

А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

**ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ  
И МОРФОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ  
ЧЕЛОВЕКА,  
ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ**

20



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

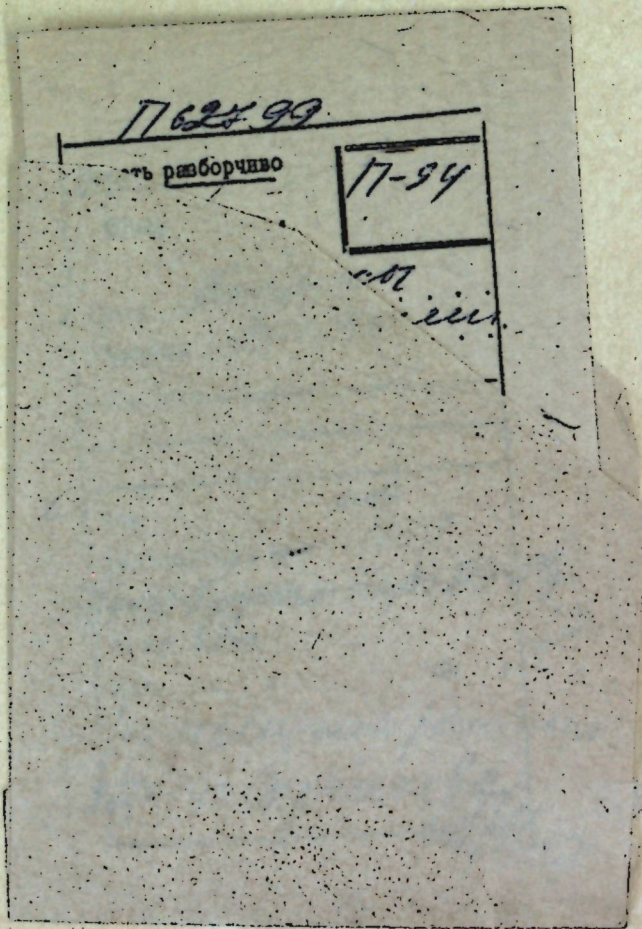


ВОПРОСЫ ЭКОЛОГИИ  
И МОРФОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ  
ЧЕЛОВЕКА,  
ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1969





Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений. Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. XX, 1969 г.

В сборнике представлены результаты исследований сотрудников Гельминтологической лаборатории по фаунистике, систематике, морфологии, биологии, экологии, физиологии, гистологии и биохимии гельминтов.

Издание рассчитано на гельминтологов, практических работников животноводства и растениеводства.

Ответственный редактор

К. И. СКРЯБИН

А. Х. АХМЕРОВ

НОВАЯ ЦЕСТОДА *POSTGANGESIA ORIENTALE* G. ET SP. N.  
НОВОГО ПОДСЕМЕЙСТВА *POSTGANGESIINAE* (GESTODA:  
*PROTEOCEPHALIDAE*) ОТ СОМОВ РЕКИ АМУРА

Семейство *Proteocephalidae* La Rue, 1911 неоднократно ревизовалось рядом авторов (La Rue, 1911; Woodland, 1924—1937; Megitt, 1927; Mola, 1929; Southwell, 1930; Fuhrmann, 1933; Yamaguti, 1959). Фрезе (1963, 1965) опубликовал последний вариант системы отряда *Proteocephalata*, которой мы следовали при определении цестод от амурских рыб. По Фрезе (1965), семейство *Proteocephalidae* состоит из 6 подсемейств: *Proteocephalinae* Mola, 1929; *Gangesiinae* Mola, 1929; *Zygobothriinae* Woodland, 1933; *Sandonellinae* Khalil, 1960; *Corallobothriinae* Frese, 1963; *Paraproteocephalinae* Frese, 1963.

В систематике большое значение имеет фактор комплексности признаков. Как же комплексироваться некоторые ведущие признаки, характерные для подсемейств семейства *Proteocephalidae* (таблица).

Таблица

Некоторые систематические признаки подсемейств семейства *Proteocephalidae*

| Подсемейство                                | Строение сколекса                                                                        | Положение желточников          | Строение матки                                       |
|---------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------------------------------------|
| <i>Proteocephalinae</i> Mola, 1929          | Без теменного хоботка и метасколекса. Теменная присоска есть или нет                     | Медуллярные                    | Медианный ствол с боковыми дивертикулами             |
| <i>Paraproteocephalinae</i> Frese, 1963     | С метасколексом и теменной присоской, без крючьев                                        | »                              | Разделена на два латеральных ствола без дивертикулов |
| <i>Corallobothriinae</i> Frese, 1963        | С метасколексом без теменной присоски и без теменного хоботка                            | »                              | Медианный ствол с боковыми дивертикулами             |
| <i>Sandonellinae</i> Khalil, 1960           | Без метасколекса, с сильно развитым теменным присасывательным органом                    | »                              | Мешковидные                                          |
| <i>Gangesiinae</i> Mola, 1929               | Теменной хоботок вооружен короной крючьев                                                | Медуллярные, либо кортикальные | Медианный ствол с боковыми дивертикулами             |
| <i>Zygobothriinae</i> Woodland, 1933        | С метасколексом или без него, с одианными или двойными присосками, без теменного хоботка | Кортикальные                   | Медианный ствол с боковыми дивертикулами             |
| <i>Postgangesiinae</i> Achmerov, subfam. n. | С теменным органом без крючьев                                                           | »                              | Медианный ствол с боковыми дивертикулами             |

п 62799

Центральная научная  
БИБЛИОТЕКА  
Академии наук Киргизской ССР



Из данных таблицы видно, что такие признаки, как, например, медианный ствол матки с боковыми дивертикулами встречается у пяти подсемейств, тогда как форма сколекса у всех шести подсемейств разная. Это говорит о том, что форма сколекса — один из ведущих систематических признаков у цестод семейства *Proteocephalidae*. У сомов бассейна р. Амура нами обнаружена протеоцефалидная цестода, морфология которой не укладывается в рамки диагнозов подсемейств семейства *Proteocephalidae*, приводимых Фрезе (1965) и другими авторами. Это побудило нас обосновать для нее самостоятельное подсемейство, описание которого приводится ниже. Предварительно просмотрев наш материал, Фрезе в своей монографии (1965, стр. 223 и 236) допускает существование подобной формы цестод.

Типы и паратипы хранятся в коллекциях Лаборатории гельминтологии АН СССР.

*Postgangesia orientale* gen. et sp. n.

(рис. 1)

Хозяин: сом Солдатова — *Silurus soldatovi*, реже — амурский сом — *Parasilurus asotus*.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: р. Амур у с. Елабуга (среднее течение Амура), Тыра, Малмыжа, озера Мачи, Орель, Удыль (нижнее течение Амура).

Экстенсивность и интенсивность инвазии: у 19 (63,3%) из 30 сомов Солдатова по 3—100 экз. и у 5 (4,7%) из 120 амурских сомов по 5—51 экз.

Описание вида. Стробила достигает до 360 мм длины и 3 мм ширины (последние членики). Сколекс маленький, 0,32—0,37 мм длины и 0,48—0,54 мм ширины. Форма его близка к прямоугольной (рис. 1, а). Сколекс имеет четыре боковых присоски, 0,14—0,17×0,19—0,21 мм. На месте теменной присоски находится хоботкообразный теменной орган, 0,13—0,15 мм длины и 0,19—0,21 мм ширины у основания. По форме он напоминает хоботок гангезий, но невооружен крючьями. Этот орган погружается во вместилище посредством ретракторных мышц. Основание теменного органа окаймлено небольшим мышечным валиком. Кутикла в передней части тела вооружена многочисленными мелкими шипами, покрывающими также присоски, шейку и сколекс. Теменной орган без шипиков. Он переходит в длинную шейку 2—3 мм длиной и 0,4—0,5 мм шириной.

Стробила содержит до 550 члеников, размеры которых меняются в зависимости от степени сжатия тела червя (рис. 1, б, в). У вытянувшихся члеников в средней и задней частях стробилы длина превышает ширину немногим более чем в 2 раза (рис. 1, в), у сжавшихся члеников ширина превышает длину в 5 раз (рис. 1, б).

Таким образом, отношение длины членика к его ширине колеблется от 0,2 до 2:1.

Семенники шаровидные, многочисленные, в количестве около 200. Желточники фолликулярные, расположены в кортикальном слое паренхимы в виде латеральных полей, снаружи от продольных латеральных экскреторных сосудов. Сумка цирруса маленькая, яйцевидная (рис. 2, ж), размерами 0,22—0,25×0,13—0,15 мм, не заходит своим задним краем за желточное поле. Вооружение цирруса рассмотреть не удалось. Яичник состоит из двух компактных, почти прямоугольных лопасти, расположенных у задней границы членика. Матка в процессе развития, уже на

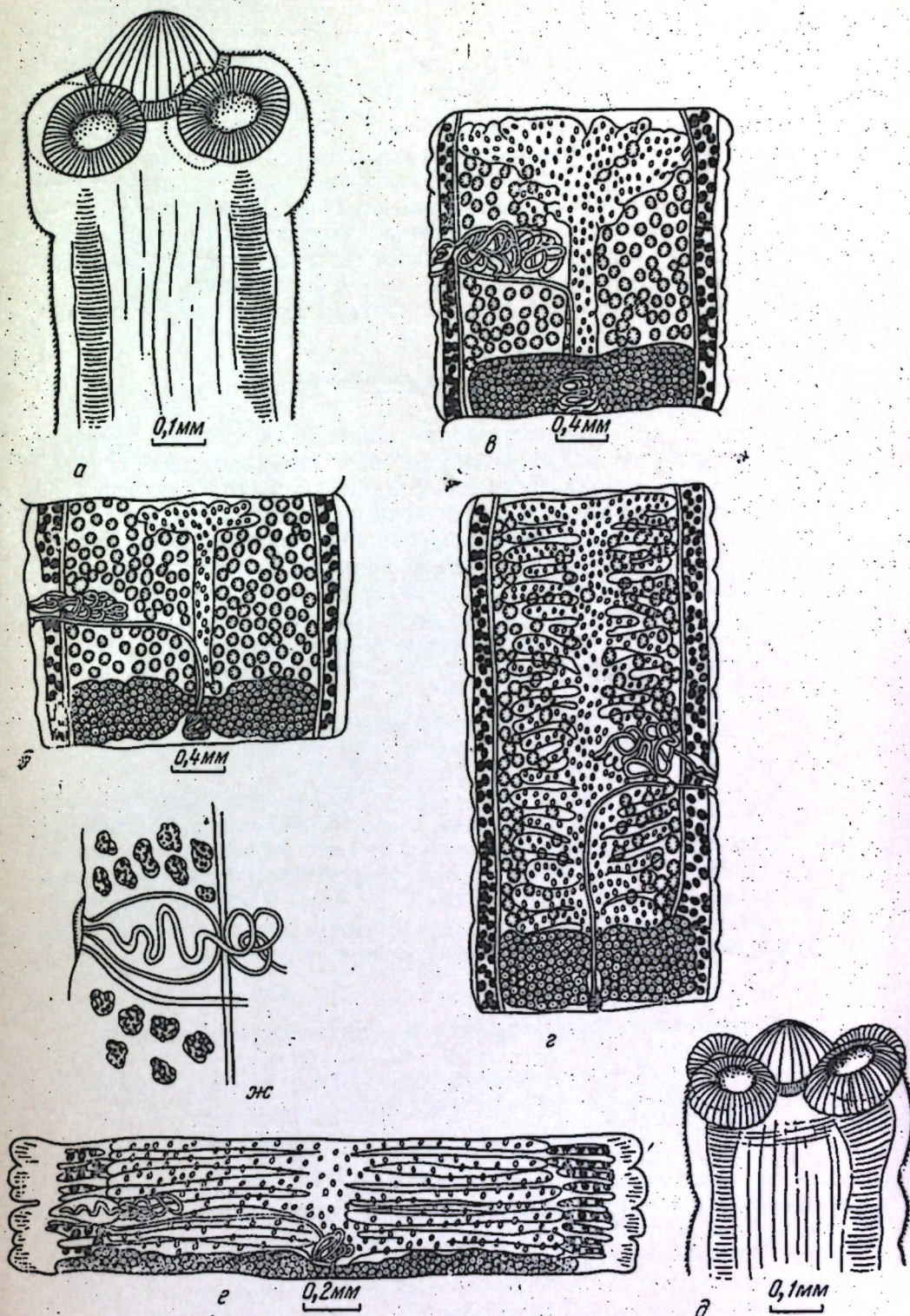


Рис. 1. *Postgangesia orientale* gen. et sp. n.

а — сколекс, латерально; б, в, г — членики разной стадии зрелости; д, е — сколекс и членик сократившегося экземпляра; ж — сумка цирруса (оригинал)



стадии центрального тяжа содержит яйца. Развитая матка образует с каждой стороны медианного ствола около 20 боковых дивертикулов. Одновременно с маткой развивается и мужская половая система. Яйца с толстой оболочкой, размером  $0,025 \times 0,030$  мм.

Дифференциальный диагноз. Описываемый вид по положению и размерам циррусной сумки близок к *Gangesia polyonchus* Røytman et Frese, 1963, а по характеру строения сколекса к *Silurotaenia siluri* (Batsch, 1786) Nybelin, 1942. От *G. polyonchus* он отличается отсутствием крючков на теменном органе и его строением; от *Silurotaenia siluri* — отсутствием присоски на теменном органе, кортикальным расположением желточников, меньшими размерами сумки цирруса ( $0,22-0,25 \times 0,03-0,15$  против  $0,2-0,3 \times 0,14-0,21$  мм) и положением ее задней границы (у *Silurotaenia siluri* сумка цирруса заходит за желточные тяжи).

#### Род *Postgangesia* Achmerov gen. n.

Диагноз рода: *Postgangesiinae* subfam. n. Стробила крупная. Сколекс небольшой, вооружен четырьмя боковыми присосками и своеобразным теменным хоботкообразным органом, лишенным крючков. Поверхность сколекса, присосок и шейки покрыта мелкими шипиками, отсутствующими на теменном органе. Семенники крупные, шаровидные, в количестве около 200. Желточники фолликулярные, расположены в виде латеральных полей по бокам членика в кортикальном слое паренхимы, наружу от боковых продольных экскреторных сосудов. Сумка цирруса маленькая, не заходит задним краем за латеральный экскреторный сосуд. Мужская и женская половые системы развиваются одновременно. Яичник двухлопастной.

Паразит кишечного тракта сомов бассейна р. Амура.

Типичный и единственный вид — *Postgangesia orientalis* Achmerov, sp. n.

Дифференциальный диагноз. По размерам сумки цирруса и положению ее задней границы новый род сближается с *Silurotaenia* Nybelin, 1942. Новый род отличается от него строением теменного органа, отсутствием вооружения на нем и задней границей сумки цирруса, не заходящей за желточные тяжи; от рода *Gangesia* Woodland, 1924 отличается отсутствием крючков на теменном органе, кортикальным расположением желточников и приуроченностью к силуридам.

#### Подсемейство *Postgangesiinae* Achmerov subfam. n.

Диагноз подсемейства: *Proteocephalidae*, имеющие сколекс с невооруженным теменным органом, способным втягиваться во вместилище посредством ретракторных мышц. Теменной орган у основания имеет мышечный валик. Кутикула стробилы и шейки и на присосках покрыта многочисленными мелкими шипами. Желточники полностью расположены в кортикальном слое. Матка на самой ранней стадии формирования содержит яйца; она вначале имеет вид продольного тяжа, от которого постепенно начинают отходить поперечные боковые слепые дивертикулы, почти достигающие боковых экскреторных сосудов. Паразиты кишечника сомов бассейна р. Амура.

Типичный и единственный род — *Postgangesia* g. n.

Обосновываемое подсемейство отличается от близкого подсемейства *Gangesiinae* следующими признаками: строением теменного органа, от-

сутствием вооружения на нем, крупными желточниками, расположенными в кортикальном слое, и приуроченностью к амурским силуридам.

На основании изложенного мы выделяем данную форму цестод в самостоятельное подсемейство, которое включаем в состав семейства *Proteocephalidae* La Rue, 1911.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Фрезе В. И. 1963. Краткий анализ системы цестод подотряда *Proteocephalata*. — Материалы конф. Всесоюзн. об-ва гельминтологов, II.
- Фрезе В. И. 1965. Протеоцефалы — ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. «Основы цестодологии», т. V. Изд-во «Наука».
- Fuhrmann O. 1933. *Cestoidea*. Dritte Klasse des Cladus *Plathelminthes*. — Kuenthal's *Unbach's Handbuch Zool.*, 2, 2.
- La Rue G. R. 1911. A revision of the cestode family *Proteocephalidae*. — *Zool. Anz.*, 38.
- Meggitt F. J. 1927. Remarks on the Cestode families *Monticellidae* and *Ichthyotaenidae*. — *Ann. Trop. Med.*, a. *Parasitol.*, 21.
- Mola P. 1929. *Descriptio platodorum sine existris*. — *Zool. Anz.*, 86.
- Southwell T. 1930. The fauna of British India. *Cestoda*.
- Woodland W. N. 1924. On a new *Bothriocephalus* and a new genus of *Proteocephalus* from Indian fresh water fishes. — *Parasitol.*, 16.
- Woodland W. N. 1925a. On three new *Proteocephalids* (*Cestoda*) and revision of the genera of the family. — *Parasitol.*, 17.
- Woodland W. N. 1925b. On *Proteocephalus marecelleri*, *P. naiane* and *P. viperis*. — *Ann. Prop. Med.*, a. *Parasitol.*, 19.
- Woodland W. N. 1925c. On some remarkable new *Monticellia*-like and other Cestodes from Sudanese siluroids. — *Quart. Journ. Microscop. Soc.*, 69.
- Woodland W. N. 1927. A revised classification of the Tetracanthidae Cestoda with descriptions of the some *Phyllichthidae* from Plymouth. — *Proc. Zool. Soc. London*.
- Woodland W. N. 1933a. On a new subfamily of *Proteocephalid* cestodes the *Othinoscolicinae* from the Amazon siluroid fish *Platyostomatichthys sturio* (Kuer). — *Parasitol.*, 25.
- Woodland W. N. 1933b. On the anatomy of some fish Cestodes described by Diesing from Amazon. — *Quart. J. Microscop. Sci.*, 76.
- Woodland W. N. 1933c. On the new Cestodes from the Amazon siluroid fish *Brachyplatysoma vaillantii*. — *Cuv. and Val. Parasitol.*, 25.
- Woodland W. N. 1934a. Additional cestodes from the Amazon siluroid Pirarara, Dorad and Sudobim. — *Proc. Zool. Soc. London*, pt. 4.
- Woodland W. N. 1934b. On some remarkable new cestodes from the Amazon siluroid fish, *Brachyplatystoma filamentosum* (Lichtenstein). — *Parasitol.*, 26.
- Woodland W. N. 1934c. On six new Cestodes from Amazon fishes. — *Proc. Zool. Sci. London*.
- Woodland W. N. 1934d. On the *Amphilaphorchidinae* a new subfamily of *Proteocephalid* cestodes and *Myzophorus admonticellia* gen. et sp. nov. parasitic in *Pirinaemphus* spp. from the Amazon. — *Parasitol.*, 26.
- Woodland W. N. 1935a. Some more remarkable Cestodes from siluroid fishes. — *Parasitol.*, 27.
- Woodland W. N. 1935b. Some new *Proteocephalids* and a *Ptychobothriid* (*Cestoda*) from the Amazon. — *Proc. Zool. Soc. London*.
- Woodland W. N. 1937. Some Cestodes from Leone. 1. On *Wenyonia longicauda* sp. n. and *Proteocephalus bivittellatus* sp. n. — *Proc. Zool. Soc. London*.
- Yamaguti S. 1959. *Systema Helminthum*, v. II. The Cestodes of Vertebrates, Interscience N. Y.—London.



Н. А. БАРАНОВСКАЯ, П. С. КРЫЛОВ, Л. В. ПАВЛЮК

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ ПЕРЕЧЕНЬ ВИДОВ И РОДОВ  
ФИТОНЕМАТОД, ОПИСАННЫХ В 1966—1967 гг.

В статье приводится систематический перечень видов (около 300) и родов фитонематод, описанных зарубежными и советскими фитогельминтологами в 1966—1967 гг., а также виды, не вошедшие в ранее опубликованные нами списки (Барановская, Крылов, Павлюк, 1965, 1967).

Подкласс *Adenophorea* (Linstow, 1905) Chitwood, 1958 [syn. *Aphasmodia* (Chitwood et Chitwood, 1933)].

Отряд *Chromadorida* (Filipjev, 1917) Chitwood, 1933

Подотряд *Monhysterata* (Filipjev, 1929) Chitwood et Chitwood, 1937

Надсемейство *Plectoidea* (Oerley, 1880) Chitwood, 1937

Семейство *Plectidae* Oerley, 1880

Подсемейство *Plectinae* (Oerley, 1880) Micoletzky, 1922

Род *Pakira* Jeates, 1967

*P. orae* Jeates, 1967

Род *Pandurinema* Jeates, 1967

*P. mowhafia* Jeates, 1967

Подсемейство *Wilsonematinae* Chitwood, 1951

Род *Erephonema* Anderson, 1966

*E. fimbriatum* Anderson, 1966

Семейство *Leptolaimidae* Oerley, 1880

Подсемейство *Haliplectinae* Chitwood, 1951

Род *Haliplectus* Cobb, 1913

*H. onepui* Jeates, 1967

Надсемейство *Axonolaimoidea* (Sch. Stekh. et de Coninck, 1933) Chitwood, 1937

Семейство *Axonolaimidae* Sch. Stekh. et de Coninck, 1933

Подсемейство *Cylindrolaiminae* Micoletzky, 1922

Род *Isolaimium* Cobb, 1920

*I. africanum* Hogewind et Heyns, 1967

*I. incus* Hogewind et Heyns, 1967

*I. multistriatum* Hogewind et Heyns, 1967

Надсемейство *Monhysteroidea* (Oerley, 1880) Chitwood et Chitwood, 1950

Семейство *Monhysteridae* Oerley, 1880

Подсемейство *Monhysterinae* (Oerley, 1880) Micoletzky, 1922

Род *Monhystrella* Cobb, 1918

*M. gracilis* Khera, 1966

Род *Theristus* Bastian, 1865

*T. polychaetophilus* Hopper, 1966

Подотряд *Chromadorata* (Filipjev, 1929) Chitwood et Chitwood, 1937

Надсемейство *Chromadoroidea* Chitwood et Chitwood, 1937

Семейство *Cyatholaimidae* (Micoletzky, 1922) de Coninck et Sch. Stekh., 1933

Подсемейство *Neotonchinae* Wieser et Hopper, 1966

Род *Neotonchus* Cobb, 1933

*N. chamberlaini* Wieser et Hopper, 1966

*N. corcunda* (Gerlach, 1956) Wieser et Hopper, 1966 (syn. *Comesa corcunda* Gerlach, 1956)

*N. lutosa* Wieser et Hopper, 1966

*N. melotridus* Wieser et Hopper, 1966

*N. phaleratus* Wieser et Hopper, 1966

Род *Gomphonema* Wieser et Hopper, 1966

*G. compacta* (Gerlach, 1957) Wieser et Hopper, 1966 (syn. *Neotonchus compactus* Gerlach, 1957)

*G. fellator* Wieser et Hopper, 1966

*G. typica* Wieser et Hopper, 1966

Отряд *Enoplida* (Baird, 1853) Chitwood, 1933

Подотряд *Enoplata* Chitwood et Chitwood, 1937

Надсемейство *Enoploidea* (Baird, 1853) Sch. Stekh. et de Coninck, 1933

Семейство *Oncholaimidae* (Filipjev, 1918) Baylis et Daubvey, 1926

Подсемейство *Eurystomininae* (Filipjev, 1934) Chitwood, 1935

Род *Eurystomina* Filipjev, 1921

*E. whangae* Jeates, 1967

Надсемейство *Tripyloidea* (Oerley, 1880) Chitwood, 1937

Семейство *Ironidae* de Man, 1876

Подсемейство *Ironinae* (de Man, 1876) Micoletzky, 1922

Род *Trissonchulus* Cobb, 1920

*T. littoralis* Jeates, 1967

*T. quinquapapillatus* Jeates, 1967

Подотряд *Dorylaimata* (de Man, 1876) Pearse, 1936

Надсемейство *Mononchoidea* (Chitwood, 1937) Clark, 1961

Семейство *Mononchidae* Chitwood, 1937

Род *Cobbonchus* Andrassy, 1958

*C. charlesi* Coetzee, 1966

*C. megalus* Coetzee, 1966

Род *Granonchulus* Andrassy, 1958

*G. subdecurrens* Coetzee, 1966

Род *Iotonchus* (Cobb, 1916) Altherr, 1950

*I. ainostomos* Buangsuwon et Jensen, 1966

*I. banigkokensis* Buangsuwon et Jensen, 1966

*I. chantaburensis* Buangsuwon et Jensen, 1966

*I. rayongensis* Buangsuwon et Jensen, 1966

*I. thailandensis* Buangsuwon et Jensen, 1966

Род *Miconchus* Andrassy, 1958

*M. kirikiri* Jeates, 1967

*M. reffexus* Jeates, 1967

*M. triodontus* Buangsuwon et Jensen, 1966

Род *Mylonchulus* (Cobb, 1916) Pennak, 1953

*M. agriculture* Coetzee, 1966

*M. cereris* Coetzee, 1966

*M. psammophilus* Jeates, 1967

Надсемейство *Dorylaimoidea* (de Man, 1876) Thorne, 1934

Семейство *Dorylaimidae* de Man, 1876

Подсемейство *Dorylaiminae* (de Man, 1876) Filipjev, 1918



- Род *Dorylaimus* Dujardin, 1845  
*D. amplexos* Nesterov et Lisezkaja, 1966
- Род *Mesodorylaimus* Andrassy, 1959  
*M. recurvus* Andrassy, 1964  
*M. vulvopapillatus* Bagaturia et Eliava, 1966
- Род *Eudorylaimus* Andrassy, 1959  
*E. rapsoides* Heyns et Lagerwey, 1966  
*E. tulaganovae* Ershanova, 1964
- Род *Metadorylaimus* Jairajpuri et Goodey, 1966  
*M. pachylaimus* Jairajpuri et Goodey, 1966
- Род *Prodorylaimus* Andrassy, 1959  
*P. filiarum* Andrassy, 1964
- Род *Discolaimus* Cobb, 1913  
*D. acuticapitus* Furstenberg et Heyns, 1965  
*D. bicorticus* Furstenberg et Heyns, 1965  
*D. intermedius* Heyns et Lagerwey, 1966  
*D. krugeri* Furstenberg et Heyns, 1965  
*D. levinar* Furstenberg et Heyns, 1965
- Род *Discolaimium* Thorne, 1939  
*D. arcuatum* Husain et Siddiqi, 1967  
*D. arcuicaudatum* Furstenberg et Heyns, 1965  
*D. brachyurum* Husain et Siddiqi, 1967  
*D. obtusum* Husain et Siddiqi, 1967  
*D. tenue* Furstenberg et Heyns, 1965
- Род *Thornenema* Andrassy, 1959  
*T. filiforme* Siddiqi, 1965  
*T. paradoxum* Siddiqi, 1965
- Род *Aporcelaimus* Thorne et Swanger, 1936  
*A. amphidysis* Anderson, 1966
- Род *Lordellonema* Andrassy, 1959  
*L. annulata* Jairajpuri, 1966
- Род *Pungentus* Thorne et Swanger, 1936  
*P. angulatus* Jairajpuri et Bagri, 1966
- Род *Drephanodorylaimus* Jairajpuri, 1966  
*D. filiformis* Jairajpuri, 1966
- Подсемейство *Nordiana* Jairajpuri et Siddiqi, 1964  
Род *Enchodorella* Khan, 1964  
*E. frontiniani* Dalmassk, 1966
- Подсемейство *Cephalodorylaiminae* Jairajpuri, 1967  
Род *Cephalodorylaimus* Jairajpuri, 1967  
*C. papillatus* Jairajpuri, 1967
- Подсемейство *Actinolaiminae* Thorne, 1939  
Род *Carcharolaimus* Thorne, 1939  
*C. lucidus* Sauer, 1967  
*C. multicosatus* Sauer, 1967  
*C. taurus* Sauer, 1967
- Род *Tylencholaimus* de Man, 1876  
*T. pakistanensis* Timm, 1964
- Подсемейство *Nygolaiminae* Thorne, 1935  
Род *Sectonema* Thorne, 1930  
*S. procta* Jairajpuri et Bagri, 1966
- Семейство *Leptonchidae* Thorne, 1935  
Род *Utahnema* Thorne, 1939  
*U. gracile* Siddiqi, 1966
- Род *Dorylaimoides* Thorne et Swanger, 1936  
*D. angustus* Sauer, 1966  
*D. buccinator* Sauer, 1966  
*D. indicus* Jairajpuri, 1965  
*D. lepidus* Timm, 1964  
*D. longidens* Furstenberg et Heyns, 1966  
*D. milis* Sauer, 1966  
*D. rusticus* Timm, 1964  
*D. websteri* Sauer, 1966
- Род *Proleptonchus* Lordello, 1955  
*P. clarus* Timm, 1964

- Род *Tylencholaimellus* Cobb in M. V. Cobb, 1915  
*T. rotundoconicus* Kmuzova, 1965

Подсемейство *Tyleptinae* Jairajpuri, 1964

Род *Basiotyleptus* Jairajpuri, 1964

*B. caudatus* Jairajpuri, 1966

*B. rugosus* Sauer, 1966

Род *Tyleptus* Thorne, 1939

*T. variabilis* Jairajpuri et Loof, 1966

Семейство *Belondiridae* Thorne, 1939

Подсемейство *Dorylaimellinae* Jairajpuri, 1964

Род *Dorylaimellus* Cobb, 1913

*D. dorylaimoidurus* Siddiqi, 1966

*D. paralongicaudatus* Husain et Khan, 1967

*D. pruni* Husain et Khan, 1967

*D. rosae* Husain et Khan, 1967

*D. salimi* Siddiqi, 1966

Подсемейство *Belondirinae* Jairajpuri, 1964

Род *Belondira* Thorne, 1939

*B. bulbosa* Siddiqi, 1966

*B. ujjanica* Siddiqi, 1966

Подсемейство *Swangerinae* Jairajpuri, 1964

Род *Qudsiella* Jairajpuri, 1966

*O. gracilis* Jairajpuri, 1966

Семейство *Longidoridae* (Thorne, 1935) Meyl, 1961

Род *Longidorus* (Micoletzky, 1922) Thorne et Swanger, 1936

*L. belondiroides* Heyns, 1966

*L. martini* Merny, 1966

*L. pisi* Edward, Misra et Singh, 1964

*L. taniwha* Clark, 1963

Род *Paralongidorus* Siddiqi, 1963 et all.

*P. capensis* Heyns, 1966

*P. fici* Edward, Misra et Singh, 1964

*P. microlaimus* Siddiqi, 1964

Род *Xiphinema* Cobb, 1913

*X. conurum* Siddiqi, 1964

*X. dimorphicaudatum* Heyns, 1966

*X. macristylum* Esser, 1966

*X. variabile* Heyns, 1966

Род *Longidorella* Thorne, 1939

*L. europaea* Dalmasso, 1966

Надсемейство *Encholaimoidea* Golden et Murphy, 1967

Семейство *Encholaimidae* Golden et Murphy, 1967

Род *Encholaimus* Golden et Murphy, 1967

*E. taurus* Golden et Murphy, 1967

Подотряд *Alaimata* (Micoletzky, 1922) Clark, 1961

Надсемейство *Alaimoidea* (Micoletzky, 1922) Goodey in T. Goodey, 1963

Семейство *Alaimidae* Micoletzky, 1922

Род *Alaimus* de Man, 1880

*A. editorus* Siddiqi et Husain, 1967

*A. hamulus* Siddiqi et Husain, 1967

*A. himatangiensis* Jeates, 1967

*A. jaulasali* Siddiqi et Husain, 1967

*A. leptus* Siddiqi et Husain, 1967

*A. medius* Siddiqi et Husain, 1967

*A. thrixus* Siddiqi et Husain, 1967

Надсемейство *Diphtherophoroidea* (Thorne, 1935) Clark, 1961

Семейство *Diphtherophoridae* Thorne, 1935



- Род *Diphtherophora* de Man, 1880  
*D. granata* Husain et Khan, 1967  
*D. ivanovae* Husain et Khan, 1967  
*D. ornatus* Ershanova, 1964  
Род *Longibulbophora* Jeates, 1967  
*L. amophilae* Jeates, 1967  
Род *Tylolaimophorus* de Man, 1880  
*T. digitatus* Husain et Khan, 1967  
*T. indicus* Husain et Khan, 1967

- Семейство *Trichodoridae* (Thorne, 1935) Clark, 1961  
Род *Trichodorus* Cobb, 1913  
*T. clarki* Jeates, 1967

Подкласс *Secernentea* (von Linstow, 1905) Dougherty, 1958 (syn. *Phasmidia* Chitwood et Chitwood, 1933)

Отряд *Rhabditida* (Oerley, 1880) Chitwood, 1933

Подотряд *Rhabditata* (Oerley, 1880) Chitwood, 1933

Надсемейство *Cephaloboidea* (Chitwood et McIntosh, 1934) Paramonov, 1962

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

- Подсемейство *Panagrolaiminae* Thorne, 1937  
Род *Panagrolaimus* Fuchs, 1930  
*P. longicaudatus* Sumenkova, 1965

- Подсемейство *Trilabiatinae* Paramonov, 1964  
Род *Micronema* Körner, 1954  
*M. intermedia* Pokrovskaya, 1964

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

- Подсемейство *Cephalobinae* Filipjev, 1934  
Род *Cephalobus* Bastian, 1865  
*C. quadrilineatus* Eroshenko, 1967  
Род *Paracephalobus* Akhtar, 1962  
*P. litoralis* Akhtar, 1962  
Род *Heterocephalobus* Brzeski, 1960  
*H. eurytoma* Andrassy, 1967

- Подсемейство *Acrobelinae* Thorne, 1937  
Род *Acrobeles* von Linstow, 1877  
*A. prominens* Andrassy, 1964  
Род *Acrobeloides* (Cobb, 1924) Steiner et Buhrer, 1933  
*A. uberrimus* Anderson, 1965  
Род *Cervidellus* Thorne, 1937  
*C. habibullae* Ershanova, 1964  
Род *Chiloplacus* Thorne, 1937  
*Ch. bibigulae* Ershanova, 1964  
*Ch. corniformis* Ershanova, 1964  
*Ch. samarcandicus* Ershanova, 1964

Отряд *Tylenchida* (Filipjev, 1934) Thorne, 1949

Надсемейство *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thorne, 1939

Семейство *Aphelenchidae* (Fuchs, 1937) Steiner, 1949

- Подсемейство *Aphelenchinae* (Fuchs, 1937) Sch. Stek. et Teunissen, 1938  
Род *Aphelenchus* Bastian, 1865  
*A. bastiani* Shavrov, 1967  
*A. kralli* Samibaeva, 1966  
*A. tumidicaudatus* Shavrov, 1967

- Подсемейство *Paraphelenchinae* T. Goodey, 1951  
Род *Paraphelenchus* (Micol., 1922) Micoletzky, 1925  
*P. acantoides* Taylor et Pillai, 1967  
*P. filicaudatus* Eroshenko, 1966  
*P. porrectus* Eroshenko, 1966  
*P. sacchari* Husain et Khan, 1967  
*P. ussurlensis* Eroshenko, 1966

Семейство *Aphelenchoididae* (Skarbilovich, 1947) Paramonov, 1957

- Род *Aphelenchoides* Fischer, 1894  
*A. absari* Husain et Khan, 1967  
*A. aligarchiensis* Siddiqi, Husain et Khan, 1967  
*A. andrassyi* Husain et Khan, 1967  
*A. angusticaudatus* Eroshenko, 1967  
*A. appendurus* Singh, 1967  
*A. asteromucronatus* Eroshenko, 1967  
*A. breviuterilis* Eroshenko, 1967  
*A. chinensis* Husain et Khan, 1967  
*A. conimucronatus* Bessarabova, 1966  
*A. daubichaensis* Eroshenko, 1967  
*A. editocaputis* Shavrov, 1967  
*A. emiliae* Romanico, 1966  
*A. eradicatus* Eroshenko, 1967  
*A. goodeyi* Siddiqi et Franklin, 1967  
*A. jacobi* Husain et Khan, 1967  
*A. lilium* Yokoo, 1964  
*A. montanus* Singh, 1967  
*A. obtusicaudatus* Eroshenko, 1967  
*A. orientalis* Eroshenko, 1967  
*A. parabicaudatus* Shavrov, 1967  
*A. parasubtenuis* Shavrov, 1967  
*A. platycephalus* Eroshenko, 1966  
*A. rarus* Eroshenko, 1967  
*A. rosei* Dmitrienko, 1966  
*A. sexlineatus* Eroshenko, 1967  
*A. spassky* Eroshenko, 1967  
Род *Paraphelenchoides* Haque, 1967  
*P. capsuloplanus* Haque, 1967  
Род *Seinura* Fuchs, 1931  
*S. celeris* Hechler et Taylor, 1965  
*S. chertkovi* Dmitrienko, 1966  
*S. oostenbrinki* Husain et Khan, 1967  
*S. propora* Siddiqi, Husain et Khan, 1967  
*S. steineri* Hechler et Taylor, 1965  
*S. variobulbosa* Haque, 1966

Надсемейство *Tylenchoidea* (Oerley, 1880) Chitwood et Chitwood, 1937

Семейство *Tylenchidae* Filipjev, 1934

- Подсемейство *Tylenchinae* Filipjev, 1934  
Род *Tylenchus* Bastian, 1865  
Подрод *Tylenchus* (*Tylenchus*) Andrassy, 1954  
*T. (T.) obtusicaudatus* Ershanova, 1954  
*T. (T.) sandneri* Wasilewska, 1965  
Подрод *Tylenchus* (*Filenchus*) Andrassy, 1954  
*T. (F.) composotus* Eroshenko, 1967  
*T. (F.) kashmirensis* (Jairajpuri, 1965) Jairajpuri, 1965  
(syn. *Basiria kashmirensis* Jairajpuri, 1965)  
*T. (F.) parvamphidius* (Andrassy, 1963) Jairajpuri, 1965  
(syn. *Basiria parvamphidia* Andrassy, 1963)  
Подрод *Tylenchus* (*Lelenchus*) Andrassy, 1954  
*T. (L.) cynodontus* Husain et Khan, 1967  
*T. (L.) mirus* Husain et Khan, 1967  
*T. (L.) teres* Eroshenko, 1967  
Подрод *Tylenchus* (*Ottolenchus*) Husain et Khan, 1967  
*T. (O.) equesetus* Husain et Khan, 1967  
Подрод *Tylenchus* (*Clavilenchus*) (Colbran, 1960) Jairajpuri, 1965  
*T. (C.) tumidus* (Colbran, 1960) Jairajpuri, 1965



- Род *Ditylenchus* Filipjev, 1934  
*D. ausaji* Husain et Khan, 1967  
*D. cupperi* Husain et Khan, 1967  
*D. istatae* Samibaeva, 1966  
*D. karakalpakensis* Ershanova, 1964  
*D. medicaginis* Wasilewska, 1965  
*D. minutus* Husain et Khan, 1967  
*D. virtudesae* Jimenez, 1964  
Род *Eutylenchus* Cobb, 1913  
*E. africanus* Sher, Corbett et Colbran, 1966  
Род *Tetylenchus* Filipjev, 1934  
*T. curiosus* Wilski, 1964  
Род *Psilenchus* de Man, 1921  
*P. neoformis* Jairajpuri et Siddiqi, 1963

Подсемейство *Anguininae* Paramanov, 1962

- Род *Anguina* Scopol, 1777  
*A. chartolepidus* Poghossian, 1966  
*A. hyparrheniae* Corbett, 1966  
*A. polygoni* Poghossian, 1966

Подсемейство *Aphasmatylenchinae* Sher, 1965

- Род *Aphasmatylenchus* Sher, 1965  
*A. nigeriensis* Sher, 1965

Семейство *Neotylenchidae* (Thorne, 1941) Thorne, 1949

Подсемейство *Neotylenchinae* Thorne, 1941

- Род *Neotylenchus* Steiner, 1931  
*N. linfordi* Hechler, 1962

Подсемейство *Paurodontinae* Thorne, 1941

- Род *Stictylus* Thorne, 1941  
*S. macrocellus* Anderson et Das, 1967

Подсемейство *Boleodorinae* Mathur, Khan, Prasad, 1966

- Род *Boleodoroides* Mathur, Khan, Prasad, 1966  
*B. oryzae* Mathur, Khan, Prasad, 1966

Род *Boleodorus* Thorne, 1941

- B. impar* Khan et Basir, 1964  
*B. rafiqi* Husain et Khan, 1965

Семейство *Hoplotaimidae* (Filipjev, 1934) Wieser, 1953

Подсемейство *Tylenchorhynchinae* Eliava, 1954

- Род *Tylenchorhynchus* Cobb, 1913  
*T. aduncus* de Guiran, 1967  
*T. bavaricus* Sturhan, 1966  
*T. bryobius* Sturhan, 1966  
*T. goffarty* Sturhan, 1966  
*T. hexagrammus* Sturhan, 1966  
*T. mamillatus* Jimenez, 1966  
*T. microdorus* Geraert, 1966  
*T. sulcatus* de Guiran, 1967  
*T. undyferrus* Haque, 1967

Род *Scutellonema* Andrassy, 1958

- S. magna* Jeates, 1967

Род *Helicotylenchus* Steiner, 1945

- H. anhelicis* Sher, 1966  
*H. belli* Sher, 1966  
*H. caroliniensis* Sher, 1966  
*H. californicus* Sher, 1966  
*H. cavenessi* Sher, 1966  
*H. canalis* Sher, 1966  
*H. clarkei* Sher, 1966  
*H. crenacauda* Sher, 1966  
*H. depressus* Jeates, 1967  
*H. digitatus* Siddiqi et Husain, 1964

- H. dolichodoryphorus* Sher, 1966  
*H. exallus* Sher, 1966  
*H. hydrophilus* Sher, 1966  
*H. labiodiscinus* Sher, 1966  
*H. leiocephalus* Sher, 1966  
*H. lobus* Sher, 1966  
*H. longicaudatus* Sher, 1966  
*H. martini* Sher, 1966  
*H. microcephalus* Sher, 1966  
*H. minzi* Sher, 1966  
*H. neoformis* Siddiqi et Husain, 1964  
*H. nigeriensis* Sher, 1966  
*H. retusus* Siddiqi et Brown, 1964  
*H. rotundicauda* Sher, 1966  
*H. thornei* Gupta et Chhabra, 1967

Подсемейство *Betonolaiminae* Whitehead, 1950

- Род *Morylaimus* Sauer, 1965  
*M. arenicolus* Sauer, 1965  
*M. geniculatus* Sauer, 1965  
*M. sclerus* Sauer, 1965

Подсемейство *Pratylenchinae* Thorne, 1949

Род *Pratylenchus* Filipjev, 1934

- P. cerealis* Haque, 1966  
*P. tulaganovi* Samibaeva, 1966  
*P. uralensis* Romanico, 1966

Род *Pratylenchoides* Winslow, 1958

- P. guevarai* Jimenez, 1963  
*P. laticauda* Braun et Loof, 1966  
*P. maritimus* Bor et Jacob, 1966

Род *Radopholoides* de Guiran, 1967

- R. litoralis* de Guiran, 1967

Род *Zygotylenchus* Siddiqi, 1963 [syn. *Mesotylus* (de Guiran, 1964) Guiran et Siddiqi, 1967]

- Z. gallicus* (de Guiran, 1964) Guiran et Siddiqi, 1967  
*Z. taomasinae* (de Guiran, 1964) Guiran et Siddiqi, 1967

Род *Hirschmanniella* Luc et B. Goodey, 1962

- H. magna* Siddiqi, 1966  
*H. nana* Siddiqi, 1966

Семейство *Heteroderidae* (Filipjev, 1934) Skarbilovich, 1947

Род *Heterodera* A. Schmidt, 1871

- H. millefolii* Kirjanova et Krall, 1965  
*H. tadshikistanica* Kirjanova et Ivanova, 1966  
*H. turcomanica* Kirjanova et Schagalina, 1965

Род *Meloidodera* Chitwood, Hannon et Esser, 1956

- M. tadshikistanica* Kirjanova et Ivanova, 1966

Семейство *Criconematidae* (Taylor, 1936) Thorne, 1949

Подсемейство *Criconematinae* Taylor, 1936

Род *Criconema* Hofmänner et Menzel, 1914

- C. serratum* Khan et Siddiqi, 1963  
*C. vishwanathum* Edward et Misra, 1965

Род *Criconemoides* Taylor, 1936

- C. arcanus* Raski et Golden, 1965  
*C. caelatus* Raski et Golden, 1965  
*C. californicum* Diab et Jenkins, 1966  
*C. calvus* Raski et Golden, 1965  
*C. discolabium* Diab et Jenkins, 1966  
*C. dividus* Raski et Riffle, 1967  
*C. grassator* Adams et Lapp, 1967  
*C. humilis* Raski et Riffle, 1967  
*C. incisus* Raski et Golden, 1965  
*C. incrassatus* Raski et Golden, 1965  
*C. irregulare* de Grisse, 1964  
*C. kovacci* Andrassy, 1963  
*C. lamellatus* Raski et Golden, 1965  
*C. microserratus* Raski et Golden, 1965



- C. montserrati* Arias, Lopez et Jimenez, 1965  
*C. permistus* Raski et Golden, 1965  
*C. ravidus* Raski et Golden, 1965  
*C. reedi* Diab et Jenkins, 1966  
*C. sagaensi* Yokoo, 1964  
*C. tribulis* Raski et Golden, 1965  
*C. vernus* Raski et Golden, 1965  
Род *Hemicycliophora* de Man, 1921  
*H. dhirendri* Husain et Khan, 1967  
*H. minor* Wu, 1966  
*H. shepherdii* Wu, 1966  
*H. vivida* Wu, 1966  
Род *Hemicriconemoides* Chitwood et Birchfield, 1957  
*H. kanagaensis* Nakasono et Ichinohe, 1961  
Род *Bakernema* Wu, 1964  
*B. variabile* Raski et Golden, 1965  
Подсемейство *Paratylenchinae* Thorne, 1949  
Род *Paratylenchus* Micoletzky, 1922  
*P. aquaticus* Merny, 1966  
*P. crenatus* Corbett, 1966  
*P. halophilus* Wouts, 1966  
*P. macrodorus* Brzeski, 1963  
*P. nawadus* Khan, Prasad et Mathur, 1967  
*P. neonanus* Mathur, Khan et Prasad, 1967  
*P. similis* Khan, Prasad et Mathur, 1967  
*P. uncinatus* Samibaeva, 1966

## ЛИТЕРАТУРА

- Багатурия Н. Л., Элиава И. Я. 1966. Новая нематода *Mesodorylaimus vulvaripilatus* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimoidea*) из Восточной Грузии.— Сообщ. АН Грузинской ССР, 41, 1.  
Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. В. 1965. Таксономический перечень видов и родов фитонематод, описанных в 1962—1963 гг.— Труды ГЕЛАН СССР, 16.  
Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. В. 1967. Перечень видов фитонематод, описанных в 1964—1965 гг.— Труды ГЕЛАН СССР, 18.  
Бессарабова Л. М. 1966. Новый вид нематоды *Aphelenchoides conimucronatus* из зернобобовых Московской области.— Зоол. ж., 45, № 10.  
Дмитриенко М. А. 1966. Два новых вида фитогельминтов.— Зоол. ж., 45, № 5.  
Ержанова П. К. 1964. Девять новых видов нематод.— Труды Каракалпакского гос. пед. ин-та, вып. 2.  
Ерошенко А. С. 1966. Три новых вида рода *Paraphelenchus* (Micoletzky, 1922) (*Nematoda, Aphelenchidae*).— Зоол. ж., 45, № 12.  
Ерошенко 1967а. Три новых вида рода *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda, Aphelenchoididae*).— Зоол. ж., 46, № 4.  
Ерошенко А. С. 1967б. Пять новых видов нематод рода *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda, Aphelenchoididae*).— Сообщ. Дальневост. филиала Сиб. отд. АН СССР, вып. 25.  
Ерошенко А. С. 1967в. Новые виды нематод из р. *Tylenchus* Bastian, 1865 в Приморском крае.— Сообщ. Дальневост. филиала Сиб. отд. АН СССР, вып. 25.  
Ерошенко А. С. 1967 г. *Cephalobus quadrilineatus* sp. nov.— новый вид нематоды рода *Cephalobus* Bastian, 1865 (*Nematoda, Cephalobidae*).— Сообщ. Дальневост. филиала Сиб. отд. АН СССР, вып. 25.  
Ерошенко А. С. 1968. Три новых вида нематод рода *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda, Aphelenchoididae*).— В сб. «Паразиты животных и растений», вып. 4. Изд-во «Наука».  
Кирьянова Е. С., Иванова Т. С. 1966. Фауна и зоогеография насекомых Средней Азии. Душанбе, Изд-во «Дониш».  
Кирьянова Е. С., Кралль Э. Л. 1965. Тысячелистниковая цистообразующая нематода — *Heterodera millefolii* n. sp. (*Nematodes, Heteroderidae*).— Изв. АН Эст. ССР, 14, серия биол., № 3.  
Кирьянова Е. С., Шагалина Л. М. 1965. Туркменская цистообразующая нематода — *Heterodera turcomanica* Kirjanova et Schagalina sp. nov. (*Nematodes, Heteroderidae*).— Изв. АН Туркм. ССР, серия биол., № 6.  
Кмузова С. И. 1966. Новый вид *Tylencholaimellus rotundoconicus* sp. n. (*Nematoda, Leptonychidae*).— Зоол. ж., 45, № 8.

- Нестеров П. И., Лисецкая Л. Ф. 1965. О нематофауне некоторых почв Молдавской ССР.— В сб. «Паразиты животных и растений», вып. 1. Кишинев. Изд-во «Карта Молдовеняскэ».  
Погосян Э. Е. 1966. Новые находки паразитических нематод из рода *Anguina* Scodini, 1777 и *Paranguina* Kirjanova, 1955 в Армянской ССР.— Докл. АН Арм. ССР, 42, № 3.  
Покровская Т. В. 1964. *Micronema intermedia* sp. n. (*Nematoda; Panagrolaimidae*).— Helminthologia, 5, 1—4.  
Романико В. И. 1966. Два новых вида паразитических нематод гшеницы.— Зоол. ж., 45, № 6.  
Самбаева К. Х. 1966. Новые виды нематод табака и прикорневой почвы в Ургутском р-не Самаркандской области.— Научные труды Самаркандского ун-та, вып. 156.  
Суменкова Н. И. 1965. Новый вид *Panagrolaimus longicaudatus* n. sp. (*Nematoda: Panagrolaimidae*) из шампиньонных грунтов.— Труды ГЕЛАН, 16.  
Хак М. М. 1966а. Описание *Seinura variobulbosa* sp. n. (*Nematoda; Aphelenchoididae*).— Зоол. ж., 45, вып. 2.  
Хак М. М. 1966б. О роде *Pratylenchus* Filipjev, 1934 (*Nematoda: Pratylenchinae* Thorne, 1949).— Зоол. ж., 45, вып. 3.  
Хак М. М. 1967а. Описание *Tylenchorhynchus undyferus* sp. n. (*Nematoda, Hoplotaimidae* (Filipjev, 1934) Wieser, 1953).— Зоол. ж., 46, № 1.  
Хак М. М. 1967б. *Paraphelenchoides* gen. n., *P. capsuloplanus* sp. n. (*Nematoda; Aphelenchoididae*).— Зоол. ж., 46, № 8.  
Шавров Г. Н. 1967а. Новый вид рода *Aphelenchus* Bastian, 1865 (*Nematoda; Aphelenchidae*).— Зоол. ж., 46, № 2.  
Шавров Г. Н. 1967б. Три новых вида рода *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda; Aphelenchoididae*).— Зоол. ж., 46, № 5.  
Adams R. E., Lapp N. A. 1967. *Criconemoides grassator* n. sp. from yellow poplar (*Liriodendron tulipifera*) in West Virginia.— Nematologica, 13, № 1.  
Akhtar S. A. 1962. *Paracephalobus* (*Nematoda: Cephalobidae*) a new genus of soil-inhabiting Nematodes.— Proc. Helm. Soc. Wash., 29, N 2.  
Anderson R. V. 1965. *Acrobeloides uberrimus* n. sp. with a note on morphologic variation within soil and bacteriareared populations.— Proc. Helm. Soc. Wash., 32, N 2.  
Anderson R. V. 1966а. An emendation of the diagnosis of both the subfamily and two genera of *Wilsonematinae* and a new genus, *Ereptonema* n. g. (*Plectidae: Nematoda*).— Canad. J. Zool., 44.  
Anderson R. V. 1966б. Observations on the nervous system of *Aporcelaimus amphidysis* n. sp. (*Nematoda: Dorylaimoidea*).— Canad. J. Zool., 44.  
Anderson R. V., Das V. M. 1967. Description of *Stictylus macrocellus* n. sp. (*Nematoda; Neotylenchidae*) with a note on the association of hypodermal commissures with the nervous system.— Canad. J. Zool., 45.  
Andrassy I. 1964. Neue Nematoden — Arten aus Ungarn. III. Fünf neue Arten.— Opusc. Zool. Budapest, 1.  
Andrassy I. 1967. Die Unterfamilie *Cephalobinae* (*Nematoda; Cephalobidae*) und ihre Arten.— Acta Zoologica Acad. Sci. Hungaricae, 13, 1—2.  
Arias D. M., Lopez P. J. M., Jimenez M. F. 1965. Tres nuevas especies de nematodos posibles fitoparásitos en suelos españoles.— Publins Inst. Biol. Apl., Barcelona, 38.  
Bor N. A., S' Jacob J. J. 1966. *Pratylenchoides maritimus*, a new-nematode species from the Boschplaat, Terschelling.— Nematologica, 12.  
Braun A. L., Loof P. A. A. 1966. *Pratylenchoides laticauda* n. sp., a new endoparasitic phytonematode.— Netherl. of Plant Pathol., 72, 4.  
Brzeski M. 1963. *Paratylenchus macrodorus* n. sp. (*Nematoda, Paratylenchidae*), a new plant parasitic nematode from Poland.— Bulletin de L'Academie Polon. des sci. Cl. II, 11, N 6.  
Buangsuwon D. K. et Jensen H. J. 1966. A taxonomic study of *Mononchidae* (*Enoplida; Nemata*) inhabiting cultivated areas of Thailand.— Nematologica, 12, 2.  
Clark W. C. 1963. A new species of *Longidorus* (Micol.) (*Dorylaimida; Nematoda*).— New Zealand Journ. Sci., v. 6, 4.  
Coetzee V. 1966а. Species of the genera *Granonchulus* and *Cobbonchus* (*Mononchidae*) occurring in Southern Africa.— Nematologica, 12, 2.  
Coetzee V. 1966б. Species of the genus *Mylonchulus* (*Nematoda; Mononchidae*) occurring in Southern Africa.— Nematologica, 12, 4.  
Colbran R. C. 1960. Studies of plant and soil nematodes. 3. *Belonolaimus hastulatus*, *Psilenchus tumidus* and *Hemicycliophora labiata*, three new species from Queensland.— Qd. J. agric. Sci., 17.  
Corbett D. C. M. 1966а. Central African Nematodes. II. *Paratylenchus crenatus* n. sp. (*Nematoda; Criconematidae*) from Malawi.— Nematologica, 12, 1.  
Corbett D. C. M. 1966б. Central African nematodes III. *Anguina hyparrheniae* n. sp. associated with witches broom of *Hyparrhenia* sp.— Nematologica, 12, 2.



- Dalmasso A. 1966. Observations complementaires sur *Longidorella parva* Thorne, 1939 avec la description de *Leuropaea* n. sp. et *Enchodorella frontiniani* n. sp. (Nematoda: Dorylaimida).—Nematologica, 12, 1.
- Diab K. A., Jenkins W. R. 1966. Three new species of *Criconeimoides* (Nematoda: Criconeimidae).—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 1.
- Edward J. C., Misra S. L. a. Singh G. R. 1964a. A new species of *Paralongidorus* (Nematoda; Dorylaimoidea) from Allahabad, Uttar Pradesh, India.—Japan. J. Appl. Entomology a. Zool., 8, 4.
- Edward J. C., Misra S. L. a. Singh G. R. 1964b. *Longidorus pisti* n. sp. (Nematoda; Dorylaimoidea) associated with rhizosphere of *Pisum sativum*, from Uttar Pradesh, India.—Japan. J. Appl. Entomology a. Zool., 8, 4.
- Edward J. C., Misra S. L. 1965. *Criconema vishwanathum* n. sp. and four other hitherto described *Criconematinae*.—Nematologica, 11.
- Esser R. P. 1966. *Xiphinema macrostylus* n. sp. (Nematoda; Longidoridae).—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 2.
- Furstenberg Y. P., Heyns J. 1965a. Four new species of the genus *Discolaimus* Cobb, 1913 (Nematoda; Dorylaimoidea) from South Africa, with a description of the male of *D. similis* Thorne, 1939.—Nematologica, 11, 4.
- Furstenberg Y. P., Heyns J. 1965b. Two new species of the genus *Discolaimium* Thorne, 1939 (Nematoda; Dorylaimoidea) from South Africa.—S. Afr. of Agricul. Sci., 8.
- Furstenberg Y. P., Heyns J. 1966. *Chitwoodia transvaalensis* n. gen., n. sp., and *Dorylaimoides longidens* n. sp., two new Nematodes from South Africa.—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 1.
- Geraert E. 1966. On some *Tylenchidae* and *Neotylenchidae* from Belgium with the description of new species, *Tylenchorhynchus microdorus*.—Nematologica, 12.
- Golden A. M. a. Murphy D. G. 1967. *Encholaimoidea* (Nematoda; Dorylaimida), a new superfamily representing Dorylaimid specimens with cephalic setae.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 1.
- Guiran G. de. 1964. *Mesotylus*: Nouveau genre de *Pratylenchinae* (Nematoda; Tylenchoidea).—Nematologica, 9, 4.
- Guiran G. de. 1967a. Descriptions de deux especes Nouvelles du genre *Tylenchorhynchus* Cobb, 1913 (Nematoda; Tylenchinae) accompagnie d'une cle des femelles, et precisions sur *T. mamillatus* Tobar-Jimenez, 1966.—Nematologica, 13, 2.
- Guiran G. de. 1967. Description de *Radopholoides litoralis* n. g., n. sp. (Nematoda; Pratylenchinae).—Nematologica, 13, 2.
- Guiran G. de, Siddiqi M. R. 1967. Characters differentiating the genera *Zygotylenchus* Siddiqi, 1963 (Syn. *Mesotylus* de Guiran, 1964) and *Pratylenchoides* Winslow, 1958 (Nematoda; Pratylenchinae).—Nematologica, 13, 2.
- Gupta N. K., Chhabra H. K. 1966 (1967). *Helicotylenchus thornei* n. sp. (Nematoda; Hoplolaiminae) from a tomato plant field in Ludhiana, Punjab.—Res. Bull. Panjab Univ., 17, 3-4.
- Hechler H. C. 1962. The description feeding habits, and life history of *Neotylenchus linfordi* n. sp., a mycophagous nematode.—Proc. Helm. Soc., Wash., 29, 1.
- Hechler H. C., Taylor D. P. 1965. Taxonomy of the genus *Seinura* (Nematoda; Aphelenchoididae), with descriptions of *S. celeris* n. sp. and *S. steineri* n. sp.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, 2.
- Heyns J. 1966a. Studies on South African — *Xiphinema* species, with descriptions of two new species displaying sexual dimorphism of the tail (Nematoda; Dorylaimoidea).—Nematologica, 12, 3.
- Heyns J. 1966b. *Paralongidorus capensis* n. sp. and *Longidorus belondiroides* n. sp. with a note on *L. taniwha* Clark, 1963 (Nematoda; Longidoridae).—Nematologica, 12, 4.
- Heyns J., Lagerwey G. 1966. Nematodes of the superfamily *Dorylaimoidea* collected in the northern part of the Kruger national park.—«Kordoe», 1965, 8.
- Hogewind W. L., Heyns J. 1967. Notes on the genus *Isolaimium* Cobb, 1920 (Nematoda), with descriptions of new species from South Africa.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 1.
- Hopper B. E. 1966. «*Theristus polychaetophilus*» n. sp. (Nematoda) an external parasite of the spionid polychaete *Scolecopsis souamata* (Muller, 1906).—Canad. J. Zool., 44, 5.
- Husain S. I., Khan A. M. 1965. Two new species of *Boleodorus* Thorne, 1941 (Nematoda; Neotylenchidae) from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, 2.
- Husain S. I., Khan A. M. 1967a. Four new species of *Dorylaimius* Cobb, 1913 (Nematoda; Belondiroidea) from North India.—Nematologica, 13, 1.
- Husain S. I., Khan A. M. 1967b. Four new species of nematodes belonging in the family *Dephtherophoridae* from North India.—Nematologica, 13, 1.
- Husain S. I., Khan A. M. 1967c. A new subfamily, a new subgenus and eight new species of nematodes from India belonging to superfamily *Tylenchoidea*.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 2.
- Husain S. I., Khan A. M. 1967r. On the status of the genera of the superfamily *Aphelenchoidea* (Fuchs, 1937) Thorne, 1949 with the descriptions of six new species of nematodes India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 2.
- Husain S. I., Siddiqi M. R. 1967. Three new species in the genus *Discolaimium* Thorne, 1939 (Nematoda; Dorylaimoidea) from India.—Nematologica, 13, 2.
- Jairajpuri M. S. 1965a. *Basiria kashmirensis* n. sp. (Nematoda; Tylenchida) from India.—Labdev J. Sci. a. Tech., 13, 2.
- Jairajpuri M. S. 1965b. *Dorylaimoides indicus* n. sp. (Nematoda; Dorylaimoidea) from India.—Labdev J. Sci. a. Tech., 3, 2.
- Jairajpuri M. S. 1966a. *Drephanodorylaimus filiformis* n. gen., n. sp. (Nematoda; Dorylaimida).—Labdev J. Sci. a. Tech., 4, 3.
- Jairajpuri M. S. 1966b. *Lordellonema annulata* n. sp. (Nematoda; Dorylaimoidea) from Malawi.—Labdev J. Sci. a. Tech., 4, 3.
- Jairajpuri M. S. 1966c. On *Basiotyleptus caudatus* n. sp., and a redescription of *Thornenema thienemanni* (Schneider, 1937) Andrassy, 1959 (Nematoda; Dorylaimoidea).—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 1.
- Jairajpuri M. S. 1966d. *Qudsiella gracilis* n. gen., n. sp. (Nematoda; Dorylaimida) from Andamans, India.—Nematologica, 12, 4.
- Jairajpuri M. S. 1966e. Studies of the genus *Drepanodorus* Altherr, 1954 (Dorylaimidae; Nematoda).—Nematologica, 12, 436.
- Jairajpuri M. S. 1967. *Cephalodorylaimus papillatus* n. gen., n. sp. (Nematoda; Dorylaimidae).—Nematologica, 13, 2.
- Jairajpuri M. S., Baqri Q. H. 1966. *Sectonema procta* n. sp. and *Pungentus angulatus* n. sp. two new soil-inhabiting nematodes.—Nematologica, 12.
- Jairajpuri M. S., Goodey J. B. 1966. *Metadorylaimus pachylaimus* n. gen., n. sp. (Dorylaimoidea).—Nematologica, 12, 1.
- Jairajpuri M. S., Loof P. A. A. 1966. *Tyleptus variabilis* n. sp., with a Key to the Species of *Tyleptus* (Nematoda; Leptonchidae).—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 1.
- Jairajpuri M. S., Siddiqi A. H. 1963. On *Psilenchus neoformis* n. sp. (Nematoda; Tylenchida) from Solon (H. P.), North India.—Curr. Sci., 32.
- Jimenez A. T. 1963. *Pratylenchoides guevarai* n. sp. nuevo nematode Tylenchido, Relacionado con el Clores (*Cupressus sempervirens* L.).—Rev. Iber. Parasitol., 23.
- Jimenez A. T. 1964. *Ditylenchus virtudesae* n. sp. (Nematoda; Tylenchidae); habitante de los suelos granadinos.—Rev. Iber. Parasitol., 24.
- Jimenez A. T. 1966. *Tylenchorhynchus mamillatus* n. sp. (Nematoda; Tylenchida), componente de la microfauna de los suelos Andaluces.—Rev. Iber. Parasitol., 26, 2.
- Khan E., Siddiqi M. R. 1963. *Criconema serratum* n. sp. (Nematoda; Criconeimidae) a parasite of peach trees in Amora, North India.—Curr. Sci., 32.
- Khan E., Basir M. A. 1964. *Boleodorus impar* n. sp. (Nematoda; Tylenchida) from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, 2.
- Khan E., Prasad K. K., Mathur M. K. 1967. Two new species of the genus *Paratylenchus* Micoletzky, 1922 (Nematoda; Criconeimidae) from India.—Nematologica, 13, 1.
- Khera S. 1966. Nematodes from the banks of still and running waters. III. *Rogerus rajasthanensis* n. sp., Subfamily *Cylindrolaiminae* and *Monhystrella gracilis* n. sp., Subfamily *Monhysterinae* from India.—Nematologica, 12.
- Mathur V. K., Khan E., Prasad S. K. 1966. *Boleodoroides oryzae* n. g., n. sp. (Nematoda; Boleodorinae) from Bihar, India.—Nematologica, 12, 3.
- Mathur V. K., Khan E., Prasad S. K. 1967. *Paratylenchus neonanus* n. sp. (Nematoda; Criconeimidae) from India.—Labdev J. Sci. a. Tech., 5, 2.
- Merny G. 1966. Nematodes d'Afrique tropicale; in nouveau *Paratylenchus* (*Criconeimidae*), deux nouveaux *Longidorus* et observations sur *Longidorus laevicapitatus* Williams, 1959 (*Dorylaimidae*).—Nematologica, 12, 3.
- Nakasono K., Ichinohe M. 1961. *Hemicriconeimoides kanayaensis* n. sp. associated with tea root in Japan (Nematoda; Criconeimidae).—Japan. J. Appl. Entomol. a. Zool., 5, 4.
- Raski D. J., Goldens A. M. 1965. Studies on the genus *Criconeimoides* Taylor, 1936 with descriptions of eleven new species and *Bakernema variabile* n. sp. (*Criconeimidae*; Nematoda).—Nematologica, 11, 4.
- Raski D. J., Riffle J. W. 1967. Two new species and further notes on *Criconeimoides* Taylor, 1936 (*Criconeimidae*; Nematoda).—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 2.
- Sauer M. R. 1965. *Morulaimus*, a new genus of the *Belonolaiminae*.—Nematologica, 11, N 4.
- Sauer M. R. 1966a. A new species of *Basiotyleptus* and the male of *B. eximius* (Siddiqi et Khan, 1964) Siddiqi et Khan, 1965.—Nematologica, 12, 2.
- Sauer M. R. 1966b. Four new species of *Dorylaimoides*.—Nematologica, 12, 4.
- Sauer M. R. 1967. Three new species of *Carcharolaimus* (Nematoda; Dorylaimidae).—Nematologica, 13, 2.



- Sher S. A. 1965. *Aphasmatylenchus nigeriensis* n. gen., n. sp. (*Aphasmatylenchinae* n. subfam.; *Tylenchoidea*; *Nematoda*) from Nigerian Soil.—Proc. Helm. Soc. Wash., 32, 2.
- Sher S. A. 1966. Revision of the *Hoplolaiminae* (*Nematoda*). VI. *Helicotylenchus* Steiner, 1945.—*Nematologica*, 12, 1.
- Sher S. A., Corbett D. C. M. a. Colbran R. C. 1966. Revision of the family *Atylenchidae* Skarbilovich, 1959 (*Nematoda*; *Tylenchoidea*).—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 1.
- Siddiqi M. R. 1964. *Xiphinema conurum* n. sp. and *Paralongidorus microlaimus* n. sp., with a key to the species of *Paralongidorus* (*Nematoda*; *Longidoridae*).—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, 2.
- Siddiqi M. R. 1965. Studies on the genus *Thornenema* Andr., 1959 (*Nematoda*; *Dorylaimidae*) with descriptions of two new species and *T. cavalcantii* (Lordello, 1955) from India.—*Labdev J. Sci. a. Tech.*, 3, 2.
- Siddiqi M. R. 1966a. *Hirschmanniella nana* n. sp. and *H. magna* n. sp. (*Nematoda*; *Pratylenchidae*) from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 2.
- Siddiqi M. R. 1966b. Studies on species of *Belondiroidea* (*Nematoda*; *Dorylaimida*) from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 2.
- Siddiqi M. R. 1966b. Studies on the genera *Calolaimus* Timm, *Galoplinema* Siddiqi, *Qudsianema* Jairajpuri and *Utahnema* Thorne (*Nematoda*; *Leptonchidae*), with description of *U. gracile* n. sp.—Proc. Helm. Soc. Wash., 33, 2.
- Siddiqi M. R., Brown K. F. 1964. *Helicotylenchus retusus* n. sp. (*Nematoda*; *Hoplolaiminae*) found around sugar cane roots in Negros Oriental Philippines.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, 2.
- Siddiqi M. R., Franklin M. 1967. *Aphelenchoides goodey* n. sp. (*Nematoda*; *Aphelenchoidae*), a mycophagous nematode from South India.—*Nematologica*, 13, 1.
- Siddiqi M. R., Husain Z. 1964. Three new species of nematodes in the family *Hoplolaimidae* found attacking citrus trees in India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, 2.
- Siddiqi M. R., Husain Z. 1967. Studies on the genus *Alaimus* de Man, 1880, with description of six new species from India.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 2.
- Siddiqi M. R., Husain S. I. a. Khan A. M. 1967. *Seinura propora* n. sp. and *Aphelenchoides aligarchiensis* n. sp. (*Nematoda*; *Aphelenchoididae*) from North India.—*Nematologica*, 13, 2.
- Singh D. S. 1967. On two new species of the genus *Aphelenchoides* Fischer, 1894 (*Nematoda*; *Aphelenchoididae*) from North India.—*J. Helminthol.*, 16, 1.
- Sturhan D. 1966. Über Verbreitung, Pathogenität und Taxonomie der Nematodengattung *Tylenchorhynchus*.—*Mitt. Biol. Bundesanst. Land-und Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem*, 118.
- Taylor D. P., Pillai J. K. 1967. *Paraphelenchus acontoides* n. sp. (*Nematoda*; *Paraphelenchidae*), a mycophagous nematode from Illinois, with observations on its feeding habits and a key to the species of *Paraphelenchus*.—Proc. Helm. Soc. Wash., 34, 1.
- Timm R. W. 1964. Nematodes of the superfamily *Dorylaimoidea* from East Pakistan.—Proc. Helm. Soc. Wash., 31, 2.
- Wasilewska L. 1965a. *Tylenchus sandneri* sp. n. a new nematode from Poland (*Nematoda*; *Tylenchidae*).—*Bull. de l'Académie Polon. des Sci.*, Cl. II, 13, 2.
- Wasilewska L. 1965b. *Ditylenchus medicaginis* sp. n., a new parasitic nematode from Poland (*Nematoda*; *Tylenchidae*).—*Bull. de l'Académie Polon. des Sci.*, Cl. II, 13, 3.
- Wieser W., Hopper B. 1966. The *Neotonchinae*, new subfamily (*Cyatholaimidae*; *Nematoda*) with an analysis of its genera, *Neotonchus* Cobb, 1933, and *Comphonema* new genus.—*Canad. J. Zool.*, 44, 4.
- Wilski A. 1964. Fauna nicieni-parazytow roslin gleb szklarni w Polsce.—*Prace Naukowe Instytutu ochrony roslin*, T. VI, Zes. 1.
- Wouts W. M. 1966. *Paratylenchus halophilus* (*Nematoda*; *Criconeematidae*) a new species from New Zealand.—*New Zealand J. Sci.*, 9, 1.
- Wu L. 1966. Three new closely related species of *Hemicyclophora* de Man (*Criconeematidae*; *Nematoda*) from Canada.—*Canad. J. Zool.*, 44, 2.
- Yeates G. W. 1967a. Studies on nematodes from dune sands. *Oncholaimidae*, *Ironidae*, *Alaimidae* and *Mononchidae*.—*New Zealand J. Sci.*, 10, 1.
- Yeates G. W. 1967b. Studies on nematodes from dune sands. *Tylenchida*.—*New Zealand J. Sci.*, 10, 1.
- Yeates G. W. 1967c. Studies on nematodes from dune sands. *Diphtherophoroidea*.—*New Zealand J. Sci.*, 10, 1.
- Yokoo Tamio. 1964a. On a new species of *Aphelenchoides* (*Aphelenchidae*; *Nematoda*), parasite of bulb of lily, from Japan.—*Agric. Bull. Saga Univ.*, 20.
- Yokoo Tamio. 1964b. On a new species of ring nematode from Japan.—*Agric. Bull. Saga Univ.*, 20.

Ю. К. БОГОЯВЛЕНСКИЙ, Н. А. КОРОЛЕВА

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ  
И ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ  
КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА *ASCARIDIA GALLI*  
И *HYSTRICHIS TRICOLOR* В ПЕРИОД  
ИХ ПРЕИМАГИНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

В данной работе приводятся результаты исследований тканей нематод, в частности кожно-мускульного мешка, на различных этапах их постэмбрионального развития.

Изучение изменений, которые происходят в тканях кожно-мускульного мешка в процессе онтогенеза, а также сопоставление соответствующих данных у видов нематод, принадлежащих к различным таксономическим группам и паразитирующих в неодинаковых условиях, поможет выявить некоторые общие закономерности преимагинального периода онтогенеза, характерные для представителей данного класса червей.

Объектом исследования послужили паразитические нематоды *Ascaridia galli* и *Hystrix tricolor*. При этом мы исходили прежде всего из того, чтобы изучаемые нематоды отстояли как можно дальше друг от друга в систематическом отношении (*Ascaridia galli* относится к фазмидиевым, а *Hystrix tricolor* является представителем афазмидиевых) и имели различную среду обитания (*A. galli* паразитирует в кишечнике, а *H. tricolor* локализуется в железистом желудке птиц).

Анализ литературы, касающейся строения кожно-мускульного мешка нематод, показывает, что преобладающее большинство работ посвящено изучению тканей взрослых паразитов, а сведений о структуре тканей кожно-мускульного мешка нематод на различных этапах их онтогенеза чрезвычайно мало. Некоторые данные по этому вопросу можно почерпнуть в работах Хаманна (Hamann, 1892), Мартини (Martini, 1906, 1907, 1908), Стефанелли (Stefanelli, 1943), Чанга (Chuang, 1962), посвященных изучению эмбрионального развития нематод. Авторы ряда работ описывают микроструктуру тканей нематод на какой-либо одной, реже нескольких стадиях развития. Например, работы Кросса и Скотта (Cross, Scott, 1947), изучавших личинки IV стадии *Litomosoides carinii*; Берда и Роджерса (Bird, Rogers, 1956), объектом изучения которых были личинки III стадии *Haemonchus contortus* и *Nippostrongylus muris*; Рихельса (Richels, 1955), описавшего микроанатомию личинок *Trichinella spiralis*; Пиблса (Peebles, 1957), проводившего сравнительные электронно-микроскопические исследования личинок ранних стадий и взрослых форм *Rhabditis strongyloides*; Бекетта и Бутройда (Beckett, Boothroyd, 1961), изучавших тонкую структуру зрелых личинок *T. spiralis*; Инатоми с соавторами (Inatomi, Sakumoto, Itano, Tanaka, 1963), описавших структуру кутикулы личинок III стадии некоторых видов трихостронгилид; Эккерта и Шварца (Eckert, Schwarz, 1964, 1965), исследовавших при помощи световой микроскопии строение кутикулы личинок III стадии *Haemonchus*



*contortus*, *Trichostrongylus colubrififormis*, *Cooperia punctata*, *Bunostomum trigonocephalum* и *Strongyloides ransomi*; Асами с соавторами (Asami, Watanuki, Sakai, Jamano, Okamoto, 1965), изучавших микроструктуру личинок *Anisakis* sp.; Сауера (Sawyer, 1965), изучающего структуру личинок III стадии *Dirofilaria immitis*; Девей (Davey, 1965), сравнивающего строение личинок IV стадии и взрослых форм *Phocanema decipiens*; Джамуа-Махендра (Jamuag-Mahendra, 1966), проводшего при помощи электронного микроскопа сравнительные исследования тонкого строения тканей тела личинок и взрослых особей *Nippostrongylus brasiliensis*. Особняком стоят работы Ламины (Lamina, 1965a, б), в которых автор в сравнительном аспекте изучает микростроение личинок аскариды *Ascaris lumbricoides*, *Parascaris equorum*, *Toxascara cati*, *T. canis* и *Toxascaris leonina*. На основании своих исследований Ламина приходит к выводу о том, что у изученных им личинок хотя и существуют видовые отличия, но обнаружить их бывает очень трудно.

Естественно, что наибольший интерес для нас представляют работы, освещающие строение нематод на различных стадиях их развития. К таким работам мы с некоторыми оговорками относим исследования Демшина (1961), описавшего анатомию различных стадий развития личинок *Parascaris equorum*; Зоммервилли (Sommervilli, 1966), изучавшего также анатомию личинок *Haemonchus contortus* вплоть до IV стадии их развития, и, наконец, работу Уотсона (Watson, 1965), который показал, что строение кутикулы *Ascaris lumbricoides* в процессе постэмбрионального развития принципиально остается без изменений. Сравнивая структуру кутикулы у мелких, видимо, неполовозрелых, экземпляров *A. lumbricoides* (до 9 см длиной) с кутикулой половозрелых и полностью выросших особей, Уотсон отметил, что кутикула еще не выросших форм состоит из тех же слоев, что и кутикула полностью выросших, однако толщина слоев у мелких экземпляров значительно уступает таковой у крупных. Автор полагает, что толщина отдельных слоев кутикулы прямо пропорциональна длине тела паразитов. Данные Уотсона, однако, не согласуются с точкой зрения ряда исследователей (Инатом с соавторами, 1963; Эккерт, Шарц, 1964, 1965; Асами с соавторами, 1965; Девей, 1965; Джамуа-Махендры, 1966), которые утверждали, что кутикула у неполовозрелых нематод, в том числе у личинок IV стадии, всегда структурно отличается от кутикулы половозрелых взрослых форм тех же видов гельминтов. Кутикула неполовозрелых форм, по их мнению, обычно включает в себя меньшее количество слоев, чем кутикула половозрелых экземпляров.

Вышеприведенные краткие литературные данные, посвященные изучению тканевых изменений нематод в онтогенезе, говорят о том, что кутикула разных видов нематод в процессе индивидуального развития подвергается различным преобразованиям и, как правило, согласно данным большинства авторов, по мере развития ее строение усложняется, что находит свое отражение в увеличении числа составляющих ее слоев. Если в отношении строения кутикулы на различных этапах онтогенетического развития нематод нет согласованной точки зрения, то по поводу микроструктуры гиподермы мнения исследователей едины. Все авторы отмечают, что у личинок нематод, как паразитических, так и свободн-ноживущих, гиподерма имеет клеточное строение.

О строении соматической мускулатуры у личинок нематод в литературе имеются только отдельные разрозненные данные. Однако каких-либо специфических черт строения мускульных клеток у личиночных форм по сравнению с соответствующими клетками у взрослых половозрелых экземпляров того же вида никто не наблюдал.

Следует отметить, что если большая часть онтогенеза *A. galli* проходит в организме кур, то жизненный цикл *H. tricolor* протекает со сменой хозяев, причем промежуточным хозяином являются малощетинковые черви (олигохеты), а definitive — утки. Принимая во внимание опыты Гуменищиковой (1959, 1962), которыми была доказана возможность экспериментального заражения кур личинками *H. tricolor*, мы заражали личинками указанного паразита цыплят месячного возраста. Такого же возраста цыплята были заражены культурой яиц *A. galli*. В связи с этим мы получили возможность изучать микроструктуру тканей обоих исследуемых видов гельминтов, развивающихся в одном и том же хозяине.

Эккерт (Ackert, 1931) показал, что развитие *A. galli* в организме цыплят до начала откладки самками яиц протекает за 50 дней. Феоктистов (1950) на основании своих опытов пришел к выводу, что развитие аскариды до половозрелой стадии в кишечнике кур проходит за 35—58 дней и зависит от возраста хозяина. Исходя из этого, исследовались ткани кожно-мускульного мешка *A. galli* через 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50 дней после заражения.

Поскольку на 12—13-е сутки после заражения цыплят личинками *H. tricolor* они становятся половозрелыми (Гуменищикова, 1962), мы изучали структуру кожно-мускульного мешка этой нематоды на 3, 5, 7, 9, 15, 18-е сутки после заражения. Таким образом, были подвергнуты изучению ткани кожно-мускульного мешка *A. galli* у личинок всех возрастов, а у *H. tricolor* только личинки III и IV стадий.

Помимо микроморфологических исследований этих нематод, были проведены также некоторые гистохимические. Мы рассматривали изменения в накоплении гликогена, РНК и ДНК в кожно-мускульном мешке. Основные данные о строении кожно-мускульного мешка в процессе онтогенеза *A. galli* были изложены нами ранее (Богоявленский, Королева, 1965). Мы их приводить не будем.

Описание строения кожно-мускульного мешка *H. tricolor* на различных этапах онтогенеза мы приводим более подробно.

#### МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Кутикула.** На 3-й день после заражения толщина кутикулы *H. tricolor* равняется 4—4,5 мк. Строение ее ничем не отличается от кутикулы взрослых половозрелых форм. Она состоит из пяти слоев: наружного коркового — интенсивно окрашивающегося, тонкого (0,3—0,4 мк), бесструктурного; внутреннего коркового — менее интенсивно окрашивающегося, по-видимому, менее плотного, также бесструктурного, достигающего 0,8 мк в толщину; наиболее толстого (2,7—3,2 мк), сложно построенного слоя концентрических тяжей, включающего в себя четыре ряда кольцевых тяжей, проходящих через слабо окрашенный гематоксилином матрикс слоя; базального (0,5—0,8 мк толщиной), пронизанного тонкой сетью фибрилл, сходного по окраске с внутренним корковым слоем и тонкой (0,2—0,3 мк), поперечно исчерченной базальной мембраны.

Изучение кутикулы на более поздних этапах развития *H. tricolor* показало, что ее толщина и структура в отличие от кутикулы *A. galli* каким-либо изменениям не подвержена.

**Гиподерма.** У половозрелых форм *H. tricolor*, как это отмечено выше, имеет ряд специфических только для данного вида черт строения. Это своеобразие в строении гиподермы можно обнаружить уже в характеризующий период постэмбрионального развития. Она имеет синцити-



альное строение, представлена четырьмя продольными валиками, относительно широким слоем субкутикулы (4—5 мк) и многочисленными гиподермальными выростами. На поперечных срезах по окружности можно насчитать около 74—80 выростов, в результате чего создается впечатление о том, что между соседними выростами располагается только одна или две мускульные клетки. Гиподермальные выросты имеют обычно одно или два крупных ядра, продольная ось которых достигает 8 мк. Как субкутикула, так и гиподермальные выросты имеют грубо вакуолизированную плазму и относительно плохо выявленный фибриллярный скелет. Гиподермальные выросты имеют неправильную форму и вдаются в полость тела на 24—28 мк. Латеральные валики на описываемой стадии развития нематоды также содержат большое число вакуолей. Фибриллярный скелет их обычно бывает представлен сетью периферических фибрилл, образующих своеобразный чехол, отделяющий валик от полости тела. Поперечные срезы показывают, что в каждом латеральном валике располагается по 7—8 овальных ядер с продольной осью в 3—4 мк, имеющих по одному ядрышку. Кроме того, в центральной части валика (на поперечных срезах) имеется еще одно очень крупное, сравнительно богатое хроматином ядро диаметром до 12 мк. Оно содержит одно крупное ядрышко.

Медialные валики имеют менее вакуолизированную плазму. Фибриллы более равномерно пронизывают ткань валика.

Через 5 дней после заражения картина строения гиподермы *H. tricolor* лишь незначительно отличается от вышеописанной. Основные различия от предыдущей стадии заключаются в некотором увеличении числа гиподермальных выростов (на поперечных срезах видно 90—94 выроста), а также в уменьшении числа двуядерных выростов. Большинство выростов гиподермы на 5-й день после заражения содержит, как правило, только одно ядро. По величине и структуре ядра гиподермальных выростов подобны описанным ранее. Толщина субкутикулы достигает 6 мк.

Через 7 дней после заражения число гиподермальных выростов не изменяется по сравнению с таковыми на 3-й день, однако увеличивается количество двух- и даже трехядерных выростов.

На 9-й день после заражения субкутикула и валики *H. tricolor* не претерпевают каких-либо заметных изменений по сравнению с соответствующими структурами на более ранних изучаемых нами этапах постэмбрионального развития. Гиподермальные выросты в этот период имеют большей частью одно, реже — два ядра.

Через 15 дней после заражения гиподерма *H. tricolor* мало чем отличается от гиподермы взрослых половозрелых форм. Субкутикула по толщине не превышает 5—6 мк. Между двумя соседними гиподермальными выростами на поперечном срезе можно наблюдать чаще всего по две, реже — три или по одной мускульной клетке. Большинство выростов гиподермы содержат два ядра. Кроме того, встречаются одноядерные и трехядерные выросты. В тех случаях, когда в одном выросте располагаются три ядра, они всегда лежат по радиальной линии в поперечной плоскости паразита, на незначительном расстоянии друг от друга. Все ядра гиподермальных выростов имеют обычно овальную форму, содержат одно крупное ядрышко и бывают бедны хроматином. В это время гиподерма, как и на более ранних сроках развития, имеет не клеточное, а синцитиальное строение.

Соматическая мускулатура. Мускульные клетки стенок тела *H. tricolor* еще меньше подвергаются изменениям в процессе постэмбрионального развития, чем это имеет место у *A. galli*.

На 3-й день после заражения на поперечных срезах через различные участки тела нематоды можно наблюдать типичные полимиарные мускульные клетки. Число мускульных клеток, видимых на поперечных срезах, изменяется в зависимости от места среза вдоль тела паразита. Их количество варьирует от 160 до 180 штук на каждом поперечном срезе. Клетки вдаются в полость тела на 80—95 мк. На срезах видно, что сократимая часть мускульных клеток — их миофибриллярная часть, не только составляет основную часть веретена, но также частично охватывает плазматическую сумку клеток.

Фибриллярный скелет мускульных клеток через 3 дня после заражения бывает представлен фибриллами двух типов. К первому типу мы относим толстые ветвящиеся фибриллы, выходящие от отростков и идущие по краям плазматической сумки в мозговое вещество сократимой части клетки. Эти фибриллы находятся в тесной связи с фибриллярным аппаратом решетчатой корзинки, окружающей ядро. Ко второму типу мы относим тонкие перекрещивающиеся и ветвящиеся фибриллы, составляющие так называемую ретикулярную сеть, которая заполняет плазматическую сумку и мозговое вещество сократимой части клетки. Мускульные клетки содержат крупное (с продольной осью 12—13 мк) ядро с одним ядрышком, лежащее в центре плазматической сумки. Ядра мускульных клеток на ранних стадиях развития сравнительно бедны хроматином.

На 5, 7, 9 и 15-е дни после заражения как количество мускульных клеток, так и их структура почти совсем не изменяются по сравнению с вышеописанной стадией онтогенеза. Некоторое перераспределение глыбок хроматина из центра ядер мускульных клеток к их периферии, а также менее четко выраженный на препаратах фибриллярный скелет их на более поздних этапах развития гельминта, не может служить критерием для определения возрастной стадии постэмбрионального развития *H. tricolor*.

#### ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гликоген. На 3-й день после заражения гликоген выявлялся, главным образом, в плазматических сумках мускульных клеток, а также в незначительном количестве в субкутикуле. Гиподермальные выросты и валики на 3-й день после заражения гликогена почти не содержат.

На 5-й день после заражения количество гликогена в гиподерме и мускульных клетках заметно увеличивается. Наиболее интенсивно по Шабдашу окрашиваются сумки мускульных клеток, затем субкутикула и, наконец, латеральные валики. В гиподермальных выростах и медальных валиках на данной стадии развития гельминта гликоген обнаруживается в очень малых количествах.

На 7-й день после заражения количество гликогена в тканях кожно-мускульного мешка уменьшается по сравнению с таковым на 5-й день. В плазматических сумках мускульных клеток глыбки гликогена обнаруживаются только по периферии. В субкутикуле гликоген локализуется в незначительном количестве в виде мелких глыбок.

На 9-й день после заражения количество гликогена в гиподерме и соматической мускулатуре снова возрастает. Основная масса его, как и на 5-й день, после заражения концентрируется в плазматических мешках мускульных клеток, в результате чего на препаратах, обработанных по методу Шабдаша, они выглядят гомогенно окрашенными. Меньше гликогена локализуется в субкутикуле и латеральных валиках, где он выявляется в виде мелких, менее интенсивно красящихся по методу



Шабадаша, глыбок и зернышек. На 15-й и последующие дни после заражения количество гликогена уменьшается, достигая нормы, характерной для взрослых особей *H. tricolor*.

Рибонуклеиновая кислота. На 3-й день после заражения гиподермальные выросты *H. tricolor* содержали наибольшее количество РНК, которая обнаруживалась на препаратах в виде мелких и среднего размера зернышек, хорошо красящихся пиронином. В меньшем количестве РНК локализуется в субкутикуле и периферических частях плазматических мешков мускульных клеток, а также в латеральных и медиальных валиках. Более или менее интенсивно окрашиваются пиронином ядрышки гиподермальных и мускульных ядер.

На 5-й день после заражения количество РНК, выявленной при помощи реакции Браше, немного увеличивается. Гиподермальные выросты также интенсивно окрашиваются пиронином. Значительное количество РНК концентрируется в латеральных валиках.

Через 7 дней после заражения интенсивность окраски пиронином тканей кожно-мускульного мешка заметно ослабевает. Исключение составляют плазматические сумки мускульных клеток, количество РНК в которых увеличивается по мере увеличения возраста паразита.

Через 9 дней после заражения пиронинофилия тканей снова увеличивается. Картина распределения РНК на данном этапе развития почти полностью повторяет таковую на 5-й день после заражения.

На последующих этапах развития паразита интенсивность окраски пиронином тканей кожно-мускульного мешка заметно снижается и становится типичной для взрослых половозрелых экземпляров.

Дезоксирибонуклеиновая кислота. Изучение содержания и распределения ДНК в гиподермальных и мускульных ядрах на разных стадиях онтогенеза *H. tricolor* дает основание полагать, что количество ее с изменением возраста паразита не меняется. Некоторые изменения, однако, наблюдаются в топографии распределения ДНК в ядрах гиподермальных выростов. Так, например, через 3—5 дней после заражения интенсивно окрашенные по Фельгену мелкие глыбки распределяются более или менее равномерно по всему ядру. На 9-й и последующие дни после заражения глыбки ДНК локализуются в основном по периферии ядер гиподермальных выростов, оставляя свободной их середину.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные позволяют сделать заключение о том, что структура тканей кожно-мускульного мешка *A. galli* и *H. tricolor* в период постэмбрионального развития, с одной стороны, подвергается определенным изменениям, свойственным, по-видимому, нематодам вообще, с другой — характерным только для данного вида. При этом отметим, что кутикула *A. galli* в процессе развития подвергается значительным изменениям как по толщине, так и по характеру и числу составляющих ее слоев. В этом случае наши данные, касающиеся кутикулы *A. galli* целиком соответствуют мнению тех авторов (Инатоми с соавторами, 1963; Эккерт, Шварц, 1964, 1965; Девей, 1965, и др.), которые утверждали, что кутикула у неполовозрелых нематод всегда структурно отличается от кутикулы половозрелых. Кутикула же *H. tricolor*, напротив, в процессе развития от личинки третьей стадии до половозрелого состояния очень мало изменяется по толщине и совсем не меняется структурно. Последнее дает нам право поддержать точку зрения Уотсона (1965), считавшего, что строение кутикулы у некоторых видов нематод, в частности

у *A. lumbricoides*, в процессе постэмбрионального развития практически не изменяется. Вполне возможно, что на более ранних стадиях, когда личинки находятся в промежуточном хозяине, их кутикула может быть построена иначе, чем у взрослых паразитов.

Значительные изменения претерпевает также гиподерма *A. galli*. Начиная с 3-го дня после заражения и до 25-го дня, гиподерма состоит из клеток. Начиная с 25-го дня после заражения, клеточные границы исчезают и гиподерма становится синцитиальной, что свойственно половозрелым формам *A. galli*. В процессе развития меняется только толщина субкутикулы. Начиная с 15-го дня после заражения, в субкутикуле становится возможным выделить три зоны, различающиеся между собой по характеру расположения фибрилл.

Резко меняется также структура латеральных валиков *A. galli*, в которых, начиная с 25-го дня после заражения, в период, когда, по-видимому, у паразита проходит последняя линька, наблюдается дифференцировка ядер и уменьшение их числа; ткань валиков становится более вакуолизированной.

Гиподерма *H. tricolor* в процессе развития от личинки III стадии до половозрелого червя изменяется чрезвычайно мало. Даже на ранних сроках (на 3-й день после заражения) гиподерма *H. tricolor* имеет не клеточное, а синцитиальное строение. Данное обстоятельство не согласуется с мнением цитируемых авторов, считавших, что гиподерма личинок как паразитических, так и свободноживущих нематод всегда имеет клеточное строение. Вряд ли можно думать, что гиподерма *H. tricolor* и в самый ранний период постэмбрионального развития паразита, во время нахождения его в промежуточном хозяине, не имела клеточного строения. Однако даже тот факт, что личинки III и IV стадий *H. tricolor* имеют синцитиально устроенную гиподерму, вызывает большой интерес, указывая на особенность постэмбрионального развития паразита.

Незначительным структурным изменениям в процессе развития подвергаются гиподермальные выросты *H. tricolor*. Уменьшение и увеличение числа ядер в гиподермальных выростах, по-видимому, имеет какое-то отношение к линькам, однако сущность этого процесса объяснить пока трудно.

Структура мускульных клеток как у *A. galli*, так и у *H. tricolor* в процессе их постэмбрионального развития практически не изменяется.

Содержание и распределение гликогена в тканях кожно-мускульного мешка *A. galli* и *H. tricolor* в процессе развития не остается постоянным. У *A. galli* мы наблюдаем постепенное увеличение количества гликогена, концентрирующегося главным образом в плазматических сумках мускульных клеток, менее — в субкутикуле и валиках. Максимальное количество гликогена обнаруживается на 25-й день после заражения. Затем количество гликогена в мускульных клетках и гиподерме постепенно уменьшается, достигая нормы, типичной для взрослых гельминтов.

У *H. tricolor* максимальное количество гликогена отмечалось на 5 и 9-й дни после заражения. Как и у *A. galli*, основным местом отложения гликогена у *H. tricolor* служили плазматические мешки мускульных клеток. Меньшее количество этого полисахарида имеется в субкутикуле и боковых валиках. Гиподермальные выросты *H. tricolor* содержат мизерное количество гликогена.

Несомненный интерес вызывают данные, полученные при применении реакции Браше для выявления РНК в субкутикуле, гиподермальных валиках и в плазматических частях мускульных клеток *A. galli*, начиная с 3-го дня и до 25-го дня, когда, по-видимому, протекает последняя линька, после чего количество гликогена в указанных тканях также постепенно



начинает уменьшаться, достигая уровня, характерного для взрослых червей. Наблюдения над тканями кожно-мускульного мешка *H. tricolor* показали, что максимальное количество РНК выявляется на 5 и 9-й дни после заражения, что соответствует, по-видимому, III и IV линькам паразита.

Использование реакции Фельгена позволило нам предположить, что количество ДНК в ядрах кожно-мускульного мешка *A. galli* и *H. tricolor* на различных этапах постэмбрионального развития не подвержено каким-либо изменениям.

При описании изменений, происходящих в тканях кожно-мускульного мешка исследуемых нематод в период их постэмбрионального развития, мы преднамеренно не акцентировали внимания на процессе линьки, так как этот вопрос является предметом наших дальнейших исследований. Однако у нас не вызывает сомнения тот факт, что гиподерма играет активную роль в процессе линек. Этот вывод обусловлен морфологическими и гистохимическими изменениями, происходящими в гиподерме перед линькой.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Богоявленский Ю. К., Королева Н. А. 1965. Анализ гистологического строения кожно-мускульного мешка *Ascaridia galli* в процессе онтогенеза (премагинальные стадии).—Труды ГЕЛАН СССР, 10.
- Гуменюшикова В. П. 1959. Гистрихозы у цыплят и гусей.—Бюлл. научно-технической информации Всесоюз. ин-та гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина, № 5.
- Гуменюшикова В. П. 1962. Патоморфологические изменения при экспериментальном гистрихозе кур в динамике.—Труды Всесоюз. ин-та гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина, т. IX.
- Демшин Н. И. 1961. К вопросу о развитии *Parascaris equorum* в организме лошади.—Сообщ. Дальневосточ. филиала. Сиб. отд. АН СССР. им. В. Л. Комарова, вып. 14.
- Феоктистов П. М. 1950. Эпизоотология и профилактика аскаридоза кур.—Ветеринария, № 4.
- Ackert T. E. 1931. The Morphology and Life History of the Towl Nematode *Ascaridia lineata* (Schneider).—Parasitol., 3.
- Asami K., Watanuki T., Sakai H., Jamana H., Okamoto R. 1965. Two cases of stomach granuloma caused by Anisakislike larval nematodes in Japan.—Amer. J. Trop. Med. Hyg., 14, 1.
- Beckett E. B., Boothroyd B. P. 1961. Some observation on the fine structure of the nature larva of the nematode *Trichinella spiralis*.—Ann. Tropical Med. Parasitol., 55, 1.
- Bird A. F., Rogers W. P. 1956. Chemical Composition of the Cuticle of Third Stage Nematode Larvae.—Experimental Parasitol., 5, 5.
- Chuang S. H. 1962. The embryonic and post-embryonic development of *Rhabditis teres* (A. Schneider).—Nematologica, 7.
- Cross J. B., Scott J. A. 1947. The developmental anatomy of the fourth stage larval and adults of *Litomosoides carinii*, a filarial worm of the cotton rat.—Trans. Amer. Micr. Soc., 66.
- Davey K. G. 1965. Molting in a parasitic nematode, *Phocanema decipiens*. I. Cytological events.—Canad. J. Zool., 43, 6.
- Eckert J., Schwarz R. 1964. Zur Morphologie der Cuticule von invasionsfähigen Larven einiger Nematoden.—Z. Parasitenkunde, 25, H. 1.
- Eckert J., Schwarz R. 1965. Zur Struktur der Cuticula invasionsfähiger Larven einiger Nematoden.—Z. Parasitenkunde, 26, 2.
- Hamann O. 1892. Zur Entstehung des Excretionsorgans der Seitenlinien und der Leibesöhle der Nematoden.—Centralbl. für. Raeter. u. Parask. Jena, 11.
- Inatomi S., Sakumoto D., Itano K., Tanaka H. 1963. Studies on the submicroscopic structure of body surface of larval nematodes.—Japan. J. Parasitol., N. 12.
- Jamuar-Mahendra. 1966. Electron microscope studies on the body wall of the nematode *Nippistrongylus brasiliensis*.—J. Parasitol., 52, 2.
- Lamina J. 1964a. Möglichkeiten und Grenzen der Differenzierung von verschiedenen *Ascaris* Larven im nicht dāquaten Wirt in histologischen Schnitten.—Z. Parasitenkunde, 25, H. 1.
- Lamina J. 1964b. Möglichkeit und Grenzen einer artdifferenzierung der Larven von *Ascaris lumbricoides suis*, *Parascaris equorum*, *Toxocara canis*, *Toxocara cati* und

- Toxascaris leonina* in histologischen Schnitten beim nicht adāquaten Wirt (Maus). II Teil.—Z. Parasitenkunde, 25, 1.
- Martini E. 1906. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. I.—Z. Wiss. Zool. Leipzig, 81.
- Martini E. 1907. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden. II.—Z. Wiss. Zool. Leipzig, 86.
- Martini E. 1908. Über Subcuticula und Seitenfelder einiger Nematoden (mit Bemerkungen über determinierte Entwicklung). III.—Z. Wiss. Zool. Leipzig, 91.
- Peebles C. R. 1957. On electron microscope study of *Rhabditis strongyloides* (Nematoda).—Diss. Abstr., 17, 10.
- Richels J. 1955. Histologische Studien zu den Problemen der Zellhonzanz. Untersuchungen zur mikroskopischen Anatomie im Lebenszyklus von *Trichinella spiralis*.—Zbl. Bakteriologie, Parasitenkunde, Infektionskrankh. u. Hyg., 163, 1.
- Sawyer Th. K. 1965. Molting and exsheathment in vitro of third-stage *Dirofilaria immitis*.—J. Parasitol., 51, 6.
- Sommerville Pr. 1966. The development of *Haemonchus contortus* to the fourth stage in vitro.—J. Parasitol., 52, 1.
- Stefanelli A. 1940. Il rapporto nucleo-plasmatico e la sintesi dell'acido timonucleinico nello sviluppo.—Ricerche sui Nematodi (*Rhabditis pellio* Bütschli).—Arch. Zool. Torino, 28.
- Watson B. D. 1965. The fine structure of the body wall and growth of the cuticle in the adult nematode *Ascaris lumbricoides*.—Quarterly J. Microscopia Sci., 106.



Ю. К. БОГОЯВЛЕНСКИЙ, Л. М. ХАТКЕВИЧ

К ВОПРОСУ О ТОНКОМ СТРОЕНИИ КУТИКУЛЫ  
НЕКОТОРЫХ СВОБОДНОЖИВУЩИХ НЕМАТОД

Настоящая работа посвящена изучению и описанию гистологического строения кутикулы двух представителей свободноживущих нематод, относящихся к различным отрядам: *Chromadorina obtusa* (Filipjew, 1918) (*Chromadorida: Chromadoridae*) и *Symplocostoma tenuicolle* (Eberth, 1863) (*Enoplida: Encholididae*).

Литературных данных о структурных особенностях тканей свободноживущих нематод, в частности кутикулы, до сих пор немного.

Бючли (Bütschli, 1873—1875), изучавший *Enoplus communis*, *Spilophora costata* и другие виды свободноживущих нематод, отмечал, что у них имеется многослойная хитиновая кутикула, количество слоев которой варьирует у разных видов от двух до пяти. Автор не дал подробного описания отдельных слоев, однако отмечал, что у всех изученных нематод наиболее глубоко расположенный слой кутикулы обычно представлен перекрещивающимися волокнами.

Де Ман (Mann de, 1886) на основе изучения кутикулы у представителей четырех родов морских свободноживущих нематод — *Oncholaimus*, *Anticoma*, *Tripyloides*, *Enoplus* — сделал заключение о том, что их кутикула гладкая, без наружной кольчатости и состоит, как и у паразитических нематод, из нескольких слоев. У представителей рода *Enoplus* де Ман в одном из слоев кутикулы обнаружил многочисленные округлые точки. Он предполагал, что это — полые образования, от каждого из которых в более глубокий слой кутикулы отходит короткий каналец.

По мнению Егершельда (Jägerskiöld L., 1901a, 1907b), кутикула нематод семейства *Enoplidae* — *Cylicolaimus magnus* и *Jägerskiöldia acuticaudata* устроена чрезвычайно просто и состоит всего из двух слоев, описание структуры которых автор не приводит.

Филипьев и Михайлова (Filipjev, Michajlova, 1924) описали кутикулу свободноживущей нематоды *Enoplus communis*. По мнению этих авторов, кутикула этой нематоды состоит из внешнего плотного слоя, составляющего по толщине  $\frac{1}{4}$  всей кутикулы, и нескольких внутренних слоев, один из которых кажется точечным. На переднем конце червя внутри второго внутреннего слоя, авторы наблюдали диагонально перекрещивающиеся волокна.

Изучая тонкое строение различных тканей морской свободноживущей нематоды *Leptosomatum ascephalum*, Тимм (Timm, 1953) пришел к выводу, что ее кутикула состоит из шести слоев: наружного тонкого кортикального, гомогенного по структуре; тонкого наружного слоя косых фибрилл; несколько более толстого внутреннего слоя косых фибрилл; толстого наружного матриксного; толстого внутреннего матриксного (весь матриксный слой занимает примерно половину кутикулы); базальной мембраны.

Работы Инглиса (Inglis, 1959, 1961—1963, 1964a, 1964b) посвящены в основном описанию тонкого строения кутикулы свободноживущих нема-

тод, относящихся к семействам *Enoplidae* и *Chromadoridae*. В своей обобщающей работе Инглис (1964b) поддерживает точку зрения Гиршмана (Hirschmann, 1959, 1960) о том, что кутикула как паразитических, так и свободноживущих нематод состоит в основном из трех слоев: гибкого, но твердого кортикального слоя; пластичного матриксного и гибкого базального, тесно связанного с гиподермой. Все усложнения кутикулы Инглис объясняет изменениями расположения системы точечных каналовцев. По его мнению, наиболее изменчивым является матриксный слой. Мы полагаем, что подобное схематическое подразделение кутикулы на три основных слоя мало целесообразно в связи с тем, что в кутикуле нематод различных видов имеются слои, которые трудно отнести к какому-либо из трех названных Инглисом. Так, например, для кутикулы почти всех паразитических нематод, относящихся к подклассу фазмидневых, характерно наличие волокнистых (или пластинчатых) слоев, которые, согласно классификации Инглиса, по их месторасположению, должны были бы представлять базальный слой. По своей структуре волокнистые слои сильно отличаются от базального, так что идентифицировать их вряд ли будет правильным.

Таким образом, микроскопическое строение кутикулы свободноживущих нематод изучено недостаточно и, как видно из приведенных литературных данных, трактуется различными авторами весьма противоречиво. Это послужило причиной изучения тонкого строения кутикулы двух вышеупомянутых видов нематод.

Материал был собран в Черном море в районе Севастопольской бухты.

*S. tenuicolle* обитает на скалах, водорослях, в песке и относится к числу немногих представителей свободноживущих нематод, способных самостоятельно плавать. По мнению Филипьева (1918), «к отряду *Enoplida* принадлежат нематоды с наиболее полной организацией, менее других подвергавшиеся редукции». Большинство представителей этого отряда имеют гладкую и тонкую кутикулу. Длина изучаемых нами особей колебалась от 8,0 мм до 12,0 мм.

Для *Ch. obtusa* характерен биоценоз скал в верхнем (массовое нахождение) и нижнем (отдельные экземпляры) ярусах цистозиры, т. е. ее местообитание — травяные фауны. Это мелкие нематоды с кольчатой кутикулой. Длина исследованных нами экземпляров *Ch. obtusa* колебалась от 2,0—3,0 до 4,0—5,0 мм.

Изучались взрослые формы нематод *S. tenuicolle* и *Ch. obtusa* (19 экз.), зафиксированных жидкостью Буэна, жидкостью Ценкера, 10%-ным формалином с последующим хранением в 5%-ном формалине. Материал проводился через метилбензоат с последующей заливкой в парафин. Изготавливались серийные поперечные, продольные и косые срезы толщиной 5—7 мк. Парафиновые срезы окрашивались по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну, гемалаун-эозинном, квасцовым гематоксилином по Эрлиху, железным гематоксилином по Рего.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Chromadorina obtusa*. Кутикула этой нематоды имеет неодинаковую толщину в различных участках тела. Наибольшая толщина ее в передней части тела червя (область пищевода) — 3,6 мк, в средней и задней частях она уменьшается до 3,0 мк. Утолщение кутикулы на переднем конце тела достигается, главным образом, за счет увеличения толщины и мощности пластинчатого слоя. Число слоев в различных участках тела червя не изменяется.



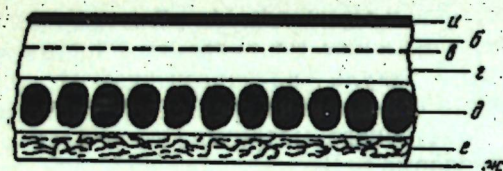


Рис. 1. Строение кутикулы *Chromadorina obtusa* на поперечном срезе (схема)

а — корковый слой; б — наружный гомогенный слой; в — ленточный слой; г — внутренний гомогенный слой; д — пластинчатый слой; е — базальный слой; ж — базальная мембрана

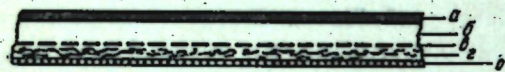


Рис. 2. Строение кутикулы *Symplocostoma tenuicolle* на поперечном срезе (схема)

а — корковый слой; б — гомогенный слой; в — ленточный слой; г — базальный слой; д — базальная мембрана

По нашему мнению, кутикула исследованного червя состоит из семи слоев, названных нами, соответственно, их местоположению и структуре: коркового, наружного гомогенного, ленточного, внутреннего гомогенного, пластинчатого, базального, базальной мембраны (рис. 1).

Периферическую часть кутикулы составляет хорошо отграниченный корковый слой, толщина которого не превышает 0,3 мк. На срезах этот слой выглядит гомогенным, плотным, равномерно окрашивающимся. По сравнению с нижележащим наружным гомогенным слоем корковый слой окрашивается значительно интенсивнее всеми применяемыми нами красителями. Никаких структур типа канальцев или волокон, как у аскаридат, в нем не было обнаружено.

Непосредственно с корковым слоем граничит значительно светлее окрашивающийся тонкий (0,5 мк) наружный гомогенный слой, также не содержащий каких-либо структур.

Наружный и внутренний гомогенные слои разделяет очень тонкий (0,2 мк) ленточный слой, представленный рядом лент, тянущихся вдоль тела червя. На поперечных срезах он выглядит в виде прерывистой пунктирной линии, интенсивно окрашивающейся по Маллори в розовый цвет.

Внутренний гомогенный, бесструктурный слой (0,7 мк), несколько толще наружного гомогенного и имеет идентичную с ним окраску.

К внутреннему гомогенному примыкает пластинчатый слой, составляющий примерно третью часть толщины всей кутикулы. Максимальная толщина его — 1,2 мк, минимальная — 0,6 мк. На поперечных срезах видны пластинки неправильной овальной формы, находящиеся на некотором расстоянии друг от друга. На продольных срезах они выглядят в виде параллельных волокон. Судя по интенсивности окраски, эти пластинки образованы очень плотной однородной тканью. Наличие такого рода пластинок, надо полагать, способствует продольному растяжению кутикулы при движении червя. Ткань, окружающая пластинки, почти не отличается по структуре и окраске от вышележащих гомогенных слоев.

Базальный слой кутикулы, имеющий толщину 0,6—0,7 мк, окрашивается немного темнее, чем гомогенные слои. На некоторых препаратах в нем видна тонкая, еле заметная мелкопетлистая фибриллярная сеть.

Тонкая (0,1 мк) базальная мембрана по интенсивности окраски подобна корковому слою. Поперечной исчерченности, характерной для большинства паразитических нематод, у описанной формы не наблюдалось.

*Symplocostoma tenuicolle*. Кутикула этой нематоды одинакова по толщине в различных участках тела червя и не превышает 1,2 мк. Она со-

стоит из пяти слоев: коркового; гомогенного; ленточного; базального и базальной мембраны (рис. 2).

Наружную часть кутикулы составляет корковый слой. Он тонкий (0,25 мк), плотный и интенсивнее окрашивается по сравнению с другими слоями кутикулы.

С корковым слоем граничит наиболее толстый (0,4 мк) слой кутикулы, названный нами гомогенным. Он не содержит каких-либо видимых структур и окрашивается всеми применяемыми методами окраски светлее прочих слоев кутикулы.

К внутренней стороне гомогенного примыкает ленточный слой. На поперечных срезах он выглядит в виде сравнительно тонкой (0,2 мк), интенсивно окрашивающейся железным гематоксилином прерывистой линии. Изучение продольных срезов показало, что описываемый слой образован лентообразными тяжами, идущими вдоль всего тела червя. Надо полагать, что они, как и аналогичные слои в кутикуле паразитических нематод, выполняют опорную функцию.

Между ленточным слоем и базальной мембраной располагается сравнительно мощный (0,3 мк толщиной) базальный слой. Он окрашивается немного темнее гомогенного слоя, но светлее всех других слоев кутикулы. При внимательном наблюдении в нем удастся заметить тончайшую сеть, образованную, по-видимому, как и в аналогичном слое кутикулы паразитических нематод, опорными мускульными фибриллами.

Тонкая (0,1 мк) темноокрашивающаяся базальная мембрана имеет слабо выраженную поперечную исчерченность.

#### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Анализируя полученные данные, мы пришли к выводу, что кутикула обеих исследованных нами свободноживущих нематод построена не одинаково: кутикула *S. tenuicolle* имеет более простое строение по сравнению с таковой *Ch. obtusa*. В ней отсутствуют характерные для паразитических нематод пластинчатые или волокнистые слои, один из которых обнаруживается в кутикуле *Ch. obtusa*. Отсутствие в кутикуле *S. tenuicolle* пластинчатого слоя говорит об особенном характере движения данной нематоды, отличным от такового у прочих свободноживущих и паразитических представителей класса круглых червей.

Есть основание предполагать, что при самостоятельном плавании в воде кутикула червя не подвержена столь резким изгибам, как это имеет место при передвижении нематод при помощи ползания на водорослях или при их нахождении в какой-либо ткани (паразитические формы).

Отметим, что в кутикуле изучаемых нами нематод, так же как и у других свободноживущих нематод, описанных другими авторами, нет намека на наличие какой-либо системы, напоминающей систему «соковых каналов» Толдта (Toldt, 1899, 1904). Мы никоим образом не можем согласиться с мнением Инглиса (Inglis, 19646), который считает, что все изменения, которые наблюдаются в строении кутикулы как паразитических, так и свободноживущих нематод, обусловлены изменениями расположения системы «точечных каналов».

Мы считаем, что система каналов, пронизывающих периферические слои кутикулы некоторых нематод, встречается только у тех червей, которые обитают в условиях пищеварительного тракта хозяина, где компоненты пищи в том или другом состоянии служат для питания кутикулы как живой ткани.

У свободноживущих нематод, как мы уже указывали, вообще отсутствует система питательных канальцев, так что нет никаких оснований



структурные особенности кутикулы, характерные для различных таксономических и экологических групп нематод, объяснять расположением вышеупомянутой системы канальцев.

## ЛИТЕРАТУРА

- Филиппев И. Н. 1918. Свободноживущие морские нематоды окрестностей Севастополя.—Труды Особой зоол. лаб. и Севастопольск. биол. станции Рос. Акад. Наук, Пр., сер. II, вып. 1.
- Bütschli O., 1873—1875. Zür Kenntniss der freilebenden Nematoden, insbesondere des Kieler Hafens.—Abhandl., herausgegeben Senckenbergischen Naturforsch. Gesellschaft, 9.
- Filipjev I. N., Michjlova E. [Филиппев И. Н., Михайлова Е.]. 1924. Zahl der Entwicklungsstadien bei *Enoplus communis* Bast.—Zool. Anz. Leipzig, 59.
- Hirschmann H. 1959. Histological Studies on the anterior Region of *Heterodera glycines* and *Hoplolaimus tylenchiformis* (Nematoda, Tylenchida).—Proc. Helm. Soc. Wash., 26.
- Hirschmann H. 1960. External structure and body wall of nematodes.—Nematology. Univ. North Carolina Press, pt. 3, Ch. 10.
- Inglis W. G. 1959. Some oxyurid parasites (*Nematoda*) from *Ochotona rufescens* Vizie (Mammalia: Lagomorpha) in Iran.—Bull. Soc. Zool., 84.
- Inglis W. G. 1961. Free-living nematodes from South Africa.—Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), 7 (6).
- Inglis W. G. 1962. Marine nematodes from Banyuls-Sur-Mer with a review of the genus *Eurystomina*.—Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), 8 (5).
- Inglis W. G. 1963. New marine nematodes from off the coast of South Africa.—Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), 10 (9).
- Inglis W. G. 1964a. The marine *Enoplida* (*Nematoda*) a comparative study of the head.—Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Zool.), 11 (4).
- Inglis W. G. 1964b. The structure of the nematode cuticle.—Proc. Zool. Soc. London, 143, pt. 3, 465—502.
- Jägerskiöld L. A. 1901a. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden.—K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 35.
- Jägerskiöld L. A. 1901b. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden.—Zool. Centralblat., 9.
- Man de J. 1886. Anatomische Untersuchungen über Nordseenematoden. Leipzig.
- Timm R. 1953. Observation on the Morphology and Histological Anatomy of a Marine Nematode, *Leptosomatum acephalum* Chiwood, 1936, New combination (*Enoplidae: Leptosomatinae*).—Amer. Midl. Natur., 49, 1.
- Toldt K. 1899. Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloquet nebst Bemerkungen über die Subcuticula desselben Thieres.—Arb. Zool. Inst. Wien., 2.
- Toldt K. 1904. Die Saftbahnen in der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloquet.—Zool. Anz., 27.

С. К. БОНДАРЕНКО

## ГЕЛЬМИНТОФАУНА КУЛИКОВ СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ СРЕДНЕЙ СИБИРИ

Материалом для данной работы послужили сборы гельминтов от куликов, исследованных во время работы Енисейской гельминтологической экспедиции в 1963—1964 гг. Работа велась в двух пунктах Таймырского национального округа: в южной части Гыданского п-ова, в 20 км от места впадения в Енисей р. Пелятки (май—август 1963 г.) и в окрестностях оз. Кета, входящего в систему Норильских озер (май—сентябрь 1964 г.).

Всего было исследовано 403 экз. куликов, относящихся к 19 видам 6 подсемейств: *Charadriinae*—*Pluvialis apricaria altifrons* (Brehm)—золотистая ржанка (20)<sup>1</sup>, *Charadrius hiaticula* L.—галстучник (48)<sup>2</sup>, *Eudromias morinellus* L.—хрустан (3); *Tringinae*—*Tringa glareola* (L.)—фифи (63), *Heteroscelus incanus brevipes* (Vieill)—пепельный улит (34), *Actitis hypoleucos* (L.)—перевозчик (2), *Xenus cinereus* (Güld.)—мородунка (29); *Phalaropinae*—*Phalaropus lobatus* (L.)—круглоносый плавунчик (21); *Calidriinae*—*Philomachus pugnax* (L.)—турухтан (49), *Calidris temminckii* (Leisl.)—белохвостый песочник (84), *Calidris c. canutus* (L.)—исландский песочник (1), *C. alba* (Pall.)—песчанка (1), *C. minuta* (Leisl.)—кулик-воробей (7); *Scolopacinae*—*Limnocyrtus minima* (Brünn)—гаршнеп (2), *Gallinago media* (Lath.)—дупель (7), *G. gallinago* (L.)—обыкновенный бекас (6), *G. stenura* (Bonap.)—азнатский бекас (5); *Limosinae*—*Numenius ph. phaeopus* (L.)—средний кроншнеп (3), *Limosa limosa lapponica*—малый веретенник (18).

Птицы исследовались методом полных гельминтологических вскрытий по К. И. Скрябину.

Обнаружено 113 видов гельминтов, в том числе трематод—39, цестод—49 и нематод—25 видов.

## 1 REMATODA RUDOLPHI, 1808

### Семейство *Echinostomatidae* Dietz, 1909

*Echinostoma stantschinskii* Semenov, 1927—оз. Кета, сентябрь, гаршнеп—у 2 вскрытых (ad. и juv.) 2 экз.

*Echinoparyphium recurvatum* (Linstow, 1873)—низовье Енисей, оз. Кета, июнь—июль: белохвостый песочник—у 2 (juv.), 24 и 30 экз.; турухтан—у 1 (juv.), 5 экз.

<sup>1</sup> В скобках указано количество вскрытых птиц.

<sup>2</sup> Видовые названия птиц даны по «Краткому определителю птиц СССР» Иванова и Штегмана (1964). Подвидовые таксоны заимствованы из работы Кречмара (1966) «Птицы Западного Таймыра».



*E. pavlovskii* Bychovskaja—Pavlovskaja et Kulakova, 1965—оз. Кета, август-сентябрь: гаршнеп—у обоих вскрытых (ad. и juv.), 1 и 43 экз.; обыкновенный бекас—у 1 (juv.), 11 экз.; азиатский бекас—у 1 (ad.), 4 экз.

*E. sinorchis* Oschmarin, 1956—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—август: турухтан—у 19 (10 juv. и 9 ad.), 2—240 экз.; фифи—у 12 (8 juv. и 4 ad.), 3—5 экз.; мородунка—у 12. (3 juv. и 9 ad.), 1—217 экз.; белохвостный песочник—у 10 (1 juv. и 9 ad.), 1—50 экз.; галстучник—у 3 (ad.), 2—9 экз.

#### Семейство *Pachytrematidae* Baer, 1943

*Pachytrema calculus* Looss, 1907—оз. Кета, июнь, песчанка, у 1 вскрытой (ad.), 1 экз.

#### Семейство *Microphallidae* Travassos, 1920

*Microphallus papillorobustus* (Rankin, 1940)—оз. Кета, июнь, мородунка—у 1 (ad.), 4 экз.

*Levinseniella bucephale* Yamaguti, 1935—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—август: пепельный улит—у 7 (ad.), 1—26; мородунка—у 3 (ad.), 26—79 экз.; песчанка—у 1 вскрытой (ad.), 3 экз.

*Pseudomaritrema longivittellata* Bondarenko, 1966—низовье Енисея, оз. Кета, июль; мородунка—у 3 (ad.), 22—127 экз.

*Pseudospelotrema japonicum* Yamaguti, 1939—оз. Кета, июнь-июль; мородунка—у 1 (ad.), 13 экз.; пепельный улит—у 2 (ad.), 4 и 6 экз.

*Sagittotrema problematica* Bondarenko, 1966—оз. Кета, июнь, мородунка—у 1 (ad.), 4 экз.

#### Семейство *Gymnophallidae* Morosov, 1955

*Parvatrema affinis* (Jameson et Nicoll, 1913) James, 1964—низовье Енисея, июнь; малый веретенник—у 1 (ad.), 221 экз.

*Gymnophallidae* gen. sp.—низовье Енисея, июнь, малый веретенник, у 2 (ad.), 22 и 33 экз.

#### Семейство *Brachylaemidae* Stiles et Hassal, 1898

*Leucochloridium actitis* McIntoch, 1932—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—август; турухтан—у 14 (9 juv. и 5 ad.), 1—208 экз.; фифи—у 10 (7 juv. и 3 ad.), 1—57 экз.; белохвостный песочник—у 2 (juv. и ad.), 1 и 57 экз.; золотистая ржанка у 2 (ad.), 2 и 5 экз.; галстучник—у 1 (juv.), 32 экз.; мородунка—у 1 (juv.), 1 экз.; круглоносый плавунчик—у 1 (ad.), 50 экз.; малый веретенник—у 1 (juv.), 2361 экз.; средний кроншнеп—у 1 (ad.), 1 экз.

*L. macrostomum* (Rudolphi, 1803)—оз. Кета, август, пепельный улит—у 1 (mol.), 1 экз.

#### Семейство *Plagiorchidae* Lühe, 1901

*Plagiorchis fuji* Ogata, 1941—низовье Енисея, июль, круглоносый плавунчик—у 2 (ad.), 1 и 59 экз.

*P. laricola* Skrjabin, 1924—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—сентябрь: фифи—у 24 (14 juv. и 10 ad.), 1—689 экз.; белохвостный песочник—у 19 (10 juv. и 9 ad.), 1—340 экз.; мородунка—у 17 (8 juv. и 9 ad.), 1—219 экз.; азиатский бекас—у 3 (1 juv. и 2 ad.), 16—374 экз.; гаршнеп—у 2 (juv. и ad.) вскрытых, 2 и 20 экз.; кулик-воробей—у 1 (ad.), 15 экз.; малый веретенник—у 3 (juv. и 2 ad.), 1—81 экз.

*P. multiglandularis* Semenov, 1927—оз. Кета июль-август: пепельный улит—у 1 (juv.), 5 экз.; галстучник—у 1 (juv.), 1 экз.

*P. nanus* (Rudolphi, 1802)—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—август: пепельный улит—у 18 (5 juv. и 13 ad.), 1—29 экз.; белохвостный песочник—у 11 (5 juv. и 6 ad.), 4—113 экз.; турухтан—у 9 (5 juv. и 4 ad.), 1—552 экз.; галстучник—у 8 (2 juv. и 6 ad.), 1—161 экз.

*P. notabilis* (Nicoll, 1909)—оз. Кета, июнь, круглоносый плавунчик—у 1 (ad.), 3 экз.

*P. nyrocae* Ryjikov et Timofeeva, 1962—низовье Енисея, турухтан—у 1 (ad.), 150 экз.

*P. obtusus* Strom, 1940—низовье Енисея, июнь—август, турухтан, у 12 (4 juv. и 8 ad.), 1—163 экз.

*P. ovoidalis* Mamaev, 1959—низовье Енисея, июль: турухтан—у 2 (ad.), 2 и 4 экз.; круглоносый плавунчик—у 2 (ad.), 30 и 35 экз.; белохвостный песочник—у 1 (ad.), 16 экз.

#### Семейство *Philophthalmidae* Travassos, 1918

*Philophthalmus offlexorius* Mamaev, 1959—оз. Кета, июнь, пепельный улит—у 1 (ad.), 2 экз.

*Parorchis asiaticus* Strom, 1927—оз. Кета, июнь, галстучник—у 1 (ad.), 2 экз.

*P. avitus* Linton, 1914—оз. Кета, июнь, мородунка—у 1 (ad.), 2 экз.

*P. gedoelsti* (Skrjabin, 1924)—оз. Кета, июнь—август, пепельный улит—у 2 (ad.), по 1 экз.; турухтан—у 1 (ad.), 1 экз.; перевозчик—у 1 (ad.), 2 экз.; мородунка—у 1 (ad.), 2 экз.

*Cloacitrema deltoidea* Mamaev, 1959—оз. Кета, июнь—август, пепельный улит—у 2 (ad.), по 1 экз.

#### Семейство *Eucotylidae* Skrjabin, 1924

*Tanaisia fedtchenko* Skrjabin, 1924—низовье Енисея, оз. Кета, июнь—август, галстучник—у 12 (ad.), 1—35 экз.; турухтан—у 2 (ad.), 6 и 12 экз.

#### Семейство *Cyclocoelidae* Kossak, 1911

*Cyclocoelum brasilianum* Stossich, 1829—низовье Енисея, оз. Кета, июнь-июль: турухтан—у 2 (ad.), 2 и 15 экз.; белохвостный песочник—у 3 (ad.), 1—25 экз.; мородунка—у 1 (ad.), 2 экз.



*C. mutabile* (Zeder, 1800) — оз. Кета, июнь, фифи — у 2 (ad.), 1 и 21 экз.

*C. tringae* Stossich, 1902 — низовье Енисея, июнь, малый веретенник — у 4 (ad.), 1—21 экз.

*Uvitellina adelpha* (Johnston, 1916) — оз. Кета, август, галстучник — у 1 (ad.), 1 экз.

*Uvitellina* sp. — оз. Кета, июнь, белохвостый песочник — у 1 (ad.), 1 экз.

#### Семейство *Strigeidae* Railliet, 1919

*Cotylurus cornutus* (Rud., 1808) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август: турухтан — у 15 (7 juv. и 8 ad.), 1—179 экз.; галстучник — у 12 (3 juv. и 9 ad.), 1—127 экз.; мородунка — у 10 (5 juv. и 5 ad.), 3—218 экз.; пепельный улит — у 5 (ad.), 1—9 экз.; круглоносый плавунчик — у 3 (ad.), 5—56 экз.; фифи — у 3 (1 ad. и 2 juv.), 15—45 экз.

#### Семейство *Diplostomatidae* (Poirier, 1886)

*Pulvinifer macrostomum* (Jägerskiöld, 1900) — оз. Кета, август — сентябрь: обыкновенный бекас — у 3 (juv.), 5—43 экз.; азиатский бекас — у 1 (ad.), 32 экз.

*Diplostomum* sp. — оз. Кета, июнь, пепельный улит — у 2 (ad.), 70 и 583 экз.

#### Семейство *Notocotylidae* Lühe, 1909

*Notocotylus linearis* (Rudolphi, 1819) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август: турухтан — у 12 (6 juv. и 6 ad.), 1—83 экз.; галстучник — у 14 (7 juv. и 7 ad.), 2—33 экз.; белохвостый песочник — у 8 (4 juv. и 4 ad.), 1—6 экз.; пепельный улит — у 5 (1 juv. и 4 ad.), 1—6 экз.; мородунка — у 4 (1 juv. и 3 ad.), 1—26 экз.; круглоносый плавунчик — у 3 (ad.), 2—63 экз.

*Catantropis* sp. — оз. Кета, август, галстучник — у 1 (juv.), 34 экз.

#### Семейство *Schistosomatidae* Looss, 1899

*Ornithobilharzia odhneri* Faust, 1924 — оз. Кета, июль-август, средний кроншнеп — у 2 (ad.), 2 и 5 экз.

#### КЛАСС CESTOIDEA RUDOLPHI, 1808

#### ОТРЯД PSEUDOPHYLLIDEA VAN BENEDEN, 1850

#### Семейство *Ligulidae* Claus, 1868

*Schistocephalus pungitii* Dubinina, 1959 — низовье Енисея, оз. Кета, июль-август: турухтан — у 2 (1 ad. и 1 juv.), по 1 экз.; пепельный улит — у 1 (ad.), 1 экз.

#### ОТРЯД CYCLOPHYLLIDEA BRAUN, 1900

#### Семейство *Davaineidae* Fuhrmann, 1907

*Ophryocotyle proteus* Friis, 1869 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь, малый веретенник — у 2 (ad.), 71 и 86 экз.

#### Семейство *Acoleidae* Fuhrmann, 1907

*Proginotaenia odhneri* (Nybelin, 1914) — оз. Кета, июнь — август: галстучник — у 26 (24 ad. и 2 juv.), 1—139 экз.; мородунка — у 1 (ad.), 1 экз.

#### Семейство *Hymenolepididae* (Ariola, 1899)

*Alpoparaksis filum* (Goeze, 1782) Clerc, 1903 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — сентябрь: бекас — у 2 (juv.), 4 и 21 экз.; дупель — у 1 (ad.), 49 экз.

*A. brachyphallos* (Krabbe, 1869) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — сентябрь: обыкновенный бекас — у 4 (3 juv. и 1 ad.), 12—200 экз.; дупель — у 1 (ad.), около 50 экз.; азиатский бекас — у 1 (juv.), 100 экз.

*A. clavata* Spasskaja, 1966 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август: фифи — у 20 (14 juv. и 6 ad.), 1—342 экз.; перевозчик — у 1 (ad.), фрагменты стробилы; гаршнеп — у 1 (juv.), 1 экз.

*A. diagonalis* Spassky et Bobova, 1961 — оз. Кета, июнь — август: хрустан — у 1 (ad.), 31 экз.; галстучник — у 3 (1 juv. и 2 ad.), 919 экз.

*A. hirsuta* (Krabbe, 1882) Clerc, 1903 — оз. Кета, июнь — август: белохвостый песочник — у 2 (juv. и ad.), 11—43 экз.; мородунка — у 2 (juv. и ad.), по 1 экз.

*A. leonovi* Spassky, 1961 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август, белохвостый песочник — у 8 (1 juv. и 7 ad.), 1—6 экз.

*A. lymnocrypti* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, август, гаршнеп — у 2 вскрытых, 2 и 3 экз.

*A. orientalis* Spassky et Bobova, 1961 — оз. Кета, август-сентябрь, обыкновенный бекас — у 4 (juv.), 50—200 экз.

*A. oschmarini* Spassky et Bobova, 1961 — оз. Кета, август, фифи — у 4 (3 juv. и 1 ad.), 1—2 экз.

*A. parafilum* Gasowska, 1932 — низовье Енисея, июнь-июль, дупель — у 6 (ad.), 5—70 экз.

*A. penetrans* (Clerc, 1902) Clerc, 1903 — оз. Кета, август, обыкновенный бекас — у 2 (juv.) вскрытых, 1 и 9 экз.

*A. sanjuanensis* Tubangui et Masilungan, 1937 — низовье Енисея, оз. Кета, июль, сентябрь: дупель — у 1 (ad.), 62 экз.; азиатский бекас — у 3 (1 juv. и 2 ad.), 14—117 экз.

*A. secessivus* Gubanov et Mamaev in Spassky, 1963 — низовье Енисея, оз. Кета, июль, август, сентябрь: белохвостый песочник — у 1 (juv.), 1 экз.; кулик-воробей — у 2 (juv.), 2 и 4 экз.; фифи — у 16 (9 juv. и 7 ad.), 3—440 экз.; пепельный улит — у 8 (ad.), 4—88 экз.

*A. spasskii* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, июнь, азиатский бекас — у 1 (ad.), 36 экз.

*A. tajmyrensis* Bondarenko, 1966 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август, турухтан — у 16 (7 juv. и 9 ad.), 1—252 экз.



- Globalilepis spinosus* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, август, обыкновенный бекас — у 1 (juv.), 6 экз.
- G. mataevi* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, июнь, фифи — у 1 (ad.), 45 экз.
- G. microcirrus* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, сентябрь, гаршнеп — у 2 (juv. и ad.) 1 и 4 экз.
- Echinocotyle brachycephala* (Creplin, 1829) — низовье Енисея, июнь-июль, турухтан — у 11 (ad.), 1—40 экз.
- E. nitida* (Clerc, 1902, 1903) — низовье Енисея, оз. Кета, июль, белохвостый песочник — у 15 (ad.), от 1 до нескольких сот экз.
- E. tenuis* Clerc, 1906 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — июль: круглоносый плавунчик — у 1 (ad.), 3 экз.; кулик-воробей — у 1 (ad.), 1 экз.; белохвостый песочник — у 1 (ad.), 1 экз.
- Echinocotyle uralensis* Clerc, 1902 — оз. Кета, август, фифи — у 2 (ad.), 3 и 2 экз.
- Echinocotyle* sp. — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — июль, турухтан — у 7 (ad.), 7—45 экз.
- Monorcholepis dujardini* (Krabbe, 1869) Oschmarin, 1961 — оз. Кета, август, золотистая ржанка — у 1 (juv.), 24 экз.
- Wardium paraclavicirrus* Oschmarin, 1963 — оз. Кета, август, обыкновенный бекас — у 1 (juv.), 5 экз.
- W. sobolevi* Bondarenko, 1966 — оз. Кета, июль, галстучник — у 2 (ad.), по 1 экз.

### Семейство *Dilepididae* (Fuhmann, 1907)

- Dilepis glareola* Dubinina, 1953 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август, фифи — у 28 (19 ad. и 9 juv.), 1—46 экз.
- Dilepis* sp. — низовье Енисея, июль, фифи — у 1 (ad.), 2 экз.
- Fuhrmanolepis decacantha* (Fuhmann, 1913) Spassky et Spasskaja, 1966 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август: дупель — у 7 вскрытых (ad.), от 6 до нескольких тысяч экз.; золотистая ржанка — у 3 (ad.), 8—240 экз.; азиатский бекас — у 4 (3 ad. и 1 juv.), 1—116 экз.; круглоносый плавунчик — у 1 (ad.), 1 экз.; галстучник — у 1 (ad.), 1 экз.
- Lateriporus skrjabini* Mathevossian, 1946 — низовье Енисея, август, белохвостый песочник — у 1 (ad.), 3 экз.
- Trichocerphaloides temminckii* Belopolskaja, 1958 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — июль, белохвостый песочник — у 7 (ad.), 2,4 экз. и фрагменты стробил.
- Sacciuterina paradoxa* (Rud., 1802) — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август: дупель — у 5 (ad.), 437—2900 экз.; золотистая ржанка — у 4 (ad.), 45570 экз.; турухтан — у 2 (ad.), 1—16 экз.; малый веретенник — у 1 (ad.), 17 экз.
- S. stellifera* (Krabbe, 1869) — оз. Кета, июль — август, сентябрь: обыкновенный бекас — у 5 (4 juv. и 1 ad.), 5—200 экз.; азиатский бекас — у 3 (1 juv. и 2 ad.), 7—52 экз.; дупель — у 1 (ad.), несколько сот экз.
- Sacciuterina* sp. — низовье Енисея, июль — август, золотистая ржанка — у 6 (ad.), 1—1072 экз.
- Anomotaenia ancora* Mamaev, 1959 — оз. Кета, сентябрь, азиатский бекас — у 1 (juv.), 3 экз.
- A. arionis* (Siebold, 1850) — оз. Кета, июль — август, пепельный улит — у 16 (ad.), 1—27 экз.
- A. citrus* (Krabbe, 1869) — низовье Енисея, оз. Кета, июль, август, сентябрь: мородунка — у 15 (13 ad. и 2 juv.), 3—40 экз.; обыкновенный бекас — у 1 (juv.), 1 экз.

- A. clavigera* (Krabbe, 1869) — низовье Енисея, август, белохвостый песочник — у 1 (ad.), 20 экз.
- A. ericetorum* (Krabbe, 1869) — низовье Енисея, июль — август, золотистая ржанка — у 4 (ad.), 1—84 экз.
- A. microphallos* (Krabbe, 1869) — оз. Кета, июль, август: галстучник — у 10 (8 ad. и 2 juv.), 1—11 экз.; хрустан — у 1 (juv.), 4 экз.; турухтан — у 1 (juv.); 25 экз.; золотистая ржанка — у 1 (ad.), 14 экз.
- A. microrhyncha* (Krabbe, 1869) — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август: турухтан — у 14 (9 ad. и 5 juv.), 1—12 экз.; пепельный улит — у 7 (ad.), 1—55 экз.; золотистая ржанка — у 1 (ad.), фрагменты стробил.
- A. nymphaea* (Schrank, 1790) — оз. Кета, июль — сентябрь: средний кроншнеп — у 3 вскрытых (ad.), 5—102 экз.; кулик-воробей — у 2 (juv.), 1—18 экз.; золотистая ржанка — у 1 (juv.), 4 экз.
- A. tringae* (Burt, 1940) Sandeman, 1959 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август, фифи — у 3 (2 ad. и 1 juv.), 9—13 экз.
- Kowalewskiella longiannulata* Baczynska, 1914 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — июль: пепельный улит — у 1 (ad.), 3 экз.; белохвостый песочник — у 1 (ad.), 4 экз.; кулик-воробей — у 1 (ad.), фрагменты стробил.
- K. singulifera* (Krabbe, 1869) — оз. Кета, июль, перевозчик — у 1 (ad.), 3 экз.
- Liga brevis* (Linstow, 1884) — низовье Енисея, июль — август, золотистая ржанка — у 10 (ad.), 4—213 экз.

### КЛАСС *NEMATODA* RUDOLPHI, 1808

### Семейство *Capillariidae* Neveu-Lemaire, 1936

- Eucoleus trilobus* (Linstow, 1875) Lopez — Neyra, 1946 — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август: турухтан — у 8 (ad.), 2—31 экз.; хрустан — у 2 (ad.), 21 и 23 экз.; галстучник — у 2 (ad.), 2 и 4 экз.; белохвостый песочник — у 1 (ad.), 1 экз.; пепельный улит — у 1 (ad.), 1 экз.; дупель — у 1 (ad.), 1 экз.
- Thominx limicolae* Gubanov et Mamaev, 1959 — оз. Кета, июль, мородунка — у 4 (ad.), 1—5 экз.
- Capillariidae* gen. sp. — низовье Енисея, оз. Кета, июль — август: галстучник — у 9 (ad.), 1—2 экз.; фифи — у 1 (ad.), 1 экз.; средний кроншнеп — у 1 (ad.), 5 экз.; белохвостый песочник — у 1 (ad.), 1 экз.; круглоносый плавунчик — у 1 (ad.), 1 экз.; мородунка — у 1 (ad.), 1 экз.

### Семейство *Anisakidae* Skrjabin et Karokhin, 1945

- Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) — оз. Кета, июль, сентябрь: перевозчик — у 1 (ad.), 1 экз.; кулик-воробей — у 1 (juv.), 1 экз.
- P. heteroura* (Creplin, 1829) — низовье Енисея, июль — август: золотистая ржанка — у 18 (ad.), 1—26 экз.; турухтан — у 12 (10 ad. и 2 juv.), 2—169 экз.; малый веретенник — у 11 (ad.), 1—32 экз.



Семейство *Spiruridae* Oerley, 1885

*Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860) larva — оз. Кета, август, галстучник — у 4 (ad.), 1—7 экз.

Семейство *Tetrameridae* Travassos, 1914

*Tetrameres dubia* Travassos, 1917 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — сентябрь: турухтан — у 4 (2 ad. и 2 juv.), 1—7 экз.; золотистая ржанка — у 4 (ad.), 1—5 экз.; дупель — у 2 (ad.), 3 и 5 экз.; обыкновенный бекас — у 2 (juv. и ad.), 1—6 экз.; пепельный улит — у 1 (ad.), 1 экз.; фифи — у 1 (juv.), 2 экз.; кулик-воробей — у 1 (juv.), 3 экз.

*T. paraaraliensis* Oschmarin, 1956 — оз. Кета, июнь, август, хрустан — у 2 (ad. и juv.), 1 и 5 экз.

Семейство *Acuariidae* Seurat, 1913

*Chevreuxia revoluta* (Rud, 1819) — оз. Кета, июнь, август, галстучник — у 2 (ad.), по 1 экз.

*Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август: фифи — у 9 (3 ad. и 6 juv.), 1—18 экз.; пепельный улит — у 4 (ad.), 2—7 экз.

*Cosmocephalus* sp., larva — оз. Кета, июнь: галстучник — у 1 (ad.), 9 экз.; турухтан — у 1 (ad.), 7 экз.

*Pectinospirura multidentata* Sobolev, 1943 — оз. Кета, июнь, пепельный улит — у 2 (ad.), по 1 экз.

*Skrjabinoclava decorata* (Solonitzin, 1928) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — июль, мородунка — у 10 (ad.), по 1 экз.

*S. brevispicula* Bondarenko et Daija, in litt. — низовье Енисея, июль, малый веретенник — у 1 (ad.), 4 экз.

*S. horrida* (Rudolphi, 1809) — оз. Кета, июнь, сентябрь: пепельный улит — у 13 (ad.), 1—11 экз.; галстучник — у 3 (ad.), 6—17 экз.; средний кроншнеп — у 2 (ad.), по 2 экз.

Семейство *Schistorophidae* Skrjabin, 1914

*Schistorophus cornutus* Sobolev, 1943 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь-июль, мородунка — у 8 (ad.), 1—5 экз.

*S. lili* Daija, Bondarenko et Gubanov, in litt. — оз. Кета, август, средний кроншнеп — у 1 (ad.), 1 экз.

*Sciadiocara umbelifera* (Molin, 1860) — низовье Енисея, оз. Кета, июнь, август: мородунка — у 3 (ad.), 2—3 экз.; средний кроншнеп — у 1 (ad.), 5 экз.

*Victorocara schejkini* Guschanskaja, 1950 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — июль: малый веретенник — у 2 (ad.), 1 и 2 экз.; галстучник — у 1 (ad.), 1 экз.

*Stellocaronema skrjabini* Gilbert, 1930 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август: турухтан — у 2 (ad.), 1 и 9 экз.; галстучник — у 1 (ad.), 5 экз.; белохвостый песочник — у 1 (ad.), 1 экз.

Семейство *Streptocaridae* Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1965

*Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) — низовье Енисея, июнь, малый веретенник — у 2 (ad.), 1 и 2 экз.

Семейство *Filaridae* (Cobbold, 1864)

*Cardiofilaria nuda* (Hamann, 1940) — низовье Енисея, июнь-июль, дупель — у 2 (ad.), 5 экз.

Семейство *Strongylidae* Baird, 1853

*Strongyloides turkmenica* Kurlieva, 1953 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь, август: турухтан — у 8 (2 ad. и 6 juv.), 1—793 экз.; белохвостый песочник — у 3 (ad.), 3—14 экз.; мородунка — у 1 (ad.), 1 экз.

Семейство *Syngamidae* Leiper, 1912

*S. gibbocephalus* Ryjikov, 1949 — оз. Кета, август, обыкновенный бекас — у 2 (juv.), 1 и 2 экз.

*Syngamus palustris* Ryjikov, 1949 — низовье Енисея, оз. Кета, июнь — август, турухтан — у 4 (3 juv. и 1 ad.), по 1 экз.

Зараженность куликов гельминтами в районах наших исследований очень велика — 88,1%. Свободными от инвазии были, как правило, лишь птицы самого раннего возраста (пухлые птенцы). Трематоды обнаружены у 248 экз. птиц (61,5%), цестоды — у 254 (63%) и нематоды — у 145 (35,9%).

Зараженность куликов отдельных подсемейств не одинакова. Наиболее высокий показатель экстенсивности инвазии (100%), отмечен у бекасовых, минимальный (71,4%) — у плавунчиковых. В неравной степени заражены кулики представителями отдельных классов паразитических червей. Так, трематоды чаще всего отмечались у улитов (75%) и плавунчиков (71,4%) (у птиц, экологически более тесно связанных с водой), цестоды — у бекасовых (100%) и песочниковых (79%) (у куликов, обитающих на заболоченных местах и берегах водоемов), а нематоды — у веретенниковых (66,6%) и бекасовых (53%) (у птиц, связанных с водой, нематоды обнаружены мало — у улитов 32%, у плавунчиковых — 4,7%).

Всего у куликов зарегистрировано 113 видов гельминтов. Распределение их по подсемействам куликов и видам хозяев приведено в таблице.

Наибольшим разнообразием отличается гельминтофауна улитов (48 видов) и песочниковых (42 вида), меньшим веретенниковых (17) и плавунчиковых (9).

Из числа обнаруженных видов гельминтов 37 (33%) паразитируют одновременно у куликов нескольких подсемейств, остальные 76 (67%) — у одного подсемейства. Столь высокий процент гельминтов, специфичных для отдельных подсемейств птиц, обусловлен большим числом видов гельминтов, паразитирующих только в каком-либо одном хозяине (67 видов).



Таблица

Распределение гельминтов по подсемействам и видам куликов

| Подсемейство                         | Всего видов<br>гельминтов | Гельминты                              |                                      |                       |                         |                                 |
|--------------------------------------|---------------------------|----------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------|-------------------------|---------------------------------|
|                                      |                           | у куликов<br>нескольких<br>подсемейств | у куликов<br>данного<br>подсемейства | у одного<br>вида птиц | у двух<br>видов<br>птиц | у трех<br>и более<br>видов птиц |
| <i>Charadriinae</i> — ржанковые      | 33                        | 21 (64%)                               | 12 (36%)                             | 11                    | 1                       | —                               |
| <i>Tringinae</i> — улиты             | 48                        | 25 (52%)                               | 23 (48%)                             | 21                    | 2                       | —                               |
| <i>Phalaropinae</i> — плавунчиковые* | 9                         | 7 (78%)                                | 2                                    | —                     | —                       | —                               |
| <i>Calidriinae</i> — песочниковые    | 42                        | 28 (67%)                               | 14 (33%)                             | 13                    | 1                       | —                               |
| <i>Scolopacinae</i> — бекасовые      | 25                        | 8 (32%)                                | 17 (68%)                             | 12                    | 3                       | 2                               |
| <i>Limosinae</i> — веретенниковые    | 17                        | 9 (53%)                                | 8 (47%)                              | 8                     | —                       | —                               |
| Всего                                | 113                       | 37 (33%)                               | 76 (67%)                             | 67 (88%)              | 7 (9%)                  | 2 (3%)                          |

\* Вскрыт только один вид — круглоносый плавунчик.

Остановимся коротко на характеристике гельминтофауны куликов отдельных подсемейств.

**Ржанковые** — исследована 71 птица трех видов: золотистая ржанка, галстучник и хрустан. Выявлено 33 вида гельминтов, из них 12 паразитируют только у птиц этого подсемейства ржанковых. Типичными (часто паразитирующие у птиц данного подсемейства и отсутствующие или лишь в редких случаях встреченные у других куликов в условиях исследуемой территории) для подсемейства виды: *Aploparaksis diognalis* и *Anomotaenia microphallos*.

**Улиты** — вскрыты 128 экз. куликов четырех видов: фифи, пепельный улит, перевозчик и мородунка. Гельминтофауна улитов представлена 48 видами, из них 24 обнаружены только у птиц данного подсемейства (22 из них у птиц одного вида и 2 — у двух). Три вида *Aploparaksis clavata*, *A. secessivus* и *Cosmocephallus obvelatus* являются типичными для рассматриваемого подсемейства куликов.

**Плавунчики** — исследованы только 21 экз. круглоносых плавунчиков. Зарегистрировано 9 видов гельминтов, из них — *Plagiorchis fuji* и *P. notabilis* у куликов других подсемейств не найдены.

**Песочниковые** — вскрыты 142 экз. пяти видов: турухтан, белохвостый песочник, исландский песочник, песчанка и кулик-воробей. Выявлено 42 вида паразитических червей. 14 видов найдены только у птиц данного подсемейства куликов (13 — у птиц какого-либо одного вида и 1 — у двух). Видами, типичными для подсемейства, следует считать *Echinoparyphium recurvatum*, *Plagiorchis ovoidalis*, *Cyclocoelum brasilianum*, *Echinocolyle tenuis*, *Kowalewskiella longiannulata*, *Strongiloides turkmenica* и *Stellocaronema skrjabini*.

**Бекасовые** — исследованы 20 птиц четырех видов: дупель, обыкновенный и азиатский бекасы. Список гельминтов насчитывает 25 видов. Из них 17 обнаружены только у бекасовых, остальные 8 найдены у куликов других подсемейств. Виды *Echinoparyphium pavlovskii*, *Plagiorchis laricola*, *Pulviniifer macrostomum*, *Aploparaksis filum*, *A. brachyphallos*, *A. penetrans*, *Fuhrmanolepis decacantha*, *Sacciuterina stellifera* и *Tetrameres dubia* — являются типичными для названного подсемейства.

**Веретенниковые** — вскрыт 21 экз. двух видов: средний кроншнеп и малый веретенник. Их гельминтофауна представлена 17 видами, 8 из них обнаружены только в пределах этого подсемейства (все у разных хозяев). Несмотря на систематическую близость среднего кроншнепа и малого веретенника, имеется лишь один малоспецифичный вид трематод (*Leucochloridium actitis*), общий для гельминтофаун этих птиц.

Таким образом, у куликов, гнездящихся в тундре и лесотундре Енисейского севера, отмечены довольно высокая экстенсивность и интенсивность инвазии паразитическими червями. В гельминтофауне этих птиц численно преобладают ленточные гельминты.

Больше 50% обнаруженных видов паразитов зарегистрирована у птиц какого-либо одного вида, в то время как количество видов, общих для систематически близких групп хозяев в пределах одного подсемейства, весьма незначительно.



А. К. ГАФУРОВ

## РОЛЬ ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (*TENEBRIONIDAE*) В ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ ЦЕСТОД, СКРЕБНЕЙ И НЕМАТОД.

Развитие многих видов гельминтов позвоночных животных происходит при участии промежуточных хозяев. Среди последних важное место занимают представители отряда жесткокрылых (*Coleoptera*), в частности чернотелки (семейство *Tenebrionidae*). В биологии гельминтов чернотелки играют большую роль, главным образом в южных, аридных районах, где обилие видов чернотелок очень часто сочетается с высокой численностью особей и с открытым образом жизни имаго.

Жуки вместе с кормом заглатывают яйца гельминтов. В кишечнике насекомого из яйца выходит эмбриональная личинка, которая обычно проникает в полость тела и, задерживаясь в различных внутренних органах (или свободно в гемоцели), развивается и достигает инвазионной стадии. Чернотелки в продолжение своей жизни могут накапливать в себе огромное количество инвазионных личинок гельминтов. Нами в Таджикистане у чернотелки *Blaps fausti bactriana* было обнаружено 1400 личинок нематод. Некоторые личинки гельминтов (например, *Mathevolatonia symmetrica*) становятся инвазионными еще в личинках жуков.

Чернотелки обычно медлительны в движении, но среди них есть весьма подвижные формы (*Adesmiini*), которые могут способствовать транспорту гельминтной инвазии с одного места на другое.

Чернотелки часто служат пищей для позвоночных животных (Богданов, 1964). В результате пищевых связей возникает возможность попадания личинок гельминтов в окончательного хозяина.

Впервые чернотелки (*Akis spinosa*, *Scaurus striatus*) были зарегистрированы как промежуточные хозяева цестод (*Hymenolepis diminuta*) итальянским ученым Грасси (Grassi, 1887, из Grunpt, 1936). Грасси и Каландруччио (Grassi, Callandruccio, 1888) обнаружили у жуков *Blaps micronata* личинок скребня *Moniliformis moniliformis*. В последующие годы исследованиями ряда отечественных и иностранных авторов список жуков-чернотелок — промежуточных хозяев гельминтов, был расширен. Некоторые работы (Hall, 1929; Theodorides, 1955; Сваджян, Шмытова, Марджанян, 1964) имеют обобщающий характер. По сведениям Сваджяна, Шмытовой, Марджанян (1964), 58 видов чернотелок являются промежуточными хозяевами 44 видов гельминтов (25 видов нематод, 13 видов цестод и 6 видов скребней). Всего до наших исследований, по литературным данным, было известно 62 вида чернотелок, у которых обнаружено 52 вида личиночных форм цестод, скребней и нематод.

Чернотелки особенно характерны для фауны Средней Азии. Здесь насчитывается около 720 видов чернотелок (Крыжановский, 1965). Фауна, экология и распространение чернотелок Средней Азии изучалась Богачевым (1964) и рядом других исследователей.

Однако роль чернотелок в биологии гельминтов здесь до наших работ оставалась неизученной. Лишь у трех видов чернотелок — *Adesmia*

*gebleri*, *Blaps seriata*, *Trigonoscelis punctipleuris* — в Туркмении были обнаружены личинки скребней и нематод (Рыжиков, Дизер, 1954; Непесова, 1965).

В 1965—1966 гг. нами проведены исследования чернотелок на наличие личиночных форм гельминтов в различных районах Таджикистана и юго-восточного Узбекистана.

Стационарными пунктами наших исследований были: Чиличор-Чашма (Шаартузский район), заповедник «Тигровая балка» и Муминабад.

Маршрутные исследования были проведены в следующих местах: в Таджикской ССР — на юго-восточном склоне хребта Октау (Ганджина), в Дангаре (Дангаринский район), в Кулябе (Кулябский район), в Тешик-Таше (Шаартузский район), в Ура-Тюбинском районе, в отрогах Зеравшанского (Маргузар, Шинг, Вору) и Гиссарского (Анзобский перевал, Зиди) хребтов; на территории Узбекской ССР — в Джаркургане и Шерабаде (Сурхандарьинская обл.), в Карши (Кашкадарьинская обл.), в совхозе «Улус» (Самаркандская обл.), в отрогах Зеравшанского хребта (Ак-Сай, Аман-Кутан).

Всего нами собрано и исследовано 3966 экз. чернотелок (*Tenebrionidae*), относящихся к 59 видам и 33 родам. (Видовой состав чернотелок определен А. В. Богачевым). Из них 942 экземпляра (23,75%) жуков, относящихся к 29 видам, оказались инвазированными личинками гельминтов. Личинки цестод зарегистрированы у четырех видов, личинки скребней — у 8, личинки нематод — у 27 видов жуков. Из 29 видов чернотелок 28 регистрируются как промежуточные хозяева гельминтов нами впервые.

Результаты исследования чернотелок на наличие личиночных форм гельминтов приведены в табл. 1.

У инвазированных жуков обнаружено 24 вида личинок гельминтов: 4 — цестод, 2 — скребней и 18 — нематод. Личинки трематод не обнаружены.

Зараженность жуков личинками гельминтов в каждом из исследованных нами районов приводится в табл. 2.

По комплексу физико-географических особенностей (рельеф, климат, почва, растительный и животный мир) все исследованные нами районы можно отнести к трем зонам: пустынной, степной (предгорной) и горной. К пустынной зоне относятся: Шаартузский (Чиличор-Чашма, Тешик-Таш) и Джаркурганский районы, заповедник «Тигровая балка», окрестности города Карши; к степной зоне предгорий принадлежат Муминабадский (Муминабад, Дегрез), Дангаринский, Ура-Тюбинский, Шерабадский районы, совхоз «Улус» и окрестности города Душанбе; в горную зону входят хребты Октау (Ганджина), Гиссарский и Зеравшанский (Ак-Сай, Аман-Кутан, Шинг, Маргузар, Вору, Артуч, Анзоб, Зиди).

Видовой состав личинок гельминтов чернотелок богаче в пустынной (16 видов) и степной зонах (15 видов). В горной зоне у чернотелок обнаружено 9 видов личинок.

Многие виды пустынных чернотелок многоядны. В пустынях, как известно, вегетационный период однолетних трав происходит весной, а летом они выгорают. В этот период жуки питаются сухими растительными остатками и корнями. Некоторые лазающие жуки питаются вегетирующими органами кустарников. Крыжановский (1965) в западной Туркмении наблюдал, как чернотелки *Pachyscelis gemmans*, встречаясь в массе, поедали и свежую зелень эфемеров, особенно *Carex pachystilis*, и сухие прошлогодние растения, сухой навоз и во множестве собирались на выброшенных кусочках мяса.



## Результаты исследования жуков-чернотелок на наличие личиночных форм гельминтов

| Вид исследованных чернотелок                         | Вскры-<br>то<br>жуков<br>(экз.) | Число зараженных жуков |       |                |                |                 |
|------------------------------------------------------|---------------------------------|------------------------|-------|----------------|----------------|-----------------|
|                                                      |                                 | всего<br>(экз.)        | %     | цесто-<br>дами | скреб-<br>нями | немато-<br>дами |
| Подсемейство <i>Tentyriinae</i>                      |                                 |                        |       |                |                |                 |
| <i>Adesmia gebleri</i> Gebl. . . . .                 | 282                             | 21                     | 7,45  | —              | 1              | 20              |
| <i>A. planidorsis</i> Rtt. . . . .                   | 259                             | 153                    | 59    | —              | —              | 153             |
| <i>Arthrodosis intermedia bucharica</i> Rtt. . . . . | 75                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Dailognatha nasuta</i> Men. . . . .               | 38                              | 1                      | 2,74  | 1              | —              | —               |
| <i>D. bogatschevi</i> Medv. . . . .                  | 10                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Gnathosia crpticola</i> Rtt. . . . .              | 12                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>G. declivis</i> Rtt. . . . .                      | 11                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>G. elongata</i> Rtt. . . . .                      | 13                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Tentyria gigas zerauschana</i> Bog. . . . .       | 27                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Zophosis punctata deflexa</i> Rtt. . . . .        | 145                             | 8                      | 5,52  | —              | —              | 8               |
| <i>Z. scabriuscula</i> Men. . . . .                  | 11                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| Подсемейство <i>Akidiinae</i>                        |                                 |                        |       |                |                |                 |
| <i>Cyphogenia aurita</i> subsp. Pall. . . . .        | 3                               | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>C. gibba</i> Fisch. . . . .                       | 8                               | 2                      | —     | —              | —              | 2               |
| <i>Solskyia peregrina</i> Ersch. . . . .             | 2                               | —                      | —     | —              | —              | —               |
| Подсемейство <i>Pimeliinae</i>                       |                                 |                        |       |                |                |                 |
| <i>Allotadzhikistania comata</i> Bog. . . . .        | 20                              | 2                      | 20    | —              | —              | 20              |
| <i>Lasioskola interrupta</i> Rtt. . . . .            | 14                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>L. seminuda</i> Rtt. . . . .                      | 135                             | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Ocnera pillicolis</i> Fald. . . . .               | 4                               | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Pachyscelis banghaasi</i> Rtt. . . . .            | 95                              | 64                     | 67,4  | —              | 28             | 28              |
| <i>P. laevicollis</i> Rtt. . . . .                   | 22                              | 14                     | 63,6  | —              | —              | 14              |
| <i>Pelorochnemis punctata</i> Gebl. . . . .          | 14                              | 3                      | 21,4  | —              | —              | 3               |
| <i>Pimelia cephalotes</i> subsp. Pall. . . . .       | 18                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>P. isterotarsa gigantea</i> Fisch. . . . .        | 14                              | 4                      | 28,6  | 1              | —              | 3               |
| <i>P. kessleri</i> Sols. . . . .                     | 66                              | 3                      | 4,55  | —              | —              | 3               |
| <i>P. kiritschenkoi</i> Sem. . . . .                 | 26                              | 15                     | 57,7  | —              | —              | 15              |
| <i>Pseudeuthripta tadzhikistana</i> Bog. . . . .     | 38                              | 5                      | 13,58 | —              | —              | 5               |
| <i>Stalagmoptera incostata</i> Gebl. . . . .         | 12                              | 6                      | 50    | —              | 1              | 6               |
| <i>Thripta</i> sp. . . . .                           | 54                              | 1                      | 1,85  | —              | —              | 1               |
| <i>Trigonoscelis ceromatica</i> Bog. . . . .         | 37                              | 7                      | 18,9  | —              | —              | 7               |
| <i>T. gemmulata</i> Men. . . . .                     | 641                             | 270                    | 42,1  | 1              | 7              | 270             |
| <i>T. seriata</i> Men. . . . .                       | 4                               | —                      | —     | —              | —              | —               |
| Подсемейство <i>Blaptinae</i>                        |                                 |                        |       |                |                |                 |
| <i>Bioramix constricta</i> Seidl. . . . .            | 16                              | 1                      | 6,25  | —              | —              | 1               |
| <i>B. faldermanni</i> Seidl. . . . .                 | 22                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>B. lederi</i> Seidl. . . . .                      | 23                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>B. molesta</i> Bog. . . . .                       | 61                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Blaps caraboides</i> Seidl. . . . .               | 8                               | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>B. fausti bactriana</i> Bog. . . . .              | 313                             | 313                    | 100   | —              | —              | 313             |
| <i>B. deplanata reichardti</i> Sem. et Bog. . . . .  | 28                              | 12                     | 42,9  | —              | 4              | 12              |
| <i>B. monga</i> Kr. . . . .                          | 19                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>B. oblonga</i> Kr. . . . .                        | 1                               | 1                      | —     | —              | —              | 1               |
| <i>Dila bucharica</i> Rtt. . . . .                   | 13                              | 2                      | 15,4  | —              | —              | 2               |
| <i>D. laevicollis</i> Gebl. . . . .                  | 13                              | —                      | —     | —              | —              | —               |
| <i>Dissonomus latiusculus</i> Muls. . . . .          | 92                              | —                      | —     | —              | —              | —               |

Таблица 1 (окончание)

| Вид исследованных чернотелок                        | Вскрыто жуков (экз.) | Число зараженных жуков |       |            |            |             |
|-----------------------------------------------------|----------------------|------------------------|-------|------------|------------|-------------|
|                                                     |                      | всего (экз.)           | %     | цесто-дами | скреб-нями | немато-дами |
| <i>Dissonomus</i> sp. . . . .                       | 160                  | 4                      | 2,5   | —          | 1          | 3           |
| <i>Itagonia gnaptorinoides</i> Rtt. . . . .         | 13                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>Microplatyscillus seriepunctata</i> Rtt. . . . . | 10                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>Opatroides punctulatus</i> Brull. . . . .        | 75                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>Penthycus granulatus</i> Men. . . . .            | 87                   | 1                      | 1,15  | —          | —          | 1           |
| <i>Prosodes bactriana</i> Sem. . . . .              | 270                  | 11                     | 4     | —          | —          | 11          |
| <i>P. biformis</i> Sem. . . . .                     | 19                   | 6                      | 31,6  | —          | 1          | 5           |
| <i>P. bucharica</i> Rtt. . . . .                    | 42                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>P. diloides</i> Kr. . . . .                      | 4                    | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>P. staudingeri</i> Kr. . . . .                   | 9                    | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>P. vincens</i> Rtt. . . . .                      | 287                  | 4                      | 1,4   | —          | 2          | 2           |
| <i>Somocoelia pinguis</i> Kr. . . . .               | 160                  | 5                      | 3,12  | —          | —          | 5           |
| <b>Подсемейство Tenebrioninae</b>                   |                      |                        |       |            |            |             |
| <i>Alphitobius piceus</i> Ol. . . . .               | 32                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>Hediphanes coerulescens</i> Fisch. . . . .       | 12                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| <i>Tenebrio angustus</i> Zoufr. . . . .             | 27                   | 3                      | 11,3  | 3          | —          | —           |
| <i>Tribolium confusum</i> Duv. . . . .              | 40                   | —                      | —     | —          | —          | —           |
| Итого . . . . .                                     | 3966                 | 942                    | 23,75 | 6          | 45         | 923         |

В Шаартузе, заповеднике «Тигровая балка» нами были зарегистрированы случаи, когда чернотелки *Trigonoscelis gemmulata* и *Blaps fausti bactriana* поедали трупы других насекомых (жуков, тараканов-черепашек и др.).

Таблица 2

## Зараженность жуков-чернотелок личинками гельминтов в исследованных районах Таджикистана и юго-восточного Узбекистана

| Район исследования                         | Обследовано жуков |            | Заражено жуков |            |      | Число обнаруженных видов личинок гельминтов |         |          |
|--------------------------------------------|-------------------|------------|----------------|------------|------|---------------------------------------------|---------|----------|
|                                            | число видов       | число экз. | число видов    | число экз. | %    | немато-ды                                   | скребни | цесто-ды |
| Заповедник «Тигровая балка» . . . . .      | 7                 | 548        | 3              | 293        | 53,5 | 9                                           | 1       | —        |
| Шаартуз . . . . .                          | 17                | 1399       | 11             | 460        | 33   | 13                                          | 1       | 2        |
| Джаркурган . . . . .                       | 6                 | 84         | 3              | 35         | 42   | 5                                           | —       | —        |
| Дангара . . . . .                          | 6                 | 285        | 4              | 18         | 6,3  | 6                                           | 1       | —        |
| Муминабад . . . . .                        | 9                 | 370        | 4              | 73         | 19,7 | 7                                           | 1       | —        |
| Куляб (колхоз им. Жданова) . . . . .       | 4                 | 65         | 1              | 3          | 4,6  | —                                           | —       | 1        |
| Шерабад . . . . .                          | 3                 | 19         | 2              | 8          | 42   | 2                                           | —       | 1        |
| Окрестности Душанбе . . . . .              | 6                 | 71         | 2              | 4          | 5,6  | 1                                           | 1       | —        |
| Окрестности Карши . . . . .                | 1                 | 22         | 1              | 14         | 6,3  | 6                                           | —       | —        |
| Ура-Тюбе . . . . .                         | 4                 | 35         | 2              | 5          | 14,3 | 2                                           | —       | —        |
| Ганджина (хребет Октау) . . . . .          | 7                 | 184        | 2              | 4          | 2,2  | 1                                           | 1       | —        |
| Гиссарский и Зеравшанский хребты . . . . . | 19                | 803        | 6              | 19         | 2,4  | 7                                           | 2       | —        |



Таблица 3

Степень инвазии личинками гельминтов чернотелок, собранных в разных физико-географических зонах Таджикистана и юго-восточного Узбекистана

| Зона                | Число вскрытых жуков | Экстенсивность инвазии |      |
|---------------------|----------------------|------------------------|------|
|                     |                      | число особей           | %    |
| Пустынная . . . . . | 2053                 | 802                    | 39,0 |
| Степная . . . . .   | 861                  | 114                    | 13,2 |
| Горная . . . . .    | 987                  | 23                     | 2,3  |

Эти особенности питания чернотелок и обуславливают, на наш взгляд, высокую степень зараженности их личинками гельминтов в пустыне.

Конечно, среди пустынных чернотелок есть виды (например, род *Prosodes*), которые оказались зараженными слабо или же вовсе не были заражены. Это, по-видимому, объясняется тем, что период активности таких видов жуков наиболее выражен в весенние месяцы (февраль, март, апрель), когда пустыни богаты эфемерными растениями.

Многие виды пустынных чернотелок живут в норах грызунов, где они находят запасы пищи (зерно, стебли и др.). По данным Власова и Шестоперова (1937), в норах грызунов в окрестностях Ашхабада было обнаружено 28 видов чернотелок. Норный образ жизни в тесном контакте с грызунами, очевидно, также способствует интенсивному заражению жуков личинками гельминтов.

В горных условиях период активности жуков краток и ограничивается летними месяцами. В этот период горные луга и пастбища особенно богаты густым растительным покровом, которым питаются чернотелки. Кроме того, в высокогорных условиях при низкой температуре, по-видимому, часто личинки гельминтов не могут развиваться в жуках до инвазионной стадии.

Ниже мы приводим перечень обнаруженных нами личинок гельминтов в систематическом порядке.

### ЦЕСТОДЫ

Семейство *Dilepididae* Fuhrmann, 1907

*Anomotaenia* sp.

Хозяин (промежуточный): *Dailognatha nasuta*.

Место обнаружения: Узбекская ССР (Шерабад).

### ЦИСТИЦЕРКОНДЫ

*Cysticercoide* sp. I

Хозяин (промежуточный): *Tenebrio angustus*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Куляб).

*Cysticercoide* sp. II

Хозяин (промежуточный): *Pisterotarsa gigantea*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз).

### *Cysticercoide* sp. III

Хозяин (промежуточный): *Trigonoscelis gemmulata*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз).

### СКРЕБНИ

Семейство *Moniliformidae* Van Cleave, 1924

*Moniliformis m. moniliformis* (Bremser, 1811)

Хозяева (промежуточные): *Prosodes biformis*, *P. vincens*, *Blaps deplanata reichardti*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Дангара, Ганджина, окрестности г. Душанбе, Анзоб).

Семейство *Oligacanthorhynchidae*  
Soutwell et Macfie, 1924

*Macracanthorhynchus catulinus* Kostylew, 1927

Хозяева (промежуточные): *Pachyscelis banghaasi*, *Trigonoscelis gemmulata*, *Stalagmoptera incostata*, *Adesmia gebleri*, *Dissonomus* sp.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Муминабад, «Тигровая балка»); Узбекская ССР (ущелье Аман-Кутан).

### НЕМАТОДЫ

Семейство *Spiruridae* Oerley, 1885

*Spirura* sp.

Хозяева (промежуточные): *Trigonoscelis gemmulata*, *Blaps fausti bactriana*, *Cyphogenia gibba*, *Pachyscelis laevicollis*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз, «Тигровая балка»); Узбекская ССР (окрестности города Карши).

*Streptopharagus kutassi* (Schulz, 1927)

Хозяева (промежуточные): *Blaps fausti bactriana*, *B. deplanata reichardti*, *Trigonoscelis gemmulata*, *Pisterotarsa kessleri*, *P. gigantea*, *Cyphogenia gibba*, *Alesmia gebleri*, *Prosodes bactriana*, *Thriptera* sp.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Дангара, «Тигровая балка», Шаартузский район).

*Vigisospirura potekhini* (Petrov et Potekhina, 1953)

Хозяева (промежуточные): *Blaps fausti bactriana*, *Trigonoscelis gemmulata*, *T. ceromatica*, *Pisterotarsa kiritschenko*, *Pachyscelis banghaasi*, *P. laevicollis*, *Cyphogenia gibba*, *Stalagmoptera incostata*.

Места обнаружения: Таджикская ССР («Тигровая балка», Шаартузский, Муминабадский районы); Узбекская ССР (Джаркурган, окрестности города Карши, ущелье Аман-Кутан).



Семейство *Habronematidae* Ivaschlin, 1961*Hadjelia truncata* (Creplin, 1825)Хозяева (промежуточные): *Pachyscelis banghaasi*, *Trigonoscelis gemmulata*, *Dila bucharica*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Муминабад, Дегрез, Шаартуз).

*Cyrneinae* gen. sp., larvaeХозяева (промежуточные): *Adesmia planidorsis*, *Pachyscelis laevicollis*, *Prosodes bactriana*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз, Дангара); Узбекская ССР (окрестности города Карши).

Семейство *Physalopteridae* Leiper, 1908*Abbreviata* sp. 2, larvae Chabaud, 1954Хозяева (промежуточные): *Pachyscelis banghaasi*, *Stalagmoptera incostata*, *Pelorochnemis punctata*, *Somocoelia pinguis*, *Bioramix constricta*, *Zophosis punctata deflexa*, *Dissonomus* sp.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Муминабад, Дангара, Дегрез, Ура-Тюбе, Анзоб); Узбекская ССР (Аман-Кутан).

*Skrjabinoptera* sp. larvaeХозяева (промежуточные): *Trigonoscelis gemmulata*, *Blaps fausti bactriana*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз, «Тигровая балка»); Узбекская ССР (Джаркурган).

Семейство *Acuariidae* Seurat, 1913*Paracuaria* sp., larvaeХозяева (промежуточные): *Adesmia gebleri*, *A. planidorsis*, *Pisterotarsa kiritschenkoi*, *P. kessleri*, *Allotadzhikistania comata*, *Stalagmoptera incostata*, *Somocoelia pinguis*, *Prosodes bactriana*, *P. biformis*, *Trigonoscelis gemmulata*.

Места обнаружения: Таджикская ССР и Узбекская ССР.

Семейство *Gongylonematidae* Sobolev, 1949  
in Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1966*Gongylonema problematicum* Schulz, 1924Хозяева (промежуточные): *Blaps fausti bactriana*, *B. deplanata reichardtii*, *Trigonoscelis gemmulata*, *T. ceromatica*, *Pisterotarsa kiritschenkoi*, *Pseudeuthrioptera tadzhikistana*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Дангара «Тигровая балка», Шаартузский и Ура-Тюбинский районы); Узбекская ССР (Джаркурган).

*Gongylonema pulchrum* Molin, 1857Хозяин (промежуточный): *Prosodes biformis*.

Место обнаружения: окрестности города Душанбе.

Семейство *Rictulariidae* Railliet, 1916*Rictulariidae* gen. sp. I, larvaeХозяин (промежуточный): *Blaps oblonga*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Маргузар).

*Rictulariidae* gen. sp. II, larvaeХозяин (промежуточный): *Penthycus granulatus*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Шинг).

*Agamospirura**Agamospirura* sp. IХозяева (промежуточные): *Blaps fausti bactriana*, *Pachyscelis laevicollis*, *Adesmia planidorsis*, *Pachyscelis banghaasi*, *Trigonoscelis gemmulata*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз, Муминабад); Узбекская ССР (Джаркурган, окрестности города Карши).

*Agamospirura* sp. IIХозяева (промежуточные): *Adesmia gebleri*, *A. planidorsis*, *Blaps fausti bactriana*, *Pachyscelis laevicollis*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз); Узбекская ССР (окрестности города Карши).

*Agamospirura* sp. IIIХозяин (промежуточный): *Prosodes vincens*.

Место обнаружения: Таджикская ССР (Шаартуз).

*Agamospirura* sp. IVХозяева (промежуточные): *Pisterotarsa kiritschenkoi*, *Adesmia planidorsis*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Чиличор-Чашма); Узбекская ССР (Джаркурган, Шерабад).

Семейство *Subuluridae* Yorke et Maplestone, 1926*Subulura* sp. IХозяева (промежуточные): *Dila bucharica*, *Trigonoscelis gemmulata*, *Blaps fausti bactriana*, *Pseudeuthrioptera tadzhikistana*, *Pachyscelis laevicollis*, *Adesmia gebleri*.

Места обнаружения: Таджикская ССР (окрестности города Душанбе, Муминабад, «Тигровая балка», Шаартуз); Узбекская ССР (окрестности города Карши).



*Subulura* sp. II

Хозяева (промежуточные): *Prosodes bactriana*, *Pelorocnemis punctata*, *Pachyscelis banghaasi*, *Adesmia gebleri*, *Blaps fausti bactriana*, *Dissonomus* sp.

Места обнаружения: Таджикская ССР (Муминабад, Дегрез, Дангара, Шинг, Шаартуз, «Тигровая балка»).

В настоящее время, по нашим и литературным данным, известно 90 видов чернотелок, зарегистрированных в качестве промежуточных хозяев 69 видов гельминтов: 23 вида цестод, 7 скребней и 39 видов нематод.

В систематическом отношении цестоды, развивающиеся с участием чернотелок, относятся к семействам *Davaineidae*, *Dilepididae*, *Hymenolepididae*, *Linstowiidae*; скребни — к семействам *Giganthorhynchidae*, *Moniliformidae*, *Oligacanthorhynchidae*; нематоды — к семействам *Spiruridae*, *Habronematidae*, *Acuariidae*, *Physalopteridae*, *Gongylonematidae*, *Rictulariidae*, *Subuluridae*.

У 11 видов личинок цестод и 19 видов личинок нематод видовая принадлежность не установлена.

Из приведенных данных следует, что чернотелки являются промежуточными хозяевами многих видов гельминтов. Дальнейшее изучение их в этом направлении имеет большое значение, поскольку знание цикла развития паразита является теоретической основой для разработки мер профилактики соответствующего гельминтоза.

## ЛИТЕРАТУРА

- Богачев А. В. 1964. Жуки-чернотелки (*Tenebrionidae*) Средней Азии и Казахстана, их распространение, экология и хозяйственное значение. Автореф. докт. дисс. Душанбе.
- Богданов О. П. 1964. Экология пресмыкающихся Средней Азии. Автореф. докт. дисс. Алма-Ата.
- Власов Л. П., Шестоперов Е. А. 1937. Жуки из нор в окрестностях Ашхабада. — Труды СОПС, серия туркм., вып. 3. Изд-во АН СССР.
- Крыжановский О. Л. 1965. Состав и происхождение наземной фауны Средней Азии. М.—Л., Изд-во «Наука».
- Непесова М. Г. 1965. Фауна и биология чернотелок (*Coleoptera*, *Tenebrionidae*) Юго-Восточной Туркмении. — Автореф. канд. дисс. Ашхабад.
- Рыжиков К. М., Дизер Ю. Б. 1954. К биологии скребней *Macracanthorhynchus calulinus* и *Mediorhynchus micracanthus*. — Докл. АН СССР, 95, 6.
- Свадзян П. К., Шмытова Г. Я., Марджанян К. С. 1964. Жесткокрылые — промежуточные хозяева гельминтов, имеющих медицинское и ветеринарное значение. — Труды Самаркандского государственного университета, нов. серия, вып. 147.
- Brumpt E. 1936. *Precis de la Parasitologie*, vol. 1, ed. 5. Masson et Cie. Paris.
- Grassi B., Callandruccio S. 1888. *Echinorhynchus* parasites in man and whose intermediary host in *Blaps*. — Journ. R. Micr. Soc. London, pt. 5.
- Hall M. C. 1929. Arthropods as intermediate hosts of helminths. — Smithsonian miscell. coll., 81, 15.
- Theodorides J. 1955. Contribution a l'etude des parasites et phoretiques de coleopteres. — Theses presentees a la Faculte des Sciences de l'Universite de Paris.

В. Г. ГУБИНА

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕМАТОД КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ И РИЗОСФЕРЫ СЕЯНЦЕВ ЕЛИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*PICEA EXCELSA*)

Фитонематоды — наиболее эвриадаптивные животные мира. Фаунистические обследования советских и зарубежных исследователей показывают, что нематоды заселяют почти весь растительный мир, и многие из них являются серьезными паразитами возделываемых растений. Нематоды заселяют все полевые, овощные, древесные и декоративные растения мира.

В настоящее время наименее изучена фауна нематод многолетних древесных плодовых, лесных и декоративных культур.

Фитонематоды представляют особенно серьезную угрозу для сеянцев и саженцев этих культур в питомниках (Целле, 1952; Кралль, 1964; Губина, 1968).

Для разработки оздоровительных мероприятий в таких хозяйствах прежде всего необходимо изучить видовой состав нематод этих культур. Особенно важно выявить патогенные виды, а также колебания численности видов и особей в течение вегетационного периода в различных местах локализации нематод (корни, надземные органы растений, ризосфера).

В последние годы в Советском Союзе этому вопросу уделяется все больше внимания. Начаты исследования по изучению фауны нематод древесных плодовых и хвойных культур (Львова, 1960, 1964, 1967; Разживин, Джангалев, 1967).

В Гельминтологической лаборатории АН СССР проводится изучение фауны и численности нематод сеянцев ели обыкновенной (*Picea excelsa*), сосны обыкновенной (*Pinus silvestris*) и лиственницы сибирской (*Larix sibirica*).

В настоящей работе приводятся сведения о сезонной динамике численности нематод корневой системы и ризосферы сеянцев *Picea excelsa*.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для изучения фауны нематод сеянцев ели нами были выбраны два древесно-плодовых питомника: Гребневский (Щелковский район Московской обл.) и Ивантеевский (Пушкинский район Московской обл.).

Территории обоих питомников имеют относительно ровную поверхность и находятся примерно в одной и той же климатической зоне. Средняя температура воздуха вегетационного периода 16°. Осадки в течение года умеренные (около 1000 мм).



Почвы обоих питомников относятся к дерново-подзолистому типу почвообразования, по механическому составу — суглинистые, кислые, pH 5,0.

В Гребневском лесопитомнике в посевном отделении соблюдается четырехпольный севооборот: хвойные древесные (2 года), лиственные древесные, черный пар. В Ивантеевском лесопитомнике на участке, где мы брали пробы, — третий год бессменная культура ели.

Работа по сбору материала выполнялась стационарным методом в обоих вышеуказанных питомниках в 1966—1967 гг. Объектом исследований мы избрали ель 1, 2 (Гребневский лесопитомник) и 3-го (Ивантеевский лесопитомник) года посева.

Пробы брали через каждые 15 дней (с мая по ноябрь) на визуально здоровых и ослабленных растениях в четырехкратной повторности. В апреле и декабре пробы были взяты один раз в месяц.

Пробой мы считали смешанную навеску корней или надземных органов, полученную от 10—12 одно- или двухлетних сеянцев ели, взятых в трех точках участка. На трехлетних сеянцах для пробы из трех точек брали только три растения. Почвенная проба также отбиралась из смешанного образца прикорневой почвы этих растений.

Всего за вегетационный период в 1966 и 1967 гг. было взято 383 пробы. Анализу было подвергнуто около 1000 растений. Прикорневую почву, корни и надземные органы растений анализировали отдельно. Навеска пробы корней и надземных органов растений варьировала от 250 мг до 3 г (в зависимости от возраста растений). Объем почвенной пробы составлял 50 см<sup>3</sup>. Общая численность нематод в каждой пробе при анализе динамики численности нематод в корнях, ризосфере и надземных органах сеянцев ели была пересчитана на 1 г растительной ткани и 1 см<sup>3</sup> почвы.

Выделение нематод из почвенных образцов проводили модифицированным методом Бермана — через почвенные сита. Образцы прикорневой почвы тщательно смешивали и из них брали 50 см<sup>3</sup> почвы, которую помещали в металлическое сито (диаметр 16 см, размер ячеек 1,5 мм) на молочный фильтр. Затем в плоскую эмалированную тарелку наливали воду и помещали туда сито с почвой. Вода должна смачивать почву, но не покрывать ее. Через сутки воду с тарелок для осаждения нематод сливали на 2—3 час. в воронки. Максимальный выход нематод (86%) наблюдался при объеме пробы 50 см<sup>3</sup>, экспозиции одни сутки и температуре 19—22°; на вторые сутки выделялось 9—10%, на третьи — 3—4% нематод.

Выделение нематод из растительной ткани проводили обычным методом Бермана с экспозицией 10—12 час. Для фиксации выделенных нематод применяли ТАФ.

Одновременно при взятии проб измеряли температуру воздуха, почвы, а также её влажность; pH почвы определяли весной и осенью.

Количественный анализ проб показал, что нематоды были обнаружены во всех почвенных пробах, в пробах из корней и лишь в 28% проб из надземных органов растений (хвоя + стволы). Численность нематод в пробах из надземных органов растений была очень низкая (около 1 экз/г), поэтому динамику последних не прослеживали.

В настоящей работе анализ численности нематод проводится без учета их систематической принадлежности.

## ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕМАТОД

### ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ ЕЛИ

Посев ели в Гребневском лесопитомнике был проведен 15 мая 1967 г. Всходы появились 15 июня. В третьей декаде июня были взяты первые пробы. Всего на этом участке с июня по ноябрь 1967 г. было взято 84 пробы. Несмотря на одновременный посев семян, сеянцы ели оказались различных размеров. С возрастом дифференциация увеличивалась. Особенно эта разница заметна на двухлетних и трехлетних сеянцах. Корневая система отстающих в росте сеянцев имела удлиненный стержневой корень и слабо развитые боковые корни (рис. 1). Одной из причин такого явления у растений считается разнообразие посевного материала, когда некоторая часть семян по сравнению с другой содержит значительно больший запас питательных веществ, и из этих семян вырастают более мощные растения. Кроме того, имеют значение разные условия среды: разная глубина заделки семян, особенности микрорельефа, различные почвенные фитопатогенные агенты, в том числе и нематоды. Поэтому мы брали пробы с визуально здоровых и ослабленных растений, когда эта дифференциация стала заметной, в данном случае с августа.

Результаты количественного анализа нематод, обнаруженных в корнях и в ризосфере однолетних сеянцев ели, показывают (рис. 2), что плотность популяции нематод в корнях в течение вегетационного сезона была значительно выше таковой в этот период в почве. Причём максимальное количество нематод в корнях наблюдалось в июне — августе (от 35 до 73 экз/г, в среднем 55 экз/г), когда происходит

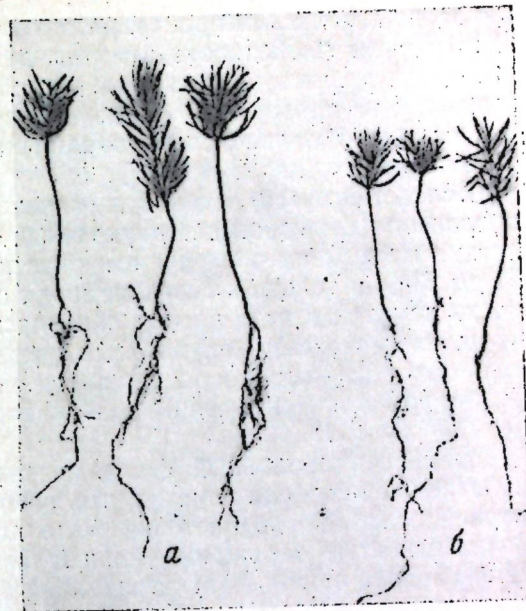


Рис. 1. Однолетние сеянцы ели  
а — здоровые; б — ослабленные (фото)

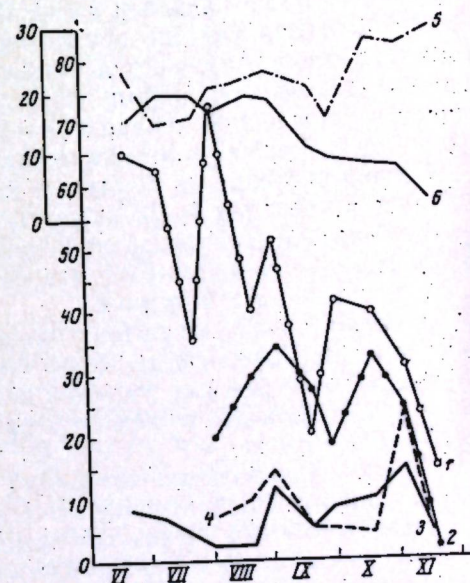


Рис. 2. Кривые изменения численности нематод в корнях и ризосфере однолетних сеянцев ели, влажности и температуры почвы с июня по ноябрь 1967 г.

1 — количество нематод в корнях здоровых сеянцев (в 1 г); 2 — количество нематод в корнях ослабленных сеянцев (в 1 г); 3 — количество нематод в ризосфере здоровых сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 4 — количество нематод в ризосфере ослабленных сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 5 — влажность почвы (в %); 6 — температура почвы



наиболее интенсивный рост и развитие растений. В сентябре и последующие месяцы численность нематод в корнях снизилась (в среднем до 30 экз/г), достигнув минимума в ноябре, на ослабленных растениях до 2 экз/г, а на здоровых — 15 экз/г. В почве, наоборот, численность нематод осенью была несколько выше (в среднем 9 экз/см<sup>3</sup>), чем в летние месяцы (в среднем 5 экз/см<sup>3</sup>).

Вследствие того, что гряды, занятые посевами ели, мульчировались опилками и был проведен двукратный летний полив, влажность почвы в летние месяцы на обследуемом участке колебалась незначительно — от 20 до 23%, и только к середине июля она понизилась до 15%, и численность нематод в этот период снизилась до 35 экз/г. Осенью влажность почвы повысилась и колебалась в пределах 23—31%. Численность нематод в этот период, как указывалось выше, увеличивается. Температура ризосферы в летние месяцы колебалась в пределах 18—20°, а осенью — 11—2,5° (рис. 2).

Дифференцированный анализ визуально здоровых и ослабленных одолетних сеянцев ели показал, что интенсивность заражения нематодами корней ослабленных растений была несколько слабее по сравнению с интенсивностью заражения корней визуально здоровых сеянцев ели. О вероятных причинах этих различий будет сказано ниже.

#### ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕМАТОД ДВУХЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ ЕЛИ

Посев ели был проведен в мае 1965 г. Первые пробы взяты в апреле 1966 г. Всего на участке двухлетних сеянцев ели с апреля по декабрь взято 150 проб. Анализируя плотность популяции нематод двухлетних сеянцев ели, мы установили, что в корнях рост численности нематод начинается в последней декаде мая и достигает максимума (59—183 экз/г, в среднем 115 экз/г) в летние месяцы (июнь — август) (рис. 3).

К осени численность нематод в корнях сеянцев резко снизилась и находилась в пределах 1—15 экз/г, в среднем 5 экз/г. Зимой (27 декабря) и ранней весной (6 апреля) нематоды в пробах из корней сеянцев не обнаруживались. По-видимому, для их выделения в этот период требуется более длительная экспозиция.

Снижение численности нематод в корнях в июле (до 73 экз/г в корнях здоровых сеянцев и до 45 экз/г в ослабленных) мы объясняем ухудшением водного режима растений вследствие понижения влажности почвы до 11,5% и повышением температуры ее до 21°, а верхних слоев до 25°.

В почве значительных колебаний численности нематод в течение вегетационного сезона не отмечено. Численность их летом не превышала 16 экз/см<sup>3</sup>, а осенью 22 экз/см<sup>3</sup>, зимой и ранней весной 6—3 экз/см<sup>3</sup>.

Сопоставляя данные численности нематод в корнях и почве двухлетних сеянцев ели, мы пришли к заключению, что весной и осенью численность нематод в почве лишь незначительно выше, чем в корнях. В летние месяцы численность особей нематод в корнях растений резко возрастает, а в почве колеблется очень незначительно.

Показатели влажности почвы и температуры в вегетационный период 1966 г. наглядно коррелируются с численностью нематод в ризосфере и особенно в корнях двухлетних сеянцев ели (рис. 3). Наиболее высокая их численность в корнях наблюдалась в июне — августе, когда влажность почвы была 15,5—17,5%, а температура 19°.

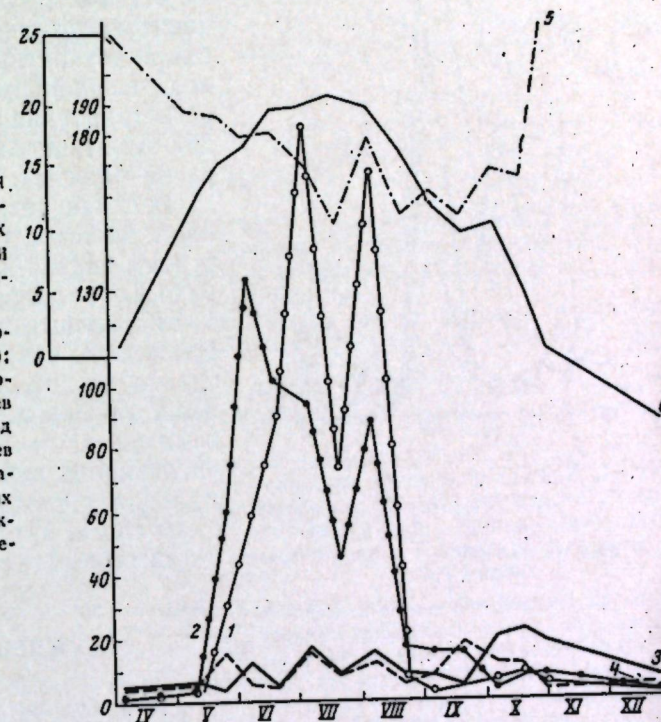
В конце августа — начале сентября, когда влажность почвы понизилась до 12—13%, а температура ризосферы (на глубине 20 см) до 17—12°, численность нематод в корнях резко снизилась. Такое резкое сниже-

ние численности нематод в корнях, по-видимому, можно объяснить не только действием абиотических факторов, но и физиологическим состоянием растения перед зимовкой.

Известно, что характерной чертой многолетних древесных растений является годичная периодичность их развития: в холодное время года они переходят в состояние покоя и в их тканях происходят очень сложные структурно-морфологические и физиолого-биохимические процессы. Подготовка растений к зиме всегда связана с некоторым обезвоживанием тканей (Перк, 1961). Клетки зимующих растений освобождаются от

Рис. 3. Кривые изменения численности нематод в корнях и ризосфере двухлетних сеянцев ели, влажности и температуры почвы с апреля по декабрь 1966 г.

1 — количество нематод в корнях здоровых сеянцев (в 1 г); 2 — количество нематод в корнях ослабленных сеянцев (в 1 г); 3 — количество нематод в ризосфере здоровых сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 4 — количество нематод в ризосфере ослабленных сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 5 — влажность почвы (в %); 6 — температура почвы



излишней воды, и чем более морозостойчиво растение (к каким относится и ель; Барская, 1967), тем значительнее происходит снижение содержания воды в тканях (цит. по Барской, 1967).

Помимо обезвоживания тканей, в растениях происходят превращение основных питательных веществ в запасные и ряд других физиолого-биохимических процессов. Все это, по-видимому, неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности нематод, и, как мы предполагаем, последние частично мигрируют из растения в почву, частично погибают, а частично впадают в анабиоз. Анабиоз у нематод вызывается также изменением температуры окружающей среды и обычно наблюдается при повышении температуры от 30 до 50° и понижении ее в пределах от +8 до -5° (Костюк, 1968). В результате выделения нематод из растительных проб, взятых в декабре (при температуре почвы -5°), очень затруднительно. Чтобы вывести нематод из состояния анабиоза, мы помещали растительные пробы в воронки Бермана с водой, подогретой до 20°, и увеличивали экспозицию выделения нематод до 2 суток. В первые сутки нематоды не выделялись, на вторые сутки из 2 г корней ели выделялось 30 экз. нематод. Это были представители родов *Aphelenchus*, *Aphelenchoides* и *Cephalobus*. Возможно, что для выделения из состояния анабиоза других родов нематод экспозицию выделения следует еще увеличить.



### ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ НЕМАТОД ТРЕХЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ ЕЛИ

Посев ели проведен в 1964 г. Пробы брали в 1966 г. с мая по октябрь. Всего на участке трехлетних сеянцев ели взято 149 проб.

Динамика численности нематод трехлетних сеянцев ели (рис. 4) в основном соответствует динамике численности нематод в корнях и ризосфере двухлетних сеянцев. Максимальная численность нематод в корнях зарегистрирована в июле и августе (154—257 экз/г), минимальная в мае и октябре (6—9 экз/г).

В почве резких колебаний численности нематод не отмечено, за исключением первой декады августа, когда в ризосфере здоровых сеянцев ели на 1 см<sup>3</sup> почвы было 80 экз. нематод. Влажность почвы в этот период повысилась до 25%, а температура почвы была 19° (рис. 4). Пик численности нематод в почве соответствует пику численности нематод в корнях. Минимальная численность нематод в почве отмечалась в начале мая (8 экз/см<sup>3</sup>) и в октябре (15 экз/см<sup>3</sup>).

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из изложенного следует, что динамика численности нематод одно-, двух- и трехлетних сеянцев ели подчинена строгим закономерностям.

В корнях на посевах ели всех трех лет максимальная численность нематод наблюдается в летние месяцы (июнь—август), в период наиболее интенсивной вегетации растений и наиболее оптимальных условий среды, когда ризосфера прогревается до 19—20°, а влажность почвы колеблется в пределах 15—25%.

Осенью, в период подготовки растений к зиме, когда происходят некоторое обезвоживание тканей растений и ряд других физиологических изменений, по-видимому, неблагоприятных для жизнедеятельности нематод, количество их в корнях резко снижается. Предполагается, что нематоды в это время частично уходят в почву, частично погибают, а частично впадают в анабиоз.

Численность нематод в ризосфере на одно-, двух- и трехлетних сеянцах ели в период вегетации колеблется весьма незначительно. Небольшой рост популяции нематод в почве отмечен в осенние месяцы.

В зимний позднелесенный и ранневесенний периоды число нематод в почве снижается и остается примерно на определенном уровне в течение указанных сезонов.

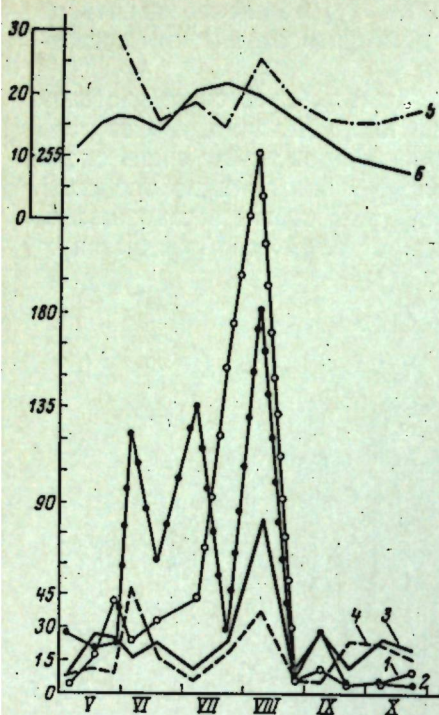


Рис. 4. Кривые изменения численности нематод в корнях и ризосфере трехлетних сеянцев ели, влажности и температуры почвы с мая по октябрь 1966 г.

1 — количество нематод в корнях здоровых сеянцев (в 1 г); 2 — количество нематод в корнях ослабленных сеянцев (в 1 г); 3 — количество нематод в ризосфере здоровых сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 4 — количество нематод в ризосфере ослабленных сеянцев (в 1 см<sup>3</sup>); 5 — влажность почвы (в %); 6 — температура почвы

Заселенность нематодами корней и ризосферы увеличивается с возрастом растений. Наибольшая плотность нематод на 1 г корней и 1 см<sup>3</sup> почвы отмечается на трехлетних сеянцах, несколько ниже на двухлетних и еще ниже на однолетних (см. рис. 1, 2, 3).

При анализе зараженности нематодами здоровых и ослабленных сеянцев ели оказалось, что численность нематод в корнях здоровых сеянцев обычно несколько выше, чем в ослабленных. По-видимому, это связано с тем, что корневая система ослабленных растений имеет слабо развитые боковые корни — основные места резервации нематод. А слабое развитие боковых корней сеянцев хвойных, как отмечают некоторые авторы (Immel Ricarda, 1957; Donaubaue, 1959) зависит, в частности, и от патогенного действия нематод.

### ЛИТЕРАТУРА

- Барановская И. А. 1961. Факторы, влияющие на численность нематод культурных злаков в полевых условиях. В кн. «Вопросы фитогельминтологии». М.  
Барская Е. И. 1967. Изменения хлоропластов и вызревание побегов в связи с морозостойкостью древесных растений. Изд-во «Наука».  
Губина В. Г. 1968. Нематоды сеянцев хвойных пород в лесных питомниках (обзор). В сб. «Проблемы эволюции, морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений». Изд-во «Наука».  
Костюк Н. А. 1968. Анабиоз у фитонематод. — Труды, ГЕЛАН СССР, 19.  
Краль Э. Л. 1964. Паразитические нематоды — вредители лесных питомников. — Лесное хозяйство, № 10.  
Львова К. А. 1960. К познанию фитонематод лесных насаждений. — Уч. зап. Горьковск. пед. ин-та, вып. 27.  
Львова К. А. 1964. К познанию фитонематод сосны Горьковской обл. — Уч. зап. Горьковск. пед. ин-та, вып. 42.  
Львова К. А. 1967. К динамике нематод сеянцев сосны в условиях Горьковской обл. — Уч. зап. Горьковск. пед. ин-та, вып. 66.  
Перк А. 1961. Особенности водного режима древесных пород в связи с их морозостойкостью. — Уч. зап. Тартуского университета, вып. 101.  
Разживин А. А., Джангалиев А. Д. 1967. Влияние степени окультуренности почвы в плодовых насаждениях на качественный и количественный состав нематод яблони в условиях Запильского Алатау. — Изв. АН Каз. ССР, серия биол., № 4.  
Целле М. А. 1952. Нематоды как причина гибели сеянцев сосны. — Защита леса от вредителей и болезней. Изд-во АН УССР.  
Donaubaue E. von. 1959. Über Schäden durch Nematoden in Österreichischen Forstpflanzgarten. — Anz. Schädlingskunde, 33, N 5.  
Immel Ricarda. 1957. Schädaufreten von Nematoden in Forstpflanzgarten. — Anz. Schädlingskunde, 30, N 6.



В. М. ИВАШКИН, Г. Я. ШМЫТОВА

К ЦИКЛУ РАЗВИТИЯ СКРЕБНЯ *MEDIORHYNCHUS PAPILLOSUS* VAN CLEAVE, 1916

В июле-августе 1962 и 1963 гг. при исследовании наземных беспозвоночных, собранных на территории совхоза «Межводное» Черноморского района Крымской обл. у жуков *Tenthuria taurica* Tausch. и *Pimelia subglobosa* Pall., относящихся к семейству *Tenebrionidae*<sup>1</sup>, были обнаружены личинки скребней. Детальное изучение акантелл при консультации профессора В. И. Петроченко позволило отнести их к виду *Mediorhynchus papillosus* Van Cleave, 1916 — паразита кишечника птиц: *Myiochanes virens*, *Porzana corolina*, *Alauda arvensis*, *Sturnus vulgaris*, *Tympanuchus cupido americanus*, *Motacilla alba*, *Passer domesticus*, *Falco tinunculus*, *Accipiter nisus* (Петроченко, 1956, 1958).

Из 68 *T. taurica*, исследованных на наличие личиночных форм гельминтов, 11 оказались зараженными *M. papillosus*. Число личинок в каждом жуке варьировало от 1 до 4 экз.

Экстенсивность инвазии *P. subglobosa* незначительная. Из 48 обследованных чернотелок этого вида зараженными оказались лишь 2, при интенсивности 1 акантелла в жуке.

Все личинки были заключены в цисты и находились в общей полости жуков (рис. 1).

Длина цист 0,82—0,87 мм при ширине 0,65 мм. Длина личинок с вывернутым хоботком 1,80—1,87 мм. Максимальная ширина — 0,55 мм. Хоботок 0,65—0,67 мм длины и 0,29—0,30 мм ширины; в передней своей части на протяжении 0,25—0,27 мм он вооружен крючьями, а в задней — шипами. Крючья образуют 9 не совсем правильных спиральных рядов по 9 крючков в ряду (рис. 2). Длина острия крючьев около 0,03 мм, длина корня 0,04 мм. Шипы в виде игл, расположены в 11 неправильных рядов по 7—9 шипов в ряду. Длина шипа 0,02 мм. Почти одинаковой длины лемнiski доходят до середины тела. Семенники расположены в самой задней части тела, причем один почти целиком находит на другой (изученные экземпляры оказались самцами). Цементные железы слабо выражены. Кишечник и особенно клоака имеют сильно развитые мышечные стенки.

Обнаружение в степной части Крымской обл. инвазионных личинок *M. papillosus* в жуках *T. taurica* и *P. subglobosa* свидетельствует о широком распространении указанного скребня среди воробьиных, куриных и других птиц данной местности.

По биологии акантоцефалов рода *Mediorhynchus* имеется только одна работа Рыжикова и Дизер (1954), которые установили в качестве промежуточного хозяина *M. micracanthus* чернотелку *Adesmia gebleri*. Учитывая указанную работу и наши данные, есть основания предполагать, что промежуточными хозяевами других медиоринхусов также являются жуки семейства *Tenebrionidae*.

<sup>1</sup> Определение жуков проведено С. И. Колейниковой (Зоологический музей МГУ).

Рис. 1. Инцистированная личинка *Mediorhynchus papillosus* из полости тела жука-чернотелки *Tenthuria taurica* (оригинал)

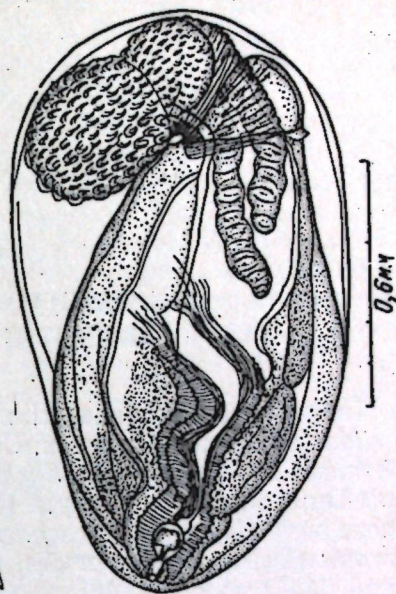
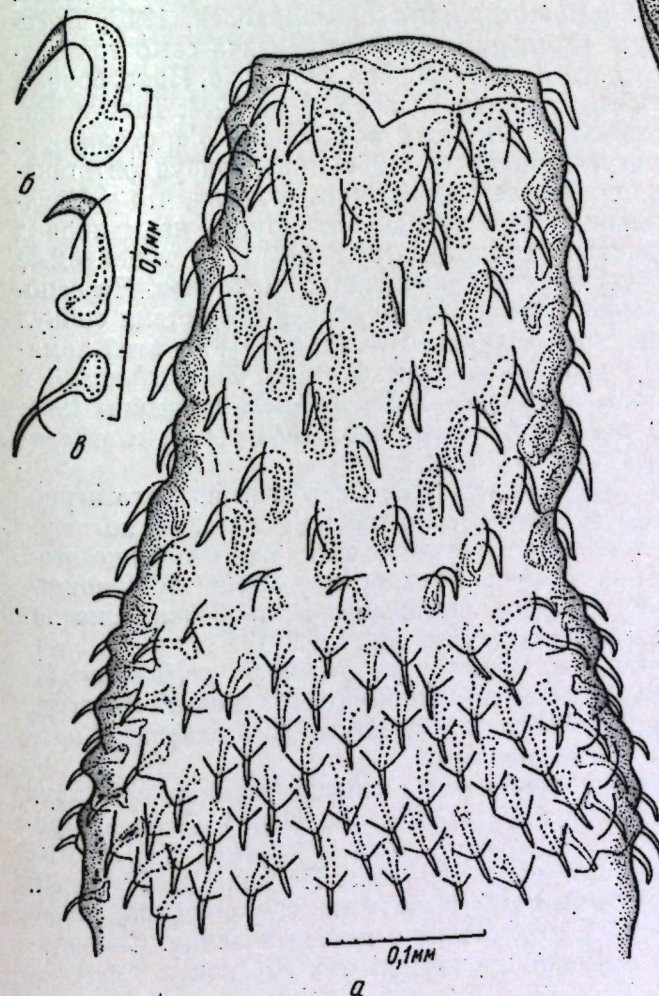


Рис. 2. Хоботок личинки *Mediorhynchus papillosus* van Cleave, 1916

а — общий вид; б — передние крючья; в — задний крючок (оригинал)



## ЛИТЕРАТУРА

- Петроченко В. И. 1956. Акантоцефалы домашних и диких животных. т. I. Изд-во АН СССР.  
 Петроченко В. И. 1958. Акантоцефалы домашних и диких животных. Т. II. Изд-во АН СССР.  
 Рыжиков К. М., Дизер Ю. Б. 1954. К биологии скребней *Macracanthorhynchus catulinus* и *Mediorhynchus micracanthus*. — Докл. АН СССР, 95, N 6.



В. М. ИВАШКИН, Г. Я. ШМЫТОВА

О БИОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ  
НЕКОТОРЫХ КАПИЛЛЯРИИД

По системе Скрыбина, Шихобаловой, Орлова (1957) семейство *Capillariidae* объединяет 5 родов: *Capillaria* Zeder, 1800; *Hepaticola* Hall, 1916; *Thominx* Dujardin, 1845; *Skrjabinocapillaria* Skarbilovitsch, 1946; *Eusco-leus* Dujardin, 1845. Ямагути (Yamaguti, 1961) не признал самостоятельности рода *Hepaticola* и свел его в синоним рода *Capillaria*. Иностранные авторы (Delfin, 1964; Voelckel, Le Gonidec, Jacobi, Jehl, 1964; Тепога, Zavadil, 1967), занимающиеся изучением видов рода *Hepaticola*, стали придерживаться системы Ямагути. Ивашкин (1964), анализируя онтогенетическое развитие нематод семейства *Capillariidae*, отметил, что у *Hepaticola petruschewskii* Schulman, 1948 в отличие от других капилляриид эмбриональное развитие заканчивается в матке паразита, и выделяемые самками паразита яйца содержат сформированных эмбрионов. На основании биологической особенности *H. petruschewskii* и отсутствия спикул и спиккулярного влагалища (по описанию Шульмана, 1948) у этой нематоды Ивашкин (1964) счел возможным выделить *H. petruschewskii* в самостоятельный род, который наименовал *Schulmanella* Ivaschkin 1964. За последние годы появились работы, детально освещающие морфологию и цикл развития указанной нематоды.

В частности, Кутцер и Отте (Kutzer, Otte, 1966) считают, что первоначальное описание *H. petruschewskii* было дано Шульманом по неполнозрелому экземпляру. Кутцер и Отте дали детальное описание этой нематоды, указав при этом на наличие у самцов спикулы и спиккулярного влагалища, а у самок — яиц с хорошо выраженными пробочками на полюсах, о чем в 1955 г. указывал также Луцкий (Lucky).

Полученные новые данные по морфологии *Capillaria petruschewskii* (= *H. petruschewskii*) позволили этим авторам обоснованный Киттино (Chittino, 1961) новый вид *Capillaria eupomotis* овести в синоним *Capillaria petruschewskii* (= *H. petruschewskii*).

Авторы настоящей статьи соглашаются с синонимизацией этих двух видов, однако в согласии со Скрыбиным, Шихобаловой и Орловым решительно выступают за самостоятельность рода *Hepaticola*, т. е. против сведения этого рода в синоним рода *Capillaria*. По данным Кутцер и Отте (1967), самки *H. petruschewskii* выделяют неэмбрионированные яйца; развитие личинки в яйце происходит в печени хозяина. Следовательно, развитие *H. petruschewskii* происходит так же, как и у других видов рода *Hepaticola*.

На основании вышеизложенного мы сочли возможным ликвидировать род *Schulmanella* Ivaschkin, 1964, а вид *S. petruschewskii* вернуть в род *Hepaticola*. В этот же род мы включаем *Capillaria hepatophila* Babos, 1954. Следовательно, в настоящее время род *Hepaticola* должен объединять 8 видов: *Hepaticola hepatica* (Bancroft, 1893) Holl, 1916; *H. hepatophila* (Babos, 1954) comb. nov.; *H. cholidicola* (Soltys, 1952); *H. fagei*

(Arvy, 1951); *H. petruschewskii* Schulman, 1948; *H. soricicola* Yokogawa in Nischigori, 1924; *H. tritonis-cristati* (Diesing, 1861) и *H. sp.* Yamaguti, 1935. Все они паразитируют в печени. Половые продукты этих нематод при жизни хозяина не попадают во внешнюю среду. В этом отношении *Hepaticola* резко отличается от капилляриид, однако как у вторых, так и у первых имеются моноксенные и гетероксенные виды.

Капиллярии и гепатиколы являются древними родами аденофорей, а поэтому они должны иметь и древних промежуточных хозяев (если они есть). Это предположение подтверждается всеми имеющимися материалами по биологии капилляриид птиц. Во всех случаях, если имеет место гетероксенное развитие, промежуточными хозяевами зарегистрированы только кольчатые черви. В отношении капилляриид рыб имеется лишь указание А. П. Маркевича (1951), что *Capillaria brevispicula* (Linstow, 1873), *C. tomentosa* (Dujardin, 1843) и *C. tuberculata* Linstow, 1914 развиваются с участием ракообразных. Однако эти данные мы берем под сомнение.

*Hepaticola petruschewskii*, как это установлено Кутцер и Отте (1961), развиваются с участием промежуточных хозяев, каковыми являются водные олигохеты *Eiseniella tetraedra*. Есть основание считать, что капиллярии рыб также должны развиваться с участием водных олигохет или полихет.

## ЛИТЕРАТУРА

- Ивашкин В. М. 1964. О положении вида *Hepaticola petruschewskii* Schulman, 1948 в системе трихоцефалей. Тезисы докладов Всесоюз. об-ва гельминтологов.  
Маркевич А. П. 1951. Паразитофауна пресноводных рыб Украинской ССР. Изд-во АН УССР.  
Скрыбин К. И., Шихобалова Н. П., Орлов И. В. 1957. Трихоцефалы и капиллярииды животных и человека и вызываемые ими заболевания. «Основы нематодологии», т. VI. Изд-во АН СССР.  
Шульман С. С. 1948. Новый вид круглых червей, паразитирующий в печени рыб.— Изв. Всесоюз. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, 27.  
Chittini P. 1961. Su una capillariosi epatica in trote di allevamento e in teleostei delle acque bibere del bacino del Po in Piemonte, con descrizione di una nuova specie (*Capillaria eupomotis*).— Riv. Parasitol., 22.  
Delfin L. D. 1964. Helminth parasites of rats in San Juan, Puerto Rico.— J. Parasitol., 50, 3.  
Kutzer E., Otte E. 1966. *Capillaria petruschewskii* (Schulman, 1948). Morphologie, Biologie und pathogene Bedeutung.— Parasitenkunde, 28, H. 1.  
Lucky L. 1955. Eier von *Hepaticola petruschewskii* in der Leber einer Scheie.— Čs. Parasitol., 2.  
Tenora F., Zavadil R. 1967. A contribution to the evaluation of capillariid nematodes found in rodents in Czechoslovakia.— Acta Univ. Agricult., 15, 2.  
Voelckel J., Le Gonidec G., Jacobi J. C., Jehl R. 1964. Helminthes hepato-digestifs parasites de *Rattus norvegicus* a Marseille.— Med. Trop., 24, 5.  
Yamaguti S. 1961. Systema Helminthum., v. III, pt. 1. Interscience N.Y.— L.



Е. М. КАРМАНОВА, Т. Л. ИЛЮШИНА

К ПОЗНАНИЮ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕМАТОДЫ  
*ECHINOCHASMUS COAXATUS* DIETZ, 1909

В 1966 г. нами была начата работа по изучению биологических особенностей эхиностоматид рыбоядных птиц. Одной из ближайших задач было изучение отдельных звеньев жизненных циклов трематод рода *Echinochasmus*. В 1966—1967 гг. по этой теме нами проводились исследования на базе Астраханского государственного заповедника (Дамчикский участок, 5-й кордон).

Исследователями, работавшими ранее в дельте Волги, у птиц зарегистрировано семь видов трематод рода *Echinochasmus*. Вид *E. beleocephalus* был обнаружен Дубиниными В. Б. и М. Н. (1940) у цапель — серой (*Ardea cinerea*), рыжей (*A. purpurea*) и большой белой (*Egretta alba*). Заблочки (1962), обнаружил *E. beleocephalus* у кобчика (*Erythrops vespertinus*) и пустельги обыкновенной (*Cerchneis tinnunculus*), которые оказались новыми хозяевами для этого вида. Второй вид — *E. bursicola* — зарегистрирован Дубиниными В. Б. и М. Н. (1940) у цапель: *Ardea cinerea*, *A. purpurea*, *Egretta alba* и малой белой *E. garzetta*, а также у кваквы *Nycticorax nycticorax*. Вид *E. coaxatus* отмечен Дубиниными В. Б. и М. Н. (1940) у серой цапли (*Ardea cinerea*), а Гинецинской (1952) — у поганки (*Podiceps crictatus*). У этого же хозяина Гинецинская (1952) зарегистрировала еще два вида: *E. dietzevi* и *E. mordax*. *E. ruficapensis* обнаружен Дубиниными В. Б. и М. Н. (1940) у кваквы (*Nycticorax nycticorax*). Наконец, при изучении паразитофауны хищных птиц Жуков (1956) зарегистрировал *E. europorus* у луня болотного (*Circus aeruginosus*).

Кроме этих семи видов, паразитирующих у птиц, в дельте Волги встречается также паразит млекопитающих — *E. perfoliatus*. Из названных видов эхинохасмусов наиболее распространенными у птиц являются виды *E. beleocephalus*, *E. coaxatus* и *E. bursicola*. Биология ни одного из этих видов в дельте Волги не изучена. Гинецинская и Добровольский (1964), изучая фауну личинок трематод дельты Волги, от моллюска *Limnaea stagnalis* очень кратко (и без иллюстраций) описали церкария, которого условно отнесли к роду *Echinochasmus*.

Свои исследования по изучению биологических особенностей эхиностоматид рыбоядных птиц мы начали с наблюдения за развитием *E. coaxatus*, паразитирующего в кишечнике поганок.

По данным Гинецинской (1952), на территории Астраханского заповедника экстенсивность заражения этой трематодой поганок достигает 54,5% при интенсивности 20 экз.

Первым этапом нашей работы было обследование моллюсков. В дельте Волги изучение личиночных форм гельминтов в моллюсках проводилась в широких масштабах. 315-й союзной гельминтологической экспедицией в 1959 г. было обследовано 7982 экз. моллюсков (Курочкин,

Судариков, 1962). Гинецинской и Добровольским (1962) исследовано 6261 экз. моллюсков. Сотрудниками и аспирантами Гельминтологической лаборатории АН СССР было обследовано 10 849 экз. моллюсков.

Несмотря на большой объем проведенных исследований, церкарии трематод рода *Echinochasmus* (от птиц) в моллюсках не были встречены, за исключением указанной выше находки Гинецинской и Добровольского (1964).

Нами были обследованы моллюски семи видов — *Limnaea stagnalis*, *Radix ovata*, *R. peregra*, *Physa fontinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Coretus corneus*, *Unio pictorum*. Моллюски собирались вблизи цапельных колоний и в култуках, где гнездятся поганки. В результате у *Bithynia tentaculata* были обнаружены церкарии двух видов, которых мы отнесли к роду *Echinochasmus*. Экстенсивность заражения битиний названными церкариями составляла 0,6%.

Кроме моллюсков, нами обследовались рыбы с целью выявления метацеркариев трематод рода *Echinochasmus*, так как мы предполагали, что заражение рыбоядных птиц этими трематодами осуществляется через рыб. Основное внимание уделялось обследованию жабер и мускулатуры рыб, преимущественно молоди. Эти исследования позволили нам обнаружить в тканях жабер многих видов рыб две формы метацеркариев рода *Echinochasmus*. Метацеркарии были найдены у шиповки (*Cobitis taenia*), у колюшки (*Pungitius platygaster*), у линя (*Tinca tinca*), у густеры (*Blicca bjoerkna*), воблы — (*Rutilus rutilus caspicus*), у красноперки (*Scardinius erythrophthalmus*), уклен (*Alburnus alburnus*), окуня (*Perca fluviatilis*) и у бычков (*Gobius kessleri* и *Neogobius melanostomus*). Было установлено, что в районе проведения работ поражение перечисленных видов рыб метацеркариями эхинохасмусов составляет более 80% при интенсивности инвазии 1—31 экз.

В целях получения половозрелых форм трематод мы скормили голубю жабры от спонтанно зараженных рыб. При вскрытии голубя на 4-й день в тонком кишечнике его был обнаружен один экземпляр неполовозрелого *Ech. coaxatus*. В результате этого предварительного опыта была установлена видовая принадлежность метацеркария.

Ниже мы приводим описание церкария и метацеркария, поскольку они в гельминтологической литературе отсутствуют.

ЦЕРКАРИИ *ECHINOCHASMUS COAXATUS*

(рис. 1)

Хозяин: *Bithynia tentaculata*.

Описание (по живому экземпляру, анестезированному раствором новокаина). Церкарии мелкие, с удлинённым овальным телом и хвостом, который, приблизительно в 1,5 раза длиннее тела. Общая длина церкарии равна 0,425 мм. Тело церкарии эллиптической формы, 0,169 мм длины и 0,060 мм максимальной ширины в средней части тела. На уровне фаринкса на теле заметно небольшое сужение. На поверхности тела не просматриваются ни шипиков, ни щетинок, адоральный диск отсутствует.

Субтерминальная ротовая присоска имеет размер 0,027×0,031 мм. По ее дорзальному краю расположены 12 отверстий протоков дистогенных желез. По внутреннему краю присоски располагаются 24—25 зубчиков. От дна ротовой присоски отходит небольшой фаринкс, имеющий размер 0,014×0,010 мм. Кишечные ветви не оформлены. Просвет фаринкса открывается в непарную, овальную полость. Брюшная присоска



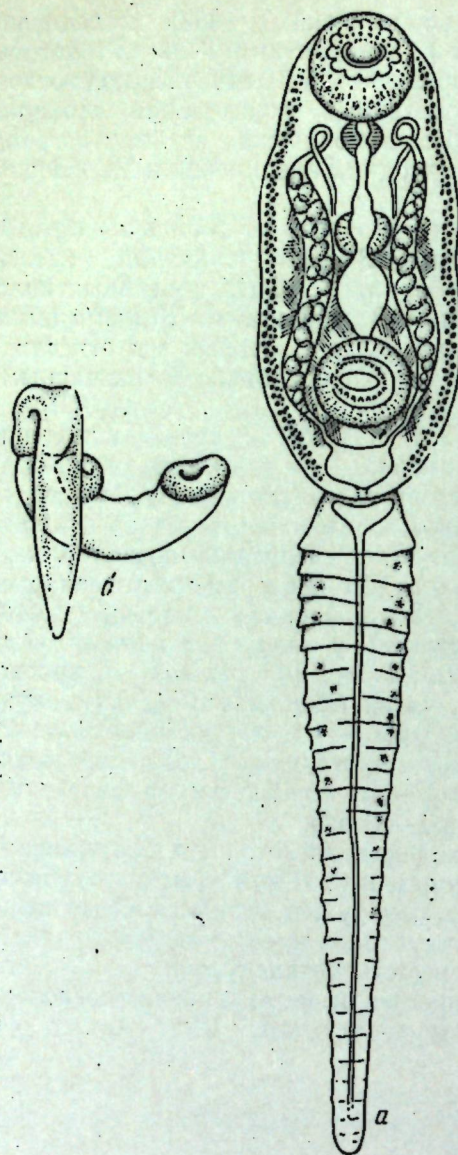


Рис. 1. Церкарий *Echinochasmus coxatus* Dietz, 1909

а — общий вид, вентрально; б — поза покоя (оригинал)

ска расположена в начале задней гребни длины тела и имеет размер  $0,031 \times 0,031$  мм.

Позади брюшной присоски заметен экскреторный пузырь с прозрачным содержимым и тонкими стенками. От латеральных сторон пузыря отходят тонкие экскреторные каналы, которые вскоре приобретают вид широких слабо извитых трубок, могущих достигать уровня фаринкса, где они резко сужаются, доходят до уровня заднего края ротовой присоски, а затем образуют петли и поворачивают в сторону заднего конца тела, теряясь вскоре в тканях тела. В расширенной части экскреторных каналов содержатся округлые или овальные известковые тельца, различные по величине. Наиболее крупные из них образовались путем слияния более мелких. Общее число известковых телец в каждом из каналов достигает 20—24, в том числе 15—17 крупных. Мерцательные клетки плохо заметны. Нам удалось обнаружить одну пару в области фаринкса, одну пару в экваториальной части тела и третью пару возле экскреторного пузыря. В теле церкария имеется несколько групп цистогенных желез. Одни из них в виде зернистого слоя, покрывают вентральную и дорзальную стороны тела церкария. Вдоль экскреторных каналов и в области, лежащей спереди от брюшной присоски, располагаются железы, секрет которых содержится в виде игольчатых кристаллов. Протоки желез не заметны.

Хвост 0,039 мм длины, расширен в проксимальной части. Начиная от середины по направлению к дистальному концу, он постепенно суживается. Хвост по бокам пальчатый. Эта пальчатость образуется за счет сокращения мышечных волокон, расположенных между латеральными краями хвоста. В проксимальной части хвоста имеется экскреторная полость, соединенная с экскреторным пузырем и являющаяся его прямым продолжением. От нее отходит тонкий экскреторный канал, протяженность которого нам проследить не удалось.

Индивидуальная изменчивость размеров тела и органов церкариев (по 25 экз.) приводится в таблице.

При движении церкарий плавают хвостом вперед, поднимаясь к поверхности воды, затем тело его складывается вдвое так, что присоски

Таблица

Размеры тела и органов церкариев *Ech. coxatus* (в мм)

| Признак                                                          | Макс. — мин.              | Среднее       |
|------------------------------------------------------------------|---------------------------|---------------|
| Тело . . . . .                                                   | 0,106—0,217 × 0,055—0,102 | 0,169 × 0,067 |
| Хвост . . . . .                                                  | 0,171—0,256 × 0,024—0,059 | 0,210 × 0,043 |
| Ротовая присоска . . . . .                                       | 0,024—0,035 × 0,024—0,035 | 0,029 × 0,029 |
| Брюшная присоска . . . . .                                       | 0,024—0,035 × 0,027—0,035 | 0,029 × 0,031 |
| Префаринкс . . . . .                                             | 0,004—0,008 × 0,004—0,008 | 0,006 × 0,006 |
| Фаринкс . . . . .                                                | 0,010—0,020 × 0,008—0,016 | 0,014 × 0,011 |
| Известковые тельца . . . . .                                     | 0,006—0,012 × 0,005—0,012 | 0,010 × 0,008 |
| Экскреторный пузырь . . . . .                                    | 0,016—0,031 × 0,012—0,033 | 0,025 × 0,022 |
| Расстояние от брюшной присоски до переднего конца тела . . . . . | 0,122—0,138               | 0,132         |

сближаются, и в таком виде хвостом кверху они медленно погружаются на дно сосуда и затем снова всплывают вверх. Такие движения привлекают внимание мальков рыб, которые охотно поедают церкариев.

#### МЕТАЦЕРКАРИИ *ECHINOCHASMUS COXATUS*

(рис. 2)

Через несколько секунд после заглатывания церкариев из-под жаберных крышек рыб вместе с током воды выбрасываются хвосты церкариев. Тело церкария оседает на жаберных лепестках, в ткани которых идет дальнейшее развитие трематод. У экспериментально зараженных рыб мы обнаруживали церкариев и на плавниках. От моллюсков *Bithynia tentaculata* нам удалось инвазировать мальков воблы, густеры, уклей и аквариумных рыб — гулли. Интенсивность инвазии достигала 141 экз.

Через пять дней с момента внедрения развивающийся метацеркарий заключен в тонкостенную цисту овальной формы, размеры которой 0,095—0,100 × 0,056—0,067 мм. Границы присосок слабо заметны. Известковые тельца имеют такую же форму, как у церкария. Цистогенные железы заметны. Вооружение брюшной присоски не просматривается. Тело молодого метацеркария почти не отличается от длины тела церкария.

Десятидневный метацеркарий имеет более толстую оболочку цисты по сравнению с пятидневным. Известковые тельца сохраняются. Контур присоски более четкий. Цистогенные железы не просматриваются. В этот период наблюдается закладка шипов адорального диска.

Через 15 дней после заражения тело метацеркария заметно увеличивается в длину, в то время как размер цисты остается прежним, вследствие чего тело метацеркария внутри цисты лежит сложенное вдвое, заполняя всю ее полость. Тело загнуто на вентральную сторону, в результате чего присоски сближены. Формирование адорального диска не закончено.

Развитие метацеркария заканчивается на 21-е сутки. После этого срока внешне никаких морфологических изменений не наблюдается. К этому моменту размеры цист остаются почти без изменений, 0,089—0,100 × 0,061—0,067 мм. Метацеркарий, выделенный из цисты размером 0,089 × 0,056 мм, достигает длины 0,095 мм и 0,061 мм ширины. Вокруг



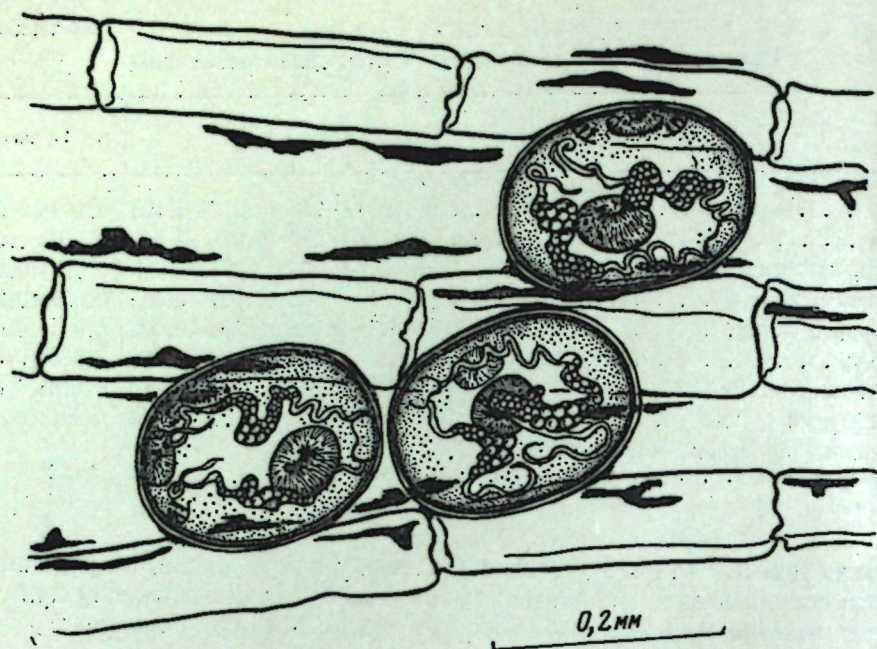


Рис. 2. Метацеркарий *Ech. coxatus* на хвостовом плавнике густеры (оригинал)

ротовой присоски метацеркария сформирован адоральный диск, вооруженный 24 шипами, расположенными в один ряд с четким дорзальным интервалом.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дубинины В. Б. и М. Н. 1940. Паразиты колониальных птиц Астраханского заповедника.— Труды Астраханск. Гос. заповедника, 3.
- Гингеевская Т. А. 1952. Паразиты пастушковых птиц и поганок Астраханского заповедника.— Труды Лен. об-ва естествоиспытателей, 71 (4).
- Гингеевская Т. А., Добровольский А. А. 1964. К фауне личинок трематод моллюсков дельты Волги. Част. 2. Эхиностоматидные церкарии (сем. *Echinostomatidae*).— Труды Астраханск. Гос. заповедника, вып. IX.
- Жуков Е. В. 1956. Материалы по паразитофауне хищных птиц.— Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 16.
- Заблоцкий В. И. 1962. Материалы к гельминтофауне хищных птиц побережий Каспийского моря.— Труды Астраханск. Гос. заповедника, вып. VI.
- Курочкин Ю. В., Судариков В. Е. 1962. Работы 315-й Союзной гельминтологической экспедиции.— Труды Астраханск. Гос. заповедника, вып. VI.

Д. П. КОЗЛОВ

#### К ИЗУЧЕНИЮ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ БАСЕЙНА Р. ПЕЧОРЫ

Эпидемиологическое и эпизоотологическое значение хищных млекопитающих в распространении гельминтозов среди сельского и охотничьего населения, а также среди домашних и промысловых животных известно давно. Зарегистрированы многочисленные случаи заболевания людей эхинококкозом, альвеококкозом, трихинеллезом. Поэтому материалы настоящей статьи представляют интерес не только с теоретической точки зрения, но и с практической. Гельминтофауна животных этой группы на обширной территории бассейна р. Печоры (Коми АССР и Ненецкий национальный округ) ранее почти никем не изучалась. Имеется всего лишь одна работа (Раевская, 1936), в которой сообщается о копрологическом исследовании 10 оленегонных ласк из Большеземельской и Малоземельской тундры. У них автором обнаружены *Taenia hydatigena*, *T. krabbei*, *T. pisiformis* и *Echinococcus granulosus*.

Материалом для настоящей статьи послужили собственные сборы гельминтов от хищных млекопитающих, добытых зимой 1966—1967 г. в бассейне р. Печоры и частично на побережье Карского моря. Животные для вскрытия добывались в 5 пунктах: в окрестностях дер. Подчерье (вскрыто 23 экз.), пос. Усть-Уса (вскрыто 30 экз.), города Нарьян-Мара (вскрыто 76 экз.), поселков Амдермы (вскрыто 14 экз.) и Усть-Кары (вскрыто 40 экз.). Нередко дикие животные добывались за 100 и более километров от указанных пунктов. Всего методом полных гельминтологических вскрытий исследовано 169 экз. хищных млекопитающих; методом порционных вскрытий — 14 диких песцов из окрестностей Амдермы (10 из них были без кишечника или без желудка и кишечника). Сведения о количестве вскрытых животных и общей их зараженности гельминтами отдельных классов представлены в табл. 1. Перечень найденных гельминтов в систематическом порядке и число зараженных ими животных приведены в табл. 2. Всего у обследованных хищных млекопитающих найдено 28 видов паразитических червей.

#### ТРЕМАТОДЫ

Из трематод у хищных млекопитающих в бассейне р. Печоры встречаются только два вида — *Opisthorchis felineus* и *Alaria alata* (табл. 2). Обе формы паразитических червей в условиях европейского крайнего севера встречаются очень редко.

*Opisthorchis felineus*. В районе обследования трематоды этого вида отмечаются впервые. Интересно, что за Уральским хребтом, на этой же широте, в районе г. Салехарда, расположенного на Оби, эти паразиты встречаются весьма часто у хищных животных и человека. По данным Жакина (1952), в бассейне Печоры отсутствуют моллюски вида *Bithinia*



Таблица 1

Зараженность исследованных животных гельминтами отдельных классов

| Животное                                  | Вскрыто  |          |            |         |           | Заражено  |            |          |            |         |           |                |          |          |            | Всего   |          |           |            |         |           |           |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|-------------------------------------------|----------|----------|------------|---------|-----------|-----------|------------|----------|------------|---------|-----------|----------------|----------|----------|------------|---------|----------|-----------|------------|---------|-----------|-----------|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
|                                           | Подчерье | Усть-Уса | Нарьян-Мур | Амдерма | Усть-Кара | Trematoda |            | Cestoda  |            |         |           | Acanthocephala | Nematoda |          |            |         | Подчерье | Усть-Кара | Нарьян-Мур | Амдерма | Усть-Кара |           |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|                                           |          |          |            |         |           | Подчерье  | Нарьян-Мур | Подчерье | Нарьян-Мур | Амдерма | Усть-Кара |                | Подчерье | Усть-Уса | Нарьян-Мур | Амдерма |          |           |            |         |           | Усть-Кара |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| Собака домашняя — <i>Canis familiaris</i> | 6        |          | 8          |         |           | 2         |            | 3        | 5          |         |           | 1              |          |          |            | 4       |          | 7         |            |         |           |           |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |  |

*leachi* — промежуточного хозяина этого паразита. Это объясняет благополучие указанного района в отношении описторхоза (хотя видовой состав рыб — дополнительных хозяев *O. felineus* в Печоре не менее разнообразен, чем в Оби). Отмеченный нами факт обнаружения *O. felineus* у песка, добытого в районе Нарьян-Мара, является следствием заноса паразита дефинитивным хозяином с р. Оби.

*Alaria alata*. Эти трематоды в бассейне р. Печоры были найдены у 2 собак и 1 дикой лисицы, добытых в окрестностях дер. Подчерье и у 1 дикой лисицы, добытой в районе Нарьян-Мара. В обследованных районах паразит встречается редко (табл. 2). Причины редкой встречаемости *A. alata* кроются в особенностях ее биологии (Судариков, 1960). Оказывается, что из 4 видов моллюсков (*Planorbis vortex*, *P. marginatus*, *P. septenegyriatus* и *P. planorbis*), указанных в качестве промежуточных хозяев этой трематоды в бассейне Печоры отсутствует только *P. septenegyriatus*. Стало быть, круг промежуточных хозяев вполне достаточен для нормального существования вида. Однако круг дополнительных хозяев здесь весьма ограничен. Из 6 видов бесхвостых амфибий (*Bufo viridis*, *Rana esculanta*, *R. ridibunda*, *R. temporaria*, *R. terrestris* и *Pelobates fuscus*), зарегистрированных для *A. alata* в качестве дополнительных хозяев, в бассейне Печоры имеется только *Rana terrestris*. Вероятно, последнее обстоятельство и лимитирует распространение паразитических червей этого вида на указанной территории.

### ЦЕСТОДЫ

Гельминты этого класса у хищных млекопитающих встречаются очень часто. Их обнаружено 11 видов. Наибольший интерес среди них представляют *Echinococcus granulosus* и *Tetratirotaenia* sp.

#### *Echinococcus granulosus*.

Эти цестоды найдены у 13 серебристо-черных лисиц (из 24), полученных с зверофермы, расположенной на окраине г. Нарьян-Мара. Интенсивность: 5, 7, 10, 15, 28, 30, 40, 43 экз., у двух серебристо-черных лисиц — по 4 экз. и у трех по 1 экз. Интересно отметить, что ни в одном случае нам не удалось обнаружить цестод, достигших половой зрелости. В этом отношении наши данные вполне согласуются с результатами работ Матова и Янчева (1950), Носика (1954), Каденаци (1959) и других исследователей, утверждавших на основании своих экспериментов, что в организме лисиц как неспецифичных хозяев *E. granulosus* половой зрелости не достигает. Более поздние сведения, появившиеся в литературе (Горина, 1959; Муминов, 1962; Malczewski, 1961), опровергают выводы своих предшественников. Поскольку этот вопрос до последнего времени еще не является окончательно решенным, мы полагаем, что приведенные выше данные могут в какой-то мере способствовать его разрешению. Нами также установлено, что из 20 исследованных голубых песцов, содержащихся на этой ферме и кормившихся теми же кормами, что и серебристо-черные лисицы (установлено по рационам) *E. granulosus* ни в одном случае не были обнаружены.

#### *Tetratirotaenia* sp. Kozlov

В коллекции гельминтов, собранной от диких песцов Ненецкого национального округа, обнаружены цестоды семейства *Taeniidae*, похожие по форме крючьев на *Tetratirotaenia polyacantha* (Leuckart, 1856)



Сведения о зараженности гелиминтами исследованных животных

| Гельминт                                          | Собака        |                | Лисица дикая  |                | Лисица со-<br>робристо-<br>черная | Песец дикий    |                         |                | Кошка домаш-<br>няя |                | Куни-<br>ца   | Горностай     | Росо-<br>маха |
|---------------------------------------------------|---------------|----------------|---------------|----------------|-----------------------------------|----------------|-------------------------|----------------|---------------------|----------------|---------------|---------------|---------------|
|                                                   | Под-<br>черье | Нарьян-<br>Мар | Под-<br>черье | Нарьян-<br>Мар | Усть-<br>Уса                      | Нарьян-<br>Мар | Усть-<br>Кара-<br>тайка | Нарьян-<br>Мар | Под-<br>черье       | Нарьян-<br>Мар | Под-<br>черье | Под-<br>черье | Под-<br>черье |
| <i>Opisthorchis felineus</i> (Rivolta, 1884)      |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Alaria alata</i> Goeze, 1782                   | 2*            |                | 1             | 1              |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Diphyllobothrium</i> sp.                       | 1-3           | 2              | 1180          | 61             |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Taenia crassiceps</i> Zeder, 1800              |               | 1-2            |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>T. krabbei</i> Moniez, 1879                    | 3             | 3              | 1             |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>T. parenchymatosa</i> Puchmenkov, 1945         | 1-5           | 1              |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>T. tenuicollis</i> Rudolphi, 1819              |               | 2              |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Hydatigera hyperborea</i> (Listow, 1905)       |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| Abuladse, 1964                                    |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>H. taeniaformis</i> Batsch., 1785              |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Tetralitoaenia</i> sp.                         |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Echinococcus granulosus</i> Batsch, 1786       |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |
| <i>Alveococcus multifolcularis</i> Abuladse, 1960 |               |                |               |                |                                   |                |                         |                |                     |                |               |               |               |

|                                                                           |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
|---------------------------------------------------------------------------|---|---|---|---|--|--|--|--|--|--|--|--|--|
| <i>Mesocostoides lineatus</i> Goeze, 1872                                 |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Corynosoma semerme</i> (Frossell, 1904)                                |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| Lühe, 1905                                                                |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Thominox aenophilus</i> (Creplin, 1839)                                |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Trichinella spiralis</i> (Owen, 1835)                                  |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Soboliphyme</i> sp.                                                    |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Uncinaria stenocephala</i> (Railliet, 1884)                            |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| Railliet, 1885                                                            |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Molineus patens</i> (Duj., 1845) Petrov, 1928                          | 1 | 1 | 1 | 1 |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| 17                                                                        |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Crenosoma petrowi</i> Marosow, 1939                                    |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>C. vulpis</i> (Duj., 1874)                                             |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Skrjabinigilius nascicola</i> (Leuckart, 1845) Petrov, 1927            |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Toxocara canis</i> (Werner, 1782) Stiles, 1905                         |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>T. mystax</i> (Zeder, 1800) Stiles, 1907                               |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Ascaris columnaris</i> Leidy, 1856                                     |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Toxascaris leonina</i> Linstow, 1902                                   |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Spirocerca arctica</i> Petrov, 1927                                    |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |
| <i>Cylicospirura skrjabini</i> Kozlov, Owsju-<br>kova et Radkewitch, 1964 |   |   |   |   |  |  |  |  |  |  |  |  |  |

\* В числителе — число зараженных животных, в знаменателе — интенсивность инвазии.



Abuladse, 1964. Они найдены у 40 животных из 70 вскрытых, интенсивность 1—324 экз. В подавляющем большинстве случаев нам попадались дестробирированные цестоды; значительно реже — с 5—10 передними незрелыми члениками, ширина которых превышала длину. Отсутствие гермафродитных и зрелых члеников затрудняет определение найденных цестод до вида.

Мы воздерживаемся отнести их к виду *T. polyacantha*, несмотря на кажущееся внешнее сходство больших и малых крючьев у обеих форм цестод по причинам, которые будут указаны ниже. Приводим описание найденных форм цестод.

Сколекс достигает небольших размеров, его ширина колеблется от 0,64 до 0,72 мм. На нем располагаются 4 слегка выступающие округлые присоски диаметром от 0,22 до 0,32 мм. Хоботок диаметром 0,44—0,51 мм, вооружен 46—68 хитиновыми крючьями, расположенными в два ряда (рис. 1, а). Крючья первого ряда (большие) выпадают быстрее, чем крючья второго ряда (малые). Нередко приходилось наблюдать, когда на хоботке полностью отсутствуют большие крючья и сохраняются все малые. Крючья первого ряда 0,188—0,201 мм длины и имеют слабо изогнутое острое лезвие. Рукоятка в месте соединения с лезвием образует тупой угол в 150—155°. Рукоятка короче лезвия или равна ему. Корневой отросток больших крючьев имеет форму тупого конуса, нередко грибовидно свисающего над основанием лезвия. Крючья второго ряда 0,135—0,142 мм длины имеют слабо изогнутые лезвия. Рукоятка незначительных размеров, загнута в противоположную сторону от раздвоенного корневого отростка. Отношение длины малых крючьев к длине больших 0,7 : 1.

Сравнивая строение сколекса цестод, обнаруженных нами у песцов в Ненецком национальном округе с таковым цестод *T. polyacantha*, описанным в литературе (Абуладзе, 1964) и по материалу (рис. 1, б) от лисиц Красноярского края, хранящегося в музее Всесоюзного института гельминтологии им. К. И. Скрябина, мы нашли следующие отличительные признаки:

1. У *T. polyacantha* хоботок вооружен 62—64 крючьями, у *Tetratirotaenia* sp. — 46—48.

2. У *T. polyacantha* рукоятка больших крючьев длиннее лезвия или равна ей, у *Tetratirotaenia* sp. рукоятка короче лезвия, реже по длине равна ей.

3. Угол, образуемый рукояткой в точке ее соединения с лезвием, у *T. polyacantha* более тупой, чем у *Tetratirotaenia* sp.

4. Корневые отростки больших и малых крючьев у *Tetratirotaenia* sp. массивнее, чем у *T. polyacantha*.

5. Отношение длины малых крючьев к длине больших у *T. polyacantha* 0,61—0,63 : 1, а у *Tetratirotaenia* sp. 0,7 : 1.

Вероятно, найденная нами форма цестод в личиночной и имагинальной стадиях регистрировалась ранее Шиллер (Schiller, 1953) (рис. 1, в) и Раушем (Rausch, 1959) (рис. 1, г) на Аляске. Они также отметили некоторые морфологические отличия в строении крючьев, но идентифицировали их с *T. polyacantha*. Абуладзе (1964), рассматривая этот вопрос, высказал сомнение о принадлежности обнаруженных ими цестод к виду *T. polyacantha*.

Шиллер (1953) при вскрытии на Аляске мышевидных грызунов нашла у одной полевки *Microtus oeconomus operarius* 47 экз. ларвоцист, содержащих в себе сколексы такого же строения, что и описанные нами *Tetratirotaenia* sp. Сколексы были вооружены 44—48 крючьями. Длина крючьев первого ряда 0,21 мм, второго — 0,140—0,155 мм. Подробного

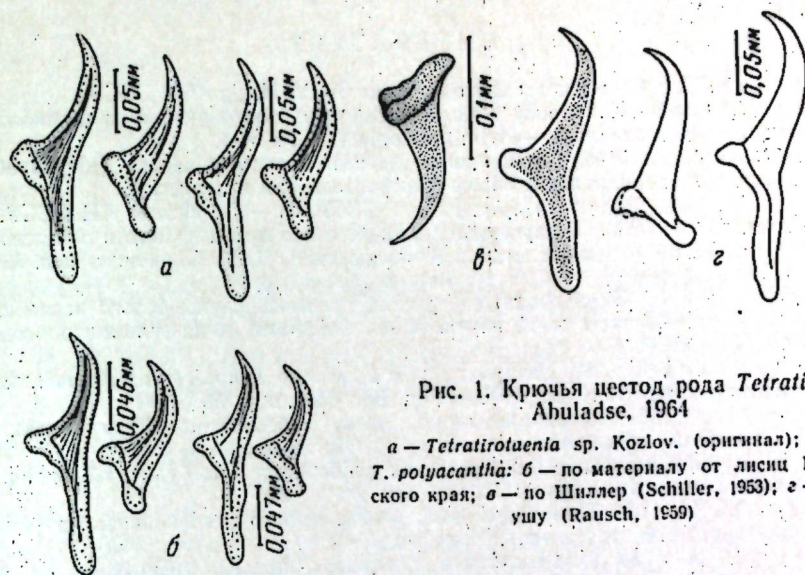


Рис. 1. Крючья цестод рода *Tetratirotaenia* Abuladse, 1964

а — *Tetratirotaenia* sp. Kozlov. (оригинал); б, в, г — *T. polyacantha*: б — по материалу от лисиц Красноярского края; в — по Шиллер (Schiller, 1953); г — по Раушу (Rausch, 1959)

описания строения крючьев автор в статье не дает, но приводит их рисунок. (Если учесть, что средняя длина малых крючьев равна 0,147 мм, то соотношение их длины к длине больших крючьев будет 0,7 : 1.)

Вероятно, ту же форму цестод от песцов, лисиц и собак на Аляске обнаружил Рауш (1959). По данным этого автора, сколекс у этих паразитов был вооружен 44—50 крючьями. Средняя длина больших крючьев 0,21 мм, малых — 0,147 мм. От обычных форм *T. polyacantha* найденные Раушем цестоды отличались меньшим количеством семенников (200 против 400—600) и большим количеством боковых ответвлений от общего ствола матки (12—16 против 8—10). В той же работе Рауша сообщается об обнаружении у леммингов ларвоцист, свернутый сколекс которых имел такое же строение, как и у экземпляров, найденных у окончательных хозяев.

В большинстве исследований по распространению *T. polyacantha* у животных семейства *Canidae* на территории СССР указывается, что эта цестода встречается, главным образом, в центральных и южных районах нашей страны. Только в трех работах сообщается об обнаружении *T. polyacantha* у животных этой группы на севере: Дубницкий (1946) зарегистрировал этот вид у 1 красной лисицы в Архангельской обл., Лужков (1962) нашел их у 102 белых песцов из 118, исследованных на Ямале, и Овсякова (1961) зарегистрировала этих паразитов у 2 белых песцов из 35 исследованных на Чукотке. Вполне возможно, что Дубницкий, Лужков, Овсякова имели в своем материале тех же цестод, что были в наших сборах, а также Шиллер (1953) и Рауша (1959).

Анализируя приведенные выше литературные и собственные данные, необходимо отметить, что в условиях крайнего севера существует особая форма цестод, отличающаяся рядом признаков от обычной *T. polyacantha*.

Для окончательного решения этого вопроса необходимо детальное изучение биологического цикла этой формы цестод.



## ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. И. 1964. «Основы цестодологии», т. IV. Изд-во АН СССР.
- Горина Н. С. 1959. К вопросу о роли лисиц в эпизоотологии и эпидемиологии однокаме́рного эхинококкоза. — *Helminthologia*, t. I, № 1—4.
- Дубинский А. А. 1946. Главнейшие цестоды лисицы и песцов (дифиллоботриоз, мезоцестодоз, дипилидиоз и тениоз пизиформный). Канд. дисс. М.
- Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных вод СССР. М.—Л. Изд-во АН СССР.
- Каденацин А. Н. 1959. К изучению эхинококкоза у лисиц и волков в Омской области. — Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К. И. Скрыбина, вып. 1. Изд-во АН СССР.
- Лужков А. Д. 1962. Экологическое изучение гельминтофауны белого песка на полуострове Ямал. — Тезисы докл. научн. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. II. Изд-во АН СССР.
- Матов К., Янчев Я. 1950. Развиват ли се нормално *Echinococcus granulosus* в червата на лисица та (*Canis vulpes*)? — Год. Вет. Мед. орт., 26.
- Муминов П. Х. 1962. К гельминтофауне лисиц Узбекистана. — Тезисы докл. научн. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. II. Изд-во АН СССР.
- Носик А. Ф. 1954. Изучение биологических особенностей возбудителей эхинококкоза домашних животных. — Труды Харьк. вет. ин-та, 22.
- Овсякова Н. И. 1961. Природный очаг альвеолярного эхинококкоза на Чукотке. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 2.
- Раевская З. А. 1936. О важнейших глистных инвазиях ненецких оленегонных лаек. — Сов. ветерин., № 5.
- Судариков В. Е. 1960. Подотряд *Strigeata* La Rue, 1926. В кн. К. И. Скрыбина «Трематоды животных и человека», том. 18. Изд-во АН СССР.
- Malczewski A. 1961. The role of the silver foxes in the spreading of echinococcosis. — *Acta Parasitol. polon.*, 9.
- Rausch R. 1959. Studies on the helminth fauna of Alaska. XXXV. On the identity of certain cestodes (*Taeniidae*) from foxes. — *Proc. Helm. Soc. Wash.*, 26, 2.
- Schiller L. 1953. Studies on the helminth fauna of Alaska. XV. Some notes on the *Cysticercus* of *Taenia polyacantha* Leuckart, 1856 from a vole (*Microtus oeconomus operarius*). — *J. Parasitol.*, 39, 3.

Т. А. КРАСНОЛОВА

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВО ИДЕНТИЧНОСТИ  
РОДОВ *PROSTHOOGONIMUS* LÜHE, 1899  
И *SCHISTOOGONIMUS* (BRAUN, 1901) LÜHE, 1909  
(TREMATODA: PROSTHOOGONIMIDAE)

В 1901 г. Брауном (Braun, 1901) в роде *Prosthogonimus* был описан новый вид *P. rarus* по экземплярам трематод из фабричной сумки *Anas boschas* (= *A. platyrhynchos*) и *Fulica atra* (рис. 1). От трех ранее описанных видов этого рода *P. ovatus* (Rudolphi, 1803), *P. cuneatus* (Rudolphi, 1809) и *P. pellucidus* (Linslow, 1873) новый вид отличался топографией матки и положением половых отверстий. У вида *P. rarus* петли матки располагались как позади, так и впереди брюшной присоски, а в задней части тела матка занимала интерцекальное положение. Половые отверстия, мужское и женское, располагались на значительном расстоянии друг от друга, в то время как у остальных видов этого рода половые отверстия открываются рядом сбоку от ротовой присоски.

Люе (цит. по Скрыбину, 1961) на основании вышеперечисленных признаков для описанного Брауном вида создает новый род *Schistogonimus* (Braun, 1901) Lühe, 1909. С 1909 г. и по настоящее время в пределах этого рода существует лишь один вид *Sch. rarus*, обнаруженный преимущественно у представителей отряда гусиных — *Anseriformes*. Сведения по биологии этого вида в литературе отсутствовали.

Первоначально целью нашей экспериментальной работы являлось изучение цикла развития трематоды *Sch. rarus*. Однако на основании полученного материала оказалось возможным пересмотреть систематическое положение трематод этого вида, а род *Schistogonimus* перевести в синоним рода *Prosthogonimus*.

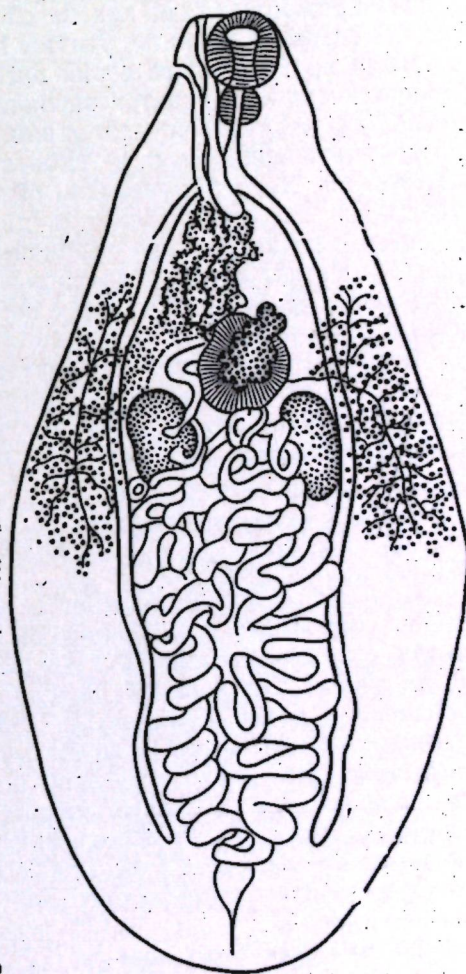


Рис. 1. Общий вид *P. rarus*, дорзально, по типовому экземпляру из Берлинской коллекции (по Braun, 1909).



## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящего сообщения послужили эксперименты, проведенные нами в Латвийской ССР (оз. Энгуре) в период с 1962 по 1966 гг. Кроме того, нами использованы материалы по трематодам рода *Schistogonimus*, любезно предоставленные нам В. К. Михельсон, которая проводила ранее в этом же районе гельминтофаунистические обследования птиц (Михельсон, 1965).

В наших экспериментах было использовано 35 стерильных животных различных видов: 5 домашних цыплят — *Gallus gallus dom.*, juv., 10 галок — *Coloeus monedula*, juv., 15 домашних утят — *Anas platyrhynchos dom.*, juv. и 5 диких утят красноголового нырка — *Aythya ferina*, juv. Птенцы домашних птиц были получены нами с инкубаторной станции, дикие птицы были выращены в лабораторных условиях из яиц, собранных в гнездах за сутки до вылупления из них птенцов. Кроме того, для получения трематод семейства *Prosthogonimidae* от спонтанно зараженных птиц было вскрыто 10 ворон *Corvus corone* и 30 молодых утят различных видов: красноголового нырка — *Aythya ferina* (18 экз.), хохлатой чернети — *A. fuligula* (5 экз.), чирков-свистунков — *Anas crecca* (4 экз.), чирков-трескунков — *A. querquedula* (3 экз.).

Во всех опытах точно учитывался возраст птиц, в том числе и спонтанно зараженных, так как на оз. Энгуре ежегодно проводится массовое кольцевание птенцов утиных птиц, вылупляющихся из яиц.

Было проведено две серии экспериментов. Первая серия опытов по трансплантации паразитов различного возраста от одних дефинитивных хозяев другим, вторая — по заражению различных видов дефинитивных хозяев метацеркариями из спонтанно зараженных имаго стрекоз *Cordulia aenea*. Экспериментально была установлена принадлежность метацеркарий из этих стрекоз к двум видам: *P. ovatus* и *P. cuneatus*. В опытах по заражению различных хозяев использовались метацеркарии *P. ovatus*, которые вводились птицам пипеткой с водой *per os* в количестве 50 штук. В опытах по трансплантации паразиты вводились также пипеткой с небольшим количеством воды *per anus*.

Весь экспериментальный материал изучался в живом виде или на временных препаратах. При изготовлении временных препаратов трематоды помещались в молочную кислоту с глицерином, а для окрашивания добавлялся уксуснокислый кармин.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

При обследовании пойманных в природе 20 молодых утят различных видов (см. выше) в фабричной сумке их было обнаружено большое число трематод различного возраста, принадлежащих к двум видам: *P. anatinus* и *Sch. rarus*. Зараженность утиных птиц этими видами была отмечена и ранее (Михельсон, 1965). Наряду с трематодами видовой принадлежности которых не вызывала сомнений, в фабричной сумке некоторых утят было встречено большое число молодых трематод, по своим размерам соответствующих эксцистированным метацеркариям трематод семейства *Prosthogonimidae*, и которые по различию в морфологии могли быть отнесены к двум видам. Считаю целесообразным привести их описания, предварительно обозначив их как форму «а» и форму «б» (рис. 2).

**Формы «а».** Тело впереди суженное, кзади расширяется, образуя посередине заднего конца тела довольно характерную выемку. Длина

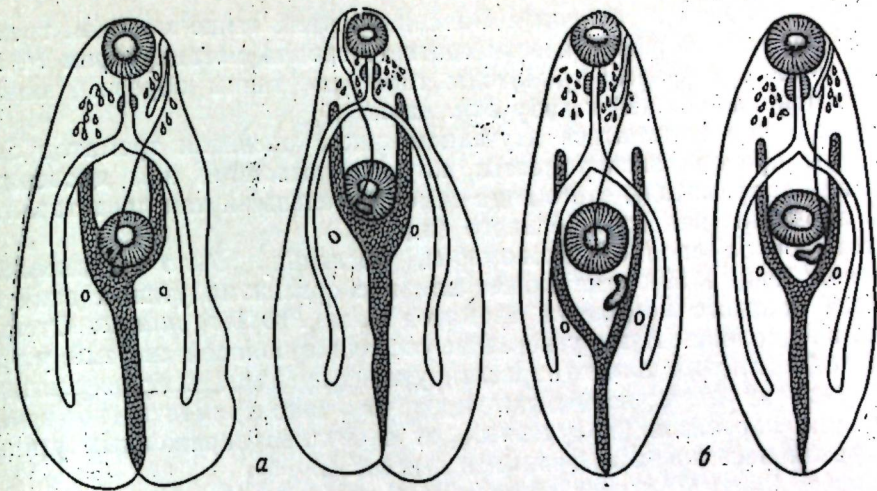


Рис. 2. Молодые трематоды семейства *Prosthogonimidae* из фабричной сумки спонтанно зараженных утят (форма а = *P. ovatus*, форма б = *P. cuneatus*) (оригинал)

тела 1,148 мм, ширина 0,492 мм. Присоски почти одинакового диаметра: ротовая — 0,152 мм, брюшная — 0,159 мм. Расстояние между присосками 0,369 мм. Обе присоски в отличие от молодых форм типа «б» более сближены и располагаются, как правило, в передней части тела. На живых экземплярах заметна предглотка. Глотка круглая, почти в два раза меньше ротовой присоски, имеет в диаметре 0,082 мм. По обоим сторонам глотки видны железы. Отходящий от глотки сравнительно короткий пищевод бифурцирует на две кишечные ветви, простирающиеся латерально вдоль тела и заканчивающиеся на незначительном расстоянии от заднего конца тела. Отчетливо заметен экскреторный пузырь Y-образной формы. Семенники у молодых форм равные, округлые, 0,041 мм в диаметре. Яичник закладывается дорзально на уровне брюшной присоски (признак характерный для марит *P. ovatus* и *Sch. rarus*). Матка без яиц. Половые отверстия расположены рядом.

**Формы «б».** Форма тела продолговато-овальная. Длина тела 1,353 мм при ширине на уровне брюшной присоски 0,492 мм. Брюшная присоска немного больше ротовой. Диаметр ротовой присоски 0,164 мм, брюшной — 0,184 мм. Глотка округлая, 0,095 мм. По обоим сторонам глотки видны железы. Строение кишечника аналогично таковому формам «а». Экскреторный пузырь Y-образной формы. Равные, округлой формы семенники, имеют диаметр 0,0205 мм. Яичник закладывается ниже брюшной присоски (как у вида *P. cuneatus*). Бурса цирруса и женское половое отверстие открываются рядом.

Учитывая зараженность утиных птиц оз. Энгуре только двумя видами трематод семейства *Prosthogonimidae*, *P. anatinus* и *Sch. rarus*, реальным было предположить, что обнаруженные нами молодые трематоды, описанные выше, также принадлежали этим двум видам. Для проверки этого предположения часть молодых утят (10 экз.), пойманных в природе одновременно с обследованными утятами, содержалась в неволе около 40 дней. При вскрытии этих утят в фабричной сумке были обнаружены типичные экземпляры двух видов: *P. anatinus* и *Sch. rarus*. Таким образом, можно было считать, что молодые формы трематод принадлежали этим двум видам.

Нашими ранними опытами (Краснолобова, 1959, 1968) было показано, что трематоды, относимые к виду *P. anatinus*, представляют собой



модификацию вида *P. cuneatus*. Описанная нами выше молодая трематода формы «б» морфологически соответствовала метацеркарии *P. cuneatus*. Молодую форму трематоды типа «а», таким образом, можно считать принадлежащей к виду *Sch. rarus*.

Прежде чем заниматься изучением цикла развития трематод *Sch. rarus*, мы провели эксперименты, которые позволили нам проверить, являются ли трематоды этого вида самостоятельными или представляют собой вариацию какого-либо иного вида.

Этот вопрос вполне закономерен, поскольку было установлено (Краснолобова, 1959) угнетающее влияние организма утиных птиц на развитие полового комплекса трематод рода *Prosthogonimus*. Отсюда можно предположить, что угнетенное состояние половой системы у трематод рода *Schistogonimus* (паразитирующих преимущественно у утиных птиц) зависит от хозяев. Были проведены эксперименты по трансплантации паразитов, полученных от спонтанно зараженных утиных птиц, различного возраста галкам и цыплятам.

Опыт 1. Галке (*Coloeus monedula*) в возрасте 40 дней пересажено через анальное отверстие 12 экз. молодых трематод, описанных нами под формой «а» — *Sch. rarus*, добытых из 4 спонтанно зараженных нырков трехнедельного возраста. При вскрытии галки на 10-е сутки после пересадки ей паразитов в ее фабрициевой сумке было обнаружено 10 экз. *P. ovatus*. Приживаемость 83%.

Опыт 2. (рис. 3). Галке (juv., 40 дней) в анальное отверстие ввели 6 экз. *Sch. rarus* разного возраста, взятых из одного спонтанно зараженного нырка. В течение часа после трансплантации паразитов при обследовании кала наблюдалось отхождение двух почти взрослых экземпляров. При вскрытии галки на 15-й день в фабрициевой сумке обнаружено 2 экз. трематод, которые по своим размерам и морфологии были сходны друг с другом, однако у 1 экз. половые отверстия открывались рядом, а у другого на незначительном расстоянии, тем не менее их вернее было отнести к виду *P. ovatus*, чем к *Sch. rarus*.

Опыт 3. Цыпленку (*Gallus gallus dom.*) в возрасте 15 дней пересажено через анальное отверстие 30 экз. молодых трематод, соответствующих форме «а» — *Sch. rarus*, добытых из 10 спонтанно зараженных нырков месячного возраста. При вскрытии цыпленка на 15-е сутки после пересадки в фабрициевой сумке было обнаружено 7 экз. *P. ovatus*. Приживаемость 23%.

Опыт 4. (рис. 4). Цыпленку (juv., 30 дней) было пересажено 6 довольно развитых экземпляров *Sch. rarus* из одного спонтанно зараженного нырка. При вскрытии цыпленка на 6-е сутки после пересадки в фабрициевой сумке было обнаружено 4 экз. трематод, которые нельзя было отнести ни к типичным экземплярам *P. ovatus*, ни к экземплярам *Sch. rarus*, так как они представляли собой переходные формы (незавершенный эксперимент).

Предварительный анализ результатов вышеприведенных экспериментов позволяет, с некоторыми оговорками (опыт 2), сделать вывод об идентичности трематод видов *P. ovatus* и *Sch. rarus* и рассматривать последнего как атипичную форму *P. ovatus*.

При проверке этого предположения нами были проведены дополнительные эксперименты. При их постановке мы исходили из следующих соображений. Если наш вывод об идентичности трематод видов *P. ovatus* и *Sch. rarus* правилен, то при заражении метацеркариями *P. ovatus* галок (типичного хозяина этого вида) мы должны получить типичные экземпляры трематод *P. ovatus*, а при заражении утят идентичными метацеркариями — трематод, аналогичных *Sch. rarus*. Если же эти виды

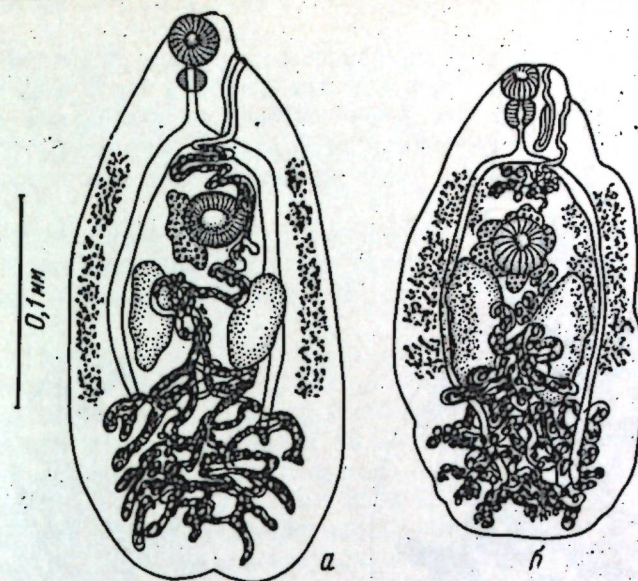


Рис. 3. Трематоды, развившиеся в результате трансплантации шистогонимусов, взятых из спонтанно зараженного нырка, галкам разного возраста  
а — половые отверстия рядом; б — половые отверстия на расстоянии (оригинал)

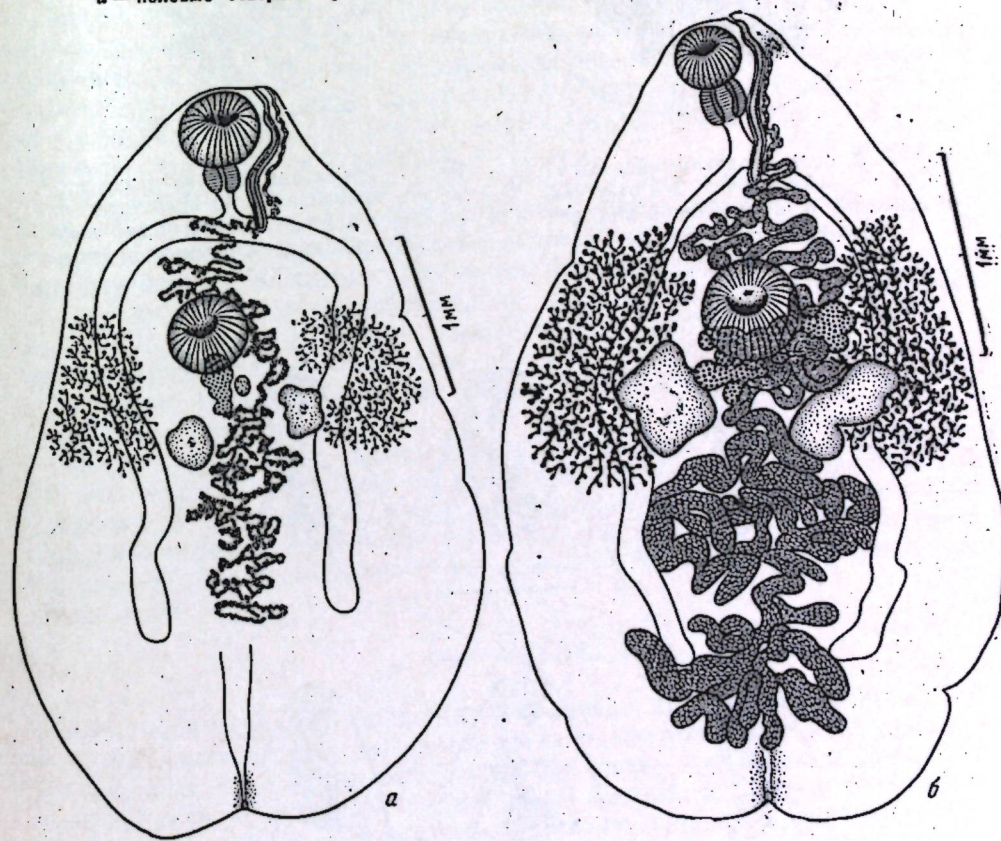


Рис. 4. Результаты трансплантации цыпленку *Sch. rarus* от спонтанно зараженного утенка

а — экземпляр до пересадки, общий вид, вентрально; б — экземпляр через 6 дней после пересадки в цыпленка, общий вид, вентрально (оригинал)



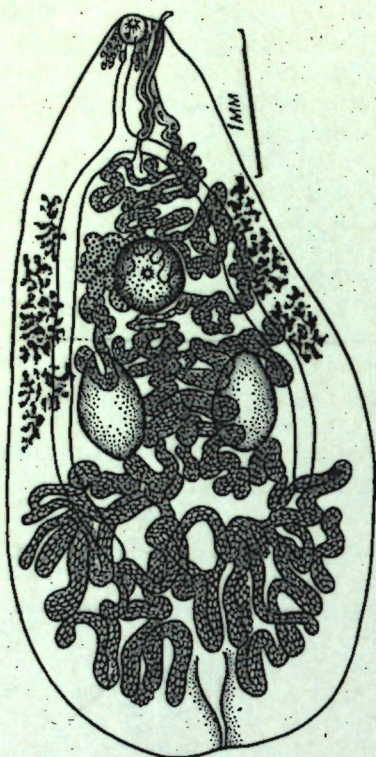


Рис. 5. *P. ovalus*, развившийся в галке после двойной пересадки от утенка к цыпленку и галке. Общий вид, вентрально (оригинал)

Рис. 7. Трематоды, развившиеся после их трансплантации цыплятам от экспериментально зараженных нырков. Общий вид, вентрально (оригинал)

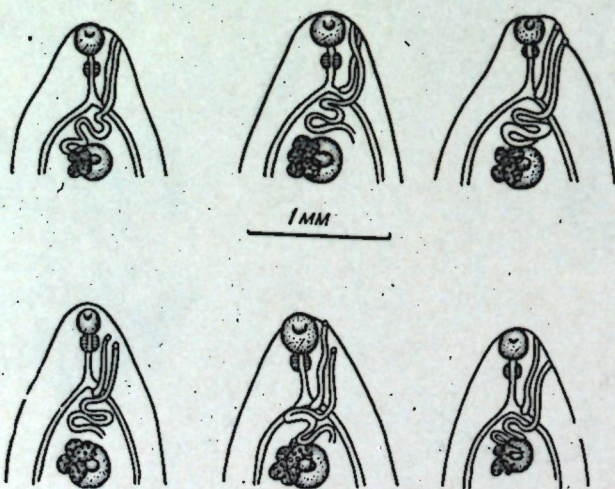


Рис. 6. Схема расположения половых отверстий у трематод после трансплантации их цыпленку от экспериментально зараженных нырков

являются самостоятельными, то метацеркарии вида *P. ovalus* не должны развиваться в утиных птицах, так как этот вид трематод несвойствен этим птицам и в районе оз. Энгуре, несмотря на многочисленные исследования утиных птиц, ни разу не регистрировался у этих хозяев. Для проверки этого предположения были проведены следующие эксперименты.

Опыт 5. Пяти галкам (juv., 10 дней) было скормлено по 50 метацеркарий *P. ovalus*. При вскрытии галок через две недели в фабричной сумке было обнаружено: 21, 18, 5, 13 и 31 экз. типичных *P. ovalus*.

Опыт 6. Пятнадцати домашним и пяти диким утятам *Aythya ferina* было скормлено по 50 метацеркарий *P. ovalus*. В двух птенцах *A. ferina*, вскрытых через 37 и 40 дней, были обнаружены типичные экземпляры *Sch. rarus*. Остальные утята были вскрыты на 7, 14 и 17-й день после заражения из-за их естественного отхода. Из 15 домашних утят зараженными оказались 7. В них было обнаружено 5, 11, 8, 4, 1, 6, 9 экз. трематод, которые морфологически соответствовали молодым экз. *Sch. rarus*. В диких утятах, вскрытых на 14—17-е сутки, были обнаружены также молодые экземпляры типа *Sch. rarus* в количестве 24, 31, 17 экз. Молодые трематоды, обнаруженные при вскрытии павших утят, трансплантировались галкам и цыплятам. Приводим результаты этих опытов.

Опыт 7. Галке (juv., 40 дней) было пересажено 30 экз. молодых трематод 7-дневного возраста, обнаруженных у 5 экспериментально зараженных домашних утят метацеркариями *P. ovalus*. При вскрытии галки через 10 дней после пересадки ей паразитов в фабричной сумке было обнаружено 12 экз. *P. ovalus*, достигших половой зрелости. Приживаемость после пересадки 36%.

Опыт 8 (рис. 5). Галке (juv., 40 дней) было пересажено 20 экз. трематод, обнаруженных в фабричной сумке цыпленка, погибшего на 7-е сутки после пересадки ему 28 экспериментально выращенных молодых трематод от нырка. Последние были обнаружены у утенка на 14-е сутки после экспериментального заражения его метацеркариями *P. ovalus*. В данном опыте паразиты трансплантировались дважды, причем приживаемость довольно высокая — у цыпленка 72%, у галки обнаружено 11 экз. (55%). Все обнаруженные в галке трематоды отнесены нами к виду *P. ovalus*.

Опыт 9 (рис. 6, 7). Цыпленку (juv., 20 дней) было пересажено 44 экз. молодых трематод 17-дневного возраста, обнаруженных при вскрытии 2 экспериментально зараженных нырков. При вскрытии цыпленка через 12 дней после пересадки ему паразитов в его фабричной сумке было обнаружено 35 экз. *P. ovalus* (не совсем типичных). Приживаемость 79%.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Основной результат большинства проведенных нами опытов (1, 3, 5, 6, 7, 8) подтверждает высказанное нами предположение об идентичности видов *P. ovalus* и *Sch. rarus*. На экспериментальном материале по трансплантации паразитов от одного хозяина другим можно наблюдать перестройку в организации паразитов под влиянием пребывания их в специфичном хозяине. Эти изменения прежде всего касаются половой системы. Как известно, для трематод *Sch. rarus* константным признаком считалось интерсекальное положение матки. Изменение этого признака при трансплантации трематод в новых хозяев — галок



и цыплят происходит исключительно быстро. Петли матки увеличиваются в диаметре и выходят из межкишечного пространства, заполняя всю заднюю часть тела паразита, образуя одновременно сплетения впереди брюшной присоски. В опыте 4 (незавершенном) имплантировались довольно зрелые экземпляры, которые могли быть определены как *Sch. rarus*, тем не менее всего лишь трехдневное пребывание в новом хозяине — цыпленке, благоприятно сказывалось на развитии всего полового комплекса. Петли матки начали увеличиваться в диаметре и выходить из межкишечного пространства, что не характерно для этого вида. Значительно увеличились в размерах семенники и яичник. Благоприятное влияние новой среды проявилось и на развитии желточников. При трансплантации молодых шистогонимусов, описанных нами под формой «а» (опыт 1, 3), в фабричную сумку галок или цыплят были выращены типичные экземпляры вида *P. ovalus*. Таким образом, уровень развития матки и интерсекальное ее положение у трематод *Sch. rarus* оказались чисто искусственным признаком, зависящим от условий и среды обитания паразита в организме различных хозяев.

Как известно, вторым диагностическим признаком рода и вида считалось наличие расстояния между мужским и женским половым отверстиями. Анализ экспериментального материала, а также трематод *Sch. rarus* из спонтанно зараженных хозяев показывает, что у молодых форм трематод этого вида из утят мужское и женское половые отверстия рядом друг с другом. Поэтому вполне понятны случаи обнаружения молодых трематод в утках, которые по своему морфологическому строению полностью соответствовали экземплярам *Sch. rarus*, а по признаку отсутствия расстояния между половыми отверстиями не могли быть отнесены к этому роду. С подобными экземплярами встретился Дольфю (цит. по Скрыбину, 1961) и правильно их диагностировал как атипичные формы *P. ovalus*, хотя в литературе (Скрыбин, 1961) это определение оспаривалось.

Что касается взрослых экземпляров, то признак расстояния между половыми отверстиями имеется, но не является строго константным. При описании вида *Sch. rarus* Браун указывал, что у трематод этого вида женское половое отверстие открывается на боковом крае паразита, в то время как мужское — сбоку от ротовой присоски. Анализ большого количества экземпляров *Sch. rarus* от спонтанно зараженных утят показывает, что расстояние между половыми отверстиями может варьировать от небольшого до значительного, т. е. этот признак не стабильный.

Как же влияет трансплантация паразитов на этот признак? В большинстве опытов (1, 3, 7, 8) трансплантировались молодые экземпляры трематод, у которых половые отверстия располагались рядом. У паразитов, развившихся в новых хозяевах — цыпятах и галках, никаких вариаций этого признака не наблюдалось. У всех экземпляров трематод половые отверстия также располагались рядом, и они могли быть отнесены к виду *P. ovalus*. При трансплантации более взрослых трематод от утят к цыпьятам и галкам, у которых отчетливо проявляется признак наличия расстояния между половыми отверстиями (опыты 2, 4) исчезновения этого признака естественно не происходит. В этом отношении интересен материал опыта 2. При имплантации шистогонимусов разного возраста от спонтанно зараженных нырков развились экземпляры, аналогичные по своей морфологии друг другу, а по признаку расстояния между половыми отверстиями отличавшиеся друг от друга: у одного экземпляра половые отверстия располагались рядом, у другого на незначительном расстоянии друг от друга. По-видимому, у

второго экземпляра расстояние между половыми отверстиями было уже до пересадки паразита в новые условия.

Исключительно интересным, на наш взгляд, является материал опыта 9. При трансплантации молодых трематод 17-дневного возраста от утенка цыпленку развились практически идентичные экземпляры, однако у обнаруженных трематод наблюдалась вариабельность в расстоянии между половыми отверстиями. Так, из 35 развившихся особей трематод (пересажено 44) у 30 паразитов половые отверстия располагались рядом, у остальных пяти можно было наблюдать различные вариации этого признака (рис. 6, материал опыта № 9). Весь этот материал изучался нами в живом состоянии. После фиксации трематод из этого опыта мы вновь просмотрели этот материал, однако обнаружить вариаций этого признака не удалось. У всех экспериментальных трематод половые отверстия располагались рядом. Следовательно, в данном случае фиксация повлияла на исчезновение этого признака. Тем не менее, основываясь на изучении живого материала, мы можем говорить об изменчивости этого признака и невозможности использования его в качестве диагностического.

Исходя из всего вышесказанного, мы приходим к выводу, что *Sch. rarus* не являются представителями самостоятельного рода и вида, а его следует рассматривать только как атипичную форму *P. ovalus*. Морфологические различия, существующие между *P. ovalus* и *Sch. rarus*, обусловлены модификационной изменчивостью и определяются в основном условиями среды (хозяином). Подтверждением нашему выводу служит и глубокое морфологическое сходство между этими формами по двум диагностическим признакам — топографии матки относительно брюшной присоски, т. е. расположение петель матки до и после брюшной присоски, и дорзальное положение яичника. Эти признаки, как показали наши экспериментальные работы (Краснолобова, 1968), не зависят ни от каких биотических условий и могут быть использованы в систематике трематод семейства *Prosthogonimidae*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Краснолобова Т. А. 1959. Об идентичности *Prosthogonimus pellucidus* Linstow, 1873 и *Prosthogonimus anatinus* Markow, 1902. — *Helminthologia*, 1.  
 Краснолобова Т. А. 1967. К оценке таксономических признаков трематод рода *Prosthogonimus* Lühe, 1899. — *Helminthologia*, 8.  
 Краснолобова Т. А. 1968. О влиянии биотических факторов на морфологию трематод рода *Prosthogonimus* Lühe, 1899. — Труды ГЕЛАН, 19.  
 Михельсон В. К. 1965. Гельминтофауна диких водоплавающих птиц и их значение как резервуаров гельминтов рыб и домашних птиц в Латвийской ССР. — Автореф. канд. дисс. Рига.  
 Скрыбин К. И. 1961. «Трематоды животных и человека», 19. Изд-во АН СССР.  
 Braun M. 1901. Trematoden der Bursa Fabricii, des Eileiters und der Eier der Vögel. — *Cbl. Bacteriol. Parasitenkunde*, Abt. 1, Orig., 29, 1.



З. К. ЛЕУТСКАЯ

# ИССЛЕДОВАНИЕ СОДЕРЖАНИЯ РАЗНЫХ ФОРМ ВИТАМИНА А В ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ГРАНУЛАХ СЕЛЕЗЕНКИ ЦЫПЛЯТ, ИММУНИЗИРОВАННЫХ АНТИГЕНОМ ИЗ *ASCARIDIA GALLI*

В течение нескольких лет нами проводятся исследования роли витамина А в процессе формирования иммунитета. Моделью для этих исследований служат цыплята, иммунизированные антигеном, полученным из *Ascaridia galli* (Леутская, 1963, 1964, 1966).

Нами было обнаружено, что вследствие иммунизации цыплят, в субклеточных фракциях их печени наблюдается количественное перераспределение витамина А-спирта и витамина А-эфира.

И хотя считается, что  $\gamma$ -глобулины, к которым относятся антитела, не синтезируются непосредственно в печени, мы начали наши исследования именно с печени по следующим причинам. Во-первых, основные запасы витамина А сконцентрированы в печени в купферовских клетках, вокруг которых накапливается антиген (Wagren, Dixon, 1948, Гауровиц, 1962).

Во-вторых, есть работы (Wust, Novelli, 1963), говорящие о том, что микросомы печени мыши, в которой не синтезируются  $\gamma$ -глобулины, но синтезируются  $\beta$ -глобулины, играют роль в иммунной ответной реакции. И, наконец, ряд авторов (Congdon, Williams, Haberman, Lorenze, 1955; Garvey, Campbell, 1956) отмечают, что при иммунизации бактериальными клетками фагоцитоз чаще всего имеет место только в лимфатических узлах и печени.

Все сказанное выше дало основание считать, что наблюдаемые нами изменения в распределении витамина А в субклеточных фракциях печени связаны с процессом формирования иммунитета. Однако непосредственным местом синтеза антител являются селезенка, лимфатические узлы и в некоторых случаях ряд других органов (Askonas, White, 1956; Askonas, Humphrey, 1958).

Поэтому мы продолжили наши исследования по определению содержания витамина А-спирта и витамина А-эфира в субклеточных фракциях селезенки цыплят, иммунизированных антигеном из *A. galli*.

Схема опытов была прежней (Леутская, 1963). В опыте использовались двухмесячные цыплята породы Леггорн, полученные с Томленской птицефабрики. Иммунизировали их в течение месяца внутрибрюшинно водно-солевой вытяжкой из *A. galli*. На 7—17-е дни после иммунизации цыплят забивали и брали для исследования селезенку.

Фракционирование селезенки проводилось следующим образом. Ткань селезенки на холоду гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с 9 объемами 0,25 М сахарозы. Затем последовательно отцентрифуговали ядра и обломки клеток, после чего осаждали митохондрии (20 мин. при 18 000 g). Осадок митохондрий отделяли и к надсадочной жидкости добавляли  $\text{CaCl}_2$  (0,13%) и выделяли тяжелые микросомы

центрифугированием в течение 90 мин. при 18 000 g. Осадок использовали для исследования, а надсадочную жидкость центрифугировали 60 мин. при 45 000 g для выделения более легкой фракции микросом.

Все фракции гидролизovali; из гидролизата экстрагировали витамин А. Экстракт витамина А фракционировали на колонке из костной муки для разделения витамина А-спирта и витамина А-эфира (Glover, Godwin, Morton, 1947). Витамин А определяли по методу Гловера, Гудвина и Мортон (Glover, Godwin, Morton, 1948). В основу метода положен принцип избирательного разрушения витамина А при ультрафиолетовом облучении.

Полученные данные приведены в таблице.

В митохондриях селезенки наблюдается увеличение содержания витамина А-спирта (более активной фракции витамина А) и уменьшение витамина А-эфира (запасной формы витамина) (см. табл.). Эти

Таблица

Изменения в распределении фракций витамина А в субклеточных гранулах селезенки цыплят, иммунизированных антигеном из *A. galli* (в мкг/мг N)

| Субклеточная фракция       | Витамин А-спирт |                          | Витамин А-эфир |                          |
|----------------------------|-----------------|--------------------------|----------------|--------------------------|
|                            | контроль        | иммунизированные цыплята | контроль       | иммунизированные цыплята |
| Митохондрии . . . . .      | 0,046±0,003     | 0,065±0,009              | 0,729±0,006    | 0,123±0,007              |
| Микросомы (18 000 g) . . . | 0,311±0,012     | 0,132±0,014              | 0,024±0,001    | 0,129±0,009              |
| Микросомы (45 000 g) . . . | 0,078±0,004     | 0,182±0,0013             | 0,151±0,005    | 0,069±0,004              |

данные частично совпадают с данными, полученными для печени (Леутская, 1966), т. е. так же, как и в этих опытах, наблюдается увеличение содержания витамина А-спирта. Но содержание эфирной фракции снижается.

Во фракции клеточных органелл, отнесенной нами условно к фракций более крупных микросом, содержание витамина А-спирта падает и возрастает содержание витамина А-эфира. Во фракции более мелких микросом изменение содержания витамина имело противоположное направление: количество витамина А-спирта возросло, а витамина А-эфира уменьшилось.

Эти изменения тоже в основном совпадают с изменениями, наблюдаемыми нами в клеточных фракциях печени.

Таким образом, в период синтеза антител в селезенке мы наблюдаем накопление витамина А-спирта (т. е. более активной формы витамина А) в митохондриях и мелких микросомах. Накопление витамина А-спирта в митохондриях, т. е. в местах, где идет накопление энергии клетки, необходимой для синтетических процессов, вероятно, не случайно. Именно витамину А-спирту сейчас приписывают роль вещества, влияющего на набухание митохондрий и способствующего проницаемости мембран. Витамин А-спирт оказывает влияние на освобождение из лизосом протеолитических ферментов.

Таким образом, наблюдаемое при иммунизации перераспределение содержания витамина А во всех субклеточных фракциях как печени, так и селезенки говорит о безусловном глубоком (ферментативном) участии витамина А в иммунном процессе организма.



## ЛИТЕРАТУРА

- Гауровиц Ф. 1962. Роль антигена в образовании антител. Иммуитет и вирусные инфекции.—Симпоз. в Мед. школе Вандербильского ун-та 1—2 мая 1958 г. М.
- Леутская З. К. 1963. Влияние витамина А на процесс образования антител при иммунизации цыплят антигеном из нематод *Ascaridia galli*.—Докл. АН СССР, 153, № 1.
- Леутская З. К. 1964. Содержание разных форм витамина А в печени и митохондриях печени при иммунизации антигеном из *Ascaridia galli* цыплят, лишенных витамина А.—Докл. АН СССР, 149, № 2.
- Леутская З. К. 1966. Содержание разных форм витамина А в микросомах печени цыплят, иммунизированных антигеном из нематод *Ascaridia galli*.—Докл. АН СССР, 166, № 5.
- Askonas B. A., Humphery J. H. 1958. Formation of specific antibodies and  $\gamma$ -globulin in vitro. A study of the synthetic ability of various tissues from rabbits immunized by different methods.—Biochem. J., 68, N 2.
- Askonas B. A., White R. G. 1956. Sites of antibody production in guinea pig. The relation between in vitro synthesis of anti-ovalbumin and  $\gamma$ -globulin and distribution of antibody containing plasma cells.—Brit. J. Exp. Pathol., 37, 1.
- Congdon C., Williams F. P., Haberman R., Lorenz E. 1955. The histopathology of Bacterial Infection in irradiated mice.—J. Nat. Cancer. Inst., 15, 4.
- Garvey I., Campbell D. 1956. Studies of the retention and properties of  $S^{35}$  Labeled antigen in Livers of immunized rabbits.—J. Immunol., 76, 1.
- Glover J., Goodwin T. W., Morton R. A. 1947. Studies in vitamin A.—Biochem. J., 4, 1.
- Glover J., Goodwin T. W., Morton R. A. 1948. Conversion in vivo of vitamin A aldehyde (retinene) to vitamin A<sub>1</sub>.—Biochem. J., 43.
- Warren S., Dixon F. 1948. Antigen tracer studies and histologic observation in anaphylactic shock in the guinea pig.—Am. J. med. Sci., 216, 2.
- Wust Carl J., Novelli G. D. 1963. Ribonucleoproteinbound antibody to the enzyme triose phosphate dehydrogenase.—J. Immunol., 90, 5.

Г. С. МАРКОВ, А. А. МОЗГОВОЙ

# ПРИЧИНЫ БЕДНОСТИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ ГАДЮКИ В СЕВЕРНОЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ ЕЕ АРЕАЛА

Пресмыкающиеся фауны нашей страны исследованы в гельминтологическом отношении недостаточно (Скрябин, Шихобалова, Петров, Левашов, 1962; Мазурмович, 1964; Шарпило, 1967). Гельминтофауна обыкновенной гадюки изучалась немногими специалистами в Ленинградской обл. (Марков, 1950), в Белоруссии (Зехнов, 1963) и на Украине (Тимофеев, 1899—1900; Шевченко, Барабашова, 1958; Шарпило, 1959, 1963, 1964, 1967а; Белинисова, 1963; Шевченко, 1963).

В процессе работы 319-й союзной гельминтологической экспедиции (СГЭ) гельминтофауна обыкновенной гадюки *Vipera berus* (L.) обследована в северных районах Карельской АССР: окрестности селений Руйги (Беломорский р-н), Картежа (Лоухский р-н), острова губ Великой и Чупинской. Всего вскрыто 28 гадюк<sup>1</sup>, в том числе 8 половозрелых самцов и 20 самок.

При обработке материалов числовые показатели зараженности проанализированы нами биометрически: значения критерия Стьюдента при альтернативном варьировании вычислялись по способу Фишера, при нормальном распределении — по методу Стьюдента, стандартные ошибки средних значений определялись по различным формулам (в зависимости от характера распределений и численности выборок); статистическая надежность выкладок оценивалась табличными значениями уровня вероятности (Урбах, 1963); односторонняя связь при альтернативном варьировании устанавливалась в результате подсчета корреляционного отношения и его ошибки (Федоров, 1967); вариационно-статистическая обработка материалов других авторов выполнена нами.

У обыкновенной гадюки нами обнаружено в Карелии пять видов гельминтов: один вид цестод, три вида трематод и один вид нематод.

## КЛАСС CESTOIDEA

Семейство *Ophiotaenidae* Frese, 1963  
*Ophiotaenia spasskii* Frese et Scharpiло, 1965

Экстенсивность инвазии — 3,6% (у 1 гадюки; 1 экз.; Руйга).  
Локализация: тонкий кишечник.

Зараженность гадюк офиотениями примерно такая же, как и на Украине (Шарпило, 1964). В Ленинградской обл. и в Белоруссии цестоды этого вида не были обнаружены.

<sup>1</sup> В отчете А. А. Мозгового с соавторами о работе 319-й СГЭ (1966) ошибочно указано 7, а не 28 обыкновенных гадюк, 28, а не 7 живородящих ящериц.



## КЛАСС TREMATOIDEA

Семейство *Telorchidae* Stunkard, 1924*Telorchis assula* (Dujardin, 1845)

Экстенсивность инвазии: 7,1% (у 2; 1 и 15 экз.; острова Великой губы).

Локализация: тонкий кишечник.

Эти трематоды — широко распространенные паразиты ужей, у обыкновенной гадюки на Украине также встречались редко (в Ленинградской обл. телорхисов у гадюки зарегистрировано не было).

Семейство *Strigeidae* Railliet, 1919*Strigea strigis* (Schrunk, 1788), larva

Экстенсивность инвазии: 3,6% (у 1; 1 экз.; Руйга).

Локализация: серозные покровы печени.

Семейство *Alaridae* Tubangui, 1922*Alaria alata* (Goeze, 1782), larva

Экстенсивность инвазии: 10,7% (у 3; 3,4 и 7 экз.; острова Великой губы).

Локализация: ткань печени.

## КЛАСС NEMATOIDEA

Семейство *Trichostrongylidae* Leiper, 1912*Oswaldocruzia goezei* Skrjabin et Schulz, 1952

Экстенсивность инвазии: 64,3% (у 18; от 1 до 14 экз.; в среднем — 4,1 экз.; Картеж, Руйга, острова Великой губы).

Локализация: тонкий кишечник (98,6 особей) и желудок (1,4% особей).

*O. goezei* — единственный вид гельминта, широко распространенного у обыкновенной гадюки в Карелии.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Суммируя данные по зараженности обыкновенной гадюки в Карелии (настоящее сообщение) и в Ленинградской обл. (Марков, 1950), с одной стороны<sup>1</sup>, материалы по Украине, с другой стороны (Белиникова, 1963; Шевченко, 1963; Шарпило, 1964), получаем такую картину: экстенсивность инвазии аляриями в северной части ареала гадюки составляет  $5,0 \pm 2,8\%$ , в южной части —  $77,0 \pm 3,8\%$ . Критерий Стьюдента для разности (10,72) свидетельствует о высокой степени статистической достоверности различий, так как уровень вероятности намного превосходит максимальный табличный (99,9%).

<sup>1</sup> Правомерность объединения выборок по Карелии и Ленинградской обл. видна из сравнения первых вертикальных граф табл. 2; эти выборки представляют собой части одной генеральной совокупности.

В распространении личинок *S. strigis* видна та же закономерность: экстенсивность инвазии в северной части ареала гадюки равна  $3,3 \pm 2,3\%$ , в южной части —  $60,7 \pm 4,4\%$ . Критерий Стьюдента — 9,01, уровень вероятности значительно больше 99,9%.

Таким образом, личиночные формы трематод семейства *Strigeidae* встречаются у обыкновенной гадюки на Украине в 15—18 раз чаще, чем в северной части ареала этой змеи. Интенсивность инвазии — вместо единиц, сотни и тысячи гельминтов.

Причина этого различия в том, что в южной части ареала обыкновенной гадюки более благоприятные температурные условия для развития личинок стригейд в промежуточных хозяевах — моллюсках-катушках, выше численность окончательных хозяев — птиц, а также видов и особей земноводных. Последние же служат источником заражения резервуарных хозяев — змей, поскольку личинки стригейд, попав в пищеварительный тракт змей с телом жертвы, сохраняют способность к миграции из полости кишечника через его стенку в полость тела змей, где происходит и вторичное инцистирование личинок (Судариков, 1962; Odening, 1961, 1966).

Зависимость зараженности (V) обыкновенной гадюки личинками *Alaria alata* от условий их распространения (X) следующая:

|                               | Условия, менее благоприятные*<br>(Карелия, Ленинградская обл.) | Условия, более благоприятные**<br>(Украина) | Итого |
|-------------------------------|----------------------------------------------------------------|---------------------------------------------|-------|
| Частоты (число вскрытых змей) |                                                                |                                             |       |
| без алярий . . . . .          | 57                                                             | 28                                          | 85    |
| с аляриями . . . . .          | 3                                                              | 94                                          | 97    |
| Групповые и общие средние     | 0,05                                                           | 0,77                                        | 0,53  |

\* Материалы А. А. Мозгового по Карелии, Г. С. Маркова (1950) по Ленинградской обл.

\*\* Материалы Н. Н. Шевченко (1963) и В. А. Шарпило (1964) по Украине.

Корреляционное отношение равно  $0,678 \pm 0,055$ ; критерий Стьюдента равен 12,36; уровень вероятности значительно превосходит 99,9%.

Указанная зависимость подтверждается и при использовании другого, более «чуткого» для данного случая математического метода: налицо статистически весьма достоверная зависимость зараженности гадюки личинками алярий с разобранными выше условиями их распространения в южной и северной частях ареала хозяина.

Результаты подобной же обработки данных по зависимости зараженности гадюки личинками *S. strigis*: корреляционное отношение равно  $0,55 \pm 0,06$ ; критерий Стьюдента равен 9,17; уровень вероятности намного больше 99,9%.

Прямо противоположны результаты анализа условий распространения *O. goezei*. В северной части ареала обыкновенной гадюки заражено  $47,0 \pm 6,4\%$  змей, на Украине — в 8 раз меньше ( $5,7 \pm 2,1\%$ ). Критерий Стьюдента для разности равен 6,52, что при данном числе степеней свободы соответствует уровню вероятности, значительно большему 99,9%. Заметим, что, по неопубликованным данным Г. С. Маркова, Е. С. Кубанцева, Н. А. Косаревой, в условиях Волгоградской обл. *O. goezei* найдены у 7,1% обыкновенной гадюки. В экстенсивности заражения гадюки на Украине различий, как и следовало ожидать, нет, но по



показателям зараженности гадюк в Карелии и в Ленинградской обл. значение критерия Стьюдента (3,28) указывает на статистическую достоверность разности (уровень вероятности располагается между 99 и 99,9%).

Аналогична и картина интенсивности инвазии гадюк нематодами *O. goezei*: на севере ареала она равна  $4,1 \pm 0,6$  экз., на юге —  $2,2 \pm 0,8$  экз. Это — почти двукратное различие, близкое к статистически достоверному (критерий Стьюдента равен 1,82, а для 95%-ного уровня вероятности его значение должно быть 2,02).

Причина большой зараженности гадюк нематодами *O. goezei* в северной по сравнению с южной частью ареала этой змеи — более благоприятная влажность для развития указанного геогельминта.

Подходя к этой задаче с позиций математического учения о связях, получаем на том же материале, что и при анализе зараженности гадюк личинками стригенд, следующую картину: корреляционное отношение «зараженность гадюки *O. goezei* — условия влажности среды» равно  $0,490 \pm 0,065$ ; критерий Стьюдента = 7,54; уровень вероятности выше 99,9%. Напомним в этой связи, что В. П. Шарпило (1964) установил прямую зависимость распространения *O. goezei* у прыткой ящерицы от степени увлажненности биотипов в различных областях Украины.

Различие общей зараженности обыкновенной гадюки в Карелии и в Ленинградской обл. невелико и статистически недостоверно (таблица 1), что дает нам право объединить эти две выборки в одну.

Таблица 1

Зараженность обыкновенной гадюки гельминтами в разных районах

| Показатель                                             | Карелия<br>(Марков,<br>Мозговой) | Ленинградская<br>обл. (Марков,<br>1950) | Белоруссия<br>(Зехнов, 1963) | Украина<br>(Шарпило,<br>1964; Шевченко,<br>1963) |    |
|--------------------------------------------------------|----------------------------------|-----------------------------------------|------------------------------|--------------------------------------------------|----|
| Число вскрытых змей . . . . .                          | 28                               | 32                                      | 84                           | 122                                              |    |
| Общая экстенсивность заражения<br>(%) . . . . .        | 64,3±9,1                         | 47,0±8,8                                | 95,2±2,4 <sup>7</sup>        | 86,9±3,0                                         |    |
| Критерий Стьюдента, уровень веро-<br>ятности . . . . . | 1,35                             | 95%                                     | 2,11                         | 95%                                              |    |
| Число                                                  | Всего . . . . .                  | 5                                       | 4                            | 14*                                              | 21 |
| обнару-<br>женных<br>видов<br>гельмин-<br>тов          | цестоды . . . . .                | 1                                       | 0                            | 1                                                | 1  |
|                                                        | трематоды . . . . .              | 3                                       | 1                            | 7                                                | 12 |
|                                                        | нематоды . . . . .               | 1                                       | 3                            | 5                                                | 6  |
|                                                        | скребни . . . . .                | 0                                       | 0                            | 0                                                | 2  |

М. И. Зехнов (1963) нашел у гадюк в Белоруссии личинок полосатника.

Общая зараженность гадюки в северной части ее ареала составляет  $55,0 \pm 6,4\%$ , т. е. существенно ниже, чем в Белоруссии и на Украине. Критерий Стьюдента для разности «север — Белоруссия» равен 6,09, для разности «север — Украина» — 4,63. Уровень вероятности в обоих случаях превосходит 99,9%.

Таким образом, наряду с качественной бедностью гельминтофауны обыкновенной гадюки в северной части ее ареала по сравнению с южной (таблица, графа «число видов гельминтов») налицо и меньшая зараженность всеми видами гельминтов, кроме *O. goezei*.

Причины качественного и количественного обеднения гельминтофауны гадюки в Карелии и Ленинградской обл. различны.

Во-первых, эти районы расположены вблизи северной границы ареала хозяина в европейской части СССР, численность змей здесь ниже, чем в Белоруссии и на Украине. Это соответствует правилу, сформулированному В. А. Догелем (1948): «Редкость животного в данной местности (часто характеризующая места, близкие к границам распространения вида хозяина) способствует обеднению его паразитофауны, в особенности узко специфичными для него паразитами. Причины не требуют пояснения».

Во-вторых, гельминтофауна обыкновенной гадюки представляет собой обедненную копию гельминтофауны ужей (Шарпило, 1959, 1964; Зехнов, 1963; Шевченко, 1963); обыкновенный уж — очень редкий компонент герпетофауны Карелии и Ленинградской обл., а северная граница ареала водяного ужа проходит значительно южнее и «...в общем совпадает с северной границей степной зоны и лишь местами заходит за  $53-54^\circ$  с. ш.» (Терентьев, Чернов, 1949).

Наконец, как отмечалось, Карелия и Ленинградская обл. бедны по сравнению с Украиной числом видов бесхвостных земноводных, компоненты гельминтофауны которых участвуют в формировании гельминтофауны обыкновенной гадюки; в северной части ареала последней широко распространены лишь травяная лягушка, реже встречается обыкновенная жаба. На Украине обычны 7 видов лягушек и жаб, которые сильнее, к тому же инвазированы более разнообразным количеством видов трематод.

Итак, на формирование гельминтофауны обыкновенной гадюки влияют причины абиотического порядка (температура, влажность) и связанные с ними и с особенностями географического распространения хозяев причины биотического происхождения (численность гадюк, ужей, земноводных, грызунов, а также беспозвоночных — промежуточных хозяев гельминтов).

## ЛИТЕРАТУРА

- Белинисова Л. К. 1963. Трематоды *Alaria alata* в биоценозах долины Северного Донца в Харьковской обл. — Пробл. паразитологии. Труды IV научн. конф. паразитолог. УССР. Киев.
- Догель В. А. 1948. Итоги и перспективы паразитологических исследований в Ленинградском университете. — Вести. Ленинградск. гос. ун-та, № 3.
- Зехнов М. И. 1963. Гельминтофауна обыкновенной гадюки. — Материалы научн. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. 9—12 декабря 1963 г., ч. 1. М.
- Мазурмович Б. Н. 1964. Современное состояние изученности паразитофауны амфибий и рептилий СССР и задачи исследований в этой области. — Вopr. герпетологии. Изд-во Ленинградск. гос. ун-та.
- Марков Г. С. 1950. Паразитофауна рептилий Ленинградской области. — Докл. АН СССР, 70, № 3.
- Мозговой А. А., Попова Т. И., Кулачкова В. Г., Шахматова В. И., Маляхова Р. П. 1966. Работа 319-й союзной гельминтологической экспедиции в Карелии. — Тр. ГЕЛАН, 17.
- Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Петров А. М., Левашов М. М. 1962. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР, т. I. Изд-во АН СССР.
- Судариков В. Е. 1962. Фауна мезоцеркариев и метацеркариев трематод отряда *Strigeidida* (La Rue, 1926) амфибий и рептилий дельты Волги. — Труды Астраханск. зап., 6. Астрахань.
- Терентьев П. В. и С. А. Чернов. 1949. Определитель пересмывающихся и земноводных. Изд-во «Советская наука».
- Тимофеев Н. Е. 1899—1900. Трематоды амфибий и рептилий окрестностей г. Харькова. — Труды Харьковского об-ва испытателей природы при Харьковск. ун-те, 34.
- Урбах В. Ю. 1963. Математическая статистика для биологов и медиков. Изд-во АН СССР.



- Федоров А. И. 1967. Методы математической статистики в биологии и опытно-дел. Изд-во «Кайнер». Алма-Ата.
- Шарпило В. П. 1959. До вивчення гельмінтофауни гадюк території Української РСР.— Пр. ін-ту зоол. АН УРСР, 15.
- Шарпило В. П. 1963. Рептилии фауны Украинской ССР как резервуарные и дополнительные хозяева. Труды IV научн. конф. паразитолог. УССР. Киев.
- Шарпило В. П. 1964. Гельминты рептилий фауны Украинской ССР. Автореф. канд. дисс. Киев.
- Шарпило В. П. 1967. К зоогеографической характеристике гельминтофауны рептилий юга Европейской части СССР.— Пробл. паразитологии. Труды V научн. конф. паразитолог. УССР. Киев.
- Шевченко Н. Н. 1963. Гельминтофауна рептилий долины Северного Донца.— В сб. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». К 85-летию акад. К. И. Скрябина. Изд-во АН СССР.
- Шевченко Н. Н. и В. Н. Барабашова. 1958. К гельминтофауне приткой ящерицы и обыкновенной гадюки Харьковской области.— В сб. «Работы по гельминтологии» к 80-летию акад. К. И. Скрябина. Изд-во АН СССР.
- Odening K. 1961. Zur Parasitenfauna europäischer Schlangen unter besonderer Berücksichtigung ihrer Rolle im Zyklus der Erregers der Alariose.— Biol. Beitz., 1 (2).
- Odening K. 1966. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea strigis* (Schrank) im Raum Berlin.— Monatsber. Deutsch. Akad. d. Wissensch., 8 (9). Berlin.

А. А. МОЗГОВОЙ, В. И. ШАХМАТОВА

# К ИЗУЧЕНИЮ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *NEOASCARIS VITULORUM* (*ASCARIDATA: ANISAKIDAE*)— НЕМАТОДЫ ЖВАЧНЫХ

*Neoscaris vitulorum* — широко распространенный паразит, вызывающий серьезное заболевание молодняка жвачных. Встречается он преимущественно в Индии, Вьетнаме, Афганистане, Филиппинах, Австралии, Болгарии, Румынии, Югославии и др. В СССР этот вид часто регистрируется в Закавказье, Кавказе, Крыму; обнаруживается он также на Украине, европейской части РСФСР, в Средней Азии и других частях страны.

Биология *N. vitulorum* до настоящего времени изучена крайне недостаточно; не выявлен механизм внутриутробной инвазии. Некоторые вопросы цикла развития *N. vitulorum* изучали Давтян (1937), Матов (1949), Шпрент (Sprenst, 1952, 1954), Рефуерцо, Альбис-Хименес (Refuerzo, Albis-Jimenez, 1954), Матов и Василев (1958), Василев (1959) и др.

В этих работах авторы установили, что заражение животных происходит, главным образом, внутриутробным путем и, что личинки *N. vitulorum* в начале своего развития прodelывают гепато-пульмональную миграцию в организме матери. Однако не были изучены отдельные стадии онтогенеза *N. vitulorum*, сроки развития, миграции в организме плода.

В настоящей работе мы делаем попытку дополнить некоторые данные по биологии *N. vitulorum*, получив их экспериментальным путем на мелких лабораторных (мыши, кролики, крысы, морские свинки) и сельскохозяйственных животных (овцы, коровы).

Исходным материалом для изучения жизненного цикла *N. vitulorum* была культура яиц, полученных методом Фюллеборна из фекалий теллят, спонтанно зараженных неоскаридозом. Яйца паразита тщательно отмывались от соли, наносились на фильтровальную бумагу, которая поддерживалась в состоянии постоянной влажности. Культивировались яйца неоскариды при температуре 24—28°.

Яйца *N. vitulorum*, выделенные во внешнюю среду, находятся в предсегментационном состоянии; они окружены толстой, четырехслойной оболочкой. Размеры яиц 0,070—0,075×0,089—0,096 мм. Дробление яиц на бластомеры и развитие их до стадии морулы идет сравнительно медленно — 7—8 дней.

Личинки первой стадии образуются в яйцах на 10—11-й день. Первые подвижные личинки первой стадии 0,43—0,44 мм длиной и максимальной шириной 0,019—0,021 мм. Тело их очень нежное, покрыто тонкой кутикулой, головной конец закруглен, задний конец длинный и заостренный. На головном конце имеется слабо заметное щелевидное ротовое отверстие, за которым следует пищевод. Внутренние органы не сформированы. Все тело заполнено гранулами. Выдавленные из скор-



лупы яиц личинки I стадии мало подвижны и быстро погибают. На 12—13-й день с момента начала развития яиц, или 2—3-й день со времени образования в яйцах личинок отмечается их первая линька. Образующийся при этом чехлик вначале образуется только на головном конце, затем он становится хорошо заметным по всему телу.

Личинки второй стадии 0,42—0,44 мм длины и 0,021—0,023 мм максимальной ширины. Тело покрыто тонкой, поперечно исчерченной кутикулой. Головной конец закруглен, разделен щелевидным ротовым отверстием на две лопасти. Одна из лопастей несет хитинизированный треугольный зубовидный отросток. Вокруг ротового отверстия по бокам лопастей имеются четыре слабо заметных, округлых сосочка. В апикальном положении личинки ротовое отверстие имеет треугольную форму. Пищевод цилиндрический, вначале узкий, затем резко расширяется, его длина 0,10—0,11 мм. Постепенно расширяясь, пищевод переходит в желудочек, имеющий грушевидную форму. У места соединения с кишечником желудочек расширен и закруглен. В области желудка и пищевода имеются три железы, две из которых дорзальные, а одна вентральная, располагающаяся в стенке основания желудка. Третья железа значительно больших размеров, простирается вдоль дорзальной стенки пищевода до уровня нервного кольца. Экскреторное отверстие открывается на расстоянии 0,07—0,08 мм от головного конца, позади нервного кольца. От отверстия назад отходит экскреторный канал, переходящий в крупную выделительную клетку зернистой структуры. Эта клетка располагается вентрально вдоль пищевода и желудка до начала кишечника. У некоторых экземпляров она пересекает пищевод, переходя на дорзальную сторону. Нервное кольцо слабо заметно, окружает пищевод на расстоянии 0,065—0,072 мм от головного конца тела. Кишечник состоит из 8—9 крупных, четырехугольных клеток зернистой структуры, более темных, чем окружающая ткань. Ядра клеток отчетливо заметны. Прямая кишка тонкая, нитевидная, окружена железистыми клетками. Анус находится на небольшом возвышении кутикулы.

В целях изучения путей миграции личинок *N. vitulorum* в definitivo-м хозяине проведены эксперименты по скормливаю инвазионных яиц белым мышам, белым крысам, кроликам, морским свинкам и коровам и овцам в различный период беременности.

#### ОПЫТЫ ПО ЗАРАЖЕНИЮ МЕЛКИХ ЛАБОРАТОРНЫХ ЖИВОТНЫХ

Животным скормливались инвазионные яйца *N. vitulorum* в следующих количествах: белым мышам — 250—300 штук, белым крысам и морским свинкам — 500—600 штук, кроликам — 1000 штук. Введение большого количества яиц указанным животным вызывало сильную реакцию организма, сопровождавшуюся геморрагическим воспалением желудочно-кишечного тракта, усиленной перистальтикой. В результате этого многие личинки паразита не успевали вылупиться из яиц в кишечнике животных и с фекалиями выделялись во внешнюю среду. Аналогичные данные нами получены и при инвазировании большим количеством яиц крупных животных.

Вылупление из яиц личинок *N. vitulorum* у лабораторных животных происходит в основном в толстом кишечнике, и лишь небольшая часть их освобождается от скорлупы в конечном отделе тонкого кишечника. Нами установлено, что основная масса личинок паразита выхо-

дит из яиц в течение первых 5—8 час. после заглатывания их животным; вылупление отдельных личинок может задерживаться в некоторых случаях до трех суток.

Личинки второй стадии. Вылупившиеся личинки активно мигрируют в стенку кишечника, концентрируясь в отдельных его участках, например, в железах кишечника (Пейеровых бляшках), до 5—11 экз. Из стенки и желез кишечника личинки проникают в лимфатические и кровеносные сосуды, а затем с током крови и лимфы — в печень. Первые личинки обнаруживались нами в печени лабораторных животных через 20 час. после заражения, а всего личинки паразита задерживались в органе до 16—11 дней. Через 40—48 час. некоторые личинки достигают легких, где они обнаруживаются до 12—14-го дня. Сроки прохождения личинок через стенку кишечника, печень и легкие колеблются. Так, вскрывая животных через короткие промежутки времени (4 час.), мы находили в кишечнике вылупившихся личинок в течение 3 дней. В печени и легких личинки собираются обычно в большом количестве. При одновременной даче белым мышам 300 яиц мы находили до 80—170 экз. личинок паразита. Скармливание большого количества яиц вызывает сильные геморрагические изменения в кишечнике и паренхиматозных органах; нередко наблюдается гибель лабораторных животных.

На 3—6-й день пребывания личинок *N. vitulorum* в печени инвазированных животных на головном конце личинок образуется чехлик. Последний особенно хорошо развивается у личинок, выращенных у кроликов; на 5—6-й день после заражения чехлик обнаруживается вдоль всего тела. Ко времени появления чехлика на переднем конце тела внутренняя зернистость значительно уменьшается, личинки становятся более светлыми.

В легких личинки свободны от чехлика, их мы рассматриваем как личинок третьей стадии.

Личинки третьей стадии 0,53—0,56 мм длины и 0,022—0,027 мм максимальной ширины. На притупленном головном конце имеется личиночный зуб и 4 сосочка, окружающих ротовое отверстие. Нервное кольцо и экскреторное отверстие расположены на расстоянии 0,09—0,10 мм и 0,10—0,11 мм, соответственно, от головного конца. Желудочек имеет грушевидную форму, 0,020—0,023 мм длины, снабжен у основания двумя железистыми клетками, ядра которых отчетливо заметны. Третья железа расположена на дорзальной стороне пищевода. Кишечник состоит из 7—9 крупных, ясно выраженных клеток с массивными ядрами. Вдоль кишечника проходят экскреторные сосуды.

Значительная часть личинок третьей стадии в процессе миграции через легкие гибнет. Очень немногие из них достигают кишечника, где также погибают. Мы провели исследования зараженных подопытных лабораторных животных на 25—40-й день на наличие инкапсулированных личинок в их мышцах и внутренних органах, но таковых не обнаружили.

#### ОПЫТЫ ПО ЗАРАЖЕНИЮ КРУПНЫХ ЖИВОТНЫХ

В целях изучения развития и миграции личинок *N. vitulorum* в организме облигатного definitivo-го хозяина были взяты для экспериментального заражения 2 суягные овцы, 2 теленка и 9 коров 4—8 месячной стельности. Овцам скормливались инвазионные яйца паразита в количестве 3000, телятам — 6000—7000, коровам — 10 000—30 000. При скормливании коровам 15—30 тыс. яиц у них наблюдалось резко угне-



тенное состояние, отказ от корма, дрожание мышц, повышение температуры на 0,5—1,0°, сильный понос, примесь крови в фекалиях.

Овцы, исследованные на 3—6-й день после заражения, содержали личинок третьей стадии в основном в печени (до 270) и лишь незначительное количество — в легких (3 экз.). Личинки были подвижны и на головном конце имели отслонившийся чехлик.

Головной конец личинок третьей стадии вооружен личиночным зубом и 4 сосочками вокруг ротового отверстия. Тело 0,61—0,73 мм длины и 0,026—0,030 мм максимальной ширины. Пищевод 0,13—0,14 мм длины. Постепенно расширяясь, он переходит в грушевидный желудочек, имеющий выемку у основания, где расположены три железистые клетки с крупными, более светлыми ядрами. Кишечник представлен крупными зернистыми клетками; заканчивается он тонкой прямой кишкой, окруженной у основания ректальными железами. Анус щелевидный, расположен на расстоянии 0,05—0,06 мм от хвостового конца. Последний снабжен закругленным хвостовым придатком.

У телят и стельных коров миграция личинок вначале проходит по описанному выше гепато-пульмональному типу, т. е. личинки паразита мигрируют в печень, а затем в легкие. Подобно тому как это наблюдается у мелких лабораторных животных, личинки паразита в печени крупных животных проделывают линьку на 3—6-й день.

Судьба личинок *N. vitulorum*, проделавших миграцию в печень и легкие телят, не изучена. Возможно, они, как и у мелких лабораторных животных, здесь же гибнут или некоторая часть личинок проникает в пищеварительный тракт, где они также погибают.

У стельных коров личинки третьей стадии из легких, по нашему мнению, попадают в большой круг кровообращения и с током крови достигают матки. Мы находили таких личинок в матке стельных коров через 21 день после заражения их инвазионными яйцами паразита. Личинки обнаруживались в карункулах, котиледонах и околоплодной жидкости. Мы допускаем, что личинки третьей стадии, попав в катиллярную сеть матки, выселяются затем в окружающую ткань и активно проникают через плаценту в околоплодную жидкость. В околоплодной жидкости личинки паразита находятся длительное время. Мы вскрыли две стельные коровы через 65—70 дней после заражения и нашли у них в амниотической и мочевой жидкостях личинок (19 и 3 экз.). Личинки эти рассматриваются нами как личинки конца третьей стадии.

Длина тела их достигает 0,75—0,83 мм, максимальная ширина — 0,031—0,033 мм. Личинки одеты в чехлик, который выступает на головном конце; у экскреторного отверстия и ануса он образует вздутия. Тело покрыто тонкой, поперечно-исчерченной кутикулой. На головном конце наблюдаются зачатки губ, рудиментарный личиночный зуб еще сохраняется. Пищевод цилиндрический, слегка расширяющийся кзади, 0,137—0,149 мм длины. На расстоянии 0,075—0,083 мм от головного конца он окружен нервным кольцом. В задней своей части пищевод переходит в желудочек, имеющий грушевидную форму. От пищевода желудочек слегка ограничен небольшим сужением. У основания желудочек закруглен, иногда с выемкой, и снабжен двумя железистыми клетками, ядра которых отчетливо видны. Третья железистая клетка вытянута вдоль дорзальной стороны пищевода. Кишечник имеет клеточное строение, клетки темного цвета, зернистые. Заканчивается он прямой кишкой, окруженной ректальными железами. Анус щелевидный, открывается на расстоянии 0,06—0,07 мм от хвостового конца. Последний снабжен шиповидным придатком, притупленным терминально. Экскреторная система личинок представлена экскреторным отверстием, каналом и

экскреторной клеткой. Экскреторное отверстие расположено на расстоянии 0,080—0,091 мм от головного конца тела. Экскреторный канал узкий и тонкий, он впадает в грушевидную экскреторную клетку зернистой структуры со светлым ядром. Клетка располагается вдоль пищевода и желудочка, чаще с вентральной стороны тела, но может переходить на дорзальную сторону. Вдоль кишечника дорзально и вентрально расположены экскреторные каналы. Передняя и средняя трети полости тела заполнены гранулами (питательные вещества). Половой зачаток в виде вытянутого овального образования, состоящего из 5—7 клеток, расположен на середине длины кишечника.

В конце третьей стадии личинки имеют вполне сформированный, овальный желудочек, снабженный в месте перехода в кишечник клапановидными выступами.

Проникновение личинок из околоплодной жидкости в организм телят нами не изучен. Это ближайшая наша задача. Мы допускаем возможность попадания их в желудочно-кишечный тракт животных, когда они производят глотательные движения, в результате которых, вероятно, заглатывают вместе с околоплодной жидкостью и личинок паразита.

Выше мы изложили краткие результаты наших исследований по жизненному циклу *N. vitulorum*. Наиболее интересным является обнаружение личинок паразитов в околоплодной жидкости у стельных коров, где они, как это впервые установлено нами, находятся продолжительное время. Мы предполагаем, что именно здесь концентрируются личинки паразита для того, чтобы затем во время родов перебазироваться в пищеварительный тракт телят.

## ЛИТЕРАТУРА

- Василев И. 1959. Коза (*Capra hircus*) — хозяин *Neoascaris vitulorum* (Goeze, 1782) Travassos, 1927. — Comptes rendus de l'Academic Bulgare de Sci., 12, № 6.
- Давтян Э. А. 1937. в кн.: Скрябина К. И. и Шульца Р. С. 1937. «Гельминтозы крупного рогатого скота и его молодняка». М., Сельхозгиз.
- Матов К. 1949. Экспериментальные исследования вверху странствуваненто на *Toxocara canis*, *Toxascaris leonina* и *Neoascaris vitulorum*. София, изд-во «Наука и искусство».
- Матов К., Василев И. 1958. Арието-ростоприемник на *Neoascaris vitulorum* (Goeze, 1782) Travassos, 1927. — Изв. Ин-та сравнит. патол. дом. животн., кн. 7.
- Refuerzo P. G., Albis-Jimenez F. S. 1954. Studeis on *Neoascaris vitulorum*. III. Furhter observations on inoculation of calves with notes on prenatal infection. — Am. J. Veterin. Research., 15, 57.
- Sprenst J. F. A. 1952. On the migratory behavior of the larvae of various ascaris species in white mice. — J. Infect. Dis., 90.
- Sprenst J. F. A. 1954. The life cycles of nematodes in the family Ascarididae Blanchard, 1896. — J. Parasitol., 40 (5).



С. Г. МЮГЕ

## О РИТМЕ ВЫДЕЛЕНИЯ ФЕРМЕНТОВ ГАЛЛОВОЙ НЕМАТОДОЙ

При гистохимическом изучении корней, пораженных галловой нематодой, было замечено, что в гигантских клетках корневой паренхимы в некоторых случаях наблюдается усиленный синтез белка, а в некоторых — гидролиз (Мюге, 1964. «Паразитические нематоды растений». Изд-во «Колос»). Поскольку седентарный фитогельминт питается содержимым только определенных (гигантских) клеток, разумно допустить, что при выделениях нематодой гидрологических ферментов между процессами гидролиза и всасыванием гидролизованной протоплазмы клеток существует какой-то ритм. В пользу последнего предположения говорит и некоторая разноречивость данных по наличию экзоферментов у выделенных из растений самок галловой нематоды.

Различия в интенсивности экскреторно-ферментативной функции отдельных фитонематод остаются незамеченными при суммарном анализе большего числа червей. Поэтому мы исследовали активность ферментов каждой в отдельности самки *Meloidogina incognita*, выделенной из растений. Для опыта готовился селикогель с небольшой примесью гипса (5%), разведенного в 1%-ном растворе белка (альбумина) на 2%-ном буфере с pH 5,6. Раствор селикогеля наносился на предметные стекла. В центре наклеенного на стекло стеклянного колечка помещалась выделенная из корня огурца самка галловой нематоды. После инкубации в течение 16 час. пластинка с селикогелем обрабатывалась нингидрином. По окрашенному ореолу возле головного конца нематоды судилось о протеолитической активности гельминта.

Контролем служили два параллельных теста: нематода, помещенная в селикогель, приготовленный на буфере без белка (с тем, чтобы учесть возможное наличие аминокислот, выделенных нематодой); на селикогель с белком наносилась капля воды, в которой обмывалась нематода. Это делалось для того, чтобы исключить влияние ферментов сопутствующих бактерий (если бы на теле нематод оказались бы бактерии, обладающие протеолитической активностью, то в контроле также наблюдался бы гидролиз белка).

Из 95 опытов в 27 случаях было установлено наличие протеолитической активности самок *M. incognita*. В 53 случаях ферментов обнаружить не удалось и в 15 случаях результаты были неясны.

Сопоставляя соотношение тех гигантских клеток, в которых наблюдается гидролиз белка, к тем, в которых происходит синтез, с соотношением нематод выделяющих и не выделяющих ферментов, можно ориентировочно предположить, что выделение галловой нематодой ферментов и всасывание продуктов гидролиза занимает только четвертую часть времени существования паразита в растении и подчиняется какому-то ритму. Это позволяет растению за счет усиленного синтеза в гигантских клетках нормализовать те процессы, которые происходят под действием ферментов нематоды, а самому седентарному паразиту питаться одними и теми же клетками, не вызывая их некроза.

С. И. ПЛОТНИКОВА, Б. А. ШИШОВ, Л. В. КУЗЬМИНА<sup>1</sup>

## К ИЗУЧЕНИЮ БИОГЕННЫХ МОНОАМИНОВ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ АСКАРИДЫ (*ASCARIS SUUM*)

Данные о структуре нервной системы гельминтов (понимая под этим не только ее морфологическое строение, но и распределение в ней физиологически активных веществ) представляют интерес для сравнительной нейростологии и нейрофизиологии. Кроме того, они могут служить теоретической предпосылкой для разработки мер борьбы с паразитами.

Одним из наиболее изученных в нейробиологическом отношении гельминтов является аскарида. Сравнительно много исследований посвящено анатомии и гистологии ее нервной системы. (Goldschmidt, 1903, 1908, 1909, 1910; Дейнека, 1912; Chitwood, Chitwood, 1950, и др.). Однако, несмотря на это, некоторые вопросы о тонком строении ткани не получили окончательного решения.

Физиологически активные вещества нервной системы аскариды и их значение изучены также недостаточно. Ряд данных указывает на то, что нервная система этой нематоды имеет холинэргические структуры.

Наряду с этим отмечено, что гомогенаты аскарид (нервная и мышечная ткани) содержат серотонин (Александрюк, Долгун, 1963) и катехоламины (Кротов, Хованская, 1966). Указано также, что под влиянием серотонина, адреналина, эфедрина, фенамина, эрготамина происходит изменение двигательной активности нематоды (Кротов, 1956; Александрюк, 1964).

Приведенные данные дают основание предположить, что нервная система аскарид имеет не только холинэргические, но и моноаминэргические структуры. Однако прямые доказательства локализации биогенных моноаминов в нервной системе аскариды отсутствуют.

Задача представленного исследования — выявить биогенные моноамины в нервной системе аскариды гистохимическим методом.

### МЕТОД

Гельминтов, полученных на мяскокомбинате, содержали до начала эксперимента в растворе Рингера при 37°. Для гистохимического исследования брали фрагменты аскарид, где отмечено наибольшее скопление нервных структур: головные концы самок и хвостовые участки тела самцов. Протяженность изучаемых фрагментов была около 4—5 мм. В экспериментах использовали как только что полученный материал, так и гельминтов, содержавшихся несколько дней в лабораторных условиях; в обоих случаях отбирали нематод с хорошей подвижностью.

<sup>1</sup> Работа выполнена совместно с сотрудниками (С. И. Плотникова, Л. В. Кузьмина) Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова АН СССР.



Сохранение нематод в условиях *in vitro* в течение нескольких дней существенно не отражалось на качестве реакции.

Гистохимическую реакцию специфического выявления биогенных моноаминов (Falk, Owman, 1965) проводили в модификации Говырина (1965). Срезы толщиной 15—30 мк получали на замораживающем микротоме и затем лиофилизировали их в течение 8 час. Высушенные срезы обрабатывали формальдегидом при 80—82° в течение одного часа. В ряде экспериментов обработку формальдегидом проводили сразу после лиофилизации, в других — срезы сохраняли до следующего дня в вакуумном эксикаторе с фосфорным ангидридом. Непосредственно перед просмотром срезы заключали в полистирол.

Контролем служили срезы, которые проходили описанную обработку, но не подвергались действию формальдегида.

С целью дополнительного подтверждения специфичности получаемой реакции проведены эксперименты с резерпином, который, как известно, вызывает высвобождения биогенных моноаминов из ткани. Резерпин (0,2 мл раствора в концентрации  $10^{-3}$  г/мл) инъецировали в полость тела нематод. В контроле нематодам вводили по 0,2 мл раствора Рингера. Инъекции осуществляли на уровне передней трети тела аскариды. Для предотвращения вытекания введенного вещества и полостной жидкости тело червя перевязывали несколько выше места прокола кутикулы. После инъекции гельминтов помещали в раствор Рингера при 37° на 20 час., а затем их брали в опыт. Время действия резерпина ограничено в связи с тем, что через 20 час. аскариды, особенно те, которым вводили резерпин, теряли характерную для гельминтов подвижность, но еще сохраняли сократительную реакцию на механическое раздражение.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Проведенная гистохимическая реакция позволила наблюдать специфическое зеленое свечение, характерное для катехоламинов в ряде структур нервной системы аскариды.

В нервных волокнах, особенно в волокнах большого диаметра, реакция проявляется в виде зеленой светящейся сетки (см. рис. 3).

На срезах передней части тела аскариды видно, что около пищевода симметрично проходят четыре довольно толстых нервных волокна, содержащих катехоламины. Два дорзальных волокна более сближены между собой, чем вентральная пара (рис. 1). Топография этих волокон соответствует расположению папиллярных или субпапиллярных нервных стволов (Goldschmidt, 1908). Периферические концы этих волокон направляются вдоль пищевода к папиллам и заканчиваются в рецепторных образованиях. В соответствии с этим на дорзальной губе обнаружены два, а на каждой латеро-вентральной губе по одному рецепторному аппарату, имеющему моноаминэргическую иннервацию (рис. 2, 3). Волокно при достижении вершины сосочка резко истончается и образует конус. На удачных срезах над конусом видна кутикулярная трубочка. На конце сосочка располагается участок кутикулы, обладающий ярко-желтой неспецифической флюоресценцией. Такое свечение наблюдается в головных и хвостовых чувствительных сосочках как в опыте, так и в контроле.

В центральном направлении рассматриваемые волокна уходят к окологлоточному нервному кольцу.

На уровне окологлоточного нервного кольца обнаружена реакция на катехоламины в небольшом числе отдельно расположенных нейронов и

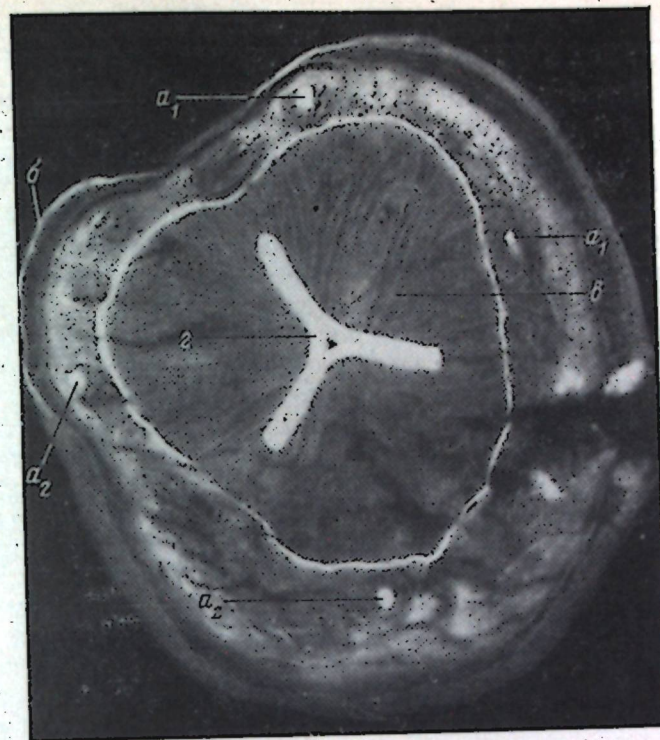


Рис. 1. Поперечный срез переднего конца тела *Ascaris suum* (объектив 10)  
а — специфическое свечение в субпапиллярных нервных волокнах (а<sub>1</sub> — дорзальные, а<sub>2</sub> — вентральные волокна); б — кутикула; а — пищевод; 2 — просвет пищевода

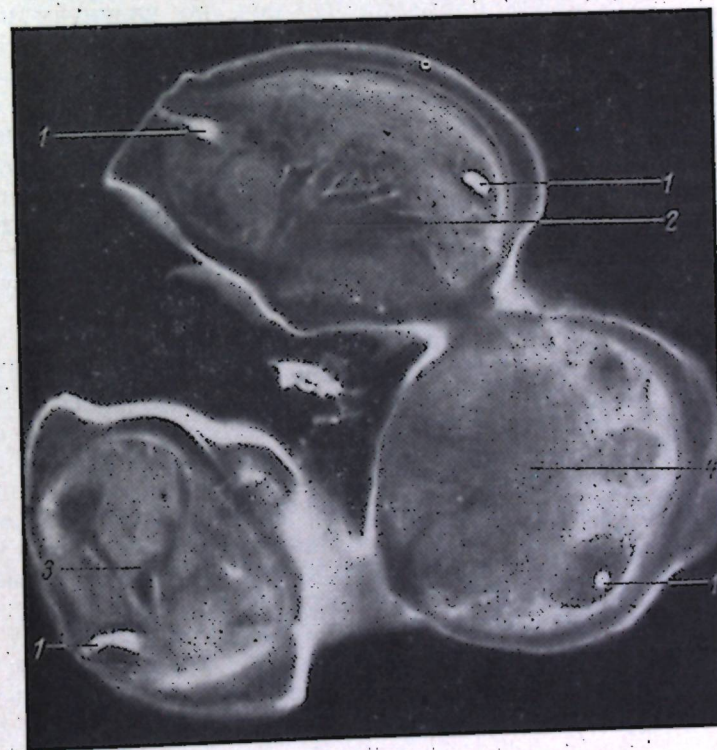


Рис. 2. Поперечный срез губ самки *Ascaris suum* (объектив 10)  
1 — специфическая реакция в нервных волокнах, иннервирующих головные сосочки; 2 — дорзальная губа; 3, 4 — латеро-вентральные губы



их отростках. Эти нейроны различаются по своим размерам и по числу отходящих от них отростков. Среди клеток особенно интересны уни- и мультиполярные нейроны средней величины с ветвящимися и далеко прослеживающимися по кольцу отростками (рис. 4).

Область распространения моноаминэргических структур в головном конце аскариды в основном находится на уровне окологлоточного нервного кольца и впереди него. За кольцом, в непосредственной близости от него, в брюшном нервном стволе на двух срезах были отмечены 2—3 тонких нервных волокна с зеленым свечением. На срезах большого диаметра, т. е. при удалении от нервного кольца, в продольных нервных стволах специфической реакции не обнаружено.

В хвостовом конце тела самца аскариды также обнаружены моноаминэргические нервные элементы. Специфическое свечение наблюдается в телах нейронов и в их отростках. На рис. 5 представлен один из нейронов хвостового отдела нервной системы самца. Один из отростков этой клетки направлен к поверхности тела и образует кистеобразное ветвление в области полового сосочка. Второй отросток, отходящий с противоположной стороны нейрона, уходит в центральном направлении. В нервном сплетении анального ганглия выявлена группа довольно тонких моноаминэргических волокон. Вероятно, часть из них представляет собой ветвления аксонов чувствительных клеток, иннервирующих хвостовые сосочки, а некоторые, возможно, принадлежат ганглиозным клеткам.

Контрольные опыты показали, что неспецифически флюоресцируют различные ткани аскариды. Особенно сильное зеленое свечение наблюдалось в мышечных клетках и в мембране пищевода. В нервных структурах аутофлюоресценции не обнаружено.

Опыты с резерпином показали, что под его влиянием происходит снижение интенсивности специфического свечения, главным образом в нервных волокнах. Наиболее отчетливо это было заметно на волокнах, расположенных в области окологлоточного кольца.

Таким образом, на основании полученных данных можно сделать вывод о том, что нервная система аскариды имеет небольшое количество структур, содержащих катехоламины. Реакция на катехоламины обнаружена в отдельных нейронах головного и хвостового отделов нервной системы, в окологлоточном нервном кольце, анальном нервном сплетении, а также в папиллярных нервах и нервах, иннервирующих половые сосочки самца.

Строение чувствительных сосочков аскариды наиболее подробно рассмотрено в работах Гольдшмидта (1910) и Дейнеки (1912). Однако эти авторы по-разному трактуют структуры, входящие в состав периферических органов восприятия. По данным Дейнеки, иннервация сосочков осуществляется минимум двумя волокнами: волокном первого и второго рода. Волокна и, соответственно, нейроны первого рода осуществляют связь рецептора с центральной нервной системой. Клетки и волокна второго рода не связаны с центральной нервной системой. Гольдшмидт рассматривает структуры, соответствующие по описанию Дейнеки клеткам и волокнам второго рода, как элементы, не имеющие нервной природы. Дейнека описывает терминали, отходящие от волокон первого и второго рода, особенно обильные в концевой части чувствительных волокон (в местах сближения и слияния волокон первого и второго рода). Гольдшмидт считает, что это артефакт метода окраски метиленовой синью.

При реакции на катехоламины в головных сосочках отмечено свечение только одного волокна в каждом сосочке. Поскольку реакция



Рис. 3. Продольный срез головного конца самки *Ascaris suum* (объектив 10)

1 — специфическая реакция в нервном волокне, иннервирующем головной сосочек; 2 — кутикула; 3 — пищевод; 4 — просвет пищевода



Рис. 4. Поперечный срез на уровне нервного кольца самки *Ascaris suum* (объектив 10)

1 — специфическая реакция в нейроне и его отростках; 2 — кутикула; 3 — мышечные клетки; 4 — пищевод; 5 — просвет пищевода

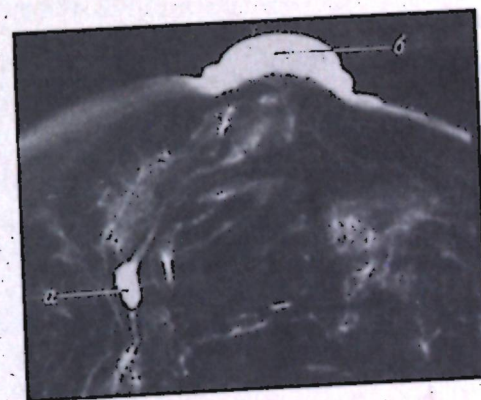


Рис. 5. Поперечный срез хвостовой части тела самца *Ascaris suum* (объектив 10)

a — специфическая реакция в нейроне и его отростках. Периферический отросток направлен к половому сосочку. С противоположной стороны от нейрона уходит отросток в центральном направлении; б — кутикула головного сосочка



специфического свечения наблюдалась в волокнах папиллярных нервов на срезах различного уровня, вплоть до уровня нервного кольца, то вероятно, моноаминэргические волокна принадлежат по классификации Дейнеки к волокнам первого рода. При данном методе не удалось наблюдать терминальных ветвлений волокон.

В сосочках губ Гольдшмидт описал особый тип нервных окончаний. Он наблюдал под кутикулой линзообразные образования, в которые проникали нервные волокна. Дейнека оценил эту структуру как артефакт. На наших препаратах подобные образования были видны. Для окончательного выяснения сущности наблюдаемой картины, по-видимому, нужно специальное гистологическое исследование.

Сопоставление полученных данных о распределении катехоламинов с имеющимися в литературе данными о локализации холинэстеразы показывает, что холинэргические и моноаминэргические структуры расположены в одних и тех же отделах нервной системы аскариды. Однако холинэргические структуры имеют более широкое распространение, так как реакция на холинэстеразу отмечена в папиллярных и амфидах нервных, в области нервного кольца, в продольных нервных стволах тела, в мускулатуре, в волокнах, иннервирующих половые сосочки, и в некоторых других образованиях (Lee, 1962; Lui et al., 1963; Znidarić, 1967).

Функции моноаминэргических нервных структур у аскариды пока не ясны. Тот факт, что волокна, содержащие катехоламины, иннервируют рецепторные образования, дает основание предполагать, что они выполняют чувствительную функцию.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александрюк С. П. 1964. Влияние серотонина (5-окситриптамина) на двигательную активность *Ascaris suum*.— Труды ГЕЛАН, 14.
- Александрюк С. П., Долгун З. С. 1963. Серотонин (5-окситриптин) в тканях свиных аскарид (*Ascaris suum*).— В сб. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». Изд-во АН СССР.
- Говырин В. А. 1965. Об отсутствии прямой симпатической иннервации скелетных мышц.— Докл. АН СССР, 160.
- Дейнека Д. И. 1912. Нервная система аскариды.— Труды Императорского СПб. об-ва естествоиспытателей, 42, вып. 2, ч. 2.
- Кротов А. И. 1956. Реакции аскарид на ряд фармакологических веществ.— Мед. паразитол. и паразитар. болезни, 25, 1.
- Кротов А. И., Хованская М. Г. 1966. Обнаружение катехоламинов в тканях паразитических червей.— Бюлл. эксп. биологии и медицины, 62, № 12.
- Chiwood B. G. a. M. B. Chiwood. 1950. An introduction to nematology. Baltimore.
- Falk B., C. Owmán. 1956. A detailed methodological description of the fluorescence method for the cellular demonstration of biogenic monamines.— Acta Univ. Lundensis, sect. II, 7.
- Goldschmidt R. 1903. Histologische Untersuchungen an Nematoden I. Die Sinnesorgane von *Ascaris lumbricoides* L. und *megaloccephala* Clogu.— Zool. Abt. f. anat. u. ontogen., 18, H. 1.
- Goldschmidt R. 1908. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*, ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I.— Z. wiss. Zool., 90.
- Goldschmidt R. 1909. Das Nervensystem von *Ascaris* etc. II. Teil.— Z. wiss. Zool., 92.
- Goldschmidt R. 1910. Das Nervensystem von *Ascaris* etc. III. Teil.— Festchr. R. Hertwig, 2.
- Lee D. L., 1962. The distribution of esterase enzymes in *Ascaris lumbricoides*.— Parasitol., 52.
- Lui A., Becéjac S., Kravica S., D. Corić. 1963. On the activity and localization of cholinesterase in *Ascaris suum* Goetz.— Vet. arhiv, Zagreb, kn., 33, sv. 11—12.
- Znidarić D. 1967. A comparative analysis of the localization of cholinesterase activity in some parasitic nematodes. II. *Ascaris suum*, *Parascaris equorum*, *Neoascaris vitulorum* and *Oxyuris equi*.— Vet. arhiv, Zagreb, kn. 37, sv. 9—10.

Т. В. ПОКРОВСКАЯ

#### К ИЗУЧЕНИЮ МЕЛОЙДОГИНОЗА КАК БИОЦЕНОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА

Фитогельминтозы в литературе обычно рассматриваются как процессы, возникающие вследствие паразитирования в растениях фитогельминтов. Например, гетеродероз свеклы как результат поражения этой культуры *Heterodera schachtii*, дителенхоз картофеля как следствие паразитирования в нем *Ditylenchus destructor*, мелойдогинозы как поражение растений мелойдогинами. Однако сводить фитогельминтоз только к тем процессам, которые возникают в растениях под влиянием возбудителя заболевания, было бы неправильным. С почвой тесно связаны и растения, и нематоды, поэтому фитогельминтоз нельзя рассматривать вне влияния почвы, населенной огромным количеством разнообразных организмов и выступающий в качестве биоценотического целого.

Даже в визуально здоровом растении почти всегда можно обнаружить фитонематод. Это означает, что наряду с фитогельминтами в растении проникают и другие нематоды, которые также не могут не влиять на растение. Поэтому фитогельминтоз нельзя трактовать как процесс, течение которого определяется влиянием только одного возбудителя заболевания. Весьма важное значение для упомянутого процесса имеет контакт растения и нематод с микроорганизмами почвы.

Нематоды не только несут микрофлору на своей поверхности, но подавляющее их большинство содержит ее в кишечнике (Калиненко, 1936; Турлыгина, Косарева, 1962—1963; Соловьева, 1965). В этом смысле нематоды должны рассматриваться как потенциальные инокуляторы микрофлоры. Кроме того, фитогельминтоз, как правило, переходит в микрокок или бактериоз, особенно это касается органов растений, произрастающих в почве (Парамонов, 1952, 1962). Мелойдогиноз огурцов в этом отношении не является исключением.

В данной работе мелойдогиноз огурцов в условиях теплиц впервые рассматривается как биоценотический процесс.

Мелойдогины хорошо известны специалистам как фитогельминты большого патогенного значения. В средней полосе СССР галловыми нематодами сильно поражаются растения в защищенном грунте, особенно огурцы. Последние по сравнению с другими растениями, выращиваемыми в теплицах, являются наиболее урожайной и рентабельной культурой. Под огурцами обычно бывает занято свыше трех четвертей общей площади теплиц. Строительство и эксплуатация теплиц дорого стоят (постройка 1 м<sup>2</sup> теплиц обходится в 30 руб., а площадь защищенного грунта в специализированных хозяйствах составляет десятки тыс. м<sup>2</sup>). Поэтому в условиях теплиц особенно важным является получение высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур.

Специфика тепличных условий (высокие температура и влажность воздуха и почвы, обилие органического материала в почве и, как следствие этих факторов, активизация почвенных организмов — микрофлоры)



ры, многочисленных и разнообразных беспозвоночных животных и т. п.) способствует быстрому развитию фитонематод, в том числе мелойдогин, ускоренному разрушению органического материала в почве. Эти условия также благоприятны и для разрушения галлов. Последний момент особенно опасен тем, что почва инфицируется большим количеством галловых нематод (инвазионными личинками и яйцами) и становится источником заражения новых растений. В результате экстенсивность инвазии растений нематодами резко возрастает. Практически на протяжении вегетации, в ходе мелойдогиноза, происходит постоянное выселение галловых нематод в почву, а тем самым неуклонное накопление в почве паразитов и непрерывное заражение все новых и новых растений. Поэтому определение причин загнивания галлов и что собою представляет мелойдогиноз в целом имеют немаловажное значение.

Изучение отдельных сторон мелойдогиноза (Покровская, 1961, 1964; Покровская, Ивашкина, 1967) позволило установить течение этого заболевания.

Инвазионные личинки мелойдогин привлекаются диффузатами корней и сосредотачиваются вокруг кончиков корней — наиболее физиологически активных зон роста. Личинки начинают питаться на поверхности корня. Под влиянием экскретов пищеводных желез мелойдогин происходит интенсивное деление и разрастание клеток корня, начинается формирование галл. Важным здесь является тот факт, что формирование галла начинается еще до внедрения личинок в корень (Loewenberg, Sullivan, Schuster, 1960). Образование галла свидетельствует о том, что коррелятивные связи в растении нарушаются. Питание личинок, начавшееся на поверхности корня, продолжается во время их миграции и после выбора ими места локализации. Затем оно прерывается в процессе линек и возобновляется вновь после превращения личинки во взрослую особь, в самку. Таким образом, еще до превращения инвазионной личинки в самку происходит направленное воздействие на растение со стороны паразита, выражающееся визуально в образовании галла, а физиологически в нарушении корреляций в растении и создании нового ростового центра.

В жизни мелойдогин галл имеет большое значение. Он защищает нематод от неблагоприятных воздействий внешней среды и является центром сосредоточения питательных веществ, обеспечивающих развитие индивидуумов и их воспроизводство. Эти функции галла существуют благодаря тому, что галл превращается в ростовой центр.

Поскольку стимул, приводящий к делению и разрастанию клеток корня, исходит от галловой нематоды, то данное явление заставляет предположить, что в выделениях эзофагеальных желез паразита, помимо ферментов, содержатся вещества либо типа ростовых, либо активизирующие ауксины растения (например, это могут быть вещества, устраняющие влияние ингибиторов ауксинов растения). Хотя вначале это влияние и невелико, тем не менее возникает новая зона роста, которая впоследствии превращается в активный ростовой центр. Превращение галла в новый активный центр роста определяется тем, что в галле — зоне локализации паразитов — действуют различные механизмы, способствующие его росту. Таким начальным импульсом, как уже было сказано, является воздействие со стороны нематоды. В свою очередь делящиеся и растущие клетки, как известно из физиологии растений, становятся центрами привлечения органических, минеральных веществ и воды. В галле в результате влияния обмена веществ каждого из партнеров друг на друга происходит быстрая мобилизация запасных питатель-

ных веществ хозяина, выражающаяся в переводе сложных и нерастворимых соединений в простые и легко растворимые. В частности, рано мобилизуется крахмал, который не обнаруживается уже в 6-дневном галле (в паренхиме здоровых участков корней крахмал не гидролизуются). Следовательно, галл становится местом сосредоточения питательных веществ. Тем самым создаются благоприятные условия как для деления и роста клеток растения-хозяина, так и для развития паразита. Далее, активация роста обуславливается еще и тем, что в ходе заболевания и развития паразита в галле накапливаются продукты белкового распада, которые стимулируют дальнейшее клеточное деление. Особенно активным в этом отношении оказался тирозин (Orsos, цит. по Сухорукову, 1952). По устному сообщению Бумбы (Институт Зоологии АН Молд. ССР), количество тирозина в галлах увеличивается приблизительно в 8 раз по сравнению с контролем.

Образование нового ростового центра нарушает нормальный ток воды и питательных веществ в растении, что усугубляет нарушение коррелятивных связей в физиологических процессах. Именно нарушением корреляций обусловлено превращение галла в новый центр роста. О нарушении корреляций свидетельствуют не только быстрая мобилизация крахмала, но и уменьшение поступления фосфора в растение и его замедленное передвижение в растении на ранних фазах мелойдогиноза (Dropkin, King, 1956; Петербургский, Бодрова, 1958).

Важным обстоятельством является то, что инвазионные личинки мелойдогин в процессе эволюции сохранили способность к миграции внутри корня. Последняя обеспечивает счищение микроорганизмов почвы, осевших на поверхности тела. Вероятно, кутикула мелойдогин обладает специфическими свойствами. Данное предположение основано на том, что кутикула инвазионных личинок мелойдогин не бывает загрязнена частицами детрита или какого-либо другого растительного материала в отличие от рабдитин и акробелин. Кроме того, кутикула мелойдогин легко очищается как простой промывкой в воде, так и при движении личинок по поверхности агара (Покровская, 1961). В ряде случаев двукратной промывки водой личинок, извлеченных из почвы, оказалось достаточной — рост микроорганизмов вслед за движущимися по агару личинками не наблюдался. Положительную для нематод роль в очищении от микрофлоры оказывают фитонциды растения-хозяина.

Образование галла, как центра привлечения питательных веществ и защитного для нематод образования, и очищение кутикулы инвазионных личинок в процессе миграции от вульгарной почвенной микрофлоры обеспечивают беспрепятственное онтогенетическое развитие особи.

В результате нарушенных корреляций изменяется также анатомическое строение корня мелойдогинозного растения (Покровская, Ивашкина, 1967). Основная суть этих изменений сводится к гиперплазии и гипертрофии паренхимы корня, к образованию гидроцитных элементов, к деформации сосудов и закупорке их тиллами (рис. 1—4). Перечисленные изменения свидетельствуют о значительном нарушении корреляций в растении. Следует подчеркнуть, что данные нарушения в ходе мелойдогиноза непрерывно усиливаются вследствие усиления патогенного влияния со стороны мелойдогин, которые размножаются тут же, в галле, и часть потомства продолжает развиваться, не покидая галла. Галл растет, превращается в ситигалл (сложный галл с большой численностью мелойдогин), и этот рост сопровождается непрерывным образованием гидроцитной ткани с прогрессирующим нарушением проводящей системы растения. Не случайно поэтому в наиболее жаркие часы дня растения придают, несмотря на оптимальное содержание влаги в почве.



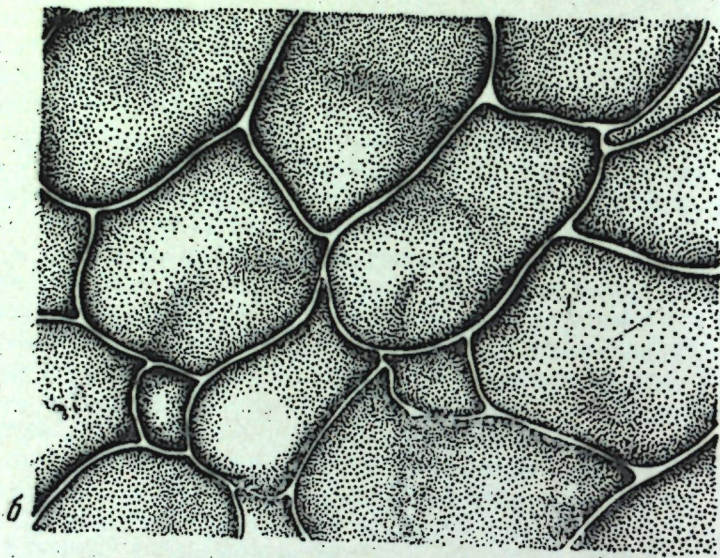
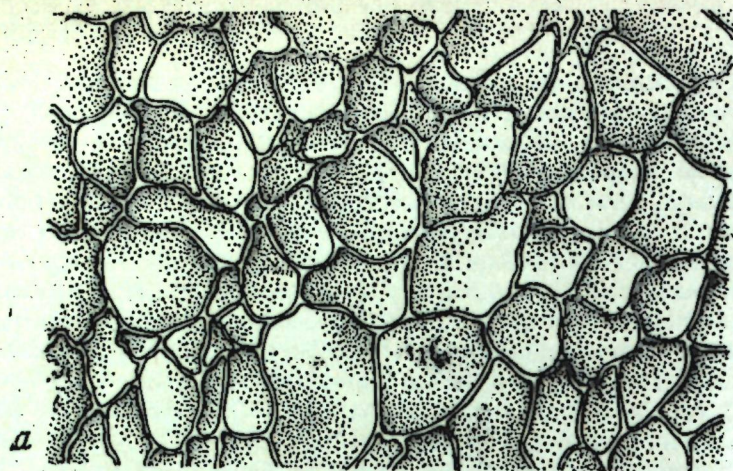


Рис. 1. Поперечные срезы участка паренхимы корня  
а — здорового участка; б — галла,  $\times 280$  (оригинал)



Рис. 2. Поперечный срез участка гидроцистной ткани,  $\times 280$  (оригинал)

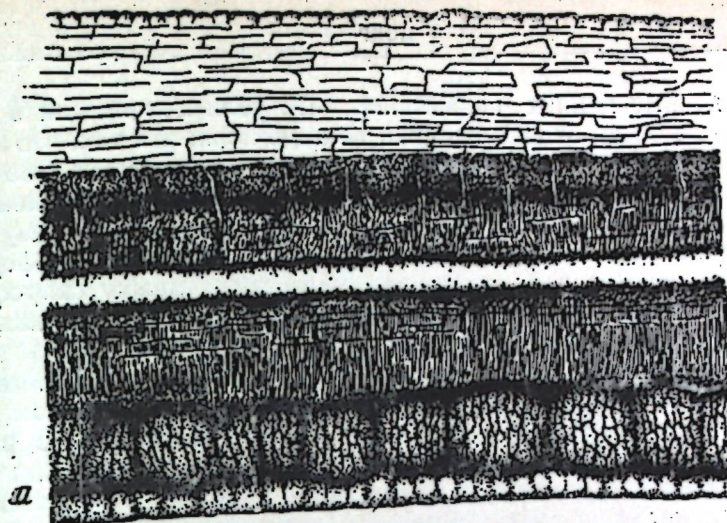


Рис. 3. Продольный срез сосудов корня  
а — здорового участка; б — галла,  $\times 56$  (оригинал)

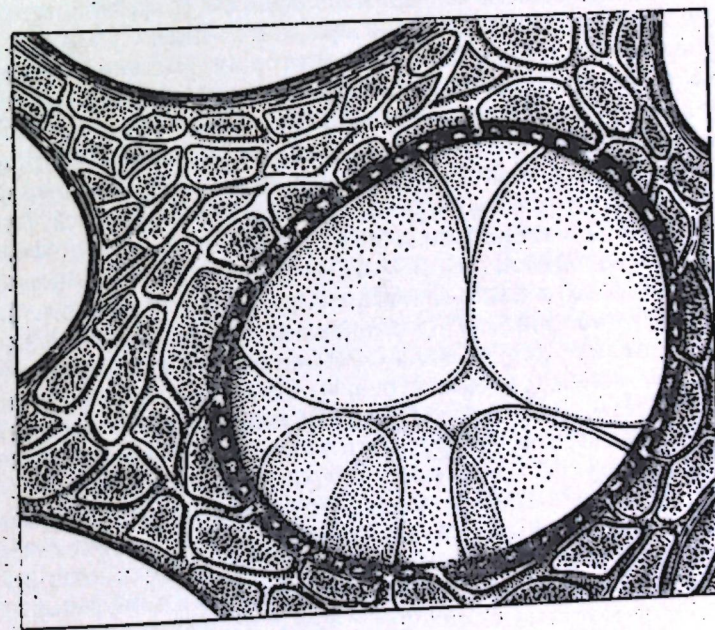


Рис. 4. Поперечные срезы галла: видны тиллы в полости сосуда,  $\times 280$  (оригинал)



Приведенные данные показывают, что роль мелойдогин в патогенном процессе очень велика. Однако не надо понимать так, что выделяемые паразитами экскреты эзофагальных желез действуют по простой схеме: экскреты разлагают питательный материал растительной клетки, продукты разложения всасываются паразитами, а растение не участвует в этом процессе. Такие простые отношения, т. е. выделение ферментов, разложение субстрата и всасывание существуют между сапрофитными организмами и растительным трупом. Иные отношения устанавливаются между паразитом и растением-хозяином.

Сухоруков был первым, кто по-новому взглянул на физиологию больного растения. В отличие от распространенного взгляда о том, что паразитический организм (гриб или бактерия), проникая в растение, переводит органические соединения растения при помощи своих ферментов в усвояемое состояние, а затем поглощает их, Сухоруков развил принципиально иную точку зрения, согласно которой питание паразитического гриба осуществляется благодаря его приспособленности к обмену веществ растения-хозяина и обслуживается системой ферментов самого хозяина. Приведем такой пример. Общеизвестно, какой большой вред наносит фитофтора картофелю. Из работ Сухорукова выяснилось, что фитофтора самостоятельно усваивать крахмал не может, так как не содержит ферментов, гидролизующих крахмал. Питание фитофторы на картофеле осуществляется благодаря тому, что этот гриб обладает свойством устранять тормозитель амилазы растения и этим стимулировать сахаронакопление в пораженном картофеле. Сухоруковым приводятся ряд данных, подтверждающих, что паразитические грибы активируют в растении те процессы, которые благоприятствуют инфекции и которые протекали еще до заражения в здоровом растении. Он высказал предположение, что подобные зависимости не являются частными, а носят характер общей закономерности. Кроме того, этим исследователем было показано, что растения в ответ на введение ферментов вырабатывают тормозители этих веществ. Мюге (1961) показал, что в ответ на выделение галловыми нематодами ферментов растение вырабатывает их тормозители. Этим самым на примере взаимоотношений между галловыми нематодами и растением подтверждается идея Сухорукова.

В результате паразитирования нематод в растении исследователь имеет дело с принципиально новым организмом — организмом больного растения, характеризующегося совершенно иными биохимико-физиологическими свойствами по сравнению с таковыми здорового растения.

Выработкой ингибиторов растение уменьшает влияние ферментов нематод. Вместе с тем образование ингибиторов является благоприятным моментом для мелойдогин, так как вследствие этого предотвращается некроз растительной ткани, который для галловой нематоды как седентарного паразита является элиминирующим фактором.

Благодаря ингибированию ферментов нематод между хозяином и паразитом устанавливается подвижное равновесие, суть которого заключается, на наш взгляд, в том, что энергетические потребности галла и нематоды удовлетворяются растением. Возможно, что в связи с выработкой растением ингибиторов ферментов нематод поддерживается длительное существование гигантских клеток. А это необходимо для мелойдогин. Именно функционирование гигантских клеток на протяжении длительного периода обеспечивает развитие и размножение галловых нематод. Однако такие отношения между паразитом и хозяином характерны для первой фазы развития галлов, когда в галле живут первично поселившиеся нематоды. С течением времени в результате повторных онтогенезов нематод и расселения потомства в галле подвижное равно-

весие, характерное для первой фазы развития галла, нарушается. Наступает вторая фаза развития галла — некротическая (Покровская, 1961), которая связана с перерастанием галла в сингалл. В последнем развиваются популяции мелойдогин, представленные самками, самцами и личинками различных возрастов. Влияние продуктов жизнедеятельности паразитов становится настолько сильным, что установившаяся в начале синхронность между паразитом и хозяином нарушается. В галле возникает некроз. Причины некроза в галлах еще не выяснены, и о них можно только предполагать. Одна из них, по-видимому, связана с тем, что выработка ингибиторов ферментов нематод в растении в ходе заболевания снижается. Данное явление должно быть связано с общим состоянием растения. Растение к этому времени становится сильно ослабленным, и сопротивляемость его значительно снижается. В этот период на корневой системе наблюдается большое количество галлов.

Естественно, что изменяющиеся на протяжении мелойдогиноза биохимико-физиологические и анатомические свойства галла не могут не отразиться на внешнем его облике. В начале заболевания галлы белые, поверхность их гладкая. После окончания онтогенеза первично поселившихся в галлах нематод на поверхности галла появляются желтые участки — это яйцевые мешки мелойдогин. Поверхность таких галлов остается неповрежденной. Некротические или сапробиотические очаги отсутствуют. Такие галлы условно обозначены нами как здоровые. Однако с течением времени под влиянием усиливающего воздействия мелойдогин характер поверхности галлов изменяется. Поверхностные слои галла слущиваются, опадают. Галл как бы «разлохмачивается». Появляются некротические очаги (отмирающие и некротизированные участки ткани — питательный материал для многочисленных почвенных сапрофитов — бактерий, грибов, а также для многих фитонематод). Появление некротических очагов означает, что энергетический баланс галла складывается не в пользу растительной ткани. С этого момента начинается процесс разрушения галлов. В дальнейшем некротические очаги перерастают в сапробиотические, и галл сгнивает.

Внешняя характеристика галлов (как форма, отражающая внутреннее содержание) была использована нами в качестве критерия по отбору материала при изучении нематодофауны галлов. Корневая система растений заселена разнообразными организмами, в том числе бактериями, грибами, нематодами. Мелойдогинозное растение влияет на весь этот комплекс организмов, и, в свою очередь, весь этот комплекс влияет на растение. Процессы, которые совершаются в галле, закономерны, поскольку первичные изменения индуцируют последующие корреляции в растении, вызывая обильный приток питательного материала и воды к местам сосредоточения нематод, что в свою очередь способствует гиперплазии и гипертрофии клеток паренхимы корня; далее, сосудистая система не обеспечивает достаточно быстро новый центр роста водой и питательными веществами; создается необходимость в образовании дополнительных транспортных системы — возникают гидроцитные элементы, т. е. преобразуется и анатомическое строение корня и т. д.). Отсюда закономерны сукцессии в фауне нематод галлов, так как они обусловлены изменениями биохимико-физиологических показателей галла. Эти закономерности сводятся к следующему.

В ходе мелойдогиноза по мере старения и разрушения галлов общая численность нематод возрастает за счет увеличения численности особей нематод основных экологических групп: эузапробионтов, деусапробионтов и фитогельминтов (преимущественно мелойдогин). Преобладание в



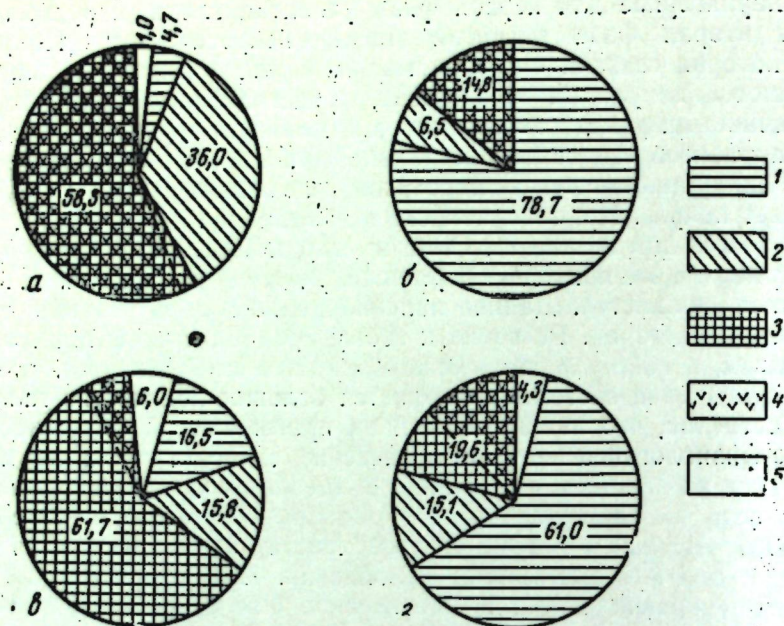


Рис. 5. Распределение фитонематод в галлах и их ризосфере (в %)

а — здоровые галлы; б — гниющие галлы; в — ризосфера здоровых галлов; г — ризосфера гниющих галлов; 1 — эусапробионты; 2 — деусапробионты; 3 — фитогельминты; 4 — галловые нематоды; 5 — прочие нематоды

процентном выражении деусапробионтов и мелойдогин в здоровых галлах и в галлах на начальных стадиях распада сменяется господством эусапробионтов на последующих стадиях распада и в особенности в гниющих галлах, т. е. на протяжении мелойдогиноза наблюдается сукцессия нематод. Численность особей эусапробионтов и процентное содержание их, как правило, коррелируются. Увеличение подвижных форм мелойдогин в галлах происходит до загнивания галлов и обусловлено выходом личинок из яиц в результате повторных онтогенезов. В гниющих галлах наблюдается снижение численности мелойдогин, которое связано с выселением личинок и самцов из галлов в почву.

Ведущее значение в нематодофауне галлов принадлежит нематодам подкласса *Secernentea*. Из них преобладают представители *Rhabditidae*, *Cephalobidae*, *Panagrolaimidae* (*Micronema intermedia*) и возбудитель заболевания — *Meloidogyne incognita* (*Heteroderidae*).

Изменение общей плотности популяций обнаруженных видов фитонематод связано с состоянием галлов. Независимо от таксономической принадлежности она увеличивается в ходе мелойдогиноза до загнивания галлов. В то же время изменения плотности популяций отдельных видов или группы видов строго специфичны и зависят от их таксономической принадлежности. Все указанные изменения сводятся не только к тому, что они затрагивают галлы как места локализации паразитов и растения в целом, но главным образом к тому, что мелойдогиноз влияет на членов ризоценоза (Андраси, 1952—1953) и тем самым изменяет окружающую среду. На диаграмме (рис. 5) приводится характеристика нематодофауны двух категорий галлов — здоровых и гниющих, а также ризосферы этих галлов. На этой же диаграмме показано, как резко возрастает роль эусапробионтов в гниющих галлах по сравнению со здоровыми галлами и как сильно увеличивается численность инвазион-

ных личинок мелойдогин в ризосфере гниющих галлов в сравнении с прикорневой почвой здоровых галлов. Эти изменения в нематодофауне галлов и их ризосферы свидетельствуют о том, что возникающие в галлах сапробиотические процессы распространяются и на ризосферу растения, и в этом большая роль принадлежит нематодам-эусапробионтам — активным переносчикам микрофлоры и участникам сапробиотических процессов. Здесь нам особенно хочется подчеркнуть, что отмеченное воздействие мелойдогинозного растения на окружающую среду происходит на протяжении всей вегетации. Отсюда понятно, что массовое выселение инвазионных личинок из гниющих галлов в почву представляет большую угрозу для производства. Это означает, что экстенсивность инвазии резко возрастает. Попадая в почву, галловые нематоды заражают новые растения, и это приводит в итоге к повреждению всех растений, произрастающих в теплице. Мелойдогиноз становится наиболее опасным только тогда, когда он перерастает в популяционный процесс (галл превращается в сингалл).

Для старых самок состояние галла (наличие в нем некрозов) не имеет никакого значения, поскольку их онтогенез завершен. Наоборот, некротическое состояние галла, стимулирующее выход личинок в почву, является благоприятным моментом для потомства — в почве личинки заражают новые корни этих же и соседних растений.

Для молодых самок состояние галла имеет первостепенное значение. Они должны отложить яйца прежде, чем галл будет охвачен сапробиотическим процессом, ибо паразит может существовать только в тканях живого растения. Отсюда видно, что в старом галле, точнее в сингалле, между отдельными особями создаются антагонистические отношения, возникают внутрипопуляционные противоречия. Эти противоречия снимаются элиминацией седентарных форм мелойдогин (самок, личинок третьего и четвертого возрастов) и выходом личинок второго возраста и яиц в почву. Для особи такое разрешение противоречия вредно, а для вида — это адаптация, обеспечивающая его существование, которое определяется не только взаимоотношениями между паразитом и хозяином, но и всем комплексом организмов, входящих в биоценоз (бактерии, грибы, нематоды и др.).

Касимова (1954) показала, что суперфосфат Гуссейнова (суперфосфат + кислый гудрон) задерживает разложение галлов. Этот факт имеет немаловажное значение, поскольку тормозит массовое выселение инвазионных личинок в почву, и тем самым экстенсивность инвазии задерживается во времени. Снижение и задержка экстенсивности инвазии, а тем более ее предотвращение — одна из основных задач в борьбе с мелойдогинозом, в борьбе за урожай.

Из изложенного можно сделать следующие выводы.

1. Галловые нематоды нарушают коррелятивные связи в растении. В результате этого на корнях возникают новые центры роста — галлы. Нарушение корреляций выражается в изменении биохимико-физиологической и анатомической характеристик корней мелойдогинозных растений по сравнению с таковыми здоровых растений.

2. Жизнь галла условно можно разделить на два периода: первый из них характеризуется отсутствием некротических очагов и развитием первично поселившихся мелойдогин, второй — возникновением и развитием некротических процессов.

3. Распад галлов не связан с инокуляцией мелойдогинами вульгарной почвенной микрофлоры, поскольку при миграции нематод внутри корня они освобождаются от микроорганизмов почвы.

4. Предпосылки для разрушения галлов создаются в результате паразитирования популяций мелойдогин, хотя непосредственное загнива-



ние галлов вызывается микроорганизмами почвы. В процессе разрушения галлов участвуют также и фитонематоды, в первую очередь эу- и девисапробионты, которые расширяют и ускоряют этот процесс в качестве активных инокуляторов микрофлоры.

5. В ходе мелойдогиноза наблюдаются закономерные сукцессии фитонематод.

6. Влияние членов ризоценоза на мелойдогинозное растение, и на оборот — двустороннее. За счет ризоценоза формируется нематодофауна и микрофлора галлов. С другой стороны, мелойдогинозное растение влияет на членов ризоценоза, изменяя окружающую среду. В частности, сапробиотический процесс, возникающий в галлах, распространяется на ризосферу, значительно изменяя при этом состав нематодного населения прикорневой почвы.

7. При распаде галлов наблюдается выселение инвазионного материала в почву, причем интенсивность и экстенсивность инвазии растений резко возрастают.

8. Участие в мелойдогинозе, помимо галловой нематоды, целого комплекса фитонематод, а также почвенной микрофлоры позволяет говорить о большом влиянии биоценотического комплекса на мелойдогиноз. Поэтому борьба с галловыми нематодами должна вестись не только по пути непосредственного воздействия на паразитов и терапии растений, но и по линии разобщения звеньев в биоценотической цепи.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Андраши И. 1952—1953. Влияние различных видов растений на состав сообществ нематод, живущих в ризосфере. — *Ann. Hist. — Naturales Musei Nationalis Hungarici, seria nov.*, 3.
- Калиненко М. О. 1936. Инокуляция нематодами патогенной микрофлоры в ткани каучуконосов. — Материалы Всесоюз. совещания по изучению нематод каучуконосов. Всесоюз. ин-т защиты растений. Изд-во ВАСХНИЛ, 39.
- Касимова Г. А. 1954. Некоторые результаты работ по изучению мер борьбы с галловой нематодой в Азербайджане. — Труды проблемных и тематических совещаний. 3-й сборник работ по нематодам с.-х. растений. М. — Л., Изд-во АН СССР.
- Мюге С. Г. 1961. О взаимоотношении фитогельминтов семейства *Heteroderidae* с растением-хозяином. — «Вопросы фитогельминтологии». М., Изд-во АН СССР.
- Парамонов А. А. 1952. Опыт экологической классификации фитонематод. — Труды ГЕЛАН, 6.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Петербургский А. В., Бодрова И. М. 1958. Некоторые вопросы корневого питания и физиологии растений, зараженных галловой нематодой. — Докл. ТСХА, вып. 36.
- Покровская Т. В. 1961. Экспериментальные данные по микрофлоре галлов, образующихся при мелойдогинозе. — *Helminthologia*, 3.
- Покровская Т. В. 1964. Сукцессия фитонематод различных экологических групп в процессе мелойдогиноза. — Труды ГЕЛАН, 14.
- Покровская Т. В., Ивашкина В. А. 1967. Анатомические изменения в корнях огурцов под влиянием галловых нематод. — «Проблемы эволюционной морфологии, таксономии и биохимии гельминтов растений». — Труды ГЕЛАН, 18.
- Соловьева Г. И. 1965. О роли фитонематод в инокуляции патогенной микрофлоры. — Труды ГЕЛАН, 16.
- Сухоруков К. Т. 1952. «Физиология иммунитета растений». Изд-во АН СССР.
- Турлыгина Е. С., Косарева Н. М. 1962—1963. Роль фитонематод в инокуляции микозных инфекций. — *Helminthologia*, 4.
- Dropkin V. H., King R. C. 1956. Studies on plant parasitic nematodes homogeneously labeled with radiophosphorus. — *Exper. Parasitol.* (N. Y.), 5.
- Loewenberg I. R., Sullivan T., Schuster M. L. 1960. Gall induction by *Meloidogyne incognita* by surface feeding and factors affecting the behaviour pattern on the second stage larvae. — *Phytopathology*, 50.

Н. В. ПУЛЯЕВСКАЯ

### МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОЛОВОГО ТРАКТА САМОК НЕМАТОД *METASTRONGYLUS SALMI* (*STRONGYLATA*) И *SPIROCERCA LUPI* (*SPIRURATA*)

В данной работе приведены результаты сравнительно-гистологического изучения структуры яичников, яйцеводов и маток двух названных видов яйцеживородящих нематод, принадлежащих к различным подотрядам.

В известной нам литературе данных по указанному вопросу не содержится.

Нематоды фиксировались 10%-ным формалином, жидкостями Ценкера с уксусной кислотой и Буэна. Изучение тонкой структуры стенок полового тракта проводилось на поперечных, продольных и скошенных парафиновых срезах 6—7 мк толщиной. Срезы окрашивались по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну и гемалаун-эозинном.

#### *Spirocerca lupi*

**Яичник.** На поперечных срезах через яичник хорошо различается наружная бесструктурная мембрана (рис. 1, а), красящаяся по Маллори в синий цвет, примерно 0,8 мк толщиной. С ней граничит эпителиальный слой (рис. 1, б), в котором видны, хотя не всегда достаточно четко, границы клеток. Клетки довольно крупные (5,0—7,5 мк высотой, четырехугольной формы). Их зернистая протоплазма заметно вакуолизирована и красится по Маллори в розовато-сиреневый цвет. Эпителиальные клетки содержат одно довольно крупное ядро с продольной осью в 3,7—5,0 мк, бедное хроматином и лежащее в центре клетки (рис. 1, в). В ядре видно одно ядрышко, расположенное ближе к периферии ядра.

На продольных срезах яичника можно видеть между наружной мембраной и эпителием слой тонких волокон (1,7—2,5 мк толщиной), в которых рассеяны многочисленные мелкие овальные ядра с продольной осью 2,5—3,7 мк. Ядра заполнены большим количеством хроматина. Описанные волокна, содержащие ядра, красятся по Маллори в интенсивный розовый цвет и являются, по всей вероятности, мышечными волокнами.

**Яйцевод.** Яйцевод имеет снаружи бесструктурную мембрану (рис. 2, а) около 1,7 мк толщиной. Непосредственно к мембране прилегает мышечный слой (рис. 2, б), который на продольных срезах выглядит подобно цепочке, состоящей из равномерных утолщений — звеньев и красится в бледно-розовый цвет по Маллори. Утолщения, как правило, содержат ядра с продольной осью 2,5—7,5 мк, которые при окраске железным гематоксилином по Гейденгайну кажутся прозрачными и имеют 1—2 ядрышка.

Эпителий яйцевода выглядит несколько необычно (по сравнению с таковым, описанным у ранее изученных нами яйцекладущих аскаридат



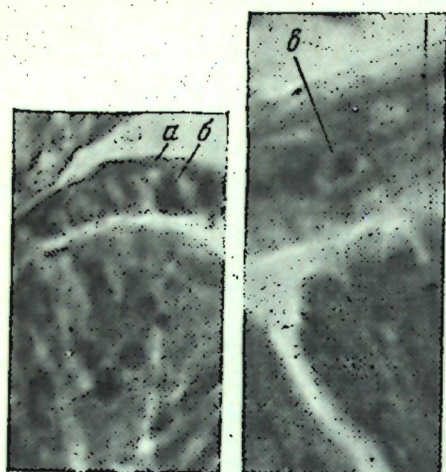


Рис. 1. Стенка яичника *Spirocerca lupi* (поперечный срез, Ценкер, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — эпителиальный слой; в — ядро в эпителиальном слое (косой срез, Ценкер, Маллори, иммерсия)

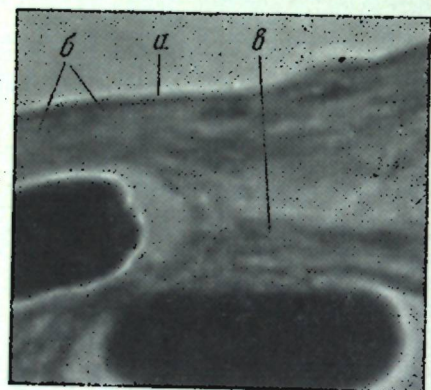


Рис. 2. Стенка яйцевода *Spirocerca lupi* (поперечный срез, Ценкер, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой с ядрами; в — эпителиальный синцитий, образующий выпячивания в просвет трубки

в ярко-розовый цвет. Базальные части клеток содержат округлое ядро, достигающее в диаметре 6,2—7,5 мк, по периферии которого тонким слоем располагается хроматин, в центре его заметно одно ядрышко.

#### *Metastrongylus salmi*

**Яичник.** Яичник этой нематоды состоит из наружной мембраны (рис. 4, а) шириной 1,7 мк, красящейся по Маллори в синий цвет. К ней прилегает очень тонкий (0,8 мк толщиной) мышечный слой (ярко-розовый по Маллори), на поперечных срезах он выглядит в виде пунктира (рис. 4, в). С мышечным слоем граничит эпителий, состоящий из плоских кле-

и стронгилят (Пуляевская, Балагина, 1965): он образует сеть довольно глубоких беспорядочных выпячиваний в просвет трубки, которые, переплетаясь, окружают заполняющие просвет половые клетки (рис. 2, в). Клеточные границы не различимы. В базальной части синцитиального эпителия видны крупные овальные ядра с продольной осью примерно 12,5 мк, содержащие незначительное количество хроматина.

**Матка.** В стенке матки непосредственно под бесструктурной наружной мембраной (рис. 3, а) располагается мышечный слой (рис. 3, б), по строению аналогичный мышечному слою яйцевода. Образованные им утолщения на поперечных и продольных срезах, окрашенных по Маллори, выглядят интенсивно розовыми и содержат ядра с продольной осью 5,0—7,5 мк. В ядрах различимы 1—2 ядрышка. Протоплазма волокон кажется прозрачной. За мышечным слоем следует эпителиальный слой, имеющий своеобразное строение (рис. 3, в). Базальные части эпителиальных клеток четко ограничены друг от друга, но далее в глубь просвета матки границы между ними становятся плохо заметными, так как они вытягиваются в ленты различной ширины (2,5—3,7 мк), которые постепенно суживаются по мере удаления от их базальной части, переплетаясь между собой. Между соседними лентами образуются как бы удлиненные коридоры, в которых лежат многочисленные яйца. У основания клеток протоплазма выглядит очень плотной, с различными мелкими фибриллами, красящимися по Маллори.

ток, высотой около 5,0 мк, с нечеткими границами (рис. 4, б). Эпителиальные клетки содержат крупные округлые ядра (диаметром 3,2—3,7 мк), густо заполненные хроматином.

**Яйцевод.** Стенка яйцевода подобно стенке яичника содержит, помимо бесструктурной мембраны, толщиной 1,2 мк, мышечный слой, различимый только на препаратах, окрашенных железным гематоксилином, где он представляет собой очень тонкий (около 0,5 мк) слой, содержащий мелкие удлиненные ядра (их продольная ось около 1,7 мк) с одним ядрышком. Эпителий яйцевода синцитиальный, толщиной 2,5—3,7 мк. Протоплазма его плотная, вакуолей не наблюдалось, в нем находятся продолговатые ядра, продольная ось которых 6,0—7,0 мк, они бедны хроматином и содержат одно ядрышко.

Выпячиваний в полость трубки, отмеченных в стенке яйцевода *S. lupi*, эпителий *M. salmi* не образует.

**Матка.** Структура стенки матки *M. salmi* очень напоминает таковую *S. lupi*. Наружная мембрана (рис. 5, а) (примерно 1,5 мк толщиной) не всегда хорошо различима. В мышечном слое (рис. 5, б) (1,7—2,5 мк толщиной) на косых срезах видны удлиненные ядра (с продольной осью 5,0—7,5 мк). Эпителий, как и у *S. lupi*, образует ленты, тянущиеся в глубь просвета трубки, беспорядочно переплетающиеся и окружающие яйца (рис. 5, в). Эпителиальные ленты различной ширины (около 2,5—5,0 мк). Плазма их грубозернистая. На препаратах в некоторых из них видны ядра (их продольная ось 7,5 мк) богатые хроматином. На срезах, прошедших через участок матки, близкий к

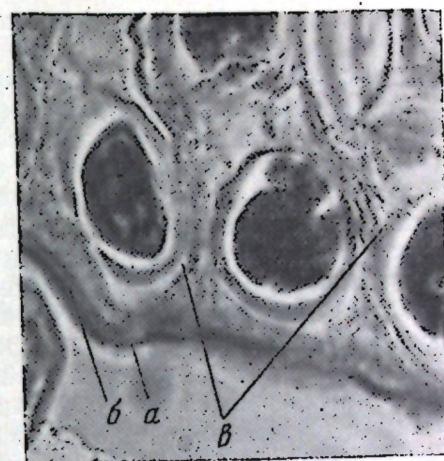


Рис. 3. Стенка матки *Spirocerca lupi* (поперечный срез, Ценкер, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой; в — эпителиальные ленты

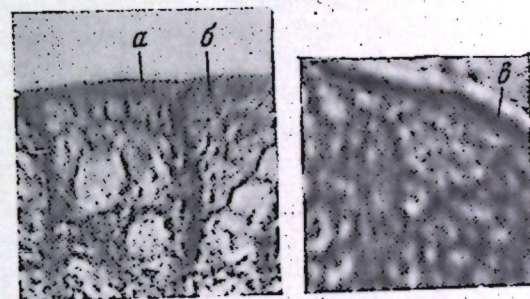


Рис. 4. Стенка яичника *Metastrongylus salmi*

а — наружная мембрана (косой срез, Карнуа, Маллори, иммерсия); б — эпителиальный слой (косой срез, Карнуа, Маллори, иммерсия); в — мышечный слой (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

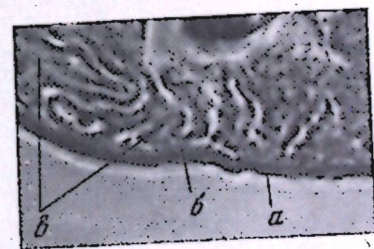


Рис. 5. Стенка матки *Metastrongylus salmi* (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой; в — ленточный эпителий



яйцемету, ядра встречаются не только в базальной части, но и в любом месте по длине лент.

При рассмотрении серии срезов через матку *M. salmi* создается впечатление, что ленточные эпителиальные клетки участвуют в формировании оболочек яиц в матке. Это предположение основано на том, что оболочка яиц здесь как бы идентична с эпителиальными лентами. Она имеет ту же толщину, содержит такие же крупные, почти прозрачные при окраске по Маллори ядра, продольная ось которых 7,5—10 мк и в которых отчетливо видны от 2 до 5 ядрышек. Оболочка яйца выглядит как замкнувшийся в кольцо участок эпителиальной ленты. Сами же эпителиальные тяжи не образуют здесь таких густых переплетений, как на срезах, сделанных с участков матки, близких к яйцеводу, а представлены как бы обрывками лент, довольно резко разбросанными между яйцами, причем некоторые из этих обрывков образуют как бы мостики между оболочками двух яиц или между яйцами и стенкой матки. Что же касается собственно стенки матки, то мы наблюдаем прилежащий к мышечному слою плазматический слой (2,5—5,0 мк толщиной), в котором различимы ядра, значительно отличающиеся от описанных выше. Если ядра эпителиальных отростков почти прозрачны и содержат несколько ядрышек, то ядра данного слоя — удлиненные, заполненные хроматином, с плохо видимыми на препаратах ядрышками.

Высказанное выше, однако, имеет априорный характер.

Полученные данные можно обобщить следующим образом.

1. Оба изученных вида нематод имеют в основном сходную структуру стенок яичников, яйцеводов и маток, которые состоят из наружной бесструктурной мембраны, мышечного слоя и эпителия.

2. Эпителиальный синцитий яйцевода *S. lupi* образует выпячивания в просвет трубки, тогда как синцитий *M. salmi* подобных образований не имеет.

3. Исследованные яйцеживородящие формы нематод обладают характерным только для них строением эпителия матки, который представлен глубоко вдающимися в полость органа ленточными образованиями, формирующими сложную сеть переплетений, окружающих яйца.

Н. В. ПУЛЯЕВСКАЯ

# МИКРОСТРУКТУРА РАЗЛИЧНЫХ ОТДЕЛОВ ПОЛОВОЙ ТРУБКИ САМКИ *ALFORTIA EDENTATUS* (LOOSS, 1900) SKRJABIN, 1933 (*STRONGYLATA*)

В настоящей работе излагаются результаты изучения тонкого строения генитальных органов яйцекладущей нематоды *A. edentatus*, обитающей в кишечнике лошади, и сравнения полученных данных с подобными структурами, описанных нами ранее у яйцекладущей нематоды — *Syngamus skrjabinomorpha* — паразита дыхательных путей птиц, также принадлежащей к подотряду *Strongylata*.

Микроскопическое строение стенок половых трубок *A. edentatus* ранее никем не изучалось. Для исследования использовались половозрелые самки *Alfortia edentatus*. Половая система фиксированного формалином гельминта была выделена, разделена на отделы и затем проводилась обычным способом через ряд спиртов возрастающей концентрации с последующей заливкой в парафин-воск. Серийные парафиновые срезы толщиной 5,0—7,0 мк окрашивались по Маллори и железным гематоксилином по Гейденгайну. Изучались также и несерийные срезы.

**Яичник.** Стенка яичника состоит из двух компонентов: тонкой (около 1,2 мк) наружной мембраны и эпителиального слоя (примерно 2,7 мк толщиной). Обе эти структуры очень напоминают таковые *S. skrjabinomorpha*. Границы эпителиальных клеток, имеющих неправильную форму, плохо выражены. Плазма их на препаратах выглядит мелкозернистой. Клетки содержат округлые, бедные хроматином ядра диаметром 1,7—2,0 мк. Предполагается, что стенка яичника *S. skrjabinomorpha* содержит мышечный слой, а в яичнике *A. edentatus* мышечного слоя не обнаружено.

**Яйцевод.** Непосредственно за наружной мембраной (1,7 мк толщиной) следует плотный, мелкозернистый эпителиальный синцитий (толщиной 5,0 мк) с ограниченным числом ядер, вследствие чего на наших препаратах они редко встречаются. Фибрилл в эпителии не наблюдалось.

Отмеченных у *S. skrjabinomorpha* мышечного и самого внутреннего «прозрачного» слоев в яйцеводу у *A. edentatus* также не обнаружено.

**Матка.** Матка, окруженная снаружи бесструктурной мембраной (1,7 мк толщиной), содержит мощный слой продольных мышечных волокон (рис. 1, а, б). Волокна хорошо выражены, четко отграничены друг от друга и содержат крупные, заполненные хроматином округлые ядра, их продольная ось около 5,0 мк. Толщина каждого волокна колеблется от 1,7 до 2,5 мк. Эпителий матки очень своеобразен (рис. 1, в). Он представлен массой мелких округлых клеток (до 2,2 мк в диаметре), как бы сидящих на тонких ножках. Каждая клетка содержит маленькое овальное ядро, продольная ось которого не превышает 1,7 мк. В ядре различимо одно или два ядрышка. На скошенных срезах создается впечатление многорядности эпителия. Эпителиальный слой матки *A. edentatus*



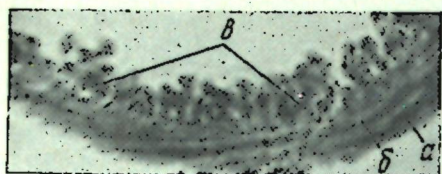


Рис. 1. Стенка матки *Alfortia edentatus* (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечные волокна; в — эпителиальные клетки

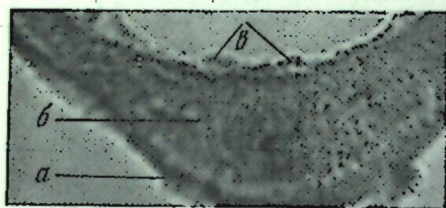


Рис. 2. Стенка яйцевода *Alfortia edentatus* на границе с маткой (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный срез; в — эпителиальные клетки с ядрами

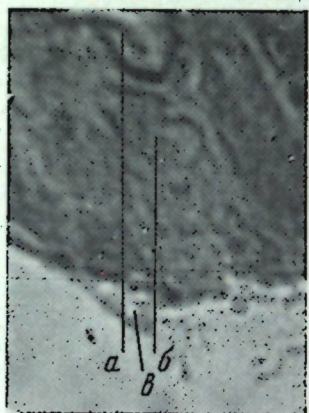


Рис. 3. Стенка яйцевода *Alfortia edentatus* (поперечный срез, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой; в — эпителиальные клетки с заостренными вершинами

косых срезах довольно редкими, сильно вакуолизированными клетками с заостренной вершиной и вытянутым основанием (до 12,5 мк шириной) (рис. 3, в). Ядра эпителиальных клеток, не всегда заметные на наших препаратах, лежат ближе к вершине клетки и имеют диаметр примерно 2,5 мк. Они бедны хроматином и содержат одно ядрышко.

Наблюдая на препаратах постепенный переход яйцевода в вагину, можно заметить, что происходит ряд изменений в структуре стенки ор-

резко отличается от такового у *S. skrjabinomorpha*, у которого он состоит из крупных плоских клеток (шириной до 50 мк, высотой до 7,0 мк), содержащих одно крупное удлинненное ядро, продольная ось которого 10 мк. В то же время наружная мембрана и мышечный слой матки *A. edentatus* не имеют существенных различий с подобными тканями *S. skrjabinomorpha*.

По направлению к яйцемету количество эпителиальных клеток в матке постепенно уменьшается, затем они встречаются единично и, наконец, как бы совсем исчезают. В этом месте стенка матки представлена на срезах только наружной мембраной и мышечным слоем. Мышечный слой постепенно становится все более мощным, достигая толщины 7,5—10,0 мк. Имеющиеся в нем ядра (диаметром около 7,5 мк) красятся в интенсивный красный цвет по Маллори и богаты хроматином; ядрышки не различимы. Одновременно просвет трубы значительно суживается. Постепенно появляется как бы новой формы эпителий (рис. 2, в), представляющий собой тонкий, почти прозрачный слой (толщиной примерно 2,5 мк), образующий утолщения (до 3,7 мк), удаленные друг от друга на расстоянии 12,5—17,5 мк и содержащие, как правило, четкие округлые ядра диаметром около 2,5 мк. В центре ядер лежит ядрышко. По периферии ядра концентрируется небольшое количество хроматина.

Яйцекет. Яйцекет имеет наружную мембрану (рис. 3, а) (толщиной приблизительно 0,8 мк) и мощный мышечный слой (рис. 3, б) около 11,0—17,5 мк толщиной. Эпителий его, однако, в отличие от уплощенных клеток эпителия яйцевода *S. skrjabinomorpha*, представлен на

гана, которые выражаются в следующем: мышечный слой выглядит более компактным (общей толщиной от 5,7 до 10,0 мк), приобретая на поперечных срезах вид многочисленных переплетающихся волокон, отдельные из которых как бы заходят в протоплазму эпителиальных клеток. Величина эпителиальных клеток значительно возрастает, они достигают 22,0 мк в высоту и 30,0 мк в ширину. Протоплазма их становится плотной, а острые вершины уплощаются, кажутся рыхлыми и формируют в апикальной части клетки зернистое бесформенное образование, придающее клетке нечеткие очертания (рис. 4, в). В некоторых клетках зернистое образование как бы исчезает, уступая место широкой (от 4,5 до 5,0 мк), поперечно исчерченной кайме, которая в вагине приобретает вид внутренней кутикулярной выстилки эпителиальных клеток (рис. 5, г).

По рассмотренным данным можно сделать следующие обобщения.

1. Стенка яичника у *A. edentatus* состоит, подобно яичнику *S. skrjabinomorpha*, из наружной мембраны и эпителиального слоя, однако мышечных элементов, отмеченных у *S. skrjabinomorpha*, яичник *A. edentatus* не содержит.

2. Яйцевод *A. edentatus* состоит из наружной мембраны и синцитиального эпителия, которые аналогичны подобным структурам *S. skrjabinomorpha*, но, в отличие от последнего, в стенке яйцевода *A. edentatus* не наблюдается мышечного и внутреннего «прозрачного» слоев.

3. Наружная мембрана и мышечные волокна стенки матки *A. edentatus* вполне напоминают таковые структуры *S. skrjabinomorpha*.

Эпителий же матки *A. edentatus* образован большим количеством мелких булавовидных клеток, содержащих одно ядро, тогда как эпителий матки *S. skrjabinomorpha* состоит из крупных плоских клеток.

4. Яйцекет *A. edentatus*, как и яйцекет *S. skrjabinomorpha*, имеет наружную мембрану и мощный мышечный слой, в то время как его эпителиальные клетки имеют трапециевидную форму и сильно вакуолизированы в отличие от плоских клеток эпителия *S. skrjabinomorpha*, имеющих мелкозернистую протоплазму.

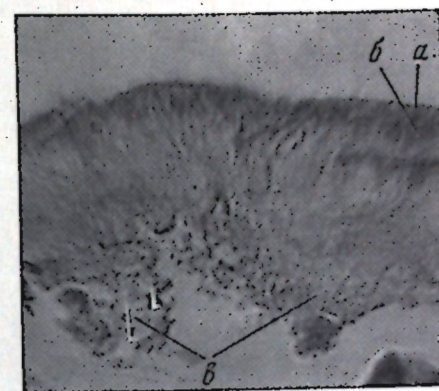


Рис. 4. Стенка яйцевода *Alfortia edentatus* (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой; в — зернистые образования в апикальной части эпителиальных клеток

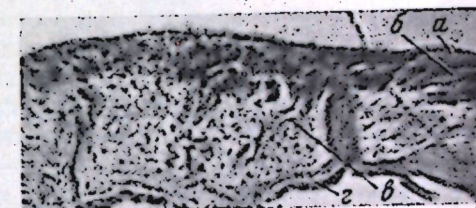


Рис. 5. Стенка яйцевода *Alfortia edentatus* на границе с вагиной (поперечный срез, формалин, Маллори, иммерсия)

а — наружная мембрана; б — мышечный слой; в — эпителиальные клетки; г — внутренняя кутикулярная выстилка эпителиальных клеток



К. М. РЫЖИКОВ, С. К. БОНДАРЕНКО

## РЕДКИЕ ВИДЫ ТРЕМАТОД ОТ ГУСИНЫХ ПТИЦ

В работе приводятся описания двух видов трематод, паразитирующих у гусиных птиц: *Echinoparyphium aquatica* (Echinostomatidae), представители которого рассматривались ранее в качестве подвиговой формы вида *E. syrdariense*, и *Heterophyopsis expectans* (Heterophyidae), который впервые регистрируется на территории Советского Союза.

*Echinoparyphium aquatica* Baschkirova, 1941

(рис. 1, 2)

Первое описание трематод этого вида сделано Башкировой (1941; Скрыбин, 1956) по материалу от лутка (*Mergus albellus*) Омской области. Изученные экземпляры она отнесла к виду *E. syrdariense* Burdelev, 1937, выделив их в качестве подвида — *E. s. aquatica* Baschkirova, 1941. Вид *E. syrdariense* описан Бурделевым (1937) по экземплярам, найденным у курицы на территории Узбекистана.

Изучая сборы гельминтов Якутской экспедиции (290-я Союзная гельминтологическая экспедиция 1954—55 гг.), мы обнаружили трематод, морфологически идентичных *E. s. aquatica*. Паразиты обнаружены у той же птицы, что и гельминты, по которым сделано первоописание подвида, т. е. у лутка. Детальное изучение этих трематод показало, что по ряду признаков они отличаются как от типичного экземпляра *E. syrdariense*, так и от других близких видов рода. В связи с этим мы выделяем их из вида, куда они первоначально были отнесены, и рассматриваем как представителей самостоятельного вида — *E. aquatica* Baschkirova, 1941.

Ниже приводится описание вида по экземплярам из нашего материала и обоснование указанного изменения таксономического ранга этой формы.

Хозяин: лутка — *Mergus albellus*.

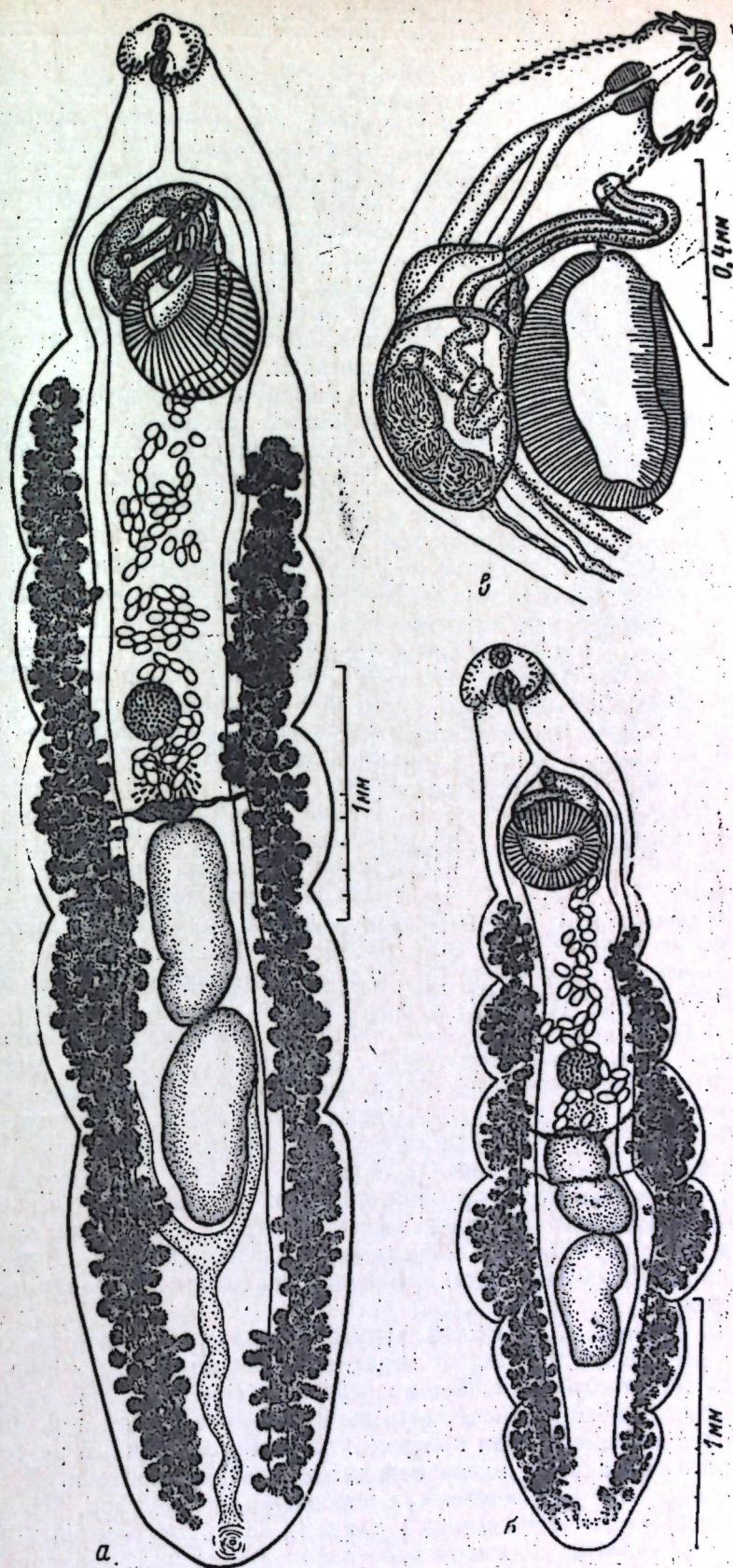
Локализация: тонкий отдел кишечника.

Место и время обнаружения. Якутия: среднее течение р. Вилюя; июль-август 1954 и 1955 гг.

Материал. Трематоды найдены у 7 птиц из 32 вскрытых в указанном районе; интенсивность заражения от 1 до 14 экз.; всего найдено 32 экз. паразитов.

Описание. Поскольку Башкирова при обосновании подвида не выделила голотипа и ее материал не сохранился в музее Всесоюзного института гельминтологии им. К. И. Скрыбина, куда он был в свое время сдан, мы избрали один экземпляр из нашего материала в качестве неотипа (от лутка № 227, самца, молодого, добытого 2 августа 1955 г. в окрестностях пос. Победа Вилюйского района; трематод данного вида у этой птицы найдено 9 экз.).

Неотип. Длина тела — 6,16 мм, максимальная ширина — 1,2 мм. Боковые края тела образуют довольно глубокие более или менее правильно расположенные перетяжки, придающие им волнистое очертание.

Рис. 1. *Echinoparyphium aquatica*

а — общий вид неотипа; б — общий вид одного из синтипов (наиболее мелкий экземпляр, вентрально); в — передний конец тела, латерально (оригинал)



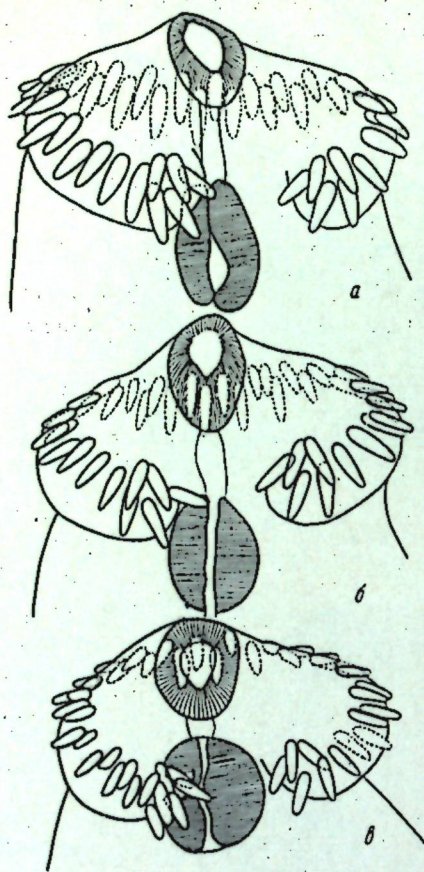


Рис. 2. Головной конец *Echinoparyphium aquaticum*

а — адоральный диск с 45-ю шипами (типичный вариант); б — то же, с 46-ю шипами; в — то же, с 49-ю шипами (два выпали, пунктиром показано место их прикрепления на латеральной стороне адорального диска) (оригинал)

тела. Размер переднего семенника  $0,342 \times 0,342$  мм. Половая бурса крупная, овальной формы, лежит под углом к средней линии тела, кпереди достигает развилки кишечника, кзади — середины брюшной присоски. Размер бursy  $0,698 \times 0,506$  мм. Циррус невооруженный. Половое отверстие расположено сейчас же позади развилки кишечника.

Яичник правильной округлой формы, располагается впереди семенников на расстоянии 0,35 мм от переднего края переднего семенника, диаметр которого 0,236 мм. Между передним семенником и яичником располагается тельце Мелиса. Здесь же на границе между тельцем Мелиса и передним семенником поперек тела лежит желточный резервуар, от которого вправо и влево отходят желточные протоки. Желточники слагаются из многочисленных небольших фолликулов, которые в виде довольно компактных полос тянутся вдоль латеральных краев тела. Передняя граница желточников находится на уровне задней границы брюшной присоски, кзади желточники простираются до конца

Отмеченная особенность является одной из наиболее характерных черт трематод этого вида. Число перетяжек у различных экземпляров колеблется от 4 до 6. У описываемого экземпляра их 5. Передняя часть тела покрыта довольно крупными шипиками, направленными острыми концами назад. За брюшной присоской шипики постепенно исчезают.

Адоральный диск небольшой, с глубоким разрезом на брюшной стороне; ширина диска 0,324 мм. Наружные края диска почти не выходят за границу передней части тела. Число шипов на адоральном диске 45. Описываемый экземпляр не имеет полного набора шипов, так как часть их отпала при фиксации или окраске. Ротовая присоска слабо развита, ее диаметр 0,099 мм. Брюшная присоска почти круглая, с толстыми мышечными стенками, ее размер  $0,561 \times 0,548$  мм. Расстояние между центрами присосок 0,9 мм. Префаринкс имеется, но у описываемого экземпляра плохо заметен. Фаринкс овальной формы, несколько крупнее ротовой присоски, его длина 0,143 мм, ширина — 0,099 мм. Пищевод узкий, длиной 0,37 мм. Кишечные ветви немного не доходят до заднего конца тела. Они более или менее прямые и тонкие.

Семенники крупные, вытянуты продольно, цельнокрайние, примыкают друг к другу, расположены на границе средней и задней третей

тела. Ни сзади, ни спереди латеральные полосы желточников не соединяются друг с другом. Петли матки располагаются в пространстве между тельцем Мелиса и брюшной присоской. На уровне брюшной присоски и впереди не матка тянется в виде прямого восходящего ствола; открывается рядом с мужским половым отверстием позади кишечной развилки. Яйца сравнительно немногочисленные, типичного для эхиностоматид строения. Размер яйца  $0,099 \times 0,044$  мм.

Экскреторное отверстие располагается на заднем конце трематоды терминально. Непарный экскреторный канал, слегка извиваясь, тянется кпереди до уровня заднего семенника, где делится на две направляющиеся вперед ветви.

Морфологическая изменчивость. Изученная нами серия паразитов, помимо описанного, включала 31 экз.

Длина тела трематод колебалась в пределах 3,6—6,16 мм (в эти и последующие показатели включены и данные, относящиеся к неотипу), максимальная ширина 0,90—1,22 мм. Перетяжки по бокам тела выражены довольно четко у всех экземпляров. Эта особенность, как отмечалось, является наиболее характерным признаком вида. Глубина перетяжек, однако, несколько меняется: у одних волнистость краев тела выражена резко, у других менее. Передняя перетяжка находится на уровне брюшной присоски или несколько позади нее, последняя у одних экземпляров — на уровне заднего семенника, у других — кзади от него. Неодинаково и число перетяжек: их может быть 4,5 и 6.

Адоральный диск всегда уже тела; его ширина 0,32—0,39 мм. Количество шипов на адоральном диске просчитано у 7 экз., у других шипы либо полностью отпали, либо частично. У 5 экз. найдено по 45 шипов, у одного — 46, у другого — 49 (в последнем случае на диске было 47 шипов, но имелись явные следы от двух отпавших шипов). Таким образом, наличие 45 шипов на адоральном диске следует считать обычным для вида. На вентральных лопастях диска находится по 5 шипов размерами  $0,050—0,061 \times 0,014—0,017$  мм. Остальные 35 шипов расположены в двойном ряду, не прерывающимся на дорзальной стороне. Шипы орального ряда  $0,039—0,056 \times 0,011—0,014$  мм, абсорального —  $0,050—0,061 \times 0,011—0,014$  мм. Все шипы адорального диска имеют клиновидную форму, заостренный конец их обращен к наружному краю диска.

Размеры присосок: ротовой —  $0,082—0,113 \times 0,104—0,115$  мм; брюшной —  $0,412—0,550 \times 0,330—0,385$  мм; ротовая по размерам относится к брюшной, как 1:5—1:6; расстояние между центрами присосок 0,75—1,09 мм. Длина префаринкса 0,070—0,076 мм. Размеры фаринкса —  $0,103—0,143 \times 0,086—0,121$  мм. Длина пищевода — 0,37—0,45 мм.

Семенники обычно цельнокрайние, иногда с небольшими вдавливаниями на боковых поверхностях. Размеры семенников: переднего  $0,495—0,794 \times 0,176—0,305$  мм, заднего —  $0,484—0,822 \times 0,168—0,340$  мм. Размеры половой бursy  $0,313—0,698 \times 0,220—0,506$  мм.

Яичник круглый, у нескольких экземпляров слегка вытянут; его размеры  $0,162—0,247 \times 0,165—0,236$  мм. Размеры яиц:  $0,081—0,113 \times 0,044—0,053$  мм.

Обсуждение. Приведенная выше морфологическая характеристика экземпляров из нашего материала в основном совпадает с данными из описания Башкировой. Имеется лишь небольшое отклонение в общих размерах тела паразитов: трематоды из ее материала достигали длины 6,0—8,2 мм (в нашем материале 3,6—6,16 мм). Соответственно этому и максимальные размеры отдельных органов, по описанию Башкировой, несколько выходят за пределы тех вариаций, которые мы указываем. Мы не считаем эти отклонения существенными.



Более серьезным является расхождение в количестве шипов на адоральном диске. Башкирова указывает, что их 43 (в нашем материале в типичном случае 45). Количество шипов на адоральном диске у эхиностоматид, как известно, является довольно постоянным и надежным видовым признаком. Расхождение по этому признаку наших данных с первоописанием возможно по двум причинам: либо изученные Башкировой экземпляры (в описании, к сожалению, не отмечено, у скольких экземпляров автору удалось подсчитать количество шипов; может быть, это был один экземпляр) отклонялись по этому признаку от «нормы» (что такие отклонения могут быть, показано на нашем материале); либо при подсчете шипов была допущена ошибка.

Во всяком случае, несмотря на указанное отличие, у нас нет сомнений, что трематоды, описанные Башкировой и найденные нами, в таксономическом отношении идентичны и принадлежат к одному виду. В этом нас убеждает полное сходство их по всем другим признакам и особенно по характерному для вида признаку — волнистости боковых краев тела. Этот признак, как ни странно, не отмечен в описании Башкировой, но он хорошо показан на рисунке в ее работе.

Надо сказать, что у нас возникало некоторое сомнение в правильности причисления данного вида к роду *Echinoparyphium*. Он мог быть отнесен и к роду *Echinostoma*. Диагнозы этих родов не содержат надежных признаков для их дифференциации. Основным критерием различия указанных родов считается количество яиц в матке (много у *Echinostoma* и мало у *Echinoparyphium*). Однако этот показатель нечеток и во многих случаях не может быть использован в практике их определения. С такой трудностью столкнулись в данном случае и мы. Нужно считать, что отнесение рассматриваемого вида к роду *Echinoparyphium* несколько условно. Возможно, в дальнейшем при изучении большего материала этот вид будет переведен в род *Echinostoma*.

Облигатными хозяевами описываемого вида являются лутки, хотя не исключено, что он может быть найден и у других гусиных птиц: многие виды эхиностоматид, как известно, не обладают строгой специфичностью в отношении своих дефинитивных хозяев.

Что касается географического распространения *E. aqualica*, то в настоящее время нет достаточных данных, чтобы говорить о точных границах его ареала: пока известны находки этого гельминта лишь в Омской обл. и в Якутии. Надо думать, что распространение этого паразита, по крайней мере, в азиатской части Палеарктики, связано с границами распространения на этой территории его облигатного хозяина — лутка. Серия изученных нами экземпляров трематод находится в коллекции Гельминтологической лаборатории АН СССР.

### *Heterophyopsis expectans* (Africa et Garcia, 1935)

(рис. 3)

Данный вид трематоды описан по экземплярам, найденным в кишечнике у собаки на Филиппинских островах (Морозов, 1952, см. Скрябин, 1952). Позже в этом же географическом районе паразиты были зарегистрированы у фрегатов (*Fregata oriel oriel*). Мы нашли представителя этого вида у большого крохала. На территории СССР и у указанного хозяина трематоды регистрируются впервые.

Приводим описание изученного экземпляра.

Хозяин: крохаль большой — *Mergus merganser*.

Локализация: тонкий кишечник.

Место обнаружения: низовье Амура.

Материал. Найден один экземпляр паразита (сборы 314-й союзной гельминтологической экспедиции, 1960 г.).

Описание. Тело плоское, вытянутое, его длина 2,6 мм, максимальная ширина (в области ротовой присоски) — 0,53 мм. Кутикула покрыта мелкими шипиками, более густо сидящими в передней части тела.

Ротовая присоска располагается субтерминально, круглая, 0,13 мм в диаметре. Брюшная присоска находится на границе первой и второй трети тела, крупнее ротовой, с толстыми мышечными стенками. Ее диаметр 0,2 мм. Префаринкс хорошо выражен, представляет собой узкую трубку длиной 0,2 мм. Фаринкс овальный, с хорошо развитыми мышечными стенками. Его длина 0,15 мм, ширина 0,1 мм. Пищевод очень короткий. Кишечные ветви длинные, тянутся почти до задней границы тела, на задних концах заметно расширяются.

Семенники правильной шаровидной формы и одинаковых размеров, располагаются в задней трети тела по средней линии. Диаметр семенников — 0,21 мм. Передний семенник удален от заднего на 0,3 мм, на таком же расстоянии находится задний семенник от заднего края тела. Семенной пузырек 0,25 мм длины и 0,1 мм ширины, состоит из двух частей, лежит позади половой присоски.

Яичник круглый, располагается впереди семенников, на расстоянии 0,25 мм от заднего семенника, приблизительно на средней линии. Его диаметр 0,15 мм. Пеглы матки простираются от заднего конца тела до семенного пузырька. По бокам трематоды они проникают за границы кишечных стволов. Матка заполнена мелкими многочисленными яйцами. Яйца имеют толстую оболочку, овальные, с крышечкой. Размеры яиц  $0,023-0,025 \times 0,015-0,018$  мм. Желточники состоят из мелких, неплотно расположенных фолликулов, размещенных по латеральным краям трематоды. Передняя граница желточников располагается на уровне семенного пузырька, задняя — на уровне заднего края заднего семенника. Поче-

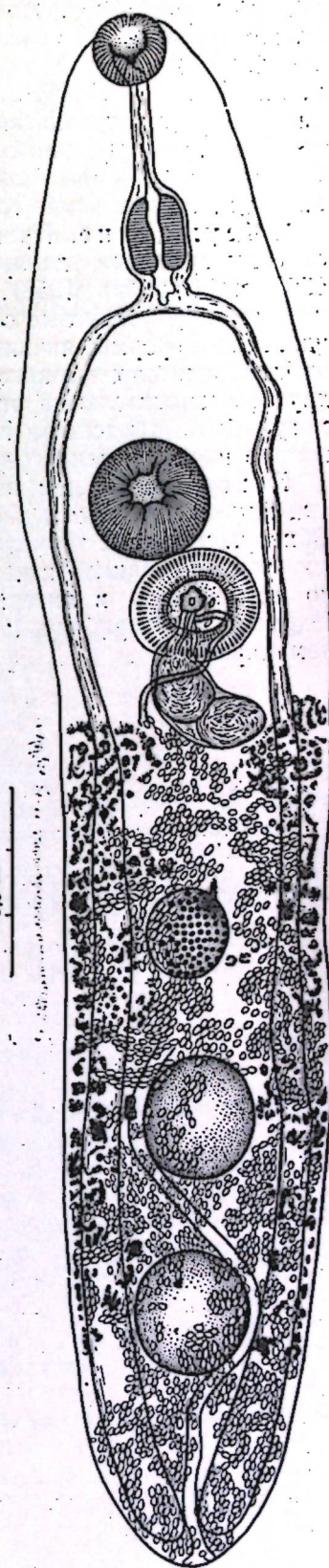


Рис. 3. *Heterophyopsis expectans*. Общий вид, вентрально (оригинал)



речный желточный проток проходит несколько впереди от яичника. Половая присоска примыкает к заднему краю брюшной присоски и несколько сдвинута влево от нее. Она приблизительно такого же размера, как и брюшная. По наружному краю половая присоска вооружена шипиками, которые располагаются радиально. На дне ее находится половое отверстие. Экскреторный пузырь в виде длинного S-образного ствола, образующего изгибы между семенниками. Экскреторная пора открывается на заднем конце трематоды.

**Обсуждение.** Приведенное нами описание в общем совпадает с соответствующими данными, приведенными в литературе (Морозов, 1952, см. Скрябин, 1952). Наш экземпляр несколько крупнее описанных, он имеет округлые семенники, тогда как у изученных ранее они удлинённой формы, яичник у нашего экземпляра немного дальше отстоит от переднего семенника, чем у сравниваемого. Имеются и некоторые другие незначительные отличия. Все отмеченные расхождения легко могут быть объяснены индивидуальной морфологической вариабельностью представителей рассматриваемого вида.

Как отмечалось, мы впервые регистрируем *H. expectans* на территории нашей страны и у нового для него хозяина — большого крохала. Обнаружение этой трематоды у крохала не представляется необычным, поскольку указанная птица питается преимущественно рыбой, которая, по имеющимся в литературе указаниям (Vargnes — Colet, Candido, 1940, цит. по Скрябину, 1952), является вторым промежуточным хозяином паразита.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Башкирова Е. Я. 1941. Эхиностоматиды птиц СССР и обзор циклов их развития. — Труды Башкирск. н.-и. вет. станции, 3.  
Бурделев Т. Е. 1937. Новый вид трематоды от домашней курицы — *Echinoparyphium syrdariense*. Сборник, посвященный акад. К. И. Скрябину. М., Изд-во ВАСХНИЛ.  
Скрябин К. И. 1952. «Трематоды животных и человека», т. VI. Изд-во АН СССР.  
Скрябин К. И. 1956. «Трематоды животных и человека», т. XII. Изд-во АН СССР.

Г. В. СЕГИДА

#### ТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРИФЕРИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ *ASCARIDIA GALLI* SCHRANK, 1788

Из работ Бючли (Bütschli, 1874), Гессе (Hesse, 1892), Гольдшмидта (Goldschmidt, 1908; 1909, 1910), Дейнеки (1912), Читвудов (Chitwood a. Chitwood, 1933) и Мартини (Martini, 1916) известно, что для нематод характерно слабое развитие периферической чувствительной нервной системы. По данным этих авторов, кутикула нематод совершенно лишена чувствительной иннервации, за исключением нескольких периферических точек, связанных с центральной нервной системой: чувствительных сосочков губ и хвоста и чувствительных органов головы (амфид) и хвоста (фазмид).

Гистологическое строение и иннервацию чувствительных органов у некоторых видов аскарид описали Бючли, Гессе, Гольдшмидт и Дейнека. Периферическая чувствительная нервная система некоторых видов оксигурат представлена в работах Читвудов и Мартини. При этом различные авторы неодинаково трактуют наблюдаемые структуры.

Сведений о строении периферической чувствительной нервной системы *A. galli* в доступной нам литературе найти не удалось. Исключение составляет работа Читвуда и Аликаты (Chitwood, Alicata, 1932); авторы, не применяя гистологических методов исследования, только сравнивают количество и расположение чувствительных органов головы у *Ascaridia lineata* (= *A. galli*) и некоторых представителей рода *Oxyuris*.

Вышеизложенное обусловило интерес к изучению периферической чувствительной нервной системы нематод на примере *A. galli*.

#### МЕТОДИКА

Периферическая чувствительная нервная система *A. galli* изучалась на тотальных препаратах нематод, прижизненно окрашенных 0,02%-ным раствором метиленового синего, и на срезах, импрегнированных азотнокислым серебром методами Кампоса и Фоля, а также окрашенных по Маллори и 1%-ным раствором полихромного толудинового синего. Срезы как импрегнированные, так и окрашенные были серийными: косыми, продольными и поперечными, толщиной 5—8 мк.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Тонкое строение и иннервация чувствительных органов губ. У *Ascaridia galli* наблюдается два рода чувствительных органов: губные сосочки (папиллы) и амфиды. На дорзальной губе располагается два сосочка, занимающих симметричное субмедианное положение. На каждой субвентральной губе располагается по два сосочка: один из



них, субвентральный, является двойным, а другой, занимающий латеральное положение, — простым. Дорзальное и несколько позади каждого латерального сосочка наблюдается амфидальная пора.

Сосочки несколько возвышаются над уровнем губ, в то время как амфидальные отверстия располагаются в глубине кутикулярных ямок (рис. 1, а).

Иннервация и морфологическое строение сосочков и амфид неодинаковые, что, несомненно, указывает на различные функциональные значения этих структур.

Парные амфиды, представляющие собой небольшие полости (амфидальные сумки), в которых разветвляются нервы, связаны с железами. Амфидальные сумки симметрично располагаются в боковых участках тела под основанием субвентральных губ и открываются на поверхности тела поровидными отверстиями. Базальные части амфидальных сумок, в свою очередь, переходят в узкие протоки, которые идут в латеральных полях тела нематоды назад, в область головных латеральных ганглиев. Здесь протоки заканчиваются крупными одноклеточными амфидальными железами.

Амфиды иннервируются амфидальными нервами. Амфидальные нервы значительно длиннее и толще сосочковых нервов и представляют собой комплекс тесно переплетенных между собой длинных отростков биполярных нейронов, залегающих в латеральных головных ганглиях. Отростки клеток не облекаются общей глиальной оболочкой. На некотором расстоянии от амфидальных сумок нервы, пронизывая стенку протоков, идут внутри них и, входя в полость амфидальных сумок, образуют конечные тончайшие нервные волокна (рис. 1, б).

Иннервация и морфологическая структура головных сосочков отличается от иннервации и строения амфид. Округлое тело сосочка представляет собой густое переплетение многократно дихотомически разветвленных нервных волокон. Апикальный кончик тела сосочка конусообразно вытянут и заключен в чехлик. Кутикула над вершинной сосочка несколько истончена. Каждый двойной субвентральный сосочек образуется при почти полном сближении вентро-вентрального и латеро-вентрального сосочков. Но полного слияния вышеуказанных структур не происходит. На тотальных препаратах нематод отчетливо видно, что конусовидное острие каждого из сближенных сосочков заключено в свой собственный чехлик (рис. 1, в).

Как правило, в образовании одного сосочка принимают участие по одному отростку двух биполярных чувствительных клеток. Следовательно, каждый субмедианный сосочек дорзальной губы и каждый латеральный сосочек субвентральных губ иннервируются двумя нервными отростками. Двойные субвентральные сосочки иннервируются, соответственно четырьмя нервными волокнами. Кроме того, на тотальных препаратах можно видеть, что от одного из волокон отходит в сторону булавовидный выступ. Длина и толщина выступов может значительно варьировать. Нередко у самцов *A. galli* в образовании вентро-вентрального сосочка принимает участие три волокна, и тогда весь двойной субвентральный сосочек иннервируется не четырьмя, а пятью отростками. В более редких случаях можно наблюдать, что каждый дорзальный субмедианный сосочек у самцов также иннервируется тремя волокнами.

В дистальных участках волокон, иннервирующих сосочки, в области до первого дихотомического ветвления, обнаруживаются довольно толстые нейрофибриллы, которые тянутся вдоль волокна одним сплошным пучком. Промежутки между отдельными нейрофибриллами заполнены

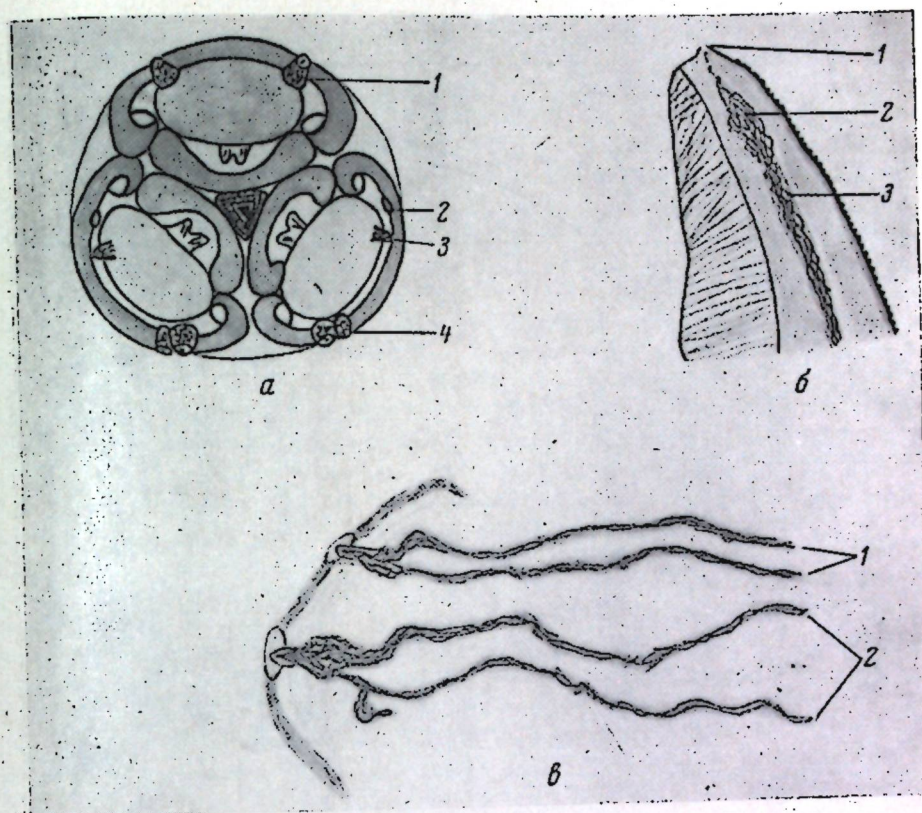


Рис. 1. Схема строения головного конца *Ascaridia galli*

а — апикально: 1 — субмедианный дорзальный сосочек; 2 — амфидальная пора; 3 — латеральный сосочек субвентральной губы; 4 — двойной субвентральный сосочек. Тотальный препарат. Окраска метиленовым синим; б — продольный срез: 1 — амфидальная пора; 2 — амфидальный нерв; 3 — разветвляющимися волокнами амфидального нерва; в — двойной субвентральный сосочек: 1 — волокна, иннервирующие латеро-вентральный сосочек; 2 — волокна, иннервирующие вентральный сосочек. Прижизненное окрашивание метиленовым синим, тотальный препарат  $\times 900$

плазмой, имеющей зернистую консистенцию. Однако плазма распределяется между нейрофибриллами неравномерно, вследствие чего, они, во-первых, не имеют строго параллельного расположения по отношению друг к другу и, во-вторых, очень часто собираются в осевой части волокна, где образуется отдельный осевой пучок.

Нервные волокна, иннервирующие чувствительные сосочки (папиллы) губ, известны под названием головных сосочковых (папиллярных) нервов. Как уже указывалось выше, в образовании сосочковых нервов принимают участие отростки биполярных чувствительных нервных клеток. Нейроны залегают впереди от окологлоточного нервного кольца, но расстояния от места расположения нейронов до кольца существенно различны. Так, основная часть нервных клеток локализуется в непосредственной близости к нервному кольцу, и только 6 клеток расположены вблизи основания губ. Из них две клетки расположены субдорзально и четыре нейрона — субвентрально, по две напротив каждого субвентрального сосочка. Субдорзальные нейроны отдают по одному отростку каждому субмедианному сосочку дорзальной губы (рис. 2, а). Отростки субвентральных нервных клеток принимают участие в форми-



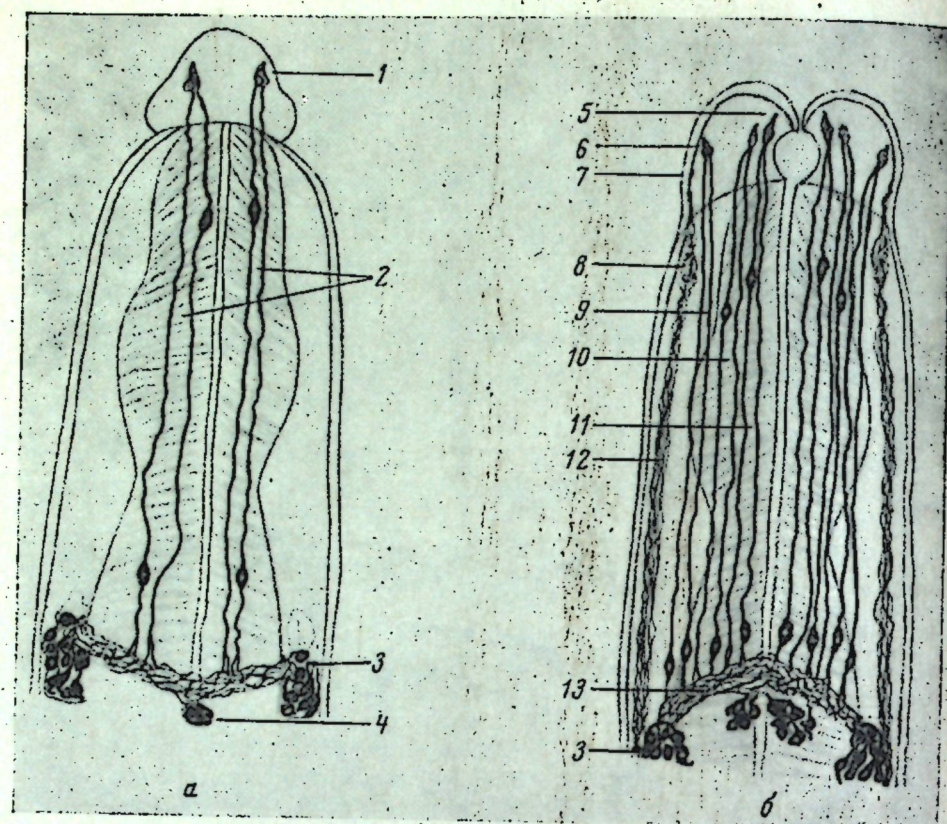


Рис. 2. Схема иннервации головных чувствительных сосочков *Ascaridia galli*

а — дорзальной губы: 1 — тело сосочка; 2 — головные субдорзальные сосочковые нервы; 3 — латеральный ганглий; 4 — дорзальный ганглий. Прижизненное окрашивание метиленовым синим, тотальный препарат; б — субвентральной губы: 5 — двойной субвентральный сосочек; 6 — латеральный сосочек; 7 — амфидальная пора; 8 — амфидальная сумка; 9 — волокна, иннервирующие латеральный сосочек; 10, 11 — волокна, иннервирующие двойной субвентральный сосочек; 12 — амфидальный нерв; 13 — окологлоточное нервное кольцо.

ровании двойных сосочков субвентральных губ, при этом один отросток одной клетки иннервирует вентро-вентральный сосочек, а волокно второй клетки — латеро-вентральный сосочек (рис. 2, б). Нейроны, отростки которых иннервируют вентро-вентральные сосочки, расположены несколько дальше от кольца по сравнению с клетками, принимающими участие в иннервации латеро-вентральных сосочков.

В подавляющих случаях около нервного кольца наблюдается 10 нервных клеток: 4 нейрона лежат субвентрально (по две клетки, симметрично расположенных по отношению к медио-вентральной линии), 2 — субдорзально и по 2 нейрона наблюдаются в каждом вентро-латеральном секторе. Субвентрально лежащие нервные клетки иннервируют двойные субмедианные сосочки субвентральных губ: отросток одной клетки направляется в более крупный вентро-вентральный сосочек, а отросток другой — в латеро-вентральный. Волокна нейронов, лежащих вблизи вентро-латеральных областей окологлоточного нервного кольца, принимают участие в образовании простых латеральных сосочков субвентральных губ (рис. 2, б). Каждый из субдорзальных нейронов отправляет один отросток в соответствующий ему субмедианный сосочек дорзальной губы, (рис. 2, а).

В тех случаях, когда у самцов наблюдались дополнительные волокна, иннервирующие двойные субвентральные сосочки и субмедианные дорзальные сосочки, вблизи окологлоточного нервного кольца отмечались дополнительные биполярные нейроны. У вентральной части кольца вместо 4 нейронов насчитывалось 6, а около дорзальной стороны кольца вместо 2 клеток — 4. Тогда в общей сложности вблизи окологлоточного нервного кольца наблюдалось 14 биполярных нейронов, длинные отростки которых принимают участие в иннервации чувствительных сосочков губ.

Центральные отростки чувствительных биполярных нейронов, из периферических отростков которых образуются сосочковые и амфидальные нервы, вступают в различные отделы окологлоточного нервного кольца. Связь вышеупомянутых отростков с кольцом неодинаковая. Так, центральные отростки клеток, участвующих в образовании амфидальных нервов, входят в окологлоточное нервное кольцо через парные латеро-вентральные комиссуры, что связано с локализацией нейронов в области латеральных головных ганглиев. Центральные отростки нейронов головных сосочковых нервов вступают в нервное кольцо непосредственно в субдорзальную, латеральную и субвентральную его области.

Тонкое строение биполярных чувствительных клеток головных сосочковых нервов неодинаково. В одних клетках тонкая нейрофибриллярная сеть не только заполняет все тело клетки, но и частично заходит в ее отростки, где петли сети постепенно вытягиваются в направлении длинных отростков. Нейрофибриллы выглядят в виде тонких длинных нитей, тянущихся вдоль отростков по всей их длине. Нейрофибриллярный аппарат представлен более или менее одинаковыми по толщине нейро-

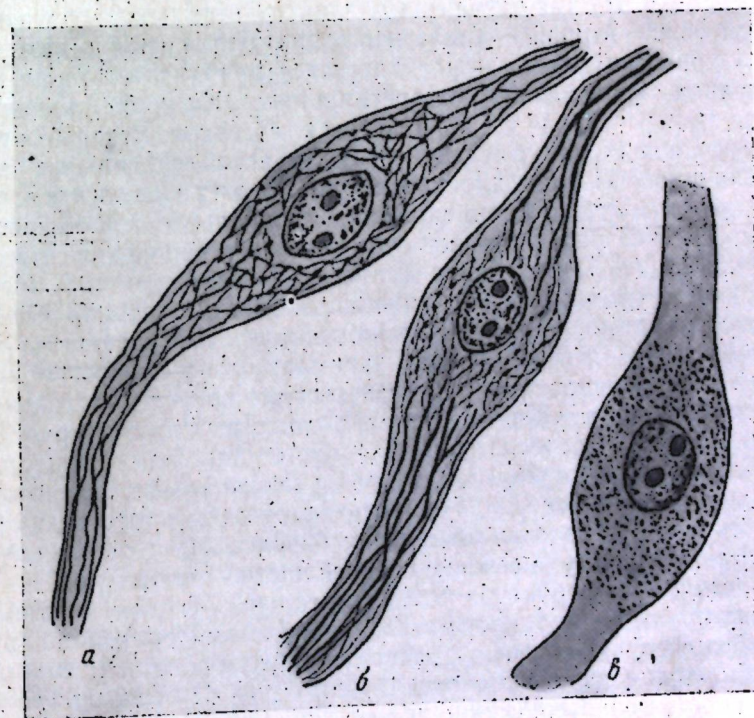


Рис. 3. Типы строения нейрофибриллярного аппарата чувствительных нейронов головных сосочковых нервов

а — первый тип. Импрегнация по Кампосу,  $\times 900$ ; б — второй тип. Импрегнация по Фолею,  $\times 900$ ; в — распределение хромофильной субстанции. Окраска толуидиновым синим,  $\times 900$



фибриллами, в точках пересечения которых наблюдаются небольшие узловые утолщения. В проксимальных участках отростков, помимо тонких, видны немногочисленные более толстые нейрофибриллы, идущие по отдельности или собирающиеся в небольшие пучки (рис. 3, а). В других чувствительных нейронах, наряду с тонкой внутриклеточной сетью, всегда наблюдается еще и некоторое количество выделяющихся своей толщиной нейрофибрилл, которые тянутся в клетке поодиночке или пучком. В последнем случае нейрофибриллы образуют в теле клетки относительно широкие тяжи, которые с периферических частей клетки (со стороны отростков) направляются к ядру и густо его оплетают. Промежутки между этими тяжами заняты тонкой сетью, с которой тесно связаны толстые нейрофибриллы посредством своих боковых ответвлений (рис. 3, б). Иногда в теле клетки на уровне нижнего полюса можно наблюдать не только наличие боковых ответвлений нейрофибрилл, но и их непосредственное многократное дихотомическое ветвление. В этом случае в теле нейрона со стороны отростка находятся преимущественно толстые нейрофибриллы, а по другую сторону ядра (на его полярной стороне) — очень тонкая и нежная нейрофибриллярная сеточка.

Хроматофильная субстанция выявляется в виде очень мелкой зернистости. В распределении гранул хроматофильного вещества не было отмечено каких-либо закономерностей. Во всех клетках хроматофильное вещество равномерно заполняет все тело нейрона (рис. 3, в).

**Тонкое строение и иннервация генитальных чувствительных сосочков самцов.** У самцов *A. galli* в хвостовом отделе тела наблюдаются 10 пар генитальных чувствительных сосочков, располагающихся строго симметрично по отношению к медио-вентральной линии тела. Первые три пары — преанальные — располагаются в промежутке от присоски до клоаки. Из них первая пара локализуется непосредственно впереди присоски, вторая — прилегает вплотную к медио-латеральным сторонам присоски, третья — располагается приблизительно на половине расстояния от присоски до отверстия клоаки. На уровне клоакального отверстия имеется пара аданальных сосочков, которые занимают латеральное положение и выделяются из всех генитальных сосочков своей величиной. Позади клоаки залегают постанальные сосочки: из них первая и третья пары занимают латеральное положение, а вторая пара сосочков располагается субмедианно и вентрально по отношению ко второй паре, но все же прилегает к ней вплотную. На самом кончике хвоста имеются субтерминальные сосочки: первая пара представлена самыми мелкими сосочками, даже не выступающими над поверхностью тела. Вторая пара занимает латеральное положение, а третья — вентральное. Все субтерминальные сосочки настолько сближены между собой, что непосредственно прилегают друг к другу. Форма тела генитальных сосочков не отличается от таковой губных чувствительных сосочков, но аданальные, пре- и постанальные сосочки значительно крупнее сосочков губ. Генитальные сосочки представляют собой округло-овальные образования: сечения базальной и апикальной частей имеют овальную форму, а сечение средней части — округлую.

Гистологическая структура всех генитальных сосочков одинаковая. В качестве примера их тонкого строения приведем описание структуры аданального сосочка, который является наиболее крупным чувствительным образованием хвостового отдела тела (рис. 4). Тело сосочка представляет собой мелкозернистую пульпу, пронизанную нервными волокнами, которые проникают в сосочек со стороны его базальной части и идут в пульпе сосочка по направлению к его апикальной части. По своему ходу нервные волокна многократно дихотомически ветвятся, при-

чем большинство веточек настолько переплетаются между собой, что образуют мощную войлокоподобную сеть, в которой трудно выявить направление отдельных волокон. С апикальной стороны сосочек покрыт истонченной кутикулой, а остальная масса тела с боковых и базальной сторон отделена от синцитиальной гиподермы тоненькой мембраной, вероятно, соединительнотканной природы. Присутствие подобной мембраны нами не было отмечено у чувствительных сосочков губ.

Нервные клетки, отростки которых принимают участие в иннервации генитальных сосочков, располагаются более или менее компактными группами, места локализации которых соответствуют расположению сосочков (рис. 5). Так, клетки, иннервирующие три пары преанальных сосочков, располагаются впереди клоаки, латеро-вентрально, формируя преанальные хвостовые ганглии. Нейроны, иннервирующие три пары постанальных сосочков, локализируются позади клоаки, образуя постанальные хвостовые ганглии. Иннервация аданальных сосочков имеет смешанный характер: часть нейронов располагается в преанальных хвостовых ганглиях, а другая часть нервных клеток входит в состав постанальных ганглиев. Нервные клетки, отростки которых принимают участие в иннервации субтерминальных сосочков, формируют субтерминальные хвостовые ганглии. Все ганглиозные клетки залегают в гиподерме. Одноименные парные ганглии располагаются строго симметрично.

Клеточный состав хвостовых ганглиев неоднороден: нейроны преанальных и субтерминальных хвостовых ганглиев относятся к биполярному типу; постанальные хвостовые ганглии сформированы из уни-, би- и триполярных чувствительных клеток (рис. 6).

Биполярные нейроны обладают одним длинным и одним коротким отростком. В направлении отхождения волокон от тела клетки не наблюдается закономерности. Отростки могут отходить от тела клетки строго полярно, т. е. длинные оси проксимальных отделов отростков составляют прямую линию с продольной осью тела клетки; в других случаях волокна могут отходить от тела клетки под небольшим углом.

Внутриклеточный нейрофибриллярный аппарат биполярных нейронов имеет одинаковое строение (рис. 7). Он представляет собой тонкую нежную сеточку переплетающихся нейрофибрилл; толстых нейрофибрилл в клетках не обнаружено. В отростках биполярных нейронов наблюдаются одна-две толстые нейрофибриллы, занимающие осевое положение в гомогенной плазме. Нейрофибриллы, подходя к полюсам отхождения отростков от тела клетки, разбиваются на ряд более тонких вторичных и третичных нейрофибрилл, вступающих во внутриклеточную нейрофибриллярную сеть. Прохождения нейрофибрилл из одного отростка в другой через тело нейрона не отмечалось.

Униполярные нервные клетки в значительной степени варьируют между собой по величине и форме. Среди клеток, отростки которых участвуют в иннервации постанальных чувствительных сосочков, наряду с очень мелкими клетками встречаются и довольно крупные нейроны,

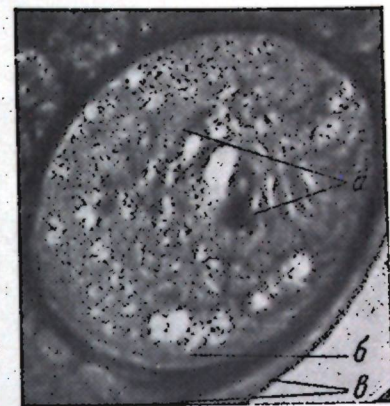


Рис. 4. Аданальный чувствительный сосочек самца

а — многократное дихотомическое ветвление нервных волокон, иннервирующих сосочек; б — мембрана, отделяющая тело сосочка от гиподермы; в — кутикула. Окраска по Маллори,  $\times 400$



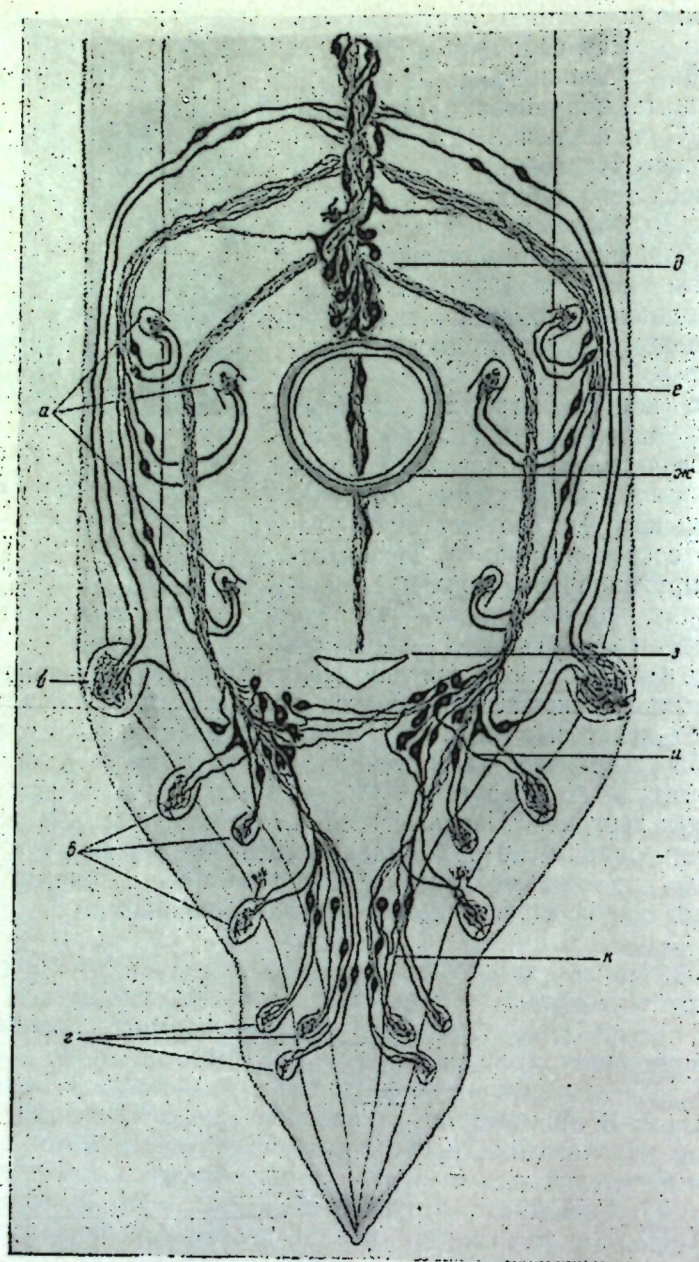


Рис. 5. Локализация и схема иннервации генитальных чувствительных сосочков самца  
а — преанальные сосочки; б — аданальный сосочек; в — постанальные сосочки; г — субтерминальные сосочки; д — анальный ганглий; е — преанальный чувствительный ганглий; ж — преанальная присоска; з — отверстие клоаки; и — постанальный хвостовой ганглий; к — субтерминальный хвостовой ганглий. Прижизненное окрашивание метиленовым синим, тотальный препарат,  $\times 200$

площадь тела которых почти в три-четыре раза превышает таковую мелких нейронов. Форма униполярных клеток округлая, грушевидная, дубинкообразная. Встречаются также клетки с расчлененными контурами тела: на противоположной стороне от места отхождения длинного отростка периферический слой плазмы клетки образует конические выступы различной длины, дистальные концы которых бывают заостренными, скошенными или уплощенными. По-видимому, эти клетки являются глиальными.

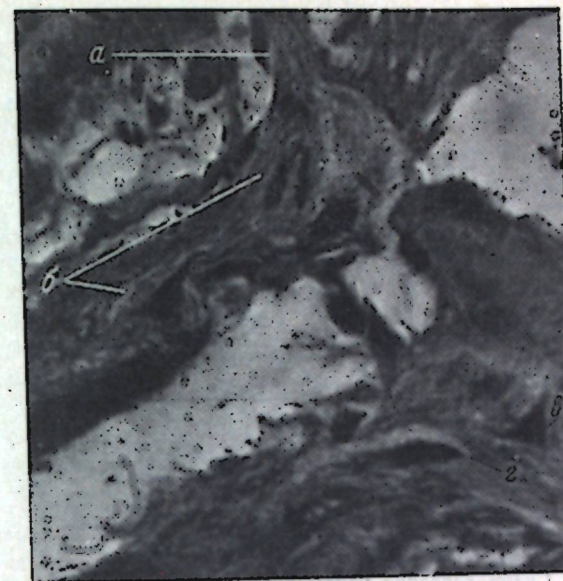


Рис. 6. Продольный срез через постанальные хвостовые ганглии  
а — правый хвостовой нерв; б — биполярные нейроны правого ганглия; в — триполярный и г — униполярный нейроны левого ганглия. Окраска толуидиновым синим,  $\times 400$

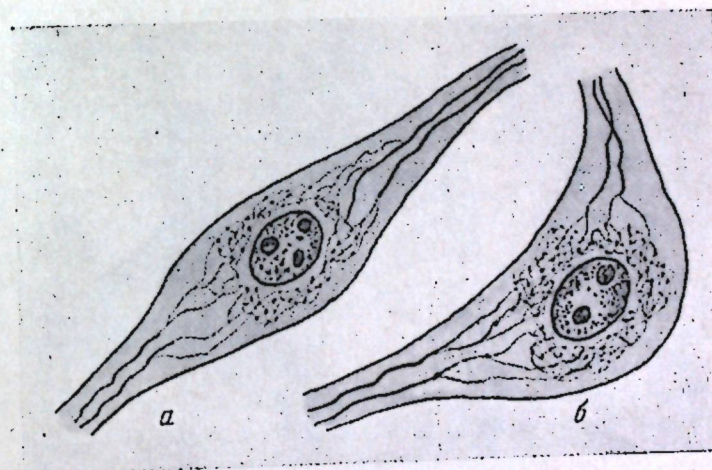


Рис. 7. Нейрофибрилярный аппарат биполярных нейронов хвостовых ганглиев

а — клетка из субтерминального хвостового ганглия; б — нейрон постанального ганглия. Импрегнация по Фолею,  $\times 900$

В строении внутриклеточной нейрофибрилярной сети униполярных нейронов имеются как сходство, так и различие. Сходство заключается в наличии очень тонкой нейрофибрилярной сети (рис. 8, а), а различие состоит в том, что в крупных нейронах имеются пять или шесть толстых нейрофибрилл, которые заходят в клетку из отростка и идут в периферической части плазмы нейрона к его полюсному полюсу (рис. 8, б).

В распределении хроматофильной субстанции в чувствительных нейронах различных типов не было отмечено какой-либо закономерности.



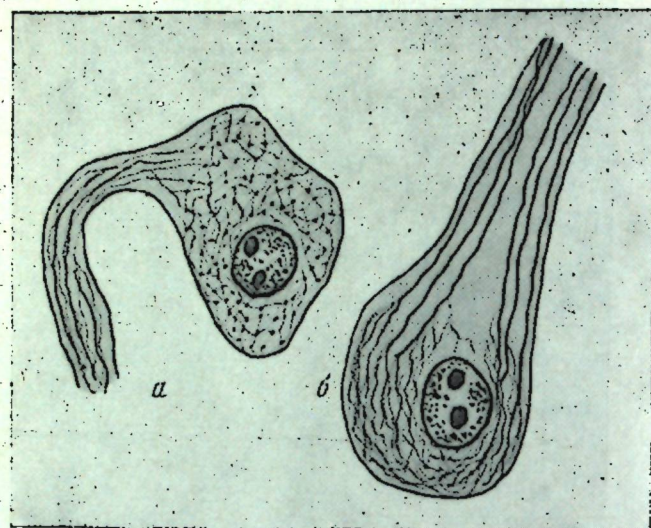


Рис. 8. Схема строения нейрофибрилярного аппарата униполярных нейронов постанальных хвостовых ганглиев  
а — первый тип; б — второй тип. Импрегнация по Кампосу,  $\times 900$

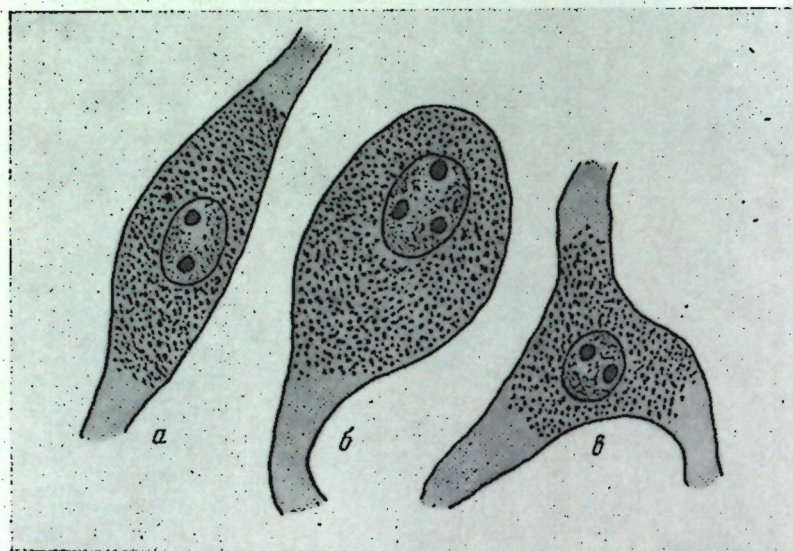


Рис. 9. Распределение хроматофильной субстанции в нервных клетках разных типов. Окраска толуидиновым синим,  $\times 900$   
а — нейрон преанального ганглия; б, в — униполярный и триполярный нейроны из постанального хвостового ганглия

Мелкозернистое хроматофильное вещество равномерно заполняет всю плазму клетки, не заходя в проксимальные отделы отростков (рис. 9).

Иннервация чувствительных генитальных сосочков осуществляется следующим образом: субтерминальные сосочки иннервируются короткими отростками биполярных нейронов хвостовых субтерминальных ганглиев. Длинные отростки этих же биполярных нервных клеток собираются в тонкие парные пучки.

Постанальные сосочки иннервируются отростками уни- и биполяр-

ных нейронов. Отростки униполярных нейронов на различных расстояниях от тела клетки претерпевают первое дихотомическое деление. Одна из ветвей изгибается и, направляясь к верхней части гиподермы, идет к сосочку, в иннервации которого принимает участие наряду с коротким отростком биполярной клетки. Длинные отростки биполярных нейронов и вторая ветвь осевого волокна униполярных клеток постанальных ганглиев, наряду с тонкими пучками длинных отростков биполярных нейронов субтерминальных ганглиев, образуют парные анальные хвостовые нервы. Нервы идут в латеро-вентральных частях тела и под углом входят в область анального ганглия. При вступлении в ганглий волокна образуют дихотомические ветвления.

Преанальные чувствительные сосочки иннервируются короткими отростками биполярных нейронов, сконцентрированных в парные ганглии. Основная масса длинных отростков нейронов, собираясь в парные пучки и постепенно изгибаясь вентрально, также входит в анальный ганглий. Часть волокон биполярных нервных клеток преанальных хвостовых ганглиев непосредственно вступает в вентральный медианный нерв.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Периферическая чувствительная нервная система головного конца тела. В результате проведенного исследования очевидно, что у *Ascaridia galli* общий принцип топографии периферической чувствительной нервной системы головного конца и типы связей ее отдельных элементов такие же, как у *Ascaris lumbricoides* и *Parascaris equorum*, изученных Бючли (Bütschli, 1874), Гессе (Hesse, 1892), Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1908, 1909, 1910) и Дейнекой (1912), а также у оксипурат *Cephalobellus papilliger*, изученных Читвудами (Chitwood a. Chitwood, 1933), и *Oxyuris curvica* (= *Oxyuris equi*), исследованного Мартини (Martini, 1916). У всех вышеперечисленных нематод, в том числе и у изученной нами *A. galli*, на губах имеются 6 чувствительных сосочков: на каждой субвентральной губе располагаются простой латеральный и двойной субвентральный сосочки. Двойной субвентральный сосочек образуется при сближении вентро-вентрального и латеро-вентрального сосочков. На дорзальной губе располагаются два субмедианных сосочка. В противоположность мнению Читвуда и Аликаты (Chitwood, Alicata, 1932), мы считаем, что субмедианные сосочки дорзальной губы не являются двойными. Это положение аргументируется тем, что двойные сосочки (даже при полном слиянии составляющих компонентов) всегда иннервируются четырьмя нервными волокнами. В подавляющем большинстве мы наблюдали, что субмедианные сосочки иннервируются двумя нервными волокнами, и только в некоторых случаях у самцов *A. galli* в иннервации вышеупомянутых сосочков принимают участие три нервных отростка. У всех вышеперечисленных нематод чувствительные сосочки губ иннервируются головными сосочковыми нервами, а амфисосочки губ иннервируются головными сосочковыми нервами, а амфиды — амфидальными нервами. Нервы обоих типов вступают в различные отделы окологлоточного нервного кольца, причем головные сосочковые нервы связаны с кольцом непосредственно, а амфидальные опосредованно, через латеро-вентральные комиссуры.

О тонком строении сосочковых нервов в литературе существуют различные мнения. Данные Дейнеки относительно существования двух типов чувствительных нервных клеток, иннервирующих сосочки, противостоят мнению других исследователей. Дейнека утверждает, что первый тип чувствительных нейронов связан своими короткими (центральными)



отростками с окологлоточным нервным кольцом. Короткие отростки второго типа нервных клеток не связаны с центральной нервной системой; они остаются в гиподерме или частично выходят в мышечный слой, где наблюдается прямой синапс с мышечными клетками. Аргументируя свои утверждения, Дейнека ссылается на данные Ковальского (Kowalski, 1908), который у дождевого червя также наблюдал два типа чувствительных нервных клеток с аналогичными связями.

Гольдшмидт, Мартини и Читвуды отмечали, что головные сосочковые нервы состоят из биполярных чувствительных нервных клеток и их отростков: одни из отростков (длинные) принимают участие в иннервации чувствительных головных сосочков, а другие (короткие) входят в окологлоточное нервное кольцо. Помимо чувствительных нейронов с их дериватами, названные авторы отмечали в сосочковых нервах наличие «проводящих», «поддерживающих» и «оболочковых» клеток.

Согласно нашим исследованиям, в головных сосочковых нервах *A. galli* не отмечалось наличия этих клеток. Нервы полностью состоят из чувствительных нейронов и их отростков. Таким образом, полученные нами данные о чисто нервной природе сосочковых нервов согласуются с наблюдениями Дейнеки, но в отличие от его мнения об иннервации сосочков двумя типами нервных клеток у изученной нами нематоды все чувствительные нейроны связаны с окологлоточным нервным кольцом.

По данным ряда авторов, известно, что амфиды иннервируются волокнами периферических отростков нейронов, залегающих в латеральных головных ганглиях или в непосредственной близости от них. Но по мнению Читвудов, в иннервации амфид принимает участие часть волокон головных латеральных сосочковых нервов, окруженных отдельными фрагментами «оболочковых» клеток, входящих в состав названных нервов. Полученные нами данные о строении амфидальных нервов *A. galli* полностью соответствуют наблюдениям Гольдшмидта, Дейнеки и других исследователей, но не совпадают с выводами Читвудов.

Периферическая чувствительная нервная система хвостового конца тела. Общая топография периферической чувствительной нервной системы хвостового отдела тела *A. galli* не отличается от аналогичной части нервного аппарата *Ascaris lumbricoides*, *Parascaris equorum*, *Cephalobellus papilliger*, *Oxyuris equi*, изученных другими авторами (Гессе, Гольдшмидт, Дейнека, Читвуды, Мартини). Чувствительная нервная система хвостового отдела представлена генитальными чувствительными сосочками, распределенными в несколько групп. Нейроны, иннервирующие сосочки, залегают в гиподерме и сконцентрированы в соответствующие ганглии.

У *A. galli* принцип связей центральных отростков нервных клеток, иннервирующих чувствительные сосочки периферическими отростками, аналогичен таковому, отмеченному авторами, изучавшими других нематод: все центральные отростки направляются либо в нижнюю часть медианного вентрального нервного ствола, либо в анальный ганглий.

Наряду с общностью топографии и принципа связей периферической чувствительной нервной системы хвостового отдела *A. galli* и других изученных нематод, у *A. galli*, в связи со значительным уменьшением числа генитальных сосочков, происходит, во-первых, некоторое структурное упрощение чувствительной периферической нервной системы и, во-вторых, меньшее разнообразие связей длинных отростков чувствительных нейронов с различными отделами центральной нервной системы. К первому можно отнести обеднение клеточного состава ганглиев и уменьшение их числа по сравнению с тем, что наблюдали Гольдшмидт, Дейнека и Бючли у *Parascaris equorum* (= *A. megaloccephala*). Второй

момент заключается в том, что у куриной аскариды центральные отростки чувствительных нейронов непосредственно входят в такие отделы центральной нервной системы, как вентральный нерв и анальный ганглий. У *P. equorum*, как отмечали Гольдшмидт и Гессе, связь между отростками чувствительных нейронов и центральной нервной системой осуществляется не только непосредственно, но и с помощью серии латеро-вентральных комиссур хвостового отдела тела. По нашим наблюдениям, у *A. galli* не имеется латеро-вентральных комиссур. Очень тонкие поперечные комиссуры имеются между парными постанальными хвостовыми ганглиями.

У *Parascaris equorum*, согласно данным Гессе, чувствительные нейроны, иннервирующие преанальные генитальные сосочки, располагаются в бурсальных нервах, образующихся при слиянии латерального и вентро-латеральных нервов. Дейнека, изучавший этого же гельминта, указывал, что бурсальные нервы из-за обилия в них нейронов правильнее называть бурсальными ганглиями. Далее, Дейнека отмечал, что у *Parascaris equorum* волокна бурсальных нервов (=ганглиев) вступают не только в вентральный нерв и анальный ганглий, но и в окологлоточное нервное кольцо. Описанные Дейнекой бурсальные ганглии, как структурные образования, аналогичны преанальным ганглиям, наблюдаемым у изученной нами нематоды. Но у *A. galli* не отмечалось связи преанальных хвостовых ганглиев с нервным кольцом.

Анализируя собственные и полученные данные, можно прийти к следующему заключению. Принцип анатомической структуры и топографии периферической чувствительной нервной системы *A. galli* не отличается от такового некоторых представителей аскаридат и оксиурат, ранее изученных другими авторами. Однако головные сосочковые нервы *A. galli* полностью состоят из чувствительных нервных клеток и их отростков; никаких дополнительных структур в них не было обнаружено. Уменьшение числа генитальных чувствительных сосочков самцов *A. galli* обуславливает, в свою очередь, количественное уменьшение соответствующих им сосочковых нервов и значительное упрощение их взаимоотношений с различными частями нервного аппарата.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Дейнека Д. И. 1912. Нервная система аскариды (*Ascaris megaloccephala* Cloq., 1824). Гистологическое исследование. Юрьев. Оттиск из Трудов СПб. о-ва естествоиспытателей, 42, вып. 2, ч. 2.  
 Bütschli O. 1874. Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Nematoden.— Arch. Mikr. Anat., 10.  
 Chitwood B. G., Alicata J. E. 1932. Cephalic sensory organs of *As. lineata* and a comparison with those Oxyurids.— J. Parasitol., 18, 4.  
 Chitwood B. G., Chitwood M. B. 1933. The histological anatomy of *Cephalobellus papilliger*, Cobb, 1920.— Z. Zellforsch. und Mikrosk. Anat., 19, 2.  
 Goldschmidt R. 1908. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*.— Ztschr. Wiss. Zool., 90.  
 Goldschmidt R. 1909. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*.— Ztschr. Wiss. Zool., 92.  
 Goldschmidt R. 1910. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und *megaloccephala*.— Festschrift. Hertwigs, 2.  
 Hesse R. 1892. Über das Nervensystem von *Ascaris megaloccephala*.— Ztschr. Wiss. Zool., 54.  
 Kowalski J. 1908. Contribution à l'étude des neurofibrilles le lumbric.— La Cellule, 25.  
 Martini E. 1916. Die Anatomie von *Oxyuris curvula*.— Ztschr. Wiss. Zool., 116.



Т. П. СЕРГЕЕВА

## К ФАУНЕ НЕМАТОД ЧАЙКОВЫХ ПТИЦ СССР

В данной статье представлены результаты изучения нематод от чайковых птиц, вскрытых экспедициями Гельминтологической лаборатории АН СССР, работавшими на Азовском море (район дельты Кубани, 1963 год), в Тувинской АССР (1956—1957 гг.) и в низовье Енисея и Норильских озерах (1963—1964 гг.).

По фауне нематод чайковых птиц Азовского моря имеется работа Маштакова (1964). Им обследовались птицы в районе Азово-Сивашского заповедника.

Таблица 1

Перечень исследованных чайковых птиц и данные о зараженности их нематодами

| Вид                                                                  | Азовское море |               | Тувинская АССР |               | Низовье Енисея<br>и Норильские озера |               | Всего        |               |
|----------------------------------------------------------------------|---------------|---------------|----------------|---------------|--------------------------------------|---------------|--------------|---------------|
|                                                                      | вскры-<br>то  | зара-<br>жено | вскры-<br>то   | зара-<br>жено | вскры-<br>то                         | зара-<br>жено | вскры-<br>то | зара-<br>жено |
| <i>Stercorarius longicaudatus</i> — длиннохвостый поморник . . . . . | —             | —             | —              | —             | 19                                   | 8             | 19           | 8             |
| <i>Stercorarius parasiticus</i> — короткохвостый поморник . . . . .  | —             | —             | —              | —             | 4                                    | 1             | 4            | 1             |
| <i>Stercorarius pomarinus</i> — средний поморник . . . . .           | —             | —             | —              | —             | 3                                    | 1             | 3            | 1             |
| <i>Larus argentatus</i> — серебристая чайка . . . . .                | 19            | 11            | —              | —             | 18                                   | 8             | 37           | 19            |
| <i>Larus ridibundus</i> — обыкновенная чайка . . . . .               | 30            | 6             | 29             | 26            | —                                    | —             | 59           | 32            |
| <i>Larus canus</i> — сизая чайка . . . . .                           | —             | —             | —              | —             | 2                                    | 1             | 2            | 1             |
| <i>Larus genei</i> — морской голубок . . . . .                       | 74            | 25            | —              | —             | —                                    | —             | 74           | 25            |
| <i>Larus ichthyaetus</i> — черноголовый хохотун . . . . .            | 22            | 14            | 4              | 4             | —                                    | —             | 26           | 18            |
| <i>Larus minutus</i> — малая чайка . . . . .                         | 19            | 8             | —              | —             | —                                    | —             | 19           | 8             |
| <i>Gelochelidon niloticae</i> — чайконо-<br>сая крачка . . . . .     | 5             | 2             | —              | —             | —                                    | —             | 5            | 2             |
| <i>Sterna hirundo</i> — обыкновенная крачка . . . . .                | 41            | 12            | 27             | 11            | —                                    | —             | 68           | 23            |
| <i>Sterna paradisea</i> — полярная крачка . . . . .                  | —             | —             | —              | —             | 49                                   | 12            | 49           | 12            |
| <i>Sterna sandvicensis</i> — пестроно-<br>сая крачка . . . . .       | 19            | 2             | —              | —             | —                                    | —             | 19           | 2             |
| <i>Chlidonias nigra</i> — черная крачка . . . . .                    | 11            | 1             | —              | —             | 1                                    | 1             | 12           | 2             |
| <i>Chlidonias leucoptera</i> — белокры-<br>лая крачка . . . . .      | 3             | —             | —              | —             | 7                                    | 2             | 10           | 2             |
| Итого . . . . .                                                      | 243           | 81            | 60             | 41            | 103                                  | 34            | 406          | 156           |

Литературные данные о нематодах чаек Тувы ограничены лишь сведениями о нахождении филлярии *Aprocta turgida* у серебристой чайки (Сонин, 1959).

Сведения о нематодах чаек низовья Енисея и Норильских озер в литературе отсутствуют.

Исследованный нами материал получен от вскрытия 406 экз. птиц 15 видов (табл. 1).

В изученном материале зарегистрировано 18 видов нематод. Ниже приводим список их в систематическом порядке с указанием кратких сведений о каждом виде.

Семейство *Capillariidae* Neveu-Lemaire, 1936Род *Capillaria* Zeder, 1800*Capillaria carbonis* Rudolphi, 1819

(рис. 1)

Найден на Азовском море у черной крачки (у 6 из 11; 6 экз.), чайконосой крачки (у 2 из 5; 1—2 экз.) и морского голубка (у 6 из 74; 2—25 экз.).

Черная, чайконосая крачка и морской голубок — новые хозяева данного вида нематод.

Данный паразит не характерен для чайковых птиц. Он регистрируется у птиц отрядов веслоногих и голенастых.

У чайковых птиц до наших исследований эта нематода была зарегистрирована лишь два раза Кулачковой (1950) и Сааковой (1952) на Дунае.

Поскольку данный вид зарегистрирован нами у ряда новых хозяев, приводим описание этого вида. В скобках указаны пределы колебаний основных промеров.

Описание. Длинные, тонкие черви. Передний конец более тонкий, чем задний. Максимальной ширины тело достигает в средней части. Самки крупнее самцов.

Самец (по экземплярам от морского голубка). Длина тела 9,54 (8,8—12) мм, ширина в области головного конца 0,014 (0,01—0,014) мм, в области пищевода 0,042 (0,041—0,042) мм, хвостового конца 0,036 (0,0352—0,0362) мм.

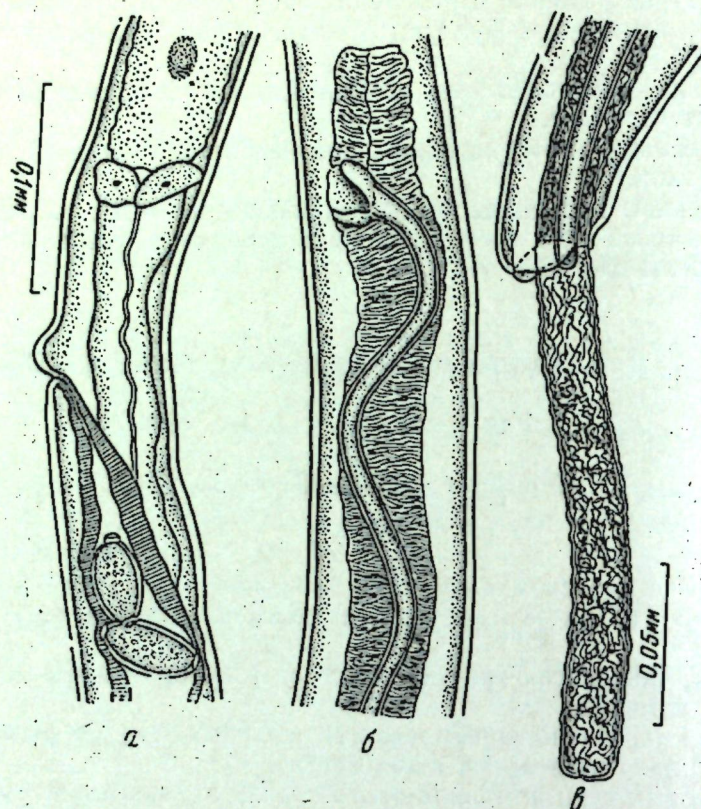
Длина пищевода 5,4 (5,17—6,16) мм, у заднего конца он имеет две железы. За пищеводом следует кишечник, который суживается, впадая в клоак, отверстие которой располагается в 0,012 (0,012—0,013) мм от заднего конца тела.

Имеется одна спикула 1,24 (1,15—1,32) мм длиной и 0,019 (0,019—0,02) мм шириной. Проксимальный конец спикулы расширен, дистальный конец заострен. Спикула помещается в спиккулярном влагалище шириной 0,018 (0,018—0,02) мм и 1,34 (1,0—1,6) мм длиной. Тело заканчивается образованием типа бursy, состоящим из четырех лопастей.

Самка. Длина тела 17,36 (12—23) мм, ширина в области головного конца 0,01 (0,01—0,013) мм, пищевода 0,035 (0,02—0,04) мм, хвостового конца 0,056 (0,04—0,06) мм. Длина пищевода 7,7 (7—10,2) мм.

Вульва расположена на расстоянии 9,9 (8—12,5) мм от переднего конца. Яйца боченкообразные, с пробочками на полюсах, их размеры 0,042—0,048×0,018—0,022 мм.



Рис. 1. *Capillaria carbonis* (Rudolphi, 1819)

а — область вульвы, латерально; б — проксимальный конец спикеры;  
в — дистальный конец спикеры (оригинал)

Род *Eucoleus* Dujardin, 1845*Eucoleus laricola* Wassilkowa, 1930

Найден на Азовском море у серебристой чайки (у 1 из 19; 3 экз.), обыкновенной чайки (у 7 из 30; 2—5 экз.) и морского голубка (у 9 из 74; 1—5 экз.); в Туве — у обыкновенной чайки (у 24 из 29; 4—40 экз.), черноголового хохотуна (у 4 из 4; 4—10 экз.) и обыкновенной крачки (у 1 из 27; 2 экз.).

Семейство *Anisakidae* Skrjabin et Karokhin, 1945Род *Porrocaecum* (Railliet et Henry, 1912)*Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800)

Найден на Азовском море у серебристой чайки (у 2 из 19; 1—2 экз.); в Туве — у обыкновенной чайки (у 1 из 29; 1 экз.); на Енисее у полярной крачки (у 2 из 49; 2 экз.); длиннохвостого поморника (у 3 из 19; 1—4 экз.).

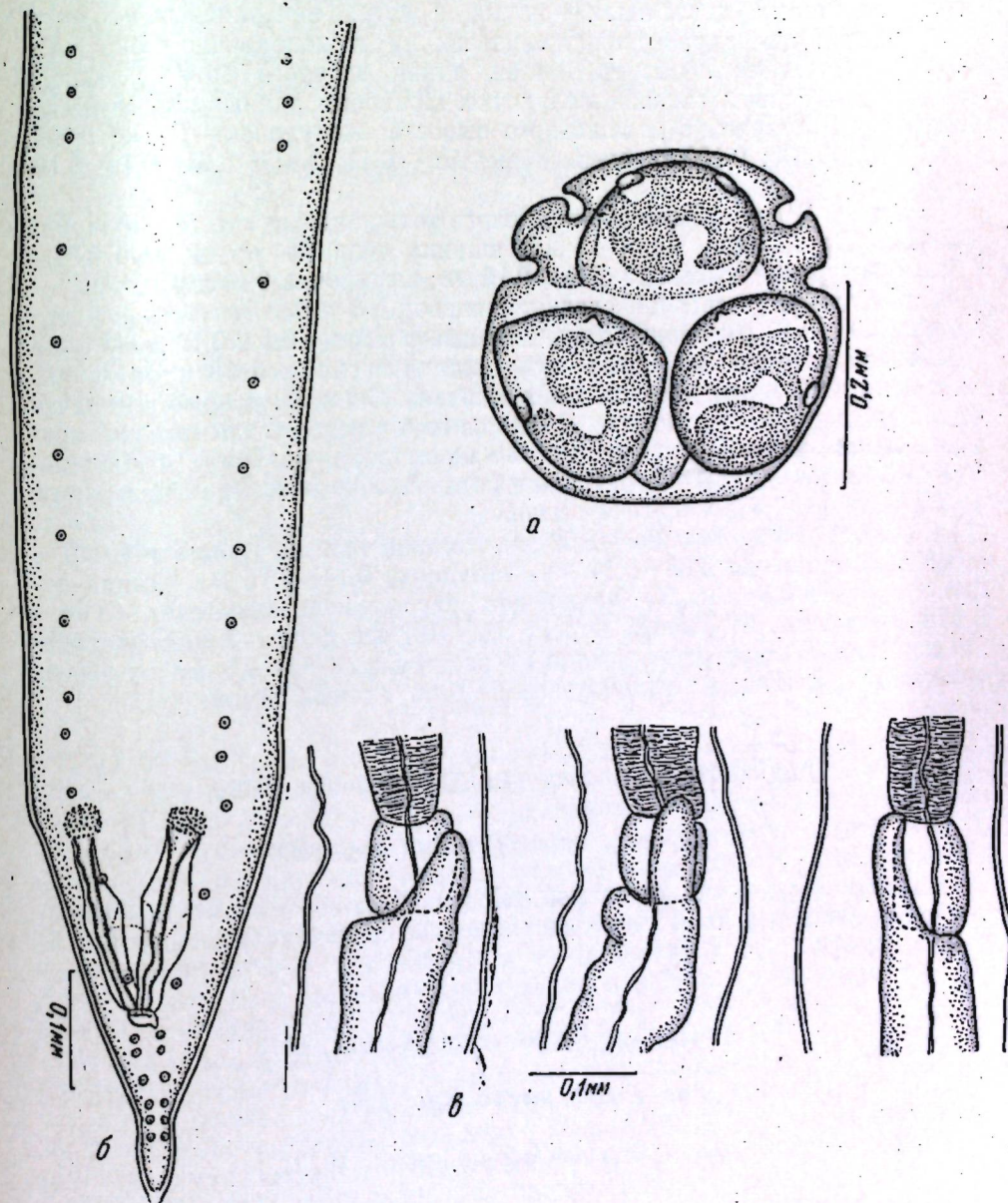
Полярная крачка и длиннохвостый поморник — новые хозяева для данного вида.

*Porrocaecum heteroura* (Creplin, 1929)

(рис. 2)

Найден на Енисее у полярной крачки (у 4 из 49; 1—10 экз.), длиннохвостого поморника (у 1 из 19; 1 экз.) и среднего поморника (у 1 из 3; 2 экз.).

*P. heteroura* — типичный паразит пищеварительного тракта куликов. У чайковых птиц единственный раз зарегистрирован на Белом море Кулачковой и Кочетовой (1964).

Рис. 2. *Porrocaecum heteroura* (Creplin, 1929)

а — апикальный срез головного конца, апикально; б — хвостовой конец самца, вентрально; в — область кишечного выроста и желудка (оригинал)



Полярная крачка и поморники — новые хозяева для данного вида гельминта.

Поскольку нами данный вид зарегистрирован у новых хозяев и промеры наших экземпляров нематод несколько отличаются от имеющихся описаний *P. heteroura*, приводим описание и рисунок этого вида по нашим материалам.

Описание (по экземплярам от полярной крачки). Нематоды желтовато-коричневого цвета, с толстой упругой кутикулой. Боковые крылья отсутствуют. Нематоды небольшого размера. Ротовое отверстие окружено тремя губами, между которыми расположены интерлабии. Пульпа губ, как видно на апикальных срезах, имеет форму подковы. Губы снабжены сосочками, дорзальная — двумя, а латеро-вентральные — одним.

Пищевод цилиндрический, желудочек имеет неправильно округлую форму. Кишечник образует вырост, длина которого равна, немного меньше или больше таковой желудочка. Приводим данные по соотношению длины желудочка и кишечного выроста: желудочек — 0,096; 0,096; 0,09; 0,12; 0,138; 0,102; кишечный вырост — 0,11; 0,114; 0,08; 0,12; 0,12; 0,102.

Самец. В нашем материале имелось только два самца (от полярной крачки). Длина тела 9,3 и 15 мм, ширина тела на уровне губ 0,07 и 0,1 мм, на уровне пищевода 0,09 и 0,16 мм, желудочка 0,14 и 0,16 мм.

За ротовым отверстием следует пищевод 0,8 и 0,9 мм длины, желудочек 0,09 и 0,12 мм длины. Кишечник имеет вырост 0,1 и 0,12 мм длины. Хвостовой конец резко сужен после клоаки и снабжен 13 парами преанальных и 6 парами постанальных сосочков. Спиккулы равные или почти равные, одинакового строения. Длина спиккул у первого экземпляра: правая 0,18 мм, левая 0,18 мм; у второго экземпляра: правая 0,14 мм и левая — 0,09 мм длины. В описании вида *P. heteroura* (по Мозговому, 1953) спиккулы 0,555 и 0,570 мм длины.

Самка. Длина тела 6,8—8,02 мм. Ширина тела на уровне губ 0,06—0,068 мм, пищевода 0,06—0,14 мм, желудочка 0,14—0,16 мм. Длина пищевода 0,58—0,8 мм. За пищеводом расположен желудочек 0,096—0,138 мм длины. Кишечный вырост 0,08—0,1 мм длины. Хвост заканчивается тупо. Вульва расположена на расстоянии 0,14—0,3 мм от переднего конца. В нашем распоряжении не было зрелых самок.

#### Род *Contracaecum* (Railliet et Henry, 1912)

##### *Contracaecum spiculigerum* (Rud. 1809)

Найден в Туве у обыкновенной чайки (у 9 из 29; 1—2 экз.), обыкновенной крачки (у 2 из 27; 1—4 экз.) и черноголового хохотуна (у 2 из 4; 1—2 экз.).

#### Семейство *Acuariidae* Seurat, 1913

##### Род *Paracuaria* Rao, 1951

##### *Paracuaria tridentata* (Linstow, 1877)

Найден на Азовском море у морского голубка (у 7 из 74; 1—15 экз.), обыкновенной чайки (у 2 из 30; 6 экз.), серебристой чайки (у 8 из 19; 1—17 экз.), малой чайки (у 3 из 19; 1—9 экз.); на Енисее у полярной

крачки (у 2 из 49; 1—4 экз.); в Туве у обыкновенной чайки (у 5 из 29; 1—19 экз.), черноголового хохотуна (у 2 из 4; 3 и 8 экз.).  
Полярная крачка — новый хозяин данного вида.

#### Род *Cosmocephalus* Molin, 1858

##### *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825)

Найден на Азовском море у морского голубка (у 4 из 74; 1—19 экз.), черноголового хохотуна (у 10 из 22, 1—20 экз.), серебристой чайки (у 5 из 19; 1—9 экз.); обыкновенной чайки (у 3 из 30; 2—10 экз.), малой чайки (у 3 из 19; 1—9 экз.), пестроносой крачки (у 1 из 19; 1 экз.); в Туве у обыкновенной чайки (у 9 из 29; 4—41 экз.), речной крачки (у 3 из 27; 3 экз.) и черноголового хохотуна (у 2 из 4; 10 и 24 экз.).

#### Род *Dispharynx* Railliet, Henry et Sisoff, 1914

##### *Dispharynx nasuta* (Rudolphi, 1819)

Найден на Азовском море у морского голубка (у 1 из 74; 2 экз.).

Представители рода *Dispharynx* не характерны для чайковых птиц.

В литературе имеются сведения (Кулачкова, 1950) о регистрации лишь одного вида *D. nasuta* у чаек (у обыкновенной чайки на Дунае).

Нематоды рода *Dispharynx* отмечались у ряда чайковых птиц Леоновым (1958) на Черном море и у чернохвостой чайки Сметаниной и Алексеевым (1967) на о-ве Римского-Корсакова. Однако упомянутые авторы не установили видовой принадлежности обнаруженных ими нематод.

Морской голубок — новый хозяин для данного вида нематод.

#### Род *Pectinospirura* Wehr, 1933

##### *Pectinospirura multidentata* Sobolev, 1943

(рис. 3)

Найден на Енисее у серебристой чайки (у 3 из 18; 1—2 экз.).

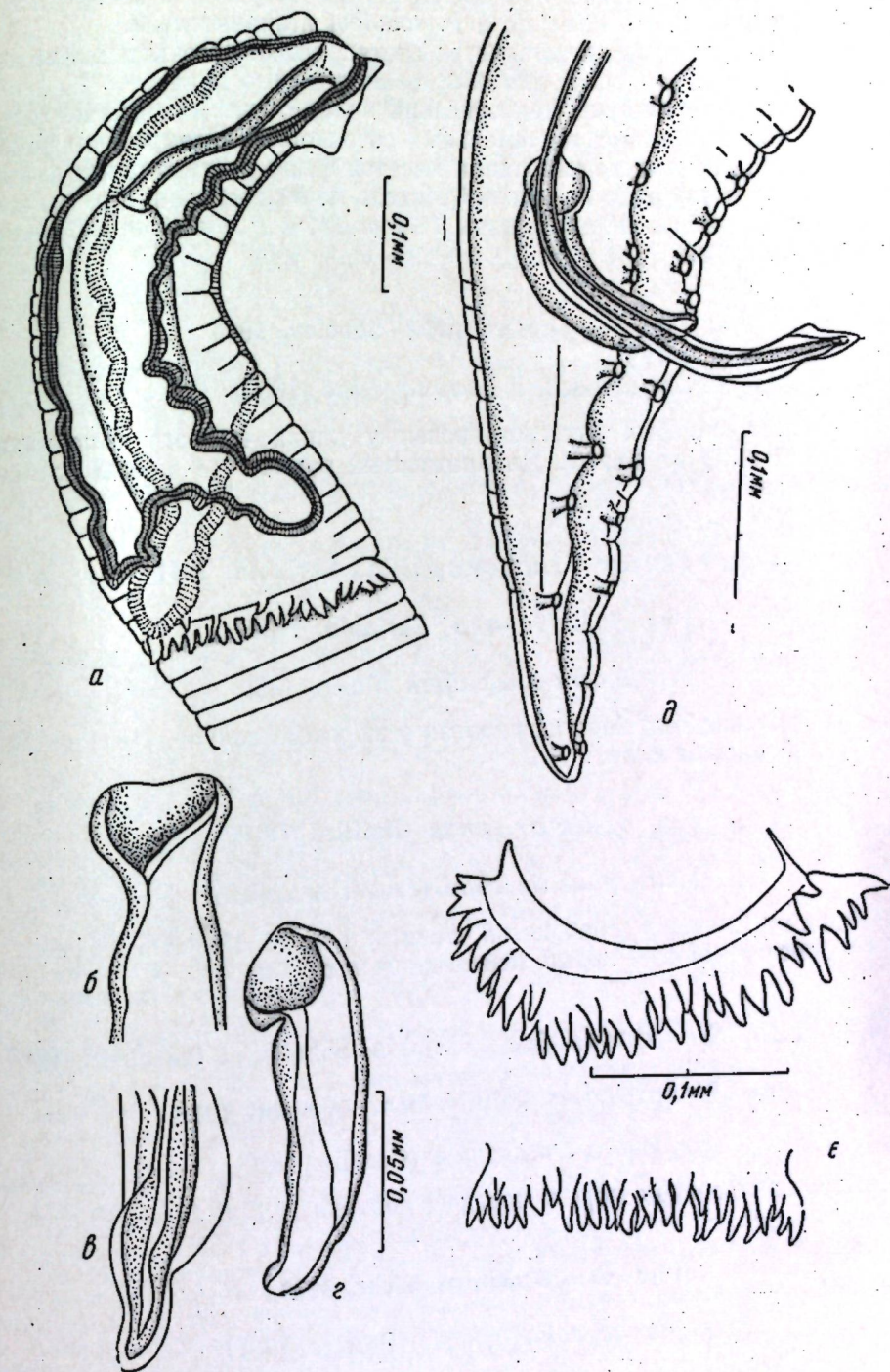
Этот вид первоначально был описан по экземпляру самца от морозинки (*Terekia cinerea*). Самка была описана Кривоноговой (1963) по материалу от серебристой чайки низовья Амура. Туремуратов (1965) обосновал новый вид этого рода — *Pectinospirura sobolevi* — по материалу от серебристой чайки Аральского моря. В состав вышеуказанного рода входит еще один вид — *P. argentata* Wehr, 1933, описанный от чаек Калифорнии. Этот вид довольно четко отличается от вышеуказанных видов количеством постанальных сосочков и числом зубчиков на цервикальных сосочках (табл. 2).

В дифференциальном диагнозе Туремуратовым (1965) указаны следующие отличия описываемого им вида от *P. multidentata*: 1) число зубчиков на цервикальных сосочках у *P. sobolevi* — 36, у *P. multidentata* — 33; 2) число постанальных сосочков у *P. sobolevi* — 5 пар, у *P. multidentata* — 4 пары. Несколько отличаются размеры некоторых органов. Экземпляры *P. multidentata* из нашего материала имели непостоянное число зубчиков на цервикальных сосочках (оно варьировало от 31 до 38). В связи с этим, по нашему мнению, различие в числе зубчиков на цервикальных сосочках не может служить основанием для выделения



Основные признаки видов рода *Pectinospirura* Wehr, 1933

| Признак                                                     | <i>P. argentea</i>                                  |                    | <i>P. multidentata</i> |                              |                                                     | <i>P. sobolevi</i>   |                              |
|-------------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------|--------------------|------------------------|------------------------------|-----------------------------------------------------|----------------------|------------------------------|
|                                                             | по Соболеву (из Скрыбина, Соболева, Ивашкина, 1965) |                    | по нашим данным        |                              | по Соболеву (из Скрыбина, Соболева, Ивашкина, 1965) | по Турмурагану, 1965 |                              |
|                                                             | самец                                               | самка              | самец                  | самка                        | самец                                               | самец                | самка                        |
| Длина тела . . . . .                                        | 6,0—6,5                                             | 6,5—7,0            | 3,79—4,1               | 9—10,75                      | 5,59                                                | 4,914                | 5—6,466                      |
| Ширина тела . . . . .                                       | 0,267                                               | 0,314              | 0,07—0,08              | —                            | 0,272                                               | 0,224                | 0,346—0,428                  |
| Длина фаринкса . . . . .                                    | 0,285—0,310                                         | 0,309              | 0,16—0,2               | 0,22—0,27                    | 0,090                                               | 0,164                | 0,164—0,246                  |
| Длина мышечного отдела пищевода . . . . .                   | 0,560—0,570                                         | 0,556              | 0,42—0,49              | 0,7—0,78                     | 0,389                                               | —                    | 0,492—0,672                  |
| Длина железистого отдела пищевода . . . . .                 | 2,75—3,0                                            | 3,1                | 1,9—2,1                | 2,3—2,37                     | 2,435                                               | —                    | 2,080                        |
| Расстояние первого кольца от переднего конца тела . . . . . | 0,392                                               | 0,417              | —                      | —                            | —                                                   | —                    | 0,303                        |
| Длина канатиков . . . . .                                   | —                                                   | —                  | 0,34                   | 1—1,3                        | 0,714                                               | 0,574                | 0,510—1,081                  |
| Число зубчиков на цервикальном сосочке . . . . .            | 20                                                  | 20                 | 30—38                  | 35                           | 33                                                  | 36                   | 36                           |
| Количество преанальных сосочков . . . . .                   | 4                                                   | —                  | 4                      | —                            | 4                                                   | 4                    | —                            |
| Количество постанальных сосочков . . . . .                  | 7                                                   | —                  | 5                      | —                            | 4                                                   | 5                    | —                            |
| Длина большой спиккулы . . . . .                            | 0,816                                               | —                  | 0,75—0,8               | —                            | 0,729                                               | 0,795                | —                            |
| Длина малой спиккулы . . . . .                              | 0,188                                               | —                  | 0,15                   | —                            | 0,174                                               | 0,164                | —                            |
| Длина хвоста . . . . .                                      | —                                                   | —                  | —                      | —                            | 0,204                                               | 0,244                | —                            |
| Расстояние вульвы от заднего конца тела . . . . .           | —                                                   | 1,34               | —                      | 1,6—1,9                      | —                                                   | —                    | 1,366—1,734                  |
| Яйца . . . . .                                              | —                                                   | 0,044 ×<br>× 0,028 | —                      | 0,058 ×<br>× 0,057—<br>0,024 | —                                                   | —                    | 0,046—<br>0,049 ×<br>× 0,026 |

Рис. 3. *Pectinospirura multidentata* Sobolev, 1943

а — головной конец самки, латерально; б — проксимальный конец большой спиккулы; в — дистальный конец большой спиккулы; г — малая спиккула; д — хвостовой конец самца, латерально; е — зубчики на цервикальных сосочках (показаны вариации их числа) (оригинал)



*P. sobolevi* в качестве нового вида. Тем более, что разница в количестве зубчиков между *P. multidentata* и *P. sobolevi* незначительна.

Небольшие различия в количестве постанальных сосочков также недостаточный веский аргумент для обоснования нового вида.

Возможно, что автором при описании вида *P. multidentata* не была замечена последняя пара постанальных сосочков. У экземпляров нематод этого вида из нашего материала имеется 5 пар постанальных сосочков так же, как и у вида *P. sobolevi*. Исходя из вышесказанного, мы высказываем предположение, что виды *P. sobolevi* и *P. multidentata* являются идентичными.

Род *Skrjabinoclava* Sobolev, 1943

*Skrjabinoclava horridae* (Rud, 1809)

Нами этот вид был зарегистрирован у длиннохвостого поморника (у 1 из 9; 1 экз.) на Енисее. Длиннохвостый поморник — новый хозяин данного вида.

Семейство *Schistorophidae* Skrjabin, 1941

Род *Sciadiocara* Skrjabin, 1915

*Sciadiocara umbellifera* Molin, 1860

Нами этот вид был зарегистрирован у морского голубка (у 1 из 74; 1 экз.) на Азовском море.

Род *Schistorophus* Railliet, 1916

*Schistorophus skrjabini* Wassilkowa, 1916

Найден на Енисее у серебристой чайки (у 1 из 18; 1 экз.).  
Серебристая чайка — новый хозяин для этого вида.

Семейство *Streptocaridae* Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1965

Род *Streptocara* Railliet, Henry et Sisoff, 1912

*Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829)

Найден на Азовском море у морского голубка (у 3 из 74; 3 экз.).

Род *Stegophorus* Wehr, 1934

*Stegophorus stellae-polaris* (Porona, 1901)

Найден на Енисее у длиннохвостого поморника (у 3 из 19; 1—4 экз.) и серебристой чайки (у 1 из 18; 2 экз.).

*Stegophorus stercorarii* Leonov, Sergeeva et Zimbaluk, 1966

Найден на Енисее у длиннохвостого поморника (у 6 из 19; 1—6 экз.) и среднего поморника (у 1 из 3; 2 экз.).

Род *Seuratia* Skrjabin, 1916

*Seuratia puffini* Yamaguti, 1941

Найден на Енисее у серебристой чайки (у 2 из 18; 3 экз.).

Семейство *Tetrameridae* Travassos, 1914

Род *Tetrameres* Creplin, 1846

*Tetrameres* sp.

Найден на Енисее у серебристой чайки (у 1 из 18; 5 экз.), полярной крачки (у 2 из 49; 3 экз.), длиннохвостого поморника (у 1 из 19; 1 экз.).

Семейство *Aproctidae* Skrjabin et Schikhobalowa, 1945

Род *Aprocta* Linstow, 1883

*Aprocta turgidae* Stossich, 1902

Найден на Азовском море у серебристой чайки (у 5 из 19; 1—2 экз.).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Кулачкова В. Г. 1950. Паразитофауна чаек и крачек дельты Дуная. — Уч. зап. ЛГУ, вып. 23, серия биол.
- Кулачкова В. Г., Кочетова И. В. 1964. Характерные особенности гельминтофауны чайковых птиц Кандалакшского залива. — В сб. «К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии». Изд-во «Наука».
- Кривоногова Ф. Д. 1963. К гельминтофауне рыбоядных птиц низовья Амура. — Труды ГЕЛАН, 13.
- Леонов В. А. 1958. Гельминтофауна чайковых птиц Черноморского заповедника и сопредельной территории Херсонской области. — Уч. зап. Горьковск. гос. пед. ин-та, 20.
- Маштаков В. И. 1964. Гельминтофауна чаек и крачек Азово-Сивашского заповедника. — Уч. зап. Горьковск. ун-та, серия биол., вып. 64.
- Мозговой А. А. 1953. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания, кн. 2. «Основы нематодологии», т. 2. Изд-во АН СССР.
- Саакова Э. О. 1952. Фауна паразитических червей птиц дельты Дуная. Канд. дисс. Л.
- Скрябин К. И., Соболев А. А., Ивашкин В. М. 1965. Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания, ч. 3. Акуаронден. — «Основы нематодологии», т. 14. Изд-во «Наука».
- Сметанина З. Б., Алексеев В. М. 1967. К фауне нематод рыбоядных птиц острова Римского-Корсакова. — Тезисы докладов XII научной конференции Дальневосточного гос. ун-та, ч. 2, естественные науки.
- Сонин М. Д. 1959. Филярии птиц верховьев Енисея (Тувинская автономная область). — *Helminthologia*, 1 (1—4). Bratislava.
- Туремуратов А. Т. 1965. *Pectinospirura sobolevi* sp. nova — новый вид нематод от серебристой чайки. — *Helminthologia*, 6. Bratislava.



А. СЛАНКИС

НОВЫЙ ВИД ЭНДОПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД —  
*SULPHURETYLENCHUS PUGIONIFER* sp. n.  
 (NEMATODA: ALLANTONEMATIDAE) ИЗ КОРОЕДА *HYLASTES*  
*CUNICULARIUS* Er.

При обследовании стволов ели (*Picea excelsa*) в Щелковском лесничестве Московской обл. среди многочисленных представителей различных видов короедов был найден (13 авг. 1966 г.) один самец елового корнежила (*Hylastes cunicularius* Er.), в полости тела которого мы обнаружили три паразитические самки нематод, оказавшиеся представителями нового вида рода *Sulphuretylenchus*.

Одновременно в полости брюшка жука было обнаружено около 700 экз. личинок первой и второй стадии — потомство упомянутых самок. Свободноживущие формы нематод обнаружены не были (рис. 1).

*Sulphuretylenchus pugionifer* Slankis sp. n.

Зрелая паразитическая самка:  $n=3$ ;  $L=2526$  мк (2237—2526);  $D=174$  (174—186);  $St=24,8$  (24,6—25,1);  $V-E=43,5$  (37,8—43,5);  $Cd=13,4$  (12,5—13,4);  $a=14,5$  (12,5—14,5);  $V\%=98,3$  (98,3—98,5).

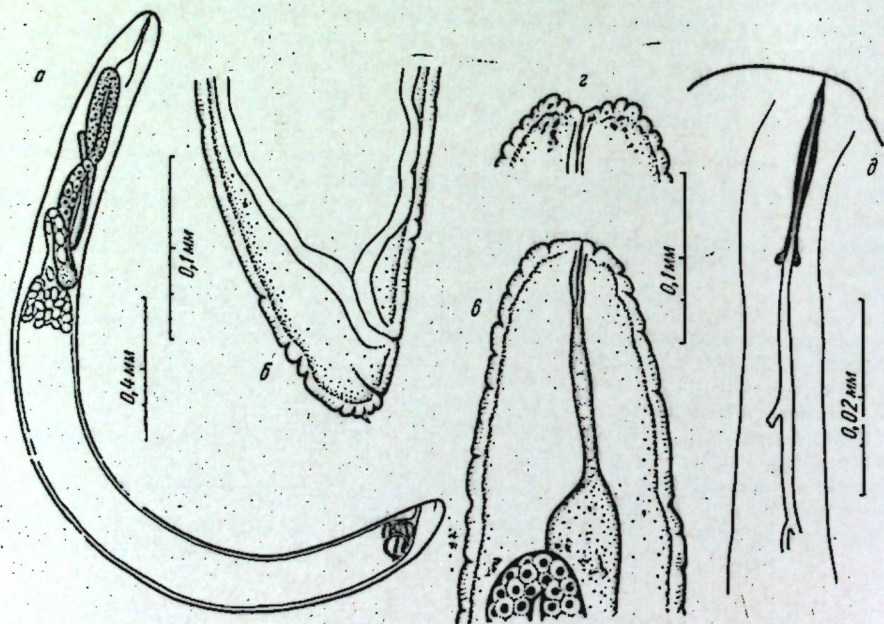


Рис. 1. *Sulphuretylenchus pugionifer* n. sp. Зрелая паразитическая самка  
 а — общий вид, латерально; б — хвостовой конец тела, латерально; в — головной конец тела, латерально; г — то же (более сморщенный); д — стилет и склеротизированная часть пищевода

Тело крупное, слегка коричневатое, в области яичника светло-желтое. Головная капсула отсутствует. Хвостовой конец закругленный и терминально несет маленькое заостренное мукро, которое, однако, может быть скрыто складками оболочки хвоста. Половое и анальное отверстия малозаметны. Кутикула сильно кольчатая. Сморщивание кутикулы на головном и хвостовом концах созревающих самок начинается довольно рано.

Стилет очень крупный; его дистальный конец не погружен в ткани головного конца тела. Переход острия в корпус стилета плавный. Толстостенный корпус и просвет в нем имеют расширения. Базальные головки крупные, асимметричные.

Просвет пищевода вслед за стилетом склеротизирован. На его дорзальной стороне видны вдающиеся протоки пищеводных желез, на коротком протяжении также склеротизированные. Кишечник атрофирован. Задняя кишка слабо заметная.

Яичник расположен в передней части тела, где делает несколько загибов. Ооциты с крупными ядрами. Матка занимает большую часть полости тела и наполнена яйцами на различных стадиях развития и личинками; с возрастом матка значительно увеличивается, и количество личинок в ней все больше преобладает над количеством яиц.

Дифференциальный диагноз. Виды отличаются по паразитическим самкам. Нематоды *S. pugionifer* n. sp. в отличие от *S. kleinei* Rühm, 1956 не имеют головной капсулы.

От *Sulphuretylenchus fuchsi* Rühm, 1956, *S. escherichi* Rühm, 1956, *S. sulphureus* (Fuchs, 1938) Rühm, 1956, *S. grosmanae* Rühm, 1954, нематоды нового вида отличаются гораздо более крупным стилетом, 24,6—25,1 мк, в то время как у нематод названных видов длина стилета не превышает 15 мк.



В. Е. СУДАРИКОВ, А. В. ПАВЛОВ

НОВЫЙ ВИД ТРЕМАТОД РОДА *PROACETABULORCHIS*  
(*DICROCOELIIDAE*)

Род *Proacetabulorchis* был обоснован индийским гельминтологом Гогате (Gogate, 1940) для трематод зимородка *Halcyon coromanda major* Temm. et Schleg. Отличительным признаком рода является редко встречающееся среди трематод расположение семенников: последние лежат друг за другом в пространстве между фаринксом и брюшной присоской. Род до настоящего времени считался (Скрябин, Эванова, 1952; Yamaguti, 1958) монотипическим и включал вид — *P. prashadi* Gogate, 1940, описанный от зимородка *Halcyon coromanda major* Temm. et Schleg. с территории Индии.

При обработке коллекций трематод от птиц Демократической Республики Вьетнам в сборах от зимородков был встречен еще один вид названного рода, ранее неизвестный науке. Приводим его описание.

*Proacetabulorchis strigosus* sp. nov.

(рис. 1)

Хозяин: белогрудый зимородок — *Halcyon smyrnensis fusca* (Bodd.).  
Локализация: печень.

Место обнаружения: Демократическая Республика Вьетнам. В печени одного из 14 вскрытых белогрудых зимородков было обнаружено три экземпляра трематод, один из которых принадлежал виду *P. prashadi* Gogate, 1940, два других — новому виду.

Описание типового экземпляра. Очень тонкое, нитевидное тело, имеет длину 3,750 мм. Его ширина перед брюшной присоской равна 0,11 мм, позади присоски в области яичника — 0,087 мм, т. е. ширина тела в области гонад составляет  $\frac{1}{37}$  часть длины тела. Небольшая слабо развитая субтерминальная ротовая присоска имеет размер  $0,065 \times 0,054$  мм. Префаринкс отсутствует. Маленький шаровидный фаринкс 0,032 мм в диаметре. Имеется короткий пищевод, длина которого приблизительно равна диаметру фаринкса. Огромная в сравнении с шириной тела брюшная присоска 0,44 мм длины и 0,45 мм ширины. Ее диаметр превышает ширину тела в 4—5 раз. Присоска делит тело на отрезки, длина которых относится как 1:4.

Овальные семенники располагаются один за другим впереди брюшной присоски. Передний семенник имеет размер  $0,097 \times 0,054$  мм. Задний семенник несколько крупнее, его размер  $0,119 \times 0,076$  мм. Имеется очень маленькая бурса цирруса. Ее отверстие вместе с отверстием матки открывается на уровне кишечной вилки. Маленький шаровидный яичник имеет размер 0,076 мм. Он лежит позади брюшной присоски, на расстоянии приблизительно равном ее диаметру. Желточники лежат в виде двух тонких полос, идущих вдоль кишечных стволов. Их передняя

граница лежит далеко позади брюшной присоски. Протяженность желточных полей составляет около  $\frac{1}{5}$  длины тела. Матка заполняет тело от яичника до заднего конца тела и далее идет одним стволом к выводящему отверстию. Многочисленные мелкие яйца  $0,026—0,027 \times 0,016$  мм.

Второй экземпляр нового вида имеет тело 4,55 мм длины. Ширина тела перед брюшной присоской 0,150 мм позади присоски 0,07 мм. Ротовая присоска 0,095 мм в диаметре. Брюшная присоска имеет размер  $0,450 \times 0,400$  мм. Гонады по форме и величине сходны с таковыми типичного экземпляра. Протяженность желточных полей 0,9 мм. Яйца:  $0,026—0,027 \times 0,015—0,016$  мм.

Дифференциальный диагноз. Как указывалось выше, род *Proacetabulorchis* имеет в своем составе всего один вид — *P. prashadi* Gogate, 1940. Новые трематоды четко отличаются от него тонким нитевидным телом с очень крупной брюшной присоской. Новый вид отличается также вдвое меньшей ротовой присоской, более короткими желточными полями, менее развитой маткой и несколько более мелкими яйцами. Голотип хранится в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

## ЛИТЕРАТУРА

- Скрябин К. И., Эванова В. Г. 1952. Семейство *Dicrocoeliidae* Odhner, 1911. — В кн. К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека», т. VII. Изд-во АН СССР.  
Gogate B. S. 1940. On new trematode genus *Proacetabulorchis* and new species of the genus *Procrasiphiala* Verma, 1935 from Rangoon. — Rec. Indian Museum, 42.  
Yamaguti S. 1958. Systema helminthum, v. I. The digenetic trematodes of Vertebrates, pt 1—2. Interscience publishers, N. Y.—London.

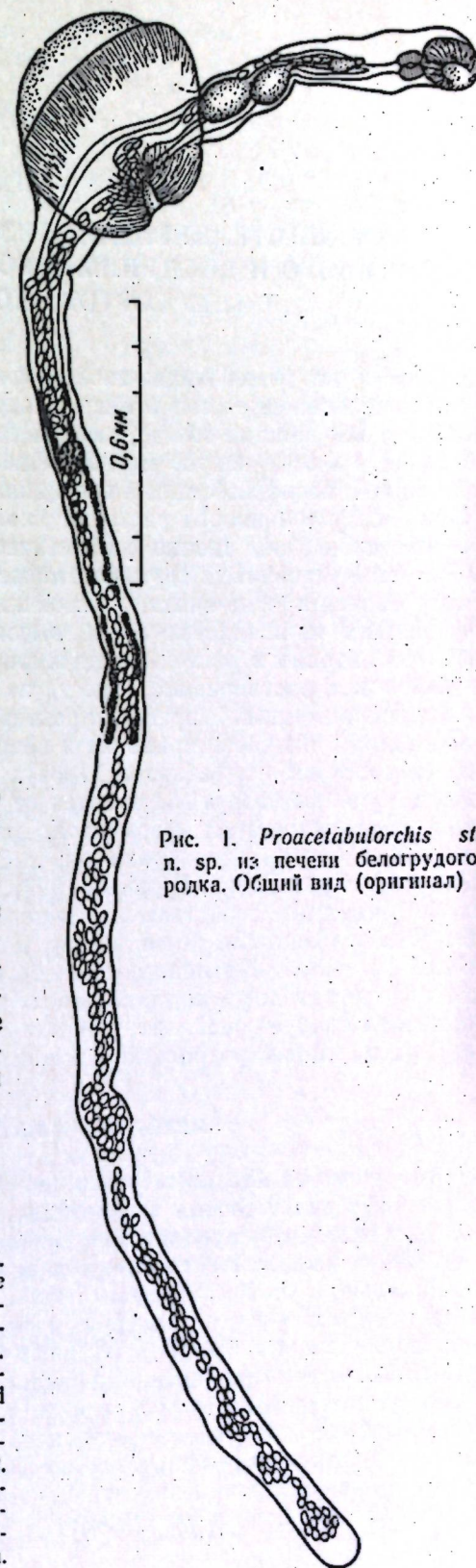


Рис. 1. *Proacetabulorchis strigosus* n. sp. из печени белогрудого зимородка. Общий вид (оригинал)



Н. И. СУМЕНКОВА

### СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ НЕМАТОДОФАУНЫ УСТОЙЧИВОГО И ВОСПРИИМЧИВОГО К ВЕРТИЦИЛЛЕЗНОМУ ВИЛТУ СОРТОВ ХЛОПЧАТНИКА

В 1966 г. на полях Андиганского филиала СоюзНИХИ было принято обследование хлопчатника на зараженность нематодами с целью выявления корреляций между ними и вертициллезным вилтом. Некоторую ясность в этот вопрос могло бы внести сравнение нематодофауны устойчивых и восприимчивых к вертициллизму сортов.

Причины устойчивости растений хлопчатника к вертициллезу выявлены не полностью, однако уже сейчас обращают внимание на ряд особенностей устойчивых сортов, которые могут рассматриваться как защитный барьер против вилта. У устойчивых сортов по сравнению с восприимчивыми наблюдается более высокий уровень поступления всех элементов питания в растения (Кичанова, по Федотовой, 1964) и меньший экзоосмос растворимых веществ из клеток (Федотова, 1964). Растения восприимчивых сортов характеризуются неустойчивым ходом транспирации, что часто приводит к повышенным температурам и перегреву (Мухсинова, по Федотовой, 1964).

Восприимчивые сорта отличаются от устойчивых повышенной активностью гидролитических ферментов, меньшим отложением запасных углеводов, в особенности крахмала, и большим содержанием фенолов (Поляничко, Рунов, 1964; Губанов, 1967). Сорта хлопчатника различаются по фитонцидным свойствам клеточного сока и другим признакам.

Все эти особенности, по-видимому, могут сказаться на зараженности растений не только вертициллизмом, но и нематодами. В свою очередь, различия в нематодофауне поражаемых и непоражаемых вилтом сортов хлопчатника следует оценивать как один из возможных факторов, определяющих устойчивость растений к вертициллезу.

#### МЕТОДИКА И МАТЕРИАЛ

Нематодофауна восприимчивого (8196) и устойчивого (159ф) к вертициллезному вилту сортов хлопчатника изучалась в условиях полевого опыта на участке с искусственным вилтовым фоном. Этот фон был создан в 1954 г. на месте естественно зараженного вертициллизмом поля. Первоначально в почву вносилось 450—500 кг/га обросшего мицелием вертициллизма ячменя, в дальнейшем фон периодически усиливался и в период обследования был равномерным и интенсивным. Ряды с испытываемыми сортами хлопчатника чередовались таким образом, что каждый сорт был равномерно распределен во всех участках поля.

Сборы нематод проводились весной, в период заражения хлопчатника вертициллизмом (в фазу 1—5 настоящих листьев), и осенью, в период наибольшего проявления вертициллезного увядания (в фазы плодобразования и созревания урожая).

Каждый раз обследованию подвергались 5 кустов хлопчатника (всего — 15 растений; весной — внешне здоровых; осенью — внешне здоровых или со слабыми признаками вилта) по одному из пяти разных участков поля.

Растительные ткани анализировались дифференцированно: весной — листья, стебли, корни; осенью — листья, стебли, главный корень (кора и осевой цилиндр) и мелкие корни. При анализе почвенных проб различали: 1) почву вокруг корней (пробы, взятые на расстоянии 5—10 см от главного корня, с пяти горизонтов, от поверхности до 40 см в глубину) и 2) прикорневую почву (непосредственно прилегающую к корням и стряхивающуюся с них во время взятия проб).

Для извлечения нематод из почвы применялись почвенные сита с мелочными фильтрами. Из растительных тканей нематоды выделялись вороночным методом Бермана, усовершенствованным приспособлением для продувания воздуха. Продолжительность экспозиции 14—18 час.

Растительные ткани исследовались в объеме 3—10 см<sup>3</sup>, почва — в объеме 10 см<sup>3</sup>. Все данные по численности особей нематод, представляемые в настоящей статье, пересчитаны на 10 см<sup>3</sup> обследованного материала.

Для оценки распределения нематод в том или другом биотопе и выявления господствующих видов использован показатель степени плотности  $Q$ , который основывается одновременно на данных по частоте встречаемости каждого вида (коэффициенту постоянства по Witkowski, 1966) и численности особей его в 10 см<sup>3</sup> пробы.

$$Q = \frac{n \cdot Ek \cdot 100}{N^2 \cdot q},$$

где  $N$  — общее число обследованных проб;  $n$  — число проб, зараженных данным видом нематод;  $Ek$  — сумма категорий плотности вида в пробах;  $q$  — в знаменателе означает наибольшую категорию плотности; цифра 100 в числителе использована для выражения данных в процентах.

В нашем материале различались следующие категории плотности нематод:

|                                       |             |
|---------------------------------------|-------------|
| Нематоды отсутствуют . . .            | 0 категория |
| 1—5 особей в 10 см <sup>3</sup> . . . | 1 »         |
| 6—10 » » . . .                        | 2 »         |
| 11—15 » » . . .                       | 3 »         |
| 16—20 » » . . .                       | 4 »         |
| >20 » » . . .                         | 5 »         |

Индекс, аналогичный показателю степени плотности, применялся в экспериментах (Schuster, Kerr, Sandstedt, 1966) для выражения степени поражения свеклы *Nacobbus batatiformis*.

В общей сложности нами обработан материал по нематодам от 30 растений каждого сорта и от 116 почвенных проб из их ризосферы.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ

На устойчивом (159ф) и восприимчивом (8196) к вилту сортах хлопчатника зарегистрированы следующие виды нематод<sup>1</sup>: *Tripyla monohystera* de Man, 1880; *Tobriulus* sp.; *Prismatolaimus doli-churus* de Man, 1880; *Alaimus striatus* Loof, 1964; *Proteroplectus acumi-*

<sup>1</sup> Знаком «+» отмечены виды, обнаруженные не только в почве, но и в растительных тканях. Список видов нематод составлен по системе Парамонова (1964, 1967).



*natus* (Bastian, 1865) Paramonov, 1964; *Eudorylaimus carteri* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959; *E. brunettii* (Meyl, 1953) Andrassy, 1959; *E. minutus* (Bütschli, 1873) Andrassy, 1959; *E. modicus* (Kirjanova, 1951) Andrassy, 1959; *E. monohystera* (de Man, 1880) Andrassy, 1959; *E. obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959; *Diphtherophora communis* de Man, 1880; *D. minutus* Ivanova, 1958; *Mesorhabditis monhystera* (Bütschli, 1873) Dougherty, 1955+; *Protiorhabditis* sp.+; *Diploscapter coronata* (Cobb, 1893) Cobb, 1913; *Cephalobus mucronatus* Kozłowska et Wasilevska, 1963; *C. nanus* de Man, 1880; *Eucephalobus oxyuroides* (de Man, 1876) Steiner, 1936+; *E. elongatus* (de Man, 1880) Thorne, 1937; *E. paracornutus* de Coninck, 1943+; *Acrobeles ciliatus* Linstow, 1877; *Acrobeles* sp.; *Acrobelloides bütschlii* (de Man, 1884) Steiner et Buhner, 1933+; *A. setosus* Brzeski, 1962; *A. sexlineatus* Brzeski, 1962+; *Chiloplacus symmetricus* (Thorne, 1925) Thorne, 1937+; *Ch. lentus* (Maupas, 1900) Thorne, 1937; *Ch. obtusus* Baranovskaya et Haque, 1968; *Ch. quintastratus* Sumenkova et Razjivin, 1968; *Ch. trilineatus* Steiner, 1940+; *Ch. sclerovaginatus* Sumenkova, 1968+; *Cervidellus devimucronatus* Sumenkova, 1964; *C. insubricus* (Steiner, 1914) Thorne, 1937; *C. serricephalus* (Thorne, 1925) Thorne, 1937; *Stegellata incisa* (Thorne, 1937) Thorne, 1938; *Panagrolaimus rigidus* (A. Schneider, 1866) Thorne, 1937+; *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865+; *Aphelenchoides bicaudatus* (Imamura, 1931) Filipjev et Schuurmans Stekhoven, 1941; *A. dactylocercus* Hooper, 1958+; *A. ferrandini* Meyl, 1954; *A. helophilus* (de Man, 1880) Goodey, 1933; *A. limberi* Steiner, 1936+; *A. parietinus* (Bastian, 1865) Steiner, 1932; *A. saprophilus* Franklin, 1957; *A. sublevis* (Cobb, 1926) Steiner et Buhner, 1932+; *A. trivialis* Franklin, Siddiqi, 1963; *Tylenchus davainei* Bastian, 1865; *Tylenchus* sp.; *Aglenchus agricola* (de Man, 1884) Meyl, 1961; *Filenchus filiformis* (Bütschli, 1873) Meyl, 1961; *Ditylenchus intermedius* (de Man, 1880) Filipjev, 1936; *Ditylenchus* sp.; *Tylenchorhynchus brassicae* Siddiqi, 1961+; *Helicotylenchus digonicus* Perry in Perry, Darling et Thorne, 1959; *H. multicinctus* (Cobb, 1893) Golden, 1956; *H. pseudorobustus* (Steiner, 1914) Golden, 1956; *Paratylenchus* sp.

Листья, стебли и даже ткани главного корня растений хлопчатника, как правило, свободны от нематод или очень слабо заражены ими, поэтому при сравнительном анализе нематофауны двух сортов хлопчатника учитывались только данные по мелким корням и ризосфере.

Материал по суммарной плотности нематодных популяций в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника представлен в табл. 1 и 2.

Весной молодые растения восприимчивого к вилту сорта хлопчатника более доступны для нематод, чем растения устойчивого сорта (табл. 1). Вероятность достоверности разницы между зараженностью корней двух сортов хлопчатника нематодами очень высока — 99,7%. Подобные различия в плотности нематодных популяций наблюдаются также в прикорневой почве двух сортов хлопчатника и даже в почве, удаленной на 5—10 см от корней (табл. 1), однако здесь различия менее выражены, чем в корнях.

Таблица 1  
Численность особей нематод в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника в фазу 1—5 настоящих листьев (весна)

| Биотоп              | Сорт 8196                 |        | Сорт 159ф                 |        |
|---------------------|---------------------------|--------|---------------------------|--------|
|                     | $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ | $v$    | $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ | $v$    |
| Почва вокруг корней | 42,4 ± 7,8                | 93,06% | 23,8 ± 5,8                | 123,7% |
| Прикорневая почва   | 58,6 ± 7,1                | 21,03  | 36 ± 3,05                 | 14,7   |
| Корни               | 48,4 ± 9,3                | 43,1   | 11,3 ± 3,4                | 73,4   |

Таблица 2

Численность особей нематод в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника в фазы плодообразования и созревания урожая (осень)

| Биотоп              | Сорт 8196                 |        | Сорт 159ф                 |        |
|---------------------|---------------------------|--------|---------------------------|--------|
|                     | $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ | $v$    | $\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$ | $v$    |
| Почва вокруг корней | 38,7 ± 4,9                | 64,02% | 31,1 ± 4,5                | 73,04% |
| Прикорневая почва   | 56,6 ± 7,09               | 27,9   | 39,2 ± 7,9                | 44,9   |
| Мелкие корни        | 51,1 ± 10,9               | 52,2   | 42,3 ± 10,3               | 59,5   |

К осени разница в зараженности двух сортов хлопчатника нематодами стирается (табл. 2), и в период созревания восприимчивый и устойчивый к вилту сорта хлопчатника почти в одинаковой степени заражены нематодами.

Сезонных различий в плотности популяций нематод в ризосфере хлопчатника не выявлено. То же можно сказать и о корнях восприимчивого к вилту сорта (табл. 1 и 2). Однако корни устойчивого к вилту хлопчатника к осени как бы снижают свою резистентность к нематодам. Осенью средняя численность особей нематод в 10 см<sup>3</sup> корней сорта 159ф почти в 4 раза больше, чем весной (42,3 против 11,3), и эта разница достоверна при уровне значимости в 0,01.

Данные табл. 1 и 2 позволяют также заключить, что в почве, удаленной от корней, нематоды распределяются очень неравномерно. Об этом свидетельствует высокий коэффициент вариации численности особей нематод в пробах ( $v=54—123\%$ ). В почве, непосредственно прилегающей к корням, этот показатель значительно ниже (табл. 1), что указывает на большую равномерность в распределении нематод в этом биотопе. Численность особей нематод в корнях даже одного и того же сорта хлопчатника (особенно устойчивого к вилту) сильно варьировала ( $v=59,5—73,4\%$ ), что, вероятно, связано с особенностями физиологического состояния анализируемых растений и указывает на иммунологическую неравномерность сорта 159ф (при небольшом проценте заражения растений этого сорта вилтом встречались кусты с признаками сильного поражения вертициллезом).

Таблица 3

Средние данные по численности особей и частоте встречаемости нематод в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника (по материалам весеннего и осеннего обследования)

| Вид                                | Почва вокруг корней         |                                          | Прикорневая почва           |                                          | Мелкие корни                |                                          |
|------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------|-----------------------------|------------------------------------------|
|                                    | частота встречаемости (в %) | численность особей на 10 см <sup>3</sup> | частота встречаемости (в %) | численность особей на 10 см <sup>3</sup> | частота встречаемости (в %) | численность особей на 10 см <sup>3</sup> |
| <i>Eucephalobus oxyuroides</i>     | 35                          | 1,4 ± 0,3                                | 56                          | 1,6 ± 0,3                                | 65                          | 4,6 ± 1,9                                |
| <i>Acrobelloides bütschlii</i>     | 71                          | 2,5 ± 0,7                                | 75                          | 3,7 ± 0,7                                | 56                          | 2,5 ± 1,2                                |
| <i>Chiloplacus sclerovaginatus</i> | 82                          | 8,1 ± 1,9                                | 100                         | 9,2 ± 2,7                                | 13                          | 0,65 ± 0,42                              |
| <i>Aphelenchus avenae</i>          | 76                          | 4,1 ± 0,8                                | 81                          | 6,2 ± 1,2                                | 95                          | 22,6 ± 5,5                               |
| <i>Aphelenchoides limberi</i>      | 58                          | 4,4 ± 1,1                                | 68                          | 7,6 ± 2,4                                | 39                          | 2,8 ± 1,8                                |
| <i>Tylenchorhynchus brassicae</i>  | 73                          | 4,5 ± 0,6                                | 81                          | 5,2 ± 1,7                                | 30                          | 1,4 ± 1,3                                |
| Сумма всех видов                   | 98                          | 34,05 ± 4,15                             | 100                         | 47,6 ± 5,8                               | 95                          | 38,2 ± 9,1                               |



Видовой состав нематод в пробах почвы и корней также значительно варьирует (табл. 3). Наиболее разнообразна нематодофауна почвы, удаленной от корней хлопчатника (50 видов). В прикорневой почве обычно концентрируется меньшее число видов нематод (24 вида), чем в почве вокруг корней, а в корнях нематодофауна, как правило, наиболее однородна (всего 15 видов).

Резких различий в видовом составе нематод двух сортов хлопчатника не выявлено, так же как не обнаружено существенной разницы в тактовом хлопкового поля в весенний и осенний периоды. Однако в корнях и ризосфере устойчивого к вилту сорта (159ф) к осени отмечено небольшое увеличение числа видов нематод по сравнению с весенним периодом.

Преобладающими по частоте встречаемости и численности особей как в почве, так и в корнях обоих сортов хлопчатника были виды, указанные в табл. 3. Судя по данным этой таблицы, можно заключить, что в почве хлопкового поля самым доминирующим видом является *Chiloplasticus sclerovaginat*, в корнях хлопчатника (независимо от сорта) — *Aphelenchus avenae*.

Данные табл. 3 также показывают, что наибольшая плотность нематодных популяций встречается в почве, непосредственно прилегающей к корням. Сами корни и почва, удаленная от корней, менее плотно заселены нематодами.

Использование двух показателей (частоты встречаемости и численности особей в пробах) при сравнительном анализе нематодофауны не всегда позволяет с достаточной точностью показать действительное распределение нематод в биотопах и выявить доминирующие виды. Так, по данным табл. 3 трудно сказать, какой из двух видов (*Aphelenchus avenae* или *Aphelenchoides limberi*) преобладает в прикорневой почве хлопчатника. То же касается видов *Aphelenchus avenae* и *Tylenchorhynchus brassicae* в почве вокруг корней. Такие примеры встречаются довольно часто. Поэтому нам представляется, что в некоторых случаях было бы целесообразно объединение этих двух показателей в один — показатель степени плотности нематод (см. методику), который позволил бы более точно судить о соотношениях различных видов нематод в обследуемом материале. Таблицы 4 и 5 построены на данных по степени плотности 6 господствующих видов в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника.

Представленные в этих таблицах сведения показывают, что весной в почве вокруг корней независимо от сорта хлопчатника по степени

Таблица 4

Степень плотности (в %) господствующих видов нематод в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника в фазу 1—5 настоящих листьев (весна)

| Вид                                           | Сорт 8196                 |                           |       | Сорт 159ф                 |                           |       |
|-----------------------------------------------|---------------------------|---------------------------|-------|---------------------------|---------------------------|-------|
|                                               | почва<br>вокруг<br>корней | прикор-<br>невая<br>почва | корни | почва<br>вокруг<br>корней | прикор-<br>невая<br>почва | корни |
| <i>Eucephalobus oxyuroides</i> . . . . .      | 9,2                       | —                         | 9,6   | —                         | —                         | —     |
| <i>Acrobeloides bütschlii</i> . . . . .       | 9,7                       | 33,3                      | —     | 9,2                       | 26,6                      | —     |
| <i>Chiloplasticus sclerovaginat</i> . . . . . | 32,9                      | 53,3                      | —     | 15,8                      | 26,6                      | —     |
| <i>Aphelenchus avenae</i> . . . . .           | 19,2                      | 46,6                      | 92    | 12                        | 40                        | 36,1  |
| <i>Aphelenchoides limberi</i> . . . . .       | 16,1                      | 66,6                      | 12    | 9,6                       | 33,3                      | —     |
| <i>Tylenchus davaini</i> . . . . .            | 3,5                       | —                         | —     | —                         | —                         | —     |
| <i>Tylenchorhynchus brassicae</i> . . . . .   | 10,3                      | 20                        | —     | 9,4                       | 20                        | —     |

Таблица 5

Степень плотности (в %) господствующих видов нематод в корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника в фазы плодообразования и созревания урожая (осень)

| Вид                                           | Сорт 8196                 |                           |                 | Сорт 159ф                 |                           |                 |
|-----------------------------------------------|---------------------------|---------------------------|-----------------|---------------------------|---------------------------|-----------------|
|                                               | почва<br>вокруг<br>корней | прикор-<br>невая<br>почва | мелкие<br>корни | почва<br>вокруг<br>корней | прикор-<br>невая<br>почва | мелкие<br>корни |
| <i>Eucephalobus oxyuroides</i> . . . . .      | —                         | 9,6                       | 36,6            | 12                        | —                         | 33,3            |
| <i>Acrobeloides bütschlii</i> . . . . .       | 14,9                      | 19,2                      | 19,4            | 15,2                      | —                         | —               |
| <i>Chiloplasticus sclerovaginat</i> . . . . . | 39                        | 52                        | —               | 26,5                      | 28                        | —               |
| <i>Aphelenchus avenae</i> . . . . .           | 19,4                      | 22,4                      | 70              | 17,8                      | 9,6                       | 83,3            |
| <i>Aphelenchoides limberi</i> . . . . .       | 20,6                      | 16,8                      | 40              | 7,6                       | 6,4                       | —               |
| <i>Tylenchus sp.</i> . . . . .                | —                         | 16                        | —               | —                         | —                         | —               |
| <i>Tylenchorhynchus brassicae</i> . . . . .   | 22,5                      | 35,2                      | 33,3            | 18,2                      | 14,4                      | —               |

плотности преобладает вид *Chiloplasticus sclerovaginat*, затем по убывающей *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides limberi*, *Tylenchorhynchus brassicae* и *Acrobeloides bütschlii* (табл. 4). В прикорневой почве хлопчатника степень плотности всех этих видов сильно возрастает, причем особенно *Aphelenchus avenae* и *Aphelenchoides limberi*, которые как бы концентрируются в почве, непосредственно прилегающей к корням.

В корнях обоих сортов весной господствующим по степени плотности является *Aphelenchus avenae*, причем в корнях восприимчивого сорта Q этого вида равно 92%, что означает, что он встречается почти во всех пробах в большой численности особей. В корнях сорта 159ф этот вид также является преобладающим, однако степень плотности его в 2,5 раза ниже, чем в корнях восприимчивого сорта (табл. 4). Кроме того, в корнях восприимчивого к вилту сорта весной довольно большое значение имеют виды *Aphelenchoides limberi* и *Eucephalobus oxyuroides*, тогда как на устойчивом сорте они регистрируются очень редко и в единичных экземплярах.

Интересно отметить, что вид *Chiloplasticus sclerovaginat*, господствующий как в почве вокруг корней, так и в прикорневой почве, не имеет сколько-нибудь заметного значения в корнях.

Осенью в ризосфере обоих сортов хлопчатника также доминирует вид *Chiloplasticus sclerovaginat* (табл. 5). Его показатель степени плотности по сравнению с другими господствующими видами выше в 1,5—3 раза.

На второе место по степени плотности в ризосфере в этот период выступает *Tylenchorhynchus brassicae*, тогда как весной над ними доминировали *Aphelenchus avenae* и даже *Aphelenchoides limberi*.

В корнях в осенний период независимо от сорта хлопчатника самым преобладающим видом является *Aphelenchus avenae*. В корнях восприимчивого сорта осенью высокую степень плотности имели *Aphelenchoides limberi*, *Tylenchorhynchus brassicae*, *Eucephalobus oxyuroides* и *Acrobeloides bütschlii*. В корнях устойчивого сорта, помимо *Aphelenchus avenae*, в большой численности встречался *Eucephalobus oxyuroides*. *Chiloplasticus sclerovaginat*, господствующий в почве, в корнях почти не встречается (табл. 5).



## ОБСУЖДЕНИЕ

На основании представленных материалов можно заключить, что устойчивый сорт хлопчатника весной менее поражается нематодами, чем восприимчивый. К осени различия в нематодофауне двух сортов хлопчатника стираются за счет снижения резистентности к нематодам у устойчивого к вилту сорта.

При анализе этих фактов возникают два вопроса: чем эти различия обусловлены и каким образом это явление сказывается на развитии вилта?

Явление возрастного иммунитета к паразитам не является новым. Факты изменения устойчивости растений к нематодам на протяжении вегетации также известны.

Гудей и Хупер (Goodey, Hooper, 1962) установили, что на ранних стадиях развития восприимчивые и невосприимчивые сорта овса мало отличаются друг от друга по отношению к *Ditylenchus dipsaci*, но с возрастом устойчивость последнего сорта увеличивается. Щыгел (Szczygiel, 1963), напротив, отметил, что степень заражения земляники нематодой *Aphelenchus fragariae* увеличивается по мере развития растений.

Снижение к осени иммунных свойств к нематодам у растений устойчивого к вилту сорта (159ф) зависит, по-видимому, от каких-то возрастных перестроек внутри организма. В частности, в литературе имеются сведения об изменениях фенольного комплекса на протяжении онтогенеза растений. В начале поражения этот комплекс может быть защитой против вертициллуума; в дальнейшем, накапливаясь в избыточных количествах, эти вещества вызывают изменение коллоидов клетки и отрицательно влияют на устойчивость хлопчатника к возбудителям вилта (Губанов, по Поляничко, Рунову, 1964). Кроме того, на протяжении онтогенеза хлопчатника сильно изменяются фитонцидные свойства клеточного сока, которые, по всей вероятности, также могут оказать влияние на восприимчивость растений к нематодам (Федотова, 1964).

На второй из поставленных вопросов ответить еще более сложно. В результате наших исследований установлено, что наименьшая зараженность нематодами растений устойчивого к вилту сорта хлопчатника наблюдается весной, т. е. в тот период, когда вертициллум в основном проникает в растительные ткани (Хохряков, 1964). Этот факт заставляет предполагать, что устойчивость растений к вилту в какой-то степени определяется их недоступностью для нематод. Если же посмотреть, какие нематоды поражают в этот период корни восприимчивых к вилту растений, то окажется, что это в основном *Aphelenchus avenae*. А. А. Парамонов (1962) считает этот вид фитогельминтом неспецифического патогенного эффекта. Декер (Decker, 1962) рассматривает его в качестве факультативного паразита, патогенность которого для растений обычно очень незначительна. Манкау и Манкау (Mankau, Mankau, 1963) считают его облигатным микофагом, который может участвовать в разрушении растительных тканей как вторичный паразит.

Все это позволяет считать, что нематоды не играют большой роли в инокуляции вертициллуума, а устойчивость растений к последнему не связана с их невосприимчивостью к нематодам.

Тем не менее мы считаем целесообразным изучение влияния нематод на сферу действия вилта и характер его развития в растениях хлопчатника. При этом стоит обратить внимание на господствующие в корнях и ризосфере хлопчатника виды, т. е. на *Aphelenchus avenae*, *Aphelenchoides limberi*, *Tylenchorhynchus brassicae* (численность которого особенно увеличивается к осени), *Chiloplacus sclerovaginat*, *Acrobeloides bütschlii* и *Eucephalobus oxyuroides*.

## ВЫВОДЫ

В корнях и ризосфере хлопчатника сортов 159ф и 8196 на искусственном вертициллезном фоне обнаружены 56 видов фитонематод, из которых доминирующими по частоте встречаемости и численности особей были: *Aphelenchus avenae*, *Chiloplacus sclerovaginat*, *Aphelenchoides limberi*, *Tylenchorhynchus brassicae*, *Acrobeloides bütschlii* и *Eucephalobus oxyuroides*. В корнях как восприимчивого (8196), так и устойчивого (159ф) к вилту сортов хлопчатника господствующим по степени плотности популяции был вид *Aphelenchus avenae*, а в ризосфере во все сроки сбора *Chiloplacus sclerovaginat*.

Наибольшая плотность нематодных популяций на хлопковом поле зарегистрирована в почве, непосредственно прилегающей к корням; несколько меньше нематод в корнях; в почве же, удаленной от корней, нематоды распределялись наиболее неравномерно, и средняя численность особей на единицу объема была наименьшей.

Наиболее разнообразна нематодофауна почвы, удаленной от корней хлопчатника (50 видов). В почве, прилегающей к корням, зарегистрированы 24 вида. В корнях нематодофауна наиболее однородна (15 видов).

Весной молодые растения восприимчивого к вилту сорта (8196) поражаются нематодами в большей степени, чем растения устойчивого сорта (159ф). К осени различия в зараженности корней этих сортов хлопчатника нематодами сглаживаются за счет снижения резистентности к нематодам у сорта, устойчивого к вертициллууму.

Нематоды, обитающие в корнях и ризосфере хлопчатника в большой численности особей, по-видимому, могут оказать влияние на развитие и сферу действия вертициллуума. Но им нельзя приписывать решающую роль в инокуляции этого гриба, поскольку не обнаружено различий в нематодофауне устойчивых и восприимчивых к вертициллезу сортов хлопчатника.

## ЛИТЕРАТУРА

- Губанов Г. Я. 1967. К физиологии взаимоотношений хозяина и паразита при вилте хлопчатника. — В сб. «Вилт хлопчатника и борьба с ним». М., Изд-во «Колос».
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. Изд-во АН СССР, 1964, т. 2.
- Парамонов А. А. 1967. Критический обзор подотряда *Tylenchina* (Filipjev, 1934) (*Nematoda: Secernentea*). — Труды ГЕЛАН, 18.
- Поляничко О. Ф., Рунов В. И. 1964. О реакции различных по вилтоустойчивости сортов хлопчатника на заражение *Verticillium dahliae* и *Fusarium vasinfectum*. — В сб. «Материалы Всесоюзного симпозиума по борьбе с вилтом хлопчатника». Изд-во «Узбекистан». Ташкент.
- Федотова Т. И. 1964. Фитопатологические основы выведения сортов хлопчатника, устойчивых к вилту. — Там же, стр. 69—79.
- Хохряков М. К. 1964. Биология патогенных для хлопчатника вертициллуумов. — Там же, стр. 18—26.
- Decker H. 1962. Zur Biologie und Ökologie von *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865. — Wiss. Z. Univ. Rostock Math. — Naturwiss. Reihe, 11, N 2.
- Goodey J. B., Hooper D. J. 1962. Observations on the attack by *Ditylenchus dipsaci* on varieties of oats. — Nematologica, 8, 1.
- Mankau R., Mankau S. K. 1963. The role of mycophagous nematodes in the soil. I. The relationships of *Aphelenchus avenae* to phytopathogenic soil fungi. Soil organisms. — Proc. Colloq. 10—16th Sept., 1962. Amsterdam, North Holland Publ. Co.
- Schuster M. L., Kerr E. D., Sandstedt R. 1966. The effect of six different soil temperatures on infection and development of *Nacobbus batatiformis* in sugar beets. — J. Amer. Soc. Sugar beet Technol., 14, 2.
- Szczygiel A. 1963. Występowanie i szkodliwość węgorka truskawkowca (*A. fragariae*) oraz węgorka chryzantemowa (*A. ritzemabosi*) na truskawkach w polunpiwej Polsce. — Biul. Inst. Ochrony roślin., 21.
- Witkowski T. 1966. Structura zgrupowania nicieni żyjących w glebie upraw rolniczych. — Studia Soc. scient. torun., E 8, 3.



Л. М. ТОЛКАЧЕВА  
К БИОЛОГИИ ЦЕСТОД  
РОДА *ECHINOCOTYLE*  
(*CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE*)

В летне-осенний период 1967 г. мы изучали цестодофауну водоплавающих птиц, обитающих на Карасукских озерах (Западная Сибирь, Новосибирская обл.). На этих же озерах мы одновременно исследовали различные виды ракообразных с целью выяснения их роли как промежуточных хозяев цестод.

Нами обследовано 69 экз. водоплавающих птиц (гусиных) и 21912 экз. ракообразных (*Cladocera* — 1041 экз., *Copepoda* — 19497 экз., *Ostracoda* — 729 экз. и *Amphipoda* — 645 экз.). Основную массу ракообразных, естественно инвазированных цистицеркоидами цестод, в Карасукских озерах составляют диаптомусы. Чаше чем в других, цистицерконды встречались у повсеместно распространенного вида *Diaptomus graciloides*. У этого диаптомуса, в частности, нами найдены цистицерконды трех видов цестод рода *Echinocotyle* Blanchard, 1831, описанию которых и посвящается настоящая работа. Этими видами являются *Echinocotyle clerci*, *E. rosseteri*, *E. ryjikovi*. Взрослые формы указанных видов цестод обнаружены у гусиных птиц.

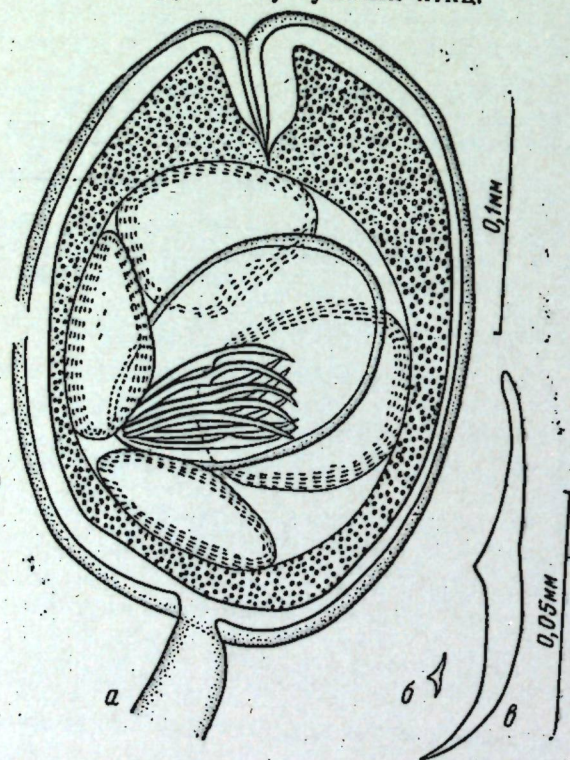


Рис. 1. *Echinocotyle clerci* Mathevossian et Krotov, 1949

а — цистицерконд; б — крючок присоски; в — крючок хоботка (оригинал)

*Echinocotyle clerci* Mathevossian et Krotov, 1949

(рис. 1)

Половозрелая форма этого вида найдена нами у свиязи (у 1 из 2 обследованных, 10 экз., молодая птица), у чирка-свистунка (у 1 из 10, 2 экз., молодая птица), у чирка-трескунка (у 2 из 10, 3—8 экз., молодые птицы).

Цистицерконд обнаружен у одного *Diaptomus graciloides*. Всего просмотрено рачков данного вида около 17000 экз. Ранее цистицерконды *E. clerci* отмечались Ярецкой (Jarecka, 1958, Acta Parasitol Polonica, v. 6, fasc. 2) у *Acanthocyclops viridis*. Таким образом, *D. graciloides* впервые регистрируется в качестве промежуточного хозяина данной цестоды.

Описание цистицерконда. Циста крупная, овальной формы, с воронковидным углублением на переднем конце. Размер цисты  $0,25 \times 0,19$  мм. Хвост длинный, превышает в несколько раз длину цисты. Сколекс заполняет почти всю внутреннюю полость цисты; на нем располагаются четыре присоски и хоботок с крючьями. Присоски овальные,  $0,099 \times 0,074$  мм, вооружены по краям 4 поперечными рядами крючочков. Внутри присоски они располагаются 7 рядами. Длина их 0,006 мм. На хоботке 10 крючьев. Длина их 0,076 мм, длина рукоятки и лезвия одинакова (0,038 мм).

*Echinocotyle rosseteri* Blanchard, 1891

(рис. 2)

Взрослые формы этой цестоды обнаружены у чирка-трескунка (у 3 из 10 вскрытых, 7—58 экз., молодые птицы).

Цистицерконд *E. rosseteri* найден нами у одного *D. graciloides*, который впервые отмечается как промежуточный хозяин. По данным Ярецкой (1958), промежуточными хозяевами этого гельминта являются рачки-остракоды.

Описание цистицерконда. Циста маленькая, округлой формы, размером  $0,14 \times 0,13$  мм. На сколексе четыре овальной формы присоски, диаметром 0,03—0,06 мм. Края и полость их вооружены крючочками длиной 0,006—0,008 мм. На хоботке расположены 10 крючьев длиной 0,027 мм. Длина их рукоятки 0,019 мм, лезвия — 0,008 мм.

*Echinocotyle ryjikovi* Jogis, 1963

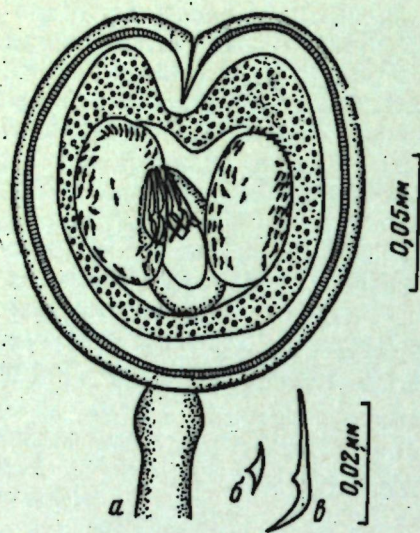
(рис. 3)

Половозрелая форма данной цестоды регистрируется нами у широконоски (у 6 из 10 обследованных, 4 — несколько сотен экземпляров, молодые птицы).

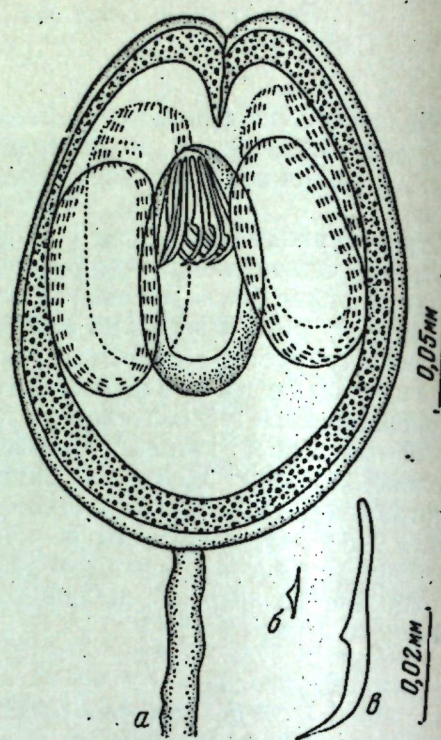
Цистицерконды *E. ryjikovi* обнаружены у трех *D. graciloides*. Ранее промежуточные хозяева этой цестоды не были известны.

Описание цистицерконда. Цистицерконд некрупный, овальной формы, размеры его  $0,14—0,19 \times 0,08—0,15$  мм. Сколекс занимает почти всю внутреннюю полость цисты. На сколексе четыре присоски, вооруженные крючочками. По краям они располагаются по 3—4 крючка в каждом ряду. Размеры присосок  $0,06—0,09 \times 0,03—0,04$  мм, длина крючочков на присосках 0,006—0,008 мм. На хоботке 10 крючьев, длина



Рис. 2. *Echinocotyle rosseteri* Blanchard, 1891

а — цистицеркоид; б — крючок присоски;  
а — крючок хоботка (оригинал)

Рис. 3. *Echinocotyle ryjkovi* Jogis, 1963

а — цистицеркоид; б — крючок присоски;  
а — крючок хоботка (оригинал)

которых 0,042—0,044 мм. Длина их рукоятки 0,023 мм, лезвия—0,019—0,021 мм.

Таким образом, мы регистрируем нового промежуточного хозяина для *Echinocotyle clerci* и *E. rosseteri* — *Diaptomus graciloides*. Этот же вид ракообразного отмечается нами в качестве промежуточного хозяина и для цестоды *E. ryjkovi*, биология которой ранее вообще не изучалась.

В. И. ФРЕЗЕ, Б. Е. КАЗАКОВ

НОВЫЙ ВИД ЦЕСТОДЫ  
ИЗ РОДА *PROTEOCEPHALUS* (CESTOIDEA:  
*PROTEOCEPHALATA*) ОТ РЯПУШКИ  
(*COREGONUS ALBULA* L.) ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРА СССР

При обработке коллекций цестод от ряпушки Карелии и Кольского п-ова в нашем распоряжении оказалось 12 целых стробил и большое количество стробил без сколекса, принадлежащих цестодам рода *Proteocephalus*.

При морфометрическом изучении наш материал показал заметные отличия от описанных до настоящего времени видов названного рода, что и послужило основанием для описания найденной формы в качестве нового вида.

*Proteocephalus albulae* n. sp.

(рис. 1)

Синонимы: *Proteocephalus exiguus* La Rue, 1911, in part. (?В. Ф., Б. К.); *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800); Nufer, 1905 in part. (?В. Ф., Б. К.)

Дефинитивный хозяин: ряпушка — *Coregonus albula* L.

Локализация: кишечник.

Географическое распространение: СССР — Карелия, Кольский п-ов.

Интенсивность инвазии: от 1 до 8 экз.

Описание голотипа. В качестве голотипа использован экземпляр от ряпушки — *Coregonus albula*, 23.VIII 1967 г. из Верхнетуломского водохранилища (Кольский п-ов). Препарат № 316, хранится в коллекции Гельминтологической лаборатории АН СССР. На препарате, кроме голотипа, находятся еще фрагменты стробил.

Длина целой стробилы 19,3 мм при наибольшей ширине 0,592 мм. Сколекс небольшой, округлый, несколько уплощен дорзо-вентрально. Размер его 0,096×0,111 мм. Четыре округлые присоски 0,048—0,063 мм в диаметре, окружены мышечным валиком шириной 0,021—0,030 мм. Отверстие присасывательных полостей 0,021—0,024 мм в поперечнике. На вершине сколекса имеется небольшая апикальная присоска 0,024—0,030 мм в диаметре. Ширина окружающего ее мышечного валика около 0,012 мм, отверстие присасывательной полости около 0,015 мм. Длина шейки 3,24 мм, наибольшая ширина ее 0,255 мм, наименьшая — 0,081 мм.

Размер незрелых члеников 0,240—0,320×0,304 мм, отношение длины к ширине в незрелых члениках колеблется в пределах от 4:5 до 6:5.

Половозрелые членики имеют размер от 0,592×0,528 мм до 0,656×0,576 мм, отношение длины к ширине у них составляет от 4:5 до 6:5. Зрелые членики от 0,960×0,592 мм до 1,008×0,592 мм, длина их относится к ширине как 3:2.

Экскреторная система представлена двумя парами продольных сосудов, из которых широкий (вентральный) 0,009—0,015 мм в поперечнике,



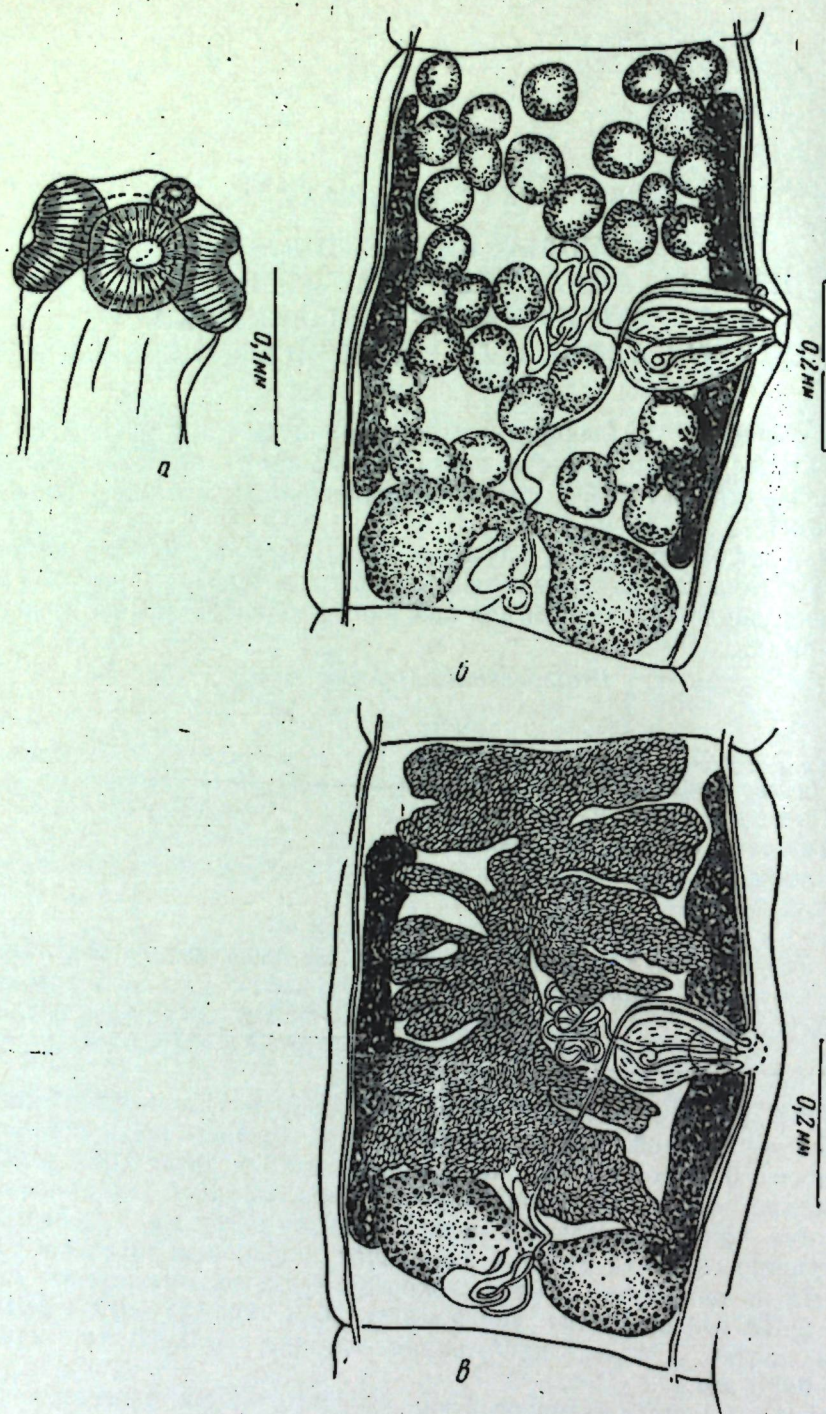


Рис. 1. *Proteocephalus albulae* n. sp.  
а — сколекс; б — гермафродитный членик; в — зрелый членик (оригинал)

узкий (дорзальный) имеет диаметр 0,006—0,009 мм. Семенники лежат одним слоем, в половозрелых сегментах число их 28—31. Располагаются семенники довольно рыхло, между ними остается свободное пространство, заполненное медуллярной паренхиматозной тканью.

Размеры семенников 0,069—0,075×0,075—0,081 мм. Наружная часть семяпровода образует клубок петель в средней области сегментов, интрабурсальная часть обычно не образует петель, диаметр ее 0,009—0,021 мм.

Бурса цирруса грушевидная, длина ее 0,171—0,210 мм, наибольшая ширина 0,081—0,093 мм, наименьшая—0,036—0,054 мм. Длина бурсы составляет  $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$  часть ширины проглоттид.

Яичник двухкрылый, размеры крыльев 0,084—0,132×0,132—0,165 мм.

Ширина латеральных желточных тяжей 0,039—0,075 мм, желточные фолликулы 0,003—0,009 мм в диаметре.

Половые поры маргинальные, расположены близ середины бокового края членика. Половой атриум имеет вид неглубокой чаши, ширина которой 0,024—0,036 мм, глубина 0,009—0,015 мм.

Вагина открывается в половой атриум впереди от бурсы цирруса. Ширина совокупительной части вагины достигает 0,006—0,015 мм. Близ своего отверстия она окружена мышечным сфинктером, диаметр которого 0,036—0,039 мм, толщина мышечного валика около 0,006 мм.

От маточного ствола отходит по 6—8 дивертикулов в каждую из боковых сторон. Диаметр наружной оболочки яиц 0,024—0,030 мм, онкосфера 0,021—0,024 мм в поперечнике.

При морфометрическом изучении паратипов нового вида в ряде случаев границы вариабельности морфологических признаков оказались отличными от таковых голотипа, поэтому мы предлагаем описание паратипов (препараты №№ 317—321, хранятся в коллекции Гельминтологической лаборатории АН СССР).

Длина стробилы от 11,3 до 42,2 мм, наибольшая ширина 0,816 мм.

Размер сколекса 0,066—0,107×0,072—0,199 мм. Диаметр присосок 0,041—0,066 мм, ширина их мышечного валика 0,008—0,030 мм, отверстие присасывательной полости—0,012—0,033 мм. Диаметр апикальной присоски 0,018—0,030 мм, ширина окружающего ее мышечного валика 0,009—0,015 мм, отверстие присасывательной полости 0,009—0,015 мм.

Длина шейки от 0,913 до 2,9 мм, ее максимальная ширина от 0,093 до 0,265 мм, наименьшая ширина (сразу за сколексом) от 0,048 до 0,099 мм.

Размер первых незрелых члеников 0,041—0,240×0,157—0,540 мм, отношение их длины к ширине составляет 1:4—2:5. Последние незрелые проглоттиды достигают 0,199—0,656×0,512—0,540 мм, отношение их длины к ширине 1:4—6:5. Половозрелые сегменты 0,091—0,656×0,228—0,894 мм, длина их относится к ширине как 1:2—6:5. Зрелые членики 0,307—1,705×0,323—1,289 мм, длина их относится к ширине как 4:5—8:5.

Семенники рыхло разбросаны в медуллярной паренхиме одним слоем, изредка некоторые из них несколько смещены в дорзальном или вентральном направлениях относительно основного слоя семенников. Число семенников от 21 до 38, диаметр их колеблется в пределах 0,033—0,091 мм.

Интрабурсальная часть семяпровода иногда может давать в проксимальной части бурсы полную петлю, чаще она в этом районе делает небольшой изгиб. Размеры бурсы цирруса 0,160—0,265×0,039—0,099 мм. Длина бурсы составляет около  $\frac{1}{3}$  от ширины сегментов.



Размеры крыльев яичника  $0,075-0,211 \times 0,069-0,249$  мм. Диаметр яйцеклеток  $0,006-0,015$  мм. Ширина латеральных желточных тяжей  $0,024-0,083$  мм, диаметр желточных фолликулов  $0,003-0,009$  мм.

Половые поры маргинальные, расположены на середине бокового края членика. Вагина открывается в половой атриум впереди от отверстия бursы цирруса. Ширина совокупительной части вагины достигает  $0,007-0,012$  мм; ее проводящая часть от  $0,004$  до  $0,009$  мм в поперечнике. Сфинктер вагины диаметром  $0,020-0,041$  мм. Количество дивертикулов матки — 6—8 с каждой стороны.

Размер наружной оболочки яиц  $0,024-0,036$  мм. Онкосфера округлая, диаметром  $0,015-0,027$  мм. Длина эмбриональных крючьев  $0,008-0,010$  мм, длина лезвия около  $0,003$  мм, корневого отростка —  $0,001-0,002$  мм.

Дифференциальный диагноз. Цестоды рода *Proteocephalus* у ряпушки впервые были найдены в 1891 г. В дальнейшем в Германии, Швеции и Польше они были определены рядом авторов как *P. longicollis* (Zeder, 1800) Nufer, 1905.

На территории СССР они были зарегистрированы рядом отечественных гельминтологов в Карелии, Латвии, Литве, Эстонии, Белоруссии, в бассейнах рек Печоры, Оби, Енисея, Иртыша и Лены, в оз. Таймыр, в Рыбинском водохранилище, а также в водоемах Новгородской и Псковской обл. и идентифицировались с видом *P. exiguus* La Rue, 1911.

Наиболее сильно заражена этим паразитом ряпушка Карелии (интенсивность инвазии до 80 экз., экстенсивность до 80%), Белоруссии (до 303 экз., до 89%, соответственно) и Литвы (до 63 экз., до 88%, соответственно).

Как это показано работами последних лет (Бауер, 1950; Дубинина, 1962; Фрезе, 1965), отнесение паразитов ряпушки к виду *P. longicollis*, специфичному паразиту рыб семейства *Osmeridae*, является ошибочным.

Вид *P. exiguus* La Rue, 1911 был описан Ля Рю по материалу от рыб рода *Coregonus* (*C. artedii*, *C. prognathus* и *C. nigripinnis*) Сев. Америки. При обработке коллекций протеоцефалатных цестод нам удалось установить (Фрезе, 1965), что цестоды рода *Proteocephalus* от *C. lavaretus* L. из Карелии, с оз. Байкал и бассейна р. Лены показывают значительное сходство с видом *P. exiguus sensu* La Rue, 1911.

При анализе литературных данных по составу вида *P. exiguus* выяснилось, что он имеет в настоящее время сборный характер. В ряде отечественных фаунистических работ (1948—1961) к этому виду был отнесен самый разнообразный материал от рыб семейства *Salmonidae* северных районов СССР, в том числе паразиты, по всей вероятности, принадлежащие к видам *P. thymalli*, *P. longicollis* и др.

Проверить правильность идентификации паразитов гольцов, лососей, дальневосточных лососей и ряда других родов лососевых рыб с видом *P. exiguus* не представляется возможным, так как в доступных нам коллекциях не удалось найти препаратов этих цестод, а в литературе не дано их описаний. Однако не вызывает сомнения, что состав вида *P. exiguus* нуждается в ревизии. Форма рода *Proteocephalus* от ряпушки также идентифицировалась с видом *P. exiguus*, поэтому в число синонимов нового вида *P. albulae* мы включаем вид *P. exiguus in part.* со знаком вопроса. Морфо-биологические параметры гельминтов ряпушки, определенных как *P. exiguus*, ни по препаратам, ни по литературным данным не представляется возможным восстановить, хотя, по всей вероятности, эти находки относятся к форме, описываемой нами как новый вид.

По определительной таблице видов рода *Proteocephalus* (Фрезе, 1965) новый вид близок к видам *P. exiguus* La Rue, 1911 и *P. fallax* La Rue, 1911, от которых его и необходимо дифференцировать.

От вида *P. exiguus* новый вид отличается меньшими размерами сколекса ( $0,06-0,10 \times 0,07-0,19$  мм против  $0,11-0,15 \times 0,12-0,22$  мм), присосок ( $0,041-0,066$  мм против  $0,058-0,085$  мм) и апикальной присоски ( $0,018-0,030$  мм против  $0,030-0,048$  мм), меньшим относительным размером бursы цирруса (длина бursы составляет  $\frac{1}{3}$  от ширины членика против  $\frac{1}{2}$  от ширины членика), несколько меньшим количеством семенников (21—38 против 24—54) и меньшим диаметром яиц ( $0,024-0,036$  мм против  $0,038-0,060$  мм).

От вида *P. fallax* новый вид отличается меньшим диаметром присосок ( $0,041-0,066$  мм против  $0,064-0,085$  мм), апикальной присоски ( $0,018-0,030$  мм против  $0,058$  мм) и меньшим диаметром онкосферы ( $0,015-0,027$  мм против  $0,031-0,036$  мм).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. Н. 1950. Паразитофауна сигов СССР, ее зоогеографическая характеристика и рыбохозяйственное значение. — Труды Барабинск. отделения Всесоюз. н.-и. ин-та озерного и речного рыб. хоз-ва, 4.
- Дубинина М. Н. 1962. Класс ленточные черви — *Cestoidea* Rud., 1808. В кн. «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР». Л., Изд-во АН СССР.
- Фрезе В. И. 1965. «Основы цестодологии», т. 5. Изд-во «Наука».



А. А. ШИГИН

# О ЖИЗНЕННОМ ЦИКЛЕ И ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ *DIPLOSTOMUM GOBIORUM* SHIGIN, 1965 (TREMATODA: DIPLOSTOMATIDAE)

В 1965 г. при изучении видового состава метацеркариев трематод рода *Diplostomum* от рыб европейской части СССР нами был найден и описан новый вид этого рода — *D. gobiorum* от бычковых рыб дельты Волги. Описание вида было сделано по метацеркариям, и уже поэтому вопрос о его видовой самостоятельности оставался в какой-то степени открытым.

В данной работе приведены результаты экспериментальных исследований по изучению цикла развития, подробное описание церкария, метацеркария и мариты *D. gobiorum* и рассматривается вопрос о видовой самостоятельности этого вида.

Экспериментальная часть исследования проводилась на базе Астраханского государственного заповедника в районе 5-го кордона Дамчикского участка. Камеральные исследования выполнены в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

## ИЗУЧЕНИЕ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА *D. GOBIORUM*

Как отмечалось, *D. gobiorum* был описан по метацеркариям, поэтому все сведения о биологии этого вида до последнего времени ограничивались данными только об этой стадии его развития: круге дополнительных хозяев — рыб, локализации метацеркариев в рыбе и их распространении в дельте Волги. Попытки заразить метацеркариями этого вида трематод некоторых птиц оказались безрезультатными (Шигин, 1968а). Ниже приводятся результаты исследования по выявлению круга промежуточных и дефинитивных хозяев *D. gobiorum*.

Выявление круга промежуточных хозяев. Состав промежуточных хозяев *D. gobiorum* определялся путем поисков спонтанно зараженных моллюсков в районах, где имела место высокая зараженность бычков метацеркариями этого вида, с последующим экспериментальным заражением рыб церкариями от этих моллюсков. При этом мы обратили внимание на весьма своеобразных диплостомных церкариев, выделяемых ушковыми прудовиками — *Radix auricularia*. Они четко отличались от большинства других церкариев рода *Diplostomum* своей позой покоя (отсутствие характерного для большинства видов этого рода изгиба хвостового стволка) и ограниченным числом каудальных телец (всего 6 пар).

Рекогносцировочные опыты по заражению этими церкариями карповых и бычковых рыб показали, что заражаются ими только последние, что говорит об их узкой специфичности к паразитированию у бычковых рыб. А поскольку в фауне метацеркариев рыб дельты Волги единствен-

ным узко специфичным паразитом бычков является *D. gobiorum*, это позволило предположить, что эти церкарии являются личинками изучаемого вида. Для подтверждения данного предположения была проведена серия опытов по выращиванию в бычках инвазионных метацеркариев и по проверке степени специфичности этих паразитов по отношению к различным видам рыб.

Эта серия опытов была проведена в августе 1965 г. Для заражения использовались сеголетки рыб, которые были либо совсем свободными от диплостоматозной инвазии, либо содержали единичные особи *D. spathaceum* и *D. paraspathaceum* (густера, укляя). При вскрытии подопытных рыб эти паразиты легко отличались от только что внедрившихся церкариев. В опытах по выращиванию инвазионных метацеркариев, кроме основных хозяев *D. gobiorum* (бычок-головач), использовались бычки-цуцки, которые, как показали вскрытия, оказались свободными от данного паразита (Шигин, 1968а).

В зависимости от целей опыта подопытные рыбы вскрывались либо через 3—5 суток после заражения (определение приживаемости церкариев), либо на протяжении месяца с интервалами через каждые пять суток (наблюдение за развитием церкария в метацеркария). Некоторая часть рыб была вскрыта в более ранние сроки, что было вызвано преждевременной гибелью части бычков в тех опытах, где интенсивность инвазии их была слишком велика (опыты II, V, XI).

Результаты этой серии опытов приведены в табл. 1.

Приведенные в табл. 1 данные свидетельствуют о различной приживаемости церкариев у разных рыб. Положительный результат был получен только в тех экспериментах, где в качестве подопытных рыб исполь-

Таблица 1

Приживаемость церкариев *D. gobiorum* у рыб

| Номер опытов | Рыба                               | Число рыб в опыте | Дано церкариев на одну рыбу | Прижилось церкариев (мин. — макс. : сред.) | Средняя приживаемость (в %) |
|--------------|------------------------------------|-------------------|-----------------------------|--------------------------------------------|-----------------------------|
| I            | Бычок-головач . . . . .            | 15                | 50                          | 41—72:54,7                                 | 109,4                       |
|              | Бычок-цуцки . . . . .              | 15                | 50                          | 15—23:19,5                                 | 39,0                        |
|              | Щиповка . . . . .                  | 10                | 50                          | 0                                          | 0                           |
| II           | Бычок-головач . . . . .            | 5                 | 50                          | 42—139:79,4                                | 158,8                       |
|              | Бычок-цуцки . . . . .              | 5                 | 50                          | 46—119:73,4                                | 146,4                       |
|              | Щиповка . . . . .                  | 5                 | 50                          | 0                                          | 0                           |
|              | Густера . . . . .                  | 5                 | 50                          | 0                                          | 0                           |
|              | Красноперка . . . . .              | 5                 | 50                          | 0                                          | 0                           |
| III          | Щиповка . . . . .                  | 6                 | 200                         | 0                                          | 0                           |
|              | Щиповка . . . . .                  | 2                 | 125                         | 0                                          | 0                           |
| IV           | Щука . . . . .                     | 3                 | 100                         | 73—97:82,0                                 | 82,0                        |
| V            | Бычок-кругляк . . . . .            | 3                 | 100                         | 33—49:41,0                                 | 41,0                        |
| VI           | Бычок-головач . . . . .            | 2                 | 150                         | 0                                          | 0                           |
| VII          | Сом . . . . .                      | 6                 | 30                          | 0                                          | 0                           |
| VIII         | Густера . . . . .                  | 2                 | 30                          | 0                                          | 0                           |
|              | Укляя . . . . .                    | 2                 | 30                          | 0                                          | 0                           |
|              | Линь . . . . .                     | 2                 | 30                          | 0                                          | 0                           |
|              | Южная девятиглая колюшка . . . . . | 3                 | 100                         | 0                                          | 0                           |
| IX           | Южная девятиглая колюшка . . . . . | 1                 | 200                         | 0                                          | 0                           |
| X            | Сазан . . . . .                    | 2                 | 2000                        | Масса                                      | ?                           |
| XI           | Бычок-цуцки . . . . .              | 2                 | 2000                        | 0                                          | 0                           |
|              | Южная девятиглая колюшка . . . . . |                   |                             |                                            |                             |



зовались бычки вне зависимости от того, подвергались ли заражению одни бычки (опыты V, VI) или совместно с другими видами рыб (опыты I, II, XI). Остальные девять видов рыб: щука, уклея, густера, краснопёрка, линь, сазан, щиповка, сом и южная девятиглая колюшка — не заразились. Проведенные опыты могут служить наглядным экспериментальным подтверждением узкой приуроченности *D. gobiorum* к паразитированию у бычковых рыб. До сих пор этот вывод основывался на данных обследования естественно зараженных рыб (Шигин, 1965а, 1968а).

В этой связи уместно рассмотреть вопрос о роли колюшек в жизненном цикле *D. gobiorum*. Колюшка включена в список дополнительных хозяев этой трематоды на основании обнаружения одного экземпляра вполне развитого метацеркария у одной из 333 обследованных колюшек (Шигин, 1968а). Тот факт, что этот экземпляр оказался вполне развитым и морфологически ничем не отличался от метацеркариев этого вида от бычков, свидетельствует о возможности нормального развития *D. gobiorum* в организме колюшки, а крайне низкая естественная зараженность этих рыб могла быть объяснена либо невосприимчивостью колюшек к инвазии данным видом трематод, либо экологическими особенностями, затрудняющими в естественных условиях контакт между церкарием и рыбой. Проведенные опыты показали, что крайне слабая зараженность колюшек определяется крайне слабой восприимчивостью этих рыб к инвазии *D. gobiorum*. Поэтому факт нахождения этих метацеркариев у колюшек мы рассматриваем как случайное явление.

Обращает на себя внимание также и то обстоятельство (табл. 1), что при совместном заражении бычков с другими видами рыб процент приживаемости церкариев у бычков оказывается очень высоким, значительно большим, чем в опытах по заражению одних только бычков. В тех опытах, где вместе с бычками заражались и другие рыбы, общее число прижившихся у бычков церкариев иногда намного превышало среднее число церкариев, приходившихся по условиям опыта на каждого из них. Эти данные свидетельствуют о существовании избирательной способности церкариев, о их предпочтительном внедрении в организм своего облигатного хозяина.

Однако было бы неправильным считать, что при совместном заражении рыб церкарии узко специфичного вида внедряются только в организм облигатного хозяина и избегают внедрения в тех рыб, в которых их дальнейшее развитие окажется невозможным. Наблюдая за поведением рыб после добавления к ним церкариев, почти всякий раз удается подметить более или менее сильно выраженные изменения в их поведении, связанные, видимо, с внедрением церкариев в их тело. Так, карповые рыбы (густера, уклея) уже через несколько минут после добавления к ним культуры церкариев *D. gobiorum* начинают сильно беспокоиться и совершать характерные движения «почесывания». Точно такая же реакция на церкариев наблюдается и при заражении этих рыб церкариями *D. spathaceum*, *D. paraspathaceum* и *D. mergi*, т. е. теми видами, которые для этих рыб являются облигатными паразитами. Щиповки реагируют на церкариев *D. gobiorum* несколько иначе: они стараются покинуть сосуд, вылезти из него.

Об этом же свидетельствуют и данные учётов числа церкариев в сосуде с экспериментальными рыбами. Наблюдая за изменением этого числа, мы обратили внимание, что уже через 2—3 час. после добавления церкариев к рыбам их число резко сокращается, а ещё через 2—3 час. они полностью исчезают из воды независимо от того, находились ли в воде облигатные хозяева церкариев (бычки) или невосприимчивые к

ним другие виды рыб. В контрольных сосудах (без рыб) никакого заметного снижения числа церкариев на протяжении указанного времени наблюдать не удавалось.

Таким образом, приведенные наблюдения позволяют говорить о существовании некоторой избирательности церкариев в преимущественном внедрении их в организм облигатного хозяина, но эта избирательность не носит абсолютный характер.

Как уже указывалось, часть бычков из опытов I и II использовалась нами для выращивания в них инвазионных метацеркариев. Эти бычки в течение месяца содержались в лабораторных условиях при температуре 25—30°. На протяжении этого срока через каждые 5 суток производились вскрытия подопытных рыб с тем, чтобы проследить процесс развития паразита от церкария до метацеркария. Эти наблюдения показали, что внедрившиеся церкарии успешно развивались. В возрасте 20—25 суток у них началась закладка известковых телец, а к концу опыта метацеркарии достигли инвазионной стадии, о чем можно было судить по тому, что к этому времени известковые тельца вторичной экскреторной системы достигли нормальных размеров, а процесс их формирования закончился. Сравнение морфологии выращенных метацеркариев с метацеркариями *D. gobiorum* от спонтанно зараженных рыб показало их полную идентичность. Следовательно, в опытах по заражению рыб были использованы церкарии *D. gobiorum*. Тем самым было установлено, что промежуточным хозяином данного вида трематод является ушковый прудовик *Radix auricularia*.

За время нашей работы в дельте Волги (1963—1967 гг.) были исследованы несколько тысяч моллюсков на зараженность их личиночными формами трематод. Обследованием были охвачены практически все обитающие в районе исследования виды моллюсков. Церкарии интересующего нас вида были зарегистрированы только у ушковых прудовиков.

**Выявление круга дефинитивных хозяев.** Марита *D. gobiorum* до последнего времени не была выявлена. Поэтому одной из наших основных задач было получение в условиях эксперимента половозрелых трематод путем скармливания метацеркариев этого вида различным видам птиц, преимущественно рыбацким. С этой целью нами проведено 17 опытов по заражению птиц. Результаты этих опытов представлены в табл. 2.

Как видно из данных этой таблицы, из 6 видов птиц, относящихся к 5 различным отрядам, положительные результаты опытов были получены только на домашних утках, причем и у них приживаемость паразитов оказалась очень низкой и составила всего лишь 3,3% от числа скормленных метацеркариев (опыты III, IV, XIV, XV, XVI). Если же при этом учесть, что половозрелые особи были получены только в одном опыте (опыт XV), а две из пяти уток совсем не заразились, то естественно предположить, что домашние утки, а вероятнее всего, и дикие утиные птицы не являются облигатными хозяевами этого вида трематод.

Подводя итог проведенным экспериментам, мы вынуждены признать, что с их помощью нам не удалось установить естественных облигатных хозяев данного вида трематод. Однако не исключена возможность, что в природе их роль выполняют кулики. Как будет показано ниже, выращенные нами взрослые трематоды по своим морфологическим особенностям оказались весьма близкими *D. vanelli* — виду, описанному в 1935 г. японским исследователем Ямагути от куликов Японии. К сожалению, мы не имели возможности включить этих птиц в орбиту наших экспериментальных исследований и вынуждены ограничиться признанием необходимости постановки подобного рода экспериментов в будущем.



Таблица 2  
Результаты заражения птиц метацеркариями *D. gobiorum*

| Номер опыта | Подопытное животное        | Дата        |          | Дано метацеркарий | Прижились трематод | Приживаемость (в %) |
|-------------|----------------------------|-------------|----------|-------------------|--------------------|---------------------|
|             |                            | заражения   | вскрытия |                   |                    |                     |
| 1963 г.     |                            |             |          |                   |                    |                     |
| I           | Крячка речная . . . . .    | 7.VII       | 14.VII   | 50                | 0                  | 0                   |
| II          | То же . . . . .            | 11.VII      | 16.VII   | 150               | 0                  | 0                   |
| 1964 г.     |                            |             |          |                   |                    |                     |
| III         | Утка домашняя . . . . .    | 19.V        | 20.V     | 10                | 0                  | 0                   |
| IV          | То же . . . . .            | 7.VII       | 11.VII   | 75                | 0                  | 0                   |
| V           | Цапля серая . . . . .      | 8—14.VII    | 15.VII   | 85                | 0                  | 0                   |
| VI          | Крячка белощекая . . . . . | 9.VII       | 17.VII   | 25                | 0                  | 0                   |
| VII         | То же . . . . .            | 9.VII       | 15.VII   | 20                | 0                  | 0                   |
| VIII        | » » . . . . .              | 21.VII      | 23.VII   | 20                | 0                  | 0                   |
| IX          | » » . . . . .              | 21.VII      | 23.VII   | 20                | 0                  | 0                   |
| X           | Воробей домовый . . . . .  | 8.VIII      | 11.VIII  | 30                | 0                  | 0                   |
| XI          | Крячка белощекая . . . . . | 26.VII      | 28.VII   | 15                | 0                  | 0                   |
| 1965 г.     |                            |             |          |                   |                    |                     |
| XII         | Поганка большая . . . . .  | 25.VI       | 26.VI    | 45                | 0                  | 0                   |
| XIII        | Цапля серая . . . . .      | 30.VI—5.VII | 15.VII   | 35                | 0                  | 0                   |
| XIV         | Утка домашняя . . . . .    | 1—5.VIII    | 6.VIII   | 165               | 1                  | 0,6                 |
| 1967 г.     |                            |             |          |                   |                    |                     |
| XV          | Утка домашняя . . . . .    | 16—22.VI    | 23.VI    | 100               | 14                 | 14,0                |
| XVI         | То же . . . . .            | 21—23.VII   | 24.VII   | 130               | 1                  | 0,8                 |

#### МОРФОЛОГИЯ СТАДИИ РАЗВИТИЯ *D. GOBIORUM*

В данном разделе приводятся описания церкария, метацеркария и мариты *D. gobiorum*, которые дополняются сведениями о их хозяевах, локализации и местах обнаружения. Описание каждой стадии развития дается по одному экземпляру и дополняется данными по индивидуальной изменчивости.

В таблицах приняты следующие условные обозначения:

А — длина; В — ширина; АВ — произведение длины (в мк) на ширину (в мк); О — расстояние от переднего конца тела до центра брюшной присоски; α — передняя граница; β — задняя граница; γ — центр.

#### Церкарий *D. gobiorum*

(рис. 1, 2)

Хозяин: брюхоногий моллюск *Radix auricularia* (семейство *Limnaeidae*).

Локализация: пищеварительная железа.

Места обнаружения: СССР (дельта р. Волги).

Описание. Общая морфология и размеры. (по экземпляру, зафиксированному и окрашенному уксуснокислым кармином и заключенному в бальзам).

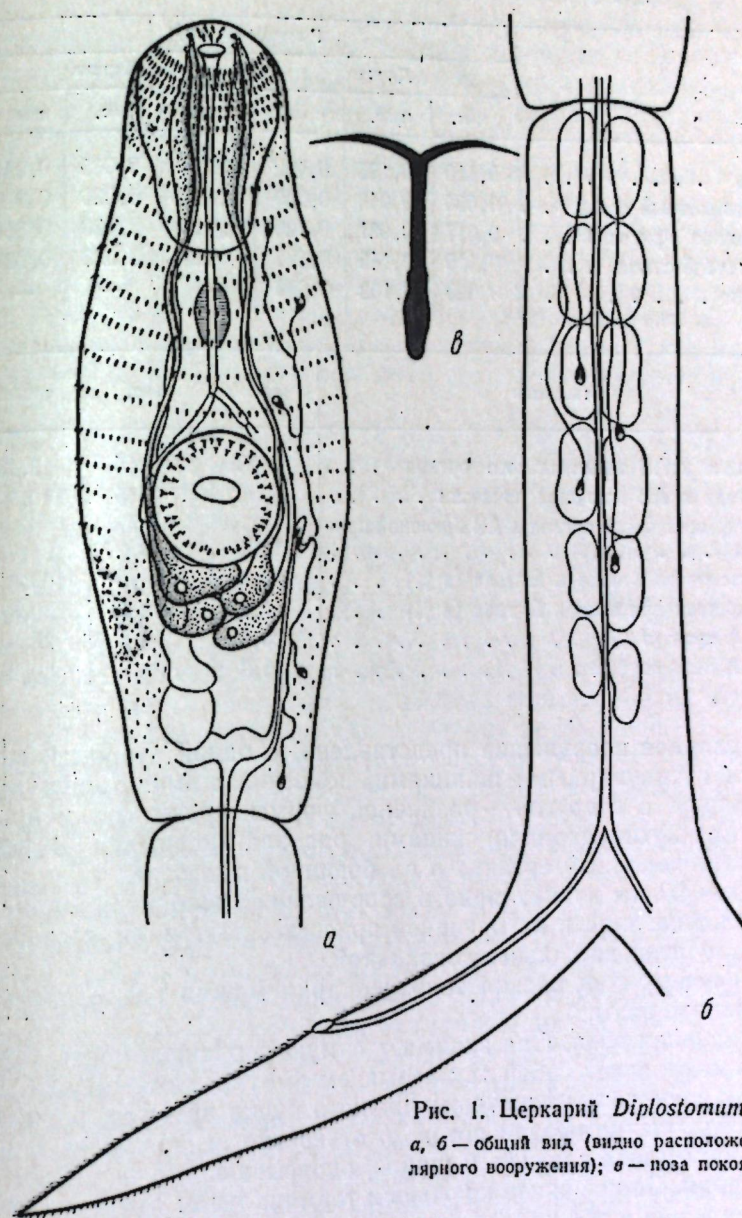


Рис. 1. Церкарий *Diplostomum gobiorum*  
а, б — общий вид (видно расположение кутикулярного вооружения); в — поза покоя (оригинал)

Тело 0,128 мм длины и 0,035 мм максимальной ширины на уровне пищевода. К концам тело сужается, причем сужение переднего конца выражено более заметно. Терминальный орган удлинненно грушевидной формы, 0,041 мм длины и 0,018 мм ширины в наиболее расширенной передней части. Брюшная присоска почти округлая, 0,021 мм в продольном и 0,020 мм в поперечном диаметре. Она целиком смещена в заднюю половину тела. Центр брюшной присоски удален от переднего конца тела на 0,075 мм, что составляет 58,6% от общей длины тела церкария. Хвостовой ствол 0,130 мм длины и 0,022 мм ширины. Фурки хвоста 0,095 мм длины; они заметно сплюснуты с боков, а края их снабжены слабо выраженной плавательной мембраной.



## Индивидуальная изменчивость церкариев (по 20 экз.)

|                         | Размеры (в мм) |       |        |        |       |        |
|-------------------------|----------------|-------|--------|--------|-------|--------|
|                         | Длина          |       |        | Ширина |       |        |
|                         | мин.           | макс. | средн. | мин.   | макс. | средн. |
| Тело . . . . .          | 0,110          | 0,135 | 0,122  | 0,026  | 0,035 | 0,031  |
| Терминальный орган . .  | 0,034          | 0,043 | 0,037  | 0,014  | 0,020 | 0,016  |
| Брюшная присоска . . .  | 0,017          | 0,021 | 0,020  | 0,017  | 0,020 | 0,019  |
| Хвостовой ствол . . . . | 0,110          | 0,145 | 0,125  | 0,018  | 0,023 | 0,021  |
| Фурка . . . . .         | 0,080          | 0,102 | 0,090  | —      | —     | —      |

| Отношения                                               | мин. | макс. | средн. |
|---------------------------------------------------------|------|-------|--------|
| АВ тела к АВ терминального органа . . .                 | 5,23 | 7,45  | 6,28   |
| АВ тела к АВ брюшной присоски . . . . .                 | 8,50 | 12,5  | 10,3   |
| АВ терминального органа к АВ брюшной присоски . . . . . | 1,31 | 2,27  | 1,71   |
| А хвостового ствола к А тела (в %) . . .                | 92,5 | 116,0 | 103,3  |
| В брюшной присоски к В тела (в %) . . .                 | 54,2 | 70,2  | 60,3   |
| В к А тела (в %) . . . . .                              | 20,8 | 29,6  | 25,8   |
| О к А тела (в %) . . . . .                              | 55,8 | 61,0  | 59,2   |

Кутикулярное вооружение представлено, с одной стороны, мелкими и тонкими кутикулярными шипиками, покрывающими большую часть тела церкария, а с другой — различной формы крючьями и производными от них кутикулярными шипами, располагающимися в передней части тела («таранный орган») и на брюшной присоске.

Основная масса кутикулярного вооружения сконцентрирована в передней половине тела и на брюшной присоске; вентральная сторона вооружена значительно сильнее дорзальной.

По характеру вооружения тело церкария можно разделить на следующие четыре зоны.

1. Апикулярная зона. Она занимает самую переднюю часть тела церкария и представляет собой так называемый «таранный орган». Вооружение этой зоны состоит из терминального пучка крючьев, расположенных непосредственно позади ротового отверстия, и довольно широкого пояса кутикулярных крючьев и шипов, опоясывающего переднюю часть тела церкария. Общее число крючьев в терминальном пучке равно семи; расположены они в два ряда. Состоящий из многочисленных плотно расположенных поперечных рядов крючьев и шипов пояс охватывает кольцо переднюю часть тела церкария. Ширина этого пояса составляет 0,010—0,012 мм. Он состоит из 6—7 поперечных рядов, из которых 3—4 первых представлены крючьями, а остальные короткими, но толстыми кутикулярными шипами.

2. Презкваториальная зона. Эта зона начинается непосредственно за апикулярной и продолжается назад до уровня центра брюшной присоски. Большая часть этой зоны вооружена тонкими кутикулярными шипиками, расположенными правильными поперечными рядами. Общее число таких рядов равно 12, из которых первые шесть кольцевые, а остальные имеют либо дорзальный (начиная с седьмого ряда), либо и дорзальный и вентральный (8—12 ряды) разрыв. Последние два ряда по существу пред-

ставлены лишь небольшим количеством шипиков, лежащих на боковых участках тела на уровне середины брюшной присоски. Передняя часть зоны, расположенная кпереди от первого поперечного ряда шипиков, имеет узкий пояс из беспорядочно расположенных шипиков, ограниченный и спереди и сзади несколько более широкими участками невооруженной кутикулы.

3. Постэкваториальная зона начинается на уровне центра брюшной присоски и включает в себя всю заднюю часть тела церкария. Эта зона вооружена мелкими беспорядочно расположенными шипиками, образующими две латеро-вентральных полосы, идущие от брюшной присоски до самого конца тела, где они сливаются воедино на вентральной стороне тела. В передней части этой зоны кутикулярные шипики мелкие и плохо заметны, а по мере приближения к заднему концу тела их размеры увеличиваются. Дорзальная часть этой зоны кутикулярного вооружения не имеет.

4. Зона брюшной присоски. Брюшная присоска вооружена 60—63 крючьями, расположенными по краю ее в два ряда. В задней части присоски оба ряда сливаются в один, а крючья, постепенно уменьшаясь в размерах, превращаются в шипы.

На хвосте и на фурках обнаружить каких-либо элементов кутикулярного вооружения не удалось.

Расположение сенсилл. В общем характере расположения сенсилл на теле церкария наблюдается та же закономерность, которая была отмечена выше для кутикулярного вооружения. Наибольшая концентрация сенсилл имеет место в передней части тела церкария, а на вентральной стороне тела их значительно больше, чем на дорзальной.

Очень большое скопление сенсилл имеет место в терминальной зоне, а именно вокруг ротового отверстия и в области кольцевого пояса кутикулярных крючьев и шипов. Относительно много их и в презкваториальной зоне, где довольно четко выделяется медно-вентральный комплекс, состоящий из 12 сенсилл, и дорзальный комплекс, состоящий из 10 сенсилл. В постацетабулярной зоне сенсиллы немногочисленны и сосредоточены главным образом на боках тела. Вентральная часть этой зоны совсем не имеет сенсилл, а на дорзальной стороне имеется одна пара, расположенная на уровне заднего края брюшной присоски. На брюшной присоске 9 сенсилл; они образуют три группы по три сенсиллы в каждой.

Хвостовой стебель и фурки церкария также снабжены большим количеством сенсилл, топография которых приведена на рис. 2, д.

Железы проникновения в количестве двух пар. Они относительно мелкие и расположены непосредственно позади брюшной присоски. Протоки этих желез, обогнув с боков брюшную присоску, направляются вперед и, достигнув задней части терминального органа, входят внутрь его, где расширяются, образуя довольно емкие резервуары, заполненные секретом желез. Выводные поры желез проникновения открываются в терминальной части переднего конца тела каждая самостоятельным отверстием.

Экскреторная система имеет общий для церкариев рода *Diplostomum* план строения. Формула экскреторной системы имеет следующий вид:  $2[3+3+(2)]=16$ . Кроме этих плазмевидных клеток, в каждом сосуде, соединяющем передний и задний коллекторные сосуды с латеральными, имеется по три пучка ресничек, напоминающих собой мерцательный аппарат плазмевидных клеток.

Пищеварительная система недоразвита; она состоит из отдельных клеток, не имеющих единого пищеварительного канала. Префаринкс и пищевод представлены каждый одной клеткой, они разделены зачатком



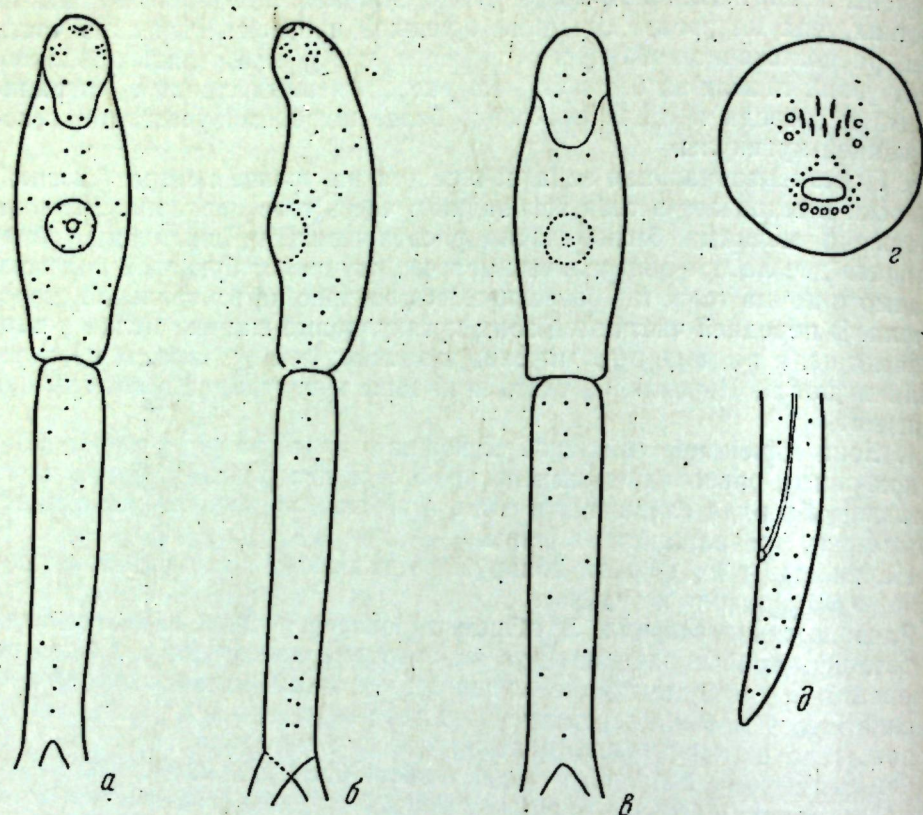


Рис. 2. Расположение сенсилл на теле и хвосте церкария *Diplostomum gobiorum*  
а — вентрально; б — латерально; в — дорзально; г — апикально; д — на фурке хвоста (оригинал)

фаринкса, имеющего зернистую структуру. Каждая ветвь кишечника состоит из семи клеток. Все они почти одинаковой длины, но первые три из них узкие, а последующие постепенно утолщаются.

Каудальные тельца цельнокрайние, удлиненные. Общее число их постоянное и равно 12; они располагаются попарно справа и слева от экскреторного канала.

Поза покоя выражена четко. Во время ее фурки хвоста расправляются в стороны почти под прямым углом относительно хвостового стебля, а тело церкария обращено вниз. Ствол хвоста и тело церкария не образуют никаких изгибов, столь характерных для большинства церкариев других видов этого рода.

### Метацеркарий *D. gobiorum*

(рис. 3)

Хозяева: бычок-головач (*Neogobius kessleri*), бычок-кругляк (*N. melanostomum*), бычок-песчаник (*N. fluviatilis*), бычок-цуцик (*Proterorhinus marmoratus*) — экспериментально и южная девятиглая колюшка (*Pungitius platygaster*).

Локализация: глаза (хрусталик).

Места обнаружения: СССР (дельта р. Волги и лиманы восточного побережья Азовского моря).

Описание (по экземпляру от бычка-головача; препарат приготовлен из умерщвленных нагреванием и импрегнированных азотно-кислым серебром метациркариев без их окраски. (по Шигину, 1966).

Тело овальной формы 0,265 мм длины и 0,135 мм максимальной ширины на уровне брюшной присоски. Передний конец тела трехлопастной с относительно слабо развитыми боковыми лопастями, образованными слабо выступающими псевдоприсосками. Последние имеют ясно выраженные углубления в центральной части, в результате чего на тотальных препаратах они выглядят снабженными сильно выступающей передней и менее заметной задней губами. Медианная лопасть переднего конца тела занята ротовой присоской, имеющей 0,032 мм в продольном и 0,028 мм в поперечном диаметре. Ротовое отверстие субтерминальное; префаринкс едва заметен, а пищевод лишь немногим уступает длине фаринкса. Фаринкс овальной формы, 0,025 мм длины и 0,017 мм ширины. Кишечные ветви, постепенно расходясь, охватывают с боков орган Брандеса и простираются назад до уровня экскреторного пузыря.

Брюшная присоска слегка вытянута в поперечном направлении, ее размеры 0,034 × 0,036 мм. Центр брюшной присоски удален от переднего конца тела на 0,140 мм, что составляет 52,8% от общей длины тела метациркария. Непосредственно позади брюшной присоски, вплотную прилегающая к ней, располагается относительно крупный орган Брандеса, имеющий 0,063 мм длины и 0,063 мм ширины. Он снабжен хорошо выраженной продольной щелью, края которой имеют короткие боковые выступы.

Индивидуальная изменчивость метациркариев (по 20 экз.)

|                        | Размеры (в мм) |       |        |        |       |        |
|------------------------|----------------|-------|--------|--------|-------|--------|
|                        | Длина          |       |        | Ширина |       |        |
|                        | мин.           | макс. | средн. | мин.   | макс. | средн. |
| Тело . . . . .         | 0,260          | 0,280 | 0,266  | 0,123  | 0,140 | 0,134  |
| Ротовая присоска . . . | 0,030          | 0,035 | 0,032  | 0,026  | 0,031 | 0,029  |
| Брюшная присоска . . . | 0,030          | 0,034 | 0,031  | 0,033  | 0,037 | 0,035  |
| Орган Брандеса . . . . | 0,057          | 0,065 | 0,061  | 0,060  | 0,065 | 0,063  |

| Отношения                                | мин. | макс. | средн. |
|------------------------------------------|------|-------|--------|
| АВ тела к АВ органа Брандеса . . . . .   | 8,00 | 10,5  | 9,43   |
| АВ ротовой к АВ брюшной присоски . . .   | 0,77 | 1,03  | 0,86   |
| АВ органа Брандеса к АВ брюшной присоски | 3,21 | 3,90  | 3,48   |
| В к А тела (в %) . . . . .               | 46,5 | 54,0  | 50,4   |
| О к А тела (в %) . . . . .               | 52,8 | 56,4  | 53,8   |

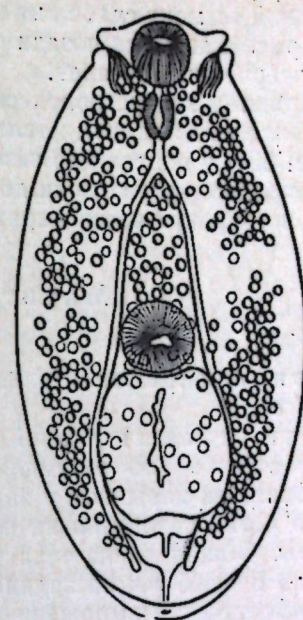


Рис. 3. Метацеркарий *Diplostomum gobiorum*, общий вид (оригинал)



Задний сегмент слабо выражен, его длина 0,015 мм. Зачатки половых желез располагаются позади органа Брандеса и не представляют собой четко очерченных органов.

Вторичная экскреторная система построена по диплостоматонидному типу. Число известковых телец колеблется от 264 до 462, составляя в среднем 337; у описанного экземпляра оно равно 334. Известковые тельца шаровидной формы; они довольно густо заполняют все тело метацеркария, не образуя четко выраженных полей.

### Марита *D. gobiorum*

(рис. 4)

Хозяин: экспериментально — домашняя утка (*Anas platyrhynchos domestica*).

Локализация: тонкий отдел кишечника.

Описание (по экземпляру, зафиксированному и окрашенному уксуснокислым кармином и заключенному в бальзам).

Тело четко разделено на передний листовидный и задний овальный сегменты. Общая длина тела 1,110 мм, из них 0,685 мм приходится на передний и 0,465 мм на задний сегменты. Задняя часть переднего сегмента имеет четко выраженную вентральную складку, которая прослеживается вперед до уровня брюшной присоски. Максимальная ширина переднего сегмента на уровне переднего края органа Брандеса и составляет 0,465 мм; наиболее широкой частью заднего сегмента является зона расположения семенников, где ширина его равна 0,395 мм.

Передний конец тела трехлопастной. Сильно выступающая медианная лопасть его занята субтерминально расположенной ротовой присоской, имеющей 0,065 мм в диаметре. По бокам от нее располагаются относительно некрупные псевдоприсоски, размер которых 0,045×0,025 мм. Они глубоко погружены в паренхиму передней части сегмента и соединяются с внешней средой хорошо выраженным протоком, открывающимся на уровне центра ротовой присоски. Префаринкс едва заметен; следующий за ним фаринкс имеет округлую форму, его длина 0,055 мм, ширина 0,045 мм. Пищевод короткий, 0,040 мм длины. Кишечные ветви прослеживаются только в передней части тела до уровня переднего края органа Брандеса.

Брюшная присоска занимает центральное положение в переднем сегменте. Ее центр удален от переднего конца на 0,375 мм, что составляет 54,9% от общей длины переднего сегмента. Она заметно крупнее ротовой присоски и имеет 0,072 мм в диаметре. Расположенный не-

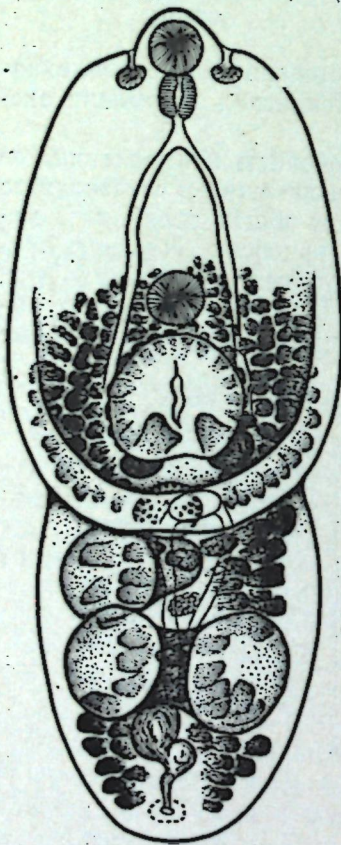


Рис. 4. Марита *Diplostomum gobiorum*, общий вид (оригинал)

посредственно позади брюшной присоски орган Брандеса почти округлой формы; его длина 0,180 мм, а ширина 0,190 мм. Медианная щель органа Брандеса выражена хорошо.

Большую часть заднего сегмента занимают семенники. Первый из них асимметричен, с недоразвитой левой лопастью; второй — двулопастной. Размеры семенников: переднего — 0,115×0,190 мм, заднего — 0,160×0,315 мм. Яичник занимает медианное положение и располагается непосредственно под задним краем вентральной складки переднего сегмента. Он заметно вытянут в поперечном направлении и имеет размеры 0,105×0,070 мм.

Желточники имеются в обоих сегментах приблизительно в равном количестве. В переднем сегменте основная масса желточных фолликулов сосредоточена в области органа Брандеса и вентральной складки. Передняя граница их проходит на уровне центра брюшной присоски, хотя отдельные фолликулы простираются вперед от этого центра на 0,085 мм. В заднем сегменте желточники сосредоточены в медианной части с вентральной стороны тела, а также в области недоразвитой лопасти переднего семенника и в виде двух латеральных скоплений в задней части сегмента от задней границы семенников до уровня полового отверстия.

Матка образует одну восходящую и одну нисходящую ветви. В матке одно яйцо размером 0,085×0,060 мм. Половая пора на дорзальной стороне в 0,060 мм от конца тела.

### К ВОПРОСУ О ВИДОВОЙ САМОСТОЯТЕЛЬНОСТИ *D. gobiorum*

При сравнении выращенных нами взрослых трематод из метацеркариев *D. gobiorum* с маритами ранее описанных видов рода *Diplostomum* мы не могли не обратить внимания на весьма большое сходство наших форм с маритами *D. vanelli* Yamaguti, 1935. Это сходство касается формы тела, ряда абсолютных и относительных размеров тела и органов, а также топографии последних (табл. 3).

Однако сравниваемые формы имеют и некоторые различия, из числа которых заслуживают внимания следующие.

1. У наших форм яичник занимает медианное положение и расположен на границе переднего и заднего сегментов большей частью под вентральной складкой переднего сегмента, в то время как у *D. vanelli* он заметно смещен вправо и удален на значительное расстояние от заднего края переднего сегмента.

2. У *D. vanelli* задний сегмент тела относительно более развит, чем у наших форм; если у первого вида длина заднего и переднего сегментов почти одинакова, то у наших трематод задний сегмент всегда значительно (в среднем в полтора раза) короче переднего.

Кроме того, *D. gobiorum* отличается от *D. vanelli* более мелкими размерами псевдоприсосок, семенников и яичника, относительно меньшими размерами органа Брандеса, а также хозяевами и распространением. В монографической сводке Комия (Komija, 1965) по метацеркариям трематод Японии, откуда описан *D. vanelli*, у бычковых и близких к ним в систематическом отношении рыб не зарегистрировано никаких метацеркариев рода *Diplostomum*, в которых можно было бы хотя бы предположительно признать метацеркариев *D. gobiorum*.

Признавая большое сходство в морфологии марит *D. gobiorum* и *D. vanelli*, мы в то же время не можем не признать и того факта, что морфологические критерии вида у марит рассматриваемой группы трематод разработаны еще крайне неудовлетворительно. Результатом этого является существование в литературе порой весьма противоречивых



## Индивидуальная изменчивость мариты (по 10 экз.)

|                             | Размеры (в мм) |       |        |        |       |        |
|-----------------------------|----------------|-------|--------|--------|-------|--------|
|                             | Длина          |       |        | Ширина |       |        |
|                             | мин.           | макс. | средн. | мин.   | макс. | средн. |
| Тело . . . . .              | 1,050          | 1,350 | 1,188  | —      | —     | —      |
| Передний сегмент . . . . .  | 0,645          | 0,860 | 0,719  | 0,405  | 0,475 | 0,443  |
| Задний сегмент . . . . .    | 0,405          | 0,535 | 0,469  | 0,335  | 0,445 | 0,396  |
| Ротовая присоска . . . . .  | 0,057          | 0,065 | 0,063  | 0,060  | 0,072 | 0,067  |
| Брюшная присоска . . . . .  | 0,065          | 0,085 | 0,074  | 0,070  | 0,085 | 0,075  |
| Орган Брандеса . . . . .    | 0,155          | 0,195 | 0,179  | 0,135  | 0,205 | 0,182  |
| Фаринкс . . . . .           | 0,052          | 0,060 | 0,056  | 0,045  | 0,055 | 0,050  |
| Псевдоприсоски . . . . .    | 0,040          | 0,050 | 0,045  | 0,025  | 0,040 | 0,028  |
| Яичник . . . . .            | 0,075          | 0,110 | 0,092  | 0,065  | 0,095 | 0,076  |
| Передний семенник . . . . . | 0,115          | 0,160 | 0,147  | 0,150  | 0,200 | 0,178  |
| Задний семенник . . . . .   | 0,125          | 0,190 | 0,166  | 0,255  | 0,325 | 0,296  |
| Яйца . . . . .              | 0,085          | 0,105 | 0,099  | 0,057  | 0,070 | 0,063  |

| Расстояние (в мм)                                       | мин.   | макс.  | средн. |
|---------------------------------------------------------|--------|--------|--------|
| от β брюшной присоски до α органа Брандеса . . . . .    | 0,005  | 0,030  | 0,013  |
| от γ брюшной присоски до α желточников . . . . .        | 0,020  | 0,085  | 0,062  |
| от β переднего сегмента до α 1 семенника . . . . .      | —0,025 | +0,025 | 0,003  |
| от β 2 семенника до заднего конца тела . . . . .        | 0,130  | 0,200  | 0,174  |
| от γ брюшной присоски до переднего конца тела . . . . . | 0,350  | 0,435  | 0,386  |

| Отношения                                                                                    | мин. | макс. | средн. |
|----------------------------------------------------------------------------------------------|------|-------|--------|
| А переднего к А заднего сегмента . . . . .                                                   | 1,34 | 1,75  | 1,54   |
| В переднего к В заднего сегмента . . . . .                                                   | 1,04 | 1,39  | 1,13   |
| АВ переднего к АВ заднего сегмента . . . . .                                                 | 1,51 | 2,22  | 1,79   |
| АВ ротовой к АВ брюшной присоски . . . . .                                                   | 0,60 | 0,87  | 0,76   |
| АВ органа Брандеса к АВ брюшной присоски . . . . .                                           | 3,85 | 7,30  | 5,91   |
| АВ переднего сегмента к АВ органа Брандеса . . . . .                                         | 7,60 | 15,6  | 10,0   |
| В к А переднего сегмента (в %) . . . . .                                                     | 50,7 | 69,0  | 60,2   |
| В к А заднего сегмента (в %) . . . . .                                                       | 67,5 | 96,9  | 85,1   |
| О к А переднего сегмента (в %) . . . . .                                                     | 47,4 | 58,0  | 53,3   |
| В переднего сегмента к В органа Брандеса . . . . .                                           | 2,10 | 3,45  | 2,45   |
| Расстояния от β переднего сегмента до первого семенника к А заднего сегмента (в %) . . . . . | —5,8 | +2,0  | —1,1   |
| Расстояния от β второго семенника до заднего конца тела к А заднего сегмента (в %) . . . . . | 28,7 | 43,0  | 36,7   |

точек зрения о видовой самостоятельности некоторых видов рода *Diplostomum*, когда дифференциальная диагностика их строилась на изучении морфологии только марит с учетом их индивидуальной изменчивости. Наглядным примером тому может служить *D. indistinctum* (Guberlet, 1923), видовую самостоятельность которого не признавали даже такие авторитеты, как Дюбуа (Dubois, 1953), Быховская-Павловская (1962) и ряд других авторов. Однако после того, как был изучен жизненный цикл этого вида и морфология его личиночных стадий (церкария и мета-

Таблица  
Сравнительная характеристика *D. vanelli* и *D. gobiorum* (размеры в мк)

| Признак                                                         | <i>D. vanelli</i> *         |                         | <i>D. gobiorum</i> ** |       |        |
|-----------------------------------------------------------------|-----------------------------|-------------------------|-----------------------|-------|--------|
|                                                                 | по Ямагути (Yamaguti, 1935) | по Дюбуа (Dubois, 1938) | наши данные           |       |        |
|                                                                 |                             |                         | мин.                  | макс. | средн. |
| А тела . . . . .                                                | —                           | 1200—1500               | 1050                  | 1350  | 1188   |
| Передний сегмент А . . . . .                                    | 680—800                     | 670—750                 | 645                   | 860   | 719    |
| В . . . . .                                                     | 450—650                     | 480—520                 | 405                   | 475   | 443    |
| Задний сегмент А . . . . .                                      | 530—800                     | 560—750                 | 405                   | 535   | 469    |
| В . . . . .                                                     | 320—470                     | 400—470                 | 235                   | 445   | 396    |
| Ротовая присоска А . . . . .                                    | 48—75                       | 55—62                   | 57                    | 65    | 63     |
| В . . . . .                                                     | 68—84                       | 62—79                   | 60                    | 72    | 67     |
| Брюшная присоска А . . . . .                                    | 72—108                      | 74—82                   | 65                    | 85    | 74     |
| В . . . . .                                                     | 72—108                      | 86—90                   | 70                    | 85    | 75     |
| Орган Брандеса А . . . . .                                      | 150—280                     | 220—280                 | 155                   | 195   | 179    |
| В . . . . .                                                     | 150—280                     | 220—280                 | 135                   | 205   | 182    |
| Фаринкс А . . . . .                                             | 54—66                       | 53—65                   | 52                    | 60    | 56     |
| В . . . . .                                                     | 42—54                       | 45—50                   | 45                    | 55    | 50     |
| Псевдоприсоски А . . . . .                                      | 90—102                      | 72—100                  | 40                    | 50    | 45     |
| В . . . . .                                                     | —                           | —                       | 25                    | 40    | 28     |
| Яичник А . . . . .                                              | 50—110                      | 7—105                   | 75                    | 110   | 92     |
| В . . . . .                                                     | 75—160                      | 125—140                 | 65                    | 95    | 76     |
| Передний семенник А . . . . .                                   | 110—180                     | 140—160                 | 115                   | 160   | 147    |
| В . . . . .                                                     | 200—330                     | 270—305                 | 150                   | 200   | 178    |
| Задний семенник А . . . . .                                     | 140—200                     | 140—160                 | 125                   | 190   | 166    |
| В . . . . .                                                     | 280—360                     | 315—360                 | 255                   | 325   | 296    |
| Яйца А . . . . .                                                | 93—108                      | 96—104                  | 85                    | 105   | 99     |
| В . . . . .                                                     | 54—60                       | 54—63                   | 57                    | 70    | 63     |
| Расстояние от β брюшной присоски до α органа Брандеса . . . . . | —                           | 0                       | 5                     | 30    | 13     |
| Отношение А заднего к А переднего сегмента . . . . .            | —                           | 0,83—1,0                | 0,57                  | 0,73  | 0,60   |
| Отношение В переднего сегмента к В органа Брандеса . . . . .    | —                           | 1,77—2,04               | 2,10                  | 3,45  | 2,45   |

\* Хозяева—*Vanellus vanellus*; распространение — Япония.

\*\* Хозяева — домашние утки; распространение — СССР (дельта Волги).

церкария) (Шигин, 1965а, 1965б, 1968а, 1968б), основания к объединению его с *D. spathaceum* (Rud., 1819) отпали, несмотря на большое сходство в морфологии марит этих двух видов.

Учитывая сказанное, мы считаем, что у нас пока нет достаточных оснований для идентификации *D. gobiorum* и *D. vanelli*, поэтому мы признаем суверенность каждого из них.

## ЛИТЕРАТУРА

- Быховская-Павловская И. Е. 1962. Трематоды птиц фауны СССР (эколого-географический обзор). М.—Л., Изд-во АН СССР.  
Шигин А. А. 1965а. Некоторые итоги изучения систематики метацеркарий рода *Diplostomum* — возбудителей диплостоматозов пресноводных рыб СССР.— Материалы к научн. конф. Всесоюзн. об-ва гельминтологов, ч. I.



- Шигин А. А. 1965б. О таксономическом значении вторичной экскреторной системы метацеркариев рода *Diplostomum*.— Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами.— Труды ГЕЛАН, 15.
- Шигин А. А. 1966. Некоторые вопросы методики изучения систематики возбудителей диплостоматозов рыб.— Симпозиум по паразитам и болезням рыб и водных беспозвоночных (1966 г.). Л., Изд-во «Наука».
- Шигин А. А. 1967. О видовом составе метацеркариев рода *Diplostomum* пресноводных рыб юга Европейской части СССР и некоторые вопросы их видовой диагностики.— Проблемы паразитологии. Киев, Изд-во «Наукова думка».
- Шигин А. А. 1968а. Систематический обзор метацеркариев рода *Diplostomum* — паразитов рыб дельты Волги и Рыбинского водохранилища.— Труды Астраханск. запов., вып. 11.
- Шигин А. А. 1968б. К познанию жизненного цикла и морфологии *Diplostomum indistinctum* (Trematoda: Diplostomatidae).— Труды ГЕЛАН, 19.
- Dubois G. 1938. Monographie des *Strigeida* (Trematoda).— Mém. Soc. neuchât. sci. natur., 6.
- Dubois G. 1953. Liste systematique des *Strigeida*, complement de la monographie.— Mém. Soc. Neuchât. Sci. Natur., 8, 2.
- Komija 1965. Metacercariae in Japan and adjacent territories. Tokio.
- Yamaguti S. 1935. Studies on the helminth fauna of Japan. Pt. 5. Trematodes of birds. P. III.— Japan. J. Zool., 6, 4.

Н. П. ШИХОБАЛОВА, Л. С. ПАРУЖИНСКАЯ

## ИЗМЕНЕНИЕ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ВЛАСОГЛАВОВ *TRICHOCEPHALUS MURIS* В РЕЗУЛЬТАТЕ ОБЛУЧЕНИЯ ЯИЦ В РЯДЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ ПОКОЛЕНИЙ

Предыдущими исследованиями отдаленного воздействия ионизирующего облучения на гельминтов на примере яиц аскаридий (*Ascaridia galli*) и власоглавов (*Trichocephalus muris*) было установлено, что однократное облучение подавляет развитие гельминтов в ряде последовательных поколений, причем воздействие на аскаридий оказывается более выраженным (Шихобалова, Паружинская, 1968а, б).

На яйцах аскаридий было показано также, что радиочувствительность повышается в результате облучения яиц в ряде последовательных поколений (Шихобалова, Паружинская, 1968а, б).

Поскольку ранее нами было показано (Шихобалова, Паружинская, 1960, 1961), что радиочувствительность яиц власоглавов характеризуется некоторыми особенностями по сравнению с яйцами аскаридий, мы сочли целесообразным проверить, насколько изменяется радиочувствительность яиц власоглавов в результате облучения в ряде последовательных поколений.

### МЕТОДИКА РАБОТЫ

Яйца власоглавов выделялись из фекалий мышей (по методу Фюллеборна), хорошо отмывались водой. Облучение яиц, помещенных в небольшие чашечки из плексигласа под слоем воды около 2 мм, производилось от аппарата РУП-200 без фильтра, мощность дозы в отдельных сеансах была от 505 до 2020 р в минуту, напряжение трубки 190 кВ при токе 15 мА. Дозиметрия производилась химическим ферросульфатным методом непосредственно в месте поглощения облучаемого объекта (в рентгенах)<sup>1</sup>.

Наблюдения за развитием яиц, содержащихся в 1%-ном растворе НСІ при 26°, производились каждые три дня. Просматривалось по 200 яиц. Инвазионными считались яйца с подвижными личинками, имеющими стилет на головном конце. При заражении мышам вводилось по 200 инвазионных яиц непосредственно в пищевод при помощи металлического тонкого зонда с утолщением на конце. Средний вес мышей при заражении был 15—18 г.

Вскрывались мыши по 5 экз. на 20-й день и по 10 экз. на 55—60-е дни. Вскрытие мышей на 20-й день производилось с целью выявления инвазионной способности личинок и возможности прохождения первых этапов постэмбрионального развития, а через 55—60 дней после заражения для установления числа власоглавов, достигающих половозрелого состояния, и соотношения между самками и самцами. Кроме эксперимен-

<sup>1</sup> В работах, опубликованных до 1969 г., дозиметрия производилась ионизационным методом с пересчетом по закону обратных квадратов.



тальных мышей, под наблюдением было три группы контрольных. Опыты проводили с пятью повторностями.

Экспериментальными мы именуем мышей (или культуры полученных от них яиц власоглавок), зараженных личинками, развившимися из яиц, облучавшихся в ряде поколений. Первая контрольная группа ( $K_1$ ) мышей получала необлученные личинки, вторая контрольная ( $K_2$ ) и третья контрольная ( $K_3$ ) группы мышей получали яйца, облученные только во втором или третьем поколениях (одновременно с экспериментальными).

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Результаты наблюдений за эмбриональным развитием яиц власоглавок, полученных от экспериментальных и контрольных мышей, представлены в табл. 1.

Таблица 1

Изменения в эмбриональном развитии яиц власоглавок, облученных (дозой 20 000 p) в одном, двух и трех последовательных поколениях

| Группа | I поколение              |                                               |                          | II поколение                                  |                          | III поколение                                 |  |
|--------|--------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------|-----------------------------------------------|--------------------------|-----------------------------------------------|--|
|        | облучение дозой 20 000 p | яйца, развившиеся до инвазионной стадии (в %) | облучение дозой 20 000 p | яйца, развившиеся до инвазионной стадии (в %) | облучение дозой 20 000 p | яйца, развившиеся до инвазионной стадии (в %) |  |
| Э      | +                        | 32,1                                          | +                        | 7,1                                           | +                        | 5,7                                           |  |
| $K_1$  | —                        | 76,2                                          | —                        | 79,9                                          | —                        | 77,9                                          |  |
| $K_2$  | —                        | —                                             | +                        | 26,4                                          | —                        | —                                             |  |
| $K_3$  | —                        | —                                             | —                        | —                                             | +                        | 26,7                                          |  |

Непосредственно после первого облучения в экспериментальных культурах развилось до инвазионной стадии в среднем 32,1% яиц (31; 34,2; 43; 26; 26,5% в отдельных опытах). В контрольных культурах ( $K_1$ ), не подвергавшихся облучению, инвазионной стадии достигло в среднем 76,2% яиц (93,5; 68; 75; 64; 70,5% по отдельным опытам).

В третьем поколении в экспериментальных культурах яйца достигли инвазионной стадии в среднем в 5,7% (5 и 6,5% по отдельным опытам). В соответствующих контрольных культурах, необлучавшихся, завершили эмбриональное развитие в среднем 77,9% яиц (70,5 и 85% по отдельным опытам), а в соответствующих контрольных ( $K_3$ ), облучавшихся в одном поколении — 26,7% (26,5 и 27% по отдельным опытам).

В итоге можно видеть, что по отношению к яйцам  $K_1$ , не подвергавшимся облучению, после облучения в первом поколении до инвазионной стадии развились 42,6% яиц, после облучения во втором — 8,8 и после облучения в третьем — 7,3%.

Во втором поколении по отношению к  $K_2$  — культуре, подвергавшейся соответствующему облучению однократно, до инвазионной стадии в экспериментальной культуре развились 26,8% яиц и в третьем поколении — 21,3%.

Проведенные опыты показали, что радиочувствительность яиц власоглавок в результате облучения в ряде последовательных поколений заметно повышается.

Результаты наблюдений за постэмбриональным развитием власоглавок приведены в табл. 2.

Таблица 2

Изменения в постэмбриональном развитии власоглавок после облучения яиц в ряде последовательных поколений

| Группа                   | I поколение (облучено власоглавок) |          |       |               | Облуче-<br>ние | II поколение (облучено власоглавок) |          |       |               | Облуче-<br>ние | III поколение (облучено власоглавок) |          |       |               |       |
|--------------------------|------------------------------------|----------|-------|---------------|----------------|-------------------------------------|----------|-------|---------------|----------------|--------------------------------------|----------|-------|---------------|-------|
|                          | всего                              | самка    | самец | самка : самец |                | всего                               | самка    | самец | самка : самец |                | всего                                | самка    | самец | самка : самец |       |
|                          |                                    |          |       |               |                |                                     |          |       |               |                |                                      |          |       |               |       |
| Вскрытие на 20-й день    |                                    |          |       |               |                |                                     |          |       |               |                |                                      |          |       |               |       |
| Э                        | +                                  | 26,5±3   |       |               | +              | 7,6±1,1                             |          |       | +             | 3±0,9          |                                      |          |       |               |       |
| K <sub>1</sub>           | —                                  | 53±4,5   |       |               | —              | 52,7±3,6                            |          |       | —             | 64,4±4         |                                      |          |       |               |       |
| K <sub>2</sub>           | —                                  |          |       |               | —              | 21,7±5,1                            |          |       | —             | 25,4±4,4       |                                      |          |       |               |       |
| K <sub>3</sub>           | —                                  |          |       |               | —              |                                     |          |       | +             |                |                                      |          |       |               |       |
| Вскрытие на 55—60-й день |                                    |          |       |               |                |                                     |          |       |               |                |                                      |          |       |               |       |
| Э                        | +                                  | 10,9±1,6 | 4,9   | 6,0           | 0,7:1          | +                                   | 6,6±0,8  | 3,5   | 3,1           | 1:1            | +                                    | 1,4±0,3  | 1,1   | 0,3           | 3,7:1 |
| K <sub>1</sub>           | —                                  | 19,8±2,2 | 9,2   | 10,6          | 0,8:1          | —                                   | 25±2,8   | 10,5  | 14,5          | 0,7:1          | —                                    | 25±4,5   | 12    | 13            | 0,9:1 |
| K <sub>2</sub>           | —                                  |          |       |               |                | —                                   | 12,4±1,6 | 6,2   | 6,2           | 1:1            | —                                    | 15,4±2,3 | 8,2   | 7,2           | 1,1:1 |
| K <sub>3</sub>           | —                                  |          |       |               |                | —                                   |          |       |               |                | +                                    |          |       |               |       |

Примечание. В таблице приведены результаты по четырем опытам для второго поколения и по двум для третьего поколения. + — культура облучалась дозой в 20 000 p; — — культура не облучалась.



У мышей экспериментальной группы в первом поколении после облучения яиц юных власоглавов (на 20-й день) оказалось приблизительно в два раза меньше, чем у мышей  $K_1$  группы.

Во втором поколении власоглавы у экспериментальных мышей в среднем было по  $7,6 \pm 1,1$ , т. е. в 7 раз меньше, чем у мышей группы  $K_1$  и в 3 раза меньше, чем у мышей  $K_2$ .

В третьем поколении в экспериментальной группе было всего только по  $3 \pm 0,9$  экз., т. е. приблизительно в 20 раз меньше, чем у мышей группы  $K_1$  и в 8 раз меньше, чем в группе  $K_3$ . Тем самым из яиц, облучавшихся в ряде поколений к 20-му дню, развивается значительно меньшее число власоглавов, чем из яиц, подвергавшихся облучению в одном поколении.

Число взрослых паразитов, обнаруженных на 55—60-й день у мышей экспериментальных групп, тоже оказалось меньшим, чем у соответствующих контрольных. У экспериментальных мышей в первом поколении в среднем было по  $10,9 \pm 1,6$  экз., т. е. почти в 2 раза меньше, чем у мышей группы  $K_1$ .

Во втором поколении у экспериментальных мышей оказалось в среднем по  $6,6 \pm 0,8$  экз., т. е. в 2 раза меньше, чем у мышей группы  $K_2$ , получавших яйца, облученные в одном поколении, и в 4,5 раза меньше, чем у мышей  $K_1$ , получавших необлученные яйца.

В третьем поколении у экспериментальных мышей в среднем было по  $1,4 \pm 0,3$  паразита на мышь, т. е. в 20 раз меньше, чем у  $K_1$ , и в 10 с лишним раз меньше, чем у мышей  $K_3$ , получавших яйца, облученные в одном поколении.

Тем самым у экспериментальных мышей, получавших яйца власоглавы, облучавшихся в двух поколениях, и на 20-й день и на 55—60-й день оказалось значительно меньше паразитов, чем у мышей, получавших яйца, облучавшиеся только в одном поколении.

Подытоживая, можно отметить, что в результате облучения в ряде поколений яиц власоглавы (не приступивших к дроблению) радиочувствительность их заметно повышается.

Повышение радиочувствительности наблюдается как в процессе их эмбрионального, так и постэмбрионального развития.

Более резкое повышение радиочувствительности самцов по сравнению с радиочувствительностью самок власоглавы нами практически отмечалось только в третьем поколении. Этим власоглавы заметно отличаются от аскаридий, поскольку ранее нами было показано, что облучение яиц аскаридий уже и в первом поколении оказывает значительно более резкое воздействие на самцов, чем на самок.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1960. Изучение действия ионизирующей радиации (лучи Рентгена) на яйца власоглавы (*Trichocephalus muris* Schrank, 1788). — Труды ГЕЛАН СССР, 10.
- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1961. Изучение радиочувствительности яиц власоглавы, облученных на стадии инвазионной личинки. — Труды ГЕЛАН СССР, 11.
- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1968а. Изменения радиочувствительности яиц аскаридий при облучении в ряде последовательных поколений. — В сб. «Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними». Изд-во «Наука».
- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1968б. Изучение отдаленного влияния ионизирующего облучения на развитие гельминтов (на примере *Ascaridia galli* и *Trichocephalus muris*) — Труды ГЕЛАН СССР, 19.

О. А. ШИШОВА-КАСАТОЧКИНА, А. В. ПАВЛОВ

#### К ВОПРОСУ О ПРИЧИНАХ РЕЗИСТЕНТНОСТИ ГЕЛЬМИНТОВ ПО ОТНОШЕНИЮ К ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИМ ФЕРМЕНТАМ КИШЕЧНИКА ХОЗЯИНА

Общебиологическая проблема о стабильности слизистой кишечника, его микрофлоры, ряда секретов и ферментов по отношению к собственным протеиназам включает в себя также вопрос о резистентности гельминтов к протеолитическим ферментам хозяина. Этот вопрос с целью объяснить причинность описываемого явления рассматривается с различных точек зрения. В связи с этим в настоящее время признается наличие двух независимых друг от друга факторов, определяющих устойчивость гельминтов по отношению к ферментам хозяина.

Некоторые исследователи (Скрябин, Шульц, 1940; Weinland, 1903; Mendel, Blood, 1910; Sang, 1938; Collier, 1941; Green, 1957; Peanasky, Laskowski, 1960; Rhodes, Marsh, Keiley, 1963; Rola, Pudles, 1966, и др.) считают, что белки тканей гельминтов не перевариваются под действием кишечных энзимов благодаря продуцированию и выделению ими на наружную поверхность тела ингибиторов трипсина и химотрипсина. Другие (Flury, 1912; Monne, 1955; Fairbairn, 1957; Novelli, 1961) признают наличие иного фактора, связанного с химическими особенностями строения кутикулы гельминтов.

Нам представляется, что устойчивость гельминтов обуславливается не только наличием названных выше факторов, взятых в отдельности, но совокупностью их, а также наличием ряда других не менее сложных и важных. К числу их, на наш взгляд, прежде всего следует отнести особенности химической природы и состояние белковой молекулы и, в первую очередь, ее устойчивость в различных состояниях по отношению к протеолитическим ферментам. Кроме того, на устойчивость гельминтов к протеиназам оказывает, по-видимому, влияние специфичность протеолитических ферментов и наличие слизистых веществ типа муцина.

Придавая первостепенное значение химической природе и состоянию белковой молекулы нам кажется небезынтересно рассмотреть вопрос об лтакуемости нативных и денатурированных белков протеолитическими ферментами желудочно-кишечного тракта животных.

Известно, что большинство глобулярных белков в нативном состоянии устойчивы к действию протеолитических ферментов. Например, нативный альбумин, глобулин и другие белки практически не расщепляются трипсином, но они легко гидролизуются лишь только после денатурации различными физическими и химическими агентами: температура, ультразвук, кислоты, мочевины и др. (Гауровиц, 1965). Каков же механизм денатурации? Согласно теории, предложенной Ву (Wu, 1931), денатурация сводится к изменению положения пептидных цепей в белковой молекуле, обусловленному разрывом слабых связей между пептидными цепями, т. е. изменению конформации цепи под действием денатурирующих агентов. В молекулах большинства глобулярных белков







желудочно-кишечного тракта животных (Черников, Евтихина, 1964). По своему действию на синтетические субстраты катепсины подобны пепсину, трипсину и химотрипсину, но отличаются от них оптимумом pH, который находится в пределах 3—5 и тем, что активность катепсинов (В и С) повышается в присутствии сульфгидрильных групп. Это положение в равной степени относится и к папаину. Известно, что присутствующие в кутикуле нематод сульфгидрильные группы (Carbanell, Aritz, 1960) активируют действие на кутикулу папаина и, наоборот, не переваривают оболочек яиц гельминтов, поскольку они не содержат сульфгидрильных групп (Ammon, Debusman — Morgenroth, 1953; Madhavi, 1966). Активация действия папаина сульфгидрильными группами субстрата возможна, поскольку связь фермента с субстратом осуществляется главным образом с помощью электростатических сил взаимодействия, и атакуемая связь ориентируется так, что образуется промежуточный продукт присоединения к SH-группе (Одзава Кэнти, 1960; Уэбб, 1966; Smith, Light, Kimmell, 1962; Smith, Kimmell, 1955). Сульфгидрильная группа папаина обладает высокой реакционной способностью (с кинетической точки зрения) и находится на более высоком энергетическом уровне (с точки зрения термодинамики). Активация папаина возможна и в цисте в начальной и равновесной стадиях при гидролизе специфического субстрата. Она связана с конформационными изменениями активного центра фермента (Ebata, Tsunoda, Yasunobu, 1966; Polgar, Bender, 1966). Ингибиторами папаина являются вещества, способные блокировать SH-группы (Moriwaga, Monna, Akabori, 1965; Van Euk, 1966).

Таким образом, не менее важным моментом, как нам представляется, позволяющим объяснить резистентность белков тела гельминтов по отношению к протеолитическим ферментам, является специфичность действия этих ферментов и строение их активных центров. Специфичность ферментов — суть сложный химический процесс, связанный с механизмом биохимической адаптации.

Приспособительные реакции организма к условиям среды обусловлены в первую очередь адаптацией ферментативных систем данного организма, вызывающих изменение функции белка и динамичность процессов его обмена, а также изменение устойчивости связей между составными частями белковой молекулы. Изменение активности различных ферментативных систем является предпосылкой для биохимической адаптации. Известно, что ферменты желудочно-кишечного тракта и некоторых паренхиматозных органов животных участвуют в процессах специфического приспособления к характеру питания, температуре, гипоксическим состояниям, воздействию токсических факторов малой интенсивности и к различным физиологическим состояниям. Усложнение процесса биохимической адаптации находится в зависимости от эволюционного развития организма, и у более организованных животных в его регуляцию включаются также и нейрогуморальные механизмы.

Резистентность кутикулы гельминтов можно рассматривать как естественно сложившуюся в процессе эволюции адаптацию структурных состояний белка к различным факторам среды, в частности к протеолитическим ферментам желудочно-кишечного тракта.

Тем не менее определенную роль в резистентности белков слизистой кишечника и кутикулы гельминтов могут играть «локальные» механизмы: выделение ингибиторов протеолитических ферментов и слизистых веществ типа муцина.

Ингибиторы протеолитических ферментов имеют широкое распространение как в животном, так и растительном мире. У гельминтов ингибиторы протеолитических ферментов на поверхности кутикулы (антитрипсин и антипепсин) впервые обнаружены Вейнландом (Weinland, 1903). Этим фактом указанный автор объяснил устойчивость живых кишечных гельминтов по отношению к протеолитическим ферментам желудочно-кишечного тракта.

Автор наблюдал, что мертвые гельминты перевариваются протеолитическими ферментами. Это указывает на атакуемость белков кутикулы только после потери их нативных свойств. Данные, полученные Вейнландом, подтверждены рядом исследователей (Mendel, Blood, 1910; Sang, 1938; Collier, 1941). Тем не менее Колье (Collier, 1941) установил, что экстракт из тела аскарид (а не поверхность) является мощным ингибитором трипсина; на пепсин и папаин этот экстракт как ингибитор не действовал. Показано, что ингибитор трипсина является термостабильным полипептидом, образующим с трипсином легко диссоциирующий комплекс. В настоящее время ингибиторы протеолитических ферментов у гельминтов широко изучаются. Они выделены из покровных тканей, кишечника, яичников, полостной жидкости *Ascaris suum*, *A. lumbricoides* и других гельминтов. Исследован белковый состав фракций ингибиторов, активных в отношении антитрипсического действия. Определен молекулярный вес ингибитора трипсина, полученного из покровных тканей (4650) и из полостной жидкости (7100) гельминтов. Описаны также два различных ингибитора химотрипсина, имеющие различный молекулярный вес и оптимум pH для их действия (Green, 1957; Peanasky, Laskowski, 1960; Rhodes, March, Kelley, 1963; Rola, Pudles, 1966).

В настоящее время можно считать установленным, что ингибиторы трипсина и химотрипсина покровных тканей и полостной жидкости гельминтов различаются по своим физико-химическим свойствам и несомненно играют определенную физиологическую роль. Остается недоказанным монопольность ингибиторов как фактора, определяющего устойчивость гельминтов по отношению к переваривающему действию ферментов хозяина. К тому же ингибиторы протеолитических ферментов обнаружены в пищеварительном тракте гельминтов. Какова же физиологическая роль ингибиторов вообще и ингибиторов кишечника гельминтов в частности? Известно, например, что поджелудочная железа млекопитающих секретирует протеолитические ферменты в неактивной форме (трипсиноген и химотрипсиноген), связанные с соответствующим ингибитором. Ингибитор трипсина является полипептидом, который в стехиометрических соотношениях связывается с ферментом и экранирует его действующую группу. В кишечнике трипсиноген превращается в трипсин под действием энтеропептидазы (энтерокиназы), которая катализирует разрыв одной пептидной связи в молекуле трипсиногена с отщеплением ингибитора. По всей вероятности, собственные протеолитические ферменты у гельминтов также выделяются в неактивной форме, и роль ингибиторов не исчерпывается предохранением их белковой поверхности от действия протенназ хозяина.

Если предположить, что белковая поверхность гельминтов не переваривается благодаря наличию ингибиторов протенназ, то каким же образом можно представить себе осуществление имеющего место у многих гельминтов внекишечного пищеварения, когда собственные протенназы гельминтов выделяются ими на поверхность тела или в окружающую их среду? Наличие активных ингибиторов, выделяемых на поверхность гельминтов, естественно, должно тормозить (если не



исключать) переваривание и утилизацию белков среды. Но хорошо известно, что у цестод, некоторых трематод и их личинок, которым свойственно поверхностное пищеварение, наблюдается расщепление и активное поглощение белка (Timms, Bueding, 1959; Lumsden, 1966; Gazzinelli, Romalho-Pinto, Pellegrino, 1966). Известно также, что нематоды, имеющие весьма активные гидролитические ферменты и денатурирующие белки системы, обладают способностью к расщеплению и поглощению белков среды (Rogers, 1941; Nimmo-Smith, Keeling, 1960; M. N. Smith, 1963; M. N. Smith, Morrison, 1963; Lee, 1965). Это обстоятельство дает основание предполагать, что выделяемый гельминтами на поверхность тела ингибитор протеолитических ферментов не обладает значительной активностью, способной обеспечить полную резистентность гельминтов к протеолизу.

Таким образом, ингибиторы протеолитических ферментов, выделяемые гельминтами на поверхность тела, безусловно способствуют предохранению кутикулы от действия на нее протенназ, но удельный вес этого фактора по сравнению с другими не представляется нам значительным.

Выше уже отмечалось, что определенная роль в защите слизистых желудочно-кишечного тракта от разрушительного действия протеолитических ферментов принадлежит веществам типа муцина, которые выделяются особыми клетками слизистой. Это положение, вероятно, имеет какое-то отношение и к гельминтам, поскольку известно, что поверхность их тела покрыта тонким слоем слизи.

Муцин относится к группе мукопротеидов и представляет собой сложный белок, обладающий значительной вязкостью. Наряду с муцином к веществам, образующим слизь, относятся свободные мукополисахариды (гиалуроновая, хондроитиновая кислоты и др.). Мукопротеиды, содержащие большое количество, главным образом кислых полисахаридов, называются мукоидами или муцинами. Муцины широко распространены в природе, и роль их значительно больше, чем предохранение слизистых от повреждения.

Специфические вещества мукоидной природы содержатся в небольших количествах в эритроцитах, различных секретах и тканях животного организма. Полученные мукоиды из тканей животного обладают серологической специфичностью. Мукоиды играют роль в формировании группоспецифических и иммунных свойств организма (Бычков, 1957). Неспецифические муцины, не обладающие группоспецифическими свойствами, встречаются в ощутимых количествах в выделениях слизистых оболочек, в основном в веществе опорных тканей, в стекловидном теле, яичном белке и т. д.

Необходимо отметить, что мукопротеиды, например тонкого кишечника млекопитающих, составляют очень небольшой процент ко всем слизеподобным веществам, выделяемым слизистыми оболочками. Давно известен факт присутствия в кишечном соке двух частей: жидкой и «плотной». Последнюю называли «слизистыми комочками» или просто слизью. После работ Н. П. Шеповальникова (1899) и особенно Г. К. Шлыгина (1950, цит. по Шлыгину, 1967) стало очевидным, что «плотная» часть кишечного секрета играет важную роль в процессе отделения ферментов слизистой оболочки кишечника. Оказалось, что кишечные ферменты (энтерокиназа, фосфатаза, сахараза, пептидазы, липаза и др.) сосредоточены в «плотной» части кишечного секрета, представляющей собой в основном отторгнутые от слизистой оболочки железистые клетки и их обломки. Истинная слизь, т. е. секрет бокаловидных желез, содержится в слизистых комочках в сравнительно малом коли-

честве (Шлыгин, 1967). Слизистая оболочка тонкого кишечника продуцирует многие физиологические ценные вещества, среди которых первое место в их числе занимают специфические ферменты (вырабатываемые в высоких концентрациях). Наряду с другими веществами в кишечном секрете присутствуют различные неферментативные белки клеток, специфические и неспецифические мукоиды, некоторые гормоны, фосфолипиды, нейтральные жиры и т. д.

Секреты и слизь, вырабатываемые органами пищеварения, помимо своей основной функции — превращения пищи в усвояемую форму, могут выполнять функцию защиты от вредных воздействий внешней среды. Очевидно, в процессе эволюции организма выработались различные неспецифические и специфические механизмы защиты. Можно полагать, что в этой системе мукополисахариды и мукопротеиды являются компонентами физиологических приспособлений, осуществляющих защитные функции. Неспецифическая защита, возможно, обеспечивается действием кислых мукоидов. Нейтральные же мукоиды, к которым относятся и специфические мукоиды, играют роль в осуществлении специфической защиты.

Таким образом, понятие «слизистые вещества» весьма широкое и не исчерпывается содержанием только муцина, роль же их также нельзя свести исключительно к предохранению слизистой от переваривания протеолитическими ферментами.

Слизистым выделениям (особенно на кутикуле) нематод вряд ли можно приписывать высокую ферментативную активность. Нерастворимость некоторых структурных белков (например, кутикула гельминтов) может создать впечатление, что они являются инертными веществами, выполняющими только пассивные, защитные функции. Однако важная активная роль принадлежит белкам, образующим мембранные поверхности с присущим им метаболизмом. Имеются литературные данные, свидетельствующие о том, что поверхность проглотид цестод, покрытая микровиллями, аналогична кишечному эпителию высших животных (Тимофеев, 1966; Read, Rothman, Simmons, 1963; Beguin, 1966; J. D. Smyth, 1969). Поглощение пищевых веществ реализуется через кутикулярную поверхность. Эта поверхность весьма активна в физиологическом отношении и продуцирует определенное количество энзимов. Ряд ферментов, выделяемых поверхностью тела цестод, обнаружен в ощутимых количествах (Erasmus, 1957; Lewert, Lee, 1957; Lee, Rothman, Senturia, 1963; Lee, 1965; Arme, 1966; Fripp, 1966; Rothman, 1966).

Происхождение их можно уподобить образованию «плотной части» кишечного секрета хозяина. Присутствие ферментов в кутикуле цестод указывает на их активную роль в процессах метаболизма и транспорта пищевых веществ.

Можно полагать, что гельминты также выделяют специфические мукоиды, которые вместе с неспецифическими мукопротеидами, входящими в состав секретов, соприкасаясь с внешней средой, защищают организм от вредных воздействий.

Определенная роль в обмене веществ, проницаемости и сохранности структуры гельминтов принадлежит мукопротеидам. Глюкопротеиды найдены в составе кутикулы аскариды еще Читвудом (Chitwood, 1936; Chitwood B., Chitwood H., 1950). На поверхности ряда нематод и трематод обнаружены свободные мукополисахариды, а также ферменты, расщепляющие их (Kozar, Karpiak, 1965; Frandsen, 1966).

Определенное значение в процессе проникновения гельминтов в организм хозяина отводится ферменту — гиалуронидазе. Большинство



личинки нематод проникает в ткани хозяина благодаря присутствию ферментов, расщепляющих мукополисахариды (Lewert, Lee, 1957). Некоторые личинки нематод и трематод обладают ферментом гиалуронидазой и мукополисахаридазой (Гинецинская, 1950; Полякова, 1959; Полякова, Созанов, 1965; Levine, Garzoli, Kuntz, Killough, 1948; Evans, 1953; Lincicome, 1953; Kozar, Karpiak, 1965). Вероятно и взрослые формы нематод, живущие в слизистой и тканях, имеют фермент гиалуронидазу (Nimmo-Smith, Keeling, 1960).

Из вышесказанного вытекает, что роль мукополисахаридов и мукопротеидов, к которым относится и муцин, достаточно широка.

Учитывая небольшое количество муцина, выделяемое на поверхность гельминтов, а также возможность выделения в составе слизи не только ряда ферментов, но и других биологически активных веществ, можно сделать заключение о том, что в отношении предохранения поверхности от действия протеолитических ферментов выделение слизистых веществ не является единственным надежным средством. Поскольку гиалуронидаза, выделяемая на поверхности гельминтов, значительно снижает вязкость муцина, последний лишается свойства, способствующего предохранению тела гельминта от протеолиза.

Таким образом, можно считать, что имеется ряд факторов, обуславливающих устойчивость гельминтов к протеиназам кишечника хозяина. К их числу следует отнести такие факторы, как выделение гельминтами ингибиторов ферментов, химические особенности строения кутикулы, структура и состояние белковой молекулы покровных тканей гельминтов, специфичность ферментов и наличие на их поверхности слизистых веществ типа муцина. Только совокупность всех этих факторов, на наш взгляд, может играть решающую роль в определении устойчивости гельминтов к протеиназам. Но удельный вес каждого из факторов неодинаков. По-видимому, наибольшее значение в данном случае имеют структура и состояние белковой молекулы, определяющие атакуемость протеиназами наружных покровов гельминтов и специфичность ферментативного действия.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бычков С. М., 1957. Специфические мукоиды организма человека и животных.— Успехи совр. биол., 44, вып. 1 (4).  
 Гауровиц Ф. 1965. Химия и функция белков. Изд-во «Мир».  
 Гинецинская Т. А. 1950. Новые данные о механизме проникновения и миграции церкарий в тканях хозяина.— Докл. АН СССР, 72.  
 Диксон М., Уэбб Э. 1961. Ферменты. М., ИЛ.  
 Казакова О. В., Орехович В. Н., Шпикитер В. О. 1958. О природе связей, расщепляемых коллагеназой.— Докл. АН СССР, 122, № 4.  
 Полякова О. И. 1959. Гиалуронидаза или «фактор проникновения» у *Dictyocaulus filaria*.— Helminthologia, t. 1 (1—4). Bratislava.  
 Полякова О. И., Созанов А. М. 1965. Гиалуронидаза, как средство проникновения мигрирующих *Fasciola hepatica* в промежуточного хозяина.— Материалы научн. конф. Всесоюз. об-ва. гельминтологов, ч. 1.  
 Скрыбин К. И., Шульц Р. С. 1940. Основы общей гельминтологии. М., «Сельхозгиз».  
 Тимофеев В. А. 1966. Строение и функция кутикулы и субкутикулярных клеток некоторых цестод.— Автореф. канд. дисс. Л.  
 Уэбб Э. 1966. Ингибиторы ферментов и метаболизма. М., Изд-во «Мир».  
 Черников М. П. 1959. Механизм действия протеиназ.— В сб. «Актуальные вопросы современной биохимии», 1.  
 Черников М. П., Евтихина З. Ф. 1964. Протеиназы животных тканей.— Усп. совр. биол., 57, вып. 1.  
 Шеповальников Н. П. 1899. Физиология кишечного сока.— Дисс. СПб.  
 Шлыгин Г. К. 1967. Ферменты кишечника в норме и патологии. М., Изд-во «Медицина».

- Ammon K., Debusmann-Morgenroth M. 1953. Beitrage zur Frage: Werden Nematoden einer von aktiviertem Papain angegriffen.— Med. Monatschr., 7, 11.  
 Anya A. O. 1966. Localisation of ribonucleic acid in the cuticle of nematodes.— Nature (Engl.), 209, 5025.  
 Arme C. 1966. Histochemical and biochemical studies on some enzymes of *Ligula intestinalis*.— J. Parasitol., 52, 1.  
 Béguin F. 1966. Etude au microscope électronique de la cuticule et de ses structures associées chez quelques cestodes.— Z. Zellforsch., 72, 1.  
 Carbonell L. M., Apitz R. C. 1960. Sulfhydryl and Disulfide Groups in the Cuticle of *Ascaris lumbricoides* var *suis*.— Exptl. Parasitol., 10.  
 Chitwood B. G. 1936. Observations on the chemical nature of cuticle of *Ascaris lumbricoides* var *suis*.— Proc. Helm. Soc. Wash., 3.  
 Chitwood B., Chitwood M. 1950. In introduction to nematology. Baltimore.  
 Clegg J. A. 1965. Secretion of lipoprotein by Mehlis gland in *Fasciola hepatica*.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 118, 24.  
 Clegg J. A., Morgan J. 1966. The lipid composition of the lipoprotein membranes on the egg-shell of *Fasciola hepatica*.— Compar. Bioch. Physiol., 18, 3.  
 Cohen S., Holloway R. S., Matthews C., McFarlan A. S. 1956. Distribution and Elimination of  $J^{131}$  and  $C^{14}$ —labelled plasma Proteins in the Rabbit.— Bioch. J., 62.  
 Collier H. B. 1941. A trypsin-inhibiting fraction of ascaris.— Canad. J. Res., 19, sect. B, 4.  
 Ebata M., Tsunoda J., Yasunobu K. T. 1966. Changes in the conformation of chymopapain during the activation process.— Bioch. Biophys. Res. Commun., 22, 5.  
 Erasmus D. A. 1957. Phosphatase systems of cestodes. I. *Taenia pyiformis*.— Parasitol., 47.  
 Evans A. S. 1953. Quantitative demonstration of hyaluronidase activity in cercariae of *Schistosoma mansoni* by the streptococcal decapsulation test.— Exptl. Parasitol., 2, 4.  
 Fairbairn D. 1957. The biochemistry of *Ascaris*.— Exptl. Parasitol., 6, 5.  
 Fairbairn D. 1960. The physiology and biochemistry of nematodes. Chapter 30; In Nematology. The University of North Carolina Press.  
 Flury P. 1912. Zur Chemie und Toxikologie der Ascariden.— Arch. Exptl. Pathol. Pharmacol., 67.  
 Frandsen J. C. 1966. The occurrence of some carbohydrates and collagen in *Obeliscoides cuniculi* (Grayll, 1923) a nematode parasitic of the rabbit.— Trans. Amer. Microscop. Soc., 85, 1.  
 Fripp P. J. 1966. Histochemical Localization of  $\beta$ -Glucuronidase in Schistosomes.— Exptl. Parasitol., 19, 3.  
 Fruton J. S. 1960. Cathepsins.— Enzymes, 4.  
 Gazzinelli G., Romalho-Pinto F. J., Pellegrino J. 1966. Purification and characterization of the proteolytic enzyme complex of cercarial extract.— Compar. Bioch. Physiol., 18, 4.  
 Graßmann W., Nordwig A. 1960. Quantitativer kolorimetrischer Test und Kollagenase.— Z. Physiol. Chem. (Hoppe-Seyler's Z.), 322, H. 1—2.  
 Green H. J. 1957. Protease inhibitors from *Ascaris lumbricoides*.— Bioch. J., 66, 3.  
 Hagihara B. 1960.— Enzymes, 4.  
 Hinz E. 1963. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an *Parascaris equorum*.— Proto-plasma, 56, 2.  
 Kopple K. D. 1966. Peptides and aminoacids. N. Y.  
 Kozar Z., Karpiak S. 1965. Znaczenie baden nad Metabolizmem Robakow pasozytniczych.— Wiadomosci Parazytol., 2, 1—2.  
 Lee D. L. 1965. The Physiology of Nematodes. London.  
 Lee D. L., Rothman A. H., Senturia J. B. 1963. Esterases in *Hymenolepis* and in *Hydatigera*.— Exptl. Parasitol., 14, 3.  
 Levine M. D., Garzoli R. F., Kuntz R. E., Killough J. H. 1948. On the demonstration of hyaluronidase in cercariae of *Schistosoma mansoni*.— J. Parasitol., 34, 2.  
 Lewert R. M., Lee C. L. 1957. The collagenaselike enzymes of skinpenetrating helminthes.— Amer. J. Trop. Med. Hyg., 6, 4.  
 Lincicome D. K. 1953. A streptococcal decapsulation test for detection of hyaluronidase activity in animal parasites.— Exptl. Parasitol., 2.  
 Lumsden R. D. 1966. Cytological studies on the absorptive surfaces of cestodes. II. The synthesis and intracellular transport of proteins in the strobilar integument of *Hymenolepis diminuta*.— Z. Parasitenkunde, 28, 1.  
 Madhavi R. 1966. Egg-shell in *Parmphistomatoidea* (Trematoda: Digenea).— Experientia, 22, 2.  
 Mendel L. B., Blood A. F. 1910. Some peculiarities of the proteolytic activity of papain.— J. Biol. Chem.  
 Monne L. 1955. On the histochemical properties of the egg envelopes and external cuticles of some parasitic nematodes.— Arkiv Zool., 9, 3.



- Mori-hara K., Monna K., Akabori S. 1965. A new model of the active site of papain.—Proc. Japan. Acad., 41, 9.
- Neurath H., Dixon G. H. 1957. Structure and activation of trypsinogen and chymotrypsinogen.—Federation Proc., 16.
- Nimmo-Smith B. H., Keeling J. E. D. 1960. Some hydrolytic enzymes of the parasitic nematode *Trichuris muris*.—Exptl. Parasitol., 10, 3.
- Novelli A. 1961. Ricerche isochimiche sulla struttura della cuticola di *Ascaris lumbricoides*.—Riv. biol., 2.
- Одзава Кёити. 1960. О механизме активизации папаина.—Sympos. Enzyme. Chem., 14.
- Peana'sky R. J., Laskowski M. 1960. Chymotrypsin inhibitor from *Ascaris*.—Bioch. Biophys. Acta, 37, 1.
- Polgar L., Bender M. L. 1966. A new enzyme containig a synthetically formed active site «Thiolsubtilisine».—J. Amer. Chem. Soc., 88, 13.
- Pudles J., Rola F. H., Matida A. K. 1967. Studies on the proteolytic inhibitors from *Ascaris lumbricoides* var. *suum*. II. Purification, properties, and chemical modification on the trypsin inhibitor.—Arch. Bioch. Biophys., 120, 3.
- Read C. P., Rothman A. H., Simmons J. 1963. Studies on membranetransport with special reference to parasite—host integration.—Ann. N. Y. Acad. Sci., 113.
- Rnodes M. B., March C. L., Kelley G. W. 1963. Trypsin and Chymotrypsin Inhibitors from *Ascaris suum*.—Exptl. Parasitol., 13, 3.
- Rogers W. P. 1941. Digestion in parasitic nematodes. III. The digestion of proteins.—J. Helminthol., 19.
- Rola F. H., Pudles J. 1966. Studies on the chymotryptic inhibitor from *Ascaris lumbricoides* var. *suum* purification and properties.—Arch. Bioch. Biophys., 113, 1.
- Rothman A. H. 1966. Ultrastructural studies of Enzyme activity in the Cestode cuticle.—Exptl. Parasitol., 19, 3.
- Sang J. H. 1938. The antiproteolytic enzyme of *Ascaris lumbricoides* var. *suum*.—Parasitol., 30, 2.
- Smith E. L., Kimmell J. R. 1955. Some enzymic and chemical properties of crystalline papain.—Proc. Intern. Wool. Textil Res. Conf. Australia.
- Smith E. L., Light A., Kimmell J. R. 1962. Protein structure in relation to enzymic activity with special reference to papain.—Bioch. Soc. Sympos., 21. Cambridge Press.
- Smith J. D. 1969. The physiology of cestodes. Academpres. N. Y.
- Smith M. N. 1963. Some aspects of the combination of *Ascaris* haemoglobins with oxygen and carbon dioxide.—Bioch. Biophys. Acta, 71, 2.
- Smith M. H., Lee D. L. 1963. Metabolism of haemoglobin and haematin compounds in *Ascaris lumbricoides*.—Proc. Roy. Soc. B., 157.
- Smith M. N., Morrison M. 1963. Isolation of *Ascaris* Haemoglobins.—Bioch. Biophys. Acta, 71, 2.
- Stary Z. 1928. Aufschliessung des Keratins für die Trypsinverdauung.—Z. Physiol. Chem. (Hoppe-Seylers Z.), 175.
- Thorsell W., Björkman W., Wittander C. 1965. Studies on the action of some Enzymes on the cyst wall of isolated metacerkariae from the liver fluke *Fasciola hepatica*.—Experientia, 21, 10.
- Timms A. R., Bueding E. 1959. Studies of a proteolytic enzyme from *Schistosoma*.—Brit. J. Pharmacol. Chemother., 14.
- Van Eyk H. G. 1966. Fragmentation of human globulin with papain.—Bioch. Biophys. Acta, 127, 1.
- Weinland E. 1903. Über Antifermente.—Z. Biol., 44.
- Wu H. 1931. Studies on denaturation of proteins. XII. A Theory of denaturation Chinese.—J. Physiol., 5, 4.

Л. В. ШУБИНА

## О ВЛИЯНИИ НЕКОТОРЫХ ФОРМ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ЧИСЛЕННОСТЬ НЕМАТОД МОРКОВИ И ЕЕ ПРИКОРНЕВОЙ ПОЧВЫ

В последнее время рядом авторов в СССР и за рубежом получены данные по использованию минеральных удобрений в борьбе с нематодами. Турлыгина (1958), Трескова (1959) установили, что под действием аммиачной селитры снижается половая продуктивность самок галловой нематоды. Есть данные по влиянию аммиачной селитры также и на другие фитогельминты, например картофельную нематоду, у которой задерживается выход личинок из цист (Гуськова, 1959; Ефременко, Гуськова, 1960; Сафьянов, 1966), на личинки свекловичной нематоды, которые гибнут в почве при внесении 20%-ного раствора аммиачной воды (Кораб, 1961). Трескова (1962) при внесении в почву хлористого калия из расчета 50 г/м<sup>2</sup> наблюдала уменьшение количества откладываемых галловой нематодой яиц на 50—53%.

Имеются данные о влиянии минеральных удобрений на отдельные виды нематод. Кастанер (Castaner, 1963, 1966), изучая годовую динамику популяций *Pratylenchus* spp., *Helicotylenchus microlobus* и *Xiphinema americanum* на посевах кукурузы (в почве и корнях) при внесении полного минерального удобрения (NPK), установил определенную зависимость численности нематод от вида удобрений. При этом отдельные виды нематод неодинаково реагировали на различные удобрения. В почве наивысшая плотность популяций *Pratylenchus* spp. была на удобренных NPK участках, *H. microlobus* на делянках без внесения NPK, а *X. americanum* на известкованных участках. Вместе с тем применение удобрений значительно снизило зараженность корней кукурузы нематодами *Pratylenchus* spp. По мнению автора, отсутствие удобрений ослабляет рост корней и, по-видимому, снижает их устойчивость к инвазии, вследствие чего возрастает плотность популяций *Pratylenchus* spp. в корнях.

Крылов и Шубина (1965а), изучая влияние минеральных удобрений на численность всего комплекса нематод на посевах моркови, установили, что численность нематод в растениях в течение вегетации снижается под влиянием N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>90</sub>; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> — 60; P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> — 120 (кг/га по действующему началу). Вместе с тем плотность популяций нематод в почве на удобренных делянках значительно превышала таковую по сравнению с контролем.

Данная работа является фрагментом проводимого нами исследования роли минеральных удобрений в формировании фауны нематод овощных культур (морковь, лук) и оценки их как фактора, регулирующего численность фитонематод.



## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась на базе опытов, заложенных сотрудниками агрохимической лаборатории Научно-исследовательского института овощного хозяйства (НИИОХ, Московская обл.) с целью выяснения действия минеральных удобрений на урожай и качество моркови.

Опыт заложен 16 мая 1966 г. в опытно-овощном шестипольном севообороте (капуста ранняя, томаты, картофель, огурцы, корнеплоды, капуста поздняя) с размером поля 4 га и площадью опытных делянок 34,2 м<sup>2</sup>. Предшественник — томаты. Минеральные удобрения — аммиачная селитра, сульфат аммония, мочевины, гранулированный суперфосфат, хлористый калий и сернокислый калий — вносились вручную, поделаяночно, согласно схеме опыта. Вслед за этим участок перепахивали на глубину 20—22 см. Посев моркови произведен 18 мая, сорт Нантская 14, посев однострочный, с междурядьями 45 см.

Схема опыта — N<sub>60</sub>P<sub>60</sub>K<sub>90</sub>

1. РК — фон (суперфосфат, хлористый калий).
2. РК + N (мочевина).
3. РК + N (аммиачная селитра).
4. РК + N (сульфат аммония).
5. NP + K (сернокислый калий).

Почва на опытных делянках дерново-подзолистая, среднесуглинистая, в достаточной степени окультуренная.

Сбор материала на нематодофауну проводился в течение всей вегетации моркови через каждые 10 дней, начиная с фазы третьего настоящего листа и кончая уборкой урожая. Всего за вегетацию проведено 9 сборов и получено 123 пробы. На анализ брали по 5 растений из каждого варианта. Отдельно анализировали листья, корнеплоды и прикорневую почву (в пределах пахотного слоя). Навеска почвы составляла 30 г. Растения в начале вегетации анализировали полностью, а затем, когда вес растительной массы был большим, определяли вес 5 растений и брали из них среднюю навеску весом 10 г.

Нематоды из растений выделялись методом Бермана, а из почвы — при помощи почвенных сит с применением молочных фильтров. Экспозиция — 12—14 час. В качестве фиксатора применяли растворы 6%-ного формалина и ТАФ.

Плотность заселенности нематодами растений и почвы оценивалась относительной величиной — степенью инвазии, показывающей численность нематод в 1 г растительной массы или в 1 г почвы, а также численностью нематод, приходящихся в среднем на одно растение.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате проведенной работы получены данные об обнаруженных на посевах моркови нематодах и их количественном и качественном распределении в растениях и почве по вариантам опыта. Согласно нашим данным, нематоды моркови и ее прикорневой почвы представлены следующими видами: *Dorylaimus* sp.; *Eudorylaimus obtusicaudatus* (Bastian, 1865) Andrassy, 1959; *E. paraobtusicaudatus* (Micoletzky, 1922) Andrassy, 1959; *E. sp.*; *Rhabditis* sp. (a); *R. sp.* (b); *Pelodera teres* Schneider, 1866; *Cephalobus persegnis* Bastian, 1865; *C. mucronatus* Kozłowska et Roguska-Wasilewska, 1963; *C. nanus* de Man, 1880; *C. sp.*; *Eucephalobus oxyuroides* (de Man, 1876) Steiner, 1936; *E. paracornutus* de Coninck, 1943;

*E. striatus* (Bastian, 1865) Thorne, 1937; *E. sp.*; *Acroboloides bütschlii* (de Man, 1884) Steiner et Buhner, 1933; *A. sp.*; *Chiloplacus symmetricus* Thorne, 1937; *C. lentus* (Maupas, 1900) Thorne, 1937; *C. obtusus* Baranovskaja et Haque, 1967; *C. propinquus* (de Man, 1921) Thorne, 1937; *C. trilliatus* Steiner, 1940; *C. sp.*; *Cervidelus devimucronatus* Sumenkowa, 1964; *C. sp.*; *Panagrolaimus rigidus* (Schneider, 1886) Thorne, 1937; *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865; *A. sp.*; *Aphelenchoides composticola* Franclin, 1957; *A. helophilus* (de Man, 1880) Goodey, 1933; *A. parietinus* (Bastian, 1865) Steiner, 1932; *A. sachari* Hooper, 1958; *A. subtenius* (Cobb, 1926) Goodey, 1933; *A. sp.*; *Paraphelenchoides limberi* (Steiner, 1936) Haque, 1964; *Tylenchus davainei* Bastian, 1865; *T. sp.*; *Aglenchus agricola* (de Man, 1884) Meyl, 1961; *A. bryophilus* (Steiner, 1914) T. Goodey, 1932; *A. sp.*; *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945; *D. intermedius* (de Man, 1880) Filipjev, 1936; *D. sp.*; *Nothotylenchus acris* Thorne, 1941; *N. sp.*; *Pratylenchus pratensis* (de Man, 1880) Filipjev, 1936; *P. brevicerkus* Das, 1960; *P. clavicaudatus* Baranovskaja et Haque, 1967; *P. sp.*; *Paratylenchus curvatus* van der Linde, 1938; *P. hamatus* Thorne et Allen, 1950; *P. nainianus* J. C. Edward et Schan la Misra, 1963; *P. sp.*

Обнаруженные нематоды (53 вида) относятся к 10 семействам и 19 родам. Ранее нами на посевах моркови на экспериментальных полях НИИОХ зафиксировано 70 видов фитонематод (Крылов, Шубина, 1965б).

Дифференцировка нематод по экологическим группам в растениях моркови и в их прикорневой почве по вариантам опыта представлена в табл. 1.

Таблица 1

Экологическое группирование фитонематод моркови и ее прикорневой почвы (по вариантам опыта)

| Количественно-качественная характеристика фитонематод | Варианты  |          |             |           |                      |           |                    |          |                      |           |
|-------------------------------------------------------|-----------|----------|-------------|-----------|----------------------|-----------|--------------------|----------|----------------------|-----------|
|                                                       | РК—фон    |          | РК+мочевина |           | РК+аммиачная селитра |           | РК+сульфат аммония |          | NP+сернокислый калий |           |
|                                                       | почва     | растение | почва       | растение  | почва                | растение  | почва              | растение | почва                | растение  |
| Общее число видов и особей . . . . .                  | 31<br>278 | 15<br>55 | 31<br>704   | 18<br>115 | 31<br>910            | 23<br>140 | 33<br>1082         | 13<br>44 | 30<br>793            | 21<br>152 |
| Эузапробионтов                                        | 2<br>119  | 2<br>12  | 2<br>344    | 2<br>9    | 3<br>573             | 3<br>14   | 2<br>816           | 1<br>2   | 3<br>593             | 3<br>63   |
| Девисапробионтов                                      | 14<br>78  | 6<br>25  | 13<br>214   | 10<br>98  | 12<br>149            | 12<br>93  | 14<br>165          | 8<br>37  | 12<br>111            | 10<br>62  |
| Пара-ризобионтов                                      | 2<br>4    | 0<br>0   | 2<br>2      | 1<br>1    | 2<br>6               | 0<br>0    | 2<br>2             | 0<br>0   | 3<br>9               | 0<br>0    |
| Фитогельминтов                                        | 13<br>77  | 7<br>18  | 12<br>144   | 5<br>7    | 14<br>182            | 8<br>33   | 15<br>99           | 4<br>5   | 11<br>80             | 8<br>26   |

Примечание. В числителе — число видов; в знаменателе — численность особей.

Эти данные показывают изменения численности видов и особей фитонематод как в почве, так и в растениях в зависимости от испытанных форм удобрений. В почве на опытных участках, в вариантах РК, РК+мочевина, РК+сульфат аммония, РК+аммиачная селитра и NP+сернокислый калий фауна нематод оказалась разнообразной в видовом



отношении и была представлена сравнительно высокой численностью особей.

Наибольшая численность нематод в почве наблюдается в вариантах с различными формами азота, тогда как в варианте РК—фон, где отсутствует азот, она наименьшая. Промежуточное положение по численности нематод занимает вариант с сернокислым калием. В этом варианте наличие азота (фон—NP), по-видимому, сказывается на повышении численности нематод (табл. 1).

Экологический анализ фитонематод в почве показывает, что численность эузапробионтов, девисапробионтов и фитогельминтов преобладает в вариантах опыта с азотом. Небольшой удельный вес пара-ризобионтов в нашем материале не позволил выявить какую-либо закономерность по влиянию на них испытанных форм удобрений.

По численности во всех вариантах опыта преобладают эузапробионты, представленные в основном видами рода *Rhabditis*. На втором месте по плотности популяций находятся девисапробионты, в которых доминирующими видами являются *Cephalobus persegnis*, *Acrobeloides bütschlii*, *Eucephalobus oxyuroides*, *Chiloplacus obtusus* и *Panagrolaimus rigidus*.

Наконец, третье место по этому показателю занимают фитогельминты, представленные видами: *Aphelenchus avenae*, *Paratylenchus hamatus*, *Paratylenchus* sp. и *Ditylenchus* sp.

Так выглядит нематодофауна почвы в зависимости от форм удобрений.

Не в меньшей степени, если не в большей, интересен вопрос, как влияют формы минеральных удобрений на весь комплекс фитонематод, заселяющих растения. Здесь наблюдается совершенно другая картина.

Наименьшая численность видов и особей отмечена в варианте опыта с внесением азота в форме сульфата аммония. Наиболее эвриадаптивна и многочисленна в этом варианте группа девисапробионтов. Во всех пробах, на протяжении всей вегетации моркови встречались в большем количестве два вида *Acrobeloides bütschlii* и *Eucephalobus oxyuroides*. Второе место в этом отношении принадлежит фитогельминтам. Небольшая численность фитогельминтов отмечена также на делянках с применением азота в форме мочевины. Однако в этом случае наблюдается наивысшая численность девисапробионтов по сравнению с другими вариантами экспериментов. Во всех других вариантах опыта численность фитогельминтов выше, чем в указанных двух вариантах.

Эузапробионты на делянках с сульфатом аммония, а также с мочевиной представлены в незначительном количестве. Несколько большая их численность наблюдалась в вариантах опыта с хлористым и сернокислым калием, а также с аммиачной селитрой. Низкая численность эузапробионтов свидетельствует об отсутствии в тканях исследованной моркови сапробиотических очагов.

При исследовании полученного материала было бы интересным выявить, как влияют испытанные формы удобрений на степень инвазии растений.

Динамика общей численности нематод моркови (в среднем на одно растение) за вегетацию в зависимости от форм удобрений представлена в табл. 2.

Анализируя количество нематод в одном растении в зависимости от форм удобрений по срокам сборов, мы получили следующую картину: численность нематод, начиная с 13 июня по 5 июля, была незначительной во всех опытах. В дальнейшем плотность популяций нематод возрастает и в конце вегетации снова наблюдается ее спад, за исключением делянок с сернокислым калием. Однако, если численность нематод в вариантах

Таблица 2

Динамика численности нематод моркови в зависимости от форм удобрений (в среднем на одно растение)

| Срок сбора за вегетацию | Варианты опытов |             |                      |                    |                      |
|-------------------------|-----------------|-------------|----------------------|--------------------|----------------------|
|                         | РК—фон          | РК+мочевина | РК+аммиачная селитра | РК+сульфат аммония | NP+сернокислый калий |
| 13 июня . . .           | 0,2             | —           | —                    | 0,4                | 0,2                  |
| 23 » . . .              | 0,2             | 2,0         | —                    | —                  | —                    |
| 5 июля . . .            | 0,8             | 3,0         | —                    | 0,2                | —                    |
| 18 » . . .              | 3,4             | 6,6         | 9,2                  | 3,0                | 10,4                 |
| 28 » . . .              | 4,4             | 19,3        | 17,9                 | 8,7                | 60,3                 |
| 8 августа . .           | 14,6            | —           | 6,6                  | 25,8               | 8,0                  |
| 18 » . . .              | 0,7             | 18,0        | 20,4                 | 37,6               | 16,2                 |
| 28 » . . .              | 11,4            | 19,5        | 33,5                 | —                  | 17                   |
| 8 сентября . .          | —               | —           | 21,5                 | —                  | 54,2                 |

опыта с сульфатом аммония, мочевиной и аммиачной селитрой возрастает за счет девисапробионтов, то на делянках с сернокислым и хлористым калием она повышается за счет фитогельминтов.

Динамика популяций фитогельминтов моркови в среднем на одно растение за вегетацию по вариантам опыта представлена в табл. 3.

Таблица 3

Динамика популяций фитогельминтов моркови по вариантам опыта (в среднем на одно растение)

| Срок сбора за вегетацию | Варианты опытов |             |                      |                    |                      |
|-------------------------|-----------------|-------------|----------------------|--------------------|----------------------|
|                         | РК—фон          | РК+мочевина | РК+аммиачная селитра | РК+сульфат аммония | NP+сернокислый калий |
| 13 июня . . .           | —               | —           | —                    | —                  | 0,2                  |
| 23 » . . .              | 0,2             | 0,2         | —                    | —                  | —                    |
| 5 июля . . .            | —               | 0,2         | —                    | —                  | —                    |
| 18 » . . .              | 2,6             | —           | —                    | 0,2                | 1,8                  |
| 28 » . . .              | 1,2             | —           | 2,5                  | 1,0                | 7,8                  |
| 8 августа . .           | 6,4             | —           | 1,9                  | 1,6                | 1,8                  |
| 18 » . . .              | —               | —           | —                    | —                  | —                    |
| 28 » . . .              | 2,6             | —           | —                    | —                  | 4,5                  |
| 8 сентября . .          | —               | —           | —                    | —                  | 5,0                  |

Данные таблицы показывают, что при внесении различных форм азота численность фитогельминтов в растениях меньше, чем в вариантах опыта с калием. По-видимому, на росте общей численности нематод и численности фитогельминтов сказалось повышенное количество осадков в июле, а следовательно, и повышенная влажность почвы. В конце августа и первой декаде сентября снижение влажности почвы обусловило уменьшение численности нематод.

Проведенные исследования показали, что все испытанные формы удобрений — аммиачная селитра, сульфат аммония, мочевина, сернокислый калий и хлористый калий — оказывают влияние на видовой состав и численность нематод моркови и ее прикорневой почвы.

Все испытанные формы удобрений повышали темпы размножения нематод и вызывали накопление их численности в почве. В растениях



снижение плотности популяций фитонематод и особенно фитогельминтов наблюдалось под влиянием только различных форм азотных удобрений. По-видимому, азот повышает устойчивость растений-хозяев к нематодам (Castaner, 1966). В опыте наиболее положительный результат получен в варианте с сульфатом аммония, обладающим, по-видимому, большим нематостатическим эффектом по сравнению с другими формами азотных удобрений.

Для более полной и достоверной оценки удобрений как фактора, регулирующего численность фитогельминтов, необходимы дальнейшие исследования в виде полевых наблюдений в сочетании с вегетационными опытами.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гуськова Л. А. 1959. Изыскание веществ, стимулирующих выход личинок из цист картофельной нематоды.—Труды совещания Прибалтийских республик по защите растений. Рига.
- Ефременко В. П., Гуськова Л. А. 1960. Изыскание новых химикатов и стимуляторов для борьбы с картофельной нематодой. Тезисы докладов. Самарканд.
- Кораб И. И. 1961. Главнейшие меры борьбы со свекловичной нематодой.—Сб. Вопросы фитогельминтологии. Изд-во АН СССР.
- Крылов П. С., Шубина Л. В. 1965а. Влияние некоторых минеральных удобрений на численность нематод моркови.—В сб. «Работы по паразитофауне юго-запада СССР». Кишинев.
- Крылов П. С., Шубина Л. В. 1965б. К вопросу о динамике фауны нематод моркови.—В сб. «Работы по паразитофауне юго-запада СССР». Кишинев.
- Сафьянов П. С. 1966. Стеблевая нематода картофеля в Алма-Атинской области и борьба с ней. Автореф. канд. дисс. М.
- Трескова В. С. 1959. Микроэлементы и нематостатические вещества в борьбе с галловой нематодой.—Защита растений от вредителей и болезней, 5.
- 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». Самарканд.
- Турлыгина Е. С. 1958. Вопросы теории терапии растений закрытого грунта при галловом нематодозе. Сборник работ молодых фитогельминтологов. М.
- Castaner D. 1963. Nematode populations in corn plots receiving different soil amendments.—Jowa Acad. Sci. Proc., 70.
- Castaner D. 1966. The relationship of numbers of *Helicotylenchus microlobus* to nitrogen soil amendments.—Jowa State J. Sci., 41, 2.

## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Ахмеров А. Х. Новая цестода <i>Postgangesia orientale</i> gen. et sp. nov. нового подсемейства <i>Postgangesiinae</i> (Cestoda: Proteocephalidae) от сомов р. Амура                                                  | 3   |
| Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. В. Таксономический перечень видов и родов фитонематод, описанных в 1966—1967 гг.                                                                                          | 8   |
| Боговяленский Ю. К., Королева Н. А. Сравнительные микроморфологические и гистохимические исследования кожно-мускульного мешка <i>Ascaridia galli</i> и <i>Hystrix tricolor</i> в период их преимагинального развития | 21  |
| Боговяленский Ю. К., Хаткевич Л. М. К вопросу о тонком строении кутикулы некоторых свободноживущих нематод                                                                                                           | 30  |
| Бондаренко С. К. Гельминтофауна куликов северной части Средней Сибири                                                                                                                                                | 35  |
| Гафуров А. К. Роль жуков-чернотелок ( <i>Tenebrionidae</i> ) в жизненных циклах цестод, скребней и нематод                                                                                                           | 46  |
| Губина В. Г. Сезонная динамика численности нематод корневой системы и ризосферы сеянцев ели обыкновенной ( <i>Picea excelsa</i> )                                                                                    | 55  |
| Ивашкин В. М., Шмытова Г. Я. К циклу развития скребня <i>Mediorhynchus papillosus</i> Van Cleave, 1916                                                                                                               | 62  |
| Ивашкин В. М., Шмытова Г. Я. О биологических особенностях некоторых капилляриид                                                                                                                                      | 64  |
| Карманова Е. М., Илюшина Т. Л. К познанию жизненного цикла трематоды <i>Echinostomum coxatum</i> Dietz, 1909                                                                                                         | 66  |
| Козлов Д. П. К изучению гельминтофауны хищных млекопитающих бассейна р. Печоры                                                                                                                                       | 71  |
| Краснолобова Т. А. Экспериментальное доказательство идентичности родов <i>Prosthogonimus</i> Lühe, 1899 и <i>Schistogonimus</i> (Braun, 1901) Lühe, 1909 ( <i>Trematoda: Prosthogonimidae</i> )                      | 79  |
| Леутская З. К. Исследование содержания разных форм витамина «А» в цитоплазматических гранулах селезенки цыплят, иммунизированных антигеном из <i>Ascaridia galli</i>                                                 | 88  |
| Марков Г. С., Мозговой А. А. Причины бедности гельминтофауны обыкновенной гадюки в северной европейской части ее ареала                                                                                              | 91  |
| Мозговой А. А., Шахматова В. И. К изучению жизненного цикла <i>Neoascaris vitulorum</i> (Ascaridata: Anisakidae) — нематоды жвачных                                                                                  | 97  |
| Мюге С. Г. О ритме выделения ферментов галловой нематодой                                                                                                                                                            | 102 |
| Плотникова С. И., Шишов Б. А., Кузьмина Л. В. К изучению биогенных моноаминов в нервной системе аскариды ( <i>Ascaris suum</i> )                                                                                     | 103 |
| Покровская Т. В. К изучению мелойдогнотоза как биоценологического процесса                                                                                                                                           | 109 |
| Пуляевская Н. В. Микроскопическое строение полового тракта самок нематод <i>Metastrongylus salmi</i> ( <i>Strongylata</i> ) и <i>Spirocera lupi</i> ( <i>Spirurata</i> )                                             | 119 |
| Пуляевская Н. В. Микроструктура различных отделов половой трубки самки <i>Alfartia edentatus</i> (Looss, 1900) Skrjabin, 1933 ( <i>Strongylata</i> )                                                                 | 123 |
| Рыжиков К. М., Бондаренко С. К. Редкие виды трематод от гусиных птиц                                                                                                                                                 | 126 |



- Сегиди Г. В. Тонкое строение периферической чувствительной нервной системы *Ascaridia galli* Schrank, 1788 133:
- Сергеева Т. П. К фауне нематод чайковых птиц СССР 146:
- Сланкис А. Новый вид эндопаразитических нематод *Sulphuretylenchus pugionifer* sp. n. (Nematoda: Allantonematidae) из короеда *Hylastes cunicularius* Er. 156:
- Судариков В. Е., Павлов А. В. Новый вид трематод рода *Proacetabulorchis* (Dicrocoeliidae) 158:
- Суменкова Н. И. Сравнительный анализ нематодофауны устойчивого и восприимчивого к вертицеллезному вилту сортов хлопчатника 160:
- Толкачева Л. М. К биологии цестод рода *Echinocotyle* (Cestoda: Hymenolepididae) 168:
- Фрезе В. И., Казаков Б. Е. Новый вид цестоды из рода *Proteocephalus* (Cestoidea: Proteocephalata) от ряпушки (*Coregonus albula* L.) европейского севера СССР 174:
- Шигин А. А. О жизненном цикле и видовой самостоятельности *Diplostomum go-biurum* Shigin, 1965 (Trematoda: Diplostomatidae) 176:
- Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. Изменение радиочувствительности власоглавов *Trichocephalus muris* в результате облучения яиц в ряде последовательных поколений 191:
- Шишова-Касаточкина О. А., Павлов А. В. К вопросу о причинах резистентности гельминтов по отношению к протеолитическим ферментам кишечника хозяина 195:
- Шубина Л. В. О влиянии некоторых форм минеральных удобрений на численность нематод моркови и ее прикорневой почвы 205:

УДК 576.895.121

Новая цестода *Postgangesia orientalis* gen. et sp. nova, нового подсемейства *Postgangesiinae* (Cestoda: Proteocephalidae) от сомов р. Амура. Ахмеров А. Х. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 3—7.

Приводятся описание, рисунки и дифференциальный диагноз нового вида и рода цестоды *Postgangesia orientalis*, относящейся к новому подсемейству *Postgangesiinae*. Илл. 1, табл. 1, библи. 23 назв.

УДК 632.651

Таксономический перечень видов и родов фитонематод, описанных в 1966—1967 гг. Барановская И. А., Крылов П. С., Павлюк Л. Б. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 8—20.

Сообщается перечень новых родов и видов (около 300) фитонематод, описанных советскими и зарубежными авторами в 1966—1967 гг. Библи. 133 назв.

УДК 576.895.132

Сравнительные микроморфологические и гистохимические исследования кожно-мышечного мешка *Ascaridia galli* и *Hystrix tricolor* в период их преимагинального развития. Богоявленский Ю. К., Королева Н. А. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 21—29.

Изучались изменения, происходящие с тканями кожно-мышечного мешка названных нематод в период их преимагинального развития.

Структура тканей кожно-мышечного мешка *A. galli* и *H. tricolor* в период преимагинального развития, с одной стороны, подвергается определенным изменениям, свойственным, по-видимому, нематодам вообще, с другой стороны — изменениям, характерным только для данного вида. Изучалось содержание и распределение гликогена, РНК и ДНК в кожно-мышечном мешке указанных видов на разных сроках их преимагинального развития. Изменения, которые происходят в гиподерме перед очередной линькой, дают основание полагать, что новая кутикула нематод формируется при активной помощи гиподермы, являясь фактически ее производным. Библи. 23 назв.

УДК 576.895.132

К вопросу о тонком строении кутикулы некоторых свободно-живущих нематод. Богоявленский Ю. К., Хаткевич Л. М. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 30—34.

Исследовали кутикулу свободно-живущих нематод *Chromadorina obtusa* (отряд *Chromadorida*) и *Symptlocostoma tenuicolle* (отряд *Enoplida*). Гистологическое строение кутикулы *S. tenuicolle* более простое по сравнению с таковой *Ch. obtusa*. В ней отсутствуют характерные для паразитических нематод пластинчатые или волокнистые слои, один из которых обнаруживается в кутикуле *Ch. obtusa*. В кутикуле изученных нематод, так же как и у других свободно-живущих нематод, исследованных другими авторами, нет системы «соковых каналов» Толдта. Илл. 2, библи. 17 назв.

УДК 576.895.10

Гельминтофауна куликов северной части Средней Сибири. Бондаренко С. К. В сб. «Вопросы морфологии, экологии и биологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 35—45.

Приводится систематический перечень гельминтов куликов, исследованных в северных районах Средней Сибири (материалы экспедиции Гельминтологической лаборатории АН СССР 1963—1964 гг.). Было вскрыто 403 экз. куликов 19 видов. Заражено 88,1% птиц. В сборах выявлено 113 видов гельминтов (трематод — 39, цестод — 49, нематод — 25 видов). Для каждого вида паразита указываются хозяева, их возраст, экстенсивность и интенсивность инвазии.

Проведен краткий эколого-фаунистический анализ материала. Табл. 1.

УДК 576.895.10

Роль жуков-чернотелок (*Tenebrionidae*) в жизненных циклах цестод, скребней и нематод. Гафуров А. К. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 46—51.

Приводятся результаты исследования жуков-чернотелок на наличие личинок гельминтов в Таджикистане и Юго-Восточном Узбекистане. Исследовано 3966 экз. чернотелок, относящихся к 60 видам и 33 родам. Из них 942 экз. (или 23,75%) были инвазированными личинками гельминтов. Из 29 видов чернотелок 28 зарегистрированы как промежуточные хозяева гельминтов впервые. Экстенсивность инвазии обследованных жуков личинками гельминтов в пустынной зоне 39%, в степной зоне предгорий — 13,2%, в горной зоне — 2,3%. У обследованных чернотелок обнаружено 24 вида личинок гельминтов: 4 — цестод, 2 — скребней, 18 — нематод. Приведен перечень обнаруженных личинок с указанием видов промежуточных хозяев-чернотелок и мест обнаружения. Табл. 3, библи. 12 назв.

УДК 632.651

Сезонная динамика численности нематод корневой системы и ризосферы семян ели обыкновенной *Picea excelsa*. Губина В. Г. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 55—61.

Динамику численности нематод на 1, 2 и 3-летних сеянцах ели обыкновенной изучали стационарным методом в Гребневском и Ивантеевском лесопитомниках Московской обл. Установлено, что максимальная численность нематод в корнях сеянцев ели наблюдается в летние месяцы (июнь — август), в период наиболее интенсивной вегетации растений и наиболее оптимальных условий среды, когда прикорневая почва прогревается до 19—20°, а влажность почвы колеблется в пределах 15—25%.



Осенью, в период подготовки растений к зиме, когда происходит некоторое обезвоживание тканей растений и ряд других физиологических изменений, неблагоприятных для жизнедеятельности нематод, количество их в корнях резко снижается. По-видимому, нематоды в это время частично уходят в почву, частично погибают, а частично впадают в анабиоз.

Численность нематод в ризосфере семян или в период вегетации колеблется очень незначительно. Небольшой рост популяции нематод в почве отмечен в осенние месяцы.

Заселенность нематодами корней и ризосферы увеличивается с возрастом растений. Илл. 4, библ. 13 назв.

УДК 576.895.133

К циклу развития скребня *Mediorhynchus papillosus* van Cleave, 1916. Ивашкин В. М., Шмытова Г. Я. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 62—63.

Жуки-чернотелки *Tentyria taurica* и *Pimellia subglobosa* установлены как промежуточные хозяева скребня *M. papillosus*, паразитирующего в кишечнике птиц. Илл. 2, библ. 3 назв.

УДК 576.895.132

О биологических особенностях некоторых капилляриид. Ивашкин В. М., Шмытова Г. Я. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 64—65.

Сообщаются особенности биологии нематод родов *Hepaticola* и *Capillaria*. Библ. 11 назв.

УДК 576.895.122

К познанию жизненного цикла трематоды *Echinochasmus coxatus* Dietz, 1909. Карманова Е. М., Илюшина Т. Л. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 66—70.

Приводится подробный морфологический анализ церкрия, определенного как *Echinochasmus coxatus* из переднежаберного моллюска *Bithynia tentaculata* с территории Астраханского заповедника. Приведено также описание метатеркария того же паразита, полученного в эксперименте от мальков воблы, густеры, уклей и аквариумных гуппи и от спонтанно зараженной молодежи рыб Астраханского заповедника. Илл. 2, табл. 1, библ. 6 назв.

УДК 576.895.10

К изучению гельминтофауны хищных млекопитающих бассейна р. Печоры. Козлов Д. П. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 71—78.

В бассейне р. Печоры методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 169 экз. хищных млекопитающих, из них 14 собак, лисы диких — 3, лисы серебристо-черных — 54, песцов диких — 70, песцов с звероферм — 20, кошек домашних — 8, кунцов — 3, горностаев — 9, выдр — 1, росомах — 1. У вскрытых животных найдено 28 видов гельминтов. Наиболее часто встречались *Toxascaris leonina*, *Tetratirolaenia* sp. и *Alveococcus multilocularis*. В работе приводится описание *Tetratirolaenia* sp. Kozlov. Рассматривается вопрос о распространении на указанной территории *Opisthorchis felineus* и *Alaria alata*. Сообщается об обнаружении у серебристо-черных лис недоразвитых форм *Echinococcus granulosus*. Илл. 1, табл. 2, библ. 15 назв.

УДК 576.895.122

Экспериментальное доказательство идентичности родов *Prostogonimus* Lühe, 1899 и *Schistogonimus* (Braun, 1901) Lühe, 1909 (*Trematoda: Prostogonimidae*). Краснолобова Т. А. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 79—87.

Изучался вопрос о самостоятельности трематод монотипического рода *Schistogonimus*. На экспериментальном материале установлена изменчивость признаков, считавшихся ранее диагностическими для представителя этого рода. Изменчивость обусловлена влиянием дефинитивного хозяина, у которого встречается *Sch. rarus*. Автор рассматривает трематод вида *Sch. rarus* как атипичную форму *Pr. ovalis*. Илл. 7, библ. 6 назв.

УДК 576.895.132

Исследования содержания разных форм витамина «А» в цитоплазматических гранулах селезенки цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. Леутская З. К. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 88—90.

У цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*, наблюдается перераспределение активной и запасной форм витамина А в митохондриях и микросомах селезенки, что говорит об участии витамина А в процессе формирования иммунитета. Табл. 1, библ. 12.

УДК 576.895.10

Причины бедности гельминтофауны обыкновенной гадюки в северной, европейской части ее ареала. Марков Г. С., Мозговой А. А. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 91—96.

Обследовали 28 гадюк (8 половозрелых самок и 20 самок) из северных районов Карельской АССР. У них обнаружили 5 видов гельминтов: трематоды — *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) — 7,1%; *Strigea strigis* (Schränk, 1733), larva — 3,6%; *Alaria alata* (Goeze, 1782), larva — 10,7%; цестоды — *Ophiolepta spasskii* Frese et Scharpilo, 1965 — 3,6%; нематоды — *Oswaldocruzia goezi* Skrjabin et Schulz, 1952 — 64,3%. Установили причины обеднения гельминтофауны гадюки в Карелии: обитание хозяина вблизи северной границы его аре-

ла, где численность ниже, чем в южных районах; редкая встречаемость ушей, гельминтофауна которых совпадает с таковой гадюк; обедненность фауны амфибий, участвующих в формировании гельминтофауны обыкновенной гадюки и др. Табл. 2, библ. 21.

УДК 576.895.132

К изучению жизненного цикла *Neoscaris vitulorum* (*Ascaridata: Anisakidae*) — нематоды жвачных. Мозговой А. А., Шахматова В. И. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 97—101.

Проведены экспериментальные исследования по заражению *N. vitulorum* лабораторных животных и жвачных (овец и крупного рогатого скота). Изучено эмбриональное и постэмбриональное развитие *N. vitulorum*. Установлено, что инвазионной является личинка II стадии (дано описание). Личинки *N. vitulorum* у лабораторных животных выплывают из яиц в основном в толстом отделе кишечника, активно мигрируют в стенку кишечника, а затем с током крови и лимфы проникают в печень (через 1—3 суток), где на 3—6-е сутки линяют. Через 2—3 суток личинки обнаруживаются в легких, где задерживаются 8—14 дней.

У овец и молодняка крупного рогатого скота миграция проходит по описанному гепато-пульмональному типу. В печени на 3—6-й день личинки *N. vitulorum* также прорывают линьку. У стельных коров личинки с током крови достигают матки, и через 21-й день после заражения они проникают в околоплодную жидкость. При вскрытии стельных коров через 65—70 дней после заражения мы по-прежнему находили личинок в околоплодной жидкости (дано описание личинки III стадии). Авторы допускают возможность заражения телят в момент рождения при заглатывании околоплодной жидкости. Библ. 7 назв.

УДК 632.651

О ритме выделения ферментов галловой нематодой. Мюге С. Г. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 102.

Обсуждается вопрос о наличии определенного ритма в выделении галловой нематодой экзоферментов пищеварительных желез. Время, за которое происходит гидролиз ткани хозяина, составляет примерно 1/4 всего времени, необходимого для выделения ферментов, расщепления продуктов лизиса и паузы в работе экзоферментативного аппарата червя. Библ. 1 назв.

УДК 576.895.132

К изучению биогенных моноаминов в нервной системе аскариды (*Ascaris suum*). Плотникова С. И., Шишов Б. А., Кузьмина Л. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 103—108.

Катехоламины выявлены в нервной системе аскариды гистохимическим методом. Исследования проводили на головных концах самок и хвостовых участках тел самок. Реакция на катехоламины обнаружена в отдельных нейронах головного и хвостового отделов нервной системы, а также в нервных волокнах, входящих в состав окололопачного нервного кольца, анального нервного сплетения и нервов, иннервирующих губные папиллы и половые сосочки. Обсуждается распределение моноаминэргических и холинэргических структур в нервной системе аскариды. Илл. 5, библ. 15 назв.

УДК 632.651

К изучению мелойдогноза как биоценотического процесса. Покровская Т. Б. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 109—118.

Показано, что мелойдогноз является сложным биоценотическим процессом, в котором помимо возбудителя заболевания принимают участие и другие организмы почвы, ассоциированные с ризосферой растения, и, в первую очередь, микроорганизмы и комплекс фито-нематод.

В результате паразитирования мелойдогни в галлах, как локусах паразитов, возникают значительные изменения, которые обусловлены нарушением корреляций в растении и выражаются в изменении биохимико-физиологической и анатомической характеристик корневой системы. Таким образом, мелойдогни создают предпосылки для процесса разрушения галлов. Сам же распад галлов вызывается деятельностью вульгарной почвенной микрофлоры. В этом процессе активное участие принимают и фитонематоды. Разрушение галлов сопровождается элиминацией взрослых форм и расселением инвазионных личинок. В результате интенсивность и экстенсивность инвазии резко возрастает. Поэтому борьба с галловой нематодой должна вестись не только по линии непосредственного воздействия на нее, но и по линии разобщения биоценотического комплекса. Илл. 5, библ. 15 назв.

УДК 576.895.132

Микроскопическое строение полового тракта самок нематод *Melastrogylus salmi* (*Strongylata*) и *Spirocerca lupi* (*Spirurata*). Пуляевская Н. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 119—122.

В результате изучения микроструктуры яйцников, яйцеводов и маток *Spirocerca lupi* и *Melastrogylus salmi* и сравнения полученных данных отмечается, что оба изученных вида гельминтов имеют сходное строение стенок генитальных органов, состоящих из надутого синцитий яйцевода *S. lupi* образует выпячивания в просвет трубки, тогда как ланальный синцитий яйцевода *M. salmi* выпячиваний не образует; обим формам нематод свойственно синцитий яйцевода *M. salmi* выпячиваний не образует; обим формам нематод свойственно характерное только для них строение эпителия матки, который представлен ленточными структурами, образующими сложную сеть сплетений вокруг формирующегося яйца. Илл. 5, библ. 1.



Микроструктура различных отделов половой трубки самки *Alfortia edentatus* (Looss, 1900), Skrzjabin, 1933 (*Strongylata*). Пуляевская Н. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 123—127.

При сравнении тонкого строения яиц и личинок, яичек и яиц *Alfortia edentatus* с соответствующими тканями *Syngamus skrjabini* было установлено, что половые протоки обоих видов нематод состоят из наружной мембраны, мышечных волокон и эпителия. Одновременно отмечается, что стенка яичника *A. edentatus* не содержит мышечного слоя предполагаемого у *S. skrjabini*; в яичнике *A. edentatus* не наблюдается ни мышечного слоя, ни «прозрачного» слоя, присущих яичнику *S. skrjabini*; эпителий матки *A. edentatus* образован большими количеством мелких булавовидных клеток, тогда как эпителий матки *S. skrjabini* представлен крупными плоскими клетками; яичник *A. edentatus* содержит трапециевидные, сильно вакуолизированные эпителиальные клетки в отличие от плоских клеток эпителия яичника *S. skrjabini*, имеющих мелкозернистую протоплазму. Илл. 5.

Редкие виды трематод от гусиных птиц. Рыжиков К. М., Боядаренко С. К. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 128—132.

Возвращается в ранг самостоятельного вида (*Echinoparyphium aquaticum* Baschkirova, 1941 — трематода, описанная первоначально в качестве подвида *Ech. syrdariense aquaticum* Baschkirova, 1941 (*Echinostomatidae*). Дается описание этого вида по экземплярам, найденным у лутков в Якутии (материалы экспедиции в Якутию 1964 и 1965 гг.). Приведено описание трематоды *Heterophyopsis excretans* (Africa et Garcia, 1935) (*Heterophyidae*), найденной у нового хозяина — большого крокодила — *Mergus morganensis* (материалы экспедиции 1969 г. в бассейне Амура) и впервые регистрируемой из территории Советского Союза. Илл. 3, библи. 4.

Тонкое строение периферической чувствительной нервной системы *Ascaridia galli*, Schrank, 1788. Сегида Г. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 133—145.

Впервые изучалась иннервация чувствительных органов кукурузной аскариды. Выяснено, что у *A. galli* по сравнению с некоторыми представителями аскарид и оксидат, изученных другими авторами, анатомическая структура периферической чувствительной нервной системы имеет индивидуальные особенности. Так головные сосочковые нервы полностью состоят из чувствительных нейронов и их отростков. Кроме того, уменьшение числа генеральных чувствительных сосочков самцов соответствует количественному уменьшению хлостных ганглиев и сосочковых нервов. Наблюдается значительное утолщение взаимоотношений сосочковых нервов хвоста с различными отделами центральной нервной системы. Илл. 9, библи. 10 назв.

К фауне нематод чайковых птиц СССР. Сергеева Т. П. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 146—155.

При вскрытии 404 экз. чайковых птиц 15 видов, добытых в Тульской АССР, бассейне Азовского моря и низовьях Енисея, зарегистрировано 17 видов нематод. Для 5 видов нематод отмечены новые хозяева. Приведены описания *Capillaria calidris* и *Forosomus heterophyidae*. Высказано предположение об индивидуальности видов *Forosomus multidentatus* и *P. sobolevi*. Илл. 3, табл. 2, библи. 10 назв.

Новый вид эндопаразитических нематод *Sulphuretylenchus rugosus* sp. n. (*Nematoda: Allantonematidae*) из короеда *Hylastes cunicularius* Es. Славкин А. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 156—157.

При обследовании короедов или в Шеняевском лесничестве Московской обл. был найден один экземпляр основного короеда *Hylastes cunicularius*. В полости тела этого жука были обнаружены 3 паразитических самки и около 700 личинок нематод, представляющих новый вид *Sulphuretylenchus rugosus* sp. n. Свободоскопические стадии не обнаружены. Нематоды дифференцируются от остальных видов рода *Sulphuretylenchus* длиной тела и отсутствием черной выраженной отливки хитина. Размеры паразитических самок:  $L=250$  (227—252);  $D=17$  (174—189);  $St=24,3$  (24,7—25,0);  $W=43,5$  (37,8—43,9);  $Ca=13,4$  (12,3—13,4);  $a=14,5$  (12,3—14,5);  $W/a=28,3$  (28,2—28,5).

Новый вид трематод рода *Tricostoides* Sogah, 1940 (*Tricostoidinae*). Судариков В. Е., Павлова А. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 158—159.

Приведено описание и дифференциальная диагностика нового вида *Tricostoides stridens* из печени буйвола, найденного в Якутии. *Tricostoides stridens* найден с территории Якутской Республики. Якутск. Илл. 1, библи. 3 назв.

Сравнительный анализ нематод фауны устойчивого и восприимчивого к вертициллезному вилту сортов хлопчатника. Суменкова Н. И. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 160—167.

В корнях и ризосфере двух сортов хлопчатника (159Ф и 8196) на искусственном вертициллезном фоне обнаружены 56 видов фитонематод, из которых доминирующими по частоте встречаемости и численности особей были: *Aphelenchus avenae*, *Chiloplasus sclerovaginitus*, *Aphelenchoides limberli*, *Tylenchorhynchus brassicae*, *Acrobeloides bütschlii* и *Eucephalobus paracornutus*. В корнях как восприимчивого (8196), так и устойчивого (159Ф) к вилту сортов хлопчатника господствующим по степени плотности популяции был вид *Aphelenchus avenae*; в ризосфере во все сроки сбора — *Chiloplasus sclerovaginitus*. Наибольшая плотность популяций нематод на хлопковом поле зарегистрирована в почве, непосредственно прилегающей к корням; несколько меньше нематод в почве же, удаленной от корней нематоды, распределялись наиболее неравномерно, и средняя численность особей на единицу объема была наименьшей. Наиболее качественно разнообразна нематод фауна почвы, удаленной от корней хлопчатника (50 видов). В почве, прилегающей к корням, зарегистрированы 24 вида. В корнях нематод фауна наиболее однородна (15 видов). Сезонных различий в видовом составе нематод и плотности их популяций в ризосфере хлопчатника не выявлено. Основное различие в нематод фауне двух сортов хлопчатника сводится к тому, что весной молодые растения восприимчивого к вилту сорта поражаются нематодами в большей степени, чем растения устойчивого сорта. К осени различия в зараженности корней двух сортов хлопчатника нематодами сглаживаются за счет снижения резистентности к нематодам у устойчивого к вертициллезному сорта. Нематоды, обитающие в корнях и ризосфере хлопчатника в большой численности особей, по-видимому, могут оказать влияние на развитие и сферу действия вертициллуза. Но им нельзя приписывать решающую роль в инокуляции этого патогенного гриба. Табл. 5, библи. 12 назв.

К биологии цестод рода *Echinocotyle* (Cestoda: Hymenolepididae). Толкачев Л. М. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 168—170.

Приводятся описания цистицерконов цестод *Echinocotyle clerici*, *E. rosseteri* и *E. ryjkovi*. Рачок *Diaptomus graciloides* регистрируется как новый промежуточный хозяин для *E. clerici*, *E. rosseteri*. Этот же вид ракообразного отмечается в качестве промежуточного хозяина и для цестоды *E. ryjkovi*, биология которой ранее не изучалась. Илл. 3, библи. 1 назв.

Новый вид цестод из рода *Proteocephalus* (Cestodea: Proteocephalata) от ряпушки (*Coregonus albus* L.) европейского севера СССР. Фрезе В. И., Казаков Б. Е. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 171—175.

Описывается новый вид цестод *P. albus* sp. nov., морфометрически отличающийся от близких видов — *P. exiguus* La Rue, 1911 и *P. fallax* La Rue, 1911. Новый вид распространен на европейском севере СССР. Илл. 1, библи. 3 назв.

О жизненном цикле и видовой самостоятельности *Diplostomum gobiorum* Shigin, 1965 (*Trematoda: Diplostomatidae*). Шигин А. А. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 176—190.

Экспериментально изучали жизненный цикл *Diplostomum gobiorum* Shigin, 1965. Установлено, что промежуточным хозяином этого вида трематод является ушковый прудовик *Radix auricularia*, взрослые формы выращены у птенцов домашней утки.

Вид был описан ранее по метациркулиям от бычковых рыб дельты Волги. Дана детальная морфологическая характеристика церкарии, метациркулия и мариты и рассмотрен вопрос о видовой самостоятельности *D. gobiorum*. Илл. 4, табл. 3, библи. 11 назв.

Изменение радиочувствительности власоглавы *Trichocephalus muris* в результате облучения яиц в ряде последовательных поколений. Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 191—194.

Показано, что радиочувствительность власоглавы заметно повышается в результате облучения яиц в ряде поколений. После облучения дозой в 20000 p (лучи Рентгена) в двух поколениях и трех последовательных поколениях число яиц, достигающих инвазионной стадии, оказывается в 3 раза меньшим, чем яиц, облучавшихся в одном поколении. Издается приблизительно в 3 раза меньшим, чем в ряде последовательных поколений, постэмбриональное развитие в организме хозяина завершает значительно меньший процент паразитов, чем из яиц власоглавы, подвергавшихся облучению в одном поколении. Табл. 2, библи. 4 назв.



К вопросу о причинах резистентности гельминтов по отношению к протеолитическим ферментам кишечника хозяина. Шишова-Касаточкина О. А., Павлов А. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 195—204.

В статье рассматриваются вопросы атакуемости нативных белков гельминтов (в том числе и кутикулы) протеолитическими ферментами желудочно-кишечного тракта животного-хозяина и специфичность действия ферментов как определяющего момента резистентности покровных тканей паразитических червей по отношению к протеолизу. Значение ингибиторов протеолитических ферментов и муциноподобных веществ в предохранении покровных тканей гельминтов от протеолиза нельзя, с точки зрения авторов, признать единственными и определяющими факторами, поскольку имеются более мощные системы регуляции процессов протеолиза и биохимической адаптации ферментов и белков. Библ. 76 назв.

УДК 632.651

О влиянии некоторых форм минеральных удобрений на численность нематод моркови и ее прикорневой почвы. Шубина Л. В. В сб. «Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека, животных и растений». 1969. 205—210.

В результате проведенной работы приводится список нематод (53 вида), обнаруженных в растениях моркови и прикорневой почвы. Дается количественная и качественная характеристика распределения нематод в растениях моркови и почвы по вариантам опытов. Отмечено, что в почве на опытных участках, где применялись РК, РК+мочевина, РК+сульфат аммония, РК+аммиачная селитра и МР+сернокислый калий, фауна нематод разнообразна в видовом отношении и представлена сравнительно высокой численностью особей нематод. Все испытанные формы удобрений повышали темпы размножения нематод и вызвали накопление их численности в почве. В растениях снижение плотности популяций фитонематод и особенно фитогельминтов наблюдалось только под влиянием различных форм азотных удобрений. Табл. 3, библ. 11 назв.



Вопросы экологии и морфологии гельминтов человека,  
животных и растений.

Труды ГЕЛАН, том XX

Утверждено к печати

Гельминтологической лабораторией Академии наук СССР

Редактор В. А. Ройтман

Редактор издательства Е. К. Исаев

Технические редакторы А. П. Гусева, Ф. М. Хенох

Сдано в набор 18/IV 1969 г. Подписано к печати 14/VIII 1969 г.

Формат 70×108<sup>1</sup>/<sub>16</sub>. Усл. печ. л. 19,25. Уч.-изд. л. 17,8.

Тираж 1150 экз. Тип. зак. 5638. Бумага № 2. Т-11255.

Цена 1 р. 78 к.

Издательство «Наука»

Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

---

2-я типография издательства «Наука»

Москва, Г-99, Шубинский пер., 10