Союза. Д. П. Козлов, Ю. А. Березанцев. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Впервые в СССР на Чукотке в 1965 г. у одного моржа из 50 обследованных был обнаружен трихинеллез. Строение капсул было такое же, как и у личинок трихинеллы в мышцах наземных млекопитающих. Личинками трихинеллы от моржа были заражены белые мыши и крысы. В мышцах мыши вокруг капсул и погибающих личинок трихинеллы часто встречались воспалительные клеточные инфильтраты. Иллюстраций 1. Библиогр. 20 назв.

УДК 576.895.10.

Пути формирования гельминтофауны кунных (краткий очерк). В. Л. Конгримавичус. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Сведения о степени изученности и особенностях гельминтофауны кунных различных подсемейств, специфичности их гельминтов, связи гельминтофауны кунных и других позвоночных, а также взаимосвязи между ареалами паразитов и хозяев. На основании этих данных показано, что гельминтофауна кунных формировалась в нескольких, почти независимых очагах. Делается заключение, что связь между гельминтофаунами животных различных систематических групп не укладывается в рамки эволюционного параллелизма, а основная роль в их формировании принадлежит распространению гельминтов биотопическим путем. Высказано мнение, что эволюция паразитических червей в ряде случаев может происходить быстрее, чем их хозяев.

Таблиц 7. Библиогр. 5 назв.

УДК 576.895.132.

Морфологические и гистохимические изменения кожно-мускульного мешка *Hystrix tricolor* в онтогенезе. Н. А. Королева. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Наиболее заметные структурные цитохимические изменения в онтогенезе *H. tricolor* наблюдали в гиподерме. Особенно заметны они при линьке гельминта. В этот период отмечены резкие изменения нуклеопротеидного и углеводного обмена. Выказывается предположение, что синтез веществ вновь образующей кутикулы осуществляется в гиподерме.

Иллюстраций 1.

УДК 632.651.

Анабиоз у фитонематод. Н. А. Костюк. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В статье обобщены литературные данные и собственные наблюдения автора над анабиозом у различных фитонематод. Рассмотрены физические, химические и биологические факторы, вызывающие это состояние и влияющие на длительность жизни покоящихся фитонематод. Отмечено, что в организме покоящихся фитонематод происходит гликолиз простых сахаров. Установлено, что выходят из анабиоза фитонематоды только при контакте с водой, после возникновения в их организме аэробных окислительных процессов. Анабиоз влияет на последующую активную жизнь фитонематод: на их обмен веществ, подвижность, длительность жизни, способность инвазировать растения и продуктивность при размножении.

На основании рассмотренного материала сделаны некоторые выводы для разработки мер борьбы с покоящимися фитогельминтами.

Библиогр. 39 назв.

УДК 576.896.132.

К вопросу об изменении проницаемости кутикулы *Ascaridia galli* в зависимости от иммунного состояния организма хозяина. Л. А. Кошкина. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Изучался вопрос об изменении проницаемости кутикулы *A. galli* в зависимости от иммунного состояния организма хозяина. Большая напряженность иммунитета у цыплят, зараженных аскаридами, создавалась путем введения им витамина А согласно нормам питания. Аскариды, извлеченные из витаминизированных цыплят, обладали более высокой проницаемостью кутикулы к йоду, чем аскариды из невитаминизированных — контрольных цыплят.

Таблиц 1. Библиогр. 19 назв.

УДК 576.895.122.

Влияние некоторых биотических факторов на морфологию трематод рода *Prosthogonimus* (Lühe, 1899). Т. А. Краснополова. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Экспериментально установлено, что такие диагностические признаки, как степень развития половой системы, соотношения присосов, размеры органов и тела, могут варьировать в зависимости от вида хозяина, места локализации и возраста паразита, численности паразитов и т. д. На основании экспериментальных литературных данных автор приходит к заключению, что на территории СССР существуют два вида рода — *P. ovatus* и *P. sinensis*.

Иллюстраций 6. Библиогр. 9 назв.

УДК 576.895.132.

Влияние витамина А на уровень антител в сыворотке крови цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. З. К. Леутская и В. В. Луцкова. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В результате исследования установлена зависимость между количеством синтезированных антител в сыворотке иммунизированных цыплят и количеством витамина А, поступающего с пищей. Витамин А играет роль в формировании иммунитета, благодаря его участию в синтезе антител.

Иллюстраций 1. Библиогр. 9 назв.

УДК 576.895.132.

Жизненный цикл *Contracaecum spiculigerum* (Ascaridata: Anisalidae) — паразита домашних и промысловых птиц. А. А. Мозговой, В. И. Шахматова, М. К. Семёнова. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Экспериментально установлено, что в воде в яйцах *C. spiculigerum* при 25—29° образуются личинки, которые к концу третьих суток проделывают линьку и на 5—6-е сутки выходят из яиц. Промежуточный хозяин *C. spiculigerum* — веслоногие рачки: *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus albidus*, *M. fulvus*, *Mesocyclops leuckarti*, *Diaptomus castor*. Дополнительный хозяин — рыбы (тарань, лещ, краснопёрка, уклейка, гамбузия), личинки стрекоз родов *Coenagrion*, *Agrion*.

В цикле развития *C. spiculigerum* возможно участие резервуарных хозяев (рыбы). Завершается жизненный цикл *C. spiculigerum* в дефинитивных хозяевах — водоплавающих птицах.

Иллюстраций 5. Библиогр. 2 назв.

УДК 632.651.

Влияние пропилгаллата на экстрантестинальное пищеварение фитогельминтов. С. Г. Мюге. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Показано, что обработка растений пропилгаллатом вызывает инактивацию протеолитических ферментов фитогельминтов, выделенных ими в растительную ткань. Это связано с тем, что катепсины нематод активизируются определенными донаторами водорода и адаптированы к определенным окислительным процессам растений. Пропилгаллат вызывает изменения в этих процессах, ингибируя некоторые дыхательные ферменты.

Ингибирование внутриклеточных ферментов приводит к усилению их синтеза, в то время как ингибирование катепсина гельминтов вызывает голодание паразита и снижает его экскреторно-ферментативную активность.

Библиогр. 11 назв.

УДК 576.895.132.

Особенности проницаемости кутикулы *Ascaridia galli* и *Heterakis gallinarum* в зависимости от возраста паразитов по отношению к йоду. А. В. Павлов. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Показано, что кутикула 15, 45 и 80-дневных *A. galli* и 15, 30, 55 и 70-дневных *H. gallinarum* более устойчива к проникновению через нее йода, чем кутикула 25, 50 и 60-дневных *A. galli* и 35, 45 и 60-дневных *H. gallinarum*. Выдвигаются предположения о причинности изменений проницаемости кутикулы названных видов гельминтов в зависимости от их возраста.

Иллюстраций 2. Библиогр. 9 назв.

УДК 632.651.

О некоторых закономерностях распределения фитонематод в галлах, ризосфере и трухе при мелойдогнотозе огурцов. Т. В. Покровская. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Сравнительное изучение нематодфауны галлов, образующихся при мелойдогнотозе огурцов, их ризосферы и трухи корней показало, что сапробиотические процессы оказывают большое влияние на распределение нематод в корневой системе растений и в ризосфере. Они являются причиной миграции в первую очередь фитонематод тех групп, которые антагонизируют с сапробиотом и неадаптированы к жизни в его условиях. К таким формам относятся галловые нематоды, виды р. *Tylenchus* и паразитобионты.

Иллюстраций 1. Библиогр. 10 назв.

УДК 576.895.132.

О гистологическом строении генитальных органов самки *Syngamus skrjabinomorpha* Кузиков. 1948. Н. В. Пуляевская. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Установлено, что каждый отдел половой трубки изучаемого представителя стронгилит содержит три основных структурных компонента: наружную мембрану, мышечные волокна и эпителиальный слой. Микроморфологическое строение стенок полового тракта *S. skrjabinomorpha* несколько отличается от соответствующих структур аскаридат.

Иллюстраций 1. Библиогр. 1 назв.

УДК 576.896.122.

Развитие трематоды *Apatemon gracilis* (Rud., 1819) Szilad 1928 (Strigeidae) в дефинитивном хозяине. Д. И. Райштей. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Экспериментально изучено развитие трематоды в definitivoном хозяине. Описывается морфогенез *A. gracilis* в различные сроки паразитирования трематоды в пищеварительном тракте птиц. Установлено наличие первых лич *A. gracilis* в фекалиях молодых уток на 7-е, у птиц старших возрастов — 9 и 11-е сутки с момента заражения. Продолжительность жизни трематод у молодых уток 37—41, взрослых — 29—35 дней.

Таблиц 2. Иллюстраций 2. Библиогр. 5 назв.

УДК 576.895.132.

О систематическом положении и видовом составе рода *Rusguniella* (Seurat, 1919) (*Spirurata: Acauariidae*). Т. П. Сергеева. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Род *Rusguniella* (Seurat, 1919) переведен из семейства *Streptocaridae* Skrjabin, Solov'ev et Ivashchik, 1965 в семейство *Acauariidae* Seurat, 1913. Виды *R. arctica* Ryjkov, 1900, *R. skrjabini* Chuan, 1961 и *R. tringae* Wang, 1966 сведены в синонимы вида *R. elongata* (Rudolphi, 1819). Виды *R. alcedonis* Yamaguti et Mitunaga, 1943 и *R. alii* Rasheed, 1960 переведены в род *Aviculariella* Wehr, 1931.

Уточнена локализация *R. elongata*: взрослые формы паразита обитают в воздухоносных мешках или в полости тела. Высказывается мнение о филогенетических связях представителей рода *Rusguniella* с филляриями, а именно с представителями семейства *Dicheilonematidae* Wehr, 1935.

Таблиц 1. Библиогр. 12 назв.

УДК 576.895.132.

Эволюция паразитических нематод подкласса *Secernentea* в экологическом аспекте. К. И. Скрябин, В. М. Ивашкин. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Анализ эколого-биологических особенностей нематод подкласса *Secernentea*, паразитирующих у позвоночных, дал возможность предложить оригинальные схемы эволюции нематод отрядов *Spirurida*, *Rhabditida* и новую систему крупных таксонов указанного подкласса до семейств включительно.

Таблиц 2. Иллюстраций 3. Библиогр. 44 назв.

УДК 576.895.122.

О географическом распространении трематод отряда *Strigeidida*. В. Е. Сударников. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

В работе дается анализ особенностей распространения стригеидид, в котором использованы данные о 83 родах и 350 видах. Большинство видов стригеидид обнаружено в умеренном поясе Северного полушария, единичные находки отмечены за Северным полярным кругом и к югу от Южного тропика. Остальная часть находок стригеидид падает на Тропический пояс. В настоящее время стригеидиды зарегистрированы в Эфиопской, Палеарктической, Неоарктической и Австралийской зоогеографических областях. Для Мадагаскара, Новой Гвинеи, островов Океании, Новой Зеландии, Больших Зондских (за исключением единичной находки *Cyathostyle crocodili* Yamaguti, 1954 на острове Сулавеси), Западной и Южной Америки. Из 10 семейств стригеидид *Bilbocephaloididae* и *Duboisellidae* эндемичны, имеют по одному монотипичному роду. Семейство *Braunidae* представлено видами, распространенными как в бассейне Средиземного моря, так и у берегов Флориды и Панамы. Остальные 7 семейств полирегиональны. Стригидиды в зависимости от распространения в зоогеографических областях делятся на монорегиональные роды (50 родов), борегиональные (8), трирегиональные (9), тетрарегиональные (7), пентарегиональные (5), гексарегиональные (4). При определении самостоятельности фаун областей основным критерием является относительное число монорегиональных или эндемичных форм.

Таблиц 4. Библиогр. 36 назв.

УДК 632.651.

Влияние микроэлементов и антибиотиков на галлообразование и половую продуктивность нематоды *Meloidogone incognita*. Е. С. Турлыгина, К. Ф. Шаповская. Сборник «25 лет Гельминтологической Лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Изучалось действие на галловую нематоду меди (CuSO_4), марганца (MnSO_4), железа (FeSO_4), бора ($\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$), стрептомицина и комплекса меди со стрептомицином. Показателем действия выбранных веществ служили скорость развития и плодовитость самок галловых нематод. Наибольшее снижение интенсивности галлообразования и половой продуктивности нематод наблюдалось при обработке растений отурцов сернокислым марганцем и комплексом меди со стрептомицином. Бор не дал положительных результатов. Обработка рассады эффективнее, чем обработка всходов. Действие стрептомицина проявилось только при обработке им семян, высеванных в зараженную почву в 1-й день.

Библиогр. 19 назв.

УДК 576.895.122.

К познанию жизненного цикла и морфологии церкарии *Diplostomum indistinctum* (Trematoda: Diplostomatidae). А. А. Шигин. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Расшифрован жизненный цикл *D. indistinctum*, одного из возбудителей диплостоматоза (паразитарной катаракты) рыб. Промежуточными хозяевами установлены брюхоногие моллюски *Radix ovata*, *R. auricularia*, а дополнительными — рыбы: плотва, чехонь, синец, лещ, густера, ерш и др. При заражении птенцов чаек метатеркариями *D. indistinctum*, добытыми из хрусталиков рыб, были получены имитационные формы паразита (мариты). Описана морфология церкарии *D. indistinctum*.

Таблиц 2. Иллюстраций 3. Библиогр. 15 назв.

УДК 576.895.132.

Изучение отдаленного влияния ионизирующего облучения на развитие гельминтов (на примере *Ascaridia galli* и *Trichocephalus muris*). Н. П. Шихобалова, Л. С. Паружик и И. С. А. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Показано, что облучение гельминтов (на примере аскаридий и власоглавок) может оказывать не только непосредственное отрицательное воздействие на развитие лич, но и на жизнеспособность (эмбриональное и постэмбриональное развитие) гельминтов в ряде последующих поколений. Ионизирующее облучение дозой, при которой жизнеспособными сохраняется около 50% лич, оказывает более сильно выраженное отрицательное влияние на развитие аскаридий или на развитие власоглавок. После облучения лич аскаридий во втором и третьем поколениях наблюдается меньший процент лич (по сравнению с контролем), достигающих инвазионной стадии и меньшее число аскаридий, завершающих постэмбриональное развитие в организме цыплят. К четвертому поколению отдаленное воздействие постепенно исчезает. Нерезко выраженное влияние на эмбриональное развитие власоглавок наблюдалось только во втором и третьем поколениях после облучения.

Авторы обращают внимание на то, что следует учитывать отдаленное действие облучения на жизнеспособность гельминтов при решении вопроса об использовании относительно небольших доз ионизирующей радиации для дегельминтизации объектов внешней среды.

Иллюстраций 2. Библиогр. 5 назв.

УДК 576.895.132.

К сравнительному изучению двигательной активности нематод (*Ascaridia galli* и *Ascaris suum*). Б. А. Шихов, П. Е. Черниловская, Н. Б. Воронюк. Сборник «25 лет Гельминтологической лаборатории АН СССР. Итоги деятельности и задачи». 1968.

Установлено сходство и различие в значении нервных структур при формировании движений *Ascaris suum* и *Ascaridia galli*. Нематоды обоих видов сохраняют сократительную активность при удалении экстерорецепторов, а также головных и анальных ганглиев. У *Ascaris suum* характер движений значительно изменяется при удалении переднего конца тела. На этом основании делается вывод, что головные нервные структуры аскарид принимают участие в тормозных процессах регуляции движения и контролируют активность ниже лежащих локомоторных отделов. Подобного эффекта у *Ascaridia galli* не обнаружено.

Иллюстраций 2. Библиогр. 4 назв.

25 лет
Гельминтологической лаборатории
Академии наук СССР
Итоги деятельности и очередные задачи
Труды ГЕЛАН, том XIX

*
Утверждено к печати
Гельминтологической лабораторией АН СССР

Редактор В. А. Ройтман
Редактор издательства Г. М. Орлова
Технический редактор С. Г. Тихомирова

*
Сдано в набор 20/V 1968 г. Подписано к печати 11/XI 1968 г.

Формат 70×108¹/₁₆. Бумага № 2.

Усл. печ. л. 21. Уч.-изд. л. 20. Тираж 1500. Т-15664.

Тип. зак. 644.

Цена 1 р. 34 к.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10