

95
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ИССЛЕДОВАНИЕ
ПО СИСТЕМАТИКЕ,
ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛАМ
И БИОХИМИИ
ГЕЛЬМИНТОВ**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ

ТОМ XXV

ИССЛЕДОВАНИЯ
ПО СИСТЕМАТИКЕ,
ЖИЗНЕННЫМ ЦИКЛАМ
И БИОХИМИИ
ГЕЛЬМИНТОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1975

Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов. Труды Лаборатории гельминтологии, том XXV. М., «Наука», 1975 г.

Сборник посвящен экологии гельминтов, в частности результатам изучения биологии гельминтов. В нем сообщаются новые данные о жизненных циклах гельминтов и закономерностях циркуляции их в водных и наземных биоценозах.

Работы по биохимии и физиологии гельминтов содержат данные по изучению механизма биохимической адаптации гельминтов к условиям паразитирования.

Сборник рассчитан на паразитологов и гельминтологов, медицинских и ветеринарных работников, а также агрономов-специалистов по защите растений.

Табл. 55 стр., илл. 38, библ. 98 стр.

Редколлегия:

Т. А. КРАСНОЛОВА (секретарь),
А. В. ПАВЛОВ, В. А. РОЙТМАН, М. Д. СОНИН,
Е. С. ТУРЛЫГИНА, Н. П. ШИХОВАЛОВА

Ответственный редактор
К. М. РЫЖИКОВ



ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящее издание является очередным томом трудов, выпускаемых Гельминтологической лабораторией АН СССР.

Основная тематика сборника — проблемы таксономии, биологии и биохимии гельминтов. Названные проблемы принадлежат к ведущим в исследованиях Лаборатории.

В представленных в сборнике работах по проблемам систематики сообщаются результаты таксономических преобразований отдельных групп гельминтов, в том числе таксонов крупного ранга — семейств, надсемейств. В ряде работ обосновываются новые роды и виды. При этом вносятся существенные дополнения в диагнозы тех систематических групп, представителями которых являются новые таксоны.

К этой же серии статей относятся исследования по обзору видового состава гельминтов отдельных групп и таксономическому анализу фауны паразитов различных групп хозяев. Работы такого плана представляют интерес как определенный этап исследований по систематике и фаунистике соответствующих групп гельминтов.

Среди работ фаунистико-таксономического направления в последнее время возрастает число работ по изучению гельминтов, паразитирующих у вредных насекомых. Несколько таких статей представлено и в этом сборнике. Помимо познавательного интереса, эти работы представляют большое практическое значение.

Некоторую часть сборника занимают исследования по морфологии гельминтов, в частности по изучению тонких морфологических структур паразитов. Исследования эти тесно связаны с проблемами систематики и физиологии гельминтов.

Большая часть работ сборника посвящена результатам изучения различных аспектов биологии гельминтов. В них сообщаются новые данные о жизненных циклах гельминтов, характере циркуляции гельминтов в водных и наземных биоценозах и влиянии различных факторов среды на биологические особенности паразитов. Исследования этого направления занимают немалое место в тематике Лаборатории. Результаты их важны для правильной оценки роли гельминтов в природных комплексах и организации необходимых мероприятий по профилактике гельминтозов.

Проблемы биохимии и физиологии гельминтов отражены в сборнике работами по изучению роли витамина А в формировании иммунитета у хозяев при гельминтозах, по изучению ферментативных систем гельминтов и также

по выяснению проницаемости кутикулы нематод по отношению к некоторым ионам. Значение указанных работ, как и других по аналогичной тематике, важно для более полного познания взаимоотношений организмов паразита и хозяина. Работы этого направления в последнее время получают все большее развитие.

Мы уверены, что результаты исследований, содержащиеся в работах сборника, представляют интерес как для гельминтологов различных направлений, так и для специалистов, связанных по характеру своей деятельности с проблемами гельминтологии.

Член-корреспондент АН СССР

К. М. Рыжиков

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ФАУНУ НЕМАТОД ОЗИМОЙ РЖИ

И. А. БАРАНОВСКАЯ, З. И. ПЕТРОВА, М. А. АБДЕЛЬ ХАДИ

Минеральные и органические удобрения, вносимые на поля, оказывают влияние, с одной стороны, на культурные растения, а, с другой — прямо или косвенно влияют на всю почвенную микрофлору, микрофауну и макрофауну.

В работах многих исследователей показано, что почвенные животные, особенно мелкие, быстро и отчетливо реагируют на внесение удобрений. На полях, удобренных органическими удобрениями, как правило, наблюдается увеличение численности бактерий, грибов, энхитрид, дождевых червей, сапробиотических нематод, некоторых групп членистоногих. На этих же полях появляются хищные виды, создается неблагоприятная среда для типичных паразитических нематод (Тишлер, 1971).

Анализ данных литературы показал, что результаты использования минеральных удобрений в борьбе с нематодами весьма противоречивы, однако большинство авторов считают, что применение минеральных удобрений с целью регулирования численности паразитических нематод и ограничения их вредности, по-видимому, перспективно (Крылов, Барановская, 1971; Деккер, 1972; Шубина, 1972).

Настоящая работа выполнялась нами в 1971—1972 гг. на опытных полях сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева с целью выяснения влияния минеральных удобрений на общую численность и численность паразитических видов нематод озимой ржи.

Материал был собран на некоторых вариантах уникального многолетнего опыта, заложенного по инициативе академика Д. Н. Прянишникова в 1912 г. на опытной станции полеводства ТСХА (условия проведения и схема опытов описаны В. Е. Егоровым, 1963).

Растительные и почвенные образцы собирались на участках с бессменной культурой озимой ржи и с севооборотного, где чередование культур ведется в шестипольной ротации севооборотного типа: черный пар, озимая рожь, картофель, овес с подсевом клевера, клевер 1-го года и лен.

На каждом участке было выбрано два варианта: контроль (без внесения удобрений) и опыт (с внесением удобрений).

Удобрения в соответствующих вариантах вносятся ежегодно в следующих дозах по действующему началу: $N = 50 \text{ кг/га}$; $P_2O_5 = 75 \text{ кг/га}$; $K = 60 \text{ кг/га}$. Известь — в 1949 г. — $4,5 \text{ т/га}$; в 1954 г. — $4,5 \text{ т/га}$; в 1960 г. — 1 т/га ; в 1966 г. — 1 т/га . Ежегодно также вносятся органические удобрения.

В каждом варианте 10-граммовые почвенные и растительные пробы исследовались в трехкратной повторности в сроки, приуроченные к фазам колошения и восковой спелости озимой ржи.

Извлечение нематод проводилось по методу Бермана с 24-часовой выдержкой. Нематоды фиксировались 4%-ным формалином. Количественный учет проводился в специальных счетных камерах. Всего было определено и проанализировано 144 пробы.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На посевах озимой ржи, вегетирующей в условиях монокультуры и севооборота на фоне удобрений и без удобрений в период двух фаз развития растений, в течение двух лет нами было зарегистрировано 73 вида нематод, относящихся к 37 родам, 22 семействам, пяти отрядам, 2 подклассам. В обнаруженном фаунистическом комплексе доминирующее положение в качественном отношении занимали нематоды семейств *Dorylaimidae* (8 видов), *Cephalo-*

Таблица 1

Численность основных видов нематод на посевах озимой ржи
(в % к общей численности)

Вид фитонематод	Монокультура				Севооборот			
	контроль		опыт		контроль		опыт	
	почва	корни	почва	корни	почва	корни	почва	корни
<i>Eudorylaimus obtusicaudatus</i>	—	1,1	0,3	—	1,8	1,6	4,2	0,4
	4,1	—	7,6	6,3	6,9	1,8	7,9	3,3
<i>Panagrolaimus rigidus</i>	32,4	24,1	64,5	84,8	12,1	18,1	63,7	75,4
	2,9	19,5	47,4	12,4	6,6	53,1	45,8	68,9
<i>Cephalodius persegnis</i>	—	0,01	—	0,3	2,9	2,9	1,9	2,3
	2,7	0,03	3,09	9,05	0,2	1,1	—	2,1
<i>Eucephalobus oxyuroides</i>	6	0,5	1,9	0,5	3,02	2,6	1,3	1,07
	3,2	3,7	6,5	6	4,1	6,7	6,2	3,8
<i>Acrobeloides butschlii</i>	8,8	2,9	4,1	5,4	5,1	3,7	5,1	5,01
	0,8	0,6	3,07	1,6	1,3	—	8,6	1,1
<i>Aphelenchus avenae</i>	—	0,8	0,1	0,2	2,01	9,02	1,3	1,3
	—	—	3,07	2,4	—	—	1,6	1,3
<i>Aphelenchoides helophilus</i>	1,9	1,01	4,6	0,1	—	1,9	3,7	3,3
	0,8	0,1	2,7	—	2,7	0,8	2,7	—
<i>Aphelenchoides subtenis</i>	16,5	3,2	1,1	0,9	—	—	3,3	—
	—	—	1,7	—	0,4	3,8	—	—
<i>Tylenchus (F.) filiformis</i>	13,7	21,1	9,5	0,4	19,7	2,2	5,4	2,2
	9,5	15,6	1,7	1,6	9,1	4,9	5,6	0,8
<i>Ditylenchus intermedius</i>	—	6,1	0,6	2,8	2,7	5,03	1,5	1,6
	11,2	4,8	1,6	—	—	—	0,6	0,7
<i>Tylenchorhynchus dubius</i>	14,5	29,8	6,05	0,7	25,0	19,6	1,3	0,2
	24,7	10,8	0,5	—	8,3	9,4	6,1	1,8
<i>Pratylenchus pratensis</i>	0,6	0,8	—	—	5,1	14,1	1,04	0,4
	—	—	—	0,5	6,6	7,1	—	—

Примечание. В числителе данные 1971 г.; в знаменателе данные 1972 г.

bidae (15 видов), *Aphelenchoididae* (8 видов), *Tylenchidae* (9 видов), *Hoplolaimidae* (3 вида), *Paratylenchidae*.

Численность особей отдельных видов нематод, встречаемых в пробах, значительно варьировала. Основную массу нематод на всех исследуемых участках по численности особей составляли 12 видов нематод, среди которых на некоторых участках вид *Panagrolaimus rigidus* составлял 84,4% от общей численности всех обнаруженных нематод, а *Tylenchorhynchus dubius* — 25—29,8% (табл. 1). Численность остальных видов нематод (61 вид) была представлена единичными экземплярами.

Таким образом, плотность популяций отдельных видов нематод на исследуемых участках оказалась различной. В отдельных случаях на некоторых исследуемых делянках одни и те же доминирующие виды в корневых пробах имели большую степень плотности, чем в почвенных пробах, а в других случаях — наоборот. Мы отлично сознаем, что изучение влияния минеральных удобрений на нематод связано с определенными трудностями и требует в своем решении разностороннего подхода. В полевых условиях на одно и то же исследуемое явление накладывается воздействие многочисленных факторов внешней среды. На экспериментальных полях ТСХА, где в оценке минеральных удобрений принимают участие специалисты различных наук, нас, прежде всего, интересовал вопрос — как изменяется общая численность нематод в прикорневой почве и корневой системе озимой ржи, вегетирую-

Таблица 2

Средняя численность фитонематод в 10 г прикорневой почвы, корней и стеблей озимой ржи, вегетирующей в условиях севооборота и монокультуры на опытных полях ТСХА в 1971—1972 гг.

Участок	Варианты	1971 г.			1972 г.		
		почва	корни	стебли	почва	корни	стебли
Монокультура	Контроль	110	1146	252	121	197	62
	Опыт	131	1795	160	117	257	67
Севооборот	Контроль	55	310	25	274	510	50
	Опыт	48	635	104	158	691	59

Примечание. В 1971 г. сборы проведены 10.VI, 19.VII; в 1972 г. — 19.VI, 17.VII.

щей на удобренных участках и в контроле, где удобрения не применялись. В табл. 2 приводятся данные, характеризующие среднюю численность фитонематод в 10 г прикорневой почвы, корней и стеблей озимой ржи, вегетирующей в условиях севооборота и монокультуры на различных фонах.

Из данных таблицы видно, что на фоне минеральных удобрений численность фитонематод значительно увеличилась в корневой системе, а в некоторых случаях и в стеблях. За счет каких видов произошло увеличение численности особей нематод? На исследуемых вариантах были представлены все экологические группы фитонематод. Наиболее богато представлены виды фитогельминтов — 31, затем девисапробионтов — 20, параризобионтов — 16, хищников — 4, эусапробионтов — 2 вида. Анализируя численность особей фитонематод различных экологических групп в прикорневой почве и органах озимой ржи, размещенной в различных вариантах, мы выделили группы, характеризующиеся большой численностью, средней и малой.

Численность нематод различных экологических групп, регистрируемая нами в течение двух лет в прикорневой почве и органах озимой ржи в периоды фаз колошения и восковой спелости представлена в табл. 3.

Из данных таблицы видно, что в монокультуре и севообороте соотношение экологических групп нематод в контроле отличалось от такового на удобренных делянках. Это прежде всего проявлялось в повышении численности девисапробионтов и снижении численности фитогельминтов на удобренных делянках. В условиях монокультуры численность особей фитогельминтов в корневой системе на удобренных делянках снизилась в 10 раз (данные 1971 и 1972 гг.), а в условиях севооборота в 5,5—5,8 раза (данные 1971—1972 гг.). Такую разницу в снижении численности фитогельминтов, отчасти можно объяснить тем, что в условиях монокультуры обычно складывается более или менее постоянный комплекс видов нематод с конкретными требованиями

Таблица 3

Численность нематод различных экологических групп в прикорневой почве и органах озимой ржи в условиях монокультуры и севооборота (в % к общей численности фитонематод)

Экологическая группа фитонематод	Монокультура						Севооборот					
	контроль			опыт			контроль			опыт		
	П	К	С	П	К	С	П	К	С	П	К	С
Параризобионты	0,8 16,4	2,1 3,2	—	0,3 17,4	— 22,1	—	6 9,3	2,9 4,1	—	4,9 10,3	3,2 3,7	—
Эузапробионты	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Девизапробионты	41,7 12,4	30,6 30,4	74,2 76,4	73,8 66,8	93,6 46,4	93,8 96,6	28 12,2	34,6 61,8	92 97,2	75,6 72,2	86,2 79,2	89,5 100
Хищники	—	—	—	—	—	—	—	3,4	—	—	0,1	—
Фитогельминты	57,5 63,6	67,3 66,4	25,8 23,6	25,9 13,3	6,4 6,6	6,2 3,4	66 70,8	59,1 32,6	8 2,8	19,5 17,4	10,5 5,5	10,5 —

Примечание. П — почва, К — корни, С — стебли; в числителе — данные 1971 г.; в знаменателе — данные 1972 г.

к окружающей среде, а в условиях севооборота видовой состав фитонематод постоянно меняется и фауна нематод формируется в зависимости от предшествующей культуры.

В результате выполненного исследования было показано, что применение минеральных удобрений на посевах озимой ржи способствовало повышению общей численности фитонематод в корневой системе и снижению численности особей паразитических видов в прикорневой почве и корневой системе, в условиях монокультуры и в севообороте.

ЛИТЕРАТУРА

- Деккер Х. 1972. Нематоды растений и борьба с ними. М., изд-во «Колос», стр. 1—444.
- Егоров В. Е. 1963. Из результатов полевого опыта ТСХА с удобрениями, севооборотом и монокультурами. — Изв. Тимирязевск. с.-х. акад., VI, стр. 30—56.
- Крылов П. С., Барановская И. А. 1971. Роль агроэкологических факторов в регулировании численности и ограничении вредоносности фитонематод. В сб. «Зоология (нематоды растений)». Итоги науки. М., стр. 78—91.
- Тишлер В. 1971. Сельскохозяйственная экология. М., изд-во «Колос», стр. 1—455.
- Шубина Л. В., 1972. К проблеме влияния минеральных удобрений на фитонематод (обзор). В сб. «Нематоды растений». Воронеж, стр. 16—28.

К ПОЗНАНИЮ ЭНТОМОФИЛЬНЫХ НЕМАТОД РОДА *PANAGROLAIMUS* FUCHS, 1930 (*NEMATODA*, *PANAGROLAIMIDAE*)

С. Л. БЛИНОВА

Биологическая связь с насекомыми ксилобионтами известна у представителей трех подсемейств панагролаймид, а именно: подсемейства *Panagrolaiminae* Thorne, 1937 (sensu Paramonov, 1964) в родах: *Panagrolaimus* Fuchs, 1930, *Panagrodontus* Fuchs, 1935, *Plectonchus* Fuchs, 1930, *Panagrobelus* Thorne, 1939, *Macrolaimus* Maupas, 1900, *Anguilluloides* Rühm, 1956; подсемейства *Trilabiatinae* Paramonov, 1964, в родах: *Trilabiatulus* Goodey, 1963 и *Micronema* Körner, 1954, и подсемейства *Alloinematinae* Chitwood et McIntosh, 1934, в роде *Rhodditophanes* Fuchs, 1930.

Panagrolaiminae и *Trilabiatinae* включают в себя также значительное количество сапробиотических нематод, заселяющих почву и связанных с растениями. Среди *Alloinematinae* встречаются формы, связанные с растениями, насекомыми и моллюсками.

Наиболее тесными связями с насекомыми характеризуются нематоды рода *Panagrolaimus*. Это типичный и наиболее крупный род семейства, насчитывающий 27 видов. Дифференциация этих видов достаточно трудна. В качестве отличительных признаков систематики используют общепринятые индексы формулы де Мана, характеризующие длину и основные пропорции тела нематод (L, a, b, c, V); размеры и вооружение стомы, степень склеротизации и соотношение ее отделов, форму лабиотуберкул, число и расположение хвостовых папилл самца, форму и размеры спикул, рулька, а также хвостового конца тела самцов и самок и размеры задней матки.

Проведенный нами (Блинова Мишина, 1975) анализ морфологической изменчивости нематод *P. artuykhovskii* и литературных данных о морфологической изменчивости других видов рода показывает, что использование в диагностике видов большинства применяемых в настоящее время морфометрических признаков не оправдывает себя.

Длина и диаметр тела обладают наибольшей изменчивостью. В культуре *P. artuykhovskii* мы имели возможности наблюдать, как добавление корма вызывало увеличение размеров нематод в 1,5—2 раза. Примерно такие же колебания в размерах указываются для нематод *P. tipulae* из трупинов комара-долгоножки (Lam, Webster, 1971).

Еще большие различия отмечены Я. Козловской и Е. Миановской (Kozlowska, Mianowska, 1971), изучавшими изменчивость девизапробионта *P. rigidus* на различных питательных средах. Указанный для некоторых видов в литературе небольшой диапазон колебаний в размерах несомненно связан с небольшим числом измеренных особей.

То же самое следует сказать о размерах хвоста самок (от 41 до 77 у *P. artuykhovskii*, от 38 до 74 у *P. rigidus*) и самцов (соответственно, 39—55 и 26—65) и длине пищевода (138—192 и 110—210).

Вычисление относительных характеристик (индексов формулы де Мана) также не дает нам стабильных признаков. Козловская и Миановская (1971), анализируя пропорции тела у потомства одной самки *P. rigidus*, показали, что индекс «a» для самцов колебался от 16,5 до 32,3; «b» — от 3,1 до 7, «c» — от 11,6 до 33,6; у самок размах колебаний в значениях этих индексов был еще выше.

Высокой изменчивостью у нематод рода *Panagrolaimus* характеризуется также положение вульвы у, признак в других родах обычно достаточно константный. У *P. rigidus* он изменялся от 40 до 70%, у *P. artuykhovskii* от 53,4

до 68%. Сравнивая значения V у *P. artuykhovskii* и других видов рода, мы убедились, что почти все они укладываются в пределы от 50 до 62%, т. е. полностью или в значительной мере совпадают. Из сказанного следует, что значение индекса v в систематике рода *Panagrolaimus* не может быть использовано для дифференцировки видов, а является родовым признаком.

На примере *P. artuykhovskii* нами прослежены также значительная изменчивость размеров стомы (от 9 до 14), спикул (от 18 до 28) и рулька (от 8 до 13). У *P. rigidus* размеры этих органов варьируют еще сильнее (Sp. — от 16 до 35, Gu — от 7 до 19).

Все эти данные убедительно показывают, что перечисленные нами признаки для диагностики видов рода *Panagrolaimus* могут иметь лишь второстепенное значение. При этом общая форма и основные пропорции тела, размеры стомы, спикул и рулька, очень близкие у большинства представителей рода и обладающие достаточно широкой изменчивостью, более пригодны для характеристики всего рода, чем отдельных его видов.

По-видимому, при описании и определении этих форм основное внимание должно уделяться форме и строению отдельных органов нематод. Признаками, пригодными для дифференцировки видов в роде *Panagrolaimus* и близких к нему родах, мы считаем степень склеротизации и относительные размеры отделов стомы, в первую очередь хейло-, про- и мезостомы; вооружение метастомы, погруженность стомы и степень развития дорзального метастомного бугра пищевода; форму и относительные размеры корпуса и истмуса пищевода. Из других признаков, видимо, можно назвать форму спикул и рулька, однако при этом следует учитывать, что эти органы имеют у панагролаймид довольно сложную конфигурацию и при разном положении могут выглядеть очень различно (см. Блинова, Мишина, 1975, рисунок, ж—м). Константным видовым признаком является расположение хвостовых папилл самца, однако плохая видимость их на фиксированном материале может приводить к ошибкам.

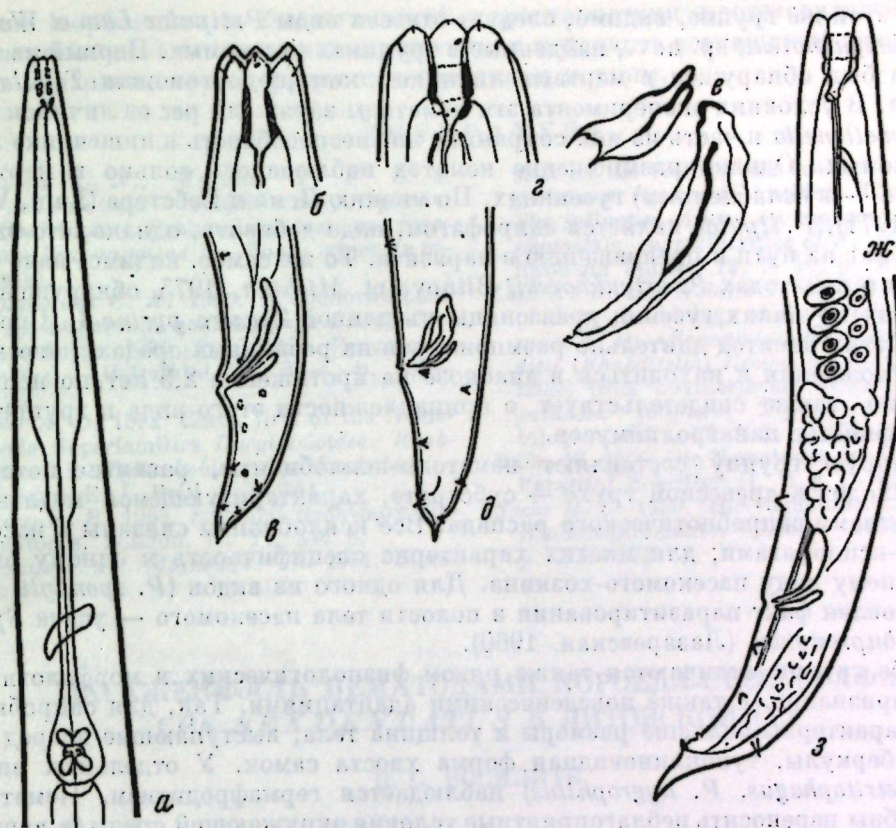
Длина задней матки вряд ли может считаться надежной характеристикой. В нашем материале по *P. artuykhovskii* она варьировала от 25 до 44, хотя у большинства особей была примерно равна диаметру тела в области вульвы.

Границы рода *Panagrolaimus* в настоящее время не вполне ясны и разными авторами трактуются по-разному. Учитывая приведенные выше данные о диагностической ценности морфологических и морфометрических признаков нематод рода *Panagrolaimus*, мы хотели бы высказать некоторые соображения о видовом составе этой группы нематод.

Мы не можем согласиться с предложенным Рюмом (Rühm, 1956) и принятым Бекером (Baker, 1962) сведением *P. piniperdae* Fuchs, 1930 в синоним вида *P. detritophagus* Fuchs, 1930. Морфологически первый вид хорошо отличается от *P. detritophagus* своеобразной формой корпуса пищевода и наличием светопреломляющих телец в кардинальном бульбусе (рисунок, а). Нематоды, описанные Рюмом под именем *P. detritophagus*, справедливо выделены Гуди (Goodey, 1963) в самостоятельный вид *P. paradetritophagus*.

Значительно отличается и биологическая характеристика обеих форм: *P. piniperdae* найден в ходах короеда и является сапроксилобионтом, в то время как *P. detritophagus* является типичным эусапробионтом и зарегистрирован автором вида в гниющих листьях капусты и других огородных остатках, а Заксом (Sachs, 1950) — под элитрами жука-навозника. Эти различия, как нам кажется, являются серьезным аргументом в пользу видовой самостоятельности *P. detritophagus* и *P. piniperdae*.

Также нельзя считать правильным объединение Рюмом *P. subelongatus* (Cobb, 1914) из почвы, гниющих растительных субстратов, навоза и *P. superbis* Fuchs, 1930, обитающего в ходах долгоносиков и короедов. Близкие по форме хвостового конца, эти формы различаются целым рядом существ-



Энтомофильные нематоды рода *Panagrolaimus*

а — *P. piniperdae* Fuchs, 1930; б, в — *P. subelongatus* Cobb, 1914; г, д, е — *P. crassicaudatus* nom. nov. pro *P. subelongatus* in Rühm, 1956; ж, з — *P. superbis* Fuchs, 1930.

венных морфологических признаков. *P. subelongatus* характеризуется заостренными лабиотуберкулами, более узкой стомой, слабой дифференциацией протостомного цилиндра на про- и мезостому (рисунок б, в, ж, з) и более длинным истмусом пищевода. (Отношения длины корпуса к длине истмуса у *P. subelongatus* составляет 2,1, а у *P. superbis* — 3,2.) Различны также форма спикул, рулька и расположение хвостовых папилл самца (рисунок в, з).

Нематоды, описанные Рюмом (1956) под именем *P. subelongatus* по форме хвоста, рулька и спикул, а также по числу и расположению хвостовых папилл самцов отличаются от обоих названных видов и характеризуются округлыми, а не заостренными, как у *P. subelongatus*, лабиотуберкулами. Наряду с этим формы, описанные Рюмом, отличаются от всех видов рода толстым, очень резко суживающимся за терминальными папиллами хвостом с коротким шипиком на конце (рисунок г, д, е). Все сказанное выше побуждает нас считать нематод, описанных Рюмом под названием *P. subelongatus*, самостоятельным видом, для которого мы предлагаем имя *P. crassicaudatus* nom. nov.

Анализ экологии нематод рода *Panagrolaimus* показывает, что он включает в себя две группы:

Первую составляют сапробиотические формы, населяющие почву, грунтовые воды, растительные и животные остатки с быстро протекающими процессами сапробиотического распада. Один из представителей этой группы — *P. rigidus*, встречается также в тканях живых растений, большей частью в растениях, пораженных низшими грибами. Из других видов этой группы назовем *P. apicatus*, *P. australis*, *P. davidi*, *P. longicaudatus*, *P. salinus* и *P. subelongatus*.

К этой же группе, видимо, следует отнести виды *P. tipulae* Lam et Webster и *P. artuyukhovskii* sp. nov., найденные в трупиках насекомых. Первый из этих видов был обнаружен в мертвых личинках комара-долгоножки *Tipula paludosa*. В условиях эксперимента эти нематоды заражали per os личинок *Galleria mellonella* и часть из них сохраняла жизнеспособность в кишечнике этих насекомых. Однако размножение нематод наблюдалось только в мертвых (редко — в ослабленных) гусеницах. По мнению Лема и Вебстера (Lam, Webster, 1971), *P. tipulae* является сапрофагом, надо добавить, однако, что это — сапрофаг на пути к превращению в паразита. То же самое, видимо, надо сказать и о нематодах *P. artuyukhovskii* Blinova et Michina, 1975, обнаруженных в сухих трупиках гусениц древесницы вездливой *Zeuzera pyrina* L. Способность этих нематод длительно размножаться на различных средах животного происхождения и находиться в анабиозе на протяжении 2,5 лет, по нашему мнению, также свидетельствует о принадлежности этого вида к группе неспецифичных панагроляймусов.

Вторую группу составляют нематоды-кислوبيонты, развитие которых происходит в древесной трухе — субстрате, характеризующемся медленными темпами сапробиотического распада. Все кислوبيонты связаны с насекомыми-киселофагами, для многих характерна специфичность к одному определенному виду насекомого-хозяина. Для одного из видов (*P. spondyli*) был установлен факт паразитирования в полости тела насекомого — усача *Spondylis buprestoides* (Лазаревская, 1960).

Обе группы отличаются также рядом физиологических и морфологических признаков, а также поведенческими адаптациями. Так, для сапробионтов характерны большие размеры и толщина тела, выступающие вперед лабиотуберкулы, тупоклиновидная форма хвоста самок. У отдельных видов (*P. detritophagus*, *P. hygrophilus*) наблюдается гермафродитизм. Нематоды способны переносить неблагоприятные условия окружающей среды (в первую очередь, пересыхание) как на личиночной, так и на взрослой стадии. В состоянии анабиоза они сохраняют жизнеспособность в течение года и более.

Виды, связанные с короедами, мельче представителей первой группы; лабиотуберкулы у них развиты слабо; самки имеют обычно тонкий клиновидно-заостренный хвост с остроконическим или шиловидным терминусом. По данным Рюма (1956), латентные личинки специфичных панагроляймусов, как правило, не обнаруживают характерных для эусапробиотических форм поисковых движений. Устойчивость их к перенесению неблагоприятных условий значительно ниже — они сохраняют жизнеспособность в состоянии анабиоза не более нескольких месяцев. Гермафродитизм встречается очень редко. Специфичные виды, связанные с короедами, размножаются значительно медленнее остальных панагроляймусов и не способны развиваться в сапробиотической среде. Ведущими факторами формирования видов этой группы явились обитание ее представителей в древесной трухе — своеобразном, медленно разлагающемся сапробиотическом субстрате — и установление прочных биологических связей этих нематод с насекомыми-короедами, усачами, долгоносиками. К этой группе относятся 17 видов: *P. chalcographi*, *P. chararsi*, *P. crassicaudatus* nom. nov., *P. dendroctoni*, *P. detritophagus*, *P. fuchsi*, *P. goodeyi*, *P. moehni*, *P. obesus*, *P. detritophagus*, *P. paradetritophagus*, *P. piniperdae*, *P. ruehmi*, *P. scheuchere*, *P. spondyli*, *P. superbus*, *P. verrucosus* и *P. wichianni*.

Виды *P. paralongicaudatus*, *P. picei* и *P. sexdentati* в связи с недостаточным описанием мы рассматриваем как sp. inquirenda.

Наличие двух групп в роде *Panagrolaimus* и существующие между ними различия впервые были отмечены Рюмом (1956). Приведенное выше сравнение обеих групп показывает, что, вероятно, мы имеем дело с двумя самостоятельными родами. Однако для выделения специфичных панагроляймусов в отдельную родовую группу необходимо провести более детальное исследо-

вание морфологии и биологической характеристики представителей рода *Panagrolaimus* в его современных границах и выявить четкие дифференциальные признаки, характеризующие указанные группы.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова С. Л., Мишина Л. К. 1975. *Panagrolaimus artuyukhovskii*, sp. nov. (Rhabditida, Panagrolaimidae) из гусениц *Zeuzera pyrina* L.—Зоол. журн. (в печати).
- Лазаревская С. Л. 1960. К биологической характеристике нематод рода *Panagrolaimus* Fuchs, 1930 (Rhabditida, Panagrolaimidae).—Helmintol. II, 3—4, p. 169—176.
- Baker A. D. 1962. Check lists of the Nematoda Superfamilies Dorylaimoidea, Rhabditoidea, Tylenchoidea Aphelenchoidea.—Leiden, E. J. Brill, 1, p. 261.
- Goodey J. B. 1963. Soil and freshwater Nematodes. London, N. Y., 344 p.
- Kozłowska J., Mianowska E. 1971. Research on the biology and ecology of *Panagrolaimus rigidus* (Schneider) Thorne. I. The influence of food on changes of morphometric characteristics of *P. rigidus*.—Ekologia Polska, 19, N 40, p. 701—714.
- Lam A. B. Q., Webster J. M. 1971. Morphology and biology of *Panagrolaimus tipulae* n. sp. (Panagrolaimidae) and *Rhabditis (Rhabditella) tipulae* n. sp. (Rhabditidae) from Leatherjacket larvae, *Tipula paludosa* (Diptera, Tipulidae).—Nematologica, 1971, 17, N 2, p. 201—212.
- Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden.—Parasitol. Schrifter. H. 6, p. 1—425. Jena.
- Sachs H. G. 1950. Die Nematodenfauna der Rinderexkremente.—Zool. Jahrb., 79, p. 209—272.

ЗАРАЖЕННОСТЬ НЕМАТОДАМИ КОРОЕДА-СТЕНОГРАФА *IPS SEXDENTATUS* В ЛИТОВСКОЙ ССР

Б. С. ВОСИЛИТЕ

Короед-стенограф является одним из широко распространенных в Советском Союзе стволовых вредителей хвойных пород. По литературным данным, известно, что у короеда-стенографа паразитируют нематоды, которые могут играть определенную роль в регуляции численности этого вредителя (Лазаревская, 1968; Блинова, Какулия, Сланкис, 1973), поэтому изучение фауны и биологии паразитических нематод этого вредителя представляет большой научный и практический интерес.

Фауна нематод короеда *Ips sexdentatus* исследована в Московской, Оренбургской областях и в Грузинской ССР (Боржомско-Бакурианское ущелье), однако биология этих нематод практически не изучалась.

Сбор материала проводился в 1972 и 1973 гг. в Купишском, Друскининкайском и Вильнюсском районах Литовской ССР. Обследовано методом полного гельминтологического вскрытия 2149 экз. *Ips sexdentatus* (955 экз. имаго, 908 личинок, 286 куколок). Кроме того, обследовано 305 проб буровой муки (трухи).

Для анализа связи биологии нематод с биологией хозяина проведено изучение экологии короеда-стенографа в условиях Литовской ССР. Установлено, что единичный лет короедов в Шимонийской пуще в 1972 г. начался 3 мая при температуре 20°. Следующие дни температура понизилась до +11 — +13° и лет жуков прекратился. Массовый лет короеда-стенографа начался 20 мая (+20°). Дальнейшее поселение жуков длилось больше месяца. На второй день после поселения жуки начали откладывать яйца. Яйца развивались 8 дней, личинки 7 дней, куколки 3 дня. Молодые жуки появились через 18 дней после откладки яиц. У тех жуков, которые начали поселяться 3 мая, развитие яиц затянулось до 22 дней. Молодые жуки получали дополнительное питание на местах развития. Заселение сестринской генерации отмечалось с 22 июня, отрождение молодых жуков с 7 июля. В 1973 г., кроме

сестринской и основной генераций, у короеда-стенографа в Литовской ССР наблюдалась вторая (дочерняя) генерация. Внедрение этих жуков наблюдалось с 20 июля; появление молодых жуков с 15 августа.

Для изучения динамики зараженности короедов и выяснения влияния нематод на короедов обследование насекомых проводилось на протяжении развития всех генераций.

Число личиночных стадий у короеда-стенографа неизвестно. Мы условно делили личинок на три возрастные группы: младшие, средние и старшие личинки. Было выделено 7 последовательных периодов развития семьи *Ips sexdentatus*; на которых производился сбор материала:

1. Внедрение жуков
2. Яйцекладка
3. Отрождение младших личинок
4. Отрождение средних личинок
5. Отрождение старших личинок
6. Отрождение куколок
7. Отрождение молодых жуков

ФАУНА НЕМАТОД КОРоеДА-СТЕНОГРАФА *IPS SEXDENTATUS* В ЛИТОВСКОЙ ССР

При определении нематод короеда-стенографа выявлено девять видов, относящихся к отрядам *Rhabditida* и *Tylenchida*. Нематоды, обнаруженные у короеда-стенографа в Литовской ССР:

	В хозяине	В личиночных ходах
<i>Parasitorhabditis sexdentati</i>	Личинки	Личинки, самцы, самки
<i>Mikoletzkyia pinicola</i>	—	То же
<i>Mikoletzkyia sp.</i>	Личинки	»
<i>Diplogasteroides sp.</i>	»	»
<i>Parasitaphelenchus sexdentati</i>	»	»
<i>Bursaphelenchus sexdentati</i>	—	Самцы, самки
<i>Laimaphelenchus sp.</i>	—	То же
<i>Cryptaphelenchus minutus</i>	Личинки	личинки, самцы, самки
<i>Contortylenchus pseudodiplogaster</i>	», самка	Личинки

Примечание. По данным О. В. Слободянюк, нематоды *Bursaphelenchus piniperdae* (типичный вид рода *Bursaphelenchus*) представляют собой свободно живущую генерацию *Parasitaphelenchus papillatus*. Вопрос о вероятной идентичности видов *Bursaphelenchus sexdentati*, *Parasitaphelenchus sexdentati* находится в состоянии изучения.

Видовой состав нематод из Литовской ССР в основном совпадает с видовым составом нематод, обнаруженных у короеда-стенографа в Оренбургской, Московской областях и Грузинской ССР. Доминирующим видом в трухе является *Parasitorhabditis sexdentati*. Так же многочисленны *Mikoletzkyia pinicola* и *Diplogasteroides sp.* Особи *Laimaphelenchus sp.*, *Bursaphelenchus sexdentati* и *Parasitaphelenchus sexdentati* были встречены в единичных экземплярах.

Кишечные паразиты были представлены исключительно личинками *Parasitorhabditis sexdentati*, полостные — преимущественно самками и личинками *C. pseudodiplogaster* и значительно реже личинками *Parasitaphelenchus sexdentati*. Эктонематоды были представлены личинками *Mikoletzkyia sp.*, *Diplogasteroides sp.* и *Cryptaphelenchus minutus*.

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ НЕМАТОДАМИ КОРоеДА-СТЕНОГРАФА В ЛИТОВСКОЙ ССР

В 1972 г. исследования проводились в Шимонийской пуще в условиях вспышки массового размножения короеда-стенографа, а в 1973 г. очаг затух. Материал собирался в Юодшильском лесничестве, где популяция короедов была разрежена.

В популяции, характеризующейся высокой плотностью, общая зараженность основной генерации короедов была значительно выше (в начале развития семей 87,7%, в конце — 100%), чем в разреженной популяции (59,7 и 90%). Можно полагать, что возрастание нематодной инвазии при вспышке размножения короеда-стенографа играет определенную роль в регуляции его численности.

Зараженность жуков *Ips sexdentatus* эктонематодами

Самая высокая экстенсивность заражения эктонематодами у жуков всех генераций была отмечена в начале и в конце развития короедной семьи (рис. 1). У зимовавших жуков в период внедрения она достигала 40,6%, ко времени появления личинок средней возрастной группы зараженность снова начала

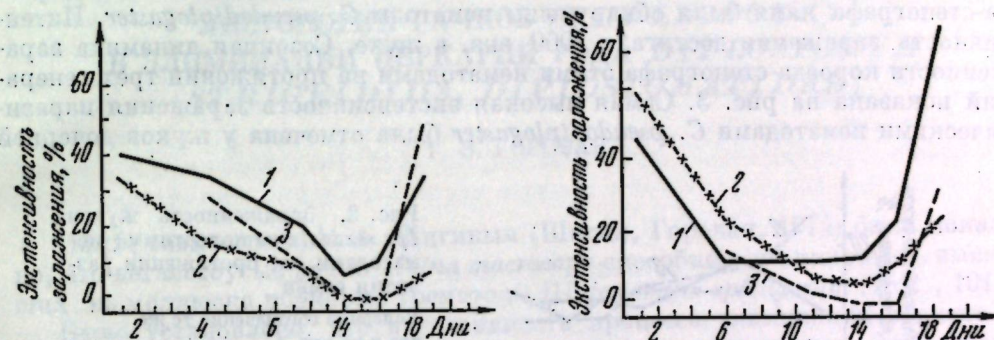


Рис. 1. Динамика зараженности эктонематодами жуков на протяжении развития семьи *Ips sexdentatus*

Генерации: 1 — основная; 2 — II; 3 — сестринская

Рис. 2. Динамика зараженности кишечными нематодами жуков на протяжении развития семьи *Ips sexdentatus*

Условные обозначения те же, что и на рис. 1

возрастать и при отрождении куколок достигала примерно первоначального уровня.

Кривые зараженности насекомых сестринского и II поколения повторяют кривую основной генерации, но характеризуются несколько меньшими значениями зараженности. Прослеженное во всех трех генерациях повторное увеличение зараженности старых жуков свидетельствует о наличии повторного заражения насекомых эктонематодами.

Зараженность жуков *Ips sexdentatus* кишечными нематодами

У жуков основного поколения зараженность во время внедрения 46%. Во время яйцекладки экстенсивность заражения резко понижается (12%), так как в это время наблюдается интенсивный выход личинок *Parasitorhabditis sexdentati* в труху, где происходит их дальнейшее развитие. Ко времени отрождения личинок *Ips sexdentatus* младшей и средней возрастной группы зараженность жуков остается неизменной и только с появлением в ходах старших личинок она начинает повышаться, а с появлением куколок достигает максимума — 80% (рис. 2). Вышесказанное и анализ интенсивности заражения позволяют утверждать, что в ходах происходит повторное заражение жуков кишечными нематодами. К этому времени личинки *Parasitorhabditis sexdentati*, вышедшие из жука в труху, успевают развиться до имаго и дать

новую генерацию, которая заражает повторно старых, а также отрождающихся молодых жуков. Сроки развития свободноживущей генерации *Parasitorhabditis sexdentati* в трухе подтверждаются проведенными опытами культивирования этого вида *in vitro*.

Кривые зараженности насекомых II и сестринской генераций характеризуются более растянутым периодом выхода нематод из насекомых и тоже свидетельствуют о наличии повторного заражения кишечными нематодами.

Зараженность жуков *Ips sexdentatus* полостными нематодами

Известно (Сланкис, 1971), что эндопаразитические нематоды рода *Contortylenchus* значительно снижают плодовитость короедов и являются естественными регуляторами численности этих вредителей. В полости тела короеда-стенографа нами были обнаружены нематоды *C. pseudodiplogaster*. Интенсивность заражения достигала 2000 экз. в жуке. Сезонная динамика зараженности короеда-стенографа этими нематодами на протяжении трех генераций показана на рис. 3. Самая высокая экстенсивность заражения паразитическими нематодами *C. pseudodiplogaster* была отмечена у жуков дочерней

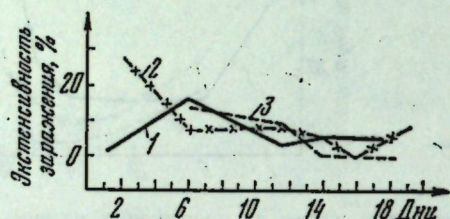


Рис. 3. Зараженность жуков *Ips sexdentatus* полостными нематодами на протяжении развития семьи

Условные обозначения те же, что и на рис. 1

генерации в период внедрения (28%). Кривая зараженности жуков основного поколения показывает постепенное снижение зараженности от 16,6 до 5,5% на протяжении яйцекладки и развития средних и старших личинок. Повторного увеличения зараженности старых жуков в конце развития семьи, отмеченного для эктопаразитических и кишечных нематод, не наблюдалось. Мы воздерживаемся, однако, от заключения об отсутствии повторного заражения жуков полостными нематодами, так как ввиду низкой зараженности этими нематодами материал малодостоверен.

Перейдем с рассмотрению зараженности личинок, куколок и молодых жуков *Ips sexdentatus*. Личинки и куколки короеда-стенографа в нашем материале не были заражены (вскрыто 908 личинок и 286 куколок). Заражение насекомых происходило на стадии молодого жука. Молодые жуки основной и сестринской генераций на местах отрождения были заражены эктопаразитическими и кишечными нематодами сильнее старых (ср. рис. 1, 2, 3).

Зараженность молодых жуков *Ips sexdentatus* на местах отрождения (экстенсивность заражения, %):

	Эктопаразиты	Полостные	Кишечные
Основная генерация . . .	50	—	85
Сестринская генерация . .	58,3	5,5	52
II генерация	3	—	50

Зараженность полостными нематодами — *Contortylenchus pseudodiplogaster*, напротив, оказалась выше у старых жуков. Молодые жуки основного и дочернего поколений на местах отрождения (вскрыто 158 экз.) оказались не заражены. На местах дополнительного питания были заражены 0,4% жуков (вскрыто 36 экз.).

Материал по полостным паразитам недостаточен для выяснения каких-либо закономерностей.

ЛИТЕРАТУРА

- Блинова С. А., Какулия Г. А., Сланкис А. Я. 1973. Зараженность нематодами вредителей хвойных пород. — Труды ГЕЛАН СССР, 23, стр. 20—36.
- Лапаревская С. Л. 1968. Исследования Гельминтологической лаборатории АН СССР по энтомогельминтологии (1957—1967). — Труды ГЕЛАН СССР, 19, стр. 63—67.
- Сланкис А. Я. 1971. Die Einwirkung der Endoparasitischen Nematoden (*Nematoda Tylenchoidea*) auf die Borkenkäfer. — Труды XIII Межд. энтомот. конгр., 2 стр. 96.
- Слободянюк О. В. (в печати). Об идентичности видов *Parasitaphelenchus papillatus* Fuchs, 1937 и *Bursaphelenchus piniperdae* Fuchs, 1937 (*Nematoda: Aphelenchoididae*). — Труды ГЕЛАН СССР, 25.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ РОЛИ ЛИСТОНОГИХ РАЧКОВ (*PHYLLPODA*) В ЭЛИМИНАЦИИ ЦЕРКАРИЙ РОДА *DIPLOSTOMUM* (*STRIGEIDIDA, DIPLOSTOMATIDAE*)

Т. В. ГОРОВАЯ

Нами, совместно с А. А. Шигиным (Шигин, Горвая, 1974) было показано, что ветвистоусые рачки *Moina macroscopa* способны элиминировать вышедших из моллюска церкарий трематоды *Diplostomum spathaceum* (Rud., 1918).

Было установлено, что интенсивность процесса элиминации зависит от ряда факторов, основными из которых являются длительность совместного пребывания элиминатора (рачка) и элиминируемого объекта (церкарий), а также концентрации тех и других, физиологическое состояние рачков и др.

Анализ результатов этих исследований позволил высказать предположение о возможном участии и других представителей класса ракообразных в элиминации церкарий трематод.

Проведенные затем экспериментальные исследования подтвердили это предположение и показали, что в элиминации церкарий участвуют представители ряда отрядов этого класса, а именно: веслоногие (*Copepoda*), ракушковые рачки (*Ostracoda*), мизиды (*Mysidacea*), бокоплавы (*Amphipoda*), листоногие рачки (*Phyllopoда*) и десятиногие раки (*Decapoda*).

В настоящей работе приводятся результаты экспериментального изучения элиминационных способностей двух представителей отряда листоногих рачков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Полевые и экспериментальные работы по изучению элиминационных способностей ракообразных были выполнены на базе Астраханского государственного заповедника им В. И. Ленина (Дамчикский участок). Для опытов были выбраны два представителя отряда листоногих рачков: щитник (*Apus cancriformes*) и лептестерии (*Leptestheria*).

Использованные в качестве элиминатора рачки отлавливались в полях, расположенных в районе поселка Дамчик и с. Полднее. Астраханской области. До опыта рачки содержались в аквариумах с речной водой, которая ежедневно менялась. Во время опыта рачки искусственно не подкармливались. Как правило, в опытах использовались рачки, содержащиеся в лаборатории не более 1—2 суток и только в некоторых специальных опытах по выявлению влияния физиологического состояния рачков на их элиминацион-

ные способности использовались рачки, содержащиеся в лаборатории до 5 суток после отлова их из водоема.

В опытах использовали свежих церкарий *Diplostomum spathaceum*, полученных от обыкновенных прудовиков (*Limnaea stagnalis*) за 2—3 часа до начала опыта.

Общая схема проведения всех опытов была одинаковой. В стеклянный сосуд с заданным объемом воды помещалось определенное число рачков и церкарий. Через определенные промежутки времени из него бралась проба воды объемом 5 мл, в которой проводился подсчет церкарий и на весь объем воды определялось количество церкарий в сосуде. Для каждого опыта ставился контроль, условия в котором были такими же, как и в опыте, за исключением того, что в контрольном сосуде отсутствовали рачки. Учет церкарий во всех контрольных сосудах не показал наличия изменений численности церкарий на протяжении всего времени опытов; это вызвано тем, что продолжительность всех опытов была значительно меньше срока жизни церкарий в этих условиях. Последнее позволило нам при характеристике опытов не приводить данные о численности церкарий в контрольных сосудах, а оценку элиминационных свойств рачков производить по изменению количества церкарий в опытных сосудах. За критерий оценки элиминационных свойств рачков принят предложенный ранее (Шигин, Горовая, 1974) индекс элиминации, под которым подразумевается среднее число церкарий, элиминированных одним рачком за один час.

ОПИСАНИЕ ОПЫТОВ

Опыт 1

Дата проведения: 19 мая 1973 г.

Условия опыта. В два сосуда со 150 мл воды в каждом, поместили по 5 лептестерий и по 3000 церкарий *Diplostomum spathaceum*. Длина раковины рачков составила 6,5 мм; рачки были отловлены 15 мая 1973 г. и в течение 4 дней до поступления в опыт содержались в лаборатории. Учет церкарий производился сразу после добавления в сосуд культуры церкарий, а затем через 1, 3, 5 и 7 час.

Результаты опыта. За первый час в обоих сосудах количество церкарий снизилось до 1590 в первом и до 2100 во втором. Затем процесс элиминации церкарий практически прекратился: в течение последующих 4 час. в первом сосуде и 6 час. во втором количество церкарий оставалось практически неизменным. К концу опыта в первом сосуде она снизилась на 90 церкарий, а во втором, наоборот, поднялась на 60, что несомненно является результатом погрешностей методики учета церкарий.

Опыт 2

Дата проведения: 22 мая 1973 г.

Условия опыта. В три сосуда со 150 мл воды и 3000 церкарий в каждом поместили по 20 лептестерий различных размеров. Средняя длина раковины рачков в первом сосуде составила 1,2 мм, во втором — 3,6 мм и в третьем — 6,5 мм. Опыт проводился при температуре 20°. До использования в опыте лептестерии находились в лаборатории 4 суток.

Результаты опыта (табл. 1). Во всех сосудах наблюдался ясно выраженный процесс элиминации церкарий, причем интенсивность этого процесса оказалась различной в зависимости от размеров рачков. Наиболее интенсивным он был в третьем сосуде с крупными рачками; в нем уже к концу первого часа церкарии полностью исчезли. В сосуде с мелкими рачками элиминация церкарий происходила более замедленным темпом: за 7 час. 20 рачков длиной 1,2 мм элиминировали всего лишь 2150 экз., т. е. 71,7% от заданного количества церкарий. Рачки средних размеров и по способностям к элиминации церкарий заняли промежуточное положение между крупными и мел-

Таблица 1

Зависимость элиминации церкарий *Diplostomum spathaceum* лептестериями *Leptestheria* sp. от размера рачков

Номера сосудов	1		2		3	
Размер рачков, мм	1,2		3,6		6,5	
Время учета церкарий, час	Элиминировано церкарий					
	число	%	число	%	число	%
0,5	—	—	—	—	2940	98,0
1	180	5,7	1440	45,8	3000	100,
3	750	24,8	2790	92,1	—	—
5	1590	53,0	3000	100	—	—
7	2150	71,7	—	—	—	—

кими рачками; полная элиминация церкарий была закончена ими менее чем за 5 час.

Опыт 3

Дата проведения: 24 мая 1973 г.

Условия опыта. В шесть сосудов с одинаковым объемом воды, равным 150 мл, помещено по 5 лептестерий с длиной раковины от 4,0 до 5,0 мм и добавлено 300, 750, 1500, 3000, 7500 и 15000 церкарий *D. spathaceum*. Рачки для опытов отлавливались 23 мая, т. е. за сутки до начала опыта. Температура воды в опытных сосудах 20°.

Основная задача данного опыта сводилась к выявлению зависимости элиминационного процесса от концентрации церкарий в воде и определению максимальных показателей индекса элиминации в оптимальных условиях контакта элиминатора и элиминируемых объектов.

Таблица 2

Влияние концентрации церкарий *Diplostomum spathaceum* на элиминацию их лептестериями *Leptestheria* sp.

Номера сосудов	1	2	3	4	5	6						
Число церкарий	300	750	1500	3000	7500	15 000						
Время учета цер- карий, час	Элиминировано церкарий											
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
0,5	240	80,0	590	65,0	690	46,0	930	31,0	2220	26,9	1050	7,0
1	290	96,6	610	81,3	1050	70,0	1100	36,7	4050	54,0	3700	24,7
2	300	100	750	100	1500	100	2910	97,0	6930	92,4	5850	39,0
3	—	—	—	—	—	—	3000	100	7500	100	11640	77,6
4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14100	94,0
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14430	96,2
7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15000	100

Результаты опыта (табл. 2). Проведенный опыт показал, что при низкой численности церкарий (сосуды 1—3) рачки элиминируют их за относительно короткий срок (не более 2 час.), причем более половины всех церкарий ока-

зались элиминированными за первые полчаса совместного пребывания их с рачками.

С увеличением числа церкарий в сосуде сроки их полной элиминации прогрессивно удлинялись (до 7 час. в шестом сосуде), а процент элиминированных церкарий за первый час опыта, наоборот, закономерно снижался: с 96,6 в первом до 24,7% в шестом сосуде.

С увеличением концентрации церкарий в воде возрастает и потребление их рачками. Эта особенность четко прослеживается в первых пяти сосудах. Так, индекс элиминации за первый час в первом сосуде составил 58, во втором — 122, в третьем — 210, в четвертом — 220, а в пятом сосуде он возрос до 810 экз. В шестом сосуде величина индекса элиминации оказалась равной 740 экз., т. е. очень близкой к величине индекса элиминации в пятом сосуде.

Это позволяет нам сделать вывод о том, что элиминационные способности рачков наиболее полно проявляются при высоких показателях концентраций церкарий в воде. Оптимальными условиями для проявления этих свойств оказались условия в пятом и шестом сосудах, где концентрация церкарий в воде составила более 50 экз. в 1 мл воды, а на одного рачка пришлось по 1500 и более церкарий.

Опыт 4

Дата проведения: 25 мая 1973 г.

Условия опыта. В сосуд со 150 мл воды и 3000 церкарий поместили по пять лептестерий, пойманных 24 мая, т. е. за сутки до начала опыта. Раз-

мер рачков колебался от 4,0 до 5,0 мм. Опыт ставился при температуре воды 20°.

Результаты опыта (рисунок). Основная задача опыта сводилась к детальному выявлению процесса элиминации церкарий рачками. В связи с этим учет церкарий в опытном сосуде производился через более короткие промежутки, чем в других опытах, а именно через каждые 10 мин.

Как видно из приведенного графика, ход элиминационного процесса в начале опыта (первые 40 мин.) несколько отличался от хода этого процесса в конце опыта. Вначале элиминация церкарий происходила быстрым темпом, а затем этот темп замедлился. Резкое изменение интенсивности элиминации наблюдалось при снижении концентрации церкарий до 3 экз. в 1 мл воды.

Опыт 5

Дата проведения: 27 мая 1973 г.

Условия опыта. В пять сосудов со 150 мл воды и 3000 церкарий в каждом, одновременно посадили 1, 3, 5, 10 и 20 лептестерий. Размер раковины рачков колебался от 3,6 до 4,5 мм. До использования в опыте лептестерии находились в лаборатории одни сутки. Температура воды в опытных сосудах 21°.

Результаты опыта (табл. 3). Процесс элиминации церкарий рачками наблюдается во всех сосудах, однако темп элиминации в разных сосудах оказался различным. В сосуде с одним рачком процесс элиминации церкарий сильно растянулся и не был доведен до конца: за 9 час. рачком было элиминировано 1260 церкарий, т. е. 42% от заданного числа. С увеличением числа рачков в опытных сосудах наблюдается полная элиминация церкарий, причем сроки ее закономерно сокращаются (до 1 часа в 4 и 5 сосудах). Столь же зако-

Таблица 3.

Влияние концентрации лептестерий *Leptestheria* sp. на элиминацию ими церкарий *Diplostomum spathaceum*

Номера сосудов	1		2		3		4		5	
Число рачков	1		3		5		10		20	
Время учета церкарий, час	Элиминировано церкарий									
	число	%	число	%	число	%	число	%	число	%
0,5	—	—	990	33,0	930	31,0	2700	90,0	2820	96,0
1	580	14,0	1080	36,0	1650	55,0	3000	100	3000	100
1,5	—	—	1650	55,0	—	—	—	—	—	—
2	450	15,0	2310	77,0	1950	65,0	—	—	—	—
3	510	17,0	2640	88,0	2610	87,0	—	—	—	—
4	—	—	3000	100	3000	100	—	—	—	—
5	890	29,7	—	—	—	—	—	—	—	—
7	1110	37,0	—	—	—	—	—	—	—	—
9	1260	42,0	—	—	—	—	—	—	—	—

номерно увеличивается и общее число элиминированных церкарий за первые часы опыта.

Опыт 6

Дата проведения: 28 мая 1973 г.

Условия опыта. Двух щитней, находящихся в лаборатории в течение 5 суток, поместили в сосуд с 300 мл воды и 6000 церкарий. Средняя длина опытных рачков была равна 21 мм. Опыт ставился при температуре воды 20°. Количество церкарий в сосуде подсчитывалось сразу после добавления культуры церкарий и затем через каждый час.

Результаты опыта. Процесс элиминации церкарий в опыте происходил следующим образом: за первый час число церкарий сократилось с 6000 до 4040, за второй — до 3300, за третий — до 1920; через 5 час. в сосуде осталось 300 церкарий, на элиминацию которых потребовалось еще 2 часа.

Процесс элиминации в данном опыте оказался весьма похожим на процесс элиминации церкарий лептестериями в опыте 1. Здесь также на первых порах — при высокой плотности церкарий в воде — процесс элиминации происходил быстро, а к концу опыта, когда концентрация церкарий в сосуде упала до 1 церкарии в 1 мл воды, темп элиминации резко упал: показатель индекса элиминации снизился с 980 церкарий в первый час опыта до 75 за последние 2 часа.

Опыт 7

Дата проведения: 31 мая 1973 г.

Условия опыта. В сосуд с объемом воды 300 мл и 6000 церкарий поместили двух щитней. До использования в опыте щитни находились в лаборатории всего одни сутки. Длина раковины рачков была равна 21 мм. Температура воды 20°. Церкарии подсчитывались в начале опыта, а затем через каждые 15 мин.

Результаты опыта. Условия данного опыта были одинаковыми с условиями опыта 6. Различие между ними заключалось только в том, что в опыте 6 использовались рачки, содержащиеся до поступления в опыт в лаборатории в течение 5 суток, а в данном опыте — всего одни сутки.

Полная элиминация церкарий в данном сосуде произошла менее чем за один час; в то время как в предыдущем опыте на это потребовалось 7 час.

В течение первых 15 мин. было элиминировано 2820 церкарий, 2000 — за следующие 15 мин., а через 45 мин. в сосуде осталось всего 420 церкарий.

Индекс элиминации за первый час составил 980, т. е. в три раза ниже.

Проведенные опыты показали, что на элиминационные свойства рачков заметное влияние оказывает длительность их содержания в лабораторных условиях, которая не могла не отразиться на их физиологическом состоянии.

Опыт 8

Дата проведения: 1 июня 1973 г.

Условия опыта. В три сосуда с 1,5 л воды было помещено по два щитня и добавлено 5000, 10000 и 15000 церкарий *Diplostomum spathaceum*. Размер раковины рачков колебался от 18 до 21 мм. Температура воды в опыте 22°. Использованные в опытах рачки были отловлены 29 мая, т. е. за два дня до поступления в опыт.

Таблица 4

Влияние концентрации церкарий *Diplostomum spathaceum* на элиминацию их щитнями *Apus cancriformes*

Номера сосудов	1		2		3	
Число церкарий	5000		10000		15000	
Время учета церкарий	Элиминировано церкарий					
	число	%	число	%	число	%
15 мин.	1400	28,0	1000	10,0	7800	52,0
30 мин.	2150	43,0	3850	38,5	9600	64,0
45 мин.	3650	73,0	4750	47,5	12450	83,0
1 час.	4400	88,0	7450	74,5	12450	83,0
1 ч. 15 мин.	4400	88,0	8200	82,0	13800	92,0
1 ч. 30 мин.	4700	94,0	9250	92,5	14250	95,0
1 ч. 45 мин.	4850	97,0	10000	100	15000	100
2 час.	5000	100	—	—	—	—

Результаты опыта (табл. 4). Как видно из данных таблицы, численность церкарий в сосудах быстро снижалась и через 2 час. они полностью исчезли. Основная масса церкарий была элиминирована на протяжении первого часа (24300 из 30000), на протяжении второго часа темп элиминации заметно снизился: за второй час было элиминировано всего 5700 церкарий. Средний индекс элиминации за первый час во всех сосудах оказался равным 4050 церкарий, причем в первом сосуде он был минимальным (2200), во втором — средним (3725), а в третьем — максимальным (6225). Таким образом, в разных сосудах элиминационные способности рачков проявились по-разному: полнее всего они проявились при высокой концентрации церкарий в сосуде.

Опыт 9

Дата проведения: 2 июня 1973 г.

Условия опыта. В три сосуда с 1,5 л воды поместили по два щитня, с длинной раковины: 14, 18 и 21 мм. В каждый сосуд было добавлено по 5000 церкарий. Опыт ставился при температуре воды 20°.

Результаты опыта (табл. 5). Во всех трех сосудах наблюдался ясно выраженный процесс элиминации церкарий щитнями. В сосуде с крупными рачками полная элиминация церкарий закончилась через 1,5 час., а в сосуде с мелкими рачками — только через 3,5 час. Рачки средних размеров элими-

Таблица 5

Зависимость элиминации церкарий *Diplostomum spathaceum* щитнями *Apus cancriformes* от размера рачков

Номера сосудов	1		2		3	
Размер щитней, мм	14		18		21	
Время учета церкарий	Элиминировано церкарий					
	число	%	число	%	число	%
15 мин.	550	11,0	1400	28,0	1850	37,0
30 мин.	1550	31,0	3650	73,0	3500	70,0
45 мин.	2450	49,0	4100	82,0	4250	85,0
1 час	2900	58,0	4100	82,0	4550	91,0
1 ч. 30 мин.	3500	70,0	4400	88,0	5000	100
2 часа	4250	85,0	5000	100	—	—
2 ч. 30 мин.	4250	85,0	—	—	—	—
3 час.	4850	97,0	—	—	—	—
3 ч. 30 мин.	5000	100	—	—	—	—

нировали такое же количество церкарий за 2 часа, т. е. по своим элиминационным свойствам они занимают промежуточное положение между крупными и мелкими рачками.

Таким образом, данный опыт показал ту же особенность, которая наблюдалась в опыте 2 с лептестериями: рачки более крупных размеров обладают и более выраженными способностями к элиминации церкарий *D. spathaceum*.

Опыт 10

Дата проведения: 3 июня 1973 г.

Условия опыта. В четыре сосуда с объемом воды 1,5 л и 5000 церкарий в каждом было помещено 1, 3, 5 и 10 щитней. Длина раковины колебалась

Таблица 6

Влияние концентрации щитней *Apus cancriformes* на элиминацию ими церкарий *Diplostomum spathaceum*

Номера сосудов	1		2		3		4	
Число рачков	1		3		5		10	
Время учета церкарий	Элиминировано церкарий							
	число	%	число	%	число	%	число	%
15 мин.	650	13,0	2600	52,0	2900	58,0	3350	67,0
30 мин.	950	19,0	—	—	3650	73,0	4400	88,0
45 мин.	—	—	—	—	4550	91,0	5000	100
1 час.	1700	34,0	2900	58,0	4700	94,0	—	—
1 ч. 30 мин.	2300	46,0	—	—	5000	100	—	—
2 часа	2900	58,0	4250	85,0	—	—	—	—
2 ч. 30 мин.	3350	67,0	4700	94,0	—	—	—	—
3 часа	3950	79,0	4850	97,0	—	—	—	—
4 ч. 30 мин.	4250	85,0	5000	100	—	—	—	—
4 часа	4550	91,0	—	—	—	—	—	—
4 ч. 30 мин.	5000	100	—	—	—	—	—	—

от 18 до 21 мм. В опыте использовались щитни, отловленные 30 мая 1973 г.; на протяжении 4 суток до поступления в опыт они находились в лаборатории. Температура воды в сосудах была равна 19° С.

Результаты опыта (табл. 6). Выявлена зависимость элиминационного процесса от концентрации рачков. Как видно из данных таблицы, с увеличением числа рачков в сосуде время полной элиминации ими церкарий уменьшается, а общее число элиминированных церкарий за единицу времени, наоборот, увеличивается.

ОБСУЖДЕНИЕ МАТЕРИАЛА

Результаты проведенных экспериментов показали, что во всех опытах при совместном содержании щитней и лептестерий с церкариями *Diplostomum spathaceum* к концу эксперимента в опытных сосудах церкарии исчезали полностью, в то время как в контрольных, где рачки отсутствовали, количество церкарий практически не изменялось. Эти данные позволяют считать листоногих рачков элиминаторами церкарий рода *Diplostomum*.

В разных опытах элиминационные способности рачков проявлялись по-разному. В связи с этим встает вопрос о факторах, оказывающих влияние на процесс элиминации церкарий рачками.

Наиболее очевидным фактором, определяющим процесс элиминации церкарий и проявившимся во всех опытах, оказался фактор времени, т. е. длительность совместного пребывания рачков и церкарий. Чем более продолжительным был контакт рачков с церкариями, тем большее число церкарий элиминируется. Эта зависимость закономерно прослеживается во всех опытах, за исключением опыта с лептестериями, в котором использовались рачки, до поступления в опыт длительное время содержащиеся в лабораторных условиях. Рачки эти характеризовались пониженной активностью.

Не менее важным фактором, влияющим на процесс элиминации церкарий рачками, следует назвать концентрацию церкарий в воде. Действие этого фактора наиболее четко выявляется в опытах 3 и 8. При максимальной концентрации церкарий в опытном сосуде, равной 10 церкариям в 1 мл воды, индекс элиминации за первый час для щитней оказался равным 6225, а при минимальной (3,3 церкарий в 1 мл) — составил всего 2200. В опыте с лептестериями, при концентрации церкарий, равной 2 церкариям на 1 мл воды, индекс элиминации составил 41,8, а при концентрации в 100 церкарий на 1 мл воды он возрос до 740. Таким образом, с увеличением концентрации церкарий, при прочих равных условиях, увеличивается и интенсивность элиминации. В значительной мере этим же, т. е. снижением концентрации церкарий, мы склонны объяснять наблюдаемое во всех опытах снижение темпа элиминации к концу опытов, когда большая часть церкарий оказывается элиминированной, а концентрация их в воде в связи с этим резко уменьшается.

Важным фактором, влияющим на интенсивность элиминации, является также численность и концентрация рачков в опытных сосудах. Чем больше плотность рачков, тем более быстрыми темпами проходит элиминация церкарий и тем в более короткие сроки она завершается. Так в опыте 10 концентрация щитней менялась от 10 до 1 экз., в соответствии с этим продолжительность опыта возросла с 45 мин. до 4,5 час. Аналогичная картина наблюдается и при увеличении концентрации лептестерий с 1 до 20 экз.: время полной элиминации ими церкарий снизилось с 5 час. до 40 мин. (опыт 5).

О зависимости элиминационных свойств рачков от длительности их содержания в лаборатории можно судить по опытам 1, 4, 6 и 7. Эти опыты показали, что чем дольше находились рачки в лаборатории до поступления в опыт, тем слабее выражена их способность элиминировать церкарий. Так, два щитня, отловленные за день до опыта, элиминировали за один час 6000 церкарий (опыт 7), тогда как рачки, отловленные за 5 суток до начала опыта,

справились с таким же количеством церкарий только за 7 час. (опыт 6). Аналогичные результаты были получены и для лептестерий (опыты 1 и 4).

На ход элиминационного процесса сильное влияние оказывает размер рачков (опыты 2 и 9). Рачки большего размера способны элиминировать и большее количество церкарий. Так, 20 лептестерий со средней длиной раковины 6,5 мм элиминировали 3000 церкарий всего за один час (опыт 2), в то время как такое же количество лептестерий длиной 1,2 мм в том же опыте, за 7 час. успели элиминировать только 2150 церкарий. Аналогичные данные были получены и в опытах со щитнями различной длины (опыт 9).

В плане рассмотренного вопроса о влиянии размеров рачков на их элиминационные свойства небезынтересно будет сравнить элиминационные способности различных видов рачков, существенно отличающихся друг от друга по размерам. В настоящее время это можно сделать на примере щитней, лептестерий и моин (*Moina macroscopa*), средняя длина которых равна, соответственно, 21, 4,5 и 1,0 мм.

Максимальный индекс в условиях эксперимента определен для них следующими цифрами: для щитней — 6225 (опыт 8), для лептестерий — 810 (опыт 6) и для моин — 1,05 (Шигин, Горвая, 1974). Таким образом, и эти данные подтверждают существование тесной зависимости элиминационных свойств рачков от их размеров.

В заключение рассмотрим вопрос о механизме элиминации рачками церкарий *Diplostomum spathaceum*. Специальных исследований по этому вопросу нами не проводилось, однако некоторые косвенные данные, как нам кажется, позволяют положительно решить и этот вопрос. В наших экспериментах, при совместном содержании рачков и церкарий, церкарии в опытных сосудах исчезали полностью и довольно быстро. При этом ни отброшенных хвостов, говорящих о внедрении церкарий в рачков, ни внедрившихся в тело рачков церкарий обнаружить не удалось. На основании этого можно считать, что исчезновение церкарий в опытных сосудах не связано с их внедрением в рачков. Некоторым косвенным доказательством тому может служить и тот факт, что при совместном содержании рачков с церкариями ни разу не регистрировалось никаких признаков патогенного влияния церкарий на рачков. Можно предположить, что исчезновение церкарий происходит в результате механического разрушения их во время дыхания и движения рачков. Однако и это предположение не может быть принято, поскольку разрушенные и поврежденные церкарии в опытных сосудах также не обнаруживались.

Исключается также и естественная гибель церкарий ввиду того, что общая продолжительность опытов, включая и время подготовки их, не превышало 10 час., в то время как при тех же условиях церкарии *D. spathaceum* способны жить более суток. Кроме того, к каждому опыту ставился контроль, в котором использовалась та же культура церкарий, что и в опытах, но сколько-нибудь заметного снижения численности церкарий в контрольных сосудах не наблюдалось.

По своим размерам и особенностям поведения церкарии во многом напоминают мелких планктонных ракообразных, которые являются кормовыми объектами для различных водных организмов. К числу таких организмов относятся и листоногие рачки, питающиеся всевозможными населяющими водоем мелкими организмами (Жадин, 1940).

На основании всего сказанного мы приходим к выводу, что элиминация церкарий обусловлена выеданием их рачками. К сожалению, этот вывод не удалось подкрепить анализом содержимого кишечника рачков. Попытки к этому предпринимались, но всякий раз в кишечнике рачков обнаруживалась однородная масса, в которой не удалось обнаружить ни целых церкарий, ни более или менее крупных фрагментов их.

ЛИТЕРАТУРА

Жизнь пресных вод. Под ред. проф. Жа-
дина В. И. и академика Е. Н. Павлов-
ского. М.—Л., Изд-во Акад. наук СССР,
1940.

Шигин А. А., Горюхов Т. В. 1974. Об уча-
стии ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в элиминации церкарий рода
Diplostomum (*Strigeidida*, *Diplostomati-*
dae).— Труды ГЕЛАН СССР, 24.

К ВОПРОСУ О ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ МЕЖДУ НЕМАТОДАМИ И ГРИБАМИ НА СЕЯНЦАХ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

В. Г. ГУБИНА

Еще в 1892 г. было отмечено, что фузариозный вилт хлопчатника протекает в более сильной форме в присутствии галловой нематоды (Atkinson, 1892). И с тех пор, как указывает Бергесон (Bergeson, 1972), этот пример остается классическим при рассмотрении взаимоотношений между нематодами и грибами.

В настоящее время список различных комбинаций двух патогенов, стимулирующих заболевание растений, значительно расширился. Согласно литературной сводке Бергесона (1972), он отражает 74 случая взаимоотношений между нематодами и грибами. Обобщение и ревизия этих взаимоотношений довольно детально были проведены Дитманом (Dittmann, 1963), Пауэлом (Powell, 1963), Питчером (Pitcher, 1965) и Турлыгиной (1967).

На основании литературных обзоров этих авторов взаимоотношения между нематодами и грибами рассматриваются в следующих аспектах:

- 1) грибы как субстрат для питания нематод;
- 2) нематоды как переносчики грибной инфекции;
- 3) синергические и взаимоисключающие отношения нематод и грибов в растительном организме.

Обзор Бергесона (1972) построен несколько в другом плане. Анализируя данные, касающиеся взаимоотношений двух патогенов, он акцентирует внимание на роли нематод в этих взаимоотношениях и классифицирует это следующим образом:

- 1) нематоды как переносчики грибной инфекции;
- 2) нематоды как ранящие растительные клетки агенты;
- 3) нематоды модифицирующие структуру и физиологию растения-хозяина;
- 4) нематоды, модифицирующие ризосферу;
- 5) влияние грибов на нематод;
- 6) разрушение нематодами устойчивости растения-хозяина.

Вышесказанное свидетельствует о том, что пути воздействия указанных патогенов на растение очень различны.

Наиболее часто взаимоотношения между нематодами и грибами в развитии комплексного заболевания рассматриваются как способность паразитических нематод (в результате питания) образовывать на растении ранки, т. е. нарушать структуру ткани и тем самым способствовать более легкому проникновению в растение грибной инфекции.

Существуют еще заболевания, в которых основная роль нематод сводится к разрушению защитных функций растения по отношению к паразитическим грибам.

В основном это относится к эндопаразитическим нематодам, которые, входя в контакт с растением-хозяином, своей жизнедеятельностью нарушают физиологические процессы в нем. Ткани, пораженные нематодами, растений

ослабевают, теряют свои защитные свойства и становятся более подходящим субстратом для роста и развития патогенных грибов.

Кроме того, нематоды могут вызывать количественные и качественные изменения корневых эксудатов, что влечет за собой изменение плотности патогенных грибов в ризосфере. Так, Бергесон и др. (1970) отмечали, что в ризосфере томатов, пораженных нематодами *Meloidogyne javanica*, постоянно увеличивалась плотность грибов *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici*.

В свою очередь, грибы также могут выступать в роли синергистов в комплексных заболеваниях растений. Так, Маунтин и Маккин (Mountain, Me-keen, 1965) наблюдали увеличение популяции нематод *Pratylenchus penetrans* и *Tylenchorhynchus capitatus* при внесении в почву *Verticillium dahliae*. Галловые нематоды поражали красную гвоздику лишь в присутствии гриба рода *Fusarium* (Schindler и др., 1959).

Двинелл и Синклер (Dwinell et Sinclair, 1967) установили, что гриб *Verticillium dahliae* изменяет морфологию и физиологию растения так, что его ткани становятся лучшим субстратом для нематоды *Pratylenchus penetrans* и численность последней на таких растениях значительно увеличивается.

Особый интерес представляют взаимоотношения между парными патогенами в том случае, когда они заселяют различные органы растений, как, например, мы наблюдали на сеянцах сосны, хвоя которых была поражена грибом *Lophodermium pinastri*, а корни — нематодами *Tylenchus* (T.) *ditissimus*, *Pseudhalenchus anchilispomus* и *Paratylenchus nanus*.

Изучая фауну нематод сеянцев сосны обыкновенной в Ивантеевском питомнике Московской области, мы наблюдали значительное увеличение нематод: *Tylenchus* (T.) *ditissimus*, *Pseudhalenchus anchilispomus* и *Paratylenchus nanus* на участке сосны, пораженной грибом *Lophodermium pinastri*.

Возбудитель заболевания, обыкновенное шютте — гриб *L. pinastri*, как известно, поражает хвою сосны, а вышеуказанные виды нематод заселяют корни и ризосферу растений. В настоящей ситуации комплексного заболевания. Ранки, которые образуются в результате питания эктопаразитических нематод, особенно эктопаразитических перфораторов в описываемом варианте, не выполняли роль «открытых ворот» для грибной инфекции. В данном случае мы, очевидно, должны рассматривать первоисточником инвазии гриб.

Грибное заболевание, вызванное грибом *L. pinastri*, как всякий микоз, очевидно, модифицировало структуру и физиологию растения-хозяина, а значит и биохимический состав эксудатов корней. Последние, являясь активным фактором в изменении репеллентных или аттрактантных свойств ризосферы для одних представителей почвенной микрофлоры и микрофауны, могут выступать в роли стимуляторов, как указывает Кер (Kerr, 1956), а для других — в роли ингибиторов (Buxton, 1957, 1958).

Учитывая тот фактор, что растения, не пораженные обыкновенным шютте, в почве и корнях содержали значительно меньше нематод по сравнению с микозными сеянцами, можно предположить, что гриб, модифицируя физиологию растения и свойства ризосферы, обуславливает интенсивное развитие в почве указанных выше видов нематод, а взаимоотношения между двумя патогенами носят синергический характер.

Количественный и качественный анализ рассматриваемых видов нематод на фоне обыкновенного шютте и на непораженных этим заболеванием растениях мы приводим в табл. 1.

Из таблицы следует, что число особей *T. ditissimus*, *P. anchilispomus* и *P. nanus* в растительных пробах из больных сеянцев было в 6,5, 39 и 2, а в почвенных пробах, соответственно, в 20, 6,5 и 10 раз больше по сравнению со здоровыми растениями.

Видовой состав нематод в корнях и ризосфере растений различного физиологического состояния (микозные и здоровые растения) был очень близким.

Таблица 1

Число особей и частота встречаемости в пробах нематод на незараженном и зараженном *Lophodermium pinastri* участках сосны

Вид нематод	Здоровые сеянцы		Больные сеянцы	
	число особей	частота встречаемости в пробах, %	число особей	частота встречаемости в пробах, %
<i>Tylenchus (T.) ditissimus</i>	42 76	41 46	274 1562	90 83
<i>Pseudhalenchus anchilispomus</i>	10 97	41 46	391 630	54 50
<i>Paratylenchus nanus</i>	27 814	33 61	61 8126	72 83

Примечание. В числителе — число особей и частота встречаемости нематод в пробах корней (на 14 г за вегетацию); в знаменателе — число особей и частота встречаемости нематод в почвенных пробах (на 7000 см² за вегетацию).

Коэффициент сходства фауны нематод (по Соренсену) для корней здоровых и больных растений был равен 76,5%, а для ризосферы — 85%.

Однако число особей господствующих видов нематод в здоровых и пораженных *L. pinastri* сеянцах, как видно из таблицы, резко отличалось.

Относительная численность нематод *Tylenchus (T.) ditissimus* в корнях сеянцев 3-го года вегетации составляла 26%, *Pseudhalenchus anchilispomus* — 36%, а *Paratylenchus nanus* в почве — более 50%.

Динамика численности особей указанных видов в течение вегетационного сезона соответствовала динамике численности особей всех фитогельминтов: в корнях пик численности нематод наблюдали в летний период, в почве — осенью.

Значительно возросла на зараженном фоне и частота встречаемости нематод в пробах, особенно особей *Tylenchus (T.) ditissimus* и *Paratylenchus nanus*.

В заключение следует, что несмотря на то что в литературе чаще указывается на отрицательную роль сопутствующих паразитическим нематодам инфекций (Ross, 1965; James, 1966; Jorgenson, 1970, и др.), наш пример, мы полагаем, следует рассматривать как синергические отношения между нематодами *Tylenchus (T.) ditissimus*, *Pseudhalenchus anchilispomus*, *Paratylenchus nanus* и грибом *Lophodermium pinastri*.

Подтверждающим фактором наших выводов служит не только количественно-качественный анализ исследуемых видов нематод, но и внешний вид растений. Сеянцы, которые в корнях и ризосфере содержали мало нематод, внешние признаки грибного заболевания не проявляли или были поражены очень слабо.

Степень поражения отдельных сеянцев обыкновенным шютте увеличивалась пропорционально численности нематод. Особенно ярко заболевание проявлялось на тех растениях, где в почве преобладали эктопаразитические перфораторы — *Paratylenchus nanus*.

ЛИТЕРАТУРА

Турлыгина Е. С. 1967. Взаимоотношения нематод с грибами и бактериями. — Сельское хозяйство за рубежом (растениеводство), № 2, стр. 49—54.

Atkinson G. F. 1892. Some diseases of cotton

Alabama agricultural Experiment Station. Bull., N 41, p. 65.

Bergenson D. B., Van Gundy S. D., Thomson I. Y. 1970. Effect of *Meloidogyna javanica* on rhizosphere microflora and

Fusarium wilt of tomato. — Phytopathol., N 60, p. 1245—1249.

Bergeson G. B. 1972. Concepts of nematode—fungus associations in plant disease complexes: a review. — Exp. Parasitol., 32, N 2, p. 301—314.

Buxton E. W. 1957. Some effects of pea root exudates on physiologic races of *Fusarium oxysporum* Rf. f. pisi (Linf) Snyder and Hansen. — Trans. Brit. Mycological Society, N 40, p. 145—154.

Buxton E. W. 1958. A change of pathogenic race in *Fusarium oxysporum* f. pisi induced by root exudate from a resistant host. — Nature, London, N 181, p. 1222—1224.

Dittman A. L. 1963. Atiologische Zusammenhänge zwischen Nematoden und Pilzkrankheiten Kersuch einer Klassifizierung ihrer Beziehungen. — Zbl. Bakteriologie, Abt. 2, H. 7, S. 746—749.

Dwinell L. D., Sinclair N. A. 1967. Effects of N, P, K and inoculum density of *Verticillium dahliae* on populations of *Pratylenchus penetrans* in roots of American elm and sugar maple. — Phytopathol., N 57, p. 810.

James G. L. 1966. Effects of the causal fungus of brown root of tomatoes on the hatch of the potato root eelworm, *Hetero-*

dera rostochiensis Wool. — Nature, London, N 212, p. 1466.

Jorgenson E. C. 1970. Antagonistic interaction of *Heterodera schachtii* Schmidt and *Fusarium oxysporum* (Woll) on sugarbeets. — Journ. of Nematology, N 2, p. 393—398.

Kerr A. 1956. Some interactions between plant roots and pathogenic soil fungi. — Australian Journ. of Biological Science, N 9, p. 45—52.

Mountain W. B., Mekeene C. D. 1965. Effects of transplant injury and nematodes of incidence of *Verticillium wilt* of eggplant. Canad. — Journ. Botanica, 43, N 6, p. 619—624.

Pitcher R. S. 1965. Interrelationships of nematodes and other pathogens of plants. — Helminthol. Abstracts, N 34, p. 1—17.

Powell N. T. 1963. The role of plant-parasitic nematodes in fungus diseases. — Phytopathol., N 53, p. 28—35.

Ross J. P. 1965. Predisposition of soybeans to *Fusarium wilt* by *Heterodera glycines* and *Meloidogone incognita*. — Phytopathol., N 55, p. 361—364.

Schindler A. F., Stewart H., Semenik P. 1959. A *Fusarium* — nematode complex in carnation. — Phytopathol., 49, N 9, p. 550.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АММИАКА, МОЧЕВИНЫ И АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТА УРЕАЗЫ В МЕЛОЙДОГИНОЗНЫХ РАСТЕНИЯХ НА ФОНЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ

С. В. ЗИНОВЬЕВА

Проблема минеральных удобрений в борьбе с фитонематодами в последние годы привлекает внимание многих исследователей. Интерес к указанной проблеме объясняется тем, что рядом авторов получены положительные результаты при применении в борьбе с паразитическими нематодами растений обычных и повышенных доз минеральных удобрений, широко применяемых в растениеводстве.

Работы многих исследователей показали, что минеральные удобрения могут оказывать влияние на фитогельминтов как непосредственным воздействием на них, так и опосредовано путем изменения физиологического состояния растения-хозяина и его устойчивости к нематодам (Шубина, 1972).

Рядом авторов отмечен нематостатический эффект азотных удобрений, проявляющийся в торможении развития нематод. Этот эффект был установлен на картофельной, свекловичной нематодах, стеблевой нематоде картофеля (Ефременко, Гуськова, 1959; Гуськова 1960; Кораб, 1961). Было показано, что под действием аммиачной селитры (NH_4NO_3) снижается половая продуктивность галловой нематоды *Meloidogone incognita* (Турлыгина, 1958; Абдулаев, Шипинова, Трескова, 1960; Трескова, 1962).

Фосфорные и калийные удобрения обладают меньшим нематостатическим эффектом, а по данным некоторых авторов (Birat, 1963; Mukhopadhyaya, Prasad, 1968), повышенные дозы фосфорных удобрений даже стимулировали галлообразование на корнях томатов при мелойдогнотозе.

Механизм действия минеральных удобрений на фитогельминтов изучен крайне слабо. Имеется предположение, что причиной угнетения репродуктивной деятельности самок галловой нематоды при применении аммиачной селитры является увеличение концентрации аммиака в растении (Турлыгина, 1962). Еще в 1934 г. Филиппов показал, что аммиак токсичен для фитогельминтов и последние погибают в его присутствии.

Источниками образования аммиака являются соли аммония (в щелочной среде), нитраты (путем восстановления нитратов растительными организмами), аминокислоты (в результате ферментативного процесса восстановительного дезаминирования), пуриновые основания (с участием ряда ферментов пуриколиза) и др. Одним из путей образования аммиака является также ферментативное расщепление мочевины, которое осуществляется при участии фермента уреазы.

Фермент уреазы широко распространен как в животном, так и в растительном мире (Сампер, Сомерс, 1948). Уреазы являются важнейшим звеном в круговороте азота в природе. Большую роль этого фермента в растительном мире отмечал Райфер (Reifer, Morawska, 1963; Reiber, Wielgat, 1964).

В настоящей работе исследовались активность фермента уреазы, количество аммиака и мочевины в здоровых и пораженных галловой нематодой корнях и в листьях растений огурцов при применении аммиачной селитры и суперфосфата.

Опытные растения обрабатывались 1%-ным раствором аммиачной селитры и 1%-ным раствором суперфосфата. Контролем служили растения огурцов, политые водой.

Для определения аммиака, мочевины и уреазной активности опытные растения тщательно промывались и экстрагировались фосфатным буфером pH ~ 7 на холоде. Для определения мочевины применялся метод Майерса, для определения аммиака — Конвея-Байрна. Уреазная активность определялась по Райферу. Корни растирались и разводились фосфатным буфером pH ~ 7 в 3 раза, листья — в 5 раз. Исследовалось 7 г корней и 3 г листьев каждого растения. Для каждого анализа брали по 2 мл гомогената корневой или 1 мл гомогената листьев. Расчет проводился на 0,5 г сырой ткани. Таким образом, было исследовано по 10 здоровых и зараженных *Meloidogyne incognita* растений, политых аммиачной селитрой, суперфосфатом и водой. Полученные данные обрабатывались математически. Результаты опытов приведены в табл. 1 и 2.

Таблица 1

Влияние обработки аммиачной селитрой и суперфосфатом на содержание аммиака, мочевины и активность фермента уреазы в корнях здоровых и пораженных *M. incognita* растений

Показатель	Обработка					
	N	P	H ₂ O	N	P	H ₂ O
	Здоровые растения			Зараженные растения		
Аммиак, мг N ₂	0,014	0,0028	0,003	0,025	0,0028	0,010
Мочевина, мг N ₂	0,021	0,024	0,0153	0,021	0,026	0,0203
Активность фермента уреазы (расщепление мочевины), мг N ₂	0,054	0,0178	0,0401	0,068	0,0299	0,0361

В таблице представлены средние данные из 10 опытов; $P \leq 0,02$.

Корни здоровых огурцов, политые азотнокислым аммонием (табл. 1), содержат наибольшее количество аммиака — 0,014 мг на 0,5 г сырого веса корня, а политые суперфосфатом — наименьшее количество аммиака — 0,0028 мг

на 0,5 г сырого веса; количество мочевины примерно одинаково. Что касается уреазной активности, то она значительно возрастает на фоне аммиачной селитры и уменьшается при применении суперфосфата.

Анализируя данные, полученные на больших растениях, можно заметить ту же закономерность при применении удобрений — значительное возрастание аммиака и уреазной активности при применении азотных удобрений и уменьшение этих показателей при применении фосфорных удобрений.

Анализ данных, полученных при исследовании листьев опытных растений огурцов, показывает (табл. 2) возрастание количества аммиака и актив-

Таблица 2

Влияние обработки аммиачной селитрой и суперфосфатом на содержание аммиака, мочевины и активность фермента уреазы в листьях опытных растений

Показатель	Обработка					
	N	P	H ₂ O	N	P	H ₂ O
	Здоровые			Пораженные		
Аммиак, мг N ₂	0,014	0,002	0,010	0,021	0,0018	0,029
Мочевина, мг N ₂	0,048	0,043	0,043	0,077	0,05	0,053
Активность фермента уреазы (расщепление мочевины, мг N ₂)	0,038	0,021	0,033	0,055	0,018	0,033

ности фермента уреазы в листьях мелойдогинозных растений по сравнению с листьями здоровых растений. Таким образом, в листьях также наблюдается тенденция к увеличению количества аммиака за счет повышения уреазной активности, что и в корнях.

При обработке растений суперфосфатом количество аммиака в листьях здоровых и мелойдогинозных растений ниже, чем в контрольных растениях и растениях, политых аммиачной селитрой (в 5 раз по сравнению с контролем и в 7 раз по сравнению с растениями, политыми NH_4NO_3 , у здоровых растений огурцов и в 16 и 12 раз, соответственно, у пораженных растений), что, возможно, вызвано низкой уреазной активностью листьев растений, политых фосфорным удобрением.

Сравнивая табл. 1 и 2, можно отметить большее количество мочевины (примерно в 2 раза) в листьях здоровых и больных растений огурцов по сравнению с корнями. Это можно объяснить тем, что листья — наиболее ответственный за обменные процессы орган растения.

Наши экспериментальные данные позволяют предположить, что поражение растений галловой нематодой вызывает в последнем ответную реакцию, проявляющуюся в повышении активности фермента уреазы в корнях и листьях растений и соответственном повышении количества аммиака. Это предположение весьма вероятно, так как наблюдаемое повышение аммиака в здоровом растении при применении NH_4NO_3 приблизительно в 2 раза меньше, а активность фермента уреазы на 25% ниже, чем у пораженного галловой нематодой растения. Аналогичные данные наблюдаются и в листьях опытных растений.

Таким образом, наши данные об увеличении активности фермента уреазы у больного растения в корнях и листьях при применении азотных удобрений подтверждают предположение Турлыгиной (1962) об отрицательном влиянии аммиака на репродуктивную деятельность самок *Meloidogyne incognita*.

ВЫВОДЫ

1. При обработке растений огурцов аммиачной селитрой наблюдается повышение количества аммиака в корнях и листьях пораженных растений при соответственном повышении активности фермента уреазы.
2. При обработке мелойдогинозных растений огурцов суперфосфатом наблюдается понижение количества аммиака при соответственном понижении уреазной активности.
3. Повышенная активность фермента уреазы и увеличение количества аммиака в корнях и листьях мелойдогинозных растений при обработке их NH_4NO_3 может рассматриваться как защитная реакция растений на поражение их галловой нематодой, и это может быть основанием для торможения азотными удобрениями численности нематод в растении.

ЛИТЕРАТУРА

- Абдулаев С. Г., Шипинова С. А., Трескова В. С. 1960. Борьба с галловой нематодой в условиях Аншера. — В кн. «Защ. раст. от вред. и болезн.», М., № 8, стр. 28—29.
- Гуськова Л. А. 1959. Изыскание веществ, стимулирующих выход личинок из цист картофельной нематоды. В кн. «Краткие итоги научных исследований по защите растений в Северо-Западной зоне СССР в 1959 г.», Рига, стр. 109.
- Ефременко В. П., Гуськова Л. А. 1960. Изыскание новых химикатов и стимуляторов для борьбы с картофельной нематодой *Heterodera rostochiensis* Woll. Материалы к V Всес. совещ. по изучению нематод. Самарканд. Тез. докл., стр. 23—27.
- Кораб Н. И. 1961. Главные итоги борьбы со свекловичной нематодой. Сб. «Вопросы фитогельминтологии», М., стр. 84—95.
- Сампер Дж. Б., Сомерс Г. Ф. 1948. Химия ферментов и методы их исследования. М., стр. 51, 52, 174—183.
- Трескова В. С. 1962. Роль микроэлементов и нематостатических веществ в понимании предоносности галловой нематоды. В сб. «Нематоды — вред. в сельском хозяйстве и борьба с ними», Самарканд, стр. 299—311.
- Турлыгина Е. С. 1958. Вопросы теории термации растений закрытого грунта при галловом нематодозе. В сб. работ молодых фитогельминтологов. М., стр. 82—89.
- Турлыгина Е. С. 1962. Воздействие аммиачной селитры на половую продуктивность галловой нематоды *Meloidogyne incognita*. — Труды ГЕЛАН, 12, стр. 278—283.
- Шубина Л. В. 1972. К проблеме влияния минеральных удобрений на фитонематод. В кн. «Нематоды растений». Воронеж, стр. 16—28.
- Birat R. B. S. 1963. Effect of major plant nutrients on root gall formations. — Sci. Cult., 29, N 6, p. 311, 312.
- Mukhopadhyaya M. C., Prasad S. K. 1968. Effects of N, P and K fertilizers on root-knot nematode *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949. — Labdev J. Sci. Technol., 6B, N 3, p. 192—195.
- Reifer I., Morawska G. 1963. Ornithine Carbamoyl Transferase inhibitor from Carrot Leaves. — Bull. De L'Academie polonaise des sciences serie des sciences biologiques. Cl. II. Vol. 11, N 9, p. 425—427.
- Reifer I., Wielgat. 1964. Further studies on the Urease Innifition from Poplar Leaves (*Populus berolinensis*) 2, Bull. — De L'Academie polonaise des sciences, cl. 2. Vol. 12. N 11, Serie des sciences biologiques, p. 499—503.

ИННЕРВАЦИЯ ГЕНИТАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ САМЦОВ СКРЕБНЕЙ *POLYMORPHUS PHIPPSI* KOSTYLEW, 1922

Г. В. ИВАНОВА, Ш. МАХАНБЕТОВ

Некоторые сведения об иннервации генитальной системы скребней имеются в работах Брандеса (Brandes, 1899), Харады (Harada, 1931) и Килиана (Kilian, 1932), изучавших, соответственно, скребней *Macracanthorhynchus hirudinaceus*, *Bolbosoma turbinella* и *Hamanniella microcephala*.

Объектом нашего исследования явились самцы *Polymorphus phippsi* — паразиты кишечника гаг (*Somateria mollissima*). Нервная система этих гельминтов до настоящего времени не изучалась.

Методы исследования. Изучаемые скребни фиксировались в 10%-ном формалине, смеси Карнуа, жидкости Цепкера с уксусной кислотой, в Цепкер-формоле и в смеси Буэна. Фиксированных гельминтов обезжизняли в спиртах восходящих концентраций и в ксилоле, а затем заделывали в парафин. Топографию нервной системы в заднем отделе тела самцов и иннервацию их генитальной системы изучали на серийных продольных, поперечных и косых срезах толщиной 5, 8, 10 и 12 мк. Депарафинированные серийные срезы окрашивались по методу Маллори и железным гематоксилином по Гейденгайну. При импрегнации нервных структур раствором азотнокислого серебра применяли метод Бильшовского. Для получения хороших результатов при работе со скребнями подбирались оптимальное сочетание концентрации раствора азотнокислого серебра и экспозиции нахождения в растворе препаратов.

Результаты исследований. В заднем отделе самцов *P. phippsi* имеется довольно сложная система нервов, иннервирующих все отделы половой системы. Нервы морфологически связаны с половым ганглием.

Половой ганглий (*ganglion genitalis*). У представителей изученного нами вида половой ганглий является непарным. Располагаясь в заднем отделе тела, ганглий подковообразно охватывает основание пениса: выпуклая сторона ганглия является дорзальной, а вентрально располагаются два округлых конца «подковы» (рис. 1, А — 1, 1¹). Длина полового ганглия составляет 150—160 мк, ширина — 30—32 мк и толщина — 32—34 мк. В ганглии насчитывается 24 нейрона, которые очень тесно прилегают друг к другу. На теле многих нейронов отчетливо видны крупные межнейрональные синапсы (рис. 1, А — 5, 5¹ и 1, В — 2). Большая часть ганглионарных нейронов биполярного типа. Среди биполярных клеток имеются две пары трехъядерных нейронов удлинненной формы. Они расположены в боковых зонах внутреннего слоя ганглия; их продольная ось равна 44—46 мк, и поперечная — 14—16 мк. Униполярных нервных клеток, триполярных нейронов и глиальных клеток в половом ганглии сравнительно мало. Локализация униполярных и триполярных нейронов в ганглии строго специфичная. Например, триполярные нервные клетки располагаются только в дорзальной части ганглия. Весь ганглий покрыт тонкой оболочкой.

В половом ганглии самцов имеются дорзальная и вентральная комиссуры, которые формируются из нервных волокон ганглия. В дорзальной комиссуре, прилегающей к одноименной части ганглия, насчитывается 3—4 нервных волокна (рис. 1, В — 1), а в вентральной — 5—6 мощных нервных волокон (рис. 1, А — 2 и 1, Г — 1). Посредством вентральной комиссуры осуществляется анатомическая связь между обоими концами ганглия, имеющего, как уже упоминалось, форму подковы. Таким образом, ганглий вместе с вентральной комиссурой наподобие кольца охватывает основание пениса. Из латеральных зон комиссуры выходит несколько нервных волокон, которые направляются к пенису, иннервируя его мышечную оболочку.

Кроме того, от вентральной комиссуры ответвляется несколько одиночных нервных волокон (рис. 1, Г — 4). Эти волокна, пронизывая мышцы полового аппарата, сливаются, образуя поперечно ориентированное одиночное волокно. По ходу волокна от него ответвляются боковые волокна. Часть их в области заднего отдела тела поступает в среднюю и заднюю ветви парного латерального нерва стенки тела, формирующегося из волокон головного ганглия. Вследствие этого осуществляется связь между половым и головным ганглиями.

Большая часть нервных волокон, выходящих из полового ганглия, принимает участие в формировании трех парных нервов: переднего латерального генитального, заднего вентро-латерального генитального и дорзального бурсального.

Передний латеральный парный генитальный нерв (*nervus genitalis par lateralis anterior*). У самцов *P. phippii* эти нервы (в каждом из них 5 толстых нервных волокон) отходят от наружной поверхности латеральных зон ганглия (рис. 1, А — 4, 4'). Далее нервы проходят по внутренней стенке лигаментного мешка, окружающего половую систему. От нервных волокон ответвляются боковые нервные веточки, часть которых иннервирует стенку лигаментного мешка (рис. 2, А — 6). Некоторые волокна прободают стенку лигаментного мешка и выходят на его поверхность. Другие нервные волокна проходят по стенкам протоков цементных желез, семенников, семяпроводов и семявыносящего протока, оканчиваясь булабовидными утолщениями (рис. 2, Б — 2, 2', 3). На мышечной субстанции генитальных органов нервные волокна заканчиваются бляшками.

Задний вентро-латеральный парный генитальный нерв (*nervus genitalis par ventro-lateralis posterior*). Два симметричных нерва выходят из крыловидно изогнутых вентро-латеральных отделов вентральной комиссуры полового ганглия (рис. 2, В — 2). В каждом нерве наблюдается по два нервных волокна, одно из которых несколько толще. Выйдя из комиссуры, нервы направляются к боковому продольному мышечному слою соответствующей (левой и правой) стороны тела (рис. 3, А — 1). В этой области тела паразита продольная мускулатура, являющаяся частью мускулатуры, окружающей половой аппарат самца, особенно мощная. Здесь посредством нескольких комиссуральных нервных волокон каждый вентро-латеральный нерв объединяется со средней ветвью латерального нерва стенки тела (*nervus lateralis parietis corporis par*) соответствующей стороны тела.

Нами установлено, что в каждый вентро-латеральный генитальный нерв на определенном участке его длины поступает нервное волокно, выходящее из задней ветви латерального нерва стенки тела. Впоследствии это волокно переходит в боковые продольные мышечные слои мускульного мешка, окружающего половую систему. Проходя вдоль продольной мускулатуры, вентро-латеральные генитальные нервы приближаются к бурсе и переходят в ее мускульный слой, где постепенно разветвляются на ряд тончайших нервных волокон.

Дорзальный бурсальный парный нерв (*nervus dorsalis bursae par*). Оба нерва начинаются от дорзальной стороны полового ганглия. Каждый нерв формируется из отростков нейронов, располагающихся в средней части полового ганглия, т. е. в их состав входит по одному отростку трехъядерной биполярной клетки, двух мультиполярных нейронов и двух одноядерных биполярных нервных клеток. Кроме того, из средней части вентральной комиссуры полового ганглия выходят два нервных волокна, которые, проходя вдоль мышечной оболочки пениса, присоединяются (по одному) к левому и соответственно, правому дорзальному бурсальному нерву (рис. 3, А — 2 и 3, Б — 5, 5'). Таким образом, каждый дорзальный бурсальный нерв состоит из 5—6 мощных нервных волокон (рис. 3, Б — 6).

Отдельные нервные волокна иннервируют различные структуры. Так,

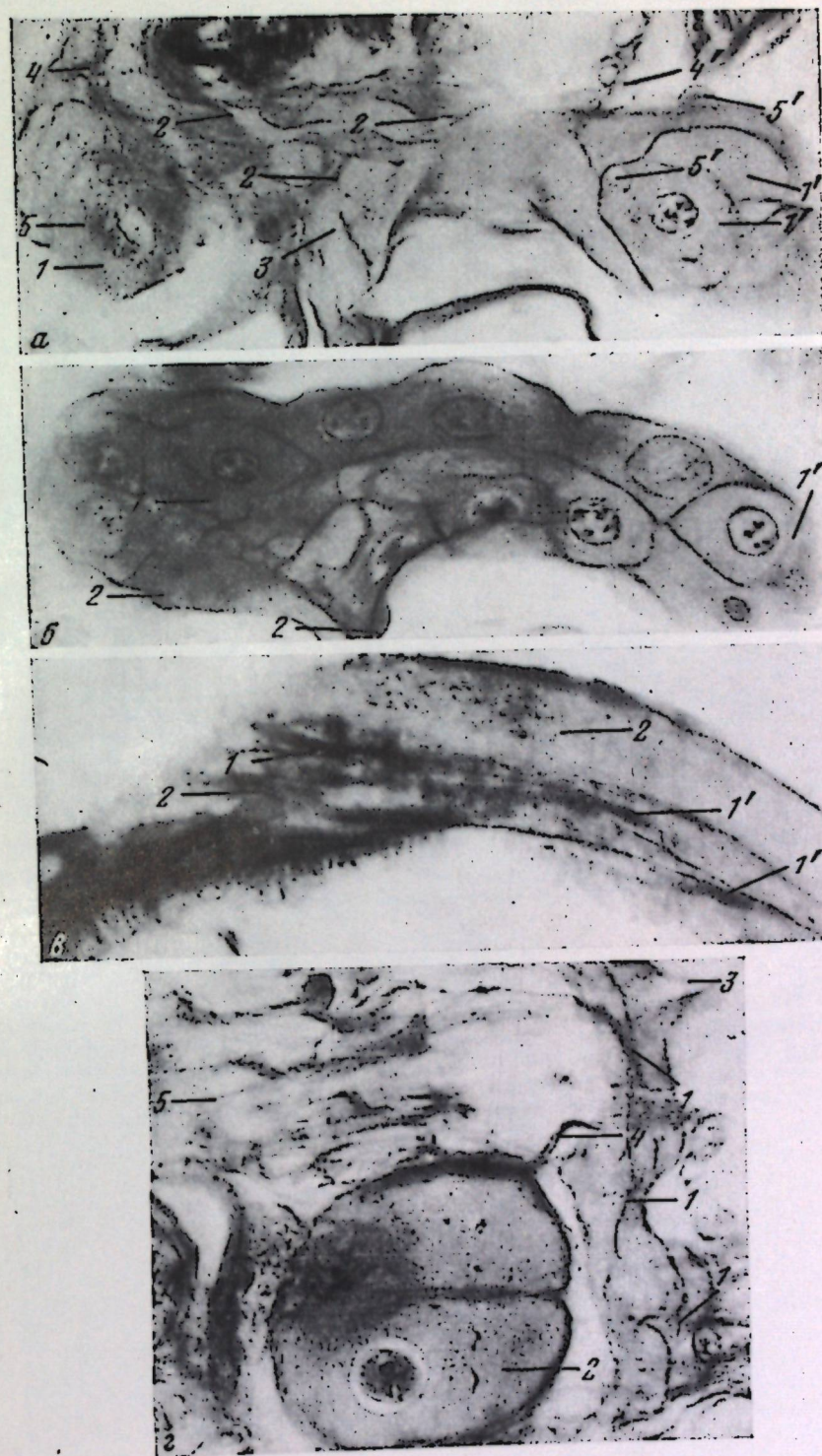


Рис. 1. Половой ганглий самца *Polymorphus phippii*

а — симметричные концевые отделы полового ганглия (1—1' — нейроны концевых отделов полового ганглия; 2 — волокна вентральной комиссуры; 3 — крыловидно изогнутый отдел вентральной комиссуры; 4—4' — область отхождения переднего латерального парного генитального нерва; 5—5' — мезодерма; б — средняя часть полового ганглия (1—1' — ганглионарные нейроны; 2 — межнейронные синапсы), продольный срез, 8 мк. Цепкер с уксусной кислотой, Маллори 900 х; в — дорзальная комиссура полового ганглия (1—1' — волокна дорзальной комиссуры; 2 — продольная мускулатура, окружающая половую систему). Скошенный срез, 8 мк. Цепкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 630 х; г — средняя часть вентральной комиссуры полового ганглия (1 — волокна вентральной комиссуры; 2 — железистая клетка; 3 — правый крыловидно изогнутый отдел вентральной комиссуры; 4 — одиночное нервное волокно, выходящее из комиссуры; 5 — продольная мускулатура, окружающая половую систему). Скошенный срез, 8 мк. Цепкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 900 х.



Рис. 2. Средняя часть тела самца *Polymorphus phippsi*

а — скошенный срез, 10 мк, Ценкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 630 х (1 — передний латеральный парный генитальный нерв; 2 — мускулатура, окружающая половую систему; 3 — нервные волокна в продольной мускулатуре; 4 — семяпровод; 5 — проток цементной железы; 6 — нервные волокна в стенке лигаментного мешка (7); б — продольный срез, 10 мк, 10%-ный формалин, импрегнация по Бильшовскому, 900 х (1 — 1' — нервные волокна; 2 — 2' — нервные окончания на стенке семенника; 3 — 3' — нервные окончания на стенке лигаментного мешка); в — скошенный срез, 8 мк, Ценкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 900 х (1 — левый притовидно изогнутый отдел вентральной комиссуры; 2 — волокна заднего вентро-латерального генитального нерва; 3 — продольная мускулатура, окружающая половую систему)

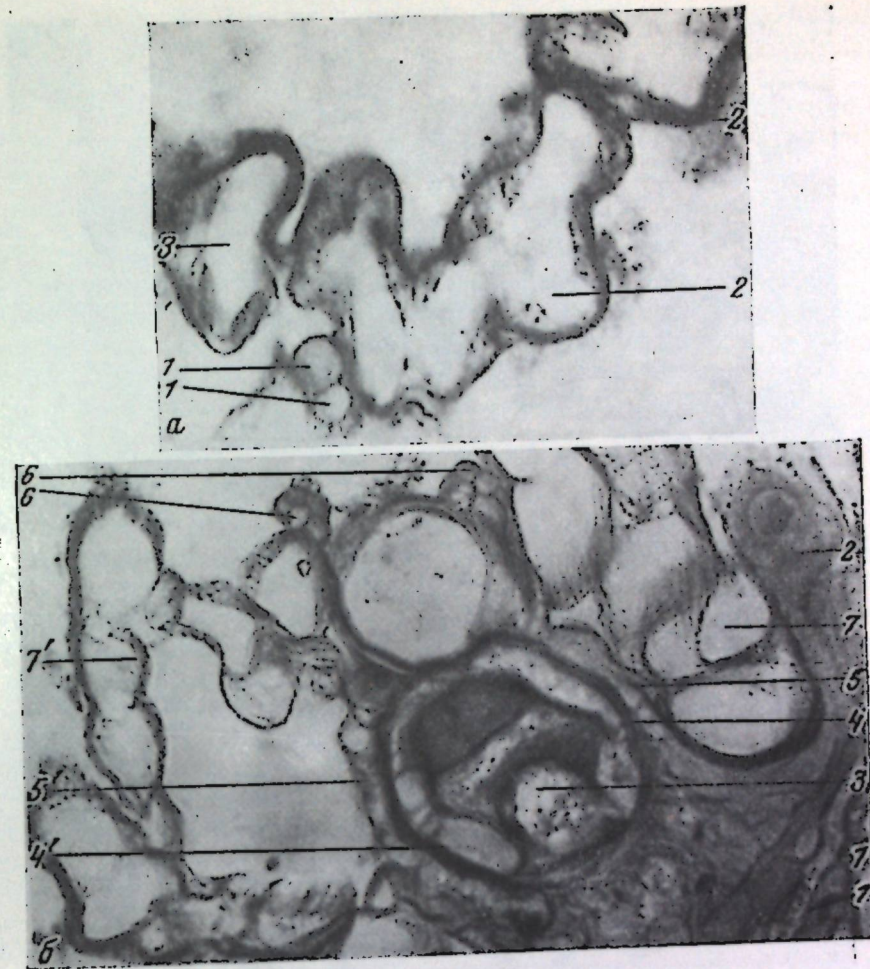


Рис. 3. Задняя часть тела самца *Polymorphus phippsi*

а — скошенный срез, 8 мк, 10%-ный формалин, импрегнация по Бильшовскому, 630 х (1 — правый задний вентро-латеральный генитальный нерв; 2 — одиночное нервное волокно; 3 — продольная мускулатура, окружающая половую систему); б — скошенный срез, 8 мк, Ценкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 900 х (1 — волокна вентральной комиссуры; 2 — ганглионарный нейрон; 3 — пенис; 4 — 4' — мышечная оболочка пениса; 5 — 5' — комиссуральные нервные волокна, расположенные по бокам пениса; 6 — дорсальный бурсальный нерв; 7 — 7' — серодольная мускулатура)



Рис. 4. Бурса самца *Polymorphus phippsi*

а — конечная часть бursы (1 — продольная мускулатура стенки бursы; 2—2' — нервные волокна дорзального бурсального нерва; 3—3' — боковые нервные волокна, иннервирующие стенку бursы; 4—4' — нервные окончания). Продольный срез, 10 мк, 10%-ный формалин, импрегнация по Бильшовскому, 900 ×; б — средняя часть бursы (1—1' — дорзальный парный бурсальный нерв; 2—2' — генитальные чувствительные сосочки; 3 — наружная зона стенки бursы; 4 — внутренняя зона стенки бursы). Скошенный срез, 8 мк, Ценкер с уксусной кислотой, железный гематоксилин по Гейденгайну, 900 ×

по одному волокну каждого нерва направляются к пенису и внедряются в его мышечную оболочку. Здесь от волокон, проходящих между кольцевыми и продольными слоями мышечной оболочки пениса, ответвляются многочисленные нервные волокна. Большая часть волокон заканчивается на мышцах бляшек.

Другие, параллельно ориентированные волокна, тянутся в продольном направлении и достигают бursы.

Оставшиеся в каждом бурсальном нерве 4—5 осевые нервные волокна также направляются к бурсе, проникая в ее наружную стенку. Затем нервные волокна переходят в мышечный слой бursы. В дальнейшем дихотомически ветвящиеся нервные волокна простираются по всей толще стенки бursы, ориентируясь в основном поперечно. Постепенно направление отдельных волокон изменяется, и они снова располагаются между продольными мускулами бursы. Волокна, имеющие такое направление, встречаются, как правило, в поверхностном слое стенки бursы, дорзально. В мышечном слое этого органа повсеместно встречается большое число нервных сплетений. В этих сплетениях тонкие нервные волокна идут в поперечном и продольном направлениях, но иногда бывают ориентированы беспорядочно. Волокна оканчиваются на мышцах утолщениями различной величины и формы (рис. 4, А — 4, 4').

Часть нервных волокон переходит в мускулистый мешок, окружающий половую систему, на стенку камер бursы, в мускулистый слой боковых дивертикулов бursы. Некоторые волокна из дивертикулов направляются в мышечную оболочку пениса, где распадаются на тонкие нервные волокна.

Отдельные, более толстые нервные волокна обоих дорзальных бурсальных нервов, лежащие по краям продольного слоя мышц, тянутся по ним до анального отверстия, где оканчиваются в мышечных слоях бursы в виде бляшек.

Часть нервных волокон парного дорзального бурсального нерва иннервирует генитальные нервные сосочки, которые расположены в продольной мускулатуре внутри и по окружности бursы. Апикальная часть сосочков заметно округлена. По нашим наблюдениям, у самцов *P. phippsi* имеются 11 пар генитальных сосочков (рис. 4, Б — 2, 2').

Обсуждение полученных результатов. Сравнение полученных нами и литературных данных показывает, что общим для самцов всех изученных видов скребней является то, что половой ганглий, окруженный тонкой оболочкой, лежит у основания пениса.

Отличительной особенностью *P. phippsi* является непарность полового ганглия. У акантоцефалов *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (по Brandes, 1899), *Bolbosoma turbinella* (по Harada, 1931) и *Hamanniella microcephala* (по Kilian, 1932) половой ганглий является парной структурой. Подобного мнения придерживались также Т. Яржинский (1868), изучивший нервную систему представителей 18 видов скребней, Лейкарт (Leuckart, 1876), Болтцер (Boltzer, 1880), Зефтиген (Säftigen, 1884) и Кейзер (Keizer, 1893), которые описали нервную систему скребня *Acanthocephalus lucii*.

Размеры полового ганглия у самцов различных видов акантоцефалов значительно варьируют. У *P. phippsi* непарный ганглий имеет следующие размеры: окружность — 150—160 мк, длину поперечной оси — 30—32 мк и толщину — 32—34 мк. У самцов *B. turbinella* по данным Харады (Harada, 1931), каждый из двух половых ганглиев имеет 150 мк в длину и 100 мк в ширину. Размеры каждого полового ганглия у самцов *H. microcephala*, изученных Килианом (Kilian, 1932), намного больше: длина 450 мк, ширина — 200 мк и толщина — 80 мк.

Несмотря на существенные различия в размерах полового ганглия у *B. turbinella* и *H. microcephala*, число их ганглийных нейронов отличается постоянством. У обоих видов скребней в парном половом ганглии имеется

30 первичных клеток. В отличие от указанных скребней, у изученных нами *P. phippsi* в непарном половом ганглии, находится 24 нейрона, в числе которых имеются 4 трехъядерные биполярные клетки. В половом ганглии самцов *B. turbinella*, по наблюдениям Боргстрёма (Borgström, 1892), присутствуют два крупных двухъядерных нейрона.

Для исследованных нами самцов *P. phippsi*, впрочем, как и для ранее изученных другими авторами скребней, характерно присутствие в половом ганглии двух (вентральной и дорзальной) комиссур. Вентральная комиссура намного мощнее дорзальной. У *H. microcephala*, по данным Килана, в вентральной комиссуре насчитывается 15 первичных волокон, а в дорзальной — 8. У *P. phippsi*, по нашим наблюдениям, вентральная комиссура объединяет два конца подковообразного полового ганглия и состоит из 5—6 мощных волокон, а в дорзальной комиссуре, тесно прилегающей к одноименной стороне ганглия, насчитывается 3—4 первичных волокна. У ранее изученных другими авторами акантоцефалов аналогичные комиссуры взаимно связывают два симметрично расположенных половых ганглия.

По данным многих из упомянутых авторов, выходящие из полового ганглия скребней нервные волокна принимают участие в формировании генитальных нервов. У различных видов акантоцефалов число генитальных нервов варьирует. Например, у самцов *P. phippsi*, по нашим данным, имеется три пары генитальных нервов: передний латеральный, задний вентро-латеральный и дорзальный бурсальный. То же количество нервов наблюдается у скребня *B. turbinella*, изученного Харадой. Передним латеральным и задним вентро-латеральным генитальным нервам у *P. phippsi* аналогичны передние и задние латеральные генитальные нервы у *B. turbinella*. Кайзер (Keizer, 1893) у самцов двух видов скребней — *M. hirudinaceus* и *A. lucii* обнаружил четыре пары генитальных нервов. По его мнению, две пары нервов отходят от нижней части половых ганглиев. Оставшиеся две пары нервов берут свое начало из внутренней зоны переднего отдела указанных ганглиев. Брандес (1899), изучавший нервный аппарат *M. hirudinaceus*, подтвердил данные Кайзера. От половых ганглиев самцов *H. microcephala*, по наблюдениям Килана, отходит семь пар генитальных нервов. Можно только сожалеть, что Т. Яржинский, изучивший нервную систему представителей 18 видов скребней, не смог определить у них количество генитальных нервов. Автор ограничился лишь описанием нервных волокон, выходящих из полового ганглия вперед и назад.

По имеющимся литературным данным, у всех изученных акантоцефалов способ образования, топография и микроструктура генитальных нервов не одинаковые. У изученных нами *P. phippsi* передний латеральный парный генитальный нерв (в каждом из них по пять толстых волокон) начинается от боковых поверхностей переднего отдела полового ганглия. Нервы проходят между стенкой лигаментного мешка и мускулатурой половой системы. Отдельные нервные волокна иннервируют стенки цементных желез, оканчиваясь булавовидными утолщениями. У самцов *B. turbinella*, по данным Харады, передний латеральный парный нерв также берет свое начало от передней поверхности парного полового ганглия. Но в отличие от *P. phippsi*, у *B. turbinella* он тянется по обе стороны ductus ejaculatorius к мышцам, окружающим половую систему. За исключением некоторых деталей, сведения Харады о структуре переднего латерального генитального нерва соответствуют полученным нами данным. К числу исключений относится то, что, по мнению Харады, нервы окружены тонкой мембраной. Подобного явления мы не наблюдали. У самцов двух видов скребней — *M. hirudinaceus* и *A. lucii*, изученных, соответственно, Кайзером (1893) и Брандесом (1899), латеральный парный генитальный нерв разветвляется среди мускульных волокон половых органов. К сожалению, оба автора не изучили микроструктуру переднего латерального парного генитального нерва.

Топография и способ образования заднего вентро-латерального парного генитального нерва у представителей различных видов акантоцефалов также не одинаковые. Указанный нерв у изученного нами *P. phippsi* отходит от крыловидных выступов вентральной комиссуры полового ганглия. В каждом нерве имеется по два первичных волокна, которые поступают в комиссуру полового ганглия. В отличие от *P. phippsi*, у *B. turbinella*, по данным Харады, аналогичный парный нерв (в каждом из которых имеются по три первичных волокна) отходит от полового ганглия. У представителей обоих видов скребней задний вентро-латеральный парный генитальный нерв тянется по краям мышц, окружающих генитальную систему.

Способ образования и топография дорзального бурсального парного нерва у *P. phippsi* не отличаются от таковых у других видов акантоцефалов. Этот нерв ответвляется от заднего отдела полового ганглия. Однако число нервных волокон в бурсальном нерве значительно варьирует у разных скребней: у *P. phippsi* — 5—6 первичных волокон, у *B. turbinella* — 3, а у *H. microcephala* — 8. У всех перечисленных видов скребней волокна бурсального нерва иннервируют мышечный слой бursy и генитальные сосочки, число которых также у них неодинаковое.

ЛИТЕРАТУРА

- Яржинский Т. 1868. Исследование строения нервной системы Echinorhynch. — Труды Первого съезда русских естествоиспытателей, отдел зоологии, стр. 298—310.
- Baltzer C. 1880. Zur Kenntniss der Echinorhynch. — Arch. f. Naturf. Jahrgang., 1, H. 2, S. 1—40.
- Borgström E. 1892. Über Echinorhynchus turbinella, brevicollis und porrigens. — Bihang. K. Svenska Vet. Akad. Handlingar, 17, S. 25—37.
- Brandes G. 1899. Das Nervensystem der als Nematelminthes zusammengefassten. — Wurmtypen. Abh. Naturf. Ges. Halle, 21, N 4, S. 271—299.
- Bullock T. H., Horridge G. A. 1965. Structure and function in the Nervous System of Invertebrates, 1, p. 598—600.
- Harada J. 1931. Das Nervensystem von *Bolbosoma turbinella* (Diesing.). — Japan. Journal of Zool., 3, N 4, S. 162—191.
- Keizer J. 1893. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung. — Bibl. Zoolog., H. 7, S. 1—137.
- Kilian R. 1932. Zur Morphologie und Systematik der Gigantorhynchidae (Acanthoceph.). — Zeitschr. für wiss. Zool. Abteilung, 141, S. 246—345.
- Leuckart R. 1876. Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten, 3, S. 725—841.
- Säffigen A. 1884. Zur organisation der Echinorhynch. — Morphol. Jahrb., 10, P. 6, T. 3, S. 70—109.
- Schneider A. 1868. Über Bau der Acanthocephalen. — Arch. f. Anat. Phys. u. wiss. Med. (Цит. по Harada, 1931).

К БИОЛОГИИ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВА CUCULLANIDAE COVBOLD, 1864

В. М. ИВАШКИН, Л. А. ХРОМОВА

Кукуляниды, большая группа нематод, паразитирующая у холодно-кровных позвоночных (круглоротые, рыбы, рептилии), живущих в водной, главным образом в морской среде.

До недавнего времени семейство *Cucullanidae* входило в состав надсемейства *Camallanoidea* Travassos, 1920 подотряда *Camallanata*. В 1968 г. Скрябин и Ивашкин перевели указанное семейство из подотряда *Camallanata* во вновь обоснованный ими подотряд *Cucullanata* отряда *Spirurida* Chitwood, 1938.

Свой новый подотряд авторы сближают с подотрядами *Ascaridata* Skrjabin, 1915 и *Gnathostomatata* Skrjabin et Ivashkin, 1973. В филогенетическом

отношении представителей этих трех групп нематод они рассматривают как древние формы, имеющие морское происхождение.

Все аскариды, гнатостоматы и кукуляниды выделяют во внешнюю среду неэмбрионированные яйца, и в этом отношении составляют как бы особую группу в рамках отряда *Spirurida*.

Все гнатостоматы и аскариды, паразитирующие у животных, связанных с водной средой, развиваются с обязательным участием промежуточных хозяев. В промежуточного хозяина попадает личинка 2-й стадии (первая линька у аскарид и гнатостомат происходит в яйце) и развивается там до личинки 3-й стадии, которая является инвазионной для definitivoного хозяина. В последнем личинки проходят еще две стадии развития, совершают третью и четвертую линьки и превращаются в половозрелых особей.

Цикл развития ни одного из видов семейства *Cucullanidae* и других представителей подотряда *Cucullanata* до настоящего времени не изучен. Итальянские исследователи Вессичелли (Vessicelli, 1910), Антоници (Antonucci, 1929), Тольяни (цит. по Antonucci, 1929) при изучении биологии *Dacnitis stelmoides* Vessicelli, 1910 — паразита миног (*Lampetra planeri*) — допускали возможным прямой путь развития этой кукуляниды.

В 1967 г. Ле-Ван-Хоа и Фам-Нгок-Кхуе (Le-Van-Hoa, Pham-Ngok-Khue) сообщили о цикле развития описанного ими нового вида *Cucullanus chabaudi* от *Pangasius pangasius*, широко распространенных в Юго-Восточной Азии. По их данным, в яйцах, выделенных из взрослых самок *C. chabaudi* и помещенных в обычную воду при комнатной температуре, через 48 час. развивалась личинка. На четвертый день внутри яйца личинка линяла, а на 5—6-й день молодые личинки второй стадии выходили из яйца. Попадая в рыбу, личинки продолжали развиваться в плавательном пузыре в течение 3—4 недель. Вскрытие естественно зараженных рыб позволило установить, что в их печени происходит вторая линька личинок. Личинки конца третьей и четвертой стадий скапливаются в больших количествах в желчном пузыре и желчном протоке, где они развиваются в молодых самцов и самок.

Из изложенного видно, что у *C. chabaudi* прямой цикл развития с миграцией личинок из кишечника в плавательный пузырь, печень, желчный проток и затем снова в кишечник. Эти авторы не дают каких-либо описаний, рисунков или размеров личиночных стадий. Их сообщение было предварительным, однако прошло уже шесть лет, и за этот период никаких дополнительных данных по биологии кукулянид Ле-Ван-Хоа и Фам-Нгок-Кхуе не опубликовали.

Янишевская (Janiszewska, 1938) в своей большой работе, посвященной изучению жизни и развития червей, паразитирующих в речной камбале (*Pleuronectes flesus*), указывает, что у этого вида рыб очень часто регистрируются нематоды *Cucullanallus minutus*. Цисты с личинками этой нематоды почти всегда овальной формы и расположены обычно на сосудах брыжейки, недалеко от стенки кишечника. Личинки, извлеченные из цист, имеют характерное строение (рис. 1) и могут жить в морской воде до 10 дней. Половозрелые особи *C. minutus* в просвете кишечника камбал встречаются только в определенное время года. Первые молодые экземпляры регистрируются в середине июня и в конце этого месяца встречаются чаще. По размерам они несколько меньше зрелых особей. Вполне половозрелые паразиты появляются в середине июля. В августе и сентябре их количество достигает максимума. Затем экстенсивность и интенсивность инвазии постепенно снижается, и в январе нематоды встречаются чрезвычайно редко. Следовательно, пребывание половозрелых особей в кишечнике камбал ограничивается шестью месяцами. Цисты в стенке кишечника, в полости тела и печени, содержащие личинок *C. minutus*, обнаруживаются также только в определенный сезон года (с начала сентября до конца июня), т. е. до появления преимагинальных экземпляров в кишечнике.

Янишевская довольно детально изучила две личиночные стадии *C. minutus* из кишечной стенки камбалы. Она их именует как личинку первой и второй стадий из кишечной стенки. Исходя из морфологических особенностей личиночных форм, описанных Янишевской, и учитывая, что все нематоды в своем онтогенетическом развитии проходят четыре линьки и имеют пять стадий развития, мы склонны рассматривать первых как личинок 3-й стадии, а вторых как личинок 4-й стадии с начала развития.

Описание личинки (по Janiszewska, 1938). Длина тела 0,75—1,42 мм, ширина 0,43—0,075 мм. Длина пищевода 0,22—0,33 мм, длина хвоста 0,075—0,12 мм. Тело почти одинаковой ширины, незначительно сужается кпереди и чуть больше кзади. Кутикула очень тонкая, слабо поперечно исчерчена. На срезах отчетливо видны два слоя кутикулы: наружный — темноокрашенный гематоксилином и внутренний — светлоокрашенный. Темноокрашенный слой сильно развит на гребнях кутикулы, идущих вдоль тела, и особенно толст на губах вблизи ротового отверстия.

Головной конец личинки не похож на головной конец взрослой формы. Губы построены по-другому. Псевдоротовая полость еще не сформирована. Ротовое отверстие личинки ограничено двумя слабо развитыми губами, расположенными дорзо-вентрально. На каждой губе находятся три конических сосочка. Самый большой сосочек — средний, лежит на боковой линии. Боковые сосочки, субвентральный и субдорзальный, значительно меньшего размера. Сосочки расположены так же, как и у взрослых форм. В следующей стадии развития количество и расположение сосочков не меняется.

Пищевод у личинки выглядит иначе, чем у половозрелых экземпляров. Значительное различие видно в передней части, где отсутствует псевдоротовая полость. Кутикула, выстилающая пищевод, очень тонкая, не образует внутри пищевода ни каймы, ни четырехугольной кутикулярной пластинки, которая появляется обычно на вентральной стороне. Просвет пищевода узкий и в передней части просматривается лучше, чем в задней части, на срезе имеет треугольную форму. Для этой стадии личинки характерно сильное развитие пищеводной железы, она значительно темнее окрашена, чем все другие органы личинки, что делает возможным обнаружение ее в ткани кишечника хозяина среди других нематод, встречающихся в камбале. Ядро дорзальной железы очень большое и имеет слабо развитый хроматиновый скелет. Нижняя часть пищевода заполнена зернистой массой железы.

Экскреторный орган состоит, как и у зрелых форм, из продольных стволов, которые проходят в боковые линии, и из выводящих протоков. Расположена экскреторная пора обычно на уровне ядра спинной железы пищевода.

Средняя кишка заполняет почти полностью середину тела. Кзади кишка сужается. На этой личиночной стадии слепой вырост кишки еще отсутствует. Он слегка намечается незадолго до линьки.

Прямая кишка выстлана кутикулой. Длина ректума 0,062—0,072 мм. Клетки эпидермиса, которые окружают прямую кишку, снаружи имеют то же расположение, что и у взрослых форм.

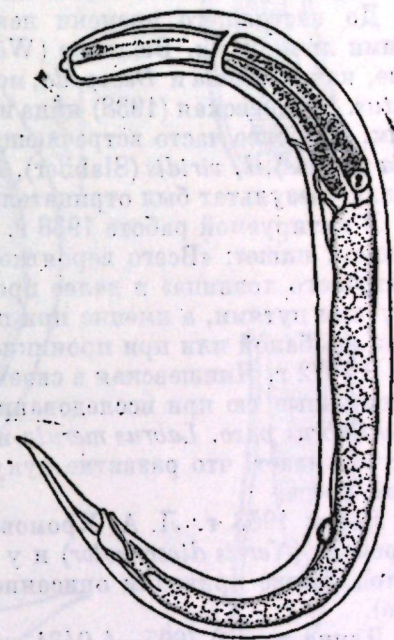


Рис. 1. *Cucullanellus minutus* (по Янишевской, 1938) личинка из цисты кишечника камбалы (3-я стадия)

Форма хвоста, как у взрослых экземпляров.

Половой зачаток небольшой — линзовидное скопление нескольких клеток, лежит на вентральной стороне средней линии. Размер полового зачатка $0,037 \times 0,016$ мм.

По Янишевской, первая стадия личинки из стенки кишечника длится много месяцев, примерно от конца июля-августа до конца апреля, до времени линьки, т. е. до перехода в следующую стадию. Продолжительность следующей, второй (по Янишевской), стадии личинки из стенки кишечника значительно меньше — с апреля по июнь. Поскольку в июне уже появляются преимагинальные экземпляры, личинки этой стадии линяют весной, что, по-видимому, связано с повышением температуры воды.

До настоящего времени неизвестно, каким путем камбала заражается этими личинками. Вюлькер (Wülker, 1930) указывает, что такие ракообразные, как *Cumacea* и *Decapoda*, могут быть промежуточными хозяевами *C. minutus*. Янишевская (1938) яйца и личинки *C. minutus* скармливала ракообразным, наиболее часто встречающимся в пище камбалы, таким как *Idotea baltica* (Pallas), *I. viridis* (Slabber), *Mysis* sp., *Crangon vulgaris* L., *Gammarus* sp., однако результат был отрицательный.

В цитируемой работе 1938 г. Янишевская, как бы резюмируя о всем сказанном, пишет: «Всего вероятнее, заражение происходит с помощью промежуточного хозяина» и далее продолжает, что оно может происходить еще и другими путями, а именно при проглатывании личинок или эмбрионов паразита камбалой или при проникновении личинок через кожу.

В 1972 г. Янишевская в своем кратком выступлении, ссылаясь на данные, полученные ею при исследовании *Platichthys flesus* из Балтийского моря и *Crenilabrus pavo*, *Labrus merula* и *Mullus surmuletus* из Адриатического моря, подчеркивает, что развитие кукуллянид происходит в одном хозяине в морской среде.

Летом 1963 г. Л. А. Хромова в северном Каспии исследовала 313 экз. переносов (*Nereis diversicolor*) и у 24 из них обнаружила по 1—2 личинки нематод. Ниже приводим описание личинок по Хромовой (публикуется впервые).

Длина тела 0,7695—1,0431 мм; ширина 0,057—0,0684 мм, одинаковая на протяжении большей части длины тела. Сужение к головному концу начинается на уровне первого кольца, к хвостовому концу — у ректальных желез.

Кутикула гладкая, тонкая. На головном конце возвышаются два зубовидных выроста с вентральным наклоном. Имеется два круга головных сосочков, внутренний и наружный, по 4 сосочка в каждом. Пищевод хорошо выражен, 0,2166—0,3078 мм длины, не разделенный на части, он сужен посередине и расширен впереди и сзади, причем заднее расширение больше и темнее окрашено. Видны две пищеводные железы, которые тянутся за задний конец пищевода на расстояние 0,0798—0,0855 мм. В месте соединения пищевода с кишечником имеется трехлопастной клапан. Задний конец кишечника окружен ректальными железами. Нервное кольцо окружает суженную часть пищевода на расстоянии 0,0912—0,1368 мм от головного конца. Несколько впереди заднего конца пищевода на расстоянии 0,1254—0,228 мм от головного конца находится экскреторное отверстие. Половой зачаток расположен вентрально между стенкой тела и кишечником на расстоянии 0,2622—0,4161 мм от хвостового конца. Хвостовой конец 0,0798—0,0969 мм длины, гладкий, заостренный, слегка изогнутый дорзально (рис. 2, а, б).

Характерной особенностью нематод этого семейства является своеобразное строение пищевода. Он полностью мышечный с расширениями на переднем и заднем концах. Такого пищевода нет у представителей других семейств паразитических нематод животных. Поэтому указанные личинки безусловно относятся к семейству *Cucullanidae*.

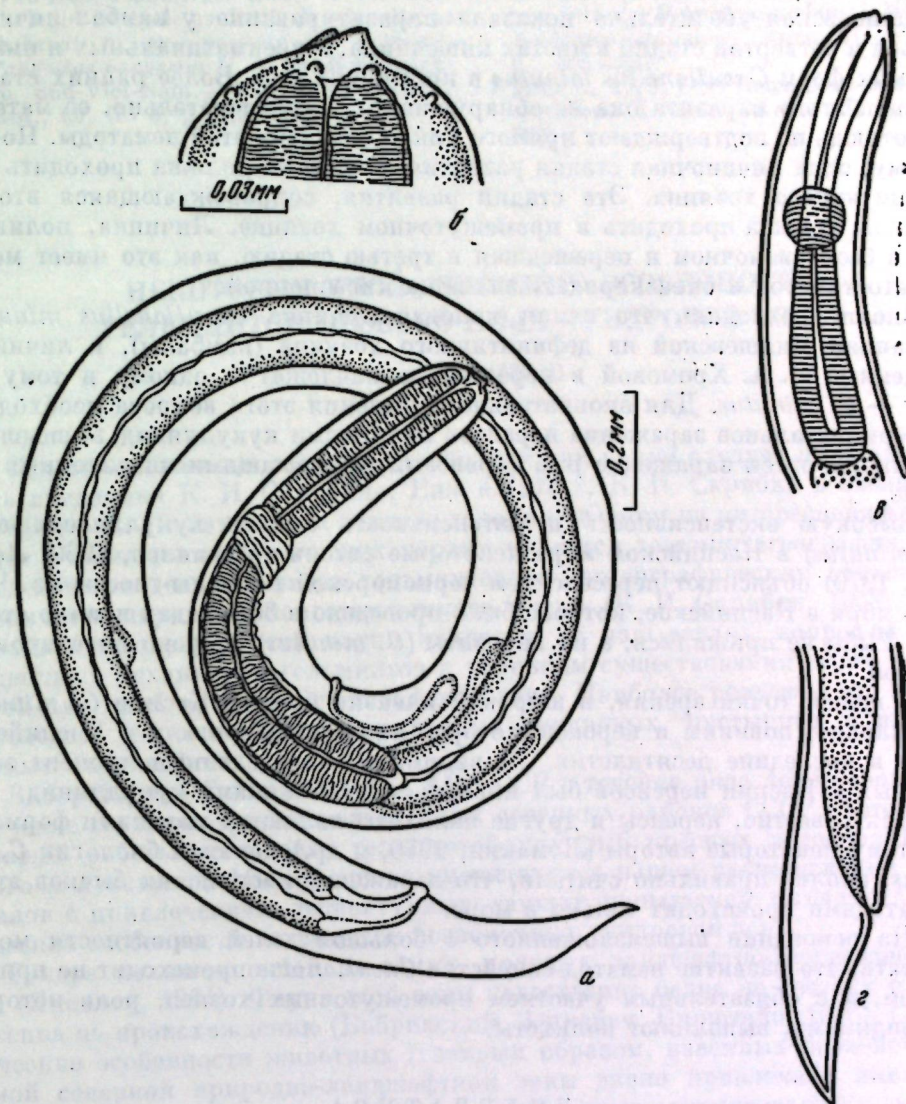


Рис. 2. Личинка из переноса

а — общий вид (ориг.); б — головной конец (ориг.); в — передний конец (по Курочкину, 1964); г — хвостовой конец (по Курочкину, 1964)

Описанные Ю. В. Курочкиным (1964) личинки нематод из переносов (*Neanthes diversicolor*), добытых в Каспийском море и отнесенных им к *Parafilaroides caspicus* Kurotschkin, Zablosky, 1958 (рис. 2, в, г), с нашей точки зрения, являются также личинками кукуллянид (по-видимому, *Cucullanellus minutus*).

Резюмируя приведенные выше материалы по биологии нематод семейства *Cucullanida*, можно считать установленным, что представители этого таксона выделяют неэмбрионированные яйца, которые вместе с экскрементами рыб попадают в воду. В воде при комнатной температуре, как это установлено в отношении нематод родов *Dacnitis*, *Cucullanus* и *Cucullanellus* (Хромова, в печати; Janiszewska, 1938; Berland, 1970), через два дня формируется личинка, которая затем выходит из яйца. Таким образом, начальные этапы онтогенетического развития кукуллянид напоминают развитие гнатостома-тид.

Янишевская убедительно показала паразитирование у камбал личинок третьей и четвертой стадий в цистах кишечника, а преимагинальных и имагинальных форм *Cucullanellus minutus* в кишечнике рыб. Более ранних стадий личинок этого паразита она не обнаруживала, а, следовательно, ее материалы отнюдь не подтверждают прямого цикла развития этой нематоды. По-видимому, одна личиночная стадия развития *C. minutus* должна проходить вне дефинитивного хозяина. Эта стадия развития, сопровождающаяся второй линькой, должна проходить в промежуточном хозяине. Личинка, полинявшая в беспозвоночном и перешедшая в третью стадию, как это имеет место у гнатостоматод и биоаскаридат, является инвазионной.

Вполне возможно, что самая молодая личинка *Cucullanellus minutus*, описанная Янишевской из дефинитивного хозяина (камбалы), и личинки, найденные Л. А. Хромовой в нересе, принадлежат к одному и тому же виду — *C. minutus*. Для окончательного решения этого вопроса необходимо экспериментальное заражение нересов личинками кукуллянид, вышедшими из яйца, а затем заражение рыб нересами, содержащими инвазионных личинок.

Высокую экстенсивность и интенсивность бычков кукуллянеллюсами (*C. minutus*) в Каспийском море некоторые авторы (Микаилов, 1969; Ломакин, 1970) объясняют переселением черноморской камбалы-гlossы из Черного моря в Каспийское, которое было проведено в 30-х годах нашего столетия. Рыбы не прижились, а их паразиты (*C. minutus*) широко инвазировали бычков.

С нашей точки зрения, в широкой инвазии бычков Каспия *C. minutus*, безусловно, повинны и нересы, которых акклиматизировали в Каспийском море в последние десятилетия. По-видимому, определенный процент запущенных в Каспии нересов был инвазирован личинками кукуллянид.

Как известно, нересы и другие полихеты являются морскими формами. Поэтому некоторые авторы (Ломакин, 1970, и др.), не зная биологии *C. minutus*, вполне правильно считали, что заражение каспийских бычков этими нематодами происходит только в море.

На основании вышеизложенного с большой долей вероятности можно считать, что развитие нематод семейства *Cucullanidae* происходит не прямым путем, а с обязательным участием промежуточных хозяев, роль которых, по-видимому, выполняют полихеты.

ЛИТЕРАТУРА

- Курочкин Ю. В. 1964. Научные итоги 315-й Союзной гельминтологической экспедиции. — Труды Астраханского заповедника, вып. 9, стр. 8—31.
- Ломакин В. В. 1970. Распространение и некоторые вопросы биологии *Cucullanellus minutus* (Rud., 1819) (*Nematoda Camallanata*) у рыб Каспийского моря. В сб. «Вопросы морской паразитологии», стр. 68, 69.
- Микаилов Т. К. 1969. Паразитофауна рыб водоемов Азербайджана систематика, динамика, происхождение. Автореф. докт. дисс. Баку.
- Скрябин К. М., Ивашкин В. М. 1968. Эволюция паразитических нематод подкласса *Secernentea* в экологическом аспекте. — Труды ГЕЛАН СССР, 19, стр. 169—185.
- Хромова Л. А. 1975. К изучению онтогенетического развития *Dacnitis sphaerocephalus caspicus* Ivanov et Murygin, 1937 (*Nematoda: Cucullanata*). — Зоол. журн. 54, вып. 3.
- Antonucci A. 1929. Alcune considerazioni Sistematimatiche sul genere *Cucullanus* Mueller, 1777 e notizie biologiche ed etologiche su *Cucullanus (Stelmoides) amocoetis* Linstow, 1897. — Rend. Acc. Napoli, 35, № 3, p. 105—114.
- Berland B. 1970. On the morphology of the head in four species of the *Cucullanidae* (*Nematoda*). — Sarsia, № 43, p. 15—63.
- Janiszewska J. 1938. Studien über die Entwicklung und der Lebensweise der parasitischen Würmer in der Flunder (*Pleuronectes flesus* L.). — Mem. Acad. Polon. Sci. Lettr. Ser. B., Sci., Nat., 14, p. 20—45.
- Janiszewska J. 1972. Problemy wspólna leżności ewolucji Nematoda i ich żywicieli (выступление в прениях). — Wiad. parazytol., 18, No 2—3, p. 394.

Le-Van-Hoa, Pham-Ngok-Khue. 1967. Morphologie et cycle evolutif de *Cucullanus chabaudi* n. sp. parasite des poissons, *Pangasius pangasius* H. B. (p. Buchanan) du Sud-Viet-Nam. — Bull. Soc. pathol. exot., 60, No 3, p. 315—318.

Vessicelli N. 1910. Di un nuovo *Dacnitis* parassita del *Petromyzon planeri*, *Monitore Zoologico italiano*. — Anno 21, Firenze, p. 304—307.

Wülker G. 1930. Über Nematoden aus Nord-seetieren, 1. — Zool. Anz., 87, S. 293—302.

НЕКОТОРЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТОВ ПОЗВОНОЧНЫХ ТУНДРОВОЙ ЗОНЫ

Б. Е. КАЗАКОВ

Основоположником гельминтогеографии как науки следует по праву считать академика К. И. Скрябина. Еще в 1918 г. К. И. Скрябин в своем совместном с Н. П. Захаровым докладе говорил: «Одним из интереснейших разделов учения о паразитических червях является гельминтогеография, распределение отдельных видов гельминтов по зоогеографическим областям и различным широтам и долготам земного шара» (К. И. Скрябин, 1958). Картинальным вопросом этой науки является, на наш взгляд, вопрос об адаптационных механизмах гельминтов к условиям существования своих хозяев в той или иной природно-ландшафтной зоне. Наиболее рельефно это можно проследить на гельминтах позвоночных тундровых, пустынных и высокогорных ландшафтах.

Лабораторией Гельминтологии АН СССР в течение ряда лет проводилось изучение гельминтофауны позвоночных северных районов СССР. Автор настоящей работы исследовал гельминтофауну рыб пресных водоемов Кольского полуострова. Мы на основе имеющихся в нашем распоряжении материалов с привлечением литературных данных попытаемся выявить биологические особенности гельминтов позвоночных тундровой зоны.

Тундра является одной из самых молодых ландшафтно-географических зон (Яковлев, 1964). Фауна этой зоны качественно бедна по составу и гетерогенна по происхождению (Бобринский, Зенкевич, Бирштейн, 1946). Специфические особенности животных (главным образом, наземных позвоночных) самой северной природно-ландшафтной зоны давно привлекали внимание зоологов. Это связано со своеобразными условиями существования в тундре, из которых наиболее существенными являются: длинная суровая и ветреная зима, короткое и холодное лето с большой амплитудой крайних температур воздуха, открытый характер местности, высокая влажность воздуха, близкое залегание к почвенному слою вечной мерзлоты, бедность наземной и водной растительности. Кроме перечисленных неблагоприятных для жизни условий в тундровой зоне имеются и благоприятные. К ним относятся: длительное летнее дневное освещение, обилие летом ультрафиолетовых лучей, поступление значительного количества O_2 в воду (вследствие низких температур воздуха и воды).

Климатогеографические и исторические условия формирования тундровой зоны обусловили и своеобразие условий жизни в водоемах тундры. Водоемы этой зоны характеризуются: низкой температурой воды в течение круглого года, коротким (не более 2-х месяцев) периодом «чистой» воды, нестабильной кормовой базой, наличием вселенцев из моря (реликтовые бокоплавы, мизиды и др.), бедной в видовом отношении (с преобладанием лососевых) ихтиофауны, слабым развитием водной растительности, слабоминерализованным составом воды.

Животный мир тундр характеризуется тремя основными особенностями (по Тихомирову, 1970): 1) исключительной изменчивостью числа видов зверей и птиц по сезонам года; 2) многолетними резкими колебаниями численности многих тундровых животных; 3) крайне неравномерным распределением животных в зависимости от термических условий биотопов.

Общие вопросы приспособления животных (наземных позвоночных) к условиям высоких широт освещаются в работах А. А. Григорьева (1956, 1970). С. С. Шварц (1958, 1961) указывает, что помимо морфологических особенностей позвоночных северных зон возможность их существования в высоких широтах обеспечивается комплексом экологических, физиологических и биохимических приспособлений. Важнейшие из них: повышенная плодовитость, быстрый рост и развитие молодняка, совершенная физическая терморегуляция, комплекс физиологических особенностей, создающих наиболее экономный тип обмена веществ, сезонные миграции, способность поддерживать нормальную жизнедеятельность при однообразии основной пищи за счет использования в качестве дополнительного корма необычного для вида животного источников питания, повышенная способность к накоплению различных питательных веществ в виде резервов жира, гликогена, витаминов и повышенная способность к их мобилизации, повышенная по сравнению с животными других зон требовательность к микроклиматическим условиям существования.

Средой обитания паразитов является хозяин и окружающая его внешняя среда, причем влияние последней на свободные стадии паразита такое же, как на свободноживущие организмы. Чтобы выжить и успешно инвазировать своих хозяев в районах с экстремальными условиями жизни, паразит, по-видимому, должен обладать приспособлениями, сходными по своей направленности с теми основными адаптационными свойствами, которые присущи свободно живущим организмам (в том числе хозяевам паразитов) в данных районах. Специфические условия жизни в тундровой зоне и связанные с ними различные адаптации животных к условиям существования в ней обусловили видовой состав фауны гельминтов позвоночных этой природно-ландшафтной зоны, что, несомненно, связано с биологическими особенностями самих гельминтов.

В настоящей работе мы ставим целью проанализировать видовой состав и биологические особенности гельминтов коренных обитателей тундры и выявить те особенности этих гельминтов, которые позволили последним успешно существовать и инвазировать своих хозяев в суровых условиях тундры.

Гельминты наземных позвоночных рассмотрим на примере часто встречаемых видов гельминтов северного оленя, песца, грызунов, тундряной куропатки; водных позвоночных — рыб пресноводных водоемов тундровой зоны.

Гельминты наземных позвоночных. По данным В. Ю. Мицкевич (1964), у северного оленя зарегистрировано 74 вида гельминтов, из которых 35 видов встречаются только у этого животного и являются для него специфичными. Наибольшая часть специфичных видов относится к классу *Nematoda* и наименьшая к классам *Cestodea*, *Trematoda*. Кроме строго специфичных гельминтов у северного оленя отмечено значительное число видов гельминтов, общих с копытными из других природно-ландшафтных зон. Преобладание в общей гельминтофауне северного оленя паразитов с прямым циклом развития обусловлено главным образом характером питания хозяина. Тем не менее, сравнивая состав гельминтов северного оленя из различных участков его ареала (лесная зона — Хабаровский край, Тува; тундра — п-ов Таймыр), следует отметить, что в каждом из указанных регионов обитания для северного оленя характерен свой состав гельминтов. При этом в соотношении числа гео- и биогельминтов из северных районов наблюдается преобладание числа видов последних главным образом из класса цестод (таблица).

Из нематод-геогельминтов в значительной степени инвазирующих северного оленя в зоне тундры [до 23% по Н. М. Шалаевой (1972)] следует отметить трихостронгидрид родов *Ostertagia* (4 вида), *Nematodirus* (1 вид), *Nematodirella* (1 вид). Первые этапы развития этих нематод (до личинки II, III стадии) происходят в яйце в период пребывания во внешней среде. Развивающиеся в яйце личинки и личинки уже вылупившиеся во внешнюю среду обладают большой устойчивостью к температурным воздействиям и сохраняют жизнеспособность при колебаниях температур от 0 до -22° . Личинки остертагий

Соотношение числа видов гео- и биогельминтов северного оленя в различных районах его ареала (по разным авторам)

Район исследований	Число видов			
	геогельминты	Биогельминты		
		трематоды	цестоды	нематоды
Хабаровский край (Каденацци, 1963)	12	2	2	2
Тува (Сулимов, 1966)	11	1	4	2
П-ов Таймыр (Семенова, 1970)	10	1	10	1

могут оставаться активными (во внешней среде) в течение круглого года. Личинки диктиокаулюсов могут достигать инвазионной стадии при температуре $2-38^{\circ}$. Кроме значительной устойчивости к неблагоприятным абiotическим факторам для диктиокаулюсов, сильно инвазирующих (до 53,8%, по Шалаевой, 1972) северного оленя в тундре, свойственно как замедление темпов развития в дефинитивном хозяине, так и ускорение. Если М. В. Полянская и О. Я. Седелникова (1941) наблюдали достижение половозрелости диктиокаулюсами в организме оленя в 3—4 месяца, то Б. А. Тахистров (1942) отмечает наступление половозрелости только через 8—9 месяцев. Такое замедление темпов развития этих нематод в организме северного оленя последний автор рассматривает как биологическое приспособление гельминта к условиям полярного климата.

Среди наиболее часто регистрируемых у северного оленя гельминтов в тундре из нематод-биогельминтов следует отметить *Elaphostrongylus cervi*. Ю. В. Смирнов (1967) указывает почти 100%-ную инвазированность северных оленей этим видом нематод. Развитие этого гельминта происходит через довольно широкий круг промежуточных хозяев (панцирные моллюски: наземные — 8 видов, пресноводные — 5 видов). На ранних стадиях развития (во внешней среде) этот паразит обладает значительной стойкостью к различным факторам внешней среды. По данным В. Ю. Мицкевич (1964), личинки *E. cervi* могут перезимовывать в условиях тундры, а в фекалиях они способны в условиях полного высыхания при комнатной температуре в течение 9 месяцев оставаться жизнеспособными. Личинки *E. cervi* остаются жизнеспособными при колебаниях отрицательных температур от -5 до -25° .

К облигатным широко распространенным биогельминтам северного оленя в зоне тундры следует отнести цестод подотряда *Anoplocephalata* (рода *Moniezia*, *Avitellina*). Онкосферы мониезий способны перезимовывать во внешней среде, сохраняя свою жизнеспособность (Кузнецов, 1970). Промежуточными хозяевами этих цестод служат «самые многочисленные (по количеству экземпляров на единицу поверхности пастбищ) почвенные орибатидные клещи» (Спасский, 1951). Представители этой группы клещей распространены во всех климатических зонах, кроме пустынь (Захваткин, 1947); как указывают В. А. Догель и Г. В. Ефремов (1925), они преобладают в

почвенной фауне среди всех беспозвоночных. Орибатида семейств *Galumidae*, *Scheloribatidae*, *Oribatulidae*, среди которых большинство видов зарегистрировано в качестве промежуточных хозяев аноплоцефалов, относятся к экогруппе типичных «панцирных» орибатид (по классификации Булановой-Захваткиной, 1952) с хорошо развитым имагинальным панцирем, обеспечивающим защиту от перемены влажности и температуры. Представители этой группы клещей, по данным Е. С. Шалдыбиной (1952; 1969), устойчивы к низким температурам, способны переносить летне-осенние заморозки до -10° , при сравнительно постоянном похолодании мигрировать в почву до 5 см. Наиболее широко распространенные виды орибатид в зоне тундры (по данным этого же автора) относятся к поливальтинным видам, т. е. дают несколько генераций в год. Продолжительность жизни имагинальной стадии (стадии, в которой клещи инвазируются онкосферами цестод) панцирных клещей, по данным А. П. Солдатовой (1948), равняется в среднем 13—18 месяцев.

Широкому распространению цестод родов *Moniezia*, *Avitellina* у северного оленя в зоне тундры, по-видимому, способствовало не только использование в качестве промежуточных хозяев у этой группы цестод холодовыносливой многочисленной группы почвенных клещей, но, возможно, и своеобразное строение репродуктивной системы у представителей этих 2 родов цестод. У представителей рода *Moniezia* это — сетевидное строение матки (более совершенный тип строения матки по Спасскому, 1951), парный набор полового аппарата в каждом членике [Семенов (1970) был описан новый род аноплоцефалов, род *Eranuides* от северного оленя, который характеризуется парным набором полового аппарата с двойными матками], возможность развития эмбриона без участия продуктов мужской половой системы (явление, близкое к партеногенезу, по Логачеву, Соколовой, 1972). У представителей же рода *Avitellina* наличие парутеринного органа, выполняющего, как считают многие исследователи, защитную роль для зрелых яиц паразита в период их пребывания во внешней среде, так и способствующей успешному заражению промежуточного хозяина.

Гельминтофауна грызунов тундры (леммингов, полевок), круглогодично обитающих в этой зоне, изучена недостаточно полно. Данные по составу паразитических червей этих животных (по СССР) имеются в работах А. Д. Лужкова (1964), Е. В. Надточий (1966), Ю. Ш. Мустафаева (1967) и др. Все авторы отмечают крайне бедный видовой состав гельминтов у грызунов тундры. Наиболее часто встречаемыми отмечены цестоды рода *Paranoplocephala*, личиночные формы цестод *Alveococcus multilocularis*, *Tetratirotaenia polyacanta*, *Taenia tenuicollis*, нематоды *Heligmosomum hudsoni*, *Syphacis* sp. Наиболее характерными гельминтами для грызунов зоны тундры, как отмечает Ю. Ш. Мустафаев (1967), являются нематоды: *Heligmosomum hudsoni*, *Syphacis* sp. Оба эти вида нематод развиваются без участия промежуточных хозяев и, по-видимому, обладают значительной холодоустойчивостью в период развития во внешней среде.

Анализ фауны гельминтов дикого песца — единственного представителя хищных млекопитающих, обитающего круглый год в тундре, имеется в работах: А. Д. Лужкова (1963) — по Ямалу, Н. И. Овсяковой (1963) — по Чукотской тундре, Д. П. Козлова (1965) — по тундровой зоне Дальнего Востока и др. По данным Д. П. Козлова (1965), у дикого песца дальневосточной тундры зарегистрировано 18 видов гельминтов, из которых три вида относятся к геогельминтам: *Toxascaris leonina*, *Uncinaria stenocephala*, *Trichinella spiralis*. Этими облигатными паразитами песец может заражаться тремя путями: алиментарно, интраутеринно и вследствие каннибализма. Среди биогельминтов песца 11 видов в своих жизненных циклах используют позвоночных животных (рыбы, грызуны, копытные) в качестве промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев. К наиболее часто встречаемым видам

из биогельминтов песца следует отнести: *Alveococcus multilocularis*, *Mesocostoides lineatus*. По данным А. Д. Лужкова (1963), песцы тундры п-ова Ямал заражены на 58—95% *Al. multilocularis*. Б. В. Вершинский (1972) отмечает существование природных предпосылок альвеококкоза в большей степени в тундровой и лесотундровых природно-ландшафтных зонах по сравнению с другими ландшафтами. Он пишет, что для ландшафтов тундры и лесотундры очень характерны высокие цифры зараженности альвеококком песцов. В отличие от других природно-ландшафтных зон, где показатели инвазии испытывают у диких псовых значительные сезонные колебания, для тундры и лесотундры, по-видимому, характерна относительно высокая и стабильная зараженность песцов на протяжении всего года. Высокий уровень и непрерывность эпизоотического процесса альвеококкоза у песцов тундровой зоны связывается как со значительной устойчивостью яиц альвеококка к охлаждению и повышенной влажности (при отрицательных температурах в полевых условиях яйца этого гельминта сохраняют инвазионность в течение 2—3 лет), так и с особенностями биологии промежуточного хозяина паразита — леммингов (круглогодичная активность, размножение под снегом и др.). К тому же, как отмечает Рауш (Rausch, 1967), личиночная стадия альвеококка становится инвазионной быстрее, чем у систематически близкого к нему эхинококка, распространение которого не связано с северными широтами. Сильная инвазированность песца цестодой *Mesocostoides lineatus*, по-видимому, связана с тем, что в цикле этого гельминта роль промежуточных хозяев играют орибатида клещи (на которых мы останавливались выше) и мышевидные грызуны, т. е. холодовыносливая и многочисленная группа беспозвоночных и доминирующая в тундровой зоне группа наземных позвоночных. Кроме того, этому же, возможно, способствует наличие у *M. lineatus* парутеринного органа, о функции которого мы упоминали выше.

Сведения о фауне гельминтов тундряной куропатки — единственного представителя пернатых, который в течение круглого года не покидает тундру, имеются в работах Л. Х. Гушанской (1952), Г. Б. Касимова (1956), Ю. Л. Мамаева (1959), Г. Г. Дайя (1967), С. К. Бондаренко (1968), К. М. Рыжикова с соавт. (1973) и др. По данным С. К. Бондаренко (1968), взрослые птицы тундряной куропатки заражены с наибольшей экстенсивностью и интенсивностью нематодами *Ascaridia compar* и *Ornithofilaria papilloserca* в меньшей степени цестодами из группы давэиат. Широкому распространению и высоким показателям инвазии *Ascaridia compar* у тундряной куропатки, вероятно, способствует то, что это геогельминт и его яйца устойчивы (судя по данным об устойчивости к неблагоприятным факторам среды яиц *Ascaridia galli*) к различным факторам внешней среды. Высокая инвазия тундряной куропатки живородящими филариями рода *Ornithofilaria*, вероятно, связана с тем, что мошки, играющие роль промежуточного хозяина у этой группы нематод (судя по циклу развития *Or. fallisensis*), являются одной из основных и наиболее многочисленных групп кровососущих насекомых в высоких широтах. Как отмечает А. С. Мончадский (1956), «Численность комаров и мошек в тундре всегда высока и не испытывает значительных колебаний в отдельные годы, причем мошки как кровососы, особенно во вторую половину лета и осенью, могут соперничать с комарами». Этот же автор приводит данные о соотношении между численностью нападений представителей различных семейств кровососущих двукрылых в различных пунктах СССР. Из этих данных видно, что в зоне тундры и лесотундры больший процент нападений приходится на мошек. Кроме того, если судить по данным о жизненном цикле *Or. fallisensis* (Anderson, 1956), то филарии этого рода способны к развитию в промежуточном хозяине при довольно низких температурах $12,5^{\circ}$ (по сравнению с другими филариями) и имеют довольно короткий (30—36 дней) срок миграции в дефинитивном хозяине (у *Dirofilaria immitis* 6,5—9 месяцев). Довольно высокий процент инвазии тундряной куропатки такими видами

давление, как *Raillietina tetragona* и *Skrjabinia cesticillus*, видимо, связано, как со значительной холодоустойчивостью яиц этих цестод во внешней среде (что объясняется, возможно, наличием паранхиматозных капсул, окружающих зрелые яйца)¹, так и развитием через широкий круг промежуточных хозяев (у *R. tetragona* насекомые и моллюски, у *Skrjabinia cesticillus* 72 вида насекомых). Интересно отметить еще, по данным Е. Д. Логачева и Л. А. Соколовой (1972), возможность развития эмбрионов без участия мужской половой системы у *R. urogalli*, систематически близкого вышеуказанным видам даванеат.

Таким образом, наибольшее распространение у наземных позвоночных тундры получили те характерные для данных групп хозяев гельминты, которые имеют холодовыносливые стадии развития во внешней среде, используют в качестве промежуточных хозяев наиболее холодовыносливые и массовых групп беспозвоночных и позвоночных или имеют возможность развиваться через широкий круг промежуточных хозяев, обладают морфофизиологическими приспособлениями, направленными на обеспечение защиты ранних стадий развития во внешней среде (парутеринный орган, паранхиматозные капсулы) и увеличение плодовитости (удлинение стадий покоящихся яиц и инвазионных личинок, укорачивание всех стадий жизненного цикла, более совершенный тип строения матки, возможность партеногенеза).

Гельминты водных позвоночных. Анализируя видовой состав и биологические особенности наиболее широко распространенных гельминтов рыб водоемов тундровой зоны, прежде всего следует остановиться на таковых рыб озер. Это связано с тем, что «озеро как сложный географический объект органически связан с окружающим его ландшафтом» (Великорецкая, 1958) и, вероятно, у озер меньше выражена интразональность, чем в водоемах речного типа.

Остановимся на гельминтах рыб 2 озер, расположенных в тундровой зоне (озеро Максим-Кольская тундра, озеро Таймыр-Таймырская тундра). В первую очередь, следует отметить значительное преобладание в общей гельминтофауне рыб этих 2 озер гельминтов со сложным типом развития над гельминтами с прямым циклом развития. Из гельминтов с прямым циклом развития для рыб водоемов тундровой зоны следует отметить моногеноидей родов *Discocotyle*, *Tetraonchus*, *Gyrodactylus*. Представителям этих родов свойственны, как ранее нами отмечалось (1971), сжатые или очень растянутые сроки развития, большая скорость формирования яиц (по сравнению с моногеноидей рода *Dactylogyrus*, распространенными, главным образом, у рыб водоемов более низких широт), формирование морфологически развитой личинки. Моногеноидей этих родов способны развиваться и существовать при низкой температуре среды, значительных колебаний солености и большей прозрачности воды, характеризуются более широким кругом своих хозяев. Среди гельминтов со сложным типом развития у рыб тундры преобладает группа цестод. Из них с наибольшей экстенсивностью и интенсивностью инвазируют рыб представители родов *Eubothrium*, *Proteocephalus*, *Triaenophorus*, *Cyathocephalus*. Высокая инвазия рыб озер тундры представителями 3 вышеперечисленных родов цестод связана как с возможностью их развития при низких температурах среды, так и с тем, что в зоопланктоне водоемов тундры в фауне ракообразных преобладают веслоногие рачки, которые играют роль промежуточных хозяев этих гельминтов. К тому же отдельные представители веслоногих рачков из водоемов тундры, как, например, *Acanthocyclops viridis*, являющийся облигатным первым промежуточным хозяином *Triaenophorus crassus* (Куперман, Монаков, 1972), способен размножаться в течение круглого года. Следует отметить еще и то, что созревание половых

желез (Куперман, Шульман, 1972) у родов *Eubothrium*, *Triaenophorus* связано с понижением температуры воды и завершается в течение осенне-зимних месяцев, т. е., по-видимому, эти широко распространенные гельминты у рыб тундры способны к выведению инвазионного начала (яиц) до периода массового развития промежуточных хозяев этих паразитов, в то время как у гельминтов рыб водоемов южных широт созревание половых продуктов приурочено к моменту массового развития промежуточных хозяев. Интересно еще и то, что у цестод родов *Eubothrium*, *Proteocephalus* развитие эмбриона происходит в матке, и вышедшие в воду яйца содержат развитые эмбрионы (онкосферы), которые после заглатывания промежуточным хозяином (веслоногим рачком) превращаются в процеркоиды. Здесь нет свободноплавающей стадии корацидия, которая вероятно, менее устойчива к воздействиям внешних факторов, чем яйцо с онкосферой. Важную роль в распространении вышеперечисленных цестод у рыб тундры играет и тот факт, что заражение definitive хозяина паразитом может происходить тремя способами: процеркоиды развиваются через плероцеркоидную стадию во взрослых червей непосредственно в организме definitive хозяина, вследствие каннибализма молоди рыб, содержащей плероцеркоиды, при поедании рыб других видов (резервуарных хозяев), зараженных плероцеркоидами. Кроме всего вышесказанного, следует еще отметить повышенное содержание липидов в биохимическом составе, именно у *Triaenophorus nodulosus*, *Eubothrium crassum*, *Proteocephalus exigius* (Высоцкая, 1973) по сравнению с остальными исследованными видами гельминтов пресноводных рыб. Интересен и тот факт, что у цестоды *Tr. nodulosus* взятой из щук водоемов Северной Карелии, содержится значительно больше глюкозы — основного простого углевода гельминтов пресноводных рыб, чем у этого же вида гельминта из щук из водоемов Южной Карелии.

Значительной инвазированности рыб цестодой *Cyathocephalus truncatus*, нематодой *Cystidicola farionis*, скребнями рода *Metechinorhynchus* способствует как возможность этих гельминтов развиваться при низких температурных условиях среды, так и богатство вод тундры морскими всеелцами — реликтовыми ракообразными, играющими роль промежуточных хозяев этих гельминтов. Условия же жизни этих беспозвоночных (Ялынская, 1968), для которых необходимы: высокая насыщенность воды кислородом, низкая температура воды, эврифагия в питании (только группы эврифагов среди амфипод являются основными промежуточными хозяевами вышеуказанных паразитов), вполне соответствуют тем условиям, которые характерны для большинства водоемов тундры. Кроме того, у цистоцефалидов личинка не выходит из яйца, а заглатывается промежуточным хозяином (бокоплавом), где на фазе процеркоиды происходит закладка и значительное развитие половой системы гельминта. Среди других гельминтов, часто регистрируемых у рыб озер тундры, можно отметить трематод родов *Phyllodistomum*, *Crepidostomum*, нематод родов *Capillaria*, *Raphidascaris*. Жизненные циклы представителей вышеуказанных родов трематод проходят с участием наиболее эврибионных и многочисленных в озерах тундры моллюсков родов *Pisidium*, *Sphaerium*, доминирование которых в северных водоемах, возможно, связано: у рода *Sphaerium* с самооплодотворением (в то время как большинство двусторчатых моллюсков раздельнополы), а у моллюсков рода *Pisidium* нет свободно плавающей личинки (глохидия), и развитие нового организма происходит в жабрах материнской особи. Кроме того, трематоды рода *Phyllodistomum* относятся к спороцистоидным трематодам, которые обладают наиболее высокой плодовитостью партеногенетических поколений. Церкарии этих трематод инцистируются в дочерних спороцистах, которые, выйдя из моллюска, пассивно заглатываются рыбой или беспозвоночными. У представителей рода *Crepidostomum*, развитие которого происходит с участием второго промежуточного хозяина (личинки поденок, гаммариды), отмечается на стадии

¹ Следует отметить паразитирование даванеат рода *Idioneles*, имеющих парутеринный орган, у птиц открытых пространств (дрофы).

метацеркария значительное развитие половой системы, т. е. явление, близкое к прогенезу, что Т. А. Гинецинская (1968) рассматривает как проявление тенденции к ускорению начала процесса размножения. К тому же развитие редий у этих трематод происходит, минуя стадию спороцисты.

Распространение нематод рода *Capillaria* у рыб изучаемой зоны, вероятно, связано как со значительной эвритермностью, эригалинностью представителей этого рода нематод, так и со способностью промежуточных хозяев (водных олигохет) данных гельминтов переносить длительное охлаждение в состоянии анабиоза. Так, по данным В. Н. Грезе (1957), изучавшего фауну оз. Таймыр, 90% водных олигохет полностью оживили при постепенном оттаивании замерзшего грунта озера. Относительно нематоды *Raphidascaris acis* — представителя гельминтов рыб, главным образом водоемов умеренных и южных широт — можно отметить, что, по-видимому, выживаемость и широкое распространение этого вида у рыб тундры связано с возможностью развития в широком диапазоне температур, и через обширный круг промежуточных хозяев как беспозвоночных, так и позвоночных. Этому же способствует и характерное для данного вида нематод явление резервуарного паразитизма.

Таким образом, наибольшее распространение у рыб водоемов тундры получили те характерные для этих рыб гельминты, которые способны развиваться и существовать при низкой температуре среды, значительных колебаниях солености, использовать в качестве промежуточных хозяев наиболее холодовыносливые и доминирующие группы беспозвоночных водоемов тундры или развиваться с участием резервуарных хозяев, обладать морфофизиологическими приспособлениями, направленными главным образом на увеличение плодовитости (сокращение всех стадий жизненного цикла), удлинение стадий инвазионных личиночных форм.

Сравнивая в целом биологические особенности наиболее распространенных систематических групп гельминтов наземных и водных позвоночных, можно отметить, что существование в едином тундровом биогеоценозе обусловило наибольшее распространение у позвоночных самой северной природно-ландшафтной зоны тех гельминтов, которые обладают рядом таких наиболее общих для них биологических особенностей, как наличие холодоустойчивых стадий развития во внешней среде, использование в качестве промежуточных хозяев холодовыносливых и массовых групп беспозвоночных и позвоночных или развитие через широкий круг промежуточных хозяев, широкое участие в циклах развития гельминтов резервуарных хозяев, которыми в большинстве служат позвоночные; наличие морфофизиологических приспособлений, направленных, с одной стороны, на обеспечение защиты ранних стадий развития во внешней среде, с другой — на увеличение плодовитости. В свою очередь, вышеперечисленные морфобиологические особенности наиболее распространенных гельминтов тундры являются адаптационными механизмами приспособлений, которые обеспечивают устойчивость свободных фаз гельминтов к низким температурам среды и интенсификации размножения. Именно эти приспособления являются для паразитического организма в зоне тундры основными, ибо обеспечивают распространение и сохранение его вида в каждом конкретном биогеоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко С. К. 1968. Гельминты куриных и куликов Севера и Средней Сибири. Канд. дисс. М.
Бобринский Н. А., Зенкевич Л. А., Вирштейн Л. С. 1946. География животных. М., стр. 454.
Буланова-Захваткина Е. М. 1952. Экологические типы панцирных клещей и их распределение в почве. — Зоол. журн., 31, № 4, стр. 549—555.
Великоречная Н. Н. 1958. Ландшафтная характеристика некоторых озерных районов Валдайской возвышенности и Карельского перешейка. — В сб. «Озера

- различных ландшафтов Северо-Запада СССР», ч. 1. Л., «Наука», стр. 5—34.
Вершинский Б. В. 1972. Ландшафтно-географические закономерности распространения альвеококкоза, ч. 1. СССР. — В сб. «Мед. география», 5. М., стр. 21—66.
Высоцкая Р. У. 1973. Углеводный, липидный и аминокислотный состав некоторых гельминтов пресноводных рыб. Автореф. канд. дисс. Петрозаводск.
Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Изд-во «Наука», стр. 410.
Григорьев А. А. 1956. Субарктика. М., изд-во «Географиз», стр. 235.
Григорьев А. А. 1970. Типы географической среды. М., изд-во «Географиз».
Гушанская Л. Х. 1952. К гельминтофауне диких куриных птиц СССР. — Труды ГЕЛАН СССР, 6, стр. 175—222.
Дайя Г. Г. 1967. Нематоды птиц Азиатской Субарктики. Канд. дисс. М.
Догель В. А., Ефремов Г. В. 1925. Исследования по количественному анализу наземной фауны. — Труды Лен. об-ва естествоисп., 55, № 2, стр. 31—42.
Грезе В. Н. 1957. Основные черты гидробиологии озера Таймыр. — Труды Всесоюз. гидробиол. об-ва, 8, стр. 183—218.
Захваткина А. А. 1947. Некоторые итоги и перспективы развития сельскохозяйственной и общей акарологии в СССР. — Зоол. журн., 26, № 5, стр. 437—450.
Касимов Г. В. 1956. Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц отряда куриных. М., Изд-во АН СССР, стр. 554.
Каденацци А. Н. 1963. Гельминты северного оленя в Хабаровском крае. Материалы докл. Всесоюз. II конф., посвящ. 90-летию Казанск. вет. ин-та, стр. 146—147.
Казakov В. Е. 1971. К анализу фауны Monogeneoidea рыб Кольского полуострова. — Труды ГЕЛАН СССР, 22, стр. 59—62.
Козлов Д. П. 1965. Эколого-фаунистическое изучение гельминтов канид (*Mammalia: Canidae*) Дальнего Востока и расчленовка биологического цикла нематоды *Thelazia callipaeda* Railliet et Henry, 1910. Канд. дисс. М.
Кузнецов М. И. 1970. Сроки развития цистоцеркоидов мониезий в орбитальных клетках вида *Schelioribat laevigatus* в естественных условиях. В сб. «Орбитиды и их роль в почвообразовательном процессе». Вильнюс, стр. 223—227.
Куперман Б. И., Монаков А. В. 1972. Первые промежуточные хозяева лептоспирозной червей рода *Triaenophorus* (*Pseudophyllidae*). — Паразитология, 6, № 3, стр. 274—282.
Куперман Б. И., Шульман С. С. 1972. Опыт экспериментального исследования влияния температуры на некоторых паразитов щуки. — Вест. ЛГУ, № 3, стр. 5—15.
Логачев Е. Д., Соколова Л. А. 1972. К вопросу о генетических основах эволюции цестод. — Проблемы паразитологии, ч. 1. Киев, стр. 481—482.
Лужков А. Д. 1963. Эколого-паразитологическое исследование пседа на полуострове Ямал. Канд. дисс. Л.
Лужков А. Д. 1964. Паразитические черви леммингов и полевых п-ова Ямал. — Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. 1, стр. 234—238. М.
Мамеев Ю. Л. 1959. Гельминтофауна куриных и куликов Восточной Сибири. — Труды ГЕЛАН СССР, 9, стр. 160—174.
Мицкевич В. Ю. 1964. Цикл развития *Elaeophstrongylus rangiferi* Mitzkewitsch. — В кн. «Паразиты с.-х. животных Казахстана». 3. Гельминты. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР, стр. 49—60.
Моисеевский А. С. 1956. Летающие кровососущие двукрылые на территории СССР и некоторые закономерности их нападения на человека. — Энтомол. обозрение, 35, вып. 3, стр. 123—131.
Мустафеев Ю. Ш. 1967. Гельминтофауна насекомых, зайцеобразных и грызунов центрального сектора Европейской Субарктики. Канд. дисс. Баку.
Надточий Е. В. 1966. Фауна гельминтов грызунов Дальнего Востока. Канд. дисс. Владивосток.
Осуюкова Н. П. 1963. К изучению гельминтофауны млекопитающих Чукотского полуострова. — Труды ВИГИС, 10, стр. 13—15.
Полянская М. В., Седелникова О. Я. 1941. К изучению биологии *Dictyocaulus haedweni* Chapin — возбудителя легочного глистного заболевания северных оленей. Вестник с.-х. науч. — Ветеринария, вып. 1, стр. 85—92.
Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачев Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. 1973. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Нематоды и акантоцефалы. М., изд-во «Наука», стр. 204.
Рыжиков К. М., Губанов Н. М., Толкачев Л. М., Хохлова И. Г., Зиновьева Е. Н., Сергеева Т. П. 1974. Гельминты птиц Якутии и сопредельных территорий. Цестоды и трематоды. М., изд-во «Наука», стр. 340.
Семёнова Н. С. 1970. Гельминты северных оленей в Таймыре и биология *Moniezia taimyrica* Semёnova, 1965. Канд. дисс. М.
Скрябин К. И. 1958. Гельминтогеография. Избранные главы из трудов академика К. И. Скрябина. В сб. «Теоретические основы советской гельминтологической школы». М., изд-во Мин. с.-на, стр. 24—27.
Смирнов Ю. В. 1967. К изучению устойчивости личинок элафостронгиллов I стадии. Сб. научн. работ. Мурманск, вып. 1, стр. 138—142.

- Солдатова А. П. 1948. Биоэкология орбидных клещей и их значение в энтомологии аноплоцефалезов с.-х. животных. Канд. дисс. М.
- Спаский А. А. 1951. Аноплоцефалы — ленточные гельминты домашних и диких животных. Основы цестодологии, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 755.
- Сулимов А. Д. 1966. Гельминты северных оленей Тувы. — Труды Омского вет. ин-та, 24, вып. 2, стр. 135—141.
- Тихомиров Б. А. 1970. Особенности зоокомпонентов биогеоценозов тундры. — Труды МОИП, отд. биол., 38, стр. 172—183.
- Тахистров Б. А. 1942. Биологические приспособления личинок *Dictyosaulus hadweni* — нематоды легких северного оленя в условиях полярного климата. — Докл. АН СССР, нов. сер., 34, № 2, стр. 75, 76.
- Шаласова Н. М. 1972. К гельминтофауне дикого северного оленя *Rangifer tarandus* Западного Таймыра. — Вест. МГУ, биол., № 5, стр. 93—100.
- Шалдыбина Е. С. 1952. Экология орбидных клещей — промежуточных хозяев аноплоцефалов в условиях Горьковской области. Канд. дисс. М.
- Шалдыбина Е. С. 1969. Панцирные клещи над/сем. *Ceratozetidae*. Доктор. дисс. М.
- Шварц С. С. 1958. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных. — Зоол. журн., 37, вып. 2.
- Шварц С. С. 1961. О путях приспособления наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) к условиям Субарктики. — Проблемы Севера, вып. 4, стр. 75—94.
- Яковлев В. Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. — Вопросы ихтиологии, 4, вып. 1 (30), стр. 10—22.
- Ялынская Н. С. 1968. Значение трофического фактора в заражении ракообразных (*Amphipoda*) паразитами. — Гидробиол. журн., вып. 4, № 1, стр. 50—58.
- Anderson R. C. The life cycle and seasonal transmission of *Ornithofilaria fallisensis* Anderson a parasite of domestic and wild ducks. — *Canad. J. Zool.*, 34, p. 485—525.
- Rausch R. L. 1967. On the Ecology and distribution of *Echinococcus* spp. (Cestoda: Taeniidae) and characteristics of their development in the intermediate host. — *Ann. de Parasitologie* (Paris), 42, N 1, p. 19—63.

МОРФОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

ТРЕМАТОД РОДА *ECHINOCHASMUS* DIETZ, 1909 (*ECHINOSTOMATIDAE*) — ПАРАЗИТОВ РЫБОЯДНЫХ ПТИЦ

Е. М. КАРМАНОВА

Род *Echinochasmus* Dietz, 1909, наряду с родами *Echinostoma* Rud., 1809, и *Echinoparyphium* Dietz, 1909, является наиболее крупным в составе семейства *Echinostomatidae* Dietz, 1909. Род объединяет трематод, паразитирующих преимущественно в кишечнике рыбоядных птиц, реже у млекопитающих. В своем распространении виды рода приурочены к континентам северного полушария, подавляющее большинство их являются палеарктическими и неоарктическими видами. Единичные находки сделаны на территории Южной Америки и Австралии. К настоящему времени виды рода зарегистрированы на пяти континентах земного шара и не найдены лишь у обитателей Антарктиды.

Род *Echinochasmus* был обоснован Дитцем (Dietz, 1909) для нового вида трематод — *Ech. coxatus* из кишечника поганок Европы. Основным отличительным признаком рода было наличие дорзального интервала в короне шипов адорального диска и отсутствие соединительного вентрального валика.

Подчеркивая своеобразие строения этих трематод, Однер (Odner, 1911) выделил род *Echinochasmus* в самостоятельное подсемейство *Echinochasminae* (история изучения этой группы трематод подробно изложена в монографии К. И. Скрябина, 1956).

Вопросами систематики рода и его родственными отношениями с другими родами эхиностоматид занимались многие систематики. Дискуссия о положе-

нии рода *Echinochasmus* и подсемейства *Echinochasminae* в системе трематод не завершена до настоящего времени. Наиболее интересные взгляды по этому поводу были высказаны гельминтологом из ГДР д-ром К. Оденигом (Odening, 1963), который возвел эхинохазмин в ранг самостоятельного семейства *Echinochasmiidae*. В составе типичного подсемейства — *Echinochasminae* автор включил роды: *Echinochasmus*, *Allechinotomum*, *Episthmium*, *Mesorchis*, *Monilifer*, *Stephanoprora*.

Сложность в установлении систематического положения рода *Echinochasmus* и его структуры состоит прежде всего в том, что имелось очень мало данных о биологии видов рода и по морфологии отдельных их фаз развития.

Приводя новую систему семейства *Echinostomatidae*, Одепинг пишет, что многие вопросы по систематике будут сняты, когда окажется известной биология видов и типы церкарий интересующей группы трематод.

К настоящему времени описано большое число видов церкарий, в том числе принадлежащих видам рода *Echinochasmus*. Однако отсутствие четкого представления о морфологических особенностях церкарий этого рода затрудняло их идентификацию.

Еще в 30 и 40-е годы рядом авторов (Kurisu, 1931; Beaver, 1941; Yamaguti, 1942) было показано, что церкарии видов рода *Echinochasmus* лишены адорального диска и шипов на нем, с чем не соглашались некоторые исследователи. В ряде работ к роду *Echinochasmus* относились церкарии с шипиками на адоральном диске, в других — церкарий этого рода помещали в группу *Gymnocephala* вместе с представителями семейств *Fasciolidae* и *Psilostomatidae*.

Сейчас накопилось достаточно фактов, чтобы попытаться обобщить данные по биологии и онтогенезу видов рода *Echinochasmus* рыбоядных птиц и морфологии их мирацидия, церкарии и метацеркарии.

ТИПЫ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ

При анализе особенностей развития трематод *Echinochasmus* мы приняли структуру рода по К. И. Скрябину (1956). Согласно этой системе, род разделен на подроды: *Echinochasmus* (Dietz, 1909) *Baschkirova*, 1941; *Monilifer* (Dietz, 1909) *Baschkirova*, 1941; *Episthmium* (Luhe, 1909) *Baschkirova*, 1941 и *Episthochasmus* (Verma, 1935) *Baschkirova*, 1941. К настоящему времени известны жизненные циклы представителей всех подродов за исключением *Episthochasmus*. При типизации жизненных циклов мы придерживались взгляда Сударикова (1971), т. е. в основу деления циклов на типы было положено систематическое положение (класс) дефинитивных и дополнительных хозяев.

Для эхинохазмин характерен триксенный цикл развития. На основании имеющихся сведений по биологии трематод рода *Echinochasmus* можно выделить шесть типов жизненных циклов.

I. Птица — моллюск — рыба. Это наиболее распространенный тип развития. Так развиваются большинство видов рода, дефинитивными хозяевами которых являются птицы, в той или иной мере склонные к ихтиофагии. Названный тип жизненного цикла является характерным для данной группы трематод. По этому типу развиваются представители всех трех подродов рода.

II. Птица — моллюск — амфибия. Этот тип жизненного цикла возможен у трематод, где дефинитивным хозяином являются голенастые болотные птицы и дневные хищники, употребляющие в пищу амфибий. Этим путем может развиваться *Ech. (Ech.) japonicus* Tanabe, 1926 (Yamaguti, 1951), вид трематод, цикл которого расшифрован Алексеевым (1967) и диагностирован как *Ech. (Ech.) beleocephalus* (?) и *Ech. (Ech.) beleocephalus* (наши данные). По-видимому, так же могут развиваться виды *Ech. (Ech.) elongatus* Miki, 1923 и *Ech. (Ech.) grandis* Kurisu, 1931, метацеркарии которых найдены у

Семейство *Poilidae*

Pomacea glauca — *Ech. (Ech.) zubeckhaname* — Nasir, Diaz, 1968

ОТРЯД *ENTOMOSTOMA*Семейство *Pachilidae*

Semitsulcospira libertina — *Ech. (Ech.) grandis* — Kurisu, 1931

Ech. (Ech.) milvi — Koga, 1952

S. multigranulosa — *Ech. (Ech.) tobi* — Yam., 1942

Список дополнительных хозяев в отличие от промежуточных хозяев может быть очень обширным даже для одного вида трематод и содержать представителей не только разных родов и семейств, но и разных отрядов и даже классов. Это характерная биологическая особенность трематод названного рода. Так, у вида *Ech. (Ech.) perfoliatus* зарегистрировано более 50 видов рыб, у *Ech. (Ech.) japonicus*, по данным японских авторов, — 24 вида. Почти все виды карповых рыб, бычки, щука, окунь и другие рыбы в дельте Волги заражаются метацеркариями *Echinostomus*.

О широте круга хозяев и их разнообразии говорит приведенный ниже список родов рыб, участвующих в биологии трематод рода *Echinostomus*. Подавляющее большинство в списке составляют пресноводные рыбы. Из 52 родов, включенных в список, — 28 или около 54% составляют карпообразные и около 21% окунеобразные рыбы.

СПИСОК РОДОВ РЫБ, ЗАРЕГИСТРИРОВАННЫХ ДОПОЛНИТЕЛЬНЫМИ ХОЗЯЕВАМИ ТРЕМАТОД РОДА *ECHINOSTOMUS*

Отряд <i>Channiformes</i>	Семейство <i>Ictaluridae</i>
Семейство <i>Channidae</i>	<i>Ameturus</i>
<i>Ophiocephalus</i>	Семейство <i>Siluridae</i>
Отряд <i>Clupeiformes</i>	<i>Parasilurus</i> , <i>Silurus</i>
Семейство <i>Plecoglossidae</i>	Отряд <i>Cyprinodontiformes</i>
<i>Plecoglossus</i>	Семейство <i>Poeciliidae</i>
Семейство <i>Salangidae</i>	<i>Gambusia</i> , <i>Lebistes</i> , <i>Mollisitia</i> , <i>Orizias</i>
<i>Salangichthys</i>	Отряд <i>Esociformes</i>
Семейство <i>Umbidae</i>	Семейство <i>Esocidae</i>
<i>Umbra</i>	<i>Esox</i>
Отряд <i>Cypriniformes</i>	Отряд <i>Perciformes</i>
Семейство <i>Cobitidae</i>	Семейство <i>Gobiidae</i>
<i>Cobitis</i> , <i>Misgurnus</i>	<i>Acanthogobius</i> , <i>Bentophyllus</i> , <i>Chac-</i> <i>nogobius</i> , <i>Glossogobius</i>
Семейство <i>Cyprinidae</i>	Семейство <i>Percidae</i>
<i>Abbottina</i> , <i>Abramis</i> , <i>Acanthorho-</i> <i>deus</i> , <i>Achellognathus</i> , <i>Alburnus</i> , <i>Aspius</i> , <i>Blicca</i> , <i>Carassius</i> , <i>Cypri-</i> <i>pinus</i> , <i>Gnathopogon</i> , <i>Hemibarbus</i> , <i>Hemogrammocypis</i> , <i>Ischkaula</i> , <i>Notropis</i> , <i>Odontobutis</i> , <i>Opsariichth-</i> <i>hys</i> , <i>Pelecus</i> , <i>Peltobargus</i> , <i>Phoxi-</i> <i>pinus</i> , <i>Pseudogobio</i> , <i>Pseudoperilam-</i> <i>pus</i> , <i>Pseudorasbora</i> , <i>Pungtungia</i> , <i>Rutilus</i> , <i>Sarcocheilichthys</i> , <i>Scar-</i> <i>dinius</i> , <i>Tinca</i> , <i>Zacco</i>	<i>Acerina</i> , <i>Coreoperca</i> , <i>Heteroperca</i> , <i>Lucioperca</i> , <i>Perca</i>
	Семейство <i>Serranidae</i>
	<i>Lateolabrax</i>
	Семейство <i>Scombroptidae</i>
	<i>Scombroptus</i>
	Отряд <i>Pleuronectiformes</i>
	Семейство <i>Pleuronectidae</i>
	<i>Limanda</i>

ДЕФИНИТИВНЫЕ ХОЗЯЕВА

Половозрелые трематоды рода *Echinostomus* паразитируют у теплокровных животных — птиц и млекопитающих.

Анализируя список дефинитивных хозяев интересующей нас группы трематод, легко убедиться, что наиболее характерными из них являются птицы, питающиеся рыбой. Ведущее место принадлежит типичным ихтиофагам, таким как поганки, гагары, веслоногие, голенастые и чайковые птицы, крохали, а также птицы, питающиеся рыбой от случая к случаю. Это видно из

приведенного ниже списка. Поскольку дополнительными хозяевами эхинохазмусов могут быть амфибии и моллюски, то в списке хозяев этих трематод можно встретить птиц, для которых ихтиофагия совершенно не свойственна.

Пока не нашли объяснения пути заражения некоторых птиц, не связанных с водоемами, таких как некоторые куриные птицы, кукушки, нектарницы и др.

Применительно к трематодам рода *Echinostomus* от птиц можно сказать, что они проявляют довольно четкую приуроченность к своим хозяевам. Даже если у вида имеется несколько хозяев, они, как правило, являются представителями одного отряда птиц, реже двух. При этом трематоды встречаются у представителей биологически и систематически далеких групп. Например, *Ech. (Ech.) coxatus* — облигатный паразит поганок — не встречается у голенастых, но зарегистрирован у кур и уток, у лысух — *Fulica atra* (Павлов, 1962), у большого крошшепа — *Numenius arquatus* (Искова, 1965). Трематода голенастых — *Ech. (Ech.) beleocephalus* встречается также у кур, уток и у хищных птиц — кобчика — *Erythropus vespertinus* и пустельги — *Cerchneis tinnunculus*.

Известны случаи обнаружения облигатного паразита цапель — *Ech. (Er.) birsicola*, у погоныша — *Porzana porzana* из отряда пастушковых (Калантарян, 1924).

СПИСОК РОДОВ ПТИЦ — ДЕФИНИТИВНЫХ ХОЗЯЕВ ТРЕМАТОД РОДА *ECHINOSTOMUS*

Отряд <i>Pelecaniformes</i>	<i>Circus</i> , <i>Circus</i> , <i>Hieracidea</i> , <i>Mil-</i> <i>vus</i> , <i>Pernis</i>
Семейство <i>Anhinga</i>	Семейство <i>Falconidae</i>
<i>Anhinga</i>	<i>Cerchneis</i> , <i>Erythropus</i> , <i>Falco</i>
Семейство <i>Pelecanidae</i>	Отряд <i>Anseriformes</i>
<i>Pelecanus</i>	Семейство <i>Anatidae</i>
Семейство <i>Phalacrocoracidae</i>	<i>Anas</i> , <i>Bucephala</i> , <i>Mergus</i> , <i>Nyro-</i> <i>ca</i> , <i>Somateria</i>
<i>Phalacrocorax</i>	Отряд <i>Ralliformes</i>
Отряд <i>Gaviiformes</i>	Семейство <i>Rallidae</i>
Семейство <i>Gaviidae</i>	<i>Fulica</i> , <i>Hypotaenidia</i> , <i>Porzana</i>
<i>Gavia</i>	Отряд <i>Gruiformes</i>
Отряд <i>Colymbiformes</i>	Семейство <i>Gruidae</i>
Семейство <i>Colymbidae</i>	<i>Antigone</i>
<i>Colymbus</i> , <i>Podilymbus</i>	Отряд <i>Charadriiformes</i>
Отряд <i>Ciconiiformes</i>	Семейство <i>Charadriidae</i>
Семейство <i>Ardeidae</i>	<i>Capella</i> , <i>Numenius</i>
<i>Ardea</i> , <i>Ardeola</i> , <i>Botaurus</i> , <i>Bubul-</i> <i>cus</i> , <i>Butorides</i> , <i>Egretta</i> , <i>Nycticor-</i> <i>ax</i> , <i>N. (Gorsachius)</i> , <i>N. (Ptilhe-</i> <i>rodias)</i>	Семейство <i>Rostratulidae</i>
Семейство <i>Ciconiidae</i>	<i>Rostratula</i>
<i>Euzenura</i>	Отряд <i>Galliformes</i>
Семейство <i>Ibidiidae</i>	Семейство <i>Cracidae</i>
<i>Harporhynchus</i>	<i>Pipile</i>
Семейство <i>Therapsitornithidae</i>	Семейство <i>Phasianidae</i>
<i>Therapsitornis</i>	<i>Gallus</i> , <i>Numida</i>
Отряд <i>Lariformes</i>	Отряд <i>Cuculiformes</i>
Семейство <i>Laridae</i>	Семейство <i>Cuculidae</i>
<i>Larus</i>	<i>Crotophaga</i>
Отряд <i>Coraciiformes</i>	Отряд <i>Passeriformes</i>
Семейство <i>Alcedinidae</i>	Семейство <i>Corvidae</i>
<i>Ceryle</i>	<i>Corvus</i>
Отряд <i>Falconiformes</i>	Семейство <i>Nectarinidae</i>
Семейство <i>Accipitridae</i>	<i>Cinnyrus</i>

Что касается млекопитающих — дефинитивных хозяев трематод рода *Echinostomus*, то список их невелик и включает собаку, кошку, мышь, крысу, лисицу, домашних и диких свиней, енотовидную собаку и ондатру. Домашние плотоядные и лабораторные мыши и крысы в большинстве случаев являются экспериментальными хозяевами у видов, естественные хозяева

которых не установлены. Весьма вероятно, что ими окажутся птицы. Среди видов рода есть два с очень широким кругом дефинитивных хозяев — это *Ech. (Ech.) perfoliatus* и *Ech. (Ech.) japonicus*, способных паразитировать как у голенастых птиц, так и у домашних и диких млекопитающих, а также и человека. Облигатными паразитами млекопитающих являются *Ech. (Ech.) magniovatus* (Stenkard et Noviland, 1924) — паразит пасюка, *Ech. (Ech.) schwartzi* Price, 1931 — паразит ондатры и домашней собаки, *Ech. (Ech.) caninum* Verma 1935 — паразит собаки. Мариты *Ech. (Ech.) redioduplicatus* выращены в эксперименте у белых крыс (Yamaguti, 1933).

МОРФОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ ОТДЕЛЬНЫХ СТАДИЙ ОНТОГЕНЕЗА ТРЕМАТОД РОДА *ECHINOCHASMUS*

Мирацидий

В доступной литературе мы не нашли описаний мирацидий трематод рода *Echinochasmus*. Нами было изучено строение мирацидий 4 видов рода: *Ech. (Ech.) coxatus*, *Ech. (Ech.) beleocephalus*, *Ech. (M.) spinosus*, *Ech. (Ech.) bursicola*, т. е. у представителей всех трех палеарктических подродов.

У всех видов рода *Echinochasmus* с расшифрованным циклом яйца выходят во внешнюю среду несегментированными. Их развитие протекает в воде и не имеет заметных отклонений от развития яиц других эхиностоматид.

В наших опытах на 8—9-й день инкубации при 22—24° внутри яйца был замечен внешне вполне сформированный мирацидий с пигментным глазком. На 11—13-й день мирацидии покидают оболочку яйца.

Размеры тела мирацидиев перечисленных видов близки и колеблются в пределах от 0,053—0,061 мм у первых двух видов; до 0,088 мм у *Ech. (M.) spinosus*. В воде мирацидии совершают быстрые поисковые движения, сильно вытягивая тело. Они обладают положительным фототаксисом при рассеянном освещении и отрицательным — при ярком солнечном свете.

Общий план строения мирацидия пяти названных видов одинаков. Тело мирацидия одето четырьмя рядами эпителиальных пластин, снабженных мерцательными ресничками по всей поверхности за исключением межклеточных участков и теребраториума.

Все исследованные нами мирацидии видов рода *Echinochasmus*, кроме *Ech. (M.) spinosus*, имеют по 20 эпителиальных пластин. Расположение их соответствует формуле: 6—8—4—2 = 20. Формула *Ech. (M.) spinosus*: 6—6—4—2 = 18.

Согласно литературным данным (Dönges, 1973), у эхиностоматид родов *Echinostoma*, *Hypoderaeum*, *Chaunocephalus*, *Paryphostomum*, *Echinoparyphium* и *Pegosomeum* мирацидии имеют формулу расположения пластин 6—6—4—2 = 18. Следовательно, расположение эпителиальных пластин у видов рода *Echinochasmus* отличается от такового других родов эхиностоматид. У двух видов рода *Paryphostomum* (*P. radiatum* и *P. segregatum*) установлена формула 6—9—4—2 = 21, что также указывает на различие между этими двумя родами. В работе 1940 г. Ямагути указывает, что мирацидий *Ech. (Ech.) tobi* обладает формулой расположения пластин — 6—6—3—2 = 17, что вызывает сомнение.

Каждая эпителиальная пластинка снабжена крупным продолговатым, часто изогнутым ядром. Оно ориентировано поперек продольной оси клетки. Клетки вентральной стороны мирацидия несколько крупнее дорзальных, благодаря чему мирацидий обретает не многолучевую, а двубочковую симметрию. Эпителиальные пластины подстилает тонкая пограничная мембрана. При сдвигании пластин мембрана сохраняет форму тела мирацидия. На

уровне первого ряда клеток располагается крупная четырехъядерная апикальная железа. Ее проток открывается на выступе теребраториума.

Мирацидии эхинохазмии отличаются крупным мозговым ганглием. Он поперечно-овальной формы и имеет волокнистую структуру. Тела нервных клеток располагаются по периферии ганглия. С дорзальной стороны ганглия у его переднего края располагается пигментный глазок, образованный от слияния двух пигментных чаш. Бурный пигмент в виде шаровидных глыбок вкраплен в стенках этих чаш. Имеются «хрусталики». Непарный глазок отличается мирацидия рода *Echinochasmus* от мирацидиев родов *Echinostoma*, *Euparyphium*, *Echinoparyphium* и других эхиностоматид. Из органов чувств, кроме глазка, имеются латеральные папиллы на границе между первым и вторым рядом эпителиальных пластин. С обеих сторон ганглия на уровне длинной эпителиальной пластин второго ряда лежат крупные клетки с зернистой протоплазмой и крупным ядром. Их протоки открываются латерально между первым и вторым рядами эпителиальных пластин. По-видимому, это «железы вылупления». Имеется пара мерцательных клеток с очень длинными извитыми капиллярами. Они лежат на уровне третьего ряда эпителиальных пластин. Экскреторные поры открываются латерально в пространстве между третьим и четвертым рядами пластин. В каудальной части мирацидия располагается несколько групп генеративных клеток с крупными ядрами. В пространстве между нервным ганглием и генеративными клетками видны мелкие включения, по-видимому, зерна гликогена.

Редии

Материнская спороциста не изучена. Редии видов рода *Echinochasmus* имеют сходное строение с редиями других эхиностоматид. Их тело удлиненное цилиндрическое, закругленное на концах. В задней части тела имеется пара субвентральных локомоторных выступов, полых внутри. Их полость соединяется с полостью тела. Вокруг переднего конца тела ниже уровня фаринкса имеется утолщение в виде валика, на его уровне открывается ротильная пора. Редии характеризуются относительно крупным шаровидным фаринксом, от которого отходит длинный мешковидный кишечник, слепо оканчивающийся на уровне локомоторных выступов. С возрастом редии кишечник укорачивается, как бы вытесняемый развивающимися дочерними редиями или церкариями.

Материнские редии формируются в теле моллюска через пять дней с момента заражения, дочерние — через 25—26 дней. Выход церкарий в наших экспериментах наблюдался на 43—75-й день после заражения. Церкарии покидают редий, еще не будучи полностью сформированными. Они заканчивают свое развитие в ткани печени. Поэтому в печени моллюска можно встретить редий разных возрастов и свободных церкарий различной степени зрелости. Сроки выхода церкарий зависят от температуры и условий содержания моллюска. В естественных условиях сроки созревания партенит и церкарий, по-видимому, короче.

Церкария

Церкарии трематод рода *Echinochasmus* обладают целым рядом своеобразных черт строения, что позволяет проводить более четкие различия с церкариями других родов эхиностоматид, чем по признакам мирацидия или редий. Эти церкарии сравнительно небольших размеров и по поведению в воде больше напоминают стилетных церкарий, чем эхиностомных. Они имеют овальное тело и сравнительно короткий хвост, длина которого близка к длине тела. И только у *Ech. (M.) spinosus* хвост более чем вдвое превышает длину тела. Так как этот вид единственный в подроде *Monilifer* с рас-

шифрованным жизненным циклом, то пока трудно сказать, является ли такое соотношение длин тела и хвоста характерным для всего подрода.

Характерной морфологической особенностью церкарий эхинохазмусов является отсутствие адорального диска с шипами. Эта характерная черта отличает церкарий трематод рода *Echinochasmus* от церкарий других родов эхиностоматид и рода *Mesorchis* из подсемейства *Echinochasmidae*.

Церкарии трематод рода *Echinochasmus* имеют хорошо развитые присоски, близкие по величине. Своеобразие биологии, в частности, необходимость очень быстро закрепиться на жабрах в момент дыхания рыб, говорит о мощном развитии у церкарий фиксаторного аппарата. Фиксирующая функция ротовой присоски у церкарий *Echinochasmus* усилена наличием вокруг ротового отверстия тонкого кутикулярного диска с фестончатыми краями на вентральной стороне. Этот диск описан нами у церкарий *Ech. (Ep.) bursicola*, *Ech. (Ech.) coxatus*, *Ech. (Ech.) beleocephalus* (Карманова, 1973а, 1974) и Филимоновой (1973) у *Ech. (Ech.) japonicus vestsibiricus*. Брюшная присоска несет по краю отверстия 30—50 мелких шипиков с притупленными, похожими на зубчики вершинками. Она подвижна и способна выдвигаться вперед в виде короткого цилиндра. Тогда шипики располагаются по внешнему краю и выполняют как фиксаторную, так и перфораторную функции.

Хвост церкарий эхинохазмусов лишен каудальных телец и пламенивидных клеток. У большинства видов он конической формы, расширен в начальной четверти длины и не имеет плавательных мембран и гребней. При сокращении латеральные края хвоста принимают пильчатый вид. У японского вида *Ech. (Ech.) milvi* описан хвост необычной формы. От тела он отходит широкой полосой с параллельными краями в дистальной части и резко переходит в тонкую нить с вздутием на конце (Koga, 1952).

Пищеварительная система церкарий эхинохазмусов комплектна, но у видов *Ech. (Ech.) coxatus*, *Ech. (Ech.) beleocephalus*, *Ech. (M.) spinosus*, *Ech. (Ep.) bursicola* (наши данные), а также у *Ech. elongatus* (Hirasawa, 1926) кишечные стволы не просматриваются. Мало помогает их выявлению и окраска нейтральным красным и сульфатом нильского голубого.

Характерной морфологической особенностью церкарий эхинохазмусов является также строение железистого аппарата. Изучение церкарий представителей трех подродов рода (*Echinochasmus*, *Monilifer*, *Episthmium*) позволило нам выявить три основные группы желез. Первые являются цистогенными. Они образуют слой, который покрывает вентральную и дорзальную поверхности тела, за исключением области присосок. На переднем конце тела слой утолщен. Он образован слиянием отдельных железистых клеток. У зрелых церкарий границы между клетками становятся неразличимыми, по-видимому, исчезают и ядра. Плазма клеток содержит крупные гранулы секрета, которые окрашиваются в светло-голубой цвет сульфатом нильского голубого. Протоков этих клеток нам обнаружить не удалось, по-видимому, их секрет изливается наружу при разрушении самих клеток.

Вторую группу желез составляют рабдитовидные железистые клетки с игольчатым секретом внутри. Клетки имеют сферическую форму, они снабжены крупным ядром, оттесненным к периферии. В плазме клетки лежит плотный пучок длинных игольчатых кристаллов. Эти железы также несут цистогенную функцию. Их клетки располагаются тремя частями. Две из них лежат латерально от сифонов экскреторной системы в пространстве между уровнем фаринкса и заднего края брюшной присоски. Третья часть желез занимает медианное положение в пространстве от фаринкса до брюшной присоски. Протоки этих желез не выявлены. Предполагаем, что они открываются тремя крупными отверстиями у дорзальной стенки ротовой присоски.

Третью группу желез составляют железы проникновения. Они лежат дорзальнее остальных и плохо заметны, поскольку замаскированы известковыми тельцами и рабдитовидными клетками. Железы проникновения фор-

мируются раньше известковых телец, поэтому они лучше видны на молодых церкариях. Железы состоят из крупных клеток с крупным пузырьковидным ядром. Они расположены двумя цепочками в латеральных краях тела церкарии. В каждом ряду мы насчитываем по 7—8 клеток. Кроме того, в области фаринкса располагается 4—5 пар клеток, разделенных фаринксом на две части. Их протоки, по-видимому, открываются отверстиями, расположенными на дорзальной стенке ротовой присоски вблизи ее края.

Экскреторная система представлена экскреторным пузырем, в который впадают латеральные коллекторные сосуды. Средняя часть этих сосудов расширена в сифоны, внутри которых располагаются известковые тельца. Они сферической формы, иногда неправильные, образованные от слияния 2—3 сферических телец. Число телец, как правило, невелико и является диагностическим признаком. По нашим наблюдениям, у церкарий *Ech. (Ech.) bursicola* их 6 (крупных) в каждом сифоне, у *Ech. (Ech.) beleocephalus* — 8—9, у *Ech. (Ech.) coxatus* — 13—14 (из них 8 крупных), у *Ech. (M.) spinosus* — 17—18, у церкарий *Ech. (Ech.) perfoliatus* Комия (Komiya, 1951) указывает 9—12, у *Ech. (Ech.) milvi* Коба (Koga, 1952) — 10—20 телец.

Сифоны суживаются до узкого сосуда, который делает петлю и направляется кзади. В середине тела сосуд делится на передний и задний коллекторные сосуды, в которые открываются капилляры пламенивидных клеток.

Данные о количестве пламенивидных клеток у церкарий *Echinochasmus* весьма различны. Приводим некоторые данные. *Ech. zubedakhaname* Nasir et Diaz, 1968 имеет следующую формулу расположения пламенивидных клеток: $2[(2) + (2+2)] = 12$ (Nasir, Diaz, 1968), *Ech. (Ech.) perfoliatus* — $2[(1+1+1+1) + (1+1+1)] = 14$ (Komiya, 1951), *Ech. (Ech.) tobi* $2[(2+2) + (2+2)] = 16$ (Yamaguti, 1942), *Ech. (Ech.) japonicus* $2[(2+2) + (2+2)] = 16$ (Yamaguti, 1951), *Ech. (Ech.) milvi* $2[(2+2+2) + (2+2)] = 20$ (Koga, 1952).

От экскреторного пузыря в хвост отходит каудальный сосуд, расширяющийся в виде ампулы в проксимальной части хвоста. У видов *Ech. (Ech.) coxatus*, *Ech. (Ech.) beleocephalus*, *Ech. (M.) spinosus*, *Ech. (Ep.) bursicola* мы не заметили буфуркации каудального сосуда, как это имеет место у церкарий родов *Echinostoma*, *Echinoparyphium*, *Euparyphium*. Отсутствует также буфуркация сосуда у церкарий *Ech. (Ech.) donaldsoni* (Beaver, 1941), *Ech. (Ech.) elongatus* (Hirasawa, 1926), *Ech. (Ech.) grandis* (Ueno et al., 1930), *Ech. (Ech.) perfoliatus* (Komiya, 1951), *Ech. zubedakhaname* (Nasir, Diaz, 1968). Деление каудального сосуда зарегистрировано у церкарий *Ech. (Ech.) japonicus* (Yamaguti, 1951), *Ech. (Ech.) milvi* (Koga, 1952), *Ech. (Ech.) japonicus vestsibiricus* (Филимонова, 1973).

Сенсорный аппарат у церкарий трематод рода *Echinochasmus* изучен недостаточно. Расположение сенсилл отличается от такового у церкарий родов *Echinostoma*, *Echinoparyphium*, *Hypoderaeum*, описанных Ли (Lie, 1966) и рода *Paryphostomum*, по данным Ли и Баши (Lie, Basch, 1967). Наибольшее количество сенсилл сосредоточено на переднем конце тела и почти полностью отсутствует на латеральных краях его. На брюшной присоске имеется три пары сенсилл. На дорзальной стороне основная масса сенсилл расположена позади уровня ротовой присоски в том месте, где тело церкарии сгибается при позе покоя. Чувствительные щетинки немногочисленны, находятся на переднем конце и не обнаружены на латеральных краях тела и на хвосте, за исключением церкарий *Ech. perfoliatus*, у которой Комия (1951) нашел 2—3 пары щетинок на конце хвоста.

Церкарии изученных нами видов рода *Echinochasmus* обладают положительным фототаксисом, но избегают сильного света. Большинство из них выделяются из моллюска в темное время суток. Бивер (1941) указал, что церкарии *Ech. (Ech.) donaldsoni* выделяются перед рассветом.

Церкарии заглатываются мальками рыб активно или затягиваются с водой при дыхании. Тела церкарий прикрепляются, а затем внедряются в лепестки жабер. Хвосты выбрасываются из-под жаберных крышек струей воды. С момента внедрения тела церкарии в жаберную ткань, что протекает очень быстро, начинается процесс инцистирования. Вокруг тела церкарии собирается секрет разрушенных железистых клеток поверхностного слоя и появляется игловидный секрет рабдитовидных клеток. Тело церкарии совершает редкие и ритмичные движения, как бы расширяя полость вокруг тела и распределяя секрет по стенке этой полости.

Вскоре образуется тонкая стенка цисты. Постепенно она уплотняется и утолщается. Затем метацеркарий становится неподвижным, продолжая свое развитие.

Метацеркария

В отличие от других эхиностоматид метацеркарии трематод рода *Echinostomus* заключены в овальные цисты с тонкой, но прочной фиброзной оболочкой. Она состоит из гомогенного вещества. Метацеркарии трематод *Echinostoma*, *Echinoparyphium*, *Euparyphium* и др. заключены внутри шаровидных цист с двойной оболочкой. Наружный более толстый слой — гиалиновый. Тело метацеркарии внутри цисты свернуто в тугую шар, заполняющий всю полость цисты. У эхинохасмусов мы никогда не наблюдали такую форму тела у инцистированных метацеркарий.

Размеры цист невелики. Оболочка цисты плотно облегает тело метацеркарии за исключением небольшого участка, который может быть сориентирован дорзально или вентрально по отношению к телу метацеркарии. В этом участке стенка цисты приподнимается в виде небольшого плавного возвышения. Тело метацеркарии эхинохасмусов, извлеченное из оболочек цисты, клиновидной формы с расширенным передним и суженным задним концами. Присоски далеко расставлены друг от друга. Участок тела позади брюшной присоски вследствие недоразвития гонад короткий. Адоральный диск заметен в виде расширения, без вентрального соединительного валика. Число шипов на адоральном диске и их расположение такое же, как и у половозрелых трематод. В наших экспериментах у метацеркарий на 12—14-й день мы обнаруживали сформировавшиеся шипы. Присоски хорошо развиты и близки по величине. Расстояние между присосками относительно общей длины тела велико и по мере развития заднего отдела будет уменьшаться. Органы пищеварения комплекты. Строение экскреторной системы сходно с таковой церкарий. Сифоны заполнены известковыми тельцами. Число известковых телец у разных видов колеблется в значительных пределах — *Ech. (Ech.) japonicus* — 4—5, у *Ech. (Ech.) perfoliatus* — 5—6, у *Ech. (Ep.) bur-sicola* — 6, у *Ech. (Ech.) beleocephalus* — 8—9, у *Ech. (Ech.) japonicus vestsi-biricus* — 10—18, у *Ech. (Ech.) grandis* — 12—21, у *Ech. (Ech.) coxatus* — 13—14 (8 крупных), у *Ech. (M.) spinosus* — 17—18, у *Ech. (Ech.) tobi* — 20, у *Ech. (Ech.) milvi* — 20—60, у *Ech. (Ech.) elongatus* — 22—60.

Мерцательные элементы экскреторной системы изучены слабо. Японские авторы указывают следующие формулы экскреторной системы: у метацеркарий *Ech. (Ech.) perfoliatus* $2 [(1 + 1 + 1 + 1) + (1 + 1 + 1)] = 14$, у *Ech. (Ech.) japonicus* $2 [(1 + 1 + 1 + 1 + 1) + (1 + 1 + 1)] = 16$ и у *Ech. (Ech.) tobi* $2 [(2 + 2) + (2 + 2)] = 16$ (Komja, Tajimi, 1941). Эти же авторы указывают, что в нисходящих коллекторных сосудах находятся пучки мерцательных клеток у *Ech. (Ech.) japonicus* — 4, а у *Ech. (Ech.) perfoliatus* 6 пучков. На окрашенных препаратах заметны зачатки гонад позади брюшной присоски и половой бурсы у переднего ее края.

Цисты метацеркарий локализуются у рыб в тканях жаберных лепестков и прилегающих к жабрам мышцах. Вокруг цисты может развиваться сое-

динительно тканная капсула. При интенсивном заражении мальки рыб гибнут. Иногда наблюдается некроз ткани вокруг цисты, что приводит к выпадению цисты. У головастиков и личинок хвостатых амфибий метацеркарии также локализуются в жабрах, у моллюсков — в паренхиматозных органах, главным образом в печени и гонадах или внутри редий своего вида.

Метацеркарии развиваются в кишечнике definitivoного хозяина в зрелых морит за 6—8 дней. Развитие может протекать неравномерно.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе мы предприняли попытку обобщить собственные и литературные данные по морфологии и биологии отдельных стадий онтогенеза трематод рода *Echinostomus*. К настоящему времени описано более 50 видов этого рода и только у одной трети из них имеются отрывочные данные по строению отдельных стадий развития. И хотя приведенные нами данные не являются полными, мы надеемся, что они помогут дальнейшему изучению этой группы трематод.

Виды рода *Echinostomus* принадлежат к числу патогенных. В наших экспериментах мальки рыб часто погибали от поражения жабер, вызванного внедрением церкарий, даже при сравнительно небольших дозах.

Патогенное воздействие на организм хозяина оказывают и половозрелые трематоды. Это делает изучение названных трематод актуальным и важным в практическом отношении.

Своеобразие морфологии и биологии трематод рода *Echinostomus* указывает на необходимость более глубокого анализа как структуры рода, так и его положения в системе семейства *Echinostomatidae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев В. М. 1967. Цикл развития трематоды *Echinostomus (E.) beleocephalus* (Linstow, 1873) в условиях Приморского края. — Паразитология, 1 (2), стр. 144—147.
- Баширова Е. Я. 1941. Эхиностоматиды птиц СССР и обзор циклов их развития. — Труды Башкирской н.-н. вет. ст., 3, стр. 243—300.
- Искова Н. И. 1965. Фаунистический обзор трематодофауны птиц отряда чаек Северо-Западного Причерноморья.
- Калантарян Е. В. 1924. К познанию трематод птиц окрестностей г. Еревана. — Труды Троицкого ин-та Армении, 1, стр. 74—76.
- Карманова Е. М. 1971. Материалы к изучению цикла развития трематоды *Echinostomus spinosus* Odhner, 1911 (*Echinostomatata*, *Echinostomatidae*). — Труды ГЕЛАН СССР, 22, стр. 63—68.
- Карманова Е. М. 1973. О жизненном цикле трематоды *Echinostomus Episthmium* burtsicola (Creplin, 1837) *Echinostomatidae*. — Труды ГЕЛАН СССР, 23, стр. 71—76.
- Карманова Е. М. 1974. К познанию жизненного цикла трематод *Echinostomus coxatus* Dietz, 1909 и *Ech. beleocephalus* (Linstow, 1873). — Труды ГЕЛАН СССР, 24.
- Павлов А. В. 1962. Трематоды пастушковых птиц СССР. — Труды ГЕЛАН СССР, 12, стр. 61—89.
- Скрябин К. И. 1956. Трематоды животных и человека, XII, стр. 589—700. М., Изд-во АН СССР.
- Сосипатров Г. В. 1964. Цикл развития *Echinostomus perfoliatus* (Ratz, 1908). — Труды Всесоюз. ин-та гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина, 2, стр. 151—155.
- Старобогатов Я. И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л., изд-во «Наука», стр. 1—372.
- Судариков В. Е. 1971. Явление амфиксии и его роль в эволюции жизненных циклов гельминтов. — Труды ГЕЛАН СССР, 22, стр. 182—188.
- Филимонова Л. В. (в печати). К биологии *Echinostomus (Ech.) japonicus* Tanabe, 1926 (*Trematoda*, *Echinostomatidae*).
- Beaver P. C. 1941. The life history of *Echinostomus donaldsoni* n. sp. a trematode (*Echinostomatidae*) from the piedbilled grebe. — Journ. Parasitol., 27, p. 347—355.
- Dietz E. 1909. Die Echinostomiden des Vögel. Inaug. Diss. Königsberg., S. 1—37.
- Dönges J. 1973. Das miracidium von *Isthmiophora mellis* (Schrank, 1788) (*Echinostomatidae*) Okologie und Morphologie. — Z. Parasitenk., 41, (3), p. 215—230.
- Hirasawa Y. 1926. Studies on the trema-

- toda parasitica in *Viviparus* spp.—Tokyo Iji Shinshi, 2493, p. 1—13.
- Ito J., Parasarathorn T., Tongkoom B. 1962. Studies on cercaria from fresh water snails in Thailand.—Jor. J. Med. Sci. et Biol., 15, p. 249—270.
- Koga Y. 1952. Studies on the life history of the trematodes belonging to the family *Echinostomatidae*. 1. On the life history of *Echinostomus milvi* Yamaguti.—Kurume Igakkai Zasshi, 15 (7—8), p. 43—55 (на японск. яз. с англ. резюме).
- Komiya Y. 1951. The cercaria of *Echinostomus perfoliatus* Ratz and its excretory system.—Jap. Med. J., 4 (4), p. 239—244.
- Komiya Y. 1965. Metacercariae in Japan and adjacent territories.—Meguro Parasitological Museum. Tokyo, p. 1—328.
- Komiya Y., Tajimi T. 1941. Metacercariae from Chinese *Pseudorasbora parva* Temminck and Schlegel with special reference to their excretory system (Metacercaria from Chinese fresh water 1).—J. Shanghai Sci. Inst., 1 (1), p. 69—106.
- Lie K. Y. 1966. Studies on *Echinostomatidae* (Trematoda) in Malaya. XIV. Body gland cells in cercaria of *Echinostoma audgi* Lie and Umathevy and *Echinostoma lindoense* Sandground and Bonne.—J. Parasitol., 52, p. 1049—1051.
- Lie K. J., Basch P. F. 1967. Life history of *Paryphostomum segregatum* Dietz, 1909.—J. Parasitol., 53, p. 280—286.
- Kurisu Y. 1931. Studies on the morphology and life history of a new cercaria from *Semisulcospira libertina* in Japan.—Kumamoto Igakkai Zasshi, 7, (5), p. 375—388.
- Nath D., Pande B. P. 1970. Metacercarial cyst of *Echinostomus corvus* Bhalerao, 1926 and its development in experimental birds.—Z. Parasitenk., 34, (4), p. 343—350.
- Odening K. 1963. *Echinostomatoidea, Notocotylata und Cyclocoelida (Trematoda, Digenea, Redioinei)* aus Vögeln des Berliner Tierparks.—Bijdragen tot de Dierkunde, 33, p. 37—60.
- Odner T. 1911. Nordostafrikanische Trematoden, grösstenteils von Weissen Nil.—Res. Swed. Zool. Exped. Egypt, 1901, 4, S. 1—166.
- Ueno N., Ishii K., Abe H. 1930 On the cercariae parasitic in fresh water snails in Kumamoto Prefecture.—Kumamoto Igakkai Zasshi, 8 (10), p. 965—976 (на японск. яз.).
- Yamaguti S. 1933. Studies on helminth fauna of Japan. Part (1). Trematodes of birds, reptiles and mammals.—Jap. Jour. Zool., 5, (1), p. 1—134.
- Yamaguti S. 1942. Entwicklungsgeschichte von *Echinostomus tobi* Yamaguti, 1909—Dluck von Naigai Shuppan Insatsu. Apamphlet. Kyoto, p. 1—6.
- Yamaguti S. 1951. Zur Entwicklungsgeschichte von *Echinostomus japonicus* Tanabe, 1926 mit besonderer Berücksichtigung der Cercarie.—Arb. Med. Fak. Okayama, 6 (4), p. 338—342.

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ТРЕМАТОД

(Экспериментальные данные)

Т. А. КРАСНОЛОВА

На протяжении более чем 15 лет нами проводятся исследования, связанные с всесторонним изучением внутривидовой изменчивости трематод на примере трематод родов: *Prosthogonimus* Lühe, 1899; *Schistogonimus* Lühe, 1909 (семейство *Prothogonimidae*) и *Plagiorchis* Lühe, 1899 (семейство *Plagiorchiidae*).

Изучение изменчивости систематических признаков гельминтов (в частности трематод) имеет большое научное и практическое значение. Научное значение этой проблемы прежде всего состоит в том, что эволюция гельминтов немыслима без изменчивости, и поэтому всестороннее изучение причин и форм изменчивости есть изучение самой проблемы эволюции. Практическая сторона этого вопроса заключается в правильности определения вида с учетом его изменчивости, поскольку различия между фенонами могут отражать как видовые различия, так и внутривидовую изменчивость. Как известно, в гельминтологической литературе имеется много фенонов, которые не представляют собой самостоятельные биологические виды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Многие аспекты экологии и жизненного цикла видоспецифичны (Майр, 1971), поэтому изучение проблем изменчивости трематод было связано с необходимостью всестороннего изучения их онтогенеза. Нами было проведено (полностью или частично) экспериментальное изучение жизненных циклов следующих видов трематод подотряда *Plagiorchiata*; род *Plagiorchis*: *P. elegans* Rudolphi, 1802, *P. laricola* Skrjabin, 1924, *P. fastuosus* Szidat, 1924, *P. multiglandularis* Semenov, 1927; род *Prosthogonimus*: *P. ovatus* Rudolphi, 1803, *P. cuneatus* Rudolphi, 1809; род *Schistogonimus*, *Sch. rarus* (Braun, 1901).

Методически работа включила три основных момента: 1) изучение в эксперименте развития трематоды от яйца до мариты; 2) экспериментальное выявление различных форм изменчивости в зависимости от факторов биотического и абиотического порядка; 3) сопоставление полученных результатов в эксперименте с природными материалами. Все проводимые нами эксперименты выполнялись на стерильных в отношении гельминтов хозяевах. Более конкретно этот материал изложен в наших работах (Краснолобова, 1959, 1964, 1968, 1970 а, б, 1971 а, б, 1972, 1973; Краснолобова и др., 1974 а, б и др.).

Основное и принципиальное деление изменчивости, принятое в настоящее время в зоологии, — это деление изменчивости на модификационную, не связанную с изменением генотипа и генотипическую (мутационную), меняющую генотип. Пределы модификационной изменчивости или норма реакции признака для разных признаков при разных условиях могут быть различными. Модификационные фенотипические изменения возникают под непосредственным воздействием внешней среды (организма хозяина) и имеют широкое распространение среди гельминтов, в частности трематод. Наследуемые изменения практически не изучались у гельминтов.

В настоящей работе мы пытаемся проанализировать основные формы изменчивости у трематод, выявленные нами на экспериментальном материале, по схеме, предложенной Майером (1971), с некоторыми модификациями применительно к трематодам.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ НЕГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ У ТРЕМАТОД

Экологическая изменчивость

К экологической изменчивости можно отнести биотопическую (экофенотипическую) изменчивость, связанную с локализацией паразита в том или ином органе, состоянии органа, в котором локализуется паразит, изменчивость, определяемую видом хозяина, изменчивость, зависящую от плотности популяции, аллометрическую изменчивость.

Биотопическая изменчивость

Как известно, гельминты одного вида иногда могут встречаться в разных органах хозяев (биотопах). Последние часто бывают настолько различны, что оказывают огромное влияние на морфологию паразита. Например, трематоды рода *Prosthogonimus* — *Pr. cuneatus*, приспособившиеся к паразитированию у молодых птиц в фабричной сумке, а у взрослых в яйцевом, имеют столь различную морфологию, что относились различными гельминтологами к различным видам. Они определялись как *Pr. cuneatus* из фабричной сумки; *Pr. pellucidus*, *Pr. furcifer* из яйцевода.

Однако экспериментальное заражение и опыты по трансплантации, проведенные нами (Краснолобова, 1968), показали, что эти трематоды являются

локальными вариантами одного вида *Pr. cuneatus*, морфология которого очень пластична и в данном случае зависит от органа, где локализуется гельминт.

Трематоды из фабрициевой сумки отличаются от трематод из функционирующего яйцевода формой тела, различным соотношением присосок, протяженностью желточников и другими признаками, которые считались таксономическими при определении трематод этого рода. Более подробно с анализом причин изменчивости материал изложен в нашей работе (Краснолобова, 1968).

Это пример ненаследственных модификаций паразита. В этой связи мы хотели указать на изменчивость некоторых признаков, зависящую от состояния органа. Выше мы описали изменения в соотношении присосок, связанные с локализацией паразита в фабрициевой сумке либо яйцевом.

Однако это признак оказался варьирующим в зависимости и от состояния органа-яйцевода. В нефункционирующем яйцевом (эксперименты этого года) соотношение присосок аналогично тому, что наблюдается в фабрициевой сумке (1:2,5—2,8), в функционирующем это состояние приближается к 1:1, что объясняется ростом ротовой присоски в яйцевом.

Изменчивость, определяемая видом хозяина

У трематод изученных нами родов этот тип изменчивости выражен по-разному. Так, у представителей рода *Prosthogonimus* эта форма изменчивости выражена очень сильно. Как известно, в качестве дефинитивных хозяев трематод этого рода отмечено около 150 видов птиц, большинство видов описано от птиц двух отрядов *Galliformes* и *Anseriformes*, поэтому наши эксперименты с целью изучения изменчивости были проведены, главным образом, на птицах, относящихся к этим отрядам.

При заражении различных видов птиц метацеркариями *Pr. ovatus* и *Pr. cuneatus* и в опытах по трансплантации паразитов нами (Краснолобова, 1959; Краснолобова и др., 1974а) были выявлены изменения в морфологии и топографии половой системы, в общих размерах трематод, в снижении плодовитости, удлинении сроков развития паразита. Все эти признаки использовались ранее как диагностические при разделении трематод рода *Prosthogonimus* на подроды. Выявленные нами изменения в системе паразит — хозяин в значительной степени определяются иммунологическим и физиологическим состоянием хозяина. Изменчивость трематод в зависимости от вида хозяина послужила основой для ревизии трематод рода *Prosthogonimus* (Краснолобова, 1970а).

Значительно меньше выражена изменчивость в зависимости от вида хозяина у трематод рода *Plagiorchis* (*P. elegans*, *P. fastuosus* и др.). Эксперименты были проведены на 14 видах птиц, относящихся к 4 отрядам, и 4 видах млекопитающих. При сравнении гельминтов одного возраста, достигших половой зрелости, т. е. на 5—4-е сутки практически не выявляется изменчивость от хозяина. По-видимому, в развитии трематод родов *Plagiorchis* до половозрелого состояния определяющим является температурный фактор, так как в организм хозяина попадают прогенетические метацеркарии (Краснолобова, 1971б, 1973).

Изучать этот тип изменчивости целесообразно на экспериментальном материале, так как наличие в природе видов двойников затрудняет анализ этой изменчивости.

Изменчивость, зависящая от плотности популяции

Эта форма негенетической изменчивости широко распространена у гельминтов, в частности трематод.

Обычно она проявляется в уменьшении общих размеров тела и органов и в расширении границ локализации. В качестве примера можно указать на один интересный эксперимент, проведенный нами на трематоды *P. elegans* (Краснолобова, 1971а).

Кречке (*Sterna-hirundo*) в возрасте 4 дней было скормлено 4 печени моллюсков — *Limnaea ovata*, инвазированных метацеркариями. После вскрытия кречки через пять дней после заражения во всех отделах кишечника было обнаружено 1012 экз. трематод. Большинство паразитов были незрелые, хотя сроки вскрытия должны были обеспечить созревание паразитов. Исключительно высокая численность трематод вызвала распространение их по всем отделам кишечника, что обычно не характерно для этого вида.

Аллометрическая изменчивость

Известно, что аллометрический рост может привести к непропорциональному увеличению размеров некоторых органов по отношению к остальным частям тела. У трематод рода *Prosthogonimus* мы наблюдаем на ранних стадиях развития непропорциональный рост половых органов (семенников и яичника по сравнению с другими органами). Не учитывая этого непропорционального роста трематод, некоторые формы были описаны как самостоятельные виды (*Prosthogonimus mesolecitnus* Jaiswal, 1957).

Сезонная изменчивость особей

У трематод мы наблюдали и сезонную изменчивость фенотипа. Например, при экспериментальном заражении личинок комаров *Choaborus* церкариями *P. elegans* в разные сезоны года (летом и осенью) мы отмечали различие в сроках созревания метацеркариев до инвазионного состояния в разные сезоны года (Краснолобова, 1971а). Влияние сезона года сказывается и на созревании взрослых форм трематод рода *Plagiorchis*. Морфологически формы 20-дневного возраста из одного и того же вида хозяина при сходных условиях эксперимента в зависимости от сезона морфологически не одинаковы, т. е. наблюдаются сезонные изменения фенотипа.

Значение сезонной изменчивости заключается в приспособлении особей к изменению внешних условий в разное время года.

Изменчивость, связанная с фиксацией

Изменения этого типа хорошо известны. Все знают, что фиксация живых трематод ведет к резкому сокращению их мышечных волокон. В результате не только уменьшаются размеры тела и органов, но изменяются взаиморасположение органов, пропорции отдельных частей и органов. Это ведет зачастую к большим таксономическим ошибкам. Учитывая влияние фиксации, следует осторожно подходить к описанию новых таксонов на основании лишь незначительных вариаций в мерных и морфологических признаках.

Возрастная изменчивость

О возрастной изменчивости трематод можно судить по-разному. Говоря о возрастной изменчивости отдельных видов трематод, мы прежде всего должны иметь в виду изменчивость в онтогенезе. Известно, что незнание изменчивости в онтогенезе привело к созданию самостоятельной системы взрослых трематод и церкарий.

С целью изучения изменчивости в онтогенезе вида нами экспериментально были изучены жизненные циклы некоторых видов трематод родов *Plagiorchis* и *Prosthogonimus* (список видов указан выше).

Охарактеризовать эту форму познания изменчивости мы хотим на примере трематод *P. elegans* и *P. fastuosus* (Краснолобова, 1971а). Изучение яиц *P. elegans* показало изменчивость их мерных признаков в следующих пределах $0,03-0,04 \times 0,02-0,027$ мм. Строение мирацидия стабильно. Более того, оно сходно со строением мирацидия других родов надсемейства *Plagiorchioidea*. Нами не изучалось развитие церкарий, выделяющихся одновременно из фиксации на одновозрастных церкарий, но изучалось влияние фиксации на одновозрастных церкарий, выделяющихся одновременно из моллюска. Это влияние проявляется как на морфологию, так и на мерные признаки. Статистическая обработка этого материала не позволяет использовать многие признаки церкарий в качестве диагностических из-за их большой изменчивости (Краснолобова, 1973). У обоих видов при изучении особенностей роста и развития метацеркарий в организме различных беспозвоночных (насекомых и ракообразных) нами были выявлены значительные изменения как в мерных, так и в морфологических признаках. Эти изменения коснулись и тех признаков, которые считались диагностическими (размер цисты, размер отдельных органов — элементов половой системы).

Кроме того, экспериментально была показана возможность роста и развития метацеркарий после достижения ими инвазионного состояния. Это позволяет рассматривать метацеркарий разного размера и не идентичных по своему строению как представителей одного вида и не считать выявленные в зависимости от возраста мерные и морфологические различия у метацеркарий за видовые критерии.

Нами также подробно изучались возрастные изменения взрослой стадии паразита в течение всей его жизни в организме окончательного хозяина. Эти изменения мерных и морфологических признаков подробно описаны в нашей работе (Краснолобова, 1971а).

Мы хотели бы обратить особое внимание на возможный рост трематод после достижения ими половозрелого состояния. Это в какой-то мере напоминает непрерывный рост у змей и рыб, которые также продолжают расти после достижения половой зрелости.

Таким образом, при анализе возрастной изменчивости трематод мы сталкиваемся как с генетической изменчивостью в ходе жизненного цикла, так и с негенетической возрастными изменениями мерных и морфологических признаков отдельных стадий развития.

Генетическая изменчивость

Все типы изменчивости, которые обсуждались нами, фактически показывают на различия между фенотипами, которые не связаны с генетическими различиями.

Но наряду с этой ненаследственной изменчивостью существует значительная внутрипопуляционная изменчивость, которая прежде всего зависит от различий в генетической конституции. К таким формам изменчивости мы считаем целесообразным отнести: чередование поколений у трематод, явления сокращения жизненных циклов, прогенез, изменчивость, связанную с половым гельминтозом.

1. Чередование поколений. Это явление наиболее ярко выражено у насекомых. У трематод имеет место чередование полового и бесполого поколения. Различия между поколениями очень существенны.

2. Особой формой генетической изменчивости, связанной с эволюцией трематод, следует считать явление прогенеза. Тенденция к прогенетическому развитию, выражающаяся в наличии у личинок церкарий и метацеркарий

частично или полностью сформированного, но еще не функционирующего полового аппарата, широко распространена среди трематод.

Такое преждевременное развитие половых органов характерно для церкарий и метацеркарий отдельных видов трематод рода *Plagiorchis*: *P. elegans*, *P. fastuosus* и метацеркарий рода *Prosthogonimus*: *Pr. ovatus* и *Pr. cuneatus*. Более подробно остановимся на явлении прогенеза у трематод рода *Plagiorchis* на примере вида рода *Elegans*. Половая система церкарий этого вида представлена половым зачатком без дифференциации на семенники, яичник и бурсу. Половая система метацеркарий этого вида представлена продолговато-овальными семенниками, округлым яичником, бурсой, огибающей брюшную присоску, маткой, не содержащей яиц, у некоторых экземпляров бывают заметны закладывающиеся по бокам тела желточники. В сущности, морфогенез мариты в значительной степени сдвинут на фазу метацеркарий и условием для начала размножения служит в значительной степени температурный фактор. Лишь кратковременное пребывание метацеркарий в организме теплокровного хозяина способно через 3—4 дня вызвать продуцирование яиц трематодами этого вида.

Однако прогенез метацеркарий не является обязательным этапом в онтогенезе всех видов трематод рода *Plagiorchis* (например, это явление не отмечено для вида *P. megalorchis* Rees, 1952).

Анализируя изменения в формировании половой системы в пределах одного вида трематод рода *Plagiorchis*, можно говорить лишь об обычной половой изменчивости, однако, анализируя материал по прогенезу в пределах рода *Plagiorchis*, а особенно в различных родах семейства *Plagiorchiidae*: *Plagiorchis*, *Haematoloechus*, *Astiotrema*, *Opisthioglyphe* и *Paralepoderma*, можно представить некоторые изменения в становлении прогенеза в ходе эволюции трематод. На первом этапе церкарии и метацеркарии обладают зачатками половой системы (представители рода *Plagiorchis*), на втором этапе у метацеркарий рода *Haematoloechus* из стрекоз *Lestes sponsa* (Краснолобова, 1970б) мы видим все переходы в развитии половой системы метацеркарий, вплоть до формирования желточников и матки, содержащей значительное количество неинвазионных яиц. И наконец, у представителей рода *Paralepoderma* (*P. progenetica*, *P. brumpti*) прогенез приводит к вторичному изменению хода жизненного цикла, так как окончательный хозяин и паразитирующая в нем марита выпадают. В таких случаях функция полового размножения целиком переносится на фазу метацеркарий.

Изменения в становлении прогенеза в ходе эволюции трематод можно было бы рассматривать на более крупных систематических категориях даже в пределах надсемейства *Plagiorchioidea* у семейств: *Lecithodendriidae*, *Microrphallidae* и др. Однако в настоящей работе мы не будем останавливаться на этом более подробно.

К генетической изменчивости (типа мутации) нами отнесена и изменчивость, связанная с сокращением жизненного цикла у некоторых видов трематод рода *Plagiorchis* — *P. elegans*, *P. obtusus*, *P. muris* (Краснолобова, 1972).

Эта изменчивость вызвана неблагоприятными условиями абнотического порядка (низкие температуры, загнивание водоемов и т. д.). Жизненный цикл трематод рода *Plagiorchis* обычно протекает с участием трех хозяев промежуточного (моллюска), дополнительного (насекомых либо ракообразных) и окончательного (птиц и млекопитающих). Однако в жизненных циклах некоторых трематод семейства *Plagiorchiidae* наблюдаются изменения, связанные, главным образом, с укорочением жизненных циклов. При обычном течении жизненного цикла в моллюсках происходит развитие спорист и церкарий. Последние активно покидают моллюсков и внедряются в различные виды насекомых, а иногда и ракообразных, где происходит их инцистирование.

В случае изменения онтогенеза трематоды *P. elegans* в моллюсках обнаруживаются спористы, содержащие церкарии и инвазионные метацеркарии.

При экспериментальном заражении дефинитивных хозяев метацеркариями из спорист были выращены трематоды *P. elegans*, что доказывает инвазионность метацеркарий из моллюсков и возможность развития трематоды без второго промежуточного хозяина.

Таким образом, у трематод рода *Plagiorchis* наблюдается возможность двойного развития, показывающая пути изменения жизненного цикла в ходе эволюции.

Габда-Казубская (Grabda-Kazubska, 1970), анализируя модификации, связанные с укорочением жизненных циклов трематод семейства *Plagiorchiidae*, указывала еще на одну форму, связанную с элиминацией метацеркариев (род *Opisthioglyphe*, вид *Haplometra cylindrica*).

Одной из форм генетической изменчивости является изменчивость, связанная с полом животного. Изучаемые нами трематоды—гермафродиты, поэтому эту форму изменчивости можно проиллюстрировать на примере трематод семейства *Schistosomatidae*, у которого наблюдаются вариации в морфологии самцов и самок, связанные с их половым диморфизмом.

К изменчивости генетической относится полиморфизм. Полиморфные варианты настолько резко могут различаться между собой, что многие морфы могли быть описаны как самостоятельные виды. Однако среди изучаемых нами представителей полиморфных вариантов, характеризующихся наследуемыми изменениями, не было обнаружено.

Таким образом, ненаследуемые изменения, возникающие под непосредственным воздействием внешней среды как приспособительная реакция отдельных особей, способствует выживанию особей. Наследуемые изменения общего генофонда, оказывающиеся полезными,— это приспособление популяции к условиям внешней среды, обеспечивающее процветание вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Красноловова Т. А. 1959. Об идентичности *Pr. pellucidus* Linstow, 1873 и *Pr. anatinus* Markow, 1902.— Межд. журн. Helminthol., 2—4, стр. 113—119.
- Красноловова Т. А. 1964. О необходимости экспериментального изучения морфологической изменчивости трематод рода *Prosthogonimus*, Lühe, 1899.— Материалы III научн. коорд. совещ. по паразитол. пробл. Лнт., Латв. и Эст. ССР. Вильнюс, стр. 41—43.
- Красноловова Т. А. 1968. Влияние некоторых биотических факторов на морфологию трематод рода *Prosthogonimus* (Lühe, 1899).— Труды ГЕЛАН СССР, 19, стр. 115—125.
- Красноловова Т. А. 1969. Экспериментальное доказательство идентичности родов *Prosthogonimus* Lühe, 1899 и *Schistogonimus* (Braun, 1901), Lühe, 1909 *Trematoda: Prosthogonimidae*.— Труды ГЕЛАН СССР, 20, стр. 79—87.
- Красноловова Т. А. 1970а. К системе трематод семейства *Prosthogonimidae* Nicoll, 1924. Проблемы паразитологии в Прибалтике. Рига, стр. 48—50.
- Красноловова Т. А. 1970б. Зараженность стрекоз Латвийской ССР метацеркариями трематод.— Зоол. журн., 49, № 9, стр. 1290—1297.
- Красноловова Т. А. 1971а. Биологические особенности трематод рода *Plagiorchis* (Lühe, 1899) *Plagiorchiidae*. Экспериментальное изучение жизненного цикла трематоды *Plagiorchis laticola* (Skrjabin, 1924).— Труды ГЕЛАН СССР, 21, стр. 43—57.
- Красноловова Т. А. 1971б. Биологические особенности трематод рода *Plagiorchis*. Развитие трематоды *P. laticola* в окончательных хозяевах (ч. II).— Труды ГЕЛАН СССР, 22, стр. 92—118.
- Красноловова Т. А. 1972. О модификации жизненного цикла у трематод рода *Plagiorchis* Lühe, 1899. В сб. «I Всесоюз. симпозиум по болезням и паразитам водн. беспозвоночных». Львов, стр. 42—43.
- Красноловова Т. А. 1973. О самостоятельности вида *Plagiorchis fastuosus* Szidat, 1924 и цикл его развития.— Труды ГЕЛАН СССР, 23, стр. 86—96.
- Красноловова Т. А., Илюшина Т. А., Рыбакова З. И. 1974а. Экспериментальное изучение изменчивости трематоды *Prosthogonimus ovatus* (*Prosthogonimidae*).— Труды ГЕЛАН СССР, 24, стр. 73—75.
- Красноловова Т. А., Илюшина Т. А., Рыбакова З. И. 1975б. Новые данные о цикле развития трематоды *Plagiorchis multiglan-*

dularis (*Plagiorchiidae*).— Труды ГЕЛАН СССР, 24, стр. 70—72.

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М., изд-во «Мир», стр. 170—208.

Grabda-Kazubska B. G. 1970. Remarks on the abbreviation of the life cycle in *Plagiorchid* trematodes. II Международный симпозиум Гельминтологического института САН. Высокие Татры, ЧССР. Тезисы докладов, стр. 5,9—5,10.

ИССЛЕДОВАНИЕ РОЛИ ВИТАМИНА А В ИММУНОГЕНЕЗЕ ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗАХ НА ПРИМЕРЕ ИЗУЧЕНИЯ ИСКУССТВЕННОЙ ИММУНИЗАЦИИ ЦЫПЛЯТ К АСКАРИДИЯМ

З. К. ЛЕУТСКАЯ

ВЛИЯНИЕ ВИТАМИНА А НА ПОВЫШЕНИЕ РЕЗИСТЕНТНОСТИ ЖИВОТНЫХ К ГЕЛЬМИНТОЗАМ

В настоящее время хорошо известно, что дефицит витамина А в питании снижает резистентность людей и животных к разного рода инвазиям и инфекциям. Достаточное же поступление витамина А с пищей либо предохраняет животных от заражения, либо снижает степень заражения.

Многочисленные исследования проведены в отношении различных гельминтов. Имеются данные о влиянии витамина А на заражение нематодами, трематодами и цестодами. Было показано, что недостаточность витамина А снижает у крыс устойчивость к заражению *Schistosoma mansoni* (Krakower, 1940) и *Nippostrongylus muris* (Spindler, 1933; Watt et al., 1943). Маккой (McCoey, 1934) наблюдал у А-авитаминозных крыс потерю способности вырабатывать иммунитет к повторному заражению *Trichinella spiralis*. Акопян (1956) отмечает влияние витамина А на повышение резистентности овец к цистокаулезу. Наибольшее же количество исследований посвящено влиянию недостаточности витамина А в питании цыплят на заражение их аскаридиями (*Ascaridia galli*). Первые работы в этом направлении принадлежат Эккерту (Ackert et al., 1927; Ackert, 1931, 1932), который показал, что отсутствие витамина А в диете цыплят благоприятно сказывается на развитии у них аскаридий. При вскрытии цыплят с А-авитаминозной недостаточностью в их кишечнике было обнаружено большое число гельминтов, а сами гельминты значительно больших размеров, чем у цыплят с нормальным питанием.

Эккерт считал, что причиной такого влияния витамина А или, вернее, его отсутствия на развитие аскаридоза у цыплят является общее ослабление организма хозяина при А-авитаминозной недостаточности. В работе Романа (Roman, 1959) отмечается, что у А-авитаминозных крыс миграционная стадия аскаридоза протекает со значительными изменениями по сравнению с крысами, находящимися в условиях полноценного питания. Встречаются случаи заражения животных не характерными для них гельминтами (Foster, Cort, 1931).

Лукшина (1963) показала, что при недостаточности витамина А и Д у мышей длительность инвазии гименолепидидами в полтора раза больше, чем у животных, получавших эти витамины. Правда, тут уместно отметить, что автор в качестве витаминов использовал рыбий жир, что является весьма относительным показателем влияния того или иного витамина.

Позже работы Эккера были повторены рядом авторов и привели к аналогичным результатам (Pande, Krishnamurty, 1959; Deo, Srivastava, 1962; Kliměš, Gažo, 1962). Однако несколько иная постановка опытов позволила сделать и другие выводы относительно роли витамина А в повышении ре-

зистентности цыплят к *A. galli*. Климен и Габо в своих экспериментах на цыплятах применяли такое максимальное количество витамина А в диете, которое было достаточно для нормального развития и роста птиц и дальнейшее его увеличение в диете уже не улучшало состояния птиц, однако снижало у них количество развивающихся аскаридий.

Поэтому авторы пришли к выводу, что увеличение количества витамина А в диете цыплят требуется для обеспечения максимальной устойчивости к инвазии *A. galli*.

Взаимоотношения между обеспеченностью витамином А организма и инвазий — очень сложное. В то время как недостаточность витамина А способствует заражению животных гельминтами, гельминтные инвазии вызывают значительное снижение запаса витамина А в зараженном организме.

Ла Галлик (La Gallic, 1955) наблюдал снижение запасов витамина А у мышей и крыс при инвазии цестодами. Работами ряда авторов (Шихобаловой и др., 1950, 1950а; Roach, 1943; Deo, Srivastava, 1962) было показано значительное снижение витамина А в печени цыплят при аскаридозе.

Исследования Шихобаловой и Кустовой (1950) и Шихобаловой, Кустовой и Косиловой (1950) показали значительное снижение содержания витамина А в печени цыплят, инвазированных гельминтами. Авторы констатируют при этом, что снижение уровня витамина А было пропорционально интенсивности инвазии. Чем больше количество гельминтов, находящихся в организме цыплят, тем резче уменьшается у последних содержание витамина А. Так, спустя 30 дней после инвазии (100 инвазионных яиц в среднем на цыпленка), содержание витамина А в печени цыплят составляло 122,5 мг/г веса печени, после заражения 500 яйцами — 104 мг, 1000 яйцами — 88,5 мг против контроля — 187 мг.

Давтян и Акопян (1959) отмечают снижение запасов витамина А у овец при фасциозе, а Акопян (1956) — при цистокаулезе. Давтян и Акопян утверждали, что степень дефицита витамина А в процессе эксперимента зависела от вирулентности и патогенности использованных в эксперименте личинок. Самый низкий уровень содержания витамина А дала *Fasciola magna*.

Как видно из приведенной литературы, влияние витамина А на повышение резистентности животных к инвазиям является бесспорным фактором.

Много подобных наблюдений сделано и в отношении бактерий и протозоных. На мышах и курах, зараженных туберкулезом (Кольцова, 1959; Finkelstein, 1932; Sriramachari, Gopalan, 1958) на цыплятах, зараженных кокцидиями (Davies, 1952; Diehl, 1960; Erasmus et al., 1960; Garriets, 1961), и на крысах, зараженных плазмодиями (Bouisset, Ruffie, 1958) и *Tripanosoma cruzi* (Yeager, 1963), а также на морских свинках, зараженных жгутиковыми (Machado, 1969), была показана зависимость степени заражения животных от обеспеченности витамином А.

В свою очередь, так же как и в случае с гельминтными инвазиями, заражение вирусами и простейшими приводит к снижению у них запасов витамина А. Так, например, уровень витамина А в крови крупного рогатого скота падает до нуля после заражения вирусом ящура (Ferrando et al., 1956). Значительно снижается запас витамина А в печени цыплят, зараженных кокцидиями (Davies, 1952; Diehl, 1960; Erasmus, et al., 1960). Туберкулез снижает резервы витамина А в печени кур (Кольцова, 1959), а лямблиоз снижает уровень витамина А в крови детей (Ember, Mindszenty, 1969). После лечения уровень витамина восстанавливался.

Высказывается даже мнение, что животные, содержащиеся на А-авитаминозной диете, теряют вес и погибают, как правило, в результате наступления инфекции на организм (Wasserman, Corradino, 1971). Это предположение базируется на эксперименте, показавшем, что животные, содержащиеся на А-авитаминозной диете, могут жить до 272 дней, если они выра-

щены в безмикробных условиях, но погибают уже на 54-й день, если они выращены в обычных условиях (Bieri et al., 1969).

Аналогичность результатов влияния витамина А на повышение резистентности у животных как к бактериальным и протозойным инфекциям, так и к гельминтным инвазиям заставляет думать об участии витамина А в каком-то общем защитном механизме у животных к любого рода заражениям. Таким общим защитным механизмом, очевидно, прежде всего является иммунитет животных. Под иммунитетом организма подразумевают те явления, которые возникают в результате специфического взаимодействия клеток иммунной системы с антигеном. При этом появляются как клетки, участвующие в иммунных реакциях клеточного типа (таких, как замедленная чувствительность или трансплантационный иммунитет), так и клетки, синтезирующие и секретирующие один из нескольких классов иммуноглобулинов. Кроме того, важную роль среди защитных механизмов играют и так называемые неспецифические механизмы — непроницаемость кожи и слизистых оболочек животных, барьеры печени, барьерные функции лимфатического аппарата; сенсibilизация с последующим воспалением кишечника, бронхов, печени, с формированием паразитарных узлов.

СПЕЦИФИЧЕСКИЙ ИММУНИТЕТ ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗАХ

Иммунитет при гельминтозах имеет ряд специфических особенностей по сравнению с иммунитетом при бактериальных, вирусных и протозойных инфекциях, зависящих от особенностей строения и характера паразитирования гельминтов. В отличие от бактерий, вирусов и простейших гельминты за редким исключением не размножаются в организме хозяина. Однако, проходя сложный цикл развития от яйца до взрослого состояния, они нередко меняют свой антигенный состав (Williams, Soulsby, 1970). Кроме того, гельминты обладают большими размерами (по сравнению с бактериями и вирусами), а нематоды также и прочной кутикулой, что, вероятно, требует определенную форму воздействия со стороны хозяина для поражения гельминта.

Естественно, что интенсивность гельминтной инвазии в значительной степени определяет течение иммунологических процессов в организме. Однако рядом работ показано, что не всегда наблюдается такая линейная зависимость между дозой заражения, с одной стороны, и состоянием организма и его выживанием — с другой. Существенную роль играет и иммунореактивность самого организма (Шульц, Даугалиева, 1967, 1968).

Многочисленными работами зарубежных и советских исследователей установлено, что соматические и функциональные (секреты и экскреты) антигены гельминтов стимулируют продукцию антител (Thorson, 1953, 1954, 1956, 1969; Mills, Kent, 1965; Edwards et al., 1971; Soulsby, 1961, 1962; Coombs et al., 1965; Gordon, 1967). Антитела являются высокоспецифическими белками, которые соединяются с веществами — антигенами, вызывающими их образование. Антитела против соматических антигенов, по мнению ряда авторов, влияют на проницаемость кутикулы паразита (Кошкина, 1968; Soulsby, 1962; Coombs et al., 1965), а антитела против функциональных антигенов парализуют выделяемые паразитом экскреты. По мнению Торсона (Thorson, 1969) и ряда других авторов (Edwards et al., 1971), антитела парализуют деятельность тех или иных ферментов паразита. По мнению другого (Ogilvie, Jones, 1971), антитела являются первым этапом воздействия организма хозяина на гельминта, после чего вступают дополнительные факторы воздействия на паразита.

Таким образом, многими авторами в разных вариантах опытов была показана антигенная роль взрослых гельминтов и экстрактов из гельминтов и личинок на разной стадии (Джемелл, Соулсби, 1968; Matoff, Tersijski, 1968;

Bindseil, 1969; Williams, Soulsby, 1970). Это говорит о том, что гельминт представляет собой целый конгломерат антигенов, в ответ на который в организме хозяина вырабатывается множество ответных антител. Из *A. suum*, например, было выделено и идентифицировано 20 антигенных компонентов (Tormes, 1968—1969). При анализе гомогенатов личинок трихинелл удалось выделить от 11 до 17 антигенных компонентов (Ермолин, Дергачев, 1968; Ершов, Наумичева, 1970; Ермолин, 1971). Кроме того, набор антигенных компонентов у таксономически близких видов далеко не всегда одинаков и характеризуется не только видовой и стадийной специфичностью, но также и тканевой (Лейкина, 1970).

Таким образом, в результате воздействия тех или иных антигенов паразита в организме хозяина происходит синтез антител, являющихся в основном γ -глобулинами и относящихся к иммуноглобулинам разных типов. Молекула антитела представляет собой соединение двух легких и двух тяжелых полипептидных цепей, состоящих из последовательного ряда аминокислот (Edelman, 1969). Эти цепи соединены между собой дисульфидными мостиками. Активный центр, осуществляющий соединение антигена с антителом, состоит из 10—20 аминокислотных остатков (Karush, 1957), составляя всего 1% от общего количества остатков в молекуле. По современному представлению, активный центр не представляет собой отдельный отрезок полипептидной цепи, а состоит из аминокислотных остатков из разных отрезков цепи (Незлин, 1970; Cathou, Werner, 1970), напоминая собою активный центр ферментов. Наиболее важным, по мнению некоторых авторов (Kutter, Hausch, 1969; Fischer et al., 1969), для взаимодействия антитела с соответствующим антигеном является их стерическое соответствие. По молекулярному весу антитела делятся на два типа. Одни имеют молекулярный вес, близкий 1 000 000, т. е. такой же, какой имеют неспецифические γ -глобулины (19 S-частицы). Эти антитела (IgM) появляются вскоре после заражения, но они не всегда достаточно активны.

Молекулярный вес антител, относящихся к наиболее распространенному типу иммуноглобулинов (IgG), составляет 140—150 тыс. У птиц он выше и равен 170 тыс. (7 S-частицы). Антитела этого типа возникают позднее и отличаются высокой активностью.

В настоящее время известно пять основных классов иммуноглобулинов — IgM, IgG, IgA, IgE и IgD, отличающихся друг от друга строением тяжелых цепей. Почти все эти классы иммуноглобулинов встречаются у людей и животных, не только инфицированных различными бактериями или вирусами, но и у зараженных гельминтами или иммунизированных антигенами из гельминтов (Лейкина, 1972; Jones et al., 1970; Crandall C. A., Crandall R. B. 1971, 1972; Bassily et al., 1972). Характер иммуноглобулинов, синтезирующихся в организме в ответ на инфекцию или гельминтную инвазию, определяется типом антигена, органом, в котором идет синтез, а также видом или возрастом хозяина. Так, например, Крадделл (Crandall R. B., Crandall C. A., 1972) при заражении трихинеллезом наблюдал, что относительный процент иммуноцитов, содержащих каждый класс иммуноглобулинов, был более разнообразным в селезенке и лимфоузлах мышей, чем кроликов. Эти же авторы отмечают, что даже у мышей разных линий отмечаются отклонения в распределении иммуноглобулинов по классам.

СИНТЕЗ АНТИТЕЛ

Среди клеток, участвующих в иммунных ответных реакциях на внедрение гельминтов, можно отметить нейтрофилы, эозинофилы, макрофаги, тучные клетки, лимфоциты и, наконец, плазматические клетки. В результате антигенного действия гельминтов происходит активация ряда процес-

сов, таких как гиперпластические процессы фолликулярного аппарата в селезенке, нарастания лимфоидных элементов в ряде органов: кишечнике, лимфоузлах, печени, легких и других органов (Ершов, 1967).

Общей закономерностью изменений в лимфатических узлах животных, зараженных разными видами гельминтов, как и при бактериальных инфекциях и искусственной иммунизации, является гиперплазия лимфоидной ткани с образованием большого количества плазматических клеток и макрофагов (Тиунов, 1966; Полетаева, 1969; Гиновкер, 1971; Soulsby, 1967). Гиперплазия сопровождается усилением синтеза РНК в цитоплазме и ядрышках и образованием лимфобластов, ретикулоцитов и плазматических клеток. Большая концентрация РНК в цитоплазматических клетках говорит об их активной роли в синтезе антител, так как можно считать установленным, что плазматические клетки являются главными, если не единственными продуцентами γ -глобулинов, в том числе и иммунных γ -глобулинов и, следовательно, антител (Фриденштейн, Чертков, 1969). При синтезе антител только часть плазматических клеток лимфоидной ткани участвует в этом процессе; большая часть плазматических клеток синтезирует γ -глобулин, не являющийся антителом к тому антигену, которым иммунизировалось животное (Vazquez, 1961; Coons, 1964). В последнее время появились отдельные работы, где высказывается предположение, что и тучные клетки выделяют антитела (Karmanska et al., 1971; Miller et al., 1971).

Экспериментальные данные по иммунитету при гельминтозах показали, что интенсивное образование плазматических клеток сопровождается параллельным нарастанием в сыворотке крови γ -глобулинов. И хотя, как мы уже знаем, далеко не все γ -глобулины являются специфическими антителами, однако большинство антител относятся к γ -глобулинам и приведенные данные могут дать основание предполагать усиленный синтез антител.

Активация белкового синтеза с участием РНК наблюдается уже с 7-го по 15-й день после первого заражения аскаридами (Суслина, 1964; Наумичева, Сущенко, 1970) и с 10—15-го дня при описторхозе (Гиновкер, 1971), что совпадает с началом сенсibilизации организма хозяина и развития аллергических реакций. Параллельно с усилением клеточной реакции заметно увеличивается размножение фолликулов в лимфатических узлах за счет образования большого количества лимфобластов, ретикулярных и плазматических клеток с ярко выраженной пиропинофильной цитоплазмы и ядрышек. К концу месяца в лимфатических узлах зараженных животных образуется большое количество плазматических клеток с ярко выраженной пиропинофильной цитоплазмы. У этих же животных резко снижается РНК в цитоплазме ретикулярных клеток, но остается неизменной в их ядрышках (Суслина, 1964). При этом у животных наблюдается увеличение в крови содержания γ -глобулинов. Увеличение γ -глобулинов происходит примерно в одни и те же сроки после заражения при разных гельминтозах; при мультицептозе собак, цистецеркозе овец и кроликов (Кацова, 1965; Шульц и др., 1968; Шульц, 1968; Blundell, 1968), фасциолезе телят и овец (Васильев, 1966).

Нарастание γ -глобулинов при гельминтозах совпадает с динамикой нарастания антител, выявляемых при помощи реакции агглютинации, преципитации, РСК при метастронгилезе (Jagers, Herbert, 1968), при диктиокаулезе телят (Poynter, Terry, 1962; Poynter, 1963). Практически почти у всех лабораторных животных и специфических хозяев через несколько дней после заражения гельминтами образуются антитела (Лейкина и др., 1964; Наумичева, 1964; Taffs, 1965, 1968).

Как было сказано выше, синтез антител осуществляется в плазматических клетках. Поскольку антитела являются белками, то есть все основания считать, что их синтез осуществляется с помощью тех же структур и процессов, что и обычный синтез белка (Crick, 1966).

Это значит, что их синтез должен происходить на рибосомах, объединен-

них в полисомы той или иной длины с помощью информационной РНК. Все эти структуры, находясь на мембранах, образуют с ними сеть так называемых микросом. Источником энергии для синтеза должны быть митохондрии.

Все проведенные до настоящего времени исследования механизма синтеза антител подтверждают это предположение. Подавляющее большинство исследований такого характера проведено при искусственной иммунизации и вне сферы гельминтологической иммунологии.

Было показано, что одна клетка продуцирует только один тип антител, т. е. антителопродуцирующие клетки синтезируют только один класс легких и тяжелых цепей (Nossal, Mäkelä, 1962; Cebra et al., 1966).

После попадания антигена в организм наступают изменения в субклеточных структурах клеток, продуцирующих антитела (Stavitsky, 1961). Считают, что инкубационный период длится неделю, хотя при значительном поражении организма может быть и меньше. Антиген захватывается клетками ретикулоэндотелиальной системы, входящими в состав печени, селезенки, костного мозга и лимфатических узлов. Внутривенно введенный в качестве антигена гемоцианин после первого введения накапливался в печени и постепенно уменьшался (Cohen, 1967). Количественные исследования показали, что срок пребывания антигенного материала в печени обратно пропорционален внутриклеточной активности образования антител (Garvey, Campbell, Das, 1967). Когда антиген вводили в организм вторично, эти явления протекали быстрее. Уже через несколько часов антиген исчезал из печени и одновременно появлялись изменения цитоплазмы паренхимных клеток печени: исследования гомогенатов селезенки и печени показали, что радиоактивный материал антигена вначале концентрируется в мелких цитоплазматических гранулах, а позже в крупных гранулах, главным образом в митохондриях (Haurowitz, 1952). Однако последние данные (Manneg et al., 1965; Tay, Knight, 1969) как будто бы показали, что рибосомы, полученные из органов сенсibilизированных животных, не содержат антигена, зато некоторое количество антигенного материала найдено в лизосомах (Strauss, 1959; Ada, Williams, 1966).

Исследования на тканях показали, что большая часть радиоактивного материала находится в фагоцитирующих клетках, особенно в макрофагах. Плазматические клетки свободны от антигена (Nossal et al., 1965). Таким образом, антигенный материал присутствует в фагоцитирующих клетках, а не в лимфоидных и плазматических клетках, которые, по общепринятым понятиям, являются главными продуцентами антител. Фагоцитирующие клетки поглощают и разрушают антиген, после чего некоторые антигенные фрагменты связываются в них с нуклеиновыми кислотами или другими компонентами цитоплазматических гранул. Антигенные фрагменты соединяются с рибонуклеиновой кислотой (Campbell, Garvey, 1959, 1963), в частности с РНК, и таким образом влияют на синтез антител.

Плазматические клетки, безусловно, являются основными продуцентами антител и их внутриклеточная структура с хорошо развитой сложной эндоплазматической сетью предназначена именно для этого. Одна зрелая плазматическая клетка содержит около $1,25 \cdot 10^{13}$ — $7,5 \cdot 10^{12}$ антител (Bergbom, 1958). Однако в них отсутствует синтез РНК. Поэтому можно предполагать, что синтез антител в них происходит на матрицах РНК, заготовленных на предшествующих стадиях гистогенеза — в плазмобластах. Так, на одну молекулу лейцина, включенного в белок, в бластах синтезируется в 30 раз больше РНК, чем в зрелых плазматических клетках (Mitchell, Nossal, 1963). Часть этой РНК в отличие от информационной РНК микробов стабильна и может, очевидно, повторно или даже многократно служить матрицей для белкового синтеза на рибосомах (Speirs, 1965). Изменения, происходящие в антителопродуцирующих клетках, распространяются на

скорость синтеза белка, РНК и ДНК (Mach, Vassali, 1965; Dutton, Mishell, 1967). Появляется новый вид РНК (Cohen, 1967), затем возрастает количество и величина полисом (Norton et al., 1965). При введении мышам чужеродных эритроцитов в качестве антигена в их селезенке в 500 раз увеличивается количество клеток, продуцирующих антитела, и одновременно возрастает активность тимидин- и урацил-киназы и ускоряется синтез РНК уже в течение первых 2 час. инфекции. Исследования с меченым уридином и тимидином показали, что возрастание синтеза РНК опережает возрастание синтеза ДНК (Ortiz-Ortiz et al., 1969). Оказалось, что если судить по синтезу иммуноглобулинов 19S, время существования информационной РНК в клетке селезенки не превышает 12 час., что совпадает с соответствующими величинами для печеночных клеток и фибробластов. При вторичном ответе синтез антител продолжается в течение 18 час. после воздействия на культуру антителопродуцирующих клеток актиномицином Д, т. е. после прекращения синтеза информационной РНК (Svehag, 1964; Lazda, Starr, 1965).

Таким образом, как уже упоминалось выше, образование антител и предварительный синтез РНК происходят в разных клетках. Можно предположить, что информационная РНК образуется в плазмобластах и используется как матрица для синтеза антител на рибосомах плазматических клеток, возникающих путем дифференцировки плазмобластов.

Рядом работ было экспериментально показано, что на каждый антиген образуется своя специфическая информационная РНК (Kano-Susoka, Spiegelman, 1962; Kubinski et al., 1962; Cohen, 1967).

В последние годы большое внимание уделяется исследованию синтеза белка в бесклеточных системах. Удалось показать образование индивидуальных белков в бесклеточных системах как животного, так и бактериального происхождения. Был продемонстрирован синтез альбумина и ряда других белков микросомальными препаратами из печени крыс (Campbell, Kernot, 1962; Geroza et al., 1965). Подобные опыты были проведены и в отношении синтеза антител (Незлин, Кульпина, 1967; Незлин и др., 1968; Ogata et al., 1962).

Было проведено включение аминокислот *in vitro* в белки микросомальной фракции в присутствии рН-5-фракций, выделенной из надсодочной жидкости селезенки, лимфоузлов и печени. Включение в присутствии рН-5-фракции из печени было в 10 раз больше, чем в присутствии остальных 2 фракций. Таким образом, в экспериментах, проведенных с микросомами селезенки крыс, удалось показать и количественно охарактеризовать синтез IgG и его пептидных цепей.

Как было сказано выше, белковый синтез происходит на группе полирибосом или полисом, в которых большое число рибосом насажено на одну молекулу информационной РНК. Были представлены экспериментальные доказательства соответствия размера полисом длине информационной РНК и полипептидной цепи, которая на ней синтезируется. При изучении синтеза гемоглобулина и белков печени оказалось, что величина полирибосом соответствует длине содержащейся в ней информационной РНК (Warner et al., 1963; Kinou, Rich, 1965). Поскольку подобные отношения закономерны для синтеза любых белков, то они закономерны и для синтеза пептидных цепей антител. Действительно, работами целого ряда авторов (Norton et al., 1965; Becker, Rich, 1966; Askonas, Williamson, 1967) на разнообразном материале было показано, что тяжелые и легкие цепи антител синтезируются на полисомах разной величины. Так, оказалось (Becker, Rich, 1966), что в лимфоцитах иммунизированного кролика и в селезенке иммунизированной мыши преобладают полисомы двух типов: состоящие из 7—8 и из 16—20 рибосом. На основании анализа размера полисом и включения радиоактивных аминокислот авторы пришли к выводу, что тяжелые и легкие цепи молекул антител синтезируются различными молекулами информационной

РНК и что полипептидная цепь формируется как единое соединение. Причем антитела, как и всякие экспортные белки клетки, синтезируются мембранно-связанными полисомами (Swenson, Kern, 1967).

Рич с сотр. в опытах с введением меченых аминокислот в лимфатические узлы иммунизированных кроликов показали, что в момент максимального ответа свыше 60% общего белкового синтеза составляет синтез иммуноглобулинов. Специфические антитела часто составляют 30% общего белкового синтеза (Becker, Ralph, Rich, 1970). Об увеличении синтеза неспецифических γ -глобулинов после иммунизации свидетельствуют и данные исследований Учителя и Конниковой (1957), Учителя, Хасман (1963).

Существует, вероятно, сбалансированный синтез тяжелых и легких цепей в нормальных иммуноглобулинопродуцирующих клетках, поскольку каждая легкая цепь антитела может быть комплементарна к только одной специальной тяжелой цепи (Mannik, 1967; Swenson, Kern, 1967). Предполагают, что для такого сбалансированного синтеза необходимо наличие специального механизма генетической комплементации и контроля над синтезом антител.

Готовая молекула иммуноглобулина выделяется из клетки. К синтезированной белковой молекуле идет присоединение углевода. Так как молекулы иммуноглобулина содержат процент сахара выше после выделения их из клетки, это натолкнуло на предположение, что присоединение углеводов является сигналом для выделения готовых молекул белка через клеточную оболочку (Sikorska, 1971).

Таким образом, как видно из приведенных экспериментов, синтез молекулы антитела осуществляется тем же путем, что и синтез любой белковой молекулы.

Как сказано выше, недостаточность витамина А у животных снижает у них сопротивляемость к инфекциям и глистным инвазиям. В то же время развитие в организме инфекций или инвазии резко уменьшает запас витамина А в пораженном организме. Эти сложные взаимоотношения между развитием инвазии и обеспеченностью организма витамином А могли быть обусловлены каким-то участием витамина А в формировании иммунитета.

Поскольку еще в 1957 г. (Леутская, 1957) нами было показано торможение синтеза сывороточного альбумина в срезах печени А-авитаминозных цыплят, естественно было предположить, что влияние витамина А на иммунитет может осуществляться через влияние на синтез таких активных белков, какими являются антитела. Не исключая того, что витамин А может играть важную роль и в усилении действия неспецифических факторов резистентности, мы все свои исследования направили на выяснение роли витамина А в формировании специфических защитных механизмов иммунитета, т. е. антител, тем более что становится все более очевидной протективная роль гуморальных антител при гельминтозах (Лейкина, 1972).

ИССЛЕДОВАНИЕ РОЛИ ВИТАМИНА А В СИНТЕЗЕ АНТИТЕЛ НА ПРИМЕРЕ ИММУНИЗАЦИИ ЦЫПЛЯТ АНТИГЕНОМ ИЗ АСКАРИДИЙ

Все исследования проводились на цыплятах, иммунизированных по одной и той же схеме (Дольников, 1953; Лейкина, 1960) антигеном из *A. galli* и в некоторых случаях сывороточным альбумином человека или быка (Peters, Anfinsen, 1950). Параллельные исследования, проведенные при иммунизации цыплят антигеном из аскаридий или сывороточным альбумином человека или быка, дали аналогичные результаты, что может говорить об общем иммунологическом значении полученных результатов.

В процессе исследования нами проводились определения и использование в опытах витамина А в виде так называемого общего витамина А, куда входят разные формы этого витамина; в виде алкогольной (активной) формы

витамина — ретинола и в виде эфирной (запасной) формы витамина — ретинил-эфиров. В некоторых опытах использовали витамин А в виде кислоты — ретиноевую кислоту. В тексте витамин А назван по новой принятой сейчас номенклатуре.

Результаты наших исследований (Леутская, 1963) показали, прежде всего, что искусственная иммунизация цыплят антигеном из аскаридий приводит к снижению у последних содержания витамина А в печени, органе, являющемся депо витамина А в организме. Эти данные вполне коррелируют с данными ряда авторов, наблюдавших снижение запаса витамина А в результате заражения животных гельминтами, в том числе аскаридиями (Шихобалова и др., 1950; Шихобалова, Кустова, 1950; Акоюн, 1956; Давтян, Акоюн, 1959; Roach, 1943; La Gallic, 1955). Аналогичность результатов заражения и искусственной иммунизации уже сама по себе может говорить о связи витамина А именно с иммунологическим процессом, так как искусственная иммунизация антигеном из гельминтов снимает возможность механического нарушения всасывания витамина у хозяина или потребления его гельминтами в организме хозяина (предположения ряда авторов).

Дальнейшие исследования показали, что при недостаточности витамина А в диете происходит снижение количества антител в сыворотке иммунизированных цыплят (Леутская, 1964). Дополнительное же введение витамина с диетой (4000 м. е. витамина ежедневно против 1000 м. е. у контроля) повышает уровень антител в сыворотке на 69, 46 и 105% на 7, 14 и 21-й день, соответственно. Кроме того, наблюдается практически удлинение срока пребывания антител в русле крови у этих цыплят. Так, к 21-му дню после иммунизации у контрольных цыплят содержание антител падает до 30 мкг/мл антител, в то время как у получавших 4000 м. е. витамина А в крови все еще содержится до 75 мкг антител на 1 мл сыворотки (Луцкова, Леутская, 1967; Леутская, Луцкова, 1968).

Колоссальный эффект (рис. 1) дает однократное пероральное введение витамина А в период повторной иммунизации цыплят (Леутская, 1973). Причем наиболее результативным днем дачи витамина оказался третий день после инъекции антигена. В случае введения однократной дозы витамина на 3-й день после реиммунизации в сыворотке крови цыплят, забитых на 5-й день, обнаруживается в 4,5 раза больше антител, чем у контроля, т. е. у цыплят, не получивших витамина. Из литературы известно, что после реиммунизации максимальный синтез антител происходит на 4-й день (Михайлов и др., 1969; Roszman, Stavitsky, 1968), а максимальное поступление антител в кровь — на 5-й. Таким образом, наибольший эффект витамина А оказывал в том случае, когда его введение было максимально приближено (с учетом времени, необходимого для всасывания) к моменту наиболее активного синтеза антител.

Все эти данные, полученные в опытах *in vivo*, вполне коррелируют с результатами серии опытов, проведенных *in vitro* на клетках селезенки реиммунизированных цыплят (Леутская, 1969).

Дополнительное введение витамина А в инкубационную среду (среда Игла) как в виде ретинола, так и в виде ретинилэфиров при инкубации клеток селезенки реиммунизированных цыплят также дало положительный результат, т. е. увеличило количество синтезируемых клетками антител. Введение ретинил-эфира в инкубационную среду при инкубации клеток селезенки цыплят с недостаточностью витамина А стимулировало синтез антител, который практически не происходил при недостаточности витамина А (рис. 2).

Нами ранее было показано, что при недостаточности витамина А также прекращается синтез сывороточного альбумина срезами печени цыплят (Леутская, 1957). Это сопровождается уменьшением содержания альбуминов в сыворотке крови и увеличением фракции γ -глобулинов (Pavel et al., 1958; Леутская, 1959).

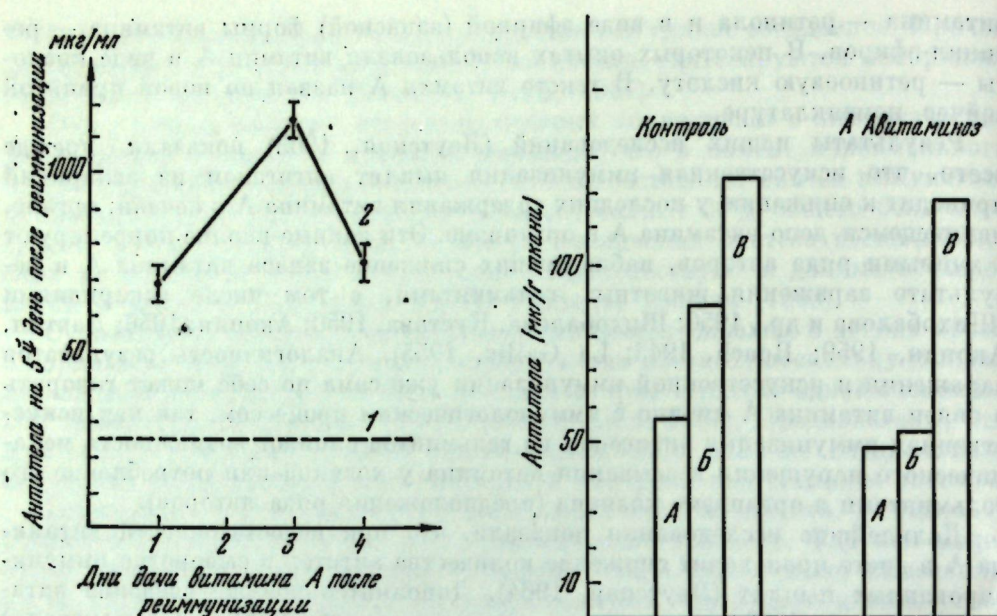


Рис. 1. Зависимость синтеза антител у цыплят от времени дачи витамина А в период реиммунизации (количество антител на 5-й день после реиммунизации).

1 — без введения витамина; 2 — с введением витамина

Рис. 2. Влияние ретинил-пальмитата на синтез антител *in vitro* клетками селезенки иммунизированных цыплят, получивших и не получивших витамина А с диетой

А — до инкубации; Б — инкубация без витамина А; В — инкубация с витамином А

Таким образом, при недостаточности витамина А у цыплят происходит почти полное прекращение синтеза сывороточного альбумина и антител *in vitro* и соответственное снижение содержания тех и других в крови. В то же время количество γ -глобулинов (к которым относится большинство антител) в сыворотке крови возрастает при А-авитаминозной недостаточности. Этот факт на первый взгляд кажется парадоксальным. Однако это только на первый взгляд. Дело в том, что, с одной стороны, не все специфические антитела продвигаются при электрофорезе с фракцией γ -глобулинов. Иммуноглобулины IgM-класса, найденные у всех изучавшихся видов животных, продвигаются во фракции β -глобулинов. С другой стороны, далеко не все γ -глобулины являются иммуноглобулинами, а из иммуноглобулинов, синтезируемых в момент иммунизации, далеко не все являются специфическими антителами к данному антигену. В лимфоцитах, например, в период максимального иммунологического ответа только около 60% общего белкового синтеза направлено на синтез иммуноглобулинов. Специфические же антитела часто составляют 30% от общего белкового синтеза (Becker et al., 1970).

Поэтому, говоря о синтезе антител, мы имеем в виду синтез активных специфических белков, начатый при недостаточности витамина А или стимулированный витамином А, независимо от того, первичная это иммунизация или вторичная. Дело в том, что даже при вторичной иммунизации происходит активное образование популяций плазматических клеток и усиление синтеза антител, в отличие от других γ -глобулинов, синтез которых в данном организме носит характер продолжения процесса. И, наконец, не исключено, что увеличение содержания суммарных γ -глобулинов в русле крови, наблюдаемое при недостаточности витамина А, может быть результатом не усиленного их синтеза, а снижения их утилизации для выведения.

Таким образом, витамин А влияет на синтез антител и его недостаток уменьшает их содержание в русле крови.

Каков возможный путь этого влияния. Проведенные в этом направлении исследования показали следующее.

Иммунизация цыплят приводит к усиленному расходованию запаса витамина А в печени и в то же время к повышению содержания ретинола и ретинил-эфиров, (т. е. активной и запасной форм витамина А в митохондриях печени (Леутская, 1963). Повышенное содержание ретинола в митохондриях печени в дни после иммунизации сохраняется даже при недостаточности витамина А в организме (Леутская, 1964а). В митохондриях селезенки также наблюдается повышение содержания алкогольной формы витамина, в то время как количество эфира в них уменьшается (таблица) (Леутская, 1969а). Уменьшение эфирной формы витамина А в селезенке, вероятно, связано с усиленным превращением его в спиртовую форму, в то время как сам орган не обладает такими запасами витамина А, каким обладает печень.

Таким образом, в митохондриях — структурах, поставляющих клеткам практически всю энергию, нужную им для синтетических процессов, количество активной формы витамина А в связи с иммунным состоянием увеличивается.

Изменения в распределении фракций витамина А в митохондриях и микросомах печени и селезенки цыплят под влиянием иммунизации (антигеном из аскаридий), мкг/мг N

Орган	Субклеточная фракция	Ретинол		ретинил-эфира	
		иммунизация	контроль	иммунизация	контроль
Печень	Митохондрии	$1,5 \pm 0,04$	$0,55 \pm 0,03$	$5,3 \pm 0,11$	$2,4 \pm 0,04$
	Микросомы	$1,3 \pm 0,036$	$4,02 \pm 0,084$	$1,38 \pm 0,025$	$1,65 \pm 0,075$
Селезенка	Митохондрии	$0,065 \pm 0,009$	$0,046 \pm 0,003$	$0,123 \pm 0,007$	$0,729 \pm 0,006$
	Микросомы	$0,132 \pm 0,014$	$0,311 \pm 0,012$	$0,129 \pm 0,009$	$0,024 \pm 0,001$

В микросомах печени и селезенки иммунизированных цыплят (табл. 1) наблюдается уменьшение содержания ретинола, а в случае печени — и эфира. Причем абсолютное количество спирта (т. е. активной формы) в микросомах значительно превосходит количество эфира (Леутская, 1966, 1969).

Работами Гангули (Ganguly, Deuel, 1953; Ganguly, 1954) было показано, что микросомы печени и ряда других органов обладают гидролитической системой для расщепления эфиров витамина А. В то же время микросомы печени, селезенки и ряда других тканей почти не обладают обратной активностью, т. е. не способны превращать витамин в запасную форму (Mahadevan et al., 1961). Это может говорить о том, что они являются потребителями витамина А. Поскольку микросомы также являются местом синтеза белка, то вполне можно предположить, что потребление витамина А в микросомах должно быть связано с этим процессом.

И микросомы и митохондрии чрезвычайно богаты мембранами и ферментами. Митохондрии, как было сказано выше, поставляют клеткам практически всю необходимую им энергию. Они являются «носителями» цепи окислительных ферментов, которые, по данным Ленинджера (Lehninger, 1964), составляют до 25% белков, входящих в состав мембран, и располагаются на внутреннем листке 3-слойной мембраны — оболочки и крист. В связи с этим

интересно отметить, что есть предположение (основанное на опытах в искусственной системе) (Lucy, Lichti, 1969), что витамин А может являться переносчиком электронов. С другой стороны, появились работы, говорящие о том, что витамин А может входить в состав мембран. Леутским еще в 1965 г. (Леутский, Любович, 1965; Леутский, 1970) было высказано предположение, что витамин входит в состав мембран, располагаясь между белком и холестеринным слоем, стабилизируя мембраны. Однако прямого определения витамина А ни в каких естественных биологических мембранах к началу нашей работы не было сделано.

Не менее богаты мембранами и микросомы, представляющие собой разветвленную сеть эндоплазматического ретикулума с нанизанными на него рибосомами.

Биологические мембраны — это сложные и изменчивые структуры, богатые белками и липидами, несущими, по современному представлению, структурную функцию, и ферментами, преобразователями энергии и катализаторами многих процессов, определяющих функции мембран. Разные мембраны, имея очень много общего в своем строении, все же разнятся по составу тех или иных компонентов и по функциям.

Леутская с соавт. (1970), а позднее Роелс (Mask et al., 1972) показали наличие витамина А в виде ретинола в эндоплазматическом ретикулуме печени, где он может играть как структурную, так и функциональную роль. Затем Леутским и Любович (1972) было показано наличие витамина А в плазматических мембранах кишечника. И, наконец, нами (неопубликованные данные) было показано наличие витамина А в ядерных мембранах печени (0,308 мкг/мг РНК ретинола) и селезенки (0,289 мкг/мг РНК). Поэтому можно считать доказанным наличие витамина А в мембранах разного типа. Больше того, нами было показано включение меченого ретинола (C^{14}) в плазматические мембраны кишечника цыплят. Оказалось, что в мембраны реиммунизированных цыплят в период максимального синтеза (т. е. на 5-й день после реиммунизации) витамин А включается значительно активнее, чем в мембраны клеток контрольных цыплят.

Включение меченого ретинола C^{14} в мембраны клеток слизистой оболочки кишечника, реиммунизированных антигеном из аскаридий и контрольных цыплят, $\mu\text{г}/\text{мин}/\text{мг}$ белка:

Время после введения витамина А	Реиммунизированные	Контрольные
3 час.	30 200 ± 41	7 000 ± 24
24 час.	15 515 ± 35	11 320 ± 31

Таким образом, в митохондриях и микросомах (структурах, богатых мембранами) для проявления своей деятельности витамин А имеет большие возможности.

Хорошо известно, что клетки содержат два типа полисом: свободные и мембраносвязанные (Redman, 1969; Takagi et al., 1970; Tanaka, Ogata, 1971). Свободные синтезируют внутриклеточные белки, а мембраносвязанные — белки на экспорт, т. е. секреторные белки. В клетках печени синтезом сывороточного альбумина, например, ведают плотносвязанные рибосомы (Tanaka, Ogata, 1972). В связи с этим интересно отметить, что эндоплазматический ретикулум, как мы сказали выше, содержит большое количество ретинола, а при недостаточности витамина А прекращается синтез сывороточного альбумина (Леутская, 1957). Поскольку антитела являются белками, идущими в клетке на экспорт, то их синтез тоже должен осуществляться мембраносвязанными полисомами. Нами было показано, что в мембраны кишечника иммунизированных цыплят включаются значительно быстрее и в большем количестве меченый витамин А. А работами Де Лука (De Luca et al., 1969) было показано, что при недостаточности витамина А белковый синтез

страдает на мембраносвязанных полисомах. Таким образом, мембраны могут быть тем звеном, через который витамин А может оказывать свое влияние на синтез белка.

Микросомы — это структуры, состоящие из мембран и полисом или рибосом. Мы решили исследовать, содержат ли полисомы и рибосомы витамин А. Оказалось, что рибосомы и полисомы (аппарат белкового синтеза) содержат витамин А (Леутская, Фаис, 1973) в основном в виде ретинола. Но содержат его препараты рибосом, богатые факторами белкового синтеза (т. е. ферментами и вновь образованными белками). Это вполне согласуется с данными Де Лука (De Luca et al., 1969a), показавшего, что витамин А влияет на синтез белка через pH 5-ферментную фракцию. О том, что витамин А не является коферментом, говорят многие работы (Wasserman, Corradino, 1971). Поэтому его участие в синтезе белка должно заключаться в чем-то другом.

Витамин А является очень активным и гибким соединением. Он легко меняет свою химическую форму, переходя из эфира в спирт, кислоту или альдегид. Кроме того, он легко меняет свою стерическую форму, находясь то в транс-, то в одной из цисконфигураций. Благодаря этим своим данным витамин А, имеет, вероятно, широкие и разносторонние возможности участия в обмене веществ. Одной из важных, на наш взгляд, возможностей является его способность соединяться с белками. Известно его соединение с ретинол-несущим белком (Muto et al., 1972; Smith et al., 1973). Классическим примером соединения витамина А с белком является родопсин (Bownds, Wald, 1965). В этом подвижном соединении витамин стабилизирует белок опсин и благодаря своей способности менять пространственную конфигурацию участвует в акте зрения.

Поэтому можно предположить, что и в процессе синтеза антител влияние витамина А может осуществляться через стабилизацию мембран, а это значит через стабилизацию тех или иных ферментов, составляющих основную массу белков мембран. Не исключено при этом и то, что витамин А может стабилизировать отдельные активные белки, такие как те или иные ферменты и антитела, играя какую-то роль (подобно случаю с опсином) в акте их соединения с субстратом (в случае с ферментами) или с антигеном (в случае с антителами).

В таком случае синтез тех или иных белков требует обязательного присутствия витамина А.

В связи с этим нами была проведена серия опытов, давшая следующие результаты.

Как было отмечено выше, 4—5-й день после реиммунизации животных — это период максимального синтеза антител. В этот период в селезенке до 500 раз может возрасти количество клеток, продуцирующих антитела (Ortiz-Ortiz, Jaroslaw, 1969). Вновь синтезированные иммуноглобулины составляют более 50% от общего количества синтезируемых органом белков (Незлин, 1967). Введенный в этот период цыплятам меченый витамин А включается в большом количестве в работающую селезенку (Леутская, 1972). Через 3 час. после введения витамина он обнаруживается в эфирной и спиртовой фракциях селезенки в количестве в 12—13 раз большем, чем у контроля. Через 24 час. количество метки значительно падает и в эфирной фракции достигает нормы; количество же метки во фракции ретинола, хотя и резко падает, но остается все еще большим, чем у контроля. Создается впечатление, что у контроля, несмотря на сравнительно небольшое включение, расход витамина в селезенке происходит значительно медленнее, чем у иммунизированных животных. Этот факт нельзя не связать с тем, что в селезенке иммунизированных цыплят в это время происходит усиленный синтез антител и усиленная их секреция из органа. У этих же животных было проведено исследование включения метки C^{14} витамина А спирта в белки крови через 3 и 24 час. после введения. Оказалось, что γ - и β -глобулины иммунизированных

цыплят включают значительно больше витамина А — C^{14} , чем соответствующие фракции контрольных. Кроме того, через 24 час. после введения в данные фракции белков витамина А — C^{14} включено значительно больше, чем через 3 час. (через 3 час. — $1336 \pm 15,2$ и.м./мин/мл; через 24 час. — $2400 \pm 33,2$ и.м./мин/мл). Таким образом, наблюдается определенная зависимость между выведением витамина А из органа и включением его в γ -глобулины.

При введении меченого витамина А-авитаминозным и контрольным иммунизированным цыплятам он активнее включается в γ -глобулины А-авитаминозных (Леутская, 1969). Поскольку фракция γ -глобулинов содержит не только иммуноглобулины и тем более не только специфические антитела, мы исследовали возможность включения витамина А во фракцию специфических антител. Проведенные нами исследования показали, что метка C^{14} введенного витамина обнаруживается в соединении со специфическими антителами (Леутская, 1972). Количество включенного витамина чрезвычайно мало, но соотношение молекулярных весов антител и витамина А таково, что это кажется вполне естественным. Дело в том, что молекулярный вес даже самых легких 7S-антител, которые, в основном, синтезируются к 5-му дню при повторной иммунизации, равен 160 000, а молекулярный вес витамина — 286. На основании изложенных данных можно предположить, что витамин А присоединяется к антителам и в соединении с ними выделяется в русло крови. Возможно, что это присоединение происходит в момент синтеза антител и поэтому через 24 час. после введения его оказывается присоединенным к γ -глобулинам больше, чем через 3 час. В связи с этим интересно привести работу Мура (Nyquist, Grane, Mooré, 1971). Обсуждая вопрос наличия витамина А в аппарате Гольджи, Мур отмечает факт, что витамин А выводится в ток крови через тот же путь экспорта, который служит для белков, секретов и готовых антител (Zagury et al., 1970). Вполне возможно, что обнаруженный ими ретинол в аппарате Гольджи был не свободным ретинолом, а соединенным с образованным и накопленным в нем белком.

В свете всего изложенного становится ясно, что витамин А участвует в формировании иммунитета при иммунизации цыплят антигеном из *Ascaridia galli*. Поскольку его участие затрагивает основы синтетических процессов образования антител на уровне клетки, то, очевидно, что это его участие в синтезе антител распространяется и на другие гельминтозы, а также, по всей вероятности, и на инфекционные и протозойные заболевания.

Таким образом, результаты исследований показали, что роль витамина А в формировании иммунитета определяется его участием в синтезе и стабилизации антител. На примере иммунитета при аскаридозе нами установлены положения, имеющие значение и для общей иммунологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Акопян В. Д. 1956. Влияние витамина А на повышение резистентности овец к цистоспоридозу. — Труды Армянского науч. исслед. ин-та животноводства и ветеринарии, I, вып. 9, стр. 129—136.
- Васильев А. А. 1966. Изучение восстановительных процессов при фасциозе овец после дегельминтизации (сообщение первое). — Материалы к науч. конф. ВОГ, ч. II.
- Гинюккер Н. А. 1971. Иммуноморфологические и цитохимические изменения лимфоидных органов при экспериментальном описторхозе. — Мед. паразит. и паразитные болезни, 40, 6, стр. 657—663.
- Давтян Э. А., Акопян В. Д. 1959. Изменение баланса у овец при экспериментальном фасциозе. — Труды ГЕЛАН СССР, 9, стр. 79.
- Джемели М., Соулби Е. 1968. Развитие приобретенного иммунитета к ленточным гельминтам и успехи в изучении активной иммунизации, особенно к *Echinostoma* spp. — Бюлл. Всемир. Орган. здравоохран., 39, № 1, стр. 48.
- Дольников Ю. Я. 1953. Опыт иммунизации кур против аскаридоза. Канд. дисс. М.
- Ермолин Г. А. 1971. Иммунохимический анализ антигенной структуры декапсулированных личинок трихинелл. Сб. работ по гельминтологии. М., «Колос», стр. 134—141.

- Ермолин Г. А., Держене Р. К. 1968. Антигенная структура декапсулированных личинок *Trichinella spiralis* Owen, 1835. — Пятое науч. совещ., посвященное памяти академика Л. А. Орбели. Тезисы и рефер. докладов, 28 октября — 2 ноября 1968 г. Л., стр. 98.
- Ершов В. С. 1967. Иммуногенез при гельминтозах свиней. Докл. сов. ученых к XVIII Всемир. вет. конгрессу. М., стр. 29—31.
- Ершов В. С. 1968. Гельминтозы как аллергические заболевания. — Ветеринария, 12, 36—41.
- Ершов В. С., Наумичева М. И. 1970. Иммунитет при гельминтозах. В сб. «Гельминтозы сельскохозяйственных животных», 1969. М., стр. 5—41.
- Кацова Л. Б. 1965. Белковый состав сыворотки крови овец, собак и кроликов в норме и при ларвальных цестодах. Канд. дисс. М.
- Кольцова Т. Г. 1959. Зависимость между характером туберкулезных поражений и содержанием витамина А в организме кур. — Труды Ин-та микробиологии АН Латв., № 10, стр. 95.
- Кошкина Л. А. 1968. К вопросу об изменении проницаемости кутикулы *Ascaridia galli* в зависимости от иммунного состояния организма хозяина. — Труды ГЕЛАН СССР, 19, стр. 110.
- Кошкина Л. А. 1971. К вопросу об изменении проницаемости кутикулы *A. galli* в зависимости от физиологического состояния организма хозяина. Биохимия, физиология и антигенная структура гельминтов. — Труды ВИГИС, 17, стр. 165—167.
- Лейкина Е. С. 1960. Иммунитет и иммунодиагностика при аскаридозе. Дисс. М.
- Лейкина Е. С. 1970. Антигены гельминтов и их общность с антигенами хозяина. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 39, № 3, 349—355.
- Лейкина Е. С. 1972. Антитела при гельминтозах, их роль в диагностике и защитных реакциях организма. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 41, № 3, стр. 348—359.
- Лейкина Е. С., Москвин С. И., Соколовская О. М., Полетаева О. Г. 1964. К вопросу о длительности жизни цистицерков *C. bovis* и развитии иммунитета при цистицеркозе. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, № 6.
- Леутская З. К. 1957. К вопросу о влиянии витамина А на содержание нуклеиновых кислот и синтез белка в организме. — Бюлл. эксперт., биол. и мед., 44, № 10, стр. 57.
- Леутская З. К. 1959. В кн. «Леутский К. М. Витамин А» Черновицы, стр. 298.
- Леутская З. К. 1963. Влияние витамина А на процесс образования антител при иммунизации цыплят антигеном из *Ascaridia galli*. — Докл. АН СССР, 153, № 1, стр. 243.
- Леутская З. К. 1964. Уровень антител при недостаточности витамина А у цыплят, иммунизированных антигеном из нематод *Ascaridia galli*. — Докл. АН СССР, 159, № 1.
- Леутская З. К. 1964а. 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, стр. 464.
- Леутская З. К. 1966. Содержание разных форм витамина А в микросомах печени цыплят, иммунизированных из нематод *Ascaridia galli*. — Докл. АН СССР, 166, № 5.
- Леутская З. К. 1969. Исследование содержания разных форм витамина А в цитоплазматических гранулах селезенки цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. — Труды ГЕЛАН СССР, 20, стр. 88.
- Леутская З. К. 1969а. Влияние разных форм витамина А на синтез антител *in vitro*. Второй Всесоюз. Биохим. съезд, тезисы, 14-я секция, 35. Ташкент, изд-во «Фан».
- Леутская З. К. 1969б. Включение метки C^{14} витамина А-спирта в белковые и липопротеидные фракции крови у иммунизированных цыплят. — Докл. АН СССР, 185, № 2.
- Леутская З. К. 1972. данные приведены в статье Леутского К. М. Дослідження біологічної дії вітаміну А. — Укр. біох. журн., 44, № 6, стр. 771.
- Леутская З. К. 1973. Экспериментальное исследование роли витамина А в синтезе антител. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 17, № 5.
- Леутская З. К., Луцкова В. В. 1968. Влияние витамина А на уровень антител в сыворотке крови цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. — Труды ГЕЛАН СССР, 19, стр. 126.
- Леутский К. М., Любович Е. Н., Леутский К. М. 1970. Содержание фракций витамина А, холестерина и фосфолипидов в мембранах эндоплазматического ретикулаума печени цыплят. — Докл. АН СССР, 195, № 4, стр. 953.
- Леутская З. К., Фаис Д. 1973. Витамин А в рибосомах тканей животных. — Укр. биохим. журн., 45, № 5.
- Леутский К. М. 1970. Про теорію біологічної дії вітаміну А. — Укр. біохим. журн., № 2, стр. 257.
- Леутский К. М., Любович Е. Н. 1965. Дейки стороны взаємозв'язку в обмін і убіхінону, холестерину і вітаміну А. — Українск. Біохім. журн., № 5, стр. 742.
- Леутский К. М., Любович Е. Н. 1972. Содержание белка и фракций витамина А в клеточных мембранах слизистой кишечника. — Докл. АН СССР, 204, № 5, стр. 1257—1258.
- Лукина Р. Г. 1963. О влиянии витаминной диеты на суперинвазионный иммунитет и продолжительность инвазии при экспериментальной гименолепидозе

- мышей. В сб. «Пробл. паразитологии». Киев, стр. 73—75.
- Луцкая В. В., Леутская З. К. 1967. Влияние витамина А на количество антител в сыворотке цыплят, иммунизированных антигеном из *Ascaridia galli*. Проблемы паразитологии тезисы докл. V научн. конф. укр. республ. научн. об-ва гельминтол. Киев, изд-во «Наукова думка», стр. 53.
- Михайлов А. А., Гурвич А. Е., Петрова Р. В. 1969. Влияние ионизирующей радиации на синтез антител и неспецифических γ -глобулинов клетками селезенки мыши. — Вопросы мед. химии, 15, № 2, стр. 128.
- Наумичева М. И. 1964. Реакция преципитации на живых личинках при аскаридозе свиней. — Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. 2.
- Наумичева М. И., Сущенко Н. И. 1970. Применение реакции иммунодиффузии в геле для изучения динамики накопления антител при экспериментальном аскаридозе свиней. — Бюлл. Всесоюз. ин-та гельминтол., вып. 4, стр. 91—94.
- Неалин Р. С. 1970. Подклассы иммуноглобулина G человека. — Вопросы мед. химии, 16, № 1, стр. 103.
- Неалин Р. С., Кульпина Л. М. 1967. Incorporation of radioactive amino acids into gamma-globulin in a cell-free system from rat spleen. — Bioch. biophys. Acta, 138, № 3, с. 654.
- Неалин Р. С., Розлин О. В., Венгерова Т. И. 1968. Образование γ -глобулинов и его пептидных цепей в бесклеточной системе. — Мол. биол., 2, № 6, стр. 878.
- Полетаева О. Г. 1969. Разработка метода иммунодиагностики ранней стадии аскаридоза и некоторые вопросы механизма антителообразования при этой инвазии. Дисс. ВИГИС. М.
- Суслина М. В. 1964. Патоморфологические изменения в некоторых органах животных при ранней стадии аскаридоза. — Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. II.
- Тяжнов В. И. 1966. Иммуитет при метастронгилезе свиней. Тематический сборн. работ по гельм. — Труды ВИГИС, 12.
- Учитель И. Я., Коникова А. С. 1957. Сооставление процессов образования антител и неспецифических белков в организме. — Бюлл. экпер. биол. мед., № 7, стр. 85.
- Учитель И. Я., Хасман Э. Л. 1963. Интенсивность синтеза специфических и неспецифических белков организма на различных этапах иммуногенеза. В сб. «Вопросы инфекционной патологии и иммунологии». М., Медгиз, стр. 55.
- Фриденштейн А. Я., Чертова И. Л. 1969. Клеточные основы иммунитета. М., Медгиз, стр. 7.
- Шихобалова Н. П., Кустова Л. И. 1950. Влияние аскаридий на количество резервного витамина А в печени цыплят. Сообщ. I. — Труды ГЕЛАН СССР, 4, стр. 5—6.
- Шихобалова Н. П., Кустова Л. И. и Косилова А. М. 1950. Влияние аскаридий на запасы витамина А в печени цыплят. Сообщ. II. — Труды ГЕЛАН СССР, 5, стр. 9—13.
- Шульц Р. С. 1968. Некоторые итоги научно-исследовательских работ гельминтологического отдела КазНИВИ по патологии и иммунологии гельминтозов. Проблемы патологии, иммунитета и химиопрофилактики гельминтозов сельскохозяйственных животных. Алма-Ата, изд-во «Кайнар».
- Шульц Р. С., Даузалеева Э. Х. 1967. Патологические и иммунологические явления у цыплят, зараженных возрастающими дозами яиц гельминтов. В сб. «Проблемы паразитологии», Киев, стр. 307—309.
- Шульц Р. С., Даузалеева Э. Х. 1968. Патологические и иммунологические реакции после заражения прогрессивно увеличивающимися дозами яиц гельминтов (на примере гетеракидоза и аскаридоза цыплят). В сб. «Проблемы патологии и химиопрофилактики гельминтозов сельскохозяйственных животных». — Труды КазНИВИ, 13, Алма-Ата, стр. 126—145.
- Ackert J. E. 1931. The morphology and history of the fowl nematode *Ascaridia li-neata*. — Parasitol., 23, p. 360—79.
- Ackert J. E. 1932. Fowl resistance to parasitism affected by vitamins A and B. — Arch. Zool. Ital., 6, p. 1369—79.
- Ackert J. E., Ficher N. L., Zimmerman N. 1927. Resistance to parasitism affect by the fat soluble vitamin A. — Amer. J. Hyg., 13, p. 320—360.
- Ada G. L., Williams J. M. 1966. Antigen in tissues. I. Study of bacterial flagella in lymph nodes of rats injected with isotopically labeled flagella. — Immunology, 10, p. 417.
- Askonas B. A., Williamson A. R. 1967. Balanced synthesis of light and heavy chains of immunoglobulin G. — Nature, 216, N 5112, p. 264.
- Bassily S., Higashi G. I., Faridz, Williams R. E. 1972. Serum immunoglobulins schistosomiasis mansoni. — J. Trop. Med., Hyg., 75, N 4, p. 73—75.
- Becker M. J., Rich A. 1966. Polyribosomes of tissues producing antibodies. — Nature, 212, N 5058, p. 142.
- Becker M. J., Ralph P., Rich A. 1970. A study of lymph node polysomes and proteins during antibody production. — Bioch. Biophys. Acta, 199, p. 244—235.
- Berenbaum M. C. 1958. The antibody content of single cells. — J. Clin. Pathol., 11, N 6, p. 543.
- Bieri J. G., McDantel E. G., Rogers W. E. Jr. 1969. Survival of Germfree Rats without vitamin A. — Science, 163, p. 574.
- Bindsell E. 1969. Immunity to *Ascaris suum*. I. Immunity induced in mice by means of material from adult worms. — Acta pathol. et microbiol. scand., 77, N 2, p. 218.
- Blundell S. K., Gemell M. A., MacNamara

- F. N. 1968. Immunological responses of the mammalian host against tapeworm infections. VI Demonstration of humoral immunity in sheep induces by the activated embryos of *Taenia hydatigena* and *I. ovis*. — Exp. Parasitol., 23, p. 1.
- Boulisset L., Ruffe J. 1958. Sur l'évolution du paludisme a *Plasmodium berghet* (Vinck et Lips) charlekat blanc (*Ratus novgicus* L.) carence en vitamin A. — C. R. Soc. Biol., 158, p. 168.
- Bownds D., Wald G. 1965. Reaction of rhodopsin chromophore with sodium borohydride. — Nature, 205, p. 254.
- Campbell D. H., Garvey I. S. 1959. The in vivo stability of antibody. — J. Exptl. Med., 110, p. 355.
- Campbell P. N., Kernot B. A. 1962. The Incorporation of (C^{14}) Leucine into Serum Albumin by the Isolated Microsome Fraction from Rat Liver. — Biochem. J., 82, 2, p. 262—266.
- Campbell D. H., Garvey J. S. 1963. Nature of retained antigen and its role in immune mechanisms. — Adv. Immunol., 3, p. 261.
- Cathou R. E., Werner T. C. 1970. Hepten stabilization of antibody conformation. — Biochemistry, 9, N 16, p. 3149.
- Cebra J. J., Colberg J. E., Dray S. 1966. Rabbit bymphoid cells differentiated with respect to α , γ μ -heavy polypeptide chains and to allotypic markers A 1 and Aa 2. — J. Exper. Med., 123, N 3, p. 547.
- Cohen E. P. 1967. Conversion of non-immune cells into antibody-forming cells by RNA. — Nature, 213, N 5075, p. 462.
- Coombs R. R. A., Pont D. D., Soulsbey E. Y. 1965. Globulin, Possibly of Antibody Nature, Combining with the Cuticle of Live *Turbatrix acell*. — Exp. Parasit., 16, p. 311.
- Coons A. H. 1964. In molecular and cellular basis of antibody formation. — Prague, p. 559.
- Crandall R. B., Cebra S. S., Crandall C. A. 1967. The relative proportions of IgG—IgA—and IgM—containing cells in rabbit tissue during experimental trichinosis. — Immunology, 12, p. 147—158.
- Crandall C. A., Crandall R. B. 1969. Macroglobulin antibody response to *Ascaris suum* infection. Detection of a second macroglobulin component in the serum of infected mice. — J. Parasitology, 55, p. 1018—1024.
- Crandall C. A., Crandall R. B. 1971. *Ascaris suum*: Immunoglobulin responses in mice. — Exp. Parasitol., 30, p. 426—437.
- Crandall R. B., Crandall C. A. 1972. *Trichinella spiralis*: Immunologic response to infection in mice. — Expt. Parasitol., 31, p. 378—398.
- Crick F. H. C. 1966. The genetic code: yesterday, today and tomorrow, Cold Spring Harbor Symp. — Quant. Biol., 31, p. 3.
- Davies A. 1952. Lowered liver vitamin A reserves in avian coccidiosis. — Nature, 170, p. 849.
- De Luca L., Little E. P., Wolf G. 1969. Vitamin A and Protein Synthesis by Rat Intestinal mucosa. — J. Biol. Chem., 244, N 3.
- De Luca L., Little E. P., Wolf G. 1969a. Vitamin A deficiency effect on protein synthesis. — Fed. Proc., 28, N 2, p. 489.
- Deo P. G., Srivastava H. D. 1962. Studies on the effects of different deficient diets on the natural resistances of chickens to *Ascaridia galli* (Sehrank) Freeborn. — Indian J. Veterin. Sci. and Animal Husbandry, 32, N 1, p. 54—69.
- Diehl J. F. 1960. Effect of Hepatic Coccidiosis Infection in rabbits on Tissue Level of Vitamins A and E. — J. Nutrition, 71, p. 322.
- Dutton R. W., Mitchell R. J. 1967. Cell population and cell proliferation in the in vitro response of normal mouse spleen to heterologous erythrocytes. Analysis by the hotpulse technique. — J. Exptl. Med., 126, p. 443.
- Edelman G. M., Gall W. E. 1969. The Antibody problem. — Ann. Rev. of Biochem., 38, p. 415.
- Edwards A. J., Burt J. S., Ogilvie B. M. 1971. The effect of immunity upon some enzymes of the parasitic nematode *Nippostrongylus brasiliensis*. — Parasitol., 62, N 2, p. 339—349.
- Ember M., Mindzenty L. 1969. Effect of Ciardiasis upon vitamin A Metabolism. — Parasitol. Hung., 2, p. 55—69.
- Erasmus J., Scott M. L., Levine P. P. 1960. A relationship between coccidiosis and vitamin A nutrition in chickens. — Poultry Sci., 39, p. 565.
- Ferrando R., Dhennin L. E., Dhennin L. O., Jaques F., Froget J., Cauchard J. C. 1956. Vitamin A serique et vaccination anti-aphteuse. — C. R. Acad. Sci., 24, p. 3143.
- Finkelstein M. H. 1932. Effect of carotene on course of *B. tuberculosis* infection of mice fed on a vitamin A deficient. — Proc. of the Soc. f. Exp. Biol. and Med., 29, p. 969—971.
- Fischer C. E., Spragg J., Tolamo R. C., Peirce J. V., Suzuki K., Austen K. F., Haber E. 1969. Structural requirements for binding of bradykinin to antibody. — Biochemistry, 8, N 9, 3750.
- Foster A. O., Cort W. W. 1931. The effect of diet on hookworm infestation in dogs. — Science, 73, p. 681.
- Ganguly J. 1954. Intracellular distribution of vitamin A esterase activity in rat liver. — Arch. Biochem. Biophys., 52, N 1, p. 186—189.
- Ganguly J., Deuel H. J. 1953. Intracellular Distribution of vitamin A Esterase activity in Rat Liver. — Nature, 172, N 4368, p. 120.
- Garriets E. 1961. The prophylactic action of vit. A in caecal coccidiosis by protection of the epithelium. — Brit. Vet., 117, p. 507—515.

- Garvey J., Campbell D. H., Das M. I. 1967. Urinary excretion of forcing antigens and RNA following primary and secondary in jections of antigens.— J. Exper. Med. 125, N 1, p. 111.
- Genoa M. C., Williams C. A., Lipman F. 1965. Synthesis of serum proteins by A cell — free system from rat liver.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 53, N 3, p. 619—22.
- Gordon B. L. 1967. Functional immunity to nematode disease: a review.— Annals allergy, 25, p. 3.
- Haurowitz F., Champton C. F. 1952. The fate in rabbits of intravenously injected J¹²⁵ iodoalbumin.— J. Immunol., 68, N 1 p. 73.
- Hillyer G., Menéndez — Corrada R., Lubers R. 1970. Evidence of transplacental passage of specific antibody in schistosomiasis mansoni in man.— Amer. J. Trop. Med. Hyd., 19, p. 289.
- Jones Valerie E., Edwards A. J., Ogilvie Bridget M. 1970. The circulating immunoglobulins involved in protective immunity in the rat.— Immunology, 18, N 5, p. 621—633.
- Jagers S. E., Herbert I. V. 1968. Studies on the resistance of pigsto the Lungworm *Metastrongylus* spp. infections in minimal disease pigs from eight weeks of age. I.— Compar. Pathol., 78, N 2.
- Kano-Sucoka T., Spigelman S. 1962. Evidence for a nonrandom reading of the genom.— Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 48, N 2, p. 1942—1949.
- Karmanska K., Kazar Z., Seniuta R., Czajkowska J. 1971. Behavi or of mast cells in experimental trichinellosis in mice.— Wiad. parazytol., 17, N 5—6, p. 593—607.
- Karush F. 1957. The interaction of purified anti β -lactoside antibody with haptens.— J. Amer. Chem. Soc., 79, N 13, p. 3380.
- Kinoy Y., Rich A. 1965. A polycistronic messenger RNA associated with β -galactosidase induction.— Proc. U. S. Nat. Acad. Sci., 54, N 6, p. 1751—1758.
- Klimés B., Gažo M. 1962. Wechselbeziehung zwischen dem Vitamin A und der Geflügelaskaridiose.— Arch. Geflügelk, 26, p. 165—175.
- Krakower C., Hoffman W. A., Axtmayer J. 1940. The fate of schistosomes (*S. mansoni*) in experimentale infection of normal and vitamin A deficient white rats.— Puerto Rico Journal of Public Health and Tropical Medicine, 16, p. 269—345.
- Kubinski H., Koch G., Drees O. 1962. Fractionation of ribonucleic acid from poliovirus-infected cells by column chromatography.— Bioch. Bioph. Acta, 61, N 3, 332.
- Kutter E., Hausch C. 1969. The use of substituent constants in the quantitative treatment of hapten antibody in — tereaction.— Arch. Biochem. and Biophys., 135, N 1—2, p. 126.
- La Gallie P. 1955. Influence du parasitismo sur les fonctions liée à la vitamine A, chez le Rat et la Souris.— Com. Rend. Soc. Biol., 919, N 3—4, p. 349.
- Lazda V., Starr J. I. 1965. The stability of messenger ribonucleic acid in antibody synthesis.— J. Immunol., 95, N 2, p. 254.
- Lehninger A. L. 1964. The Mitochondrion (Molecular basis of structure and function).— N. Y. Amsterdam, W. Benjamin.
- Leutskaya Z. K., Fats D. 1973. The presence of vitamin A in animal cell ribosomes.— Biochem. Bioph. Acta, 312, p. 103.
- Lucy J. A., Licht F. V. 1969. Reactions of vitamin A with acceptors of electrons: interactions with iodine and the formation of iodide.— Biochem. J., 112, p. 231.
- Mach B., Vassali P. 1965. Template activity of RNA from antibody producing tissues.— Science, 150, N 3696, p. 622.
- Machado J. O. L. 1969. Observations sur les troubles trophiques de carence dans le parasitisme per la *Leishmania enriettii*.— Bull. Soc. pathol. exot., 62, N 4, p. 689.
- Mack J. P., Lui N. S., Roels O. A., Anderson O. R. 1972. The occurrence of vitamin A in biological membranes.— Biochem. Bioph. Acta, 288, p. 203.
- Mahadevan S., Murthy S. K., Krishnamurthy S., Ganguly J. 1961. Studies on Vitamin A Esterase.— Biochem. J., 79, p. 416.
- Manner G., Gould B. S. 1965. Gamma globulin synthesis on ribosomes and ribosomal aggregates.— Bioch. Bioph. Acta, 108, p. 659.
- Mannik M. 1967. Variability in the Specific interactions of H. and L. Chains of γ -Globulins.— Biochemistry, 6, N 1, p. 134—142.
- Matoff K., Tersijski A. 1968. Immunisierung gegen *Ascaris suum*, *Ascaris limbricoides* und *Trichinella spiralis*. II Perorale Immunisierung gegen *Ascaris suum* mit erwachsenen Askariden, mit Askaridenlarven 3 und 4 Stadiums und mit Flüssigkeit, in der erwachsene Askariden gehalten wurden.— Z. Tropen med. und Parasitol., 19, N 3, p. 28—288.
- McCoy O. R. 1934. The effect of vitamin A deficiency on the resistance of ratus to infection tvith *Trichinella spiralis*.— American J. of Hygiene, 20, p. 169—180.
- Miller H. R. P., Jarrett W. F. H. 1971. Immune reactions in mucous membranes.— Immunology, 20, N 3, p. 277—288.
- Mills C. K., Kent N. H. 1965. Excretions and Secretions of *Trichinella spiralis* and Their Role in Immunity.— Exp. Parasitol., 16, p. 300.
- Mitchell G., Nossal G. 1963. Ribonucleic acid metabolism in the plasma cell sequence.— Nature, 197, N 4872, p. 1121.
- Muto Y., Smith J. E., Milch O., Goodman D. S. 1972. Regulation of retinol — binding Protein metabolism by vitamin A status in the rat.— J. Biolog. Chem., 247, N 8, p. 2542—2550.
- Norton W. L., Lewis D., Ziff M. 1965. The effect of progressive immunization on polyribosomal size in lymphoid cells.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 54, N 3, 851.
- Nossal G. J. V., Mäkelä O. 1962. Elaboration of antibodies by single cells.— Annual Rev. Microbiol., 16, 53.
- Nossal G., Ada G. L., Austlin C. M. 1965. Antigens in immunity. IX The antigen content of single antibody forming cells.— J. Exp. Med., 121, N 6, p. 945.
- Nygulst S. E., Crane F. L., Morré D. J. 1971. Vitami A: Concentration in the Rat Liver Golgi Apparatus.— Science, 173, N 4000, p. 939—940.
- Ogata K., Omori S., Hirokawa R., Takahashi T. 1962. Биосинтез сывороточного альбумина в печени и сывороточного γ -глобулина в селезенке при иммунизации животных. Исследование на бесклеточных системах. В кн. «Труды V Межд. биохим. конгресса». Симпозиум II. М., Изд-во АН СССР, стр. 194.
- Ogilvie B., Jones V. E. 1971. Parasitological review *Nippostrongylus brasiliensis* a review of immunity and the host-parasite relationship in the rat.— Exptl. Parasitol., 29, p. 138.
- Ortiz-Ortiz L., Yaroslav B. N. 1969. Synthesis of RNA by normal mouse spleen cells after stimulation with antigen in vitro.— Nature, 221, p. 1153.
- Pande P. G., and Krishnamurty D. 1959. Inter relationship between hypovitaminosis A and *As. galli* infestation in poultry.— Poultry Sci., 38, p. 13—28.
- Pavel I., Cimpeanu S., Chistu N. 1958. Studii electroforetic al disproteinemiilor in avitaminosele A, B, C, D experimentale. Medicina Iterna, 10, 2, p. 183.
- Peters T., Anfinsen C. 1950. Net production of serum albumin by liver slices.— J. Biol. Chem., 186, p. 805.
- Poynter D. 1963. Parasitic bronchitis Advances in Parasitology. Academic Press.
- Poynter D., Terry R. I. 1962. Progress toward the satisfactory standardization of X-irradiated lungworm vaccine.— Proc. Int. Congr. Biol. Stand., 7, p. 520—525.
- Redman C. M. 1969. Biosynthesis of serum proteins and ferritin by free and attached ribosomes of rat liver.— J. Biol. Chem., 244, p. 4308.
- Rhodes M. B., Nayak D. P., Kelley G. W., Marsh C. L. 1965. Studies in helminth enzymology. IV Immune responses to malic dehydrogenase from *Ascaris suum*.— Exp. Parasit., 16, p. 373.
- Roach R. W. 1943. Two cases of avitaminosis A encountered in poultry.— Vet., 55, p. 265—66.
- Roman N. 1959. Modificările provocate de migrarea larvelor de ascarizi in organismul animalelor cu alimentatie competă si avitaminoză A.— Microbiol., Parasitol., Epidemiol., 4, N 3, p. 231—240.
- Rozman T., Stavitsky A. B. 1968. В кн. «Nucleic acids in immunology», red. Plescia I. J. and Broun W. N. Y. Springer Verlag, p. 448.
- Stkorska E. J. 1971. Procesy związane z powstawaniem przeciwciał. Mechanisms of Antibody synthesis.— Postopy Biochem., 17, N 1, p. 151—162.
- Smith J. E., Muto Y., Milch P. O., Goodman D. W. S. 1973. The effects of Chylomicron vitamin A on the metabolism of retinol — binding Protein in the rats.— J. Biol. Chem., 248, N 5, p. 1544.
- Soulsby E. I. L. 1961. Immune mechanism in helminth infection.— Vet. Rec., 73, 43, p. 1053—1058.
- Soulsby E. J. I. 1962. Antigen — Antibody Reactions in Helminth Infections.— Adv. Immunol., 2, p. 265.
- Soulsby E. J. 1967. Lymphocytes and Parasites. Proceedings of the Third Intern. Conference of the World Associat. for the Advancement of Veterinary Parasitology. Lyons.
- Speirs R. S. 1965. Examination of the mechanism of antibody formation using nucleic acid protein inhibitors.— Nature, 207, N 4995, p. 371.
- Sptndler L. 1933. Retention of vitamin A to the development in rat to superinfection with an intestinale nematoda *Nippostrongylus muris*.— J. Parasitol., 20.
- Sriramachari S., Gopalan C. 1958. Effect of some nutritional factors on resistance to tuberculosis.— Indian J. of Medical res., 46, p. 105—112.
- Stavitsky A. B. 1961. In vitro studies of the antibody responso.— Adv. Immunol., 1, p. 211.
- Strauss W. 1959. Rapid cytochemical identification of phagosomes in various tissues of the rat and their differentiation from mitochondria by the peroxidase method.— J. Biochem. Bioph. Cytol., 5, p. 193.
- Svehag S. 1964. Antibody formation in vitro by separated spleen cells: inhibition by actinomycin or chloramphenicol.— Science, 146, N 3644, p. 659.
- Svenson R. M., Kern M. 1967. The synthesis and secretion of γ -globulins by lymph node cells. I. The microsomal compartmentalization of γ -globulins.— Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 57, N 2, 417.
- Taffs L. S. 1965. Immunological studies on experimental infection of quinea-pigs and rabbits with *Ascaris suum*, Goetze, 1962.— J. Helminthol., 39, N 2/3, p. 297.
- Taffs L. F. 1968. Immunological studies on experimental infection of pigs with *Ascaris suum*. VI. The histopathology of the liver and lung.— J. Helm., 42, N 1/2, p. 157—172.
- Takagi M., Tanaka T., Ogata K. 1970. Functional differences in protein synthesis between free and bound polysomes of rat liver.— Biochem. Biophys. Acta., 217, p. 148.
- Tanaka T., Ogata K. 1971. Preferential Synthesis of Arginase by free polysome from rat liver.— J. Biochem., 70, N 4, p. 693—697.
- Tanaka T., Ogata K. 1972. Two classes of

- membrane — bound ribosomes in rat liver cells and their albumin synthesizing activity.— *Bioch. Biophys. research. com.*, 49, N 4.
- Tay M. C., Knight K. L. 1969. Цит. по Гауровиц Ф. «Иммунохимия и биосинтез антител». М., изд-во «Мир», стр. 238.
- Thorson R. E. 1953. Studies on the mechanism of immunity in the rat to the nematode *Nippostrongylus muris*.— *Amer. J. Hyg.*, 58, p. 1.
- Thorson R. E. 1954. Absorption of protective antibodies from serum of rate immune to the nematode *Nippostrongylus muris*.— *J. Parasitol.*, 40, p. 1.
- Thorson R. E. 1956. The stimulation of acquired immunity in dogs by infections of extracts of the Esopragns of adult hookworms.— *J. Parasitol.*, 42, p. 501.
- Thorson G. E. 1969. Environmental stimuli and the responses of parasitic helminths.— *Bioscience*, 2, p. 19.
- Tormes J. 1968—1969. Componentes antigenicos de *Ascaris suum* (Goeze, 1782) por immunodiffusion e immunoelectroforesis.— *An. Inst. investig. veterin.*, p. 18—19, 67.
- Vazquez J. J. 1961. Antibody — or gamma-globulin — forming cells, as observed by the fluorescent antibody technic.— *Laboratory Investigation*, 10., p. 1110.
- Warner J. R., Knopf P. M., Rich A. 1963. A multiple ribosomal structure in protein synthesis.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 49, N 1, 122.
- Wasserman R. H., Corradino R. A. 1971. Metabolic role of vitamins A and D.— *Ann. Rev. of Biochem.*, 40, p. 501.
- Watt J. V., Golden W. R. C., Olason E., Mladich G. 1943. The relationship of vitamin A to resistance to *Nippostrongylus muris*.— *Sci.*, 97, 381.
- Williams J. F., Soulsby E. J. 1970. Antigenic analysis of developmental stages of *Ascaris suum*. Comparison of eggs, larvae and adults.— *Exp. Parasitol.*, 27, N 1, p. 150.
- Yacger R. G., Miller O. N. 1963. Effect of Malnutrition on stability of Rats to *Trypanosoma cruzi*. V. Vitamin A Deficiency. *Expr. Parasitol.*, 14, p. 9—14.
- Zagury D., Uhr J. M., Jamieson J. D., Palade G. E. 1970. Immunoglobulin synthesis and secretion. II Radioautographic studies of sites of addition of carbohydrate moieties and intracellular transport.— *J. Cell. Biol.*, 46, N 1, p. 52.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕМАТОДОФАУНЫ РЫБ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

В. В. ЛОМАКИН

Впервые анализ зоогеографического статуса паразитов рыб Каспия был проведен В. А. Догелем и Б. Е. Быховским (1939). Ими были выделены пресноводные и морские элементы, эндемики, паразиты северного, южного, юго-восточного происхождения, а также частично намечены пути формирования паразитофауны рыб этого региона.

Впоследствии вопросы зоогеографического районирования паразитов рыб Каспийского моря освещались С. С. Шульманом (1958), Т. К. Микаиловым (1969), Е. С. Скрибиной (1969), А. М. Атаевым (1970). Выводы этих исследователей в целом совпадают с данными Л. С. Берга (1940) о зоогеографическом статусе ихтиофауны Каспия.

В современной зоогеографии на первый план выдвигается изучение происхождения фауны той или иной территории и закономерностей ее формирования. За единицу зоогеографического анализа мы принимаем «тип фауны». Это понятие введено в литературу Б. К. Штегманом (1938). Содержание его очень близко к определению эколого-фаунистического комплекса, данное Г. В. Никольским (1953), как «...группы видов, связанных общностью своего географического происхождения и развития в одной географической зоне, к условиям которой виды и приспособлены».

При распределении нематод рыб по типам фаун нами за основу принята классификация Г. В. Никольского для рыб пресных вод СССР. Причисляя нематод к тому или иному типу фауны, мы учитывали их экологические особенности, круг дефинитивных хозяев и характер ареала.

Согласно данным Г. В. Никольского (1953), ихтиофауна Каспия складывается из четырех типов фаун (-фаунистических комплексов по Никольскому): древнего верхнетретичного, понтокаспийского морского, понтокаспийского пресноводного и бореального равнинного. Однако, по гельминтологическим данным, не удастся четко разграничить бореальный равнинный и понтокаспийский пресноводный типы фаун. Много общего и в экологии рыб, слагающих эти типы фаун. Поэтому в настоящей работе мы рассматриваем их как единый «бореальный равнинный пресноводный» тип фауны. Таким образом, в нематодофауне рыб Каспия мы различаем три типа фаун: древний верхнетретичный, понтокаспийский морской и бореальный равнинный пресноводный.

Для понимания современного статуса и выяснения истории формирования нематодофауны рыб Каспия необходимо сопоставление эколого-географических характеристик нематодофаун сопредельных с Каспием морей Понто-Арало-Каспийской провинции. В Понто-Азовском бассейне, помимо отмеченных выше трех типов фаун, еще широко распространены океанические рыбы и их специфичные нематоды благодаря связи со Средиземным морем и Атлантическим океаном. В самых общих чертах из-за скудности данных можно выделить в этой группе два более или менее экологически однородных типа фауны нематод рыб, которые мы называем атлантическим бореальным и сублиторальным морским. В Аральском море, отличающемся бедностью видового состава рыб и нематод, можно выделить лишь один тип фауны — бореальный равнинный пресноводный. Таким образом, нематодофауна рыб в морях Понто-Арало-Каспийской провинции складывается из следующих типов фаун.

1. Древний верхнетретичный. У рыб древнего верхнетретичного типа фауны (осетр, севрюга, белуга, шип) в морях Понто-Арало-Каспийской провинции зарегистрировано 17 видов нематод. Только 8 из них — *C. tuberculata*, *C. acipenseris*, *C. bidentatum*, *C. acipenserina*, *A. ovotrichuria*, *A. argumentosus*, *C. sphaerocephalus* и *D. inexpectata* — принадлежат к исконной нематодофауне осетровых. Остальные нематоды преимущественно личиночные формы) встречаются у рыб этого типа фауны в единичных случаях, с низкой интенсивностью и, по-видимому, являются для него чужеродным компонентом.

Характерными особенностями нематод рыб древнего верхнетретичного типа фауны является их строгая специфичность ко всей группе хозяев, а не к отдельным видам рыб и эвригалинность. Такой характер паразито-хозяйных отношений обуславливается близостью трофических связей различных видов осетровых. Эвригалинность нематод объясняется, по-видимому, тем, что становление их связей с хозяевами происходило при значительных колебаниях солености.

В этом типе фауны нематод имеются остатки очень древней фауны — *C. acipenserina* и *C. acipenseris*, которые являются в настоящее время единственными представителями родов *Cyclozone* и *Cystoopsis*. Остальные нематоды этой группы стали паразитами осетровых, по-видимому, в более позднее время. Обращает внимание их морфологическая и экологическая близость к некоторым другим представителям родов *Contracaecum*, *Ascarophis* и *Cusculanus* от костистых рыб, главным образом лососевых, — обитателей северных морей и эстуариев северных рек. Не будучи узко адаптированными к своим хозяевам, последние вполне могли приспособиться к паразитированию у осетровых при наличии непосредственных водных связей морей Понто-Арало-Каспийской провинции с бассейном Ледовитого океана. Последующая географическая изоляция от исходных форм, вероятно, привела к формированию специфичных осетровых видов нематод из упомянутых выше родов.

Распределение нематод рыб древнего верхнетретичного типа фауны в морях Понто-Арало-Каспийской провинции и за ее пределами далеко не равномерно. Наиболее полно фауна нематод этого типа представлена в Каспий-

ском (семь видов) и Черном (пять видов) морях, в Азовском море — три представителя этого типа фауны, а в Арале они совершенно отсутствуют. В водах Сибири и Дальнего востока фауна нематод осетровых обеднена за счет выпадения морских и солоноватоводных видов, но в целом близка к таковой Каспия и Понто-Азова. Поэтому мы считаем справедливой точку зрения Ю. А. Стрелкова и С. С. Шульмана (1971) об единстве происхождения понтокаспийских и сибирских осетровых. Центр формирования этого типа фауны, вероятно, находился в пределах черноморско-каспийского бассейна, сформировавшегося в ранне- и среднемиоценовые эпохи.

Для того чтобы древний верхнетретичный тип фауны нематод рыб приобрел черты, которые присущи ему в настоящее время, необходимыми, на наш взгляд, условиями его формирования были: длительность контактов нематод с хозяевами в приустьевых участках морей в условиях значительных колебаний солености и относительно стабильном термическом режиме, а также контакт с представителями северной ихтиофауны, в результате чего ряд нематод впоследствии перешел к паразитированию на осетровых.

2. Понто-Каспийский морской. По данным Г. В. Никольского (1953), к этому типу фауны принадлежат древние автохтонные виды рыб из семейств бычковых, сельдевых, а также морской судак из окуневых рыб. У них зарегистрировано 16 видов нематод, не относящихся, однако, к данному типу фауны. Объясняется это, с одной стороны, особенностями трофики хозяев. Например, сельдевые рыбы вообще лишены стеноксенных видов нематод, поскольку питаются преимущественно планктоном (копеподы); с другой стороны, следовало бы ожидать, что бычковые, потребляя бентические формы беспозвоночных — промежуточных хозяев многих нематод, должны обладать богатой нематодофауной. Однако высокая избирательность в питании, приуроченность к узким экологическим нишам в значительной степени снижают численность нематод у этих рыб. Кроме того, вполне вероятно, что после изоляции Каспия в изменившихся условиях погибли промежуточные хозяева древних специфичных нематод бычковых — исходно морские формы. Бычки же в силу своей эвригалинности выжили, перешли на питание другими беспозвоночными, но при этом лишились своей стеноксенной нематодофауны.

Различные условия обитания представителей этого типа фауны рыб в Понто-Азове и Каспии наложили весьма характерный отпечаток на видовой состав их нематодофауны. В Черном море рыбы Понто-Каспийского морского типа занимают сходные экологические ниши с компонентами сублиторального морского типа фауны и заражены преимущественно нематодами этого типа: *C. aduncum*, *C. filiformis*, *A. prosper*, *S. tamari*, *G. tricirrata*, *C. minutus*. В Каспии у рыб этого типа фауны преобладают эвригалинные виды нематод из бореального равнинного пресноводного типа фауны и эвригалинные личиночные виды нематод, широко распространенные у рыб всех типов фауны.

3. Бореальный равнинный пресноводный. К данному типу фауны принадлежит 16 видов нематод, паразитирующих у рыб семейств карповых, щуковых и окуневых: *C. brevispicula*, *C. levaschoffi*, *R. acus*, *Rh. denudata*, *Rh. chodukini*, *Rh. amago*, *Rh. gnedini*, *F. sulaki*, *F. acuminata*, *C. lacustris*, *C. truncatus*, *A. scardinii*, *M. intestinalis*, *Ph. ovata*, *Ph. sanguinea* и *Th. abdominalis*. Помимо перечисленных видов у рыб этого типа фауны встречается еще 12 видов нематод (в основном личиночные формы), которых мы не включаем в данный тип фауны. Отличительной особенностью экологии нематод, составляющих ядро бореального равнинного пресноводного типа фауны, является их эвритермность и приуроченность к наиболее опресненным участкам морей Понто-Арало-Каспийской провинции. По-видимому, для формирования этого типа фауны нематод необходимым условием было длительное существование его представителей в пресных водоемах при нестабильных температурных

условиях. Кроме того, у нематод этого типа фауны специфичность проявляется не к определенной систематической группе рыб, а к представителям ихтиофауны, занимающих одинаковые экологические ниши.

Анализ современного ареала представителей бореального равнинного пресноводного типа фауны показывает более или менее их равномерное распределение по всем морям провинции. Это, по-видимому, связано с проникновением данного типа фауны в южные моря либо одновременно, либо с небольшим разрывом по времени. Действительно, в четвертичном периоде в связи с общим похолоданием и значительным опреснением южных морей в межледниковое время имелись возможности для распространения его по южным морям.

4. Атлантический бореальный. В Понто-Азовском бассейне к этому типу фауны мы относим представителей 14 семейств рыб (акуловые, скатовые, угри, ставридовые и др.) и их специфичных нематод (*Pseudoanisakis rotundata*, *Proleptus robustus*, *P. dogieli*, *Echinocephalus spinosissimus*). Это обитатели батипелагиали открытых океанических пространств, а в Черном море встречаются в холодном глубинном слое воды.

Гельминтофауна представителей атлантического бореального типа фауны Черного моря изучена весьма слабо; известны данные о гельминтах лишь трех семейств рыб. Поэтому составить сколько-нибудь законченную характеристику этого типа фауны пока не представляется возможным. Тем не менее можно отметить следующее: нематоды рыб атлантического бореального типа фауны приурочены к водам с высокой соленостью, распространены от арктико-бореальной до субтропической зоны океана. Формирование нематод рыб этого типа фауны происходило, вероятно, в условиях открытого океана при стабильном солевом режиме.

5. Сублиторальный морской. У рыб сублиторального морского типа фауны (атеринные, кефалевые, звездочетовые, камбаловые, бычковые, тресковые и др., всего 21 семейство), обитающих в Понто-Азове, в настоящее время известно 19 видов нематод: *Thominx gracilis*, *Contracaecum aduncum*, *C. clavatum*, *C. jabri*, *C. collare*, *C. mulli*, *Coezia tricirrata*, *Ascarophis pontica*, *A. mullusi*, *A. prosper*, *Spinitectus tamari*, *Philometra filiformis*, *Ph. tauridica*, *Ph. scomberesoxis*, *Ph. globiceps*, *Cucullanus micropapillatus*, *C. heterochrous* и *Cucullanellus minutus*. В Черном море сублиторальный морской тип фауны нематод рыб представлен далеко не полно, так же как хозяева. По данным Л. А. Зенкевича (1963), ихтиофауна Черного моря составляет лишь 30% от средиземноморской. Поэтому, учитывая сказанное и слабую изученность нематодофауны средиземноморских и атлантических рыб, мы воздерживаемся дать более или менее целостную экологическую характеристику этого типа фауны нематод. Отметим, что одним из наиболее общих и характерных черт нематод сублиторального морского типа фауны является теплолюбивость и стеногалинность. Об этом свидетельствует приуроченность их к морям тропической и субтропической зон с океанической соленостью, где, по-видимому, и происходило формирование этого типа фауны. Надо сказать, что и атлантический бореальный и сублиторальный морской типы фауны нематод рыб, играя ведущую роль в Черном море, не оказали заметного влияния на формирование нематодофауны рыб Каспия и Арала по причине изоляции последних от Черного моря. Различие в исторических судьбах каждого из морей Понто-Арало-Каспийской провинции является причиной того, что нематодофауна рыб этих водоемов имеет своеобразный характер.

Фауна нематод Понто-Азова, Каспия и Арала довольно разнообразна по составу слагающих ее типов. У рыб Черного моря насчитывается 42 вида нематод, принадлежащих к 5 упомянутым выше типам фауны. У рыб Каспия — 28 видов нематод, представителей трех типов фауны и в Аральском море лишь один тип фауны — бореальный равнинный пресноводный, представленный 12 видами. Эндемичных форм в Черном море насчитывается 22 вида, в Кас-

нии 7, а в Аральском море — всего 4. В характере современной нематодофауны южных морей имеется тенденция к возрастанию роли морских элементов в направлении с востока на запад. В Аральском море преобладают пресноводные формы — свыше 90%. В Каспии число морских (вернее солоноватоводных) видов нематод достигает 25%. В нематодофауне рыб Черного моря руководящую роль играют формы морского происхождения (свыше 60%) — представители атлантического бореального и сублиторального морского типов фауны.

Помимо различий в нематодофауне южных морей имеются элементы сходства. Общими для всех этих морей являются 8 видов нематод бореального равнинного пресноводного типа фауны. Общими для Понто-Азова и Каспия являются 6 видов нематод древнего верхнетретичного и 10 нематод бореального равнинного. И, наконец, 9 видов нематод рыб последнего типа фауны являются общими для Каспия и Арала.

Таким образом, сходство нематодофауны рыб Каспия и Понто-Азова, с одной стороны, и Арала и Каспия — с другой, весьма велико. Но сходство его достигается различными путями. Помимо нематод рыб бореального равнинного пресноводного типа фауны, распространенных более или менее равномерно в Понто-Азове, Каспии и Арале, Каспийское и Черное моря больше сближают общность древних эндемичных нематод рыб древнего верхнетретичного типа фауны. Различия же между нематодофаунами Черного и Аральского морей настолько значительны, что не позволяют допустить развитие этих фаун из одного общего корня — фауны одного водоема. Действительно, это подтверждается и геологическими данными. Аральское море возникло в Арало-Сарыкамышской аллювиальной равнине после Рисского оледенения в четвертичном периоде, тогда как Черное море стало обособляться от океана Тетис в среднемиоценовое время третичного периода (Герасимов, Марков, 1939).

В то же время закономерное сходство нематодофаун рассматриваемых пар водоемов не может быть объяснено иначе, чем признанием непосредственного обмена фаунами, возможного лишь при условии установления водного контакта между водоемами. Следовательно, между Черным и Каспийским морями, а также между Каспийским и Аральским в прошлом должны были иметь место непосредственные контакты. Что же касается фаунистических различий, а они выражены отчетливо, то их причиной следует считать, очевидно, длительную изоляцию этих водоемов, во времени, возможно, более продолжительную, чем контакты между ними.

Анализ геологической и палеогеографической литературы (Архангельский, Страхов, 1938; Герасимов, Марков, 1939; Андрусов, 1948) показал, что предполагаемые контакты в прошлом имели место: существовали прямые связи Каспия с Понто-Азовом через Манычский пролив и с Аралом через Узбой. Кроме того, существуют доказательства водных связей южных морей с бассейном Ледовитого океана (Митрофанов, 1971). Сопоставляя приведенные данные с геологической историей южных морей, мы можем реконструировать историю формирования фаунистических комплексов Каспия и сопредельных морей Понто-Арало-Каспийской провинции.

Древний верхнетретичный и понтокаспийский типы фаун сформировались еще в период распада океана Тетис. Они сохранились на протяжении длительного периода существования Сарматского, Меотического и Понтического бассейнов и существуют после окончательного обособления Понто-Азова и Каспия. О времени возникновения отдельных представителей этих типов фауны свидетельствуют палеонтологические находки. В отложениях понтического времени близ Одессы были найдены остатки рыб из родов *Acipenser*, *Cleupeonella*, среди отложений Акчагыльского бассейна (плиоцен) обнаружены представители рода *Caspialosa* (*-Alosa*), бычковые были известны еще с Сарматского времени (верхний миоцен). Таким образом, минимальный воз-

раст представителей этих типов фаун составляет, по Т. С. Рассу (1951), 5—6 млн. лет.

Образование связи между Средиземным и Черным морями через Босфор привело к значительному осолощению черноморской области и к вселению сюда представителей атлантического бореального и сублиторального морского типов фауны.

В четвертичный период вследствие значительного опреснения южных морей под влиянием стока талых ледниковых вод и общего похолодания климата сюда проникли представители бореального равнинного пресноводного типа фауны.

Окончательное разобщение южных морей наложило своеобразные отпечатки на фаунистические комплексы этих водоемов. Изоляция и постепенное опреснение Каспия и Арала послужили причинами, обусловившими преобладание в них пресноводной фауны (особенно в Арале после гибели в нем представителей автохтонной морской каспийской фауны — сельдевых и бычковых). Становление фауны Черного моря шло под сильным влиянием проникшей сюда средиземно-атлантической фауны, что и обеспечило ей преимущественный морской характер.

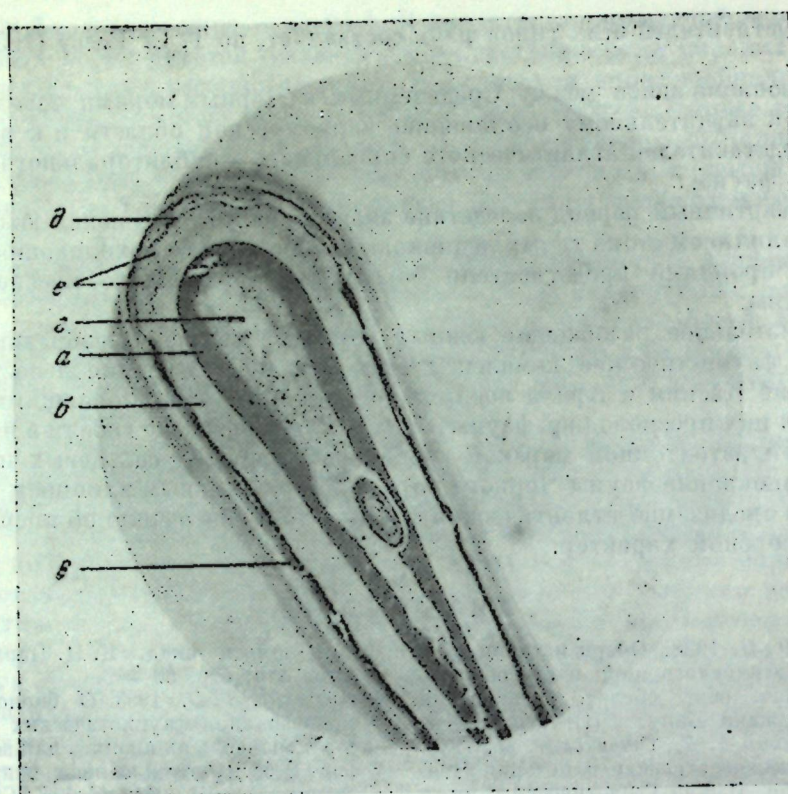
ЛИТЕРАТУРА

- Андрусов Н. И. 1928. Очерк истории развития Каспийского моря и его обитателей. — Изв. общ. обслед. и изучения Азербайджана Баку, 7 (1), стр. 3—34.
- Архангельский А. Д., Страхов Н. М. 1938. Геологическое строение и история Черного моря. Изд-во Геологического ин-та АН СССР, стр. 226.
- Атаев А. М. 1970. Трематоиды рыб Каспийского моря (систематика, фауна, экология, зоогеография и пути формирования). Канд. дисс. М.
- Берг Л. С. 1940. Зоогеография пресноводных рыб Азии. — Уч. зап. ЛГУ, № 56, стр. 3—31.
- Герасимов Н. П., Марков К. К. 1939. Четвертичная геология. М., Учпедгиз, стр. 361.
- Догель В. А., Бызовский Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, стр. 149.
- Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. М., Изд-во АН СССР, стр. 733.
- Микаилов Т. К. 1969. Паразитофауна рыб водоемов Азербайджана. Докт. дисс. Л.
- Митрофанов В. П. 1971. Происхождение современных ихтиофаун Казахстана. Чтения памяти акад. Е. Н. Павловского. Алма-Ата, стр. 30—48.
- Никольский Г. В. 1953. О биологической спецификации фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии. В сб. «Очерки по общ. вопр. ихтиологии». М.—Л., Изд-во АН СССР. 65—76.
- Расс Т. С. 1951. Ихтиофауна Каспийского моря и некоторые вопросы ее истории. — Труды Ин-та океанологии АН СССР, 6, стр. 105—116.
- Скрябина Е. С. 1969. Гельминтофауна осетровых рыб. Канд. дисс. М.
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С. 1971. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура. — Паразитол. сборн., 25. М., изд-во «Наука», стр. 196—292.
- Штегман Б. К. 1938. Основы орнитогеографического деления палеарктики. Фауна СССР, т. I, вып. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, стр. 156.
- Шульман С. С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. Основные проблемы паразитологии рыб. Изд-во ЛГУ, стр. 184—230.

ГИСТОХИМИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КИШЕЧНИКА НЕМАТОД *ALFORTIA EDENTATUS* И *DELAFONDIA VULGARIS*

Н. Г. ЛОСЕВА

Настоящая работа посвящена изучению распределения гликогена, а также нуклеиновых кислот в кишечнике представителей двух видов нематод — *Alfortia edentatus* (Loss, 1900) Skrjabin, 1933, и *Delafondia vulgaris* (Loss, 1900) Skrjabin, 1933, относящихся к подотряду *Strongylata*, паразитирующих в толстом отделе кишечника лошадей.



Поперечный срез кишечника *Alfortia edentatus*

а — щеточная кайма; б — цитоплазма кишечных клеток; в — мускулатура тела, богатая гликогеном; г — просвет кишечника; д — базальная мембрана; е — ядра (фиксация и окраска по Шабдашу, 140 ×)

Данные о гистохимическом изучении кишечника *A. edentatus* и *D. vulgaris* в литературе отсутствуют.

Исследование проводили на половозрелых экземплярах самцов и самок. ДНК обнаруживали при помощи реакции Фельгена, РНК-методом Браше. Проведение специфической окраски по методу Шабдаша с применением периодата калия позволило выявить гликоген.

Основными (помимо экскреторной) функциями средней кишки нематод считаются всасывание и распределение питательных веществ, а также накопление питательных веществ и энергетических материалов.

Известно, что кишечные гельминты приспособились к анаэробным условиям существования, и энергию для выполнения своих жизненных функций они получают путем анаэробного расщепления гликогена, находящегося в большом количестве в их гиподермальных валиках (Богоявленский, 1969), в кишечнике и других органах. В кишечнике изученной нами ранее *Ascaridia galli*, например, обнаружено большое количество гликогена (Лосева, 1966). Максимум его приходится на средний участок кишки.

Изучаемые в данной работе нематоды являются типичными гематофагами, и это сказывается на их обмене веществ. В кишечнике *A. edentatus* и *D. vulgaris* во всех его участках гликоген отмечается в самых минимальных количествах. Видимо, это связано с питанием альфортий и делафондий кровью хозяина, которая обеспечивает доступ кислорода. Характерно, что во многих случаях, когда в кишечнике гельминта не обнаруживается гликоген, удавалось показать или хотя бы выдвинуть достаточно обоснованное предположение о питании кровью. Г. С. Марков (1940) связывал наличие или отсутствие гликогена с отсутствием или наличием кислорода, передаваемого

кровью хозяина. В 1945 г. Н. А. Голубева не обнаружила гликогена в половых органах *Opisthorchis felinus* и предположила, что они получают кислород через кровь. Э. Л. Гликина, Г. Ф. Березанцева (1959) не нашли гликогена в кишечной трубке *Trichocephalus vulpis*, а в 1964 г. Барроуз и Лиллис (Burrows, Lillis, 1964) показали, что власоглавы питаются кровью.

Помимо выявления наличия и топографии гликогена в кишечнике альфортий и делафондий, нами было изучено распределение у них нуклеиновых кислот. Значение нуклеиновых кислот в различных синтетических процессах клеток велико как в передаче наследственных признаков и свойств (ДНК), так и в биосинтезе специфических для каждого организма белков (РНК). В многочисленных ядрах кишечника клеток *A. edentatus* отмечено значительное количество ДНК. Овальные и округлые глыбки ДНК лежат по периферии ядер. РНК в клетках кишечника альфортий выявляется в виде мелкой, распыленной зернистости в цитоплазме и ядрышке, с более слабой интенсивностью в окраске по РНК в клетках кишечника *A. galli* (не гематофаг), взятой нами для сравнения.

В отличие от альфортий ДНК в ядрах эпителиальных кишечных клеток *D. vulgaris* располагается более или менее равномерно в виде мелких зерен. По периферии ядра концентрируются более крупные глыбки ДНК. Рибонуклеиновой кислоты, так же как и у альфортий, в цитоплазме мало. В ядрышках РНК тоже менее интенсивно окрашивается по сравнению с аскаридами.

Таким образом, гистохимическое изучение кишечника альфортий и делафондий позволило выяснить, что *A. edentatus* и *D. vulgaris*, являясь типичными гематофагами, почти не имеют в кишечнике гликогена; отмечаются лишь «следы» гликогена в кишечных клетках. Кроме того, изучение расположения и интенсивности окраски ДНК в ядрах кишечных клеток альфортий и делафондий гистохимическими методами обнаруживает некоторые отличия в интенсивности и топографии ДНК у близких видов кишечных стронгилят. Рибонуклеиновая кислота у альфортий и делафондий в цитоплазме кишечника констатируется в небольшом количестве.

ЛИТЕРАТУРА

- Богоявленский Ю. К. 1969. Структура и функции гиподермы паразитических нематод. — Труды VI конф. Укр. Науч. Общ. Паразит., ч. I, Киев, изд-во «Наукова думка», стр. 58, 59.
- Гликина Э. Л., Березанцева Г. Ф. 1959. К вопросу о накоплении и распределении гликогена у власоглава *Trichocephalus vulpis* (Froelich, 1789). Работы по гельминтологии, вып. I. М., изд-во «Наука», стр. 39.
- Голубева Н. А. 1946. К вопросу об обмене веществ у *Opisthorchis felinus*. — Труды Томск. мед. ин-та, стр. 158, 159.
- Лосева Н. Г. 1966. Некоторые гистохимические и электронномикроскопические данные о тонком строении пищеварительного тракта *Ascaridia galli* (Schränk, 1788). — Материалы к науч. конф. ВОГ, ч. II. М., стр. 122—126.
- Марков Г. С. 1940. Обмен веществ у паразитических червей. — Природа, № 12, стр. 82—88.
- Burrows R., Lillis N. 1964. The whipworm as a blood sucker. — J. Parasitol., 50, N 5, p. 765—780.

ОСОБЕННОСТИ ФЕРМЕНТОВ, РАСЩЕПЛЯЮЩИХ БЕЛКИ У *ASCARIS SUUM*

Н. А. МАЖУГА

В литературе существуют данные о наличии протеиназ у гельминтов. Так, Роджерс (Rogers, 1974) показал, что кишечные экстракты нематод *Ascaris lumbricoides*, *Strongylus equinus* расщепляют желатину, альбумин сыворотки крови и казеин. При этом было установлено, что оптимальное значение pH активности ферментов около 6,2. Примерно такие же значения pH 6 были установлены для протеиназ кишечника нематоды *Leidyneia appendiculata* (Lee, 1958). В доступной нам литературе не обнаружено сведений о том, имеют ли нематоды *Asc. suum* протеолитические ферменты, активные при значениях pH в кислой среде.

Все изученные до сих пор ферменты, расщепляющие белки у нематод, считались трипсино-подобными (Brand, 1966), однако не приводится доказательств этого положения, поскольку протеолитические ферменты нематод не исследовались на гидролиз специфических для трипсина субстратов.

Что касается трематод, то некоторые авторы (Timms, Bueding, 1959, Grant, Senft, 1971), изучая протеолитические ферменты экстрактов трематод *Schistosoma mansoni* в отношении гемоглобина и глобина, нашли, что протеиназы *S. mansoni* наиболее активны при pH 3,9 и 6.

Неизвестным оставалось, имеется ли фермент трипсина у нематод и при каком оптимальном pH проявляется максимальная активность протеиназ с использованием различных субстратов.

В настоящей работе мы попытались более подробно осветить вопрос, касающийся протеолитических ферментов *Ascaris suum*, выяснить оптимальный pH при гидролизе казеина и гемоглобина гомогенатом кишечника *Ascaris suum*, а также исследовать гидролиз специфического для амидазного действия трипсина синтетического субстрата N-бензоил-DL-аргинин-и-нитроанилида ферментами кишечника свиной аскариды и ферментами поджелудочной железы свиньи. В опытах использовался фермент энтерокиназа, который, как известно, является специфическим активатором трипсина (превращение трипсиногена в трипсин).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В опытах использовали кишечник *Asc. suum* и поджелудочную железу свиньи (единственный источник образования трипсина в организме хозяина). Замороженный материал на следующий день измельчали ножницами и гомогенизировали в механическом стеклянном гомогенизаторе с тефлоновым песчком в течение 4 мин. с 4 объемами дистиллированной воды. Для определения протеолитической активности по расщеплению казеина и гемоглобина использовался классический метод Кунитца и Ансона (Anson, 1938) в модификации Ореховича (Орехович, 1968). Активность протеолитических ферментов выражалась в микрограммах тирозина в пересчете на 1 г сырого веса.

Частичную очистку исходного материала проводили по методу Гранта и Сенфта (Grant, Senft, 1971). Гомогенат центрифугировали при 0°, 14 000 об/мин в течение 30 мин. К полученному экстракту при непрерывном помешивании добавляли равный объем охлажденного спирта ректификата. Смесь перемешивали еще 15 мин. Все операции проводили в глубоком холоде (баня с сухим льдом). Далее смесь экстракта и спирта центрифугировали при 3000 об/мин в течение 5 мин при 0°. Получившийся при этом осадок использовался в опыте. Специфическим субстратом для амидазного действия трипсина служил синтетический амид N-бензоил-DL-аргинин-и-нитроанилид (БАПА).

В этом случае мы применяли метод Эрлангера в модификации Нартиковой В. Ф. и Пасхиной Т. С. (1970).

При определении оптимума pH нами испытывались следующие субстраты: казеин, гемоглобин денатурированный и гемоглобин нативный.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЯ

При исследовании протеолитической активности в гомогенатах кишечника нематод мы обнаружили нарастание количества тирозина в зависимости от увеличения навески кишечника (рис. 1, а).

При изучении оптимума pH протеолитических ферментов гомогенатов свиной аскариды мы использовали в качестве субстрата однопроцентный раствор казеина в 1/15 М фосфатном буфере различных pH, прогретый в те-

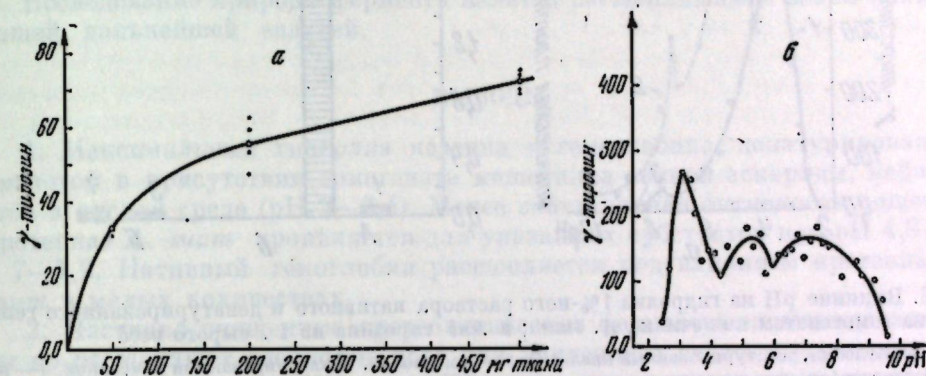


Рис. 1. Нарастание тирозина в зависимости от количества ткани кишечника свиной аскариды (а) и гидролиз 1%-ного раствора казеина гомогенатом кишечника *Asc. suum* в зоне pH от 2—9; в мкг тирозина на 1 г сырого веса (б)

чение 15 мин. в кипящей водяной бане. Мы получили, что оптимум pH протеолитических ферментов лежит в области pH 3; 5,2; 7,2 (рис. 1, б). При pH 3 активность была 269 мкг тирозина в 1 г сырого веса, при pH 5—183 мкг, pH 7—185 мкг.

В тех же условиях проведены исследования протеолитической активности гомогенатов поджелудочной железы свиньи при расщеплении однопроцентного раствора казеина. Как и другие исследователи (Нортром и др., 1950; Шлыгин, 1967), мы обнаруживали увеличение количества тирозина только в том случае, когда pH среды был около 7,5. При pH 3 мы не наблюдали никакой протеолитической активности.

Вторым субстратом был однопроцентный раствор гемоглобина денатурированного кислотой при pH от 2—5 и денатурированного мочевиной при pH выше 5 по методу Каверзневой (1971).

Гидролиз денатурированного гемоглобина под влиянием протеиназ кишечника аскарид происходит активно в области pH 2—5 (нарастание тирозина при pH 3,4 составляет 466 мкг). В области pH 5—9 мы использовали гемоглобин, растворимый в мочеине, был получен острый пик при pH 4,8 (468 мкг) тирозина и незначительное увеличение активности при pH 7 (287 мкг) (рис. 2, а). Нативный гемоглобин (pH 6—8) давал низкую активность по сравнению с гидролизом денатурированного гемоглобина.

Эти данные согласуются с результатами, полученными другими авторами (Nimmo-Smith, Keeling, 1960), показавшими, что водные экстракты из гомогенизированных круглых червей другого вида *Trichocephalus muris*, паразитирующих в толстом кишечнике белых мышей, ферментативно гидролизуют различные субстраты. Они также выявили, что максимум протеоли-

тической активности (в отношении казеина и гемоглобина лошади) наблюдается при pH 2,7—3,5, кроме того, протеолиз казеина в присутствии мочевины характеризовался вторым максимумом при pH 4,8; выше pH 6 протеолиз полностью отсутствует. Однако эти авторы не исследовали гельминтов, локализованных в тонком кишечнике, в частности *Asc. suum*, и не использовали специфических субстратов.

Нами было проведено несколько серий опытов по расщеплению синтетического субстрата N-бензил DL-аргинин-п-нитроанилид (БАПА) протеолитическими ферментами кишечника *Asc. suum*. В первой серии опытов мы

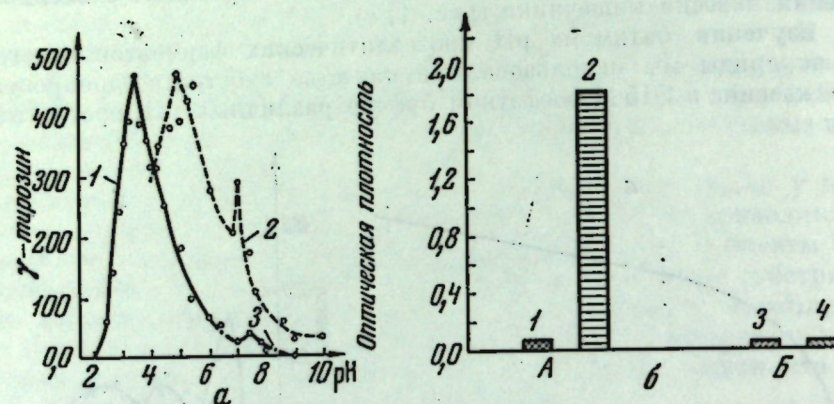


Рис. 2. Влияние pH на гидролиз 1%-ного раствора нативного и денатурированного гемоглобина гомогенатом кишечника *A. suum*; в мг тирозина на 1 г сырого веса

(а): 1 — гемоглобин, денатурированный кислотой, 2 — гемоглобин, денатурированный мочевиной, 3 — нативный гемоглобин; б — расщепление синтетического субстрата БАПА частично очищенными ферментами поджелудочной железы свиньи и кишечника свиной аскариды, активированных энтерокиназой; А — влияние энтерокиназы на гидролиз БАПА (1 — кишечник; 2 — поджелудочная железа свиньи); Б — расщепление БАПА ферментами кишечника и поджелудочной железы свиньи (3 — кишечник, 4 — поджелудочная железа)

исследовали гидролиз этого субстрата гомогенатами кишечника свиной аскариды. Мы использовали различные навески кишечника (от 50—1 г) и различное время инкубации. К гомогенату кишечника добавляли 2 мл БАПА и 1 мл трис буфера pH 8, время инкубации 10, 30, 60 мин. при 25°. Реакцию останавливали 2 мл 5% ТХУ. При расщеплении этого субстрата ни в одном из опытов не наблюдалось нарастание тирозина, в то время как высокие их значения были получены при гидролизе казеина.

В следующей серии опытов мы исследовали частично очищенные протеолитические ферменты кишечника *Asc. suum* и поджелудочной железы свиньи по отношению к однопроцентному раствору казеина и синтетическому субстрату БАПА. При этом было выявлено, что частично очищенный фермент из кишечника нематоды по сравнению с гомогенатом давал увеличение протеолитической активности по отношению к казеину приблизительно в 4—5 раз. С целью активации ферментов, полученных по методу Гранта и Сенфта (1971), к осадкам поджелудочной железы свиньи и кишечника *Asc. suum* добавляли раствор энтерокиназы. К раствору осадка в 0,0025 HCl (1 : 3) вводили равный объем энтерокиназы (30 ед. активности 0,6 мг), активация проводилась в течение 2 час. в термостате при 37°. Затем из среды отбирали по 1 мл, добавляли 2 мл БАПА, инкубировали 30 мин. при 25° и осаждали белки 2 мл 5% ТХУ. Данные этой серии опытов представлены в микрограммах тирозина на 1 г осадка (диаграмма 2б). Как видно из диаграммы, N-бензил DL-аргинин-п-нитроанилид гидролизуют только ферменты поджелудочной железы хозяина, активированные энтерокиназой. Протеолитические ферменты кишечника свиной аскариды не активируются специфическим ак-

тиватором трипсина энтерокиназой и не гидролизуют данный субстрат. Ранее нами было показано, что нематоды *Ascaris suum* не имеют денатурирующего белок фактора (Шипова, Мажуга, 1970), результаты настоящей работы свидетельствуют о том, что данные нематоды не имеют трипсино-подобного фермента. Этим самым показано, что протеолитические ферменты свиной аскариды по ряду показателей отличаются от трипсина хозяина. Возможно, незначительный гидролиз казеина и гемоглобина осуществляется не протеиназами, а пептидазами, содержащимися в кишечнике этих нематод.

В частности, в работе Родеса (Rhodes, 1966) и др. показано присутствие аминопептидаз в кишечнике *Ascaris suum*, активных при pH 7 (исследование было сделано в узкой зоне pH 5—8). Однако, по нашим данным, наиболее высокая активность расщепления казеина обнаружена при pH 3. Активность пептидаз в этой области не исследовалась.

Исследование природы фермента нематод расщепляющего белки является нашей дальнейшей задачей.

ВЫВОДЫ

1. Максимальный гидролиз казеина и гемоглобина, денатурированного кислотой в присутствии гомогената кишечника свиной аскариды, наблюдается в кислой среде (pH 3—3,4). Менее значительная активность кишечных протеиназ *A. suum* проявляется для указанных субстратов при pH 4,8—5,2 и 7—7,2. Нативный гемоглобин расщепляется под влиянием протеиназ *A. suum* в малых количествах.

2. Частично очищенные протеолитические ферменты кишечника аскариды не расщепляют специфического для амидазного действия трипсина синтетического субстрата N-бензил-DL-аргинин-п-нитроанилид и не активируются энтерокиназой.

3. Результаты нашего исследования свидетельствуют об отличии свойств протеолитических ферментов свиной аскариды от трипсина хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

- Каверзнева Е. Д. 1971. Стандартный метод определения протеолитической активности для комплексных препаратов протеаз. — Прикладная биохимия и микробиология, 6, вып. 2.
- Нартикова В. Ф., Пасхина Г. С. 1970. Кинетика торможения активности трипсина термо- и кислотостабильным ингибитором из сыворотки крови кролика. — Биохимия, 35, № 1, стр. 187—195.
- Портрон Д., Куниц М., Херриот Р. 1950. Кристаллические ферменты. М., изд-во «Иностран. лит.», стр. 346.
- Орехович В. Н. (ред.). 1968. Современные методы выделения, характеристики и изучения свойств белков. Ин-т биол. и медицинской химии АМН СССР. ЦНИУ. Вып. 1. М.
- Шипова О. А., Мажуга Н. А. 1970. Специфика потребления белков *Ascaris suum*. — Труды ГЕЛАН СССР, 21, стр. 151—157.
- Шлязгин Г. К. 1967. Ферменты кишечника в норме и патологии. Изд-во «Медицина».
- Anson M. L. 1938. The estimation of pepsin, trypsin, papain and cathepsin with hemoglobin. — J. Gen. Physiol., 22, 70—85.
- Brand T. 1966. Biochemistry of parasites. N. V. — London, Acad. Press.
- Grant C. T., Senft A. W. 1971. Schistosome proteolytic enzyme. — Comp. Biochem. and Physiol., 38, N 4, p. 663—678.
- Lee D. L. 1958. Digestion in *Leidyneia appendiculata*, a nematode parasitic in cockroaches. — Parasitol., 48, p. 437—447.
- Nimmo-Smith R. H., Keeling G. E., 1960. Some hydrolytic enzymes of the parasitic nematode *Trichycephalus muris*. — Exper. Parasitol., 10, N 3, p. 337—355.
- Rhodes M. B., March C. L., Fergusson D. L. 1966. Studies in Helminth Enzymology. V. An aminopeptidase of *Ascaris suum*. Which Hydrolyzes L-Leucyl-β-Naphthylamide. Exp. Parasitol., 19, p. 42—51.
- Rogers W. P. 1941. Digestion in parasitic nematodes. II. The digestion of fats. — J. Helminthol., 19 (1), p. 35—46.
- Timms A. R., Bueding E. 1959. Studies of a proteolytic enzyme from *Schistosoma mansoni*. — Brit. J. Pharmac. and Chemother., 14, p. 68—73.

НАЗЕМНЫЕ МОЛЛЮСКИ ЮЖНОГО ПОДМОСКОВЬЯ КАК ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА ПРОТОСТРОНГИЛИД ОХОТНИЧЬИХ ЖИВОТНЫХ

Л. П. МАКЛАКОВА

Протостронгилезы — распространенные заболевания диких животных. Особенно они часты у лося и зайца. Паразиты локализируются в легких дефинитивного хозяина.

У зайца-беляка паразитируют два вида протостронгилей: *Protostrongylus terminalis* — в ткани легкого, *Protostrongylus kamenskyi* — в мелких бронхах.

Многие авторы (Наумов, 1940; Контримавичус, Попов, 1956) называют протостронгилез зайцев как одну из основных причин массовой гибели животных, происходящей через 4—6 лет.

У лосей в легких паразитирует другой представитель семейства протостронгилей, видовой диагноз которого до сих пор остается дискуссионным (Демидова, Наумичева, 1952; Боев, Соколова, Панин, 1963; Гагарин, Назарова, 1964). Мы придерживаемся мнения В. Г. Гагарина и Н. С. Назаровой (1965), считающих, что в легких лося паразитирует *Capreoscaulus capreoli* (Stroh et Schmidt, 1938) Schulz et Kadenazii, 1948.

Собранные нами материалы о зараженности зайцев и лосей Подмосковья протостронгидами показали широкую распространенность этой группы гельминтов.

На территории охотхозяйства «Барсуки» Калужской области заяц оказался зараженным на 72,7%, в «Завидово» Калининской области — на 80%, в охотхозяйстве «Переславское» — на 100%. У всех вскрытых зайцев паразиты находились в наружном крае нижних долей легкого.

Зимой 1972 г. из 12 вскрытых лосей (Медынский район Калужской области) у двух мы нашли свежие поражения легких протостронгидами и у четырех — старые, уже без паразитов.

Широкое распространение протостронгилей у промысловых зверей Подмосковья и указания на их роль в динамике численности хозяев побудили нас начать изучение биологии этих гельминтов.

Во многих работах в качестве промежуточных хозяев протостронгилей указываются наземные моллюски.

Основная масса сообщений касается гельминтозов сельскохозяйственных животных: дикроцелиоза, мюллерииоза и др.

Изучением наземных моллюсков как промежуточных хозяев гельминтов диких животных, вызывающих такие заболевания, как элафостронгилез оленей, занимались Мицкевич В. Ю. (1964), Панин В. Я. (1964а, 1964б), Панин В. Я., Русикова О. И. (1964); бикаулез оленей — Панин В. Я. (1967); протостронгилез зайцев в Якутии — Федоров К. П. (1961) и др.

Наша работа проводилась в весенне-осенние периоды 1970—1972 гг. на территориях охотничьих хозяйств Калужской области. Сбор моллюсков производился по общепринятым методикам (Гиляров, 1941). Места сбора выбирались, по возможности, вдали от пастбищных участков леса. Собранные моллюски определялись по Лихареву, Раммельмейеру (1952).

Всего определен 21 вид наземных моллюсков (см. табл. 2).

Вскрытие их проводилось компрессорным методом под биноклем. Исследовано 7602 экз. моллюсков, оказавшихся зараженными личинками гельминтов на 2,83% (табл. 1).

Вскрытие наземных моллюсков, собранных в Калужской области, показало, что они наиболее часто заражены личинками трематод (151 экз.), менее часто — цестод (52 экз.) и совсем редко — нематод (18 экз.).

Таблица 1

Зараженность наиболее часто встречающихся моллюсков личинками гельминтов

Вид моллюска	Число вскрытых экз.	Заражено				
		всего		личинками		
		экз.	%	Trematoda	Cestoda	Nematoda
<i>Succinea putris</i>	2189	159	5,83	114	33	12
<i>Cochlicopa lubrica</i>	394	8	2,04	5	2	1
<i>Columella edentula</i>	3294	26	0,79	23	8	1
<i>Clausilia pumila</i>	129	—	—	—	—	—
<i>Goniodiscus ruderatus</i>	54	—	—	—	—	—
<i>Vitrea pygmaea</i>	137	—	—	—	—	—
<i>Retinella hammonis</i>	114	—	—	—	—	—
<i>Zonitoides nitidus</i>	60	—	—	—	—	—
<i>Helicolimnaea pellucidus</i>	400	—	—	—	—	—
<i>Eulota fruticum</i>	592	19	3,20	8	8	3
<i>Perforatella bidens</i>	81	1	1,83	1	—	—
Слизни	95	2	2,10	—	1	1
Другие виды *	107	—	—	—	—	—
Всего	7602	215	2,83	151	52	18

* *Carychium minimum*, *Vertigo ronnebyensis*, *Pupilla muscorum*, *Vallonia tenuilabris*, *Punctum pygmaeum*, *Vitrea contracta*, *Euconulus fulvus*, *Zenobiota rubiginosa*.

В табл. 1 представлена картина зараженности наземных моллюсков личинками гельминтов. Обращает на себя внимание большое различие в числе вскрытых экземпляров различных видов, что вызвано неодинаковой встречаемостью этих видов в разных типах леса. Об этом же говорят данные табл. 2, где представлена плотность на 1 м² найденных видов по обследованным нами восьми типам лесных угодий.

По частоте встречаемости мы подразделили моллюсков на группы:

I. Часто встречающиеся виды

II. Обычные виды

III. Редко встречающиеся.

К первой группе относятся — *Eulota fruticum*, *Succinea putris*, *Columella edentula*.

Ко второй — *Cochlicopa lubrica*, *Goniodiscus ruderatus*, *Retinella hammonis*, *Zonitoides nitidus*, *Perforatella bidens*, *Carychium minimum*, *Vitrea pygmaea*, *Helicolimnaea pellucidus*, слизни.

К III группе — все остальные виды, не вошедшие в обе первые группы. Численность моллюсков изменяется по годам и находится в зависимости от климатических условий.

Лето 1970 г. было теплым, с умеренным количеством осадков; 1971 г. — холодным, с большим количеством осадков; 1972 г. — жарким, засушливым.

Наиболее благоприятным для *E. fruticum*, *S. putris* оказалось лето 1970 г., несколько хуже — 1971 г., губительным — 1972 г.

Мы изучали роль наземных моллюсков в распространении протостронгилезной инвазии лося и зайца. Осенью 1972 г. близ дер. Воронино Медынского района Калужской области нами был найден моллюск *E. fruticum*, спонтанно зараженный личинками протостронгилей лося — *Capreoscaulus capreoli*.

Таблица 2

Плотность населения моллюсков различных видов на 1 м² по типам угодий

Вид моллюсков	Старый хвойный лес	Старый лиственный лес	Средневозрастной хвойный лес	Средневозрастной лиственный лес	Молодой хвойный лес	Молодой лиственный лес	Кустарниковые заросли	Открытые биотопы
<i>Carychium minimum</i>	0,05	2,46	—	0,99	—	—	—	0,28
<i>Succinea putris</i>	0,12	7,5	—	4,87	—	0,43	1,08	0,86
<i>Cochlicopa lubrica</i>	0,33	3,5	0,32	1,81	—	1,2	1,43	0,46
<i>Vertigo ronnebyensis</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,02
<i>Columella edentula</i>	0,52	4,62	0,44	2,01	0,38	1,78	0,73	0,22
<i>Pupilla muscorum</i>	0,05	0,16	—	—	—	—	—	—
<i>Punctum pygmaeum</i>	0,09	—	—	—	—	—	—	0,51
<i>Vallonia tenuilabris</i>	—	0,07	—	—	—	—	—	0,05
<i>Clausilia pumila</i>	—	0,39	—	0,65	—	0,14	—	—
<i>Gonicidiscus ruders</i>	0,11	2,51	—	0,78	—	—	0,42	0,10
<i>Vitrea contracta</i>	—	—	—	—	—	—	—	0,11
<i>Vitrea pygmaea</i>	0,04	0,48	—	0,64	—	—	0,06	0,09
<i>Retinella hammonis</i>	0,20	3,15	0,20	1,85	0,12	0,19	0,74	0,10
<i>Euconulus julvus</i>	0,05	0,04	—	—	—	—	—	—
<i>Zonitoides nitidus</i>	0,12	1,4	0,16	0,74	0,22	—	1,03	0,53
<i>Helicolimax pellucidus</i>	—	2,8	—	—	—	—	0,96	0,96
<i>p. Limax, p. Agriolimax</i>	—	2,7	—	1,67	—	—	0,35	—
<i>Eulota truticum</i>	—	6,95	—	3,26	—	1,2	1,6	0,96
<i>Zenobiella rubiginosa</i>	0,09	0,41	—	0,51	—	0,29	0,09	0,17
<i>Perforatella bidens</i>	—	0,26	—	0,75	—	—	—	0,09
Средняя суммарная плотность моллюсков	1,53	36,78	1,02	20,53	0,32	4,95	8,49	4,38

Проводя опыты по заражению моллюсков личинками *C. capreoli*, мы получили развитие их в двух видах: *Eulota fruticum*, *Succinea putris* (при 80% экстенсивности).

Моллюски содержались в искусственных условиях. Наблюдения за поведением и жизнедеятельностью последних показали, что наиболее активны они ранним утром и поздним вечером, когда температура окружающего воздуха понижена, а степень влажности повышена. С наступлением дневной жары (свыше 25° с 12 до 14 час. дня) моллюски теряют свою активность и при помощи эпифрагмы закрепляются на стенках террариума (или аквариума) до сумерек. Если в жару перенести террариум с моллюсками в прохладное влажное место, то активность их вновь восстанавливается, такое же явление наблюдается и в естественных условиях.

Жизнеспособность моллюсков неодинакова в разные сезоны года. Вероятно, она снижается во второй половине лета. В это время в террариуме мы наблюдали падеж среди моллюсков. Дожившие до середины осени благополучно переносили и зиму.

Опытным путем мы пришли к выводу, что активность моллюсков наибольшая в переходные периоды к теплу весной, и наоборот осенью. В это время, по нашим наблюдениям, повышается и интенсивность выделения личинок протостронгирид из органов дефинитивного хозяина, а также самих личинок из собранных в лесу экскрементов лоса и зайца. Мы полагаем, что весной создаются наилучшие условия для заражения моллюсков личинками прото-

стронгирид. За лето они могут достигнуть инвазионной стадии и благодаря активности моллюсков проникнуть в организм дефинитивного хозяина. У лоса осенью в период гона и перед наступлением зимы также повышается активность. Усиление миграционной способности животных-хозяев ведет к тому, что большая площадь оказывается заселенной личинками протостронгирид. В литературе отмечается время развития протостронгирид в организме окончательного хозяина — 4, 4, 5 месяцев. Следовательно, полученные осенью инвазионные личинки, съеденные вместе с моллюсками, сидящими на зеленых частях растений, к весне становятся половозрелыми и начинают активно продуцировать яйца, из которых быстро выбираются личинки. Весной, после таяния снега, выходят на поверхность почвы моллюски. В это время трава только начинает пробиваться и моллюски вынуждены питаться тем, что могут найти на поверхности почвы и прелых прошлогодних листьях. Повышенная влажность почвы создает условия для выделения личинок, поэтому на листьях и почве в местах зимне-весенних биотопов зайца и лоса концентрируется значительное количество инвазионного начала. Близкий контакт промежуточного хозяина (моллюска) с личинками приводит к заражению.

Мы проводили наблюдения за путями проникновения личинок в организм промежуточного хозяина. При этом ни разу не заметили попыток со стороны личинок к активному внедрению в погу моллюска, зато неоднократно наблюдали, как моллюск заглатывал личинку, попадавшую под его ротовое отверстие при ползании по субстрату.

Наблюдения показывают, что в жизненном цикле протостронгирид лоса участие моллюска не ограничивается только ролью промежуточного хозяина. Моллюск активно заражается личинкой при поедании ее, затем транспортирует инвазионное начало в кормовой биотоп хозяина. Этим моллюск обеспечивает облигатность хозяинно-паразитных отношений (Скрябин, Шульц, 1940, стр. 201), обеспечивая контакт хозяина с инвазионной личинкой гельминта.

Проводя экспериментальное заражение моллюсков, мы пришли к выводу, что восприимчивость последних к личинкам протостронгирид зависит от возраста моллюска. Наиболее восприимчивыми оказались средневозрастные моллюски видов *S. putris* (раковины высотой от 8,0 до 10,0 мм) и *E. fruticum* (раковины шириной 10,0—13,6 мм). Мы ни разу не находили инвазированных моллюсков среди совсем молодых форм и очень редко — среди старых. Видимо, молодые моллюски еще не восприимчивы к личинкам гельминтов, а у старых форм с возрастом вырабатывается иммунитет к гельминтозным инвазиям.

ЛИТЕРАТУРА

- Боев С. Н., Соколова И. Б., Панин В. Я. 1963. Гельминты копытных Казахстана, т. 1. Изд-во АН Каз. ССР, стр. 374.
- Газарин В. Г., Назарова Н. С. 1965. Заражение лоса гельминтами в Приокско-Террасном заповеднике. Биология и промысел лоса, сб. 2, стр. 219—231.
- Гиларов М. С. 1941. Методы количественного учета почвенной фауны. — Почвоведение, № 4, стр. 48—77.
- Демидова Н. В., Наумычева М. И. 1952. Новая нематода лоса *Varestrongylus alces* пов. sp. — Труды Моск. Пушно-мехового ин-та, 4, стр. 303—306.
- Контрикович В. Л., Попов М. В. 1956. Динамика зараженности гельминтами зайца-беляка в Якутии. В сб. «Зан.
- Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина», 96, вып. 6, стр. 87—126.
- Лихарев И. М., Раммельмейер Е. С. 1952. Наземные моллюски фауны СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Мицкевич В. В. 1964. Цикл развития *Elaphostrongylus Rangiferi* Miz. 1958. Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана, вып. 3. Алма-Ата, стр. 49—60.
- Наумов С. П. 1940. Глистные инвазии зайцев и их зависимость от особенностей местности. — Труды Моск. зоопарка, 1, стр. 185—200.
- Панин В. Я. 1964а. Цикл развития *Elaphostrongylus panticola* Lubimov, 1945. Паразиты сельскохозяйственных живот-

ных Казахстана, вып. 3, Алма-Ата, стр. 34—48.

Панин В. Я. 1964б. Роль наземных моллюсков в распространении элафостронгилеза пантовых оленей. Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана, вып. 4, Алма-Ата, стр. 78—83.

Панин В. Я. 1967. Расшифровка цикла развития *Bicaulus sagittatus* (Mueller 1891) — паразита оленей. — Изв. АН Каз. ССР, сер. биол., № 1, стр. 50—56.

Панин В. Я., Русикова О. И. 1964. Восприимчивость моллюсков к заражению личинками *Elaphostrongylus ranticola* Lubimov, 1945. Паразиты сельскохозяйственных животных Казахстана, вып. 3, Алма-Ата, стр. 84—89.

Скрябин К. И., Шульц Р. С. 1940. Курс общей гельминтологии. Сельхозгиз.

Федоров К. П. 1961. Экология легочных гельминтов зайца-беляка. Канд. дисс. Якутск.

АКТИВНОСТЬ АТФ-АЗЫ И ПРОНИЦАЕМОСТЬ КУТИКУЛЫ АСКАРИДИЙ ПО ОТНОШЕНИЮ К НЕКОТОРЫМ ИОНАМ

А. В. ПАВЛОВ, Л. А. КОШКИНА

В одной из работ (Павлов, 1971) нами проводилось сравнение кутикулы нематод и мембраны клеток с точки зрения их морфофизиологического тождества. Если наше предположение о наличии такого тождества, высказанное в этой работе, верно, то мы имеем возможность рассматривать особенности проницаемости покровных тканей нематод по отношению к различным веществам, в том числе к ионам Na^+ , K^+ , Cl^- , с тех же позиций, с которых рассматриваются эти вопросы при исследовании мембран клеток.

Известно (Пасынский, 1968), что характерной особенностью живых клеток является значительное различие между концентрацией и составом ионов во внутренней части клетки и в окружающей среде. Неравномерное распределение ионов, обусловленное рядом факторов, служит причиной появления разности потенциалов между внутренней частью клетки и внешней средой. Предполагается, что электрический заряд самого иона и наличие разности потенциалов, а также градиент концентрации ионов по обе стороны мембраны являются определяющими факторами при осуществлении передвижения ионов через мембрану (Экклс, 1966). С другой стороны, известно большое значение ряда ферментов, участвующих в переносе ионов через мембрану клетки. Естественно полагать также, что в распределении ионов между клеткой и средой особенности строения клеточных мембран должны иметь существенное значение.

Рассматривая приведенные выше положения о причинах и особенностях проникновения ионов через мембраны клеток применительно к покровным тканям нематод, отметим, что многое остается еще неизученным. Известно лишь, например, что покровные ткани нематод проницаемы для ионов Na^+ , K^+ и Cl^- . Проницаемость покровных тканей нематод по отношению к вышеуказанным ионам была показана на различных свободноживущих и паразитических представителях этого класса (Panikar, Sproston, 1941; Stephenson, 1942; Hobson et al., 1952; Lee, 1960; Inglis 1964; Myers, 1966; Croll, Viglierchio, 1969). Так, Стефенсон (Stephenson, 1942) отмечал следующую последовательность в проницаемости кутикулы *Rhabditis terrestris* по отношению к ионам: Na^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , K^+ . Кролл с соавт. (Croll, Viglierchio, 1969) для морской нематоды *Deontostoma californicum* показали, что ее кутикула в большей степени пропускает ион калия, чем натрия. Установлено также, что нематоды способны поддерживать примерно на постоянном уровне количество ионов в полостной жидкости при содержании их в различных средах *in vitro* (Rogers, 1945; Hobson et al., 1952). В частности, для аскарид было показано, что при содержании их в различных средах количество ионов натрия и калия

в полостной жидкости изменялось в зависимости от концентрации этих ионов в среде, но всегда было ниже этой концентрации. Что касается ионов хлора, то они не наблюдали их количественного изменения в полостной жидкости. Изменение количества ионов натрия и калия и отсутствие таких изменений ионов хлора в полостной жидкости аскарид в связи с изменением концентрации этих ионов во внешней среде позволило указанным авторам сделать вывод о том, что механизм регуляции проницаемости ионов натрия, калия и хлора лежит в стенке тела нематоды, а основной структурой, контролирующей поступление ионов, является гиподерма.

Имеется ряд данных, свидетельствующих о том, что гиподерма нематод — метаболитически активная структура, принимающая участие в регуляции проницаемости покровных тканей нематод по отношению к различным веществам, в том числе ионам, глюкозе и низкомолекулярным белкам. В этой структуре были найдены лейцинаминопептидаза, некоторые эстеразы, аденозинтрифосфатаза и другие ферменты, наличие которых, по мнению ряда авторов, свидетельствует об активном транспорте веществ через покровные ткани нематод (Brand, 1966; Rothman, 1968; Jenkins, 1970; Leštan et al., 1972). Особое значение придается АТФ-азе-ферменту, участвующему в переносе ионов натрия и калия через мембрану клетки. Механизм действия АТФ-азы в переносе ионов полностью не расшифрован, но установлено, что этот фермент представляет из себя совокупность нескольких ферментов, действующих последовательно и приводящих к расщеплению АТФ и одновременно к переносу ионов (Катц, 1968; Пасынский, 1968).

Учитывая роль АТФ-азы в переносе ионов через мембрану клетки и связанных с ним биохимическими процессами, изменяющими ее проницаемость, мы поставили перед собой задачу выяснить, не отразится ли изменение активности АТФ-фазы аскаридий, вызванной усилением иммунитета хозяина, на содержании ионов натрия, калия и хлора в полостной жидкости этих нематод.

Методически работа выполнялась следующим образом. Различная напряженность иммунитета у цыплят опытной группы создавалась путем предварительной вакцинации их антигеном из аскаридий. Антиген вводился внутрибрюшинно два раза в неделю в течение месяца. На второй день после последнего введения антигена цыплятам опытной группы обе группы цыплят (контрольная — невакцинированные цыплята — и опытная) заражались инвазионными яйцами аскаридий в среднем по 200—250 яиц на голову. На 55-й день после заражения цыплята вскрывались, а аскаридий, добытые из их кишечника, использовались для получения полостной жидкости и определения активности АТФ-азы в их тканях. По такой схеме было проделано три опыта. Количество ионов Na^+ , K^+ в полостной жидкости аскаридий определялось на пламенном фотометре.

Активность АТФ-азы в гомогенатах аскаридий от двух вышеуказанных групп цыплят определялась по методу Шевс и Кобылина (1951) и выражалась в количестве отщепленного неорганического фосфора в мк М на 1 мг белка за 1 час инкубации. Неорганический фосфор в пробе определялся по методу Кондрашовой с соавторами (1965).

Результаты исследований связи активности АТФ-азы и количества ионов в полостной жидкости аскаридий сведены в таблицу.

Анализ полученных данных показывает, что на фоне явного увеличения активности АТФ-азы, в тканях аскаридий, полученных от вакцинированных цыплят, отмечается увеличение количества ионов натрия полостной жидкости по сравнению с полостной жидкостью аскаридий от контрольных, невакцинированных цыплят. Математическая обработка результатов исследований свидетельствует о достоверности разницы ($t = 8,08$). Что касается количественных изменений в содержании ионов калия и хлора в полостной жидкости аскаридий от опытных цыплят по сравнению с контролем, то для

Количество ионов Na^+ , K^+ , Cl^- (в $\text{мМ}/\text{л}$) в полости жидкости аскаридий от контрольных и опытных групп цыплят

Контроль				Опыт			
Активность АТФ-азы, мММР неорг./мг бел- ка/час	ионы			Активность АТФ-азы, мММР неорг./мг белка/ час	ионы		
	Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻		Na ⁺	K ⁺	Cl ⁻
294±14	120±10,5	9,25±2,21	223	388±5	183±22,6	9,12±0,48	241,3±53,6

калия устанавливается незначительное его уменьшение, а для ионов хлора увеличение.

Полученные нами данные находятся, во-первых, в соответствии с имеющимися сведениями о количественном содержании ионов Na^+ , K^+ , Cl^- в клетке. По данным Экклса (1966), натрий стремится войти в клетку благодаря его высокой концентрации во внешней среде, а также благодаря тому, что внутри клетки имеется отрицательный заряд, притягивающий положительно заряженные ионы натрия. Если это положение правомерно для механизма проникновения ионов натрия в полость тела аскаридий, то мы вправе предположить наличие у нематод тех же самых механизмов проникновения натрия через их покровные ткани. Ионы калия выходят из клетки потому, что их концентрация внутри клетки во много раз выше, чем во внешней среде, но отрицательный заряд внутри клетки замедляет их выход. Это обстоятельство, по-видимому, обусловило выделение аскаридиями незначительного количества ионов калия.

Анализ цифрового материала, полученного нами, свидетельствует о наличии связи между активностью АТФ-азы и количеством ионов натрия и калия в полости жидкости аскаридий. Наличие такой связи у нематод позволяет предполагать существование в их покровных тканях специальной ферментной системы $\text{Na}^+ - \text{K}^+ - \text{АТФ-азы}$, непосредственно связанной с транспортом ионов и служащей составной частью аппарата переноса.

ЛИТЕРАТУРА

- Камп В. 1968. Нерв, мышца и синапс. М., изд-во «Мир».
- Кондрашова М. И., Лесогорова М. И., Шноль С. Э. 1965. Спектрофотометрический метод определения неорганического фосфата. — Биохимия, 30, № 3, стр. 567—572.
- Павлов А. В. 1971. Проницаемость кутикулы и транспорт веществ через нее у нематод. — Труды ВИГИС, 17, стр. 159—163.
- Пасинский А. Г. 1968. Биофизическая химия. М., изд-во «Высшая школа».
- Шевс Г. С., Кобылин А. А. 1951. Аденозинтрифосфатаза печени кроликов в норме и гипертиреозе. — Биохимия, 18, № 2, стр. 128—132.
- Экклс Дж. 1966. Физиология синапсов. М., изд-во «Мир».
- Brand T. 1966. Biochemistry of Parasites. N. Y. London, Acad. Press, p. 254.
- Croll N. A., Vigliercio D. R. 1969. Osmoregulation and uptake of ions in marine nematode. — Proc. Helminthol. Soc. Wash., 36, N 1, p. 1—9.
- Hobson A. D., Stephenson W., Aden A. 1952. Studies on the Physiology of *Ascaris lumbricoides*. II. The inorganic composition of the body fluid in relation to that of the external environment. — J. Exptl. Biol., 29, N 1, p. 22—29.
- Inglis W. G. 1964. The structure of the nematode cuticle. — Proc. Zool. Soc., L., 143, N 3, p. 465—502.
- Jenkins T. 1970. A morphological and histochemical study of *Trichuris suis* (Schrunk, 1783) with special reference to the host — parasite relationship. — Parasitol., 61, N 3, p. 357—374.
- Lee D. L. 1960. The effect of change in the osmotic pressure upon *Hammerschmidriella diesingi* with reference to the survival of the nematodes during moulting of the cockroach. — Parasitol., 50, N 1, p. 241—246.
- Leštan P., Dubinský P., Dyboš M. 1972. Vorkommen von Hydrolalase in Integument von modell. — Askaridaten. — Biologia, Bratislava, 27, N 2, p. 105—110.
- Myers R. M. 1966. Osmoregulation in Pa-

- nagrellus redivivus* and *Aphelenchus avenae*. — Nematodologia, 12, N 4, p. 579—586.
- Panikar N. K., Sproston N. G. 1941. Osmotic and relations of some metazoan parasites. — Parasitol., 33, N 2, p. 214—223.
- Rogers W. P. 1945. Studies on the nature and properties of the paranteric fluid of

- Ascaris lumbricoides*. — Parasitol., 36, N 3—4, p. 211—218.
- Rothman A. H. 1968. Enzyme localization and colloid transport in *Haematoloechus midiolepus*. — Parasitol., 54, N 2, p. 286—294.
- Stephenson W. 1942. The effect of variations in osmotic pressure upon free-living soil nematode. — Parasitol., 34, p. 253—266.

PARAECCHINOPHALLUS NOV. GEN. (PSEUDOPHYLLIDEA) OT MOPCKOЙ PЫБЫ PSENOPSIS ANOMALA

Е. Н. ПРОТАСОВА

Среди псевдофиллидей, паразитирующих у рыб подотряда *Stromateoidei*, имеется два своеобразных семейства цестод *Echinophallidae* Schumacher, 1914 и *Parabothriocephalidae* Yamaguti, 1959. Представители названных семейств отличаются от остальных псевдофиллидей субмаргинальным положением полового атриума и своеобразной топографией репродуктивных органов. Почти у всех видов этих цестод яичник сдвинут к поральной стороне члеников, семенники и желточники концентрируются в периферических участках проглоттид (боковых или задних частях). Кроме того, у представителей обоих семейств наблюдается тенденция к редукции сколекса и замена его псевдосколексом. Только у этих цестод (из числа паразитов рыб) наблюдается явление удвоения набора гениталий с их симметричным расположением относительно продольной оси проглоттиды.

Вместе с тем имеется целый ряд существенных различий, не позволяющих объединить рассматриваемых цестод в одно семейство. Одним из таких различий является строение яиц, скоррелированное со строением матки и связанное, по-видимому, с различиями в жизненных циклах этих цестод.

Яйца паработрицефалид имеют крышечки, в их развитии, вероятно, стадия корацидия протекает во внешней среде. Маточный мешок с истинным, рано закладывающимся отверстием. У эхинофаллид жематочный мешок имеет, хотя и истинное отверстие, но поздно закладывающееся и открывающееся, а яйца их лишены крышечек (за исключением вида *Echinophallus japonicus* Yamaguti, 1934, на яйцах которого автор вида «...отчетливо видел крышечки»).

Придавая в систематических построениях большое значение наличию или отсутствию крышечек на яйцах, так как в связи с этим, по-видимому, стоит наличие или отсутствие в цикле развития свободноживущей фазы, мы склонны считать, что паработрицефалиды и эхинофаллиды произошли от разных (хотя и близких) предковых форм, а сходные черты в организации приобрели конвергентно в результате адаптации к близким между собой хозяевам.

Роды *Parabothriocephalus* и *Parabothriocephaloides* обоснованы на материале, полученном от *Psenopsis anomala* (семейство *Centrolophidae*)¹ из внутренних морей Японии. Наиболее типичные из эхинофаллид (роды *Echinophallus* и *Bothriocotyle*) обоснованы на материале от другого вида рыб того же семейства (*Centrolophus pompilius*) из Средиземного моря. Исключение составляет

¹ Некоторые авторы причисляют этот род к семейству *Stromateidae*, куда помещают и *Centrolophus* (Линдберг, 1971), другие (Haedrich, 1967) относят его к семейству *Nomeidae* или *Centrolophidae*.

вид *E. japonicus* Yamaguti, 1934, описанный, как и паработрицефалиды, от *Psenopsis anomala* из японских вод и отличающийся от типичного вида рода *Echinophallus* целым рядом признаков.

Изучив типовой экземпляр *E. japonicus* Yamaguti, 1934 и поперечные срезы цестод этого вида из коллекции Ямагути, любезно присланные доктором Сатори Камеган из Паразитологического музея Японии, мы пришли к выводу, что цестоды, описанные Ямагути, не принадлежат к роду *Echinophallus* и должны быть выделены в особый род *Paraechinophallus* nov. gen. с типичным и единственным видом *P. japonicus* (Yamaguti, 1934) nov. comb.

Paraechinophallus japonicus (Yamaguti, 1934), nov. comb.

Синоним: *Echinophallus japonicus* Yamaguti, 1934:

Х о з я и н: морская рыба — *Psenopsis anomala* (Centrolophidae).

Ло к а л и з а ц и я: пилорические придатки.

М е с т о о б н а р у ж е н и я: Япония (Внутреннее море).

М а т е р и а л: типовой экземпляр и поперечные срезы из коллекции доктора Ямагути. MPM Cat. № 22333 (SY-3061 а. 3064, 12 ноября 1928 г., Внутреннее море, Япония).

О п и с а н и е (по Ямагути, 1934, с нашими дополнениями и уточнениями).

Стробила утолщена, длина ее достигает 5 см при максимальной ширине до 8,5 мм.

Истинный сколекс имеется только у плероцеркоидов и молодых экземпляров длиной не более 4,0 мм. Размер сколекса $0,44 \times 0,2$ мм, он утолщен, плавно закруглен на переднем конце и расширен на заднем, несет мелкие дорзо-вентральные ботрии и неотчетливо выраженный терминальный диск.

У взрослых экземпляров сколекс заменяется псевдосколексом с небольшими углублениями вместо ботрий, который, как и несколько передних сегментов стробилы (рис. 1), имеет сильно гипертрофированные боковые края, которые наподобие эпюлетовидных выростов охватывают переднюю часть следующего сегмента. По мере роста проглоттид (в основном за счет их увеличения в ширину) эти выросты на задних краях сегментов распадаются на отдельные языковидные зубцы, более широкие и короткие на вентральной поверхности.

Стробила отчетливо сегментирована на всем протяжении. Краспедотность отчетливо выражена. Наибольшей ширины сегменты достигают в передней части стробилы, затем ширина их постепенно уменьшается, но никогда не бывает меньше длины членика. У зрелых экземпляров задние членики легко отделяются от стробилы.

Экскреторная система представлена парой основных сосудов, проходящих по краям стробилы маргинальные главные нервные стволы, с вентральной стороны от бursy и вагины. Имеются также более узкие, многочисленные продольные и поперечные сосуды, многократно соединяющиеся между собой и с основными сосудами.

Мускулатура тела развита хорошо и представлена несколькими слоями. Субкутикулярная мускулатура состоит из двух слоев мышц — продольного и поперечного. Чрезвычайно сильно развит слой внутренней продольной мускулатуры (рис. 2, а), собранной в мощные пучки, которые отделяются друг от друга сагитальными мышцами. Часть из последних проходит через всю медулярную паренхиму, соединяясь с волокнами противоположной стороны проглоттиды, а часть оканчивается в следующем за внутренней продольной мускулатурой слое внутренних поперечных мышц. В неполовозрелых сегментах пучки внутренней продольной мускулатуры расположены равномерно вокруг проглоттиды, но по мере созревания члеников они становятся более мощными в медианном поле и остаются слабыми и малочисленными по бокам сегментов. Внутренняя поперечная мускулатура, по сравнению с другими слоями, развита слабо.

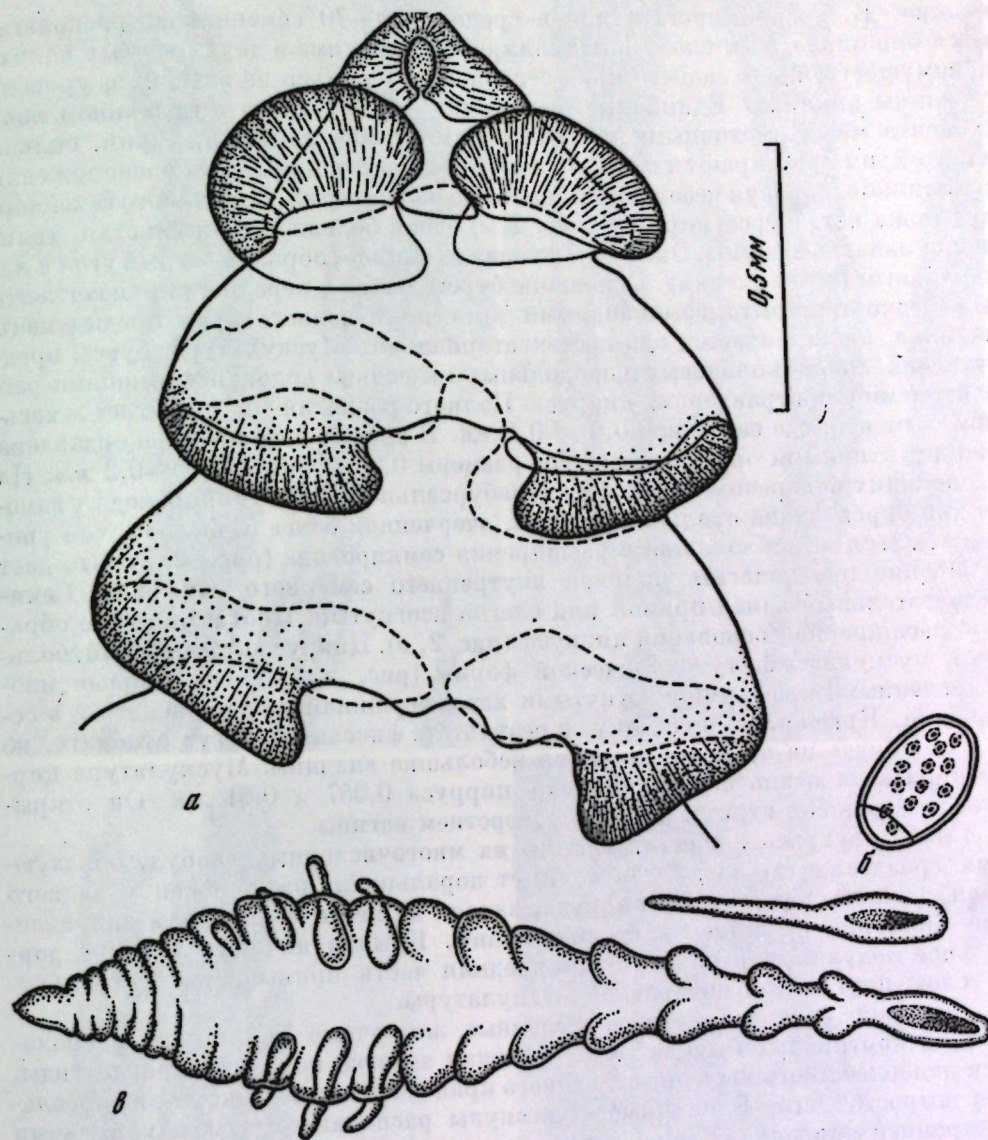


Рис. 1. *Paraechinophallus japonicus* (Yamaguti, 1934)

а — головной конец взрослого экземпляра; б — яйцо (по тотальному препарату); в — плероцеркоид и молодая форма с истинным сколексом (а, б — оригинал; в — по Yamaguti, 1934)

В 6—7 сегментах от переднего конца стробилы уже имеются бурса цирруса и зачаток яичника. Бурса направлена косо к поперечной оси членика, вооружение на циррусе уже хорошо видно. В последующих сегментах появляются семенники, затем желточники и, наконец, маточный мешок с протоком и вагина. Число гермафродитных члеников велико, за ними сразу идут зрелые сегменты. Уже в 12—14 члениках в маточном мешке появляются яйца.

В каждом сегменте имеется двойной набор гениталий, расположенных в латеральных полях симметрично относительно медианной линии членика. Иногда половые комплексы одного и того же сегмента развиты неодинаково, один комплекс может быть зрелым (в маточном мешке имеются яйца), а другой только достигает половозрелости.

Семенники в передней части стробилы сравнительно малочисленные и крупные (рис. 2, а). В зрелых члениках число их возрастает, но они более

мелкие. В каждой проглоттиде в среднем 60—70 семенников; располагаются они одинарным слоем в медуллярной паренхиме в двух боковых полях, преимущественно у заднего края сегмента, латерально не заходят за уровень середины яичника. Единичные семенники расположены в медианном поле сегмента между маточными мешками. Семяпровод длинный, узкий, сильно извитой; он простирается от основания бурсы до границы зоны расположения семенников, образуя небольшие локальные расширения. Наружного семенного пузырька нет. Бурса цирруса (рис. 2, а) очень большая, мускулистая, удлиненно-овальной формы. Она расположена наклонно, образуя острый угол с латеральным краем членика. Основание бурсы лежит у переднего края сегмента и нередко прикрыто языковидными выступами заднего края предыдущего членика, а оканчивается она постэкваториально. Мускулатура бурсы представлена слоем кольцевых и продольных мышечных волокон и мышцами-ретракторами и протракторами цирруса. Полного развития она достигает в восьмом сегменте, где ее размер $0,6 \times 0,1$ мм. В зрелых сегментах она сдавлена репродуктивными органами и имеет размеры $0,35-0,48 \times 0,15-0,2$ мм. На нескольких поперечных срезах в интрабурсальной части семяпровода у самого дна бурсы видна овальная полость, очерченная более отчетливо, чем упоминавшиеся выше локальные расширения семяпровода (рис. 2; б). Это дает основание предполагать наличие внутреннего семенного пузырька. Семяизвергательный канал прямой или слегка изогнутый. Иногда он также образует расширение у основания цирруса (рис. 2, а). Циррус выступающий, большой, мускулистый, тупоконической формы (рис. 2, а, в). Он снабжен многочисленными крючьями с загнутыми назад вершинами и утолщенными в основании. Крючья, по-видимому, в результате фиксации, могут отпадать, но в этом случае на их месте остаются небольшие впадины. Мускулатура цирруса развита очень сильно. Размер цирруса $0,057 \times 0,01$ мм. Он открывается в половой атриум рядом с отверстием вагины.

Слабо двукрылый яичник состоит из многочисленных глобул, образующих гроздевидную массу. Он сдвинут порально и расположен у заднего края сегмента ниже бурсы цирруса, заходя за нее в медиальном направлении примерно на четверть своей ширины. Крылья яичника лежат в дорзальной медуллярной паренхиме, а средняя часть примыкает к вентральному слою внутренней поперечной мускулатуры.

Довольно крупные и многочисленные желточные фолликулы расположены в кортикальной паренхиме, окружая заднюю половину проглоттиды. Они наиболее многочисленные у заднего края сегмента и в боковых и дорзальных выростах его. Единичные фолликулы располагаются между пучками внутренней продольной мускулатуры.

Половой атриум приближен почти вплотную к латеральному краю сегмента, но расположен все же не маргинально, а на дорзальной стороне тела, постэкваториально. Отверстие вагины открывается на одном уровне с бурсальным отверстием, но вентральнее последнего.

Узкая мускулистая вагина в своей дистальной части выстлана кутикулой. Этим участком она прилегает к бурсе цирруса, а затем поворачивает к заднему краю сегмента, постепенно расширяется, становится извитой и впадает коротким узким семенным протоком в оплодотворительный канал (рис. 3 а, б).

Мускулистый оокапт расположен в медианной части яичника с дорзальной стороны. Короткий узкий яйцевод после впадения в него семенного протока расширяется, образуя оотип, куда вскоре впадает проток желточного резервуара (рис. 3, а). Отсюда начинается проксимальная часть маточного протока. Клетки скорлуповой железы плохо различимы.

Маточный проток длинный, узкий, сильно извитой; он проходит медианно от бурсы цирруса, вначале ближе к дорзальной стороне, а затем поворачивает вентрально и идет к переднему концу сегмента, где впадает в маточный мешок. Слабо мускулистый округлый маточный мешок отчетливо отдиф-

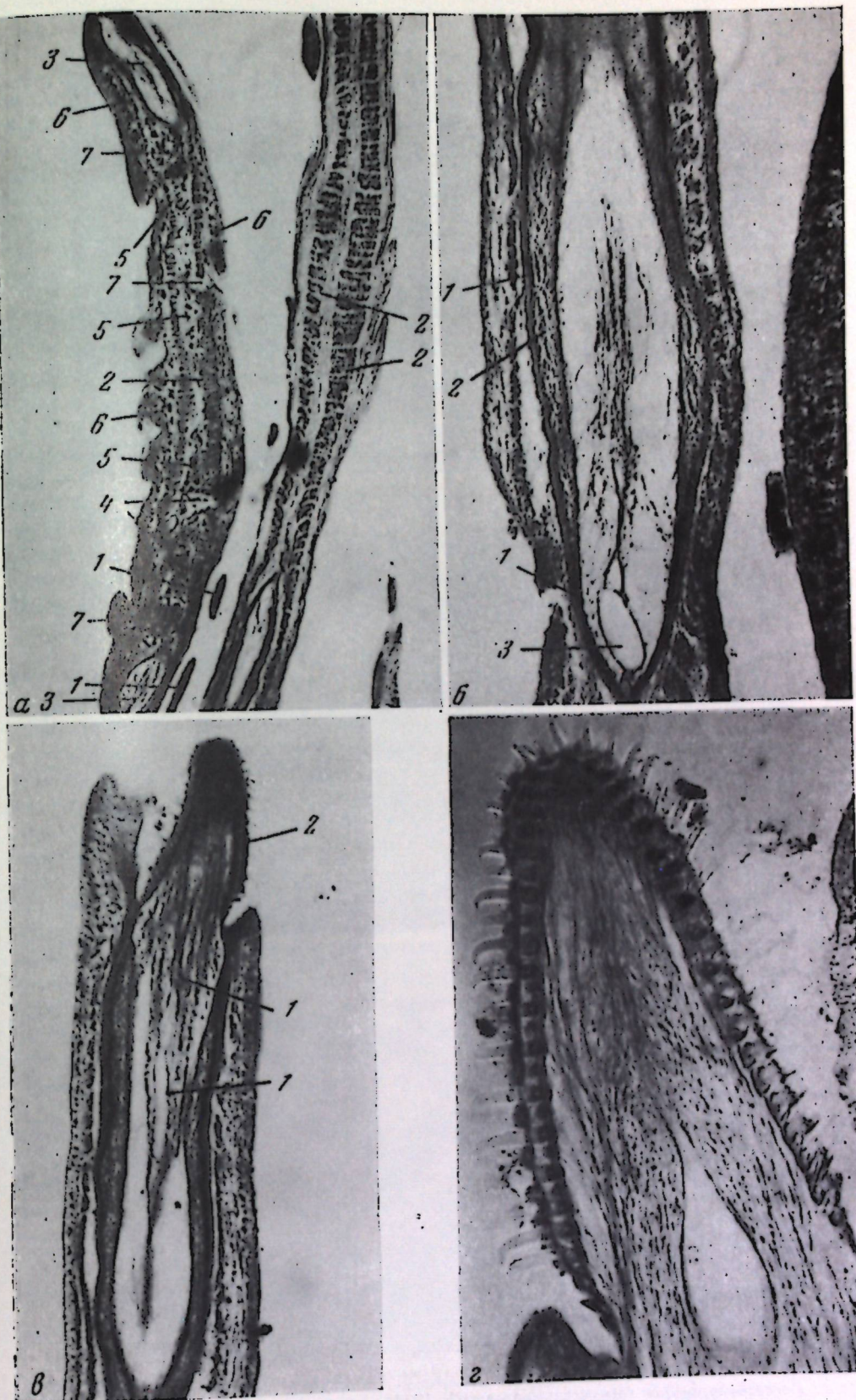


Рис. 2. *Paraechinophallus japonicus* (Yamaguti, 1934) поперечные срезы зрелого сегмента

а — на уровне бурсы цирруса (1 — выросты задних краев предыдущего сегмента; 2 — пучки внутренней продольной мускулатуры; 3 — бурса цирруса; 4 — матка; 5 — семенники; 6 — желтки; 7 — яичники); б — через проксимальный конец бурсы цирруса (1 — продольная мускулатура; 2 — кольцевая мускулатура; 3 — внутренний семенной пузырек); в — через бурсу цирруса (1 — семяизвергательный канал; 2 — циррус); 2 — циррус на поперечном срезе (оригинал).

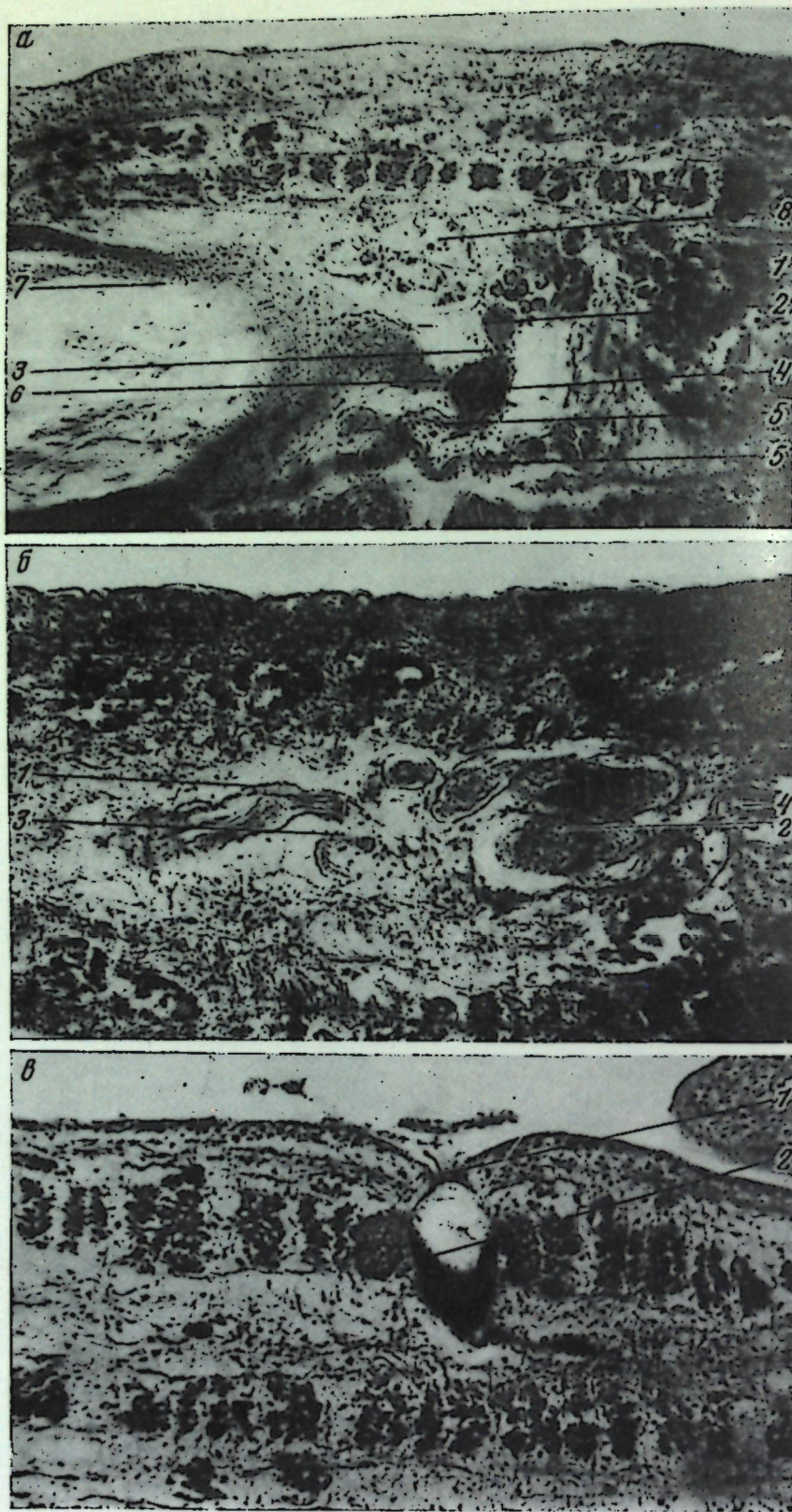


Рис. 3. *Paraechinophallus japonicus* (Yamaguti, 1934)

а — поперечный срез через личинку (1 — личинка; 2 — оокапт; 3 — яйцевод; 4 — оотип; 5 — проксимальная часть маточного протока; 6 — семенной проток вагины; 7 — бурса цирруса; 8 — участок маточного протока с яйцами); б — поперечный срез через проксимальную часть вагины (1 — вагина и часть семенного протока; 2 — семяпровод; 3 — проксимальный участок маточного протока; 4 — участок маточного протока с яйцами); в — поперечный срез незрелого членика на уровне маточной поры (1 — маточная пора; 2 — дистальная часть маточного мешка) (оригинал)

ференцирован от маточного протока. Он лежит у переднего края проглоти́ды примерно в середине бокового поля членика, неравномерно сдвигаясь отсюда вправо или влево. Как и бурса цирруса, он частично прикрывается выростом заднего края предыдущего сегмента. В зрелых проглоти́дах маточный мешок растягивается яйцами, нередко образуя боковые расширения. Маточный проток в зрелых сегментах также расширяется за счет заполнения его яйцами. Истинное отверстие матки рано закладывается, оно располагается на вентральной поверхности у переднего края сегмента (рис. 3, в).

Яйца эллипсообразные, с тонкой скорлупой, снабжены отчетливо видимой крышечкой; размер фиксированных в спирте и измеренных в воде яиц, по данным Ямагути, $0,054-0,060 \times 0,033-0,035$ мм. У изучаемых экземпляров яйца были деформированы, размер их на тотальных препаратах в маточных мешках был $0,028 \times 0,017$ мм (рис. 1, в).

Биология вида не изучена. Ямагути (1934), давая первоописание вида, указывает, что личинки его были обнаружены в пилорических придатках рыб вместе со взрослыми экземплярами. Самая маленькая из них была удлиненная, дубинковидной формы и имела размер $0,45 \times 0,075$ мм. У нее был развит истинный сколекс, $0,2 \times 0,075$ мм, округлый на переднем конце с двумя неотчетливыми ботриями и неясно выраженным терминальным диском. Известковые тельца у этой личинки очень многочисленны по всей длине ее тела. Сегментация отсутствовала. Другая личинка, размером $0,66 \times 0,088$ мм, имела отчетливо выраженную сегментацию.

Диагноз рода *Paraechinophallus* Protasova, nov. gen. *Parabothrioccephalidae*. Истинный сколекс неполовозрелых форм у взрослых экземпляров заменяется псевдосколексом, имеющим небольшие углубления вместо ботрий. Стробила краспедотная, с характерными языковидными выростами на задних краях проглоти́д, сегментация отчетливая. Мускулатура хорошо развитая. Внутренняя продольная мускулатура собрана в пучки. В каждом сегменте имеется удвоенный набор гениталий, расположенных симметрично относительно медианной линии членика. Семенники сконцентрированы в двух однослойных лентах, латерально не заходящих за уровень середины яйчника; в медианном поле они единичные. Бурса цирруса большая, мускулистая, расположена наклонно к латеральному краю проглоти́ды. Циррус выступающий, вооруженный. Половой атриум на дорзальной поверхности, сильно приближен к латеральному краю членика, постэкваториальный. Яичник гроздевидный, не цельнокрайний, он сдвинут порально и лежит ниже бурсы у заднего края сегмента. Желточные фолликулы распределены в кортикальной паренхиме, циркулярно, преимущественно в задней половине членика; единичные фолликулы имеются между пучками внутренней продольной мускулатуры. Семяприемник отсутствует. Маточный проток длинный, сильно извитой, отчетливо отдифференцирован от маточного мешка. Истинное маточное отверстие закладывается рано и располагается на вентральной поверхности у переднего края сегмента. Яйца с тонкой скорлупой и отчетливой крышечкой; в зрелых проглоти́дах они заполняют как маточный мешок, так и маточный проток. Паразиты морских костистых рыб рода *Psenopsis*.

Типичный и единственный вид: *P. japonicus* (Yamaguti, 1934) nov. comb.

Дифференциальный диагноз. Род *Paraechinophallus* nov. gen. отличается от большинства других псевдофиллидей, паразитирующих у рыб, удвоенным набором гениталий в каждой проглоти́де. Удвоение гениталий наблюдается также у представителей рода *Bothrioccephalus* Rudolphi, 1808 и некоторых птихоботриид, но у всех этих цестод они располагаются в сегменте друг за другом на продольной оси. У псевдофиллидей родов *Atemer* Guiart, 1935 и *Echinophallus* (Monticelli, 1890) так же, как и у описываемого рода, гениталии расположены на поперечной оси сегмента.

симметрично относительно медианной линии тела. Все три упомянутых рода являются монотипическими и поэтому целесообразно дифференцировать их по типовым видам.

Вид *P. japonicus* (Yamaguti, 1934), nov. comb. отличается от *Atelemerus acanthodes* Guiart, 1935 формой псевдосколекса. У первого он имеет вид закругленного на вершине треугольника с гипертрофированными боковыми краями, а у второго он воронковидной формы и напоминает сколексе представителей рода *Cyathocephalus*. Яйца у *A. acanthodes* не имеют крышечек, а у яиц *P. japonicus* она отчетливо видна.

От типичного вида рода *Echinophallus* — *E. wagneri* (Mont, 1890) Schumacher, 1914 описанный вид отличается следующими признаками.

У *E. wagneri* тело закручено в полуцилиндрическую трубку, тогда как у *P. japonicus* тело, хотя и имеет своеобразную форму, но не скручивается трубковидно. На всем протяжении жизни *E. wagneri* имеет истинный сколексе (в работах Ariola, 1900; Luhe, 1902, а 1902 b; Schumacher, 1914 нет данных о замене сколекса псевдосколексом у взрослых паразитов). Он имеет вид тупо закругленной на вершине четырехугольной пирамиды и несет две поверхностные ботрии со слабо выступающими краями. У *P. japonicus* истинный сколексе имеется только у молодых форм, а у взрослых он заменяется псевдосколексом с небольшими углублениями вместо ботрий.

Половые атриумы у *E. wagneri* и *P. japonicus* располагаются на дорзальной поверхности, но у первого они далеко отстоят от боковых краев сегмента, а у второго, напротив, очень приближены к ним. Желточные фолликулы у *E. wagneri* распределены по всей длине проглотицы, располагаясь в кортикальной паренхиме, но заходят в интрамускулярную зону и даже в вентральную медуллу. У *P. japonicus* желточные фолликулы концентрируются в кортикальной паренхиме у заднего края сегмента и в его боковых и дорзальных выростах; единичные фолликулы заходят в интрамускулярное пространство, но никогда не лежат в медулле.

У *E. wagneri* маточное отверстие закладывается поздно, и яйца его лишены крышечек, тогда как у *P. japonicus* маточное отверстие закладывается рано и яйца снабжены отчетливо заметными крышечками. Будучи паразитами близких групп хозяев, эти виды распространены различно: *E. wagneri* известен только из атлантических вод (Средиземное море), а *P. japonicus* — только из бассейна Тихого океана (внутреннее море Японии).

В предложенной ранее системе псевдофиллид (Протасова, 1974), паразитирующих у рыб, *P. japonicus* не может быть помещен в семейство *Echinophallidae* Schumacher, 1914, так как отличается от всех остальных представителей этого семейства наличием крышечек на яйцах. Этот признак, вероятно, скоррелированный со строением матки, положен в основу объединения семейств в надсемейства. В связи с этим *P. japonicus* должен быть помещен в надсемейство *Bothriocephaloidea* Blanchard, 1849, где он обнаруживает наибольшее сходство с цестодами семейства *Parabothriocephalidae* Yamaguti, 1959. Вместе с тем этот род отличается от других паработрицефалид удвоенным набором гениталий в сегменте, аналогично тому как *Echinophallus* отличается от других эхинофаллид. В связи с этим мы считаем целесообразным выделить род *Paraechinophallus* в самостоятельное подсемейство *Paraechinophallinae* Protasova, nov. subf. Диагноз подсемейства целиком совпадает с приведенным выше диагнозом рода.

ЛИТЕРАТУРА

- Линдберг Г. У. 1971. Спределитель и характеристика семейств рыб мировой фауны. М., изд-во «Наука», стр. 470.
Протасова Е. Н. 1974. К систематике цестод отряда *Pseudophyllidae* Carus, 1863, паразитирующих у рыб. — Труды ГЕЛАН СССР, 24.
Ariola V. 1900. Nota sui Cestodi parassiti del *Centrolophus pompilius* Linn. — Boll. dei Musei di Zoolog. e Anatom. Compar. 2, d. R. Univ. di Genova, 4, N 93, p. 1—10.

- Lühe M. 1902a. Revision meines Bothriocephaliden-systems. — Centralbl. Bakt. Parasit. I Abt. Origin., 31, N 7, p. 318—331.
Lühe M. 1902b. Bemerkungen über die Cestoden aus *Centrolophus pompilius*. I Zur synonymie der *Centrolophus*. — Cestoden. — Centralbl. Bakt. Parasit. I Abt. Origin., 31, p. 629—637.

- Schumacher G. 1914. Cestoden aus *Centrolophus pompilius* L. — Zool. Jahrb. Syst., 36, p. 149—198.
Yamaguti S. 1934. Studies on helminth fauna of Japan. Pt IV. Cestodes of fishes. — Japan. J. Zool., 6, p. 1—112.
Yamaguti S. 1959. Systema helminthum. 2. The Cestodes of vertebrates. N. Y. — London, Interscience publications. p. 1—860.

МОНОГЕНОИДЕИ МИРОВОЙ ФАУНЫ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ

В. А. РОЙТМАН

В работе обобщены данные о систематическом положении, жизненных циклах, экологии и хорологии моногеноидей, зарегистрированных до настоящего времени у лососевых рыб.

Гельминты этого класса составляют самую малочисленную группу паразитов сальмонид. Довольно большая часть их является облигатными формами паразитов для названных рыб.

Для анализа нами использованы литературные данные, указанные в библиографии в конце статьи, а также результаты камеральной обработки небольшой коллекции моногеноидей от лососевых рыб рек Колымы и Ямы (Магаданская область), переданной нам В. Я. Трофименко и Е. С. Скрыбиной, за что мы выражаем им благодарность.

Систематическое положение моногеноидей лососевых приводится по системе данного класса, предложенной Б. Е. Быховским, с учетом изменений, внесенных в нее после выхода из печати монографии указанного автора.

Семейство *Salmonidae* принимается нами в объеме (включая *Coregoninae*), который признан большинством отечественных ихтиологов.

Ограниченный объем статьи не позволяет детально охарактеризовать отдельные виды моногеноидей лососевых в интересующих нас аспектах. Приводим лишь систематический список представителей названного класса гельминтов, что облегчит понимание данных, изложенных в работе.

ОТРЯД *TETRAONCHIDEA* BYCHOWSKY, 1957

СЕМЕЙСТВО *TETRAONCHIDAE* BYCHOWSKY, 1937

Род *Tetraonchus* Diesing, 1858 (= *Salmonchus* Spassky et Roytman, 1958)

- T. alascensis* Price, 1937 (= *Tetraonchus arcticus* n. nud. Bauer, 1948; *T. sp.* Spassky, Roytman et Schagaeva, 1961) *
T. borealis (Olsson; 1893)
T. cylindraceus Pronin, 1967 *
T. grosdevi (Spassky et Roytman, 1960) Strelkov, 1963 (= *Salmonchus grosdevi* Spassky et Roytman, 1960) *
T. huchonis Bauer, 1948 (= *Salmonchus huchonis* Spassky et Roytman, 1958) *
T. lenoki Achmerov, 1952 (= *Salmonchus lenoki* Spassky et Roytman, 1958) in parte *
T. pseudolenoki Strelkov, 1963 *
T. rogersi Ergens, 1971 *
T. roytmani Strelkov, 1963 *
T. skrjabini (Spassky et Roytman, 1958) Strelkov, 1963 *
T. spasskyi Strelkov, 1963 *
T. variabilis (Mizelle et Webb, 1953) *

* Облигатные паразиты сальмонид.

ОТРЯД *GYRODACTYLIDEA* BYCHOWSKY, 1937СЕМЕЙСТВО *GYRODACTYLIDAE* (BENEDEN ET HESSE, 1863) COBBOLD, 1864Под *Gyrodactylus* Nordmann, 1832

- G. aphyae* Malmberg, 1956
G. birmani Konovalov, 1967 *
G. brevis Crane et Mizelle, 1967 *
G. colemanensis Mizello et Krytsky, 1967 *
G. elegans Nordmann, 1832 [? — B. P.]
- G. lavareti* Malmberg, 1956 *
G. lenoki Gussev, 1953 *
G. medius Kathariner, 1893 [? — B. P.]
G. salaris Malmberg, 1956, in parte *
G. taimeni Ergens, 1971 *

Под *Gyrodactylolides* Bychowsky, 1947

- G. bychowskii* Albova, 1948 *
G. strelkowi Bychowsky et Poljansky, 1953 *

ОТРЯД *MAZOCREAIDEA* BYCHOWSKY, 1957СЕМЕЙСТВО *DISCOCOTYLIDAE* PRICE, 1936Под *Discocotyle* Diesing, 1850

- D. sagittata* (= *D. salmonis* Schaffer, 1916;
Mazocreaes sagittata Southwell et Kir-
shaer, 1937) *

Под *Diplozoon* Nordmann, 1832

- D. paradoxum* Nordmann, 1832

ОТРЯД *DACTYLOGYRIDAE* BYCHOWSKY, 1937СЕМЕЙСТВО *DACTYLOGYRIDAE* BYCHOWSKY, 1933Под *Dactylogyrus* Diesing, 1850

- D. extensus* Muller et Van Cleave, 1932 (= *D. hovorkai* Kostak, 1957)
D. pterygalis Gussev, 1955

Под *Encotyllabe* Diesing, 1850

- E. masu* Ishii et Sawada, 1938 [? — B. P.]

У лососевых рыб мировой фауны паразитирует 29 видов моногеноидей (без учета форм, видовая принадлежность которых не установлена). Из них 12 видов относятся к отряду *Tetraonchidea* Bychowsky, 1957, 12 — к отряду *Gyrodactylidea* Bychowsky, 1937, 3 — к отряду *Dactylogyridea* Bychowsky, 1937, 2 — к отряду *Mazocreaeidea* Bychowsky, 1957.

Таксономия. Тетраонхидеи лососевых относятся к одному роду *Tetraonchus* (*Tetraonchidae*), гиродактилидеи — к двум близким родам — *Gyrodactylus* (10 видов) и *Gyrodactylolides* (2 вида) (*Gyrodactylidae*); дактилогиридеи — к двум филогенетически далеким родам *Dactylogyrus* (2 вида) (*Dactylogyridae*) и *Encotyllabe* (1 вид) (*Capsalidae*) и мазокраеидеи — к двум родам *Discocotyle* (1 вид) и *Diplozoon* (1 вид), представляющие близкие подсемейства *Discocotylidae*.

Таксономический статус моногеноидей, паразитирующих у сальмонид, изучен в различной степени. Для видов *Tetraonchus* выявлены морфологические и экологические критерии, позволяющие, по крайней мере, на теперешнем этапе изучения этой группы гельминтов определять их видовую принадлежность. Весьма запутан вопрос о таксономии видов гиродактилюсов, зарегистрированных у лососевых. Ошибочная идентификация видовой принадлежности многих гиродактилюсов от сальмонид лишает возможности в настоящее время судить об истинном составе фауны *Gyrodactylus*, характерной для *Salmonidae*. Можно полагать, что число видов гиродактилюсов у лососевых больше, чем известно в настоящее время. Это предположение подкрепляется данными Б. Е. Казакова (1971), который указывает на широкое

распространение и адаптивные особенности представителей этой группы моногеноидей, паразитирующих у рыб северных районов Палеарктики. Безусловно вопрос о более широком представительстве гиродактилюсов в гельминтофауне *Salmonidae* нельзя решать без учета генезиса *Gyrodactylidae* s. str. и их исторически сложившихся взаимоотношений с различными группами хозяев. Б. Е. Быховский (1957, стр. 308, 451, 452) считает *Gyrodactylidae* древней группой моногеноидей, отделившейся от *Polyonchoinea* раньше, чем произошло обособление (не позднее палеоцена) *Salmonidae*. Предки современных *Salmonidae* s. l., по мнению ихтиологов (Берг, 1948; Никольский, 1954; Neave, 1958; Vladykov, 1963; Foerster, 1968; Behnke, 1970, и др.), уже в миоцене перешли к обитанию в пресной воде, а в плейстоцене в пределах сальмонид образовались несколько эволюционирующих групп, произошел бурный процесс видообразования и расселение их представителей.

Таким образом, геохронологическое сопоставление филогенезов *Gyrodactylidea* и *Salmonidae* s. l. и анализ геологических и климатических условий эпох, в течение которых они проходили, свидетельствуют о возможности становления паразито-хозяйнических связей между указанными группами животных. При этом следует учесть, что древние группы моногеноидей обладают наиболее тесными связями со своими хозяевами.

Из сказанного следует сделать вывод, что гиродактилюсы должны быть представлены в гельминтофауне лососевых рыб более широко.

Систематическое положение моногеноидей лососевых указывает на то, что фауна их складывается из древних, морфологически примитивных форм (сказанное не относится к видам родов *Dactylogyrus*, *Encotyllabe* и *Diplozoon*, которые являются случайными паразитами сальмонид и на этом основании не привлекаются нами к анализу). Роды *Gyrodactylus* и *Tetraonchus* представляют филогенетически близкие отряды *Gyrodactylidea* и *Tetraonchidea*. Род *Discocotyle* наиболее близок к предковым формам отряда *Mazocreaeidea*, чем роды *Octomacrum* и *Diplozoon* (*Diplozooninae*), представители которых паразитируют на карповых рыбах (Быховский, 1957).

Встречаемость на хозяевах. Большинство моногеноидей, встреченных на сальмонидеях, инвазируют рыб только данного семейства или в редких случаях рыб, близких к последнему (*Thymallidae*, *Esocidae*). В суммарном виде распределение отдельных родов моногеноидей и число их видов по родам семейства *Salmonidae* выглядит следующим образом:

Роды лососевых	Группы моногеноидей			
	<i>Tetraonchus</i>	<i>Gyrodactylus</i>	<i>Gyrodactylolides</i>	<i>Discocotyle</i>
<i>Brachymystax</i>	6	1	—	—
<i>Hucho</i>	4	1	—	—
<i>Coregonus</i>	2	1	—	1
<i>Leucichthys</i>	—	—	—	1
<i>Oncorhynchus</i>	1	—	2	1
<i>Parasalmo</i>	—	4	—	1
<i>Prosopium</i>	1	—	—	1
<i>Salmo</i>	1	5	1	1
<i>Salvelinus</i>	2	2	—	1
<i>Stenodus</i>	1	—	—	1

Представители всех указанных родов моногеноидей встречены только у *Salmo* и *Salvelinus*. Виды рода *Tetraonchus* зарегистрированы главным образом на тайменях и ленках — филогенетически и экологически близких форм сальмонид. Гиродактилюсы, по-видимому, больше тяготеют к паразитированию на филогенетических близких родах *Salmo* и *Parasalmo*. Виды *Gyrodactylolides* встречены только у проходных лососевых в морской период их жизни. Единственный вид рода *Discocotyle sagittata* неизвестен пока только у ленков и тайменей.

Среди указанных родов моногеноидей нет групп, характерных только для какого-либо одного рода лососевых. Что же касается видов этих родов, то их встречаемость у хозяев имеет различный характер (случайные и сомнительные находки не учитываются). Из них на одном хозяине зарегистрированы 12 видов (*Tetraonchus* — 7, *Gyrodactylus* — 5), на 2—4 (*Tetraonchus* — 2, *Gyrodactylus* — 1, *Gyrodactyloides* — 1), на 3—2 (*Tetraonchus* — 1, *Gyrodactylus* — 1), на 4—1 (*Gyrodactyloides*), на 10—1 (*Tetraonchus alascensis*) и на 43—1 (*Discocotyle sagittata*). Таким образом, подавляющее число видов (16 из 23) моногеноидей сальмонид тяготеют к моноксенности, т. е. паразитируют на 1—2 видах хозяев. Так, для ленка *Brachymystax lenok* известны 5 моноксенных видов (*T. groschevi*, *T. lenoki*, *T. pseudolenoki*, *T. rogersi*, *G. lenoki*), для тайменя — 3 (*T. huchonis*, *T. skrjabini*, *G. taimeni*), для валька — 2 (*T. cylindraceus*, *T. variabilis*), для гольца — 1 (*G. birmani*), для стальноголового лосося (=радужная форель) — 2 (*G. brevis*, *G. colemanensis*). Таким образом, моноксенные моногеноидеи паразитируют на филогенетически близких хозяевах, или обитающих в сходных экологических условиях. Аналогичная тенденция имеет место у моногеноидей, встречающихся на двух видах хозяев. Например, *T. roytmani* и *T. spasskyi* встречаются только на ленках и тайменях, *G. lavareti* — у *C. lavaretus* и *C. nasus*, *Gyrodactyloides bychowskii* — у *Salmo salar* и *O. gorbuscha* в Белом море.

Анализ встречаемости видов *G. elegans* и *G. medius* встречает затруднения. Если видовой статус этих видов, встречающихся на лососевых, будет подтвержден, тогда их следует относить к группе случайных паразитов. Скорее всего, уточнение видовой диагностики этих форм приведет к обоснованию новых видов или к их идентификации с уже известными видами гиродактилюсов. Нам представляется, что это также будут виды, паразитирующие на одном виде или узком круге хозяев.

Более широкую биологическую валентность проявляют *Gyrodactyloides strelkowi* и *Gyrodactylus salaris*. Первый из них встречен на четырех видах дальневосточных лососей — кете, горбуше, кижуче и нерке — генетически и экологически родственных рыбах. Второй — *G. salaris* зарегистрирован на четырех представителях рода *Salmo* — лососе, ручьевой форели, каспийском и стальноголового лососях.

Поликсенных форм в фауне моногеноидей лососевых два вида: *T. alascensis* и *Discocotyle sagittata*. Представитель тетраонхусов встречается на трех видах рода *Salvelinus* — голец, мальма и кунджа, двух представителях рода *Salmo* (микижа, лосось Кларка), двух — рода *Oncorhynchus* (нерка, кижуч), одном — род *Coregonus* (омуль). В пределах отдельных родов сальмонид *D. sagittatus* встречен у 22 представителей рода *Coregonus*, у 2 — рода *Leucichthys* у 1 — рода *Oncorhynchus*, 1 — рода *Parasalmo*, у 3 — рода *Prosopium*, у 7 — рода *Salmo*, у 4 — рода *Salvelinus* и у 1 — рода *Stenodus*. Если *T. alascensis* паразитирует на сравнительно небольшом числе видов в пределах указанных родов рыб (филогенетически близких), то *D. sagittata* проявляет значительно меньшую избирательность в отношении хозяев, инвазируя генетически далекие группы в пределах *Salmonidae*. Вероятно, для становления паразито-хозяинных связей этого гельминта большую роль играют сходство экологии хозяев, чем их филогенетическая близость.

В характере встречаемости моногеноидей на лососевых рыбах можно отметить общую закономерность. Большинство гельминтов этой группы проявляет узкую гостальную специфичность как на уровне родов, так и видов.

Для большинства анализируемых видов моногеноидей не изучены их жизненные циклы, ауто- и синэкологические характеристики. Скудные сведения по этим вопросам, которые имеются в литературе, лишь косвенно указывают на морфоэкологические адаптации, позволившие названным представителям моногеноидей перейти к паразитированию на лососевых рыбах. Нали-

чие довольно сложного, но архаичного по строению прикрепительного аппарата обеспечило удержание паразита на жабрах, коже и плавниках лососевых — активных пловцов, обладающих хорошими гидродинамическими свойствами. При этом особый характер прикрепления к жабрам и топологии на них дополнительно повышают возможность для паразита удерживаться на хозяине (Llewellyn, Owen 1960).

Особенности размножения: в яйце- (*Tetraonchus*, *Discocotyle*) и живорождение (*Gyrodactylus*); способность сформированной личинки находиться в яйце некоторое время после попадания в воду (*Tetraonchus*, *Discocotyle*) или же расселение взрослым организмом (*Gyrodactylus*); высокая численность личинок; короткие (*Tetraonchus*) или растянутые сроки развития во внешней среде (*Discocotyle*) при низких температурах (10—15°); морфоэкологическая пластичность в отношении факторов среды — вот те особенности биологии, которые свидетельствуют о выработке адаптаций у моногеноидей лососевых к нестабильным условиям среды. Все это позволило представителям названных групп моногеноидей широко расселиться по акваториям евразийского и североамериканского континентов и паразитировать у широкого круга сальмонид.

Хорология. Ареалы моногеноидей лососевых достаточно четко отражают характер адаптаций и биоценотические связи их с хозяевами в пространстве и во времени, сформировавшиеся и закрепившиеся в ходе эволюции. Большинство родов моногеноидей сальмонид распространены только в северном полушарии, а в его пределах — на территории Голарктики. Исключение составляет род *Gyrodactylus*, представители которого встречаются на многих группах рыб других зоогеографических регионов не только северного, но и южного полушария.

Ареалы родов *Tetraonchus*, *Gyrodactyloides* значительно меньше по площади тотальной области распространения *Salmonidae*. При этом ареал тетраонхусов лежит в основном в пределах Сибирского округа Ледовитоморской провинции и лишь на севере по побережью Северного Ледовитого океана граница его простирается узкой полосой в Европейский округ указанной провинции, на северо-востоке вторгается в Тихоокеанскую провинцию и на юго-востоке — в Амурскую переходную область. Хорологической особенностью моногеноидей этой группы является высокая степень совпадения их видовых ареалов. В то же время ареалы отдельных видов тетраонхусов различаются по размерам. Шесть представителей рода *Tetraonchus* имеют более обширные ареалы, которые простираются от Енисея на западе и, вероятно, до Колымы на востоке, а на юге — до бассейна Амура. Вследствие малочисленности находок ареалы *T. rogersi*, *T. cylindraceus* и *T. variabilis* пока можно рассматривать как узкие. *T. alascensis* имеет иную конфигурацию ареала, который занимает узкую полосу предустьевых пространств рек и прибрежных участков Северного Ледовитого океана Европы, Азии и Северной Америки, а также по восточному и западному побережьям Тихого океана до 45° с. ш.

Характер ареалов видов рода *Tetraonchus* дает основание предполагать, что формирование этой группы моногеноидей, по-видимому, могло происходить в опресненных водоемах предгорных районов западной части Восточной Сибири и геохронологически имело место не позднее среднего палеогена. Центр расселения тетраонхид совпадает с областью их формирования.

Ареалы представителей *Gyrodactyloides* по своей топографии во многом напоминают таковой *T. alascensis*. Для них характерно более северное положение в пределах Ледовитоморского бассейна, причем на западе их границы, по-видимому, доходят до Северной Атлантики, а на востоке — до Аляски; в северной Пацифике — Командорские и Курильские острова, Бристольский залив. В западной части ареала рода у лососей паразитирует *G. bychowskii*, тогда как в восточной — *G. strelkowi*.

Формирование этой группы моногеноидей шло, по-видимому, в морских условиях и первоначально было связано с типично морскими формами рыб, генетически близких к сальмонидам. Паразитирование гиродактилоидесов на лососевых — явление вторичное, оно могло возникнуть после перехода отдельных групп сальмонид к проходному образу жизни. Центром возникновения *Gyrodactylus*, вероятно, следует признать район северной Пацифики, поскольку большинство видов рода отмечено именно здесь. Высказанное предположение подкрепляется еще и тем, что мойва (*Mallotus v. villosus*) — один из вероятных облигатных хозяев гиродактилоидесов имеет тихоокеанское происхождение. По-видимому, в указанной акватории находился первичный центр расселения данной группы моногеноидей, откуда она проникла с мойвой и сельдями по северному пути на запад.

Хорологический анализ представителей рода *Gyrodactylus* затруднителен. Тотальный ареал *Gyrodactylus* значительно перекрывает область распространения самих сальмонид, на что уже указывалось выше. В отношении ареалов отдельных видов рода, встречающихся на лососевых, пока можно сказать, что ни один из них не совпадает с таковым семейства *Salmonidae* в целом или его представителей.

В настоящее время общих видов гиродактилюсов для лососевых евразийского и североамериканского континентов не обнаружено.

Определенно высказаться о возможном центре формирования *Gyrodactylus* как группы только на основании нашего материала не представляется возможным. Мальмберг (Malmberg, 1970) доказывает, что возникновение *Gyrodactylus* как группы произошло в тропических районах Африки, вероятно, в пресной воде, и первичными хозяевами для ее представителей были карпообразные. В дальнейшем *Gyrodactylus* s. l. перешли к паразитированию на морских рыбах, а впоследствии ряд их групп (роды) вновь проникли в пресную воду и дали начало новому пресноводному подроду *G. (Limnophrotus)*. Последний перешел на карповых и другие филогенетически далекие семейства рыб, в том числе на *Salmonidae*. По Мальмбергу (1970), *G. (Limnophrotus)* произошел в Евразии и расселился здесь до установления связи с Северной Америкой, а после образования таковой хотя и проник на североамериканский континент, но в силу далеко зашедшей специализации сравнительно слабо адаптировался к рыбам Неоарктики.

Б. Е. Быховский (1957) считает род *Gyrodactylus* вторично пресноводного происхождения и филогенетически вторичным для *Cypriniformes*. По нашему мнению, возникновение связей гиродактилюсов с сальмонидами произошло после перехода ветви гиродактилюсов из моря в пресные воды. По-видимому, такой группой мог быть *G. (Limnophrotus)*, к которому относится большинство гиродактилюсов лососевых. По всей вероятности, лососевые — филогенетически вторичные хозяева для представителей данного рода. Приспособление гиродактилюсов к паразитированию на сальмониде могло уже иметь место в палеогене.

Из моногеноидей лососевых монотипичный род *Discocotyle* имеет наиболее обширный ареал, а его границы почти совпадают с естественным распространением рыб семейства *Salmonidae*. *D. sagittata*, представляющий род в пределах Евразийского материка, имеет на южной границе дезъюнкцию ареала.

Б. Е. Быховский (1957) характеризует *D. sagittata* как весьма изменчивого представителя *Mazocreaeidae*, вторично приспособившегося к паразитированию на лососевых и хариусовых рыбах в пресной воде.

А. В. Гусев (1969) предполагает, что ряд групп рыб и свойственных им паразитов, в том числе лососевых и их *Discocotyle*, входили еще в палеогене в общее для Палеарктики и Неоарктики ядро пресноводной фауны. Затем эти фауны были размежеваны по крайней мере до плиоцена, и их эволюция шла самостоятельными путями. В пользу этих соображений свидетельствуют геологическая обстановка и зонально-климатические условия плиоцена.

(Нейл, 1973; Судо, 1973). Проникновение анцестральной формы *D. sagittata* в Палеарктику, по-видимому, связано с продвижением в эоцене карпообразных рыб на север (Яковлев, 1961, 1964). Одной из групп карпообразных, на представителях которой паразитировала предковая форма *D. sagittata*, возможно, были чукучановые рыбы. Доказательством этому служит обнаружение у *Carpiodes cyprinus* (*Catastomidae*) *Neodiscocotyle carpioditis* — рода и вида, близких к *D. sagittata* (Dechthiar, 1967).

Вероятно, не ранее миоцена могли сформироваться связи *D. sagittata* с лососевыми рыбами и прежде всего с *Coregoninae*. П. Л. Пирожников (1973) указывает, что сиговые уже в третичное время были обитателями пресных вод территории Западной Сибири, хотя и занимали в теплолюбивой фауне этих вод подчиненное положение.

По нашему мнению, сиговые являются первичными облигатными хозяевами *D. sagittata*. Вместе с *Coregoninae* последний широко расселился по акваториям Евразии и Северной Америке, по всей вероятности, уже в четвертичную эпоху, когда под влиянием бореальной трансгрессии и оледенений сформировался современный ареал сиговых (Пирожников, 1973).

По приведенным данным, можно составить представление о характере облигатности связей моногеноидей с лососевыми рыбами. К наиболее древним, первично облигатным паразитам сальмонид, без сомнения относятся виды родов *Tetraonchus* и *Discocotyle*. Для видов рода *Gyrodactylus* лососевые являются хронологически вторичными хозяевами, поскольку формирование гостальных связей их с указанной группой рыб, очевидно, шло в более поздние геологические сроки. У некоторых видов гиродактилюсов к настоящему времени установились с лососевыми достаточно устойчивые паразитарные связи, что позволяет отнести их к категории облигатных паразитов сальмонид.

Облигатность связей с лососевыми свойственна и видам рода *Gyrodactylus*, хотя выражена она неодинаково. Если *G. strelkowi*, кроме сальмонид, пока ни разу не регистрировался у других рыб, то *G. bychowskii* встречен, хотя и редко, у сельдевых. Отсюда следует, что первый из названных видов уже адаптирован к лососевым, чем второй. Все же оба вида гиродактилоидесов можно отнести к числу облигатных паразитов сальмонид.

Таким образом, фауна моногеноидей лососевых состоит из 20 облигатных форм паразитов, из которых 18 распространены в пресных водах и 2 — в морских. Для остальных видов моногеноидей из числа упомянутых характер облигатности их связей с сальмонидами по разным причинам установить затруднительно до получения дополнительных данных.

Из представленных материалов можно сделать заключение, что облигатная фауна моногеноидей лососевых состоит из двух групп видов, различающихся по эколого-географическим показателям. Одна из них, менее многочисленная, объединяет холоднолюбивые, эвригалинные (*D. sagittata*) или стеногалинные (*T. alascensis*, *Gyrodactylus bychowskyi*, *G. strelkowi*) виды с обширными площадями ареалов. Первого из них мы относим к арктическому пресноводному типу фауны, остальных к арктическому морскому.

Более многочисленная, вторая группа, включает виды, обладающие умеренной холодолюбивостью, стеногалинностью, а их ареалы занимают относительно небольшие площади (виды рода *Tetraonchus*, *Gyrodactylus*). Эти виды нами отнесены к бореально-предгорному типу фауны.

Древность фауны моногеноидей лососевых и гетерохронность ее формирования достаточно наглядно иллюстрируется приведенными выше данными. Гостальные связи этой группы гельминтов с сальмонидами прошли длительный исторический путь развития, причем возникновения их с предковыми формами современных *Salmonidae*, возможно, имело место еще в верхнем мейоцене. Однако мы склонны считать средне- и позднетретичное время наиболее вероятными геологическими периодами, климатические условия которых

могли благоприятствовать возникновению названных групп моногеноидей и лососевых рыб. При этом процесс становления их паразито-хозяйнических связей проходил в пределах различных участков древних материков и акваторий, существовавших в указанные геологические периоды, преимущественно на азиатском континенте, включая Берингову сушу и северный сектор Америки.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Альбова Р. Е. 1948. Новый вид моногенетического сосальщика из рода *Gyrodactylus* Burchowsky. — Докл. АН СССР, 60 (9), стр. 1615, 1616.
- Ахмеров А. Х. 1952. Новые виды моногенетических сосальщиков рыб р. Амура. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 14, стр. 181—212.
- Барышева А. Ф., Бауер О. Н. 1957. Паразиты рыб Ладожского озера. — Изв. ВНИОРХ, 42, стр. 175.
- Берг Л. С. 1948. О происхождении форелей и других пресноводных лососевых. В сб. «Памяти акад. С. А. Зернова». М., Изд-во АН СССР, стр. 159—172.
- Бданова Е. А. 1967. Фауна паразитов семги (*Salmo salar* L.), кеты (*Oncorhynchus keta* W.) и горбуши (*O. gorbuscha* W.) на рыболовных заводах Заполярья. — Изв. Гос. НИОРХ, 63, стр. 173—188.
- Быковский Б. Е. 1947. О новом роде живородящих моногенетических сосальщиков. — Докл. АН СССР, 48 (9), стр. 2139—2141.
- Быковский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.—Л., Изд-во АН СССР, стр. 3—509.
- Губанов Н. М., Назодкина О. С., Попов И. Е., Куличкин И. Р. 1973. Паразитофауна рыб водоемов Колымской и Индигирской низменности. Материалы о экологии и численности животных Якутии. Якутск, Якутск. книжн. изд-о, стр. 111—124.
- Гусев А. В. 1969. История фауны и адаптации к прикреплению пресноводных моногеной Евразии и Северной Америки. — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 29, стр. 106—127.
- Казаков Б. Е. 1971. К фауне *Monogenoidea* рыб Кольского полуострова. — Труды ГЕЛАН СССР, 21, стр. 26—31.
- Казаков Б. Е. 1973. Гельминтофауна рыб пресных вод Кольского полуострова. — Труды ГЕЛАН СССР, 23, стр. 64—70.
- Коновалов С. М. 1967. Моногенетические сосальщики рыб полуострова Камчатка. — Паразитология, 1, № 2, стр. 137—143.
- Линдберг Г. У., Гердт А. С. 1972. Словарь названий пресноводных рыб СССР. Л., изд-во «Наука», стр. 5—367.
- Лукьяничков Ф. В., Черепанов В. В. 1962. Паразиты рыб бассейна р. Хатанги. — Изв. Вост.-Сиб. отд. геогр. об-ва СССР, 60, стр. 67—80.
- Митенев В. К. 1973. Паразитофауна рыб пресноводных водоемов Кольского полуострова. Канд. дисс. Л.
- Нейл У. 1973. География жизни. М., изд-во «Прогресс», стр. 7—337.
- Нечаева Н. Л. 1970. Паразиты и болезни молоди каспийского и черноморского лососей. — Труды Всесоюз. н.-и. ин-та морского рыбн. хоз-ва и океанографии, 74, стр. 144—154.
- Никольский Г. В. 1954. Частная ихтиология. М., изд-во «Советская наука», 458 стр.
- Палий М. А. 1959а. Сезонная динамика паразитофауны ручьевой форели *Salmo trutta m. fario* L. верховья р. Серет. Фауна и животный мир Советских Карпат. — Научн. зап. Ужгородского ун-та, 40, стр. 301—308.
- Палий М. А. 1959б. Гельминтофауна ручьевой форели (*Salmo trutta m. fario* L.) верховья р. Серет и ее сезонная динамика. — Десятое совещание по паразитол. проблемам и природноочаговым болезням, вып. 2, стр. 196—197.
- Пигулевский С. В. 1962. Патогенные животные Дагестана, ч. 1. Изд-во Саратовского ун-та, стр. 3—321.
- Пирожников П. Л. 1973. О формообразовании у сиговых (*Coregonidae*, *Placodes*) в связи с особенностями их расселения. Проблемы эволюции, т. III, Новосибирск, изд-во «Наука», стр. 132—142.
- Ройтман В. А. 1967. Эколого-географическая характеристика гельминтофауны тайменей (род *Nucho*) и ленка (род *Brachymystax*), обитающих в водоемах СССР. Проблемы паразитологии. Киев, изд-во «Наукова думка», стр. 495—498.
- Ройтман В. А. 1970. К анализу гельминтофауны лососевых рыб водоемов СССР. — Труды ГЕЛАН СССР, 21, стр. 69—74.
- Ройтман В. А. 1972. К анализу гельминтофауны лососевых рыб земного шара. Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии животных, вып. 6, ч. 2. Ташкент, изд-во «ФАН», стр. 47—50.
- Спаский А. А., Ройтман В. А. 1958. *Salmonchus skrjabini* nov. gen., nov. sp. (*Monogenoidea*) — новый паразит лососевых рыб. Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К. И. Скрябина. М., изд-во «Наука», стр. 354—359.
- Спаский А. А., Ройтман В. А. 1960. Гельминты класса *Monogenoidea* от рыб Тувинской автономной области. — Труды ГЕЛАН СССР, 10, стр. 198—211.
- Спаский А. А., Ройтман В. А., Шагаев В. Г. 1961. К гельминтофауне рыб бассейна р. Плотникова. — Труды ГЕЛАН СССР, 11, стр. 270—285.
- Спаский А. А., Ройтман В. А., Трофименко В. Я. 1965. Гельминты рыб Тувинской АССР (по материалам 306 СГЭ 1956—1957 гг.). — Материалы к научн. конф. ВОГ, ч. 2, М., стр. 231—236.
- Судо М. М. 1973. Геология для всех (основы геологии). М., изд-во «Знание», стр. 3—110.
- Трофименко В. Я., Филимонова Л. В., Ройтман В. А. 1967. *Monogenoidea* и *Trematoda* рыб некоторых водоемов Приенисейского севера. Сборник работ по гельминтологии рыб и птиц, № 162—67. Деп. М., ВНИИТИ, стр. 105—118.
- Шульман С. С. 1962. Паразитофауна рыб Сямозерской группы озер. — Труды Сямозерской комплексной экспедиции Карельск. филиала АН СССР, 2, стр. 173—244.
- Шульман-Альбова Р. Е. 1952. Паразиты рыб Белого моря района села Гридина ч. 1. Моногенетические и дигенетические сосальщики. — Уч. зап. Карело-финск. ун-та, серия биол., 4 (3), стр. 78—97.
- Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.—Л., Изд-во АН СССР, 198 стр.
- Эргенс Р. 1970. Паразитофауна рыб из территории Черногории. 1. *Polyonchoinea* (*Monogenoidea*) некоторых рыб Скадарского озера и Большого Черного озера. — По опривреда и Шумарство, 16, 1—2. Титоград, стр. 1—44.
- Яковлев В. Н. 1961. Распространение пресноводных рыб неогена Голарктики и зоогеографическое районирование. — Вопросы ихтиологии, 1, вып. 2, стр. 209—219.
- Яковлев В. Н. 1964. История формирования фаунистических комплексов пресноводных рыб. — Вопросы ихтиологии, 4, вып. 1, (30), стр. 10—22.
- Aderounnu E. A. 1966. A comparative account of the parasite fauna of brown trout *Salmo trutta* L. from a lake and a hatchery. — Parasitol., 56, (4), p. 10.
- Airaksinen K. J. 1968. *Discocotyle sagittata* Diesing (*Trematoda*) and *Achtheres extensus* Kessler (*Copepoda*), two fish ectoparasites previously unknown in Finland. — Ann. zool. fennici, 5, N 2, p. 194—195.
- Bangham R. V. 1955. Studies on fish parasites of Lake Huron and Manitoulin Island. — Amer. Midl. Nat., 53, p. 184—194.
- Bangham R. V., Adams I. K. 1954. A survey of the parasites of freshwater fish from the mainland of British Columbia. — J. Fisheries Res. Board. Canada, U (6), p. 673—708.
- Bauer O. N. 1970. Parasites and diseases of ISSR coregonids. In: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg, Canada, Univ. Manitoba Press, p. 267—278.
- Baylis H. A. 1928. Records of some parasitic worms from British vertebrates. — Ann. Mag. Nat. Hist 10 (1), p. 329—343.
- Becker C. D. 1967. The parasitic fauna of teleosts in six Washington lakes. — Northwest Sci., 41, N 4, p. 160—168.
- Behnke R. I. 1970. The Application Cytogenetic and Biochemical Systematics to Phylogenetic Problems in the *Salmonidae*. — Trans. Am. Fish. Soc., 99, N 1, p. 237—248.
- Chappell L. H., Owen R. W. 1969. A reference list of parasite species recorded in freshwater fish from Great Britain and Ireland. — J. Nat. Hist., 3; p. 197—216.
- Chubb I. C. 1964. A preliminary comparison of the specific composition of the parasite fauna of the fish of Llyn Padarn, Caernarvonshire, an oligotrophic lake, and Llyn Tegid (Bala Lake), Merionethshire, a lake oligotrophic or early mesotrophic lake. — Wiadomości Parazytologiczne, 10, N 4—5, p. 499—510.
- Crane J. W., Mizelle J. D. 1967. Studies on monogenetic trematodes. XXXI. Five new species of *Gyrodactylus* from California fishes. — J. Parasitol., 53, N 2, p. 270—273.
- Dechtiar A. O. 1967. *Neodiscocotyle carpioditis* n. gen., n. sp., monogenetic trematode (*Discocotylidae*: *Neodiscocotylinae* subfam. n.) from the gills of the quillback, *Carpiodes cyprinus* (Le Sueur) of Lake Erie. — Canad. J. Zool., 45, N 4, p. 473—478.
- Ergens R. 1971. The species of the genus *Tetraonchus* Diesing, 1858 (*Monogenoidea*) recovered from fishes of Mongolia. — Folia parasitol., 18, N 2; p. 139—148.
- Ergens R., Lom J. 1970. Původci Parazitárních nemoci ryb. Academia. Praha, p. 5—383.
- Foerster R. E. 1968. The sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. — Fisheries Research Board Canada, Bull., 162. Ottawa, p. 1—422.
- Frankland H. M. T. 1955. The life history and bionomics of *Diclidophora denticulata* (*Trematoda*: *Monogenea*). — Parasitol., 45; p. 313—351.
- Kikuchi H. 1929. Two new species of Japanese trematodes belonging to *Gyrodactylidae*. — Annot. zool. Jap., 12, 1, p. 175—185.
- Kašák V. 1957. Poznatky z doterajšieho prieskumu helmintofauny ryb slovenských vôd. — Helmintol. Prace I. Konferencie československých helmintológov roku, 1957, p. 186—221.
- Llewellyn T. 1954. Observations on the food and the gut pigment of the *Polyopisthocotylea* (*Trematoda*: *Monogenea*). — Parasitol., 44 (3—4), p. 428—437.
- Llewellyn T., Owen I. L. 1960. The attachment of the monogenean *Discocotyle sagittata* Leuckart to the gills of *Salmo trutta* L. — Parasitol., 50, p. 51—59.
- Lučky Z. 1963. Nález zábrohlísta druhu *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1956 na kůži pstruha amerického du hověho (*Trutta gairdneri* irrideus Gibbons, 1855). — Sb. Vy-

- šoké školy zeměd. Brně, II, N 2, 127—30.
- Malmberg G. 1957. Om förekomsten av *Gyrodactylus* på Svenska fiskar. Skrifter utgivna av Södra Sveriges Fiskeriförening.—Arsskrift, 19—76.
- Malmberg G. 1964. Taxonomical and ecological problems in *Gyrodactylus*. Parasitic worms and aquatic conditions. Proc. of a symposium held in Prague on October 29th—November 2nd, 1962.—Czechoslovak Acad. Sci. Prague, 203—230.
- Malmberg G. 1970. The excretory systems and the marginal hooks as a basis for the systematics of *Gyrodactylus* (Trematoda, Monogenea).—Arkiv for Zoologi, ser. 2, 23, N 1, 235 p.
- Mueller J. F. 1936. New gyrodactiloid trematodes from North American fishes.—Tr. Am. Micr. Soc., 55(4), p. 457—464.
- Neave F. 1958. The origin and speciation of *Oncorhynchus*.—Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 3, sect 5, p. 25—38.
- Newell R., Canaris A. C. 1969. Parasites of the Pygmy Whitefish *Prosopium coulteri* (Eigenmann and Eigenmann) and Mountain Whitefish *Prosopium williamsoni* (Girard) from Western Montana.—Proc. Helm. Soc. Wash., 36, N 2, p. 274—276.
- Owen I. L. 1970. The oncomiracidium of the monogenean *Discocotyle sagittata*.—Parasitol., 61, N 2, p. 279—292.
- Paling J. E. 1965. The population dynamics of the monogenean gill parasite *Discocotyle*

- sagittata* Leuckart on Windermere trout, *Salmo trutta* L.—Parasitol., 55, N 4, p. 667—694.
- Palombi A. 1949. Trematodi d'Italia. Parte I. Trematodi monogenotici.—Arch. Zool. Italiano, 24, p. 203—408.
- Penell D. A., Becker C. D., Scofield N. R. 1972. Parasitic fauna of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca*) from the Kvichak river system, Bristol Bay, Alaska. Fisheries Research Institute College of Fisheries University of Washington Seattle. Reprint, p. 1—26.
- Stinn D. J. 1963. Occurrence of *Discocotyle sagittata* on sea trout.—Nature (Engl.), 197, N 4864, p. 306.
- Thomas J. D. 1964. A comparison between the helminth burdens of male and female brown trout, *Salmo trutta* L., from a natural population in the River Teify, West Wales.—Parasitol., 54, N 2, p. 263—272.
- Van Cleave H. J., Mueller J. F. 1934. Parasites of Oneida Lake fishes. Pt III. A biological survey of the worm parasites.—Roosevelt wild Life Annals, 7, p. 159—224.
- Vickers K. 1951. Some trematodes from freshwater fish in North East Ireland.—Irish Nat. J., 10, p. 169—190.
- Vladykov V. D. 1963. A review of salmonid genera and their broad geographical distribution.—Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 4, 1, sect. 3, p. 458—504.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ГЕЛЬМИНТОВ ПТИЦ СОВЕТСКОГО СОЮЗА

К. М. РЫЖИКОВ

В настоящей работе приведены обобщенные данные о количестве видов гельминтов, зарегистрированных к настоящему времени у птиц на территории СССР. Эти данные представляют интерес как определенный итог гельминтофаунистических исследований птиц нашей страны.

Основой работы являются таблицы с перечнем крупных таксонов гельминтов (отрядов, подотрядов) по каждому классу и сведениями о количестве объединяемых таксонами видов, паразитирующих у птиц. Эти сведения представлены двумя цифрами: количеством видов гельминтов, паразитирующих у птиц мировой фауны, и количеством видов, известных для территории СССР.

Таблицы составлены на основе материалов, полученных из различных литературных источников, главным образом соответствующих монографий и сводов. Общая схема расположения таксонов соответствует системе гельминтов, принятой в отечественной литературе. В основу ее положена система, принятая в книге Р. С. Шульца и Е. В. Гвоздева «Основы общей гельминтологии» (1970).

В том случае, когда об объеме отдельных таксонов или их систематическом положении имеются различные мнения, принимается то, которое автор данной статьи считает более правильным. По этому поводу дается разъяс-

нение в ссылках, которые помещены после каждой таблицы. В ссылках даются также и другие пояснения, касающиеся приведенных в таблице таксонов. В частности, отмечается, по возможности, подробнее, их систематическая структура.

В дополнение к таксономической характеристике гельминтов птиц по классам мы считали интересным сообщить также обобщенные данные о количестве гельминтов, зарегистрированных к настоящему времени у домашних птиц на территории нашей страны и всех стран мира. Эти данные представлены в отдельном разделе работы.

ТРЕМАТОДЫ

Общее количество известных видов трематод достигает семи тысяч.

У птиц, по данным Ямагучи (Yamaguti, 1957), паразитирует 1491 вид трематод. Подсчет, произведенный нами, дал несколько иную цифру, а именно 1558. Расхождение связано с тем, что сведения из обобщающих работ по некоторым группам трематод, опубликованных в последнее время, не совпадают с данными Ямагучи.

У птиц фауны СССР (по учтенным нами данным) зарегистрировано 561 вид трематод. Эти данные основываются главным образом на исследованиях Быховской-Павловской (1962), изложенных ею в ее известной монографии по трематодам птиц фауны СССР. Она указывает для СССР 521 вид. Мы уточняем эту цифру за счет включения в нее новых видов, описанных в последнее время советскими исследователями, а также в связи с учтенными нами некоторыми изменениями в данных о видовом составе отдельных групп паразитов (в частности, дикроцелиид, простогонимид, циклоцелиид), произведенными после выхода работы Быховской-Павловской.

Класс трематод принято подразделять на три подкласса: *Aspidogastrea*, *Bucephalidae*, *Prosostomidea*. Все виды, паразитирующие у птиц, принадлежат последнему подклассу. В пределах этого подкласса, согласно системе, принятой Шульцем и Гвоздевым (1970), выделяются три отряда: *Fasciolida*, *Strigeida* и *Faustulida*. В последнее время Азиковым (1970) обоснован еще один отряд — *Schistosomatida*. Из четырех названных отрядов у птиц паразитируют представители трех отрядов — *Fasciolida*, *Schistosomatida* и *Strigeida*. Структура таксонов этих отрядов и количественные данные о их видовом составе представлены в таблице и ссылках.

Дополнительные данные к таксонам (см. табл. 1):

1. Согласно системе, принятой Шульцем и Гвоздевым (1970), отряд *Fasciolida* включает 12 подотрядов. Два из этих подотрядов (*Schistosomatata*, *Sanguinicolata*) выведены Азиковым (1970) из фасциол и включены во вновь обоснованный отряд. Представители трех подотрядов (*Hemiurata*, *Azygiata*, *Didymozoota*) не паразитируют у птиц. Таким образом, птичьи формы трематод представлены только в семи включенных в таблицу подотрядах отряда *Fascilida*.

1.1. Фасциолы — самый большой по количеству видов и таксонов надвидового ранга подотряд трематод. Большая часть видов подотряда является паразитами птиц. Из 29 семейств трематод мировой фауны, представители которых паразитируют у птиц (данные Ямагучи, 1958), 15 семейств относятся к подотряду фасциол. На территории СССР, согласно сводке Быховской-Павловской (1962), зарегистрированы трематоды 28 семейств. 14 из этих семейств принадлежат подотряду фасциол, следует, однако,

Подчеркивая, большой объем подотряда фасциол, следует, однако, отметить, что система данного подотряда в отличие от других групп трематод такого же таксономического ранга весьма несовершенна. Некоторые семейства включены в состав подотряда условно до более полного их изучения.

Ниже мы приводим перечень семейств подотряда с данными о количестве

Таблица 1

Трематоды — паразиты птиц

Шифр	Таксоны	Число	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Отряд <i>Fasciolida</i>		
1.1	Подотряд <i>Fasciolata</i>	498	206
1.2	Подотряд <i>Paramphistomata</i>	2	1
1.3	Подотряд <i>Allocreadiata</i>	2	2
1.4	Подотряд <i>Echinostomatata</i>	328	111
1.5	Подотряд <i>Cyclocaelata</i>	24	17
1.6	Подотряд <i>Pronocephalata</i>	56	26
1.7	Подотряд <i>Heterophyata</i>	297	107
	По отряду	1207	470
2.	Отряд <i>Schistosomida</i>		
2.1	Подотряд <i>Schistosomatata</i>	58	13
	По отряду	58	13
3.	Отряд <i>Strigeida</i>		
3.1	Подотряд <i>Stigeata</i>	244	76
3.2	Подотряд <i>Cyathocotylata</i>	49	2
	По отряду	293	78
	Итого	1558	561

объединяемых ими видов фауны мира и фауны СССР. Семейства приводятся в порядок алфавита.

Семейства: *Brachylemidae* (фауна мира — 79 видов, в СССР — 16), *Clino-stomatidae* (35 и 4), *Collyricolidae* (1 и 1), *Dicrocoeliidae* (142 и 76), *Eucotylidae* (37 и 11), *Eumegacetidae* (11 и 3), *Lecithodendriidae* (12 и 2), *Orchipedidae* (7 и 6), *Stamylotrematidae* (16 и 1), *Philophtalmidae* (31 и 21), *Pleurogenidae* (10 и 3), *Plagiorchidae* (47 и 21), *Prosthogonimidae* (5 и 4), *Psilostomatidae* (27 и 12), *Renicolidae* (38 и 25).

1.2. Из подотряда *Paramphistomata*, включившего десять семейств, у птиц паразитируют только два вида. Один из них (*Zygocotyle lunatum*) зарегистрирован на территории СССР. Он относится к семейству *Diplodiscidae*.

1.3. Виды подотряда *Allocreadiata* в подавляющем большинстве — паразиты. Представители только одного рода (*Liliatrema*), относящегося к типичному семейству подотряда, паразитируют у птиц. Оба вида этого рода описаны по материалу с территории СССР.

1.4. Подотряд *Echinostomatata* включает два семейства, большая часть видов которых являются паразитами птиц: *Echinostomatidae* (мировая фауна 310 видов, в СССР — 109); *Cotylotretidae* (18 и 2 вида).

1.5. Во взглядах на систему подотряда *Cyclocaelata* и его видовой состав у различных исследователей имеются большие расхождения. В соответствии

с мнением Быховской-Павловской (1962), мы относим все виды подотряда к одному типовому семейству. Приведенные в таблице цифры взяты также из работы Быховской-Павловской. По данным других авторов, в подотряде числится большее число видов. По Ямагути (1958), например, 106 видов.

1.6. Паразиты птиц, представители подотряда *Pronocephalata*, почти исключительно принадлежат к семейству *Notocotillidae*. Только один вид (*Parapronocephala symmetrica*, описан Белопольской от куликов с побережья Белого моря) принадлежит другому семейству. Быховская-Павловская (1962) указывает для СССР 19 видов нотокотиллид от птиц. После выхода ее работы описано еще семь новых видов трематод этой группы (перечень их см. у Рыжикова с соавт., 1974).

1.7. Подотряд *Heterophyata* включает десять семейств. У птиц паразитируют представители следующих семейств: *Heterophiidae* (мировая фауна паразитов птиц — 98 видов, в СССР — 17), *Galastomatidae* (29 и 11), *Microphalidae* (83 и 40), *Gymnophalidae* (15 и 10), *Opisthorchidae* (55 и 24), *Pachytrematidae* (11 и 4), *Echinoparidae* (1 и 1).

2.1. В обоснованном Азимовым (1970) отряде *Schistosomatida* — два подотряда. Паразиты птиц относятся только к типовому подотряду. В пределах последнего выделены два семейства: *Schistosomatidae* и *Ornithobilcharziidae*. Все виды первого семейства — паразиты млекопитающих животных и человека; все виды второго — паразиты птиц. Таким образом, приведенные в таблице цифры относятся к семейству *Ornithobilcharziidae*.

3. Монографическим изучением трематод отряда *Strigeida* занимался Су-дариков (1959—1961). Сведения о видовом составе таксонов подотряда взяты из его работы. Внесены некоторые дополнения по данным публикаций, появившихся после издания его монографий (см. Рыжиков и соавт., 1974).

3.1. В подотряде *Strigeata* восемь семейств. Паразиты птиц представлены в трех семействах: *Strigeidae* (мировая фауна — 94 вида, в СССР — 35), *Diplostomidae* (149 и 41), *Bulbocephalodidae* (1 вид, в СССР — не регистрировался).

3.2. В подотряде *Cyathocotylata* три семейства. Два содержат виды, паразитирующие у птиц: *Cyathocotylidae* (мировая фауна — 28 видов, в СССР — 12), *Prohemistomatidae* (21 и 2).

ЦЕСТОДЫ

Класс цестод объединяет более трех тысяч видов червей. Они паразитируют у всех групп позвоночных животных, локализуясь в различных отделах пищеварительного тракта хозяев, главным образом в кишечнике.

По данным Ямагути (1959), мировая фауна цестод птиц насчитывает 1453 вида. Фауна цестод птиц СССР (по учтенным нами данным) состоит из 533 видов.

Все паразитирующие у птиц цестоды относятся к подклассу настоящих цестод (*Eucestoda*). Согласно системе, принятой в упомянутой выше книге Шульца и Гвоздева (1970), в состав этого подкласса входят шесть отрядов. Цестоды, паразитирующие у птиц, являются представителями трех отрядов. Распределение видов по этим отрядам и входящим в них подотрядам представлено в табл. 2.

Дополнительные данные к таксонам (см. табл. 2):

1. В системе отряда *Pseudophyllidea* подотряды не выделены. Виды отряда, паразитирующие у птиц, представлены в основном в двух семействах: *Diphyllbothriidae* и *Ligulidae*. Видовой состав дифиллоботриид, встречающихся на территории нашей страны, к настоящему времени четко не определен. Предполагается, что у птиц фауны СССР паразитируют четыре вида. Лигулиды детально изучены Дубининой (1966). По ее данным, фауна СССР лигулид насчитывает восемь видов. Из них четыре описаны ею как новые для науки.

Таблица 2
Цестоды — паразиты птиц

Шифр	Таксоны	Число видов	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Отряд <i>Pseudophyllidea</i>	17	12
2.	Отряд <i>Tetraphyllidea</i>		
2.1	Подотряд <i>Tetraphylliata</i>	63	8
3.	Отряд <i>Cyclophyllidea</i>		
3.1	Подотряд <i>Anoplocephalata</i>	27	1
3.2	Подотряд <i>Davaineata</i>	309	63
3.3	Подотряд <i>Hymenolepidata</i>	945	419
3.4	Подотряд <i>Taeniata</i>	19	3
3.5	Подотряд <i>Acoelata</i>	67	26
3.6	Подотряд <i>Mesocestoidata</i>	6	2
	По отряду	1373	514
	Итого	1453	534

2.1. Монографическим изучением цестод подотряда *Tetraphylliata* в последнее время занималась Муравьева (1973). Изучался в основном типовый род. В нем она регистрирует 34 вида от птиц. Из них восемь найдено на территории СССР.

3.1. Представители подотряда *Anoplocephalata* — паразиты главным образом млекопитающих. От птиц известно только 27 видов (Спасский, 1951). Они принадлежат к типовому семейству подотряда. Встречаются главным образом у птиц тропической зоны. На территории СССР найден один вид.

3.2. Видовой состав подотряда *Davaineata* в последнее время всесторонне анализировал Мовсян (1972). В составе подотряда он выделяет три семейства: *Davaineidae* (у птиц мировой фауны — 264 вида, в СССР — 48), *Ophryocotylidae* (20 и 3) и *Idiogoniidae* (25 и 12).

3.3. Подотряд *Hymenolepidata* — самый крупный по количеству видов подотряд циклофиллоидей. Он объединяет в основном паразитов птиц. Входящие в состав подотряда семейства распределяются в трех больших группах, которым ведущие систематики — цестодологи придают таксономический ранг надсемейств.

Надсемейство *Hymenolepidoidea* представлено одним семейством — *Hymenolepididae* (мировая фауна паразитов птиц — 461 вид, в СССР — 240 видов).

Надсемейство *Dilepidoidea* включает два семейства, в которых представлены паразиты птиц: *Dilepididae* (181 и 74 видов) и *Choanotaeniidae* (180 и 70 видов). Два вида от птиц зарегистрированы также в семействе *Dipylidiidae*, принадлежащему к этому надсемейству. Однако правомочность обоих видов сомнительна.

Надсемейство *Paruterinoidea* объединяет три семейства: *Paruterinidae* (51 и 11 видов), *Anonchotaeniidae* (21 и 3 вида) и *Biuterinidae* (50 и 21 вид).

Приведенные сведения о количестве видов в отдельных семействах и система надсемейств взяты из работ Спасского (1963), Спасской (1966) и Ямагути (1959) в отношении первого надсемейства и из работ Матевосян (1963, 1969) в отношении двух последних надсемейств.

3.4. Основная часть видов тениат паразитирует, как известно, у млекопитающих. Паразиты птиц представлены только в двух родах: *Cladotaenia* и

Paraclosetaenia. Это очень близкие роды, и некоторые цестодологи объединяют их в один род. На территории СССР известны представители только первого рода. Он объединяет, по данным Абуладзе (1964), 17 видов. В СССР найдено три вида.

3.5. Представители подотряда *Acoelata* очень слабо изучены. Нет обобщающих работ по этим цестодам. По учтенным нами данным, видовой состав трех семейств, входящих в состав подотряда, представлен следующим образом: семейство *Acoelidae* (мировая фауна — 5 видов, в СССР — 1), семейство *Progynotaeiidae* (16 и 3), семейство *Diococestidae* (23 и 8), семейство *Amobilidae* (23 и 14).

3.6 Подотряд *Mesocestoidata* — небольшая группа цестод, включающая одно семейство. Паразитирует у птиц и млекопитающих. Причем у птиц мезоцестониды могут паразитировать как в половозрелой стадии (птицы — окончательные хозяева), так и в личиночной (птицы дополнительные хозяева). Известно шесть видов (данные Ямагути) мезоцестонид, паразитирующих у птиц в половозрелой стадии. На территории СССР из них зарегистрировано два вида: *M. imbutiformis* — найден у домашнего гуся в Грузии, *M. perlatus* — найден у дневных хищных птиц во многих районах страны.

АКАНТОЦЕФАЛЫ

Наиболее полная последняя сводка по акантоцефалам написана Ямагути (1963). Этот исследователь предлагает и свою систему данной группы гельминтов, значительно отличающуюся от систем других авторов.

Указанные ниже таксоны, представители которых паразитируют у птиц, мы рассматриваем в соответствии с системой Ямагути. Данными Ямагути мы пользуемся и при определении количеств видов акантоцефалов птиц мировой фауны.

Сведения о фауне акантоцефалов, паразитирующих у птиц на территории СССР, мы заимствуем из монографии Петроченко (1958). Нами учтены также несколько новых видов описанных после выхода работы Петроченко.

Таблица 3

Акантоцефалы — паразиты птиц

Шифр	Таксоны	Число видов	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Отряд <i>Apororhynchidea</i>	4	1
2.	Отряд <i>Echinorhynchidea</i>	115	37
3.	Отряд <i>Gigantorhynchidea</i>	116	47
	Итого	280	85

Дополнительные данные о таксонах (см. табл. 3):

1. Из представителей отряда *Apororhynchidea* виды только одного семейства (типового) паразитируют у птиц.

2. В отряде *Echinorhynchidea* три семейства включают виды, паразитирующие у птиц: *Filicollidae* (мировая фауна — 6 видов, в СССР — 1 вид), *Plagiorhynchidae* (21 и 3 вида), *Polymorphidae* (88 и 32 вида).

3. Отряд *Gigantorhynchidea* имеет пять семейств, в которых представлены паразиты птиц: *Centrorhynchidae* (мировая фауна 78 видов, в СССР — 26), *Gigantorhynchidae* (38 и 11 видов), *Moniliformidae* (2 и 0 видов), *Oligacanthorhynchidae* (10 и 2 вида), *Prosthorhynchidae* (33 и 8 видов).

НЕМАТОДЫ

Количество видов всех нематод, свободноживущих и паразитических, очень велико. К сожалению, в доступной нам литературе мы не нашли сведений о количественной характеристике видового состава всех известных в настоящее время групп нематод. Принято считать, что число видов свободно живущих форм нематод во много раз превышает количество паразитических.

Достаточно точные данные имеются о количестве видов нематод, паразитирующих у позвоночных животных и человека. Наиболее полная сводка этой группы гельминтов, как и других, представлена Ямагути (1961). Согласно данным указанной сводки, это число составляет 4656 видов. У рыб паразитируют 604 вида нематод, у амфибий — 252, у млекопитающих — 2049.

По данным Ямагути, у птиц мировой фауны зарегистрированы 1078 видов нематод. Мы несколько изменяем эту цифру. Это сделано с учетом сведений из монографических работ по отдельным группам нематод, не полно-

Таблица 4

Нематоды — паразиты птиц

Шифр	Таксоны	Число видов	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Отряд <i>Trichocephalida</i>		
1.1	Подотряд <i>Trichocephalata</i>	162	39
	По отряду	162	39
2.	Отряд <i>Diectophymida</i>		
2.2	Подотряд <i>Diectophymata</i>	20	5
	По отряду	20	5
3.	Отряд <i>Rhabditida</i>		
3.1	Подотряд <i>Rhabditata</i>	6	4
3.2	Подотряд <i>Strongylata</i>	69	31
	По отряду	75	35
4.	Отряд <i>Ascaridida</i>		
4.1	Подотряд <i>Ascaridata</i>	152	40
4.2	Подотряд <i>Oxyurata</i>	119	18
	По отряду	271	58
5.	Отряд <i>Spirurida</i>		
5.1	Подотряд <i>Spirurata</i>	511	164
5.2	Подотряд <i>Filarata</i>	264	82
5.3	Подотряд <i>Camallanata</i>	4	2
	По отряду	764	248
Итого		1192	385

стью учтенных Ямагути или опубликованных после его сводки (Скрябин и соавт., 1952, 1954, 1961, 1964, 1967а, 1967б; Мозговой, 1953а, 1953б; Скрябин, Соболев, 1963, 1967; Мозговой, Шахматова, 1973). Как видно из приведенной ниже таблицы, общее количество видов нематод — паразитов птиц равно 1192. На территории СССР по учтенным нами данным у птиц найдено 385 видов нематод.

Дополнительные данные о таксонах (см. табл. 4):

1.1. Трихоцефалаты, паразитирующие у птиц, входят в состав одного семейства — *Capillariidae*, которое включает в себя также паразитов рыб, амфибий, рептилий и млекопитающих. Капиллярииды птиц представлены тремя родами: *Capillaria* (в СССР 19 видов), *Eucoleus* (5 видов) и *Thominx* (15). Некоторые авторы, в частности Ямагути, не признают правомочности двух последних родов и всех капилляриид птиц включают в один типовой род.

2.1. Диктофиматы птиц представлены двумя родами — *Eustrongylidas* (15 видов в мировой фауне и 4 — в СССР) и *Hystrichis* (5 и 1 видов). Оба рода относятся к типовому семейству подотряда и подсемейству *Eustrongylinae*.

3.1. Паразитирующие у птиц виды подотряда *Rhabditata* относятся к одному роду — *Strongyloides*, который является типовым родом соответствующего семейства. Обобщенные данные о стронгилоидесах птиц приведены в книге Рыжикова с соавт. (1973).

3.2. Стронгиляты птиц представлены в трех семействах: *Amidostomatidae*, *Syngamidae*, *Trichostrongylidae*.

Сем. *Amidostomatidae* объединяет паразитов птиц и амфибий. Мировая фауна паразитов птиц насчитывает 16 видов; в СССР — 11 видов. Семейство *Syngamidae* — паразиты птиц и млекопитающих; у птиц 18 видов, в СССР 15 видов. Семейство *Trichostrongylidae* — подавляющее большинство видов — паразиты млекопитающих; у птиц 25 видов, в СССР 5 видов.

2.1. Аскариды, паразитирующие у птиц, относятся к двум семействам: *Anisakidae* и *Ascaridiidae*. Виды первого семейства распределены в двух родах — *Parrocaecum* (мировая фауна — 24 вида, в СССР — 16 видов) и *Controcoecum* (31 и 13 видов). Второе семейство включает только один род — *Ascaridia*, объединяющий исключительно паразитов птиц. В нем 46 видов, на территории СССР найдено 11 видов.

4.1. Оксипураты птиц мировой фауны представлены в четырех семействах: *Oxyuridae* (4 вида), *Aspidoderidae* (5 видов), *Heterakidae* (53 вида) и *Subularidae* (57 видов). На территории СССР известны представители только двух последних семейств. Семейство *Heterakidae* представлено двумя родами — *Heterakis* (3 вида) и *Ganguloterakis* (6 видов). Семейство *Subularidae* — одним типовым родом (9 видов).

5.1. Спирураты — самая многочисленная по количеству видов группа нематод, паразитирующих у птиц. Мировая фауна спирурат — паразитов птиц представлена десятью семействами, входящими в состав четырех надсемейств подотряда. На территории СССР зарегистрированы виды всех указанных таксонов. Ниже приводится их перечень с данными о количестве видов.

Надсемейство *Spiruroidea* (мировая фауна — 149 видов, фауна СССР — 50): семейство *Spiruridae* (69 и 13), семейство *Tetrameridae* (74 и 43), семейство *Histiocephalidae* (6 и 3).

Надсемейство *Physolopteroidea* (28 и 4): семейство *Physolopteridae* (25 и 3), семейство *Gnatostomatidae* (3 и 1).

Надсемейство *Acuarioidea* (243 и 84): семейство *Acuaridae* (179 и 59), семейство *Schistorophidae* (46 и 16), семейство *Streptocaridae* (18 и 9).

Надсемейство *Thelazioidea* (91 и 17): семейство *Thelaziidae* (82 и 14), семейство *Gongylonematidae* (9 и 3).

Примечания к отдельным семействам:

Семейство *Gnatosomatidae*. В недавней работе Скрыбин и Ивашкин (1973) возвели гнатостоматид в ранг подотряда. Так как это таксономическое преобразование не получило еще оценки со стороны нематодологов-систематиков, мы оставляем пока данную группу в составе подотряда спирурат.

Семейство *Streptocaridae*. Это семейство было основано Скрыбиным, Соболевым и Ивашкиным (1965) на основе объединения подсемейств *Streptocari-*

Таблица 5

Гельминты домашних куриных птиц

Шифр	Хозяева и классы гельминтов	Число видов	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Куры		
1.1	Трематоды	79	33
1.2	Цестоды	54	21
1.3	Акантоцефалы	5	1
1.4	Нематоды	63	31
	Всего у кур	201	86
2.	Индойки		
2.1	Трематоды	20	13
2.2	Цестоды	14	9
2.3	Акантоцефалы	3	—
2.4	Нематоды	29	14
	Всего у индеек	66	36
3.	Цесарки		
3.1	Трематоды	4	1
3.2	Цестоды	24	3
3.3	Акантоцефалы	3	—
3.4	Нематоды	17	4
	Всего у цесарок	48	8
4.	Куриные птицы		
4.1	Трематоды	86	35
4.2	Цестоды	79	25
4.3	Акантоцефалы	11	1
4.4	Нематоды	80	34
	Итого	256	95

nae и *Seuratinae*, входящих ранее в семейство *Ascaridae*. Продолженная указанными авторами структура семейства была позже значительно изменена в связи с данными работ Сергеевой (1968), Гибсона (Gibson, 1954, 1968) и Рыжикова (1966). Мы принимаем следующую структуру этого семейства: подсемейство *Streptocarinae* (роды *Streptoceara*, *Ingliseria*, *Proyseria*, *Stegophorus*), подсемейство *Seuratinae* (род *Seuratia*).

5.2. Полные данные о филяриатах птиц представлены в двух томах «Основ нематодологии» (т. 17, 1966; т. 21, 1968), написанных М. Д. Сониным. Рассматриваемые в этих работах виды распределены в четырех се-

мействах. Количество видов в семействах характеризуется следующими показателями: *Aproctidae* (мировая фауна — 47 видов, в СССР — 16); *Splendidofiliariidae* (56 и 23); *Diplotrienidae* (87 и 28); *Oswaldofiliariidae* (56 и 13); филярии с невыясненным систематическим положением (3 и 2).

Таблица 6

Гельминты домашних водоплавающих птиц

Шифр	Хозяева и классы гельминтов	Число видов	
		Фауна мира	Фауна СССР
1.	Гуси		
1.1	Трематоды	49	23
1.2	Цестоды	31	16
1.3	Акантоцефалы	4	1
1.4	Нематоды	32	18
	Всего у гусей	116	58
2.	Утки		
2.1	Трематоды	188	58
2.2	Цестоды	70	39
2.3	Акантоцефалы	6	4
2.4	Нематоды	48	23
	Всего у уток	212	124
3.	Водоплавающие птицы		
3.1	Трематоды	192	61
3.2	Цестоды	75	43
3.3	Акантоцефалы	7	5
3.4	Нематоды	58	28
	Итого	322	137

5.3. Каммаланаты, паразитирующие у птиц, являются представителями лишь одного рода — *Avioserpens* (семейство *Dracunculidae*, подсемейство *Avioserpinae*). Анализ видового состава рода занимался Супряга (1968). Он признал правомочными в роде 4 вида. Два из них зарегистрированы на территории СССР.

ГЕЛЬМИНТЫ ДОМАШНИХ ПТИЦ

Сведения о видовом составе гельминтов, зарегистрированных у домашних птиц на территории СССР, обобщены в двух наших работах (Рыжиков, 1967; Рыжиков, Черткова, 1968). Приводимые в таблицах данные, касающиеся фауны СССР, взяты из этих работ.

Данные о мировой фауне гельминтов домашних птиц заимствованы из работ Чертковой и Петрова (1959, 1961) по куриным птицам, Шевцова и Заскинд (1960) и Макдональда (McDonald, 1969) по водоплавающим птицам.

Из сказанного очевидно, что наибольшее значение для популяции лося может иметь его инвазия парафасциолопсозом. Кроме нас (Рыковский, 1957, 1959, 1967) на это обстоятельство обращали внимание Шалдыбин (1950) и другие авторы. Козлаускас и Шлейкус (1962) описывают случаи гибели лосей при интенсивной инвазии. Макарова (1971) указывает на интенсивную зараженность и случаи гибели маралов от парафасциолопсоза.

Ареал *Parafasciolopsis fasciolaemorphae* Ejsmont, 1932 охватывает, по-видимому, всю лесную зону Европы. Вид обнаружен в ГДР и ФРГ (Ullrich, 1937) и Польше (Ejsmont, 1932; Wichniewski, 1937). В нашей стране зарегистрирован в Беловежской пуще (Мозговой, 1947, по Скрябину, 1948), Литве (Козлаускас, Шлейкус, 1962), Белорусском полесье (Егоров, 1963), Мордовском заповеднике (Шалдыбин, 1950), Татарской АССР (Эвранова, 1954; Миролюбов, 1963), Калужской области (Рыковский, 1955), Ярославской и Калининской областях (Рыковский, Иванова, Никитин, 1968), Московской области (Гагарин, Назарова, 1965), Ленинградской и Мурманской областях (Гагарин, Назарова, 1965), Тамбовской области (Назарова, Херувимов, 1967), Башкирии (Аюпов, Садыков, Хазиев, 1963). В то же время в Якутии (Губанов, 1964), Бурят-Монгольской АССР (Мачульский, 1953), Красноярском крае (Романов, 1957), Хабаровском крае (Каденацки, 1962), Тувинской АССР (Сулимов, 1963), Приамурье (Абрамов, 1963) парафасциолопсоз не обнаружен. Причины ограниченности ареала вида зоной европейских лесов тем более неясны, что ареал промежуточного хозяина — моллюска *Coretus corneus* — охватывает бассейны Оби, Енисея и Лены, т. е. и Западную и Восточную Сибирь (Жадин, 1952). Обнаружение в Терском районе Мурманской области говорит о стойкости гелминта к суровым климатическим условиям Заполярья.

Среди хозяев *P. fasciolaemorphae* наряду с лосем зарегистрированы косуля, благородный олень, марал (Макарова, 1971) и в одном случае овца (Рыковский, 1955). При этом инвазия косули и благородного оленя до настоящего времени регистрируется редко. В эксперименте удавалось заразить телят (Wichniewski, 1937). Все это позволяет полагать, что круг потенциальных дефинитивных хозяев этой трематоды довольно широк и охватывает представителей семейств плотнорогих и полорогих. Существование же вида за счет одного хозяина — лося — и сравнительно редкие случаи заражения других животных объясняется обстоятельствами экологического порядка. В то же время расселение в пределах ареала лося других оленей, в частности маралов, уже приводит к интенсивному их заражению парафасциолопсозом и зачастую — гибели.

Жизненный цикл *P. fasciolaemorphae* расшифрован Вишневым (1937). Им установлено, что эта трематода размножается по фасциолидному типу с одним промежуточным хозяином. Таковым оказался моллюск *Coretus corneus*. Были описаны личиночные стадии гелминта и установлены сроки развития в лабораторных условиях.

Нами (Рыковский, 1957, 1959) проведено изучение биологии вида в природных условиях Подмосковья и некоторых вопросов эпизоотологии парафасциолопсоза лосей. Позднее нами был описан опыт профилактики парафасциолопсоза в условиях охотничьего хозяйства, а также проведена характеристика угодий Центральной полосы как мест циркуляции парафасциолопсозной инвазии (Рыковский, 1957, 1965, 1967, 1969). В результате этого жизненный цикл *P. fasciolaemorphae* представляется в следующем виде.

Яйца гелминта, выделенные в желчные ходы печени, с током желчи выносятся в дуоденум и, пройдя кишечник, выносятся с фекалиями во внешнюю среду. При прохождении через кишечник происходит своего рода «дозревание» яиц, поскольку в эксперименте яйца, взятые из маток паразитов и желчных ходов печени, развивались лишь в 28—30%, а взятые из фекалий — 94%

случаев. В яйце, выделенном во внешнюю среду, мирацидий развивается вне зависимости от того, попало яйцо в воду или нет. В фекалиях, находящихся в траве, под воздействием естественных температур и осадков развитие мирацидия протекает в одинаковые сроки и одинаково успешно, как и в случае попадания яиц в воду. Средний срок развития мирацидия до выхода из яйца — 32—40 дней при оптимальной температуре 22—24°. Этот срок может варьировать в зависимости от изменений температуры в пределах 30—100 дней. Мирацидий, вышедший из яиц в фекалиях, даже влажных, быстро погибает. Вышедший в воду мирацидий наиболее активен в течение первых 8—10 час., после чего темп движения ослабевает и имеют место периоды покоя. Не внедрившиеся в моллюска мирацидии погибают через 22—24 часа после выхода из яйца. Для развития гелминта необходимо попадание мирацидия в промежуточного хозяина. До настоящего времени зарегистрирован единственный вид промежуточного хозяина — моллюск *Coretus corneus*. Мирацидий проникает в моллюска активно, внедряясь в любые участки тела, однако развиваются только те, которые внедрились в мантийную полость или кишечник. Мирацидии, попавшие в ногу, очевидно, погибают (Wichniewski, 1937).

Образование споросты пока не прослежено, ее описания и рисунки отсутствуют. Можно предполагать, что эта стадия очень кратковременна, что и затрудняет обнаружение личинок даже при эксперименте.

Во всех случаях вскрытия как спонтанно, так и экспериментально зараженных моллюсков наблюдается два поколения редий — материнские и дочерние. Материнская редия содержит 20—30 дочерних, дочерняя — 10—50 церкарий. Первые церкарии покидают промежуточного хозяина через 4 месяца после заражения его мирацидиями. Период свободной жизни церкария весьма кратковременный — 15—20 мин. После этого движения замедляются, затем прекращаются совсем, и начинается процесс инцистирования. Хвост теряется, церкарий принимает овальную или круглую форму. Под действием цистогенных желез он облекается чистой очень характерной «шляповидной» формы и превращается в адолескарий. Инцистирование происходит преимущественно под поверхностной пленкой воды, реже — на подводных предметах и растениях.

Срок развития гелминта от выделенного во внешнюю среду яйца до инвазионного адолескария составляет, по нашим данным, не менее 150—160 дней. Вишневский (1937) указывает на больший срок развития — порядка 210 дней. Причина такого расхождения сроков, на наш взгляд, кроется в том, что эксперименты Вишневого проводились в лабораторных условиях в зимний период, когда все процессы протекали замедленно. Заражение дефинитивного хозяина происходит при водопое или поедании водных растений. Развитие гелминта может протекать как в желчных ходах печени, так и в дуоденуме, а у полорогих (овца, крупный рогатый скот) и в желчном пузыре, причем при любой локализации гелминт может достигать половозрелой стадии. При экспериментальном заражении кроликов попадание гелминтов в печень не отмечено. Они развивались только в дуоденуме и, не достигнув половозрелости, покидали хозяина. Срок достижения гелминтами половозрелости у овцы — 30—35 дней, у крупного рогатого скота (теленка) — 40—45.

Динамика инвазии парафасциолопсозом моллюсков *Coretus corneus* прослежена нами в условиях Калужской и Ярославской областей (Рыковский, Иванова, 1968). Весной после вскрытия водоемов и выхода моллюсков из зимнего анабиоза, зараженность их минимальна и не превышает 5—6%. В течение лета зараженность моллюсков нарастает и к осени достигает 65%.

Это обстоятельство позволяет сделать несколько заключений: 1. Заражение дефинитивных хозяев возможно в течение всего теплого периода года. 2. Заражение моллюсков также происходит в течение всего лета, на что указы-

вают постоянное нарастание инвазии. 3. Инвазия личиночными стадиями гельминта, очевидно, сильно ослабляет моллюсков, что и обеспечивает повышенную гибель зараженных экземпляров в течение зимнего периода.

В моллюсках, вскрытых весной (середина мая), обнаруживались как зрелые, готовые к выходу церкарии, так и юные формы материнских редий. Это обстоятельство показывает, что в зимнее время развитие личинок гельминта в моллюске приостанавливается.

Изучение особенностей циркуляции парафасциолопсозной инвазии, в частности распределение моллюсков *Coretus corneus* по водоемам, изучалось нами на примере Северного (Ярославская область) и Южного Подмоскovie (Калужская область). В Калужской области обследовались следующие типы водоемов (табл. 1). Река Протва в среднем течении и система водоемов —

Таблица 1

Видовой состав, распределение и численность моллюсков в водоемах Калужской области

Вид моллюска	Численность на 1 м² в водоемах различных типов		
	Водоемы на гарях	Мелкие речки	Пойменные водоемы р. Протвы
<i>Galba truncatula</i>	—	7—10	Прибрежная зона 10—15
<i>Lymnaea stagnalis</i>	10—12	—	6—10
<i>Vivipara vivipara</i>	—	—	5 до 15
<i>Physa fontinalis</i>	2—5	—	15—20 до 45
<i>Planorbis planorbis</i>	—	Единично	5—10 до 40
<i>Bithynia leachi</i>	Единично	—	5, до 15—20
<i>Coretus corneus</i>	—	—	до 20—25

старич и болот в ее пойме, мелкие притоки Протвы и системы болот на старых гарях.

Малакофауна мелких притоков Протвы весьма бедна. Мелкие речушки с быстрым течением, перекатами и небольшими слаборосшими бочагами заселены моллюсками крайне слабо. Встречаются единичные экземпляры *Planorbis planorbis*, а у самого берега на истоптанном скотом мелководье — *Galba truncatula* (до 10 экз. на 1 м²).

Водоемы на гарях образовались в 30-х годах в результате выгорания слоя торфа на глубину до 1—1,5 м. Площади их — от 0,2 до 0,6 га. Эти болота подвергались интенсивному процессу зарастания. Мощные заросли тростника от берегов образовали торфообразную сляину, севшую на дно и скрепленную переплетенными корневищами. Небольшие «окна» площадью до 0,1 га сильно заросли, заросли рогозом, осоками, кое-где вахтой трехлистной. Учеты моллюсков в этих водоемах показали среднюю численность порядка 10—15 экз. на 1 м². Доминирующим видом оказался *Lymnaea stagnalis*. Кроме него были отмечены в весьма малом количестве живородки и мелкие планорбиды.

Водоемы в пойме р. Протвы оказались наиболее заселенными моллюсками. Пойменные озера — старицы, ежегодно заливаемые паводковыми водами, имеют богатую растительность. Пояс осок у берегов сменяется поясом рогозов, а при глубинах свыше 1 м доминируют нимфейные (кубышка и кувшинка) и рдесты. Фауна моллюсков представлена следующими видами: *Galba truncatula*, *Lymnaea stagnalis*, *Vivipara vivipara*, *Physa fontinalis*, *Planorbis planorbis*, *Bithynia leachi* и *Coretus corneus*.

Последний вид как промежуточный хозяин *P. fasciolaemorphia* привлекает, естественно, основное внимание. В пойменных водоемах он наряду с *Vi-*

vivipara vivipara заселяет преимущественно центральную зону — зону растений с плавающими и погруженными листьями. Здесь численность *C. corneus* в конце августа достигает 20—25 на 1 м². В зоне рогозов этот показатель не превышает 7—10 экз. на 1 м², а при глубинах менее 0,5 м встречаются лишь единичные экземпляры.

Приведенный материал показывает довольно строгую приуроченность моллюсков *Coretus corneus* к достаточно глубоководным водоемам со стоячей или медленно текущей водой. Особенно требовательны моллюски к составу растительности, заселяя лишь места, заросшие нимфейными или рдестами.

Сравнение условий на гаревых болотах и пойменных водоемах показало, что в первом случае водоемы имеют олиготрофное питание и благодаря интенсивным процессам распада растительных остатков имеют высокую кислотность воды. В этих водоемах pH воды меняется от 7,2—7,3 весной до 8,4 в конце августа. Пойменные старицы принадлежат к группе эвтрофных водоемов, где pH среды не превышает 7,2 в осеннее время.

На распространение моллюсков может оказать весьма существенное влияние и процесс высыхания водоемов в летний период. В засушливые годы в условиях района наших исследований практически все олиготрофные водоемы пересыхали. Можно полагать, что этот фактор также определяет бедность малакофауны этих водоемов и, как следствие, их слабую роль в эпизоотологии гельминтозов. На серьезное влияние высыхания водоемов на численность и распространение моллюсков *Galba truncatula* указывает Н. Д. Круглов (1968). Сравнивая распространение *G. truncatula* и *C. corneus* можно полагать, что последний как вид, наиболее требовательный к глубине водоема, окажется еще более восприимчивым к пересыханию.

Анализ зараженности лосей, особенностей эпизоотологии парафасциолопсоза в этом районе выполнены нами ранее и опубликованы (Рыковский, 1959, 1965).

В условиях Ярославской области при изучении эпизоотологии парафасциолопсоза лосей вскрыто 64 лосей (35 — в 1966 г.; 29 — в 1967 г.), отстрелянных преимущественно в Кубрянском лесничестве. Результаты вскрытий видны из табл. 2.

Таблица 2

Зараженность лосей Кубрянского лесничества парафасциолопсозом в 1966—1967 гг.

Интенсивность инвазии у одного зверя	Быки (16)	Коровы (15)	Телята (4)	Быки (10)	Коровы (17)	Телята (2)
Единицы	—	2	—	—	—	—
Десятки	2	1	1	2	3	—
Сотни	7	6	—	3	5	1
Тысячи	3	2	—	5	6	—
Всего заражено	12	11	1	10	14	1

Из табл. 2 ясно, что заражение телят не носит массового характера. Парафасциолопсоз — заболевание взрослых зверей. Сравнение данных о зараженности быков и коров показывает, что из 26 вскрытых быков заражено 22, или 84,6%, зараженность коров более низкая — 25 из 32, или 78,1%. Анализ разницы в заражении лосей по годам показывает несколько большую зараженность лосей в сухом 1967 г. по сравнению с сырым 1966 (88,8

наиболее интенсивно процесс заражения протекает в засушливый период лета — в июле-августе, когда наблюдается самая тесная связь лосей с водоемами. В этот же период зараженность моллюсков и выделение ими церкарий достигает максимума (Рыковский, 1959).

Приведенная выше общая схема жизненного цикла парафасциолопсоза еще не может служить основой для проектирования профилактических мероприятий. В зависимости от состава и качества угодий этот процесс имеет для разных районов существенные различия, которые в конечном счете определяют необходимость, перечень и объем хозяйственных мер.

Для южного Подмосковья (Калужская область) характерна сравнительно слабо развитая гидрологическая сеть. При этом мелкие речки и ручьи мелководны, с быстрым течением и не обеспечивают потребности лосей в корме и защите от насекомых. Это приводит к резко выраженной концентрации лосей у пойменных водоемов. Степень этой приуроченности к пойменным водоемам зависит от климатических условий года и накладывает решающий отпечаток на зараженность зверей. Нами отмечено (Рыковский, 1957, 1959, 1967) резкое возрастание зараженности лосей парафасциолопсозом в засушливые годы.

Более чем десятикратное возрастание интенсивности инвазии в засушливые годы является следствием повышенной концентрации зверей. В этих условиях наиболее реальным путем профилактики парафасциолопсоза представлялось снижение этой концентрации при создании искусственных водоемов в водораздельных угодьях (Рыковский, 1957), что было экспериментально проверено и доказано (Рыковский, 1967).

В северном Подмосковье эпизоотология парафасциолопсоза лосей оказалась несколько иной. Равнинный рельеф и заболоченность территории при развитой гидрологической сети создали совершенно иной режим мелких речек и ручьев. Это речки с медленным течением, глубокими бочагами, текущие в сильно заболоченных пологих берегах. В этих условиях наблюдается богатая малакофауна, в том числе присутствие *Coretus corneus*. Водоемы соответствуют потребностям лосей, что избавляет зверей от далеких перекочетов и исключает повышенную концентрацию, в том числе и в засушливые годы.

Этими особенностями объясняется сравнительно высокая интенсивность инвазии и ее малая изменчивость по годам. В то же время можно полагать, что в этих условиях зараженность зверей будет в значительной степени зависеть от их численности. В Калужской области даже при невысокой численности зверей их летняя концентрация приводит к массовому попаданию инвазионного начала в водоемы и образованию очага. Это видно по высокой зараженности моллюсков личиночными стадиями гельминта. В Кубрянском лесничестве зараженность моллюсков значительно ниже (Рыковский, Иванова, 1968), поскольку звери — источник инвазионного начала диффузно распределены по территории. При этих условиях плотность инвазионного начала, а, следовательно, зараженность промежуточных и дефинитивных хозяев является прямым следствием плотности зверей. Здесь регулирование численности хозяев может явиться одним из путей снижения их зараженности.

Создание искусственных водоемов, давшие в условиях Калужской области положительный результат по профилактике парафасциолопсоза, здесь представляется бесполезным. В этих условиях единственным путем борьбы с инвазией может быть регулирование численности промежуточных и дефинитивных хозяев. Особое значение эти мероприятия имеют в связи с возможностью заражения парафасциолопсозом оленей (Рыковский, Иванова, 1968; Макарова, 1971).

В северном Подмосковье имеется зона с довольно специфичными природными условиями. Это — Валдайская возвышенность, вернее ее южное и

юго-восточное окончание. Участок этой зоны занимает Переславское охотничье хозяйство Всеармейского военно-охотничьего общества, где нами также были проведены обследования на парафасциолопсоз лосей. Ландшафт территории — типично моренный — расчлененный рельеф, каменистые супеси и суглинки, коренные насаждения в виде сосновых боров различного бонитета в зависимости от высоты и степени заболоченности, ручьи и речки, текущие между моренными буграми, небольшие ледниковые озера на различных стадиях заболачивания. Некоторые из них уже превратились в сфагновые сосняки V и Va бонитетов.

В соответствии с нашими рекомендациями (Рыковский, 1965), при охотустройстве хозяйства экспедицией «Леспроект» были проведены обследования водоемов на заселенность моллюсками *S. corneus*. Моллюски были встречены лишь в приустьевых участках мелких речек, перед их впадением в озера. Здесь на участках заболоченных приозерных пойм речки текут медленно, образуя небольшие бочаги, где в очень небольших количествах и встречены моллюски.

Заращение озер здесь идет путем нарастания сплавины (Сукачев и др., 1934) с образованием кислой среды. Моллюски *S. corneus* в озерах не обнаружены.

Распределение лосей в летний период приурочено преимущественно к берегам озер Васьютинского и Ловецкого, а также к «окнам» в сфагновых болотах. Все это позволило предполагать благоприятную эпизоотологическую обстановку по парафасциолопсозу лосей.

При обследовании лосей в этом хозяйстве на зараженность парафасциолопсозом было вскрыто 7 лосей: 1 старый бык, 2 быка в возрасте 3—4 лет, 3 коровы и 1 теленок. Ни в одном случае вид *P. fasciolaemorpha* обнаружен не был. Более того, ни в одном случае не было обнаружено патологических изменений печени, оставшихся после заражения прошлых лет. Это позволяет предполагать, что в условиях моренного ландшафта средней полосы можно прогнозировать благоприятную эпизоотологическую обстановку по парафасциолопсозу копытных. В хозяйствах, расположенных в аналогичных природных условиях, не следует проектировать каких-либо профилактических мероприятий по этому заболеванию.

Все изложенное позволяет дать обобщенную характеристику угодий Подмосковья по парафасциолопсозу лосей.

В связи с биологическими и экологическими особенностями гельминта, промежуточного и дефинитивного хозяев для развития инвазии наиболее благоприятны глубоководные, преимущественно пойменные водоемы эвтрофного типа. От их наличия и распределения по территории зависит эпизоотологическая ситуация и как следствие перечень и масштабы хозяйственных мероприятий.

Различия эпизоотологии парафасциолопсоза в основе своей имеют разность рельефа, почв и степени развития гидрологической сети. Естественно, что районирование эпизоотологической ситуации по парафасциолопсозу совпадает с существующим ландшафтно-географическим районированием территории. Это позволяет наряду с гельминтологической характеристикой отдельных типов угодий (в данном случае водоемов) давать гельминтологическую характеристику крупных ландшафтно-географических зон.

Маренный ландшафт характерен слабым развитием парафасциолопсозной инвазии. Эти территории в условиях Центральных областей можно считать «белыми пятнами» ареала *P. fasciolaemorpha*. Следовательно, специальные мероприятия по профилактике этого гельминтоза здесь нецелесообразны, а численность копытных можно планировать без учета этого фактора.

Зона южной тайги район широкого диффузного распределения парафасциолопсозной инвазии. Степень зараженности дефинитивных хозяев, как правило, зависит от их численности. Система профилактики должна строить-

ся на основе регулирования численности дефинитивных хозяев и борьбы с промежуточными.

Зона смешанных хвойно-широколиственных лесов отличается очаговым характером парафасциолезной инвазии в связи с выраженной концентрацией лосей у гельминтоопасных водоемов. Зараженность зверей здесь не зависит от их общей численности в хозяйстве, а определяется степенью концентрации в связи с климатическими условиями года. В этой зоне регулирование численности дефинитивных хозяев бессмысленно, а борьба с промежуточными крайне затруднена и экономически нецелесообразна.

Мероприятия по созданию искусственных водоемов в водораздельных угодьях в этих условиях весьма эффективны и могут быть рекомендованы в качестве основы для профилактических мероприятий.

Вышеизложенные соображения следует брать за основу при гельминтологической характеристике угодий Подмосковья и разработке системы профилактических мероприятий.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов Г. К. 1963. Заметки о лосях Приамурья. — Вопросы геогр. Дальнего Востока, № 5, стр. 95—98.
- Аюпов Х. В., Садиков М. Х., Хазиев Г. З. 1963. К вопросу паразитофауны лосей в Башкирской АССР. — Уч. зап. (Башк. НИИСХ), стр. 118.
- Газарин В. Г., Назарова Н. С. 1965. Заражение лосей гельминтами в Приокско-Террасном заповеднике. В кн. «Биология и промысел лосей», сб. 2. М., Россельхозиздат, стр. 219—230, 234—239.
- Губанов И. М. 1964. Гельминтофауна промысловых млекопитающих Якутии. М., изд-во «Наука», стр. 164.
- Егоров Ю. Г. 1963. Гельминтофауна жвачных в Белоруссии. В кн. «Борьба с потерями в животноводстве». — Труды Белорусск. НИВИ, стр. 74—83.
- Жадин В. И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Каденацци А. И. 1962. Гельминтофауна домашних и диких жвачных Хабаровского края и ее эпизоотологическая оценка. В кн. «Тезисы докл. научн. конф. ВОГ 10—14 декабря», ч. 1. М., стр. 66—68.
- Козлаускас Ю., Шлейкус П. 1962. *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* Ejsmont, 1932 у лосей Литовской ССР. — Acta parasitologica Lithuanica, 4, p. 193—194.
- Круглов Н. Д. 1968. Экологический анализ промежуточных хозяев *Fasciola hepatica* и оценка пастбищ в отношении фасциолеза. Автореф. канд. дисс. М., ВИГИС.
- Макарова О. А. 1971. Копытные звери Заповедного охотничьего хозяйства под Москвой в связи с многолетними интродукционными опытами. Автореф. канд. дисс. М.
- Мачульский С. Н. 1950. Гельминты лосей Бурят-Монголии. — Докл. АН СССР, нов. серия, 73, № 6, стр. 1313—1315.
- Миролюбов М. Г. 1963. К гельминтофауне некоторых диких и домашних жвачных ТАСССР и Казанского зооботсада. — УЗКВИ, 89, стр. 151—156.
- Назарова Н. С. 1967. Гельминтофауна лосей в Советском Союзе. В кн. «Биология и промысел лосей», сб. 3. М., Россельхозиздат, стр. 288—312.
- Назарова Н. С., Херувимов В. Д. 1967. Условия обитания и зараженность лосей гельминтами в Тамбовской обл. В кн. «Биология и промысел лосей», сб. 3. М., Россельхозиздат, стр. 313—316.
- Романов И. В. 1957. Гельминтофауна промысловых зверей Красноярского края и ее зависимость от условий обитания хозяев. Канд. дисс. М.
- Рыковский В. А. 1955. О взаимобмене гельминтами между лосем и домашней овцой. — Докл. АН СССР, нов. серия, 104, № 2, стр. 335—337.
- Рыковский А. С. 1957. Гельминтофауна лосей и опыт ее экологического анализа. Канд. дисс. ВИГИС.
- Рыковский А. С. 1959. К познанию гельминтофауны лосей и факторов ее формирования. — Труды ГЕЛАН СССР, 9, стр. 253—263.
- Рыковский А. С. 1960. Опыт гельминтологической характеристики некоторых типов охотничьих угодий. Тезисы докл. научн. конф. ВОГ 15—20 дек., стр. 124—125.
- Рыковский А. С. 1965. Пути и методы гельминтологической оценки охотничьих угодий при их зонировке. В кн. «Охотничье-промысловые звери», вып. 1. М., Россельхозиздат, стр. 25—39.
- Рыковский А. С. 1967. Опыт профилактики парафасциолеза лосей. В кн. «Биология и промысел лосей», вып. 3. М., Россельхозиздат, стр. 324—329.
- Рыковский А. С. 1969. Опыт использова-

ния растений индикаторов для гельминтологической оценки угодий. 7-я Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных. Тезисы докл. Посекц. общей гельм. Алма-Ата — Самарканд, стр. 94—95.

Рыковский А. С. 1969а. К вопросу о месте и роли гельминтов в динамике биогеоценозов. Междунар. конгресс охотников-биологов. Тезисы докл. и сообщ. симпозиума по инваз. и инфекц. болезням охотн. живот. М., стр. 11—14.

Рыковский А. С., Иванова Г. И. 1968. Экология кабана в северном Подмосквье. — Вопросы лесного охотоведения, вып. 4.

Рыковский А. С., Иванова Г. И., Никитин В. П. 1968. Разработка методов повышения емкости угодий для копытных зверей в Переславском Государственном лесохозяйственном хозяйстве. Научный отчет. Рукопись. ВНИИЛМ. Пушкино.

Скрябин К. И. 1948. Трематоды животных и человека, т. II. М., Изд-во АН СССР.

Сукачев В. И. и др. 1934. Дендрология с основами лесной геоботаники. М., Гослестехиздат.

Сулимов А. Д. 1963. Гельминты промысловых животных Тувинской АССР. Автореф. канд. дисс. Кызыл, ВИГИС.

Шалдыбин Л. С. 1950. Гельминтофауна промысловых зверей Мордовского государственного заповедника. Канд. дисс. М. Эрапова В. Г. 1954 (1955). К фауне паразитических червей лосей (*Alces alces* L.). — УЗКВИ, 61, № 2, стр. 151.

Ejsmont L. 1932. *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* Soc. de Biol. de Varsovie. — Seances de 13—27 Janvier — 10 Fevrier.

Ullrich H. 1937. Ueber *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* n. g., sp. nov. 1932 Von Ejsmont neu entdeckten Parasiten des Elches. — Deuth Tierarztl Wockensch., 45, S. 179—182.

Wichniewski P., 1937. Entwicklungscyklus und Biologie von *Parafasciolopsis fasciolaemorphia* Ejsmont 1932. Sciences et des Lettres Serie B. — Sciences naturelles. Cracovie. Imprimerie de l'Universite.

К ИЗУЧЕНИЮ МОРФОЛОГИИ *CONTRACAECUM MICROPAPILLATUM* (STOSSICH, 1890) BAYLIS, 1920 (*ASCARIDATA: ANISAKIDAE*) В ОНТОГЕНЕЗЕ

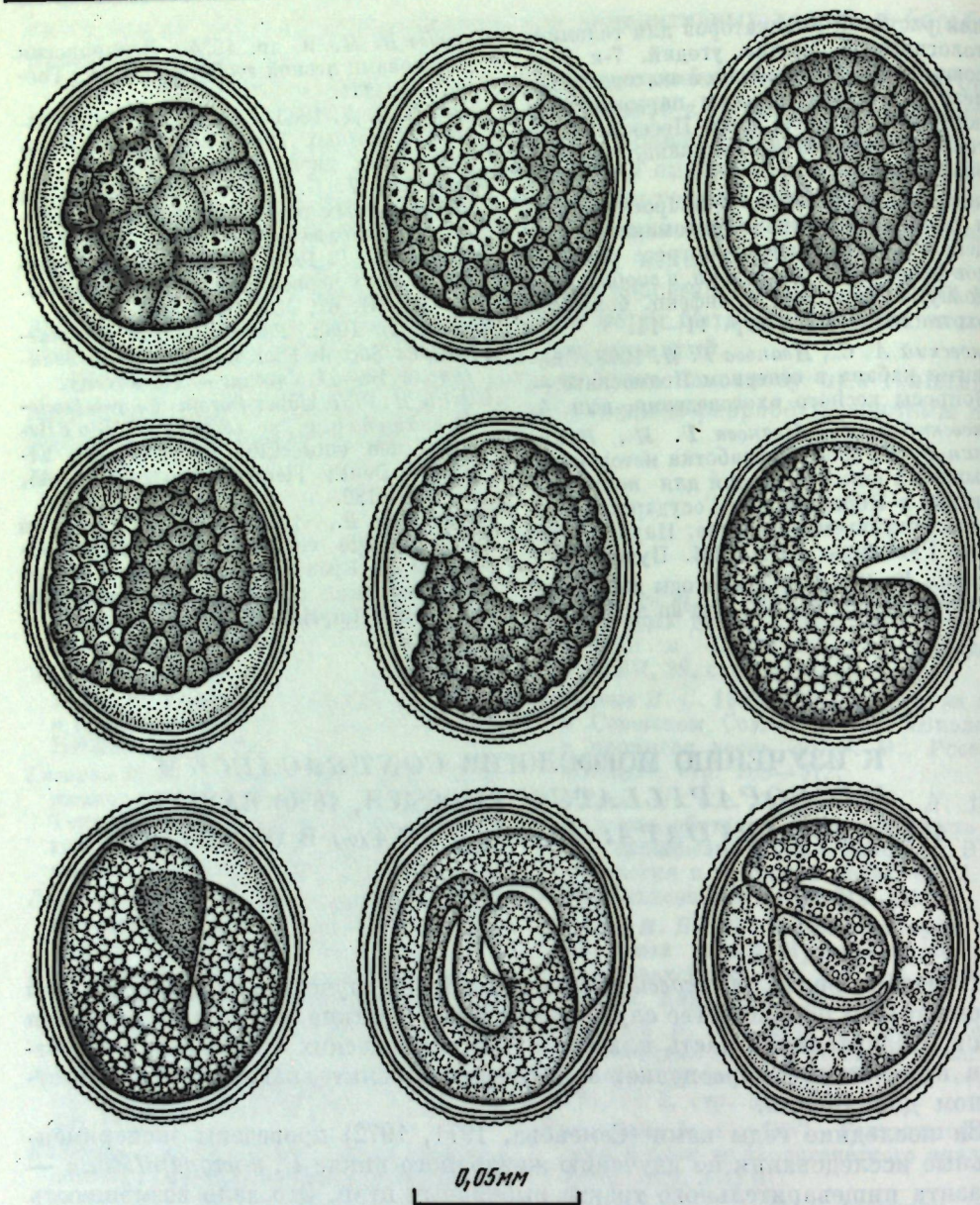
М. К. СЕМЕНОВА

Нематоды рода *Contracaecum* еще недостаточно изучены в морфологическом отношении. В большинстве случаев есть лишь краткие и неполные описания видов. Значительная часть ключевых таксономических признаков нуждается в критической переоценке, а дифференциальные диагнозы — в существенном дополнении.

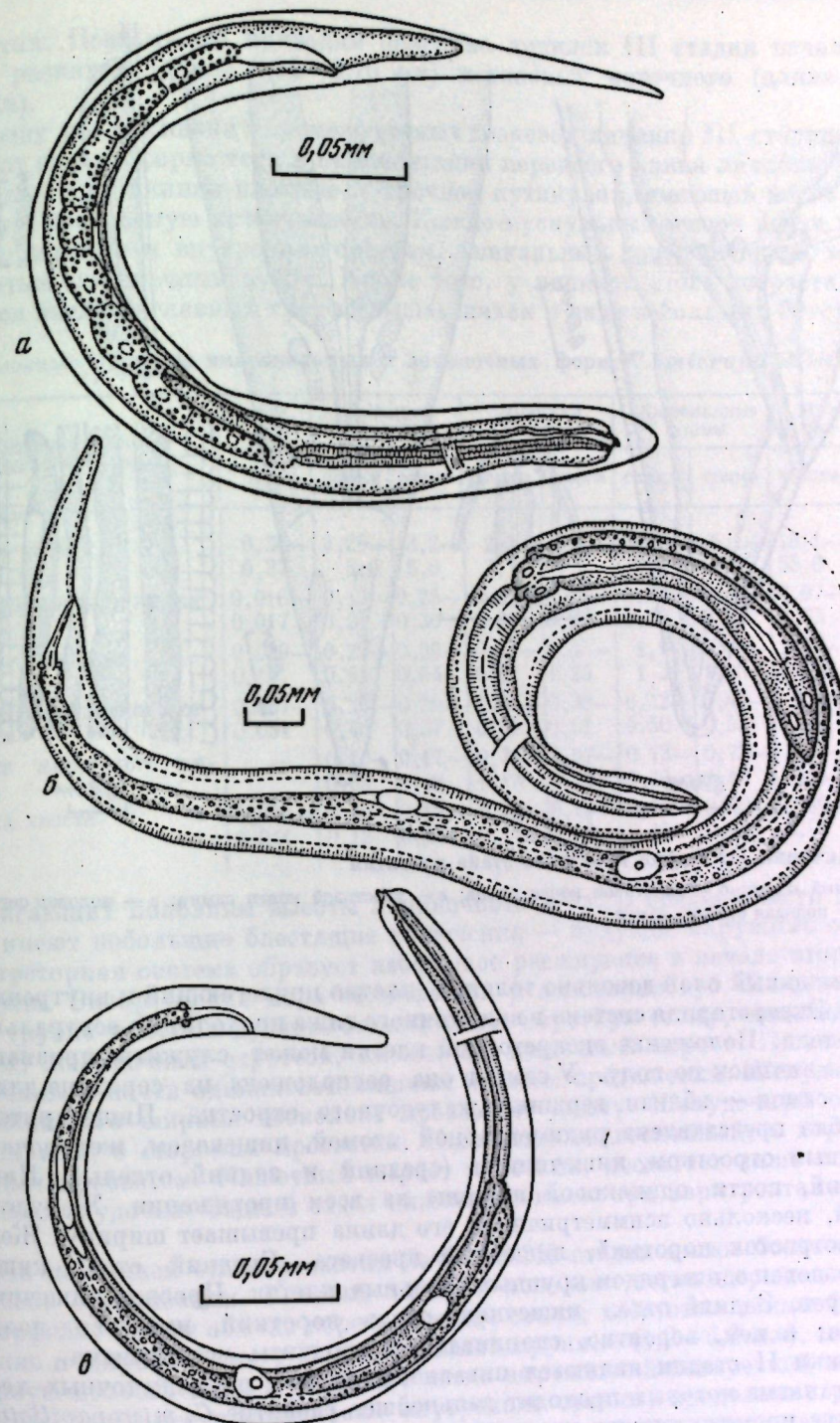
За последние годы нами (Семенова, 1971, 1972) проведены экспериментальные исследования по изучению жизненного цикла *C. micropapillatum* — паразита пищеварительного тракта рыбоядных птиц. Это дало возможность детально изучить морфологию *C. micropapillatum* на различных стадиях онтогенеза. Результатам этих исследований и посвящена настоящая работа.

Яйца попадают во внешнюю среду на начальном этапе развития. Яйца имеют шаровидную форму, размером $0,054—0,077 \times 0,061$ мм (рис. 1). Скорлупа состоит из четырех оболочек. Наружная — очень тонкая и прозрачная, с сетчато-ячеистой поверхностью. Внутренние — гладкие, плотно прилегающие друг к другу. Витальная мембрана у сегментированных яиц несколько шире, чем у несегментированных.

Личинки I стадии. Развитие личинок I стадии происходит в яйце. Личинки крупные, очень нежные. Кутикула тонкая, с поперечной исчерченностью. На апикальном конце имеется небольшое углубление. Задний конец резко суживается и заканчивается длинным остро коническим хвостом. Форма хвоста является характерным признаком личинок I стадии. Системы внутренних органов развиты слабо; различаются лишь пищевод и кишечник. Длина личинок составляет $0,49—0,51$ мм. Максимальная ширина — $0,017—0,018$ мм.

Рис. 1. Яйца *C. micropapillatum* на разных стадиях дробления

Личинки II стадии. Личинки II стадии формируются в скорлупе яиц и непосредственно после линьки в чехлике выходят в воду; первая линька происходит, следовательно, в яйце. До попадания в промежуточных хозяев — планктонных и планктоноядных животных, личинки могут в течение 25 суток жить в воде за счет накопленных питательных веществ; во внешней среде личинки II стадии не питаются и не совершают очередной линьки. По морфологическим признакам личинки этой стадии значительно отличаются от личинок предыдущей стадии (рис. 2); они имеют довольно высокий уровень организации. Форма тела почти цилиндрическая. Хвост относительно короткий, с широкой закругленной вершиной. Апикальный конец снабжен приспособлением для миграции — хитинизированным кутикулярным зубом. Кутикула прочная, с нежной поперечной исчерченностью.

Рис. 2. Личинки II стадии и начального этапа развития III стадии
а — личинка II стадии; б — личинка III стадии (самец); в — личинка III стадии (самка)

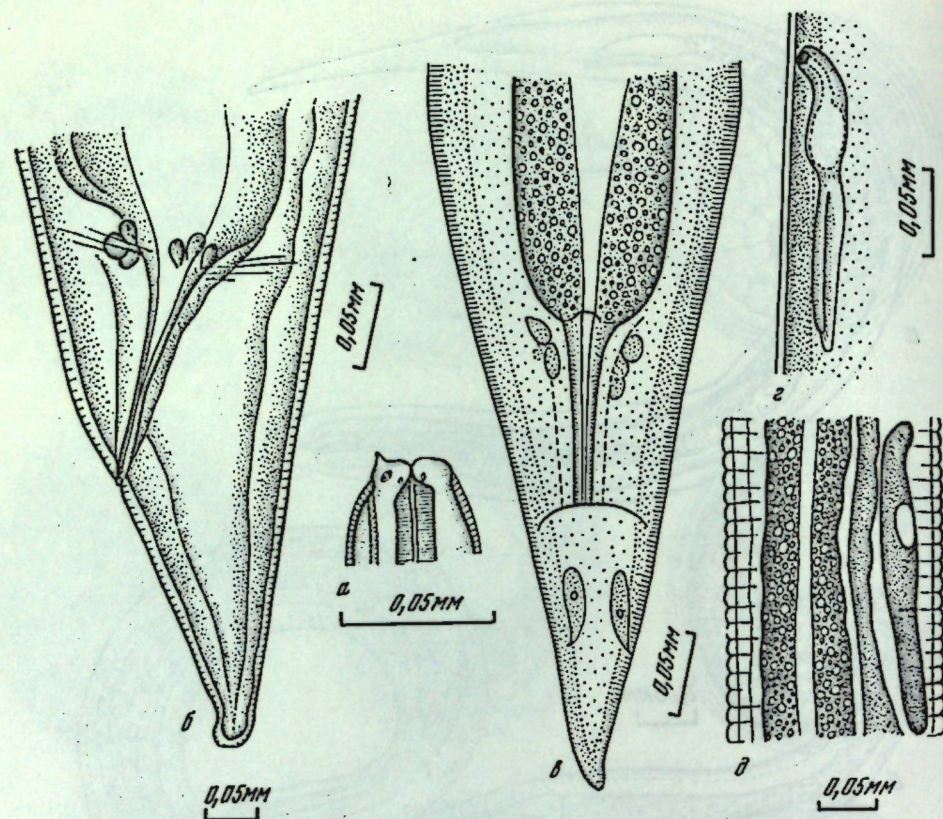


Рис. 3. Личинки III стадии конечного этапа развития

а — передний конец; б — хвостовой конец самца; в — хвостовой конец самки; г — половая система самки; д — половая система самца

Гиподермальный слой довольно толстый, плотно прилегающий к внутренним органам. Экскреторная система в виде тонкого тяжа проходит на вентральной стороне тела. Положение экскреторной клетки может служить признаком различия личинок по полу. У самцов она расположена на середине длины тела, у самок — вблизи вершины желудочного отростка. Пищеварительная трубка представлена рудиментарной стомой, пищеводом, желудочком, желудочным отростком, кишечником (средний и задний отделы). Пищевод узкий, почти одинаковой ширины на всем протяжении. Желудочек крупный, несколько асимметричный; его длина превышает ширину. Желудочный отросток короткий, лишенный просвета. Средний отдел кишечника образован одним рядом крупных овальных клеток. Просвет кишечника отсутствует. Задний отдел кишечника очень короткий, имеет вид полого пузырька; в нем, вероятно, скапливаются продукты метаболизма.

Личинки II стадии являются инвазионными для промежуточных хозяев, в организме которых проходит дальнейшее развитие *C. micropapillatum*. В качестве промежуточного хозяина нами зарегистрированы копеподы, амфиоподы, водные олигохеты, личинки насекомых, планктоноядные рыбы. В организме промежуточных хозяев личинки II стадии линяют (вторая по счету линька).

Личинки III стадии. Личинки *C. micropapillatum* III стадии развиваются в организме промежуточных хозяев. Они паразитируют в полости тела беспозвоночных и в серозных тканях позвоночных. Как выявлено на экспериментальном материале, личинки в начале развития по морфологическим характеристикам несколько отличаются от личинок на более поздних этапах

развития. Поэтому мы приводим описание личинок III стадии начального этапа развития (длина 0,39—0,70 мм) и таковых конечного (длина 2,3—6,0 мм).

Сразу после линьки в промежуточных хозяевах личинки III стадии напоминают еще по форме тела и орнаментации переднего конца личинок II стадии (рис. 3). Личинки плотные, с прочной кутикулой, имеющей четко выраженную поперечную исчерченность. Кожно-мускульный мешок почти вплотную прилегает к внутренним органам. Апикальный конец снабжен хорошо развитым личиночным зубом. Кроме того, у личинок этого возраста появляются зачатки главных губ, возвышающихся в виде небольших бугорков и

Основные промеры имагинальных и личиночных форм *C. micropapillatum*

Морфологические признаки, мм	Личинки II стадии	Личинки III стадии		Личинки IV стадии		Ювенильные формы		Имагинальные формы	
		самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Длина тела	0,34—0,37	3,28—5,0	3,2—6,0	2,2—7,7	3,7—7,5	4,2—7,7	6,1—7,8	18,1—55,0	20,0—62,0
Максимальная ширина	0,016—0,017	0,13—0,21	0,25—0,36	0,17—0,28	0,18—0,27	0,30—0,35	0,30—0,33	0,97—1,75	1,07—1,85
Длина пищевода	0,089—0,10	0,29—0,44	0,26—0,64	0,11—0,12	0,85—1,25	1,1—1,2	1,10—1,25	2,70—5,50	2,5—6,0
Длина желудочного отростка	0,037—0,051	0,29—0,40	0,26—0,57	0,33—0,50	0,38—0,51	0,42—0,50	0,40—0,52	1,0—1,2	0,92—1,20
Длина кишечного выроста	—	0,10—0,35	0,17—0,48	0,71—1,13	0,57—1,12	0,73—1,15	0,73—1,16	2,3—4,5	2,5—4,7
Длина хвоста	0,038—0,041	0,10—0,12	0,12—0,15	0,13—0,14	0,15—0,18	0,13—0,15	0,40—0,41	0,40—0,56	0,55—0,85

достигающих половины высоты личиночного зуба. В средней части зачатки губ имеют небольшие блестящие включения — будущие наружные сосочки. Экскреторная система образует небольшое расширение в начале второй трети тела. Экскреторная пора открывается у основания губ. Пищеварительная трубка имеет следующие отделы: очень короткую стому, пищевод, желудочек, желудочный отросток, кишечник, кишечный вырост. Пищевод тонкостенный, почти одинаковой ширины на всем протяжении. Желудочек маленький; его ширина несколько превышает длину. Желудочный отросток короткий, с широким просветом. Кишечник многослойный, с хорошо заметным просветом. Кишечный вырост короткий, достигает лишь половины длины желудочка. Задний отдел кишечника имеет три пары ректальных желез.

На последнем этапе развития личинки III стадии имеют более высокий уровень организации. У таких личинок довольно четко выражен половой диморфизм. Самцы обычно короче и толще самок; хвостовые концы более короткие и широкие, чем у самок. Личинки крупные (1,2—6,0 мм), имеют обширную полость тела. Кутикула с четко выраженной поперечной исчерченностью; через нее просвечивают внутренние органы, продольные ряды гиподермы и пучки продольных мышц. Пищеварительная система достигает более высокого уровня развития. Между пищеводом и желудочком четко различается перетяжка. Желудочный отросток имеет вид толстостенной полой трубки, узкой у желудочка и широкой у вершины. Длина желудочного отростка обычно равна длине пищевода и это отношение является диагностическим признаком личинок III стадии. Длина кишечного выроста очень варьированна, но она никогда не превышает длины желудочного отростка, что характерно для личинок III стадии. Половая система развита слабо. Половая трубка самцов имеет вид тонкого тяжа, включающего первичную

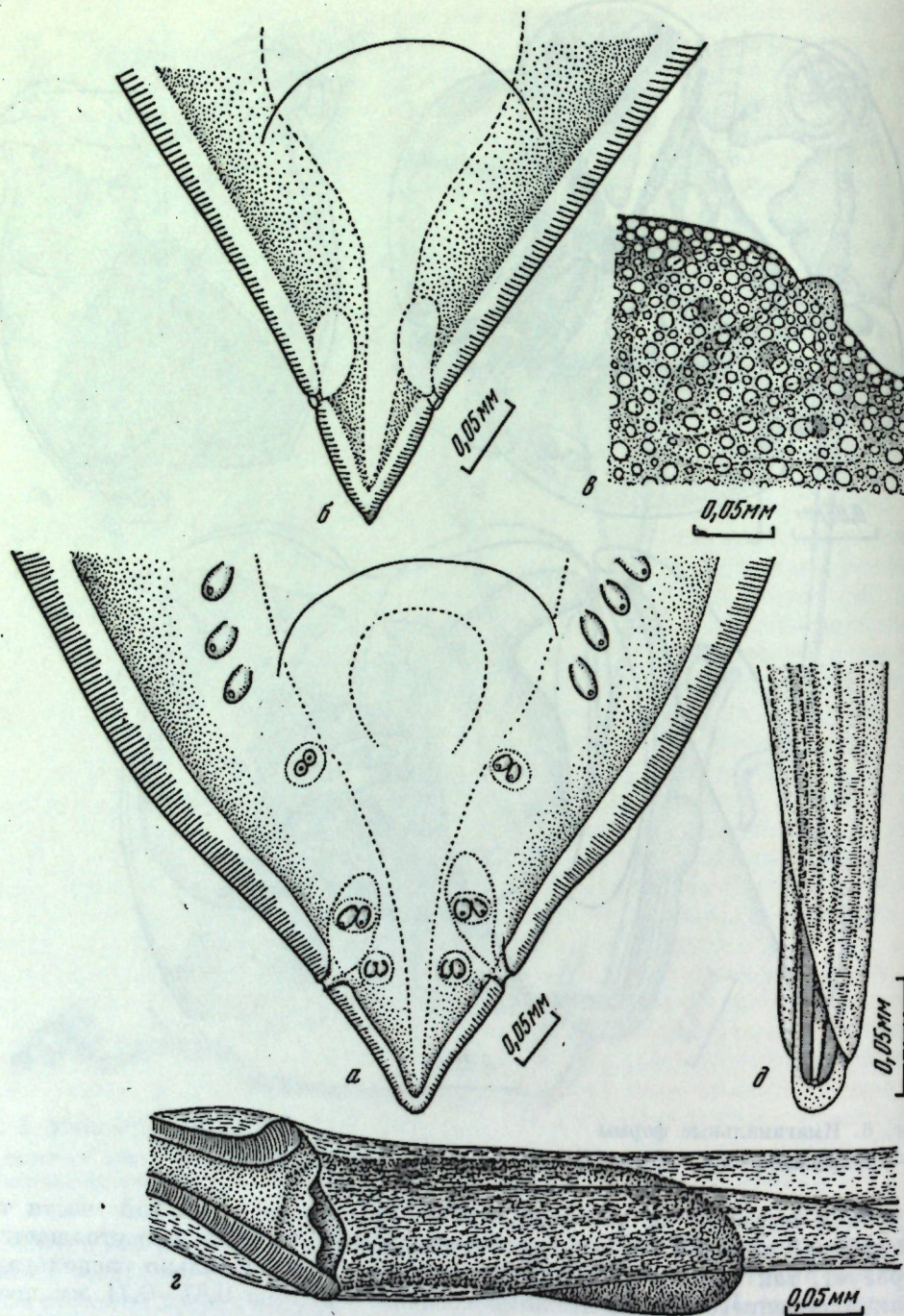


Рис. 7. Имагинальные формы

а — хвостовой конец самца; б — хвостовой конец самки; в — ректальные железы; г — проксимальный конец спикулы; д — дистальный конец спикулы

имеет несколько сглаженную трехгранную форму. Желудочный отросток взрослых нематод лишен просвета; остается лишь след его в виде пунктирной линии. Можно полагать, что этот орган у взрослых нематод представляет рудимент пищеварительной системы личиночных форм. Отношение длины желудочного отростка к длине пищевода часто совпадает с таковым этих же отделов пищеварительной системы других видов рода *Contracaecum*, пара-

зитирующих у рыбоядных птиц, в результате чего этот индекс не может служить таксономическим признаком. Пищеводные железы внутренние, располагаются в стенках пищевода. Протоки желез открываются внутрь пищевода, на расстоянии 0,19—0,21 мм от основания губ. Кишечный вырост массивный, составляет около четырех пятых длины пищевода. Форма кишечного отростка очень варьируют и не могут рассматриваться в качестве видового таксономического признака. Экскреторная система непарная, левосторонняя. Экскреторная пора открывается у основания латеро-вентральных губ. У апикального конца экскреторная железа начинается узким тяжом, окружающим экскреторный канал. В передней трети она образует лентовидное расширение; экскреторная клетка располагается в расширенной части железы. В средней трети нематоды железа постепенно суживается и узкой лентой простирается в последнюю треть тела.

С а м е ц. На хвостовом конце имеется два ряда преанальных сосочков. Число их варьирует; нами обнаружилось от 29 до 33 пар. Постанальные представлены тремя парами двойных сосочков. Число постанальных сосочков всегда постоянно и может служить видовым таксономическим признаком. Спикулы короткие и толстые; их длина 3,96—4,0 мм, что составляет одну седьмую—одну десятую длины тела. Каждая спикула окружена спикулярной сумкой; обе спикулярные сумки срастаются у клоаки. Свободные дистальные концы спикул слегка загнуты на вентральную сторону; проксимальные — расширены в виде воронки. К вершинам воронок прилегает по одной спикулярной железе, размером 0,057—0,065 × 0,020—0,023 мм. У средней части спикулярных желез спикулярные сумки делятся на два крупных тяжа; последние прикрепляются к мышцам тела. Стержень спикул хитинизированный, серого цвета. На латеральных сторонах спикул имеются хорошо развитые крылья (рис. 7); последние начинаются узкими полосками несколько ниже воронковидных расширений спикул и достигают максимальной ширины в средней части спикул. Левое крыло несколько шире правого. У вершины спикулы оно резко суживается и образует глубокую, округлую выемку. Правое крыло суживается постепенно. Над вершиной спикул выступает кутикулярная мембрана, длиной 0,008—0,010 мм. Половая трубка представлена семенником, семяпроводом, семенным пузырьком, семенным каналом.

С а м к а. Хвостовой конец снабжен одной парой латеральных сосочков. Фазмиды и ректальные железы у самок несколько крупнее, чем у самцов. Половая система состоит из следующих отделов: вагины, матки с двумя параллельными ветвями, парных яйцеводов и парных яичников. Основные размеры личиночных и имагинальных форм *C. micropapillatum* указаны в таблице.

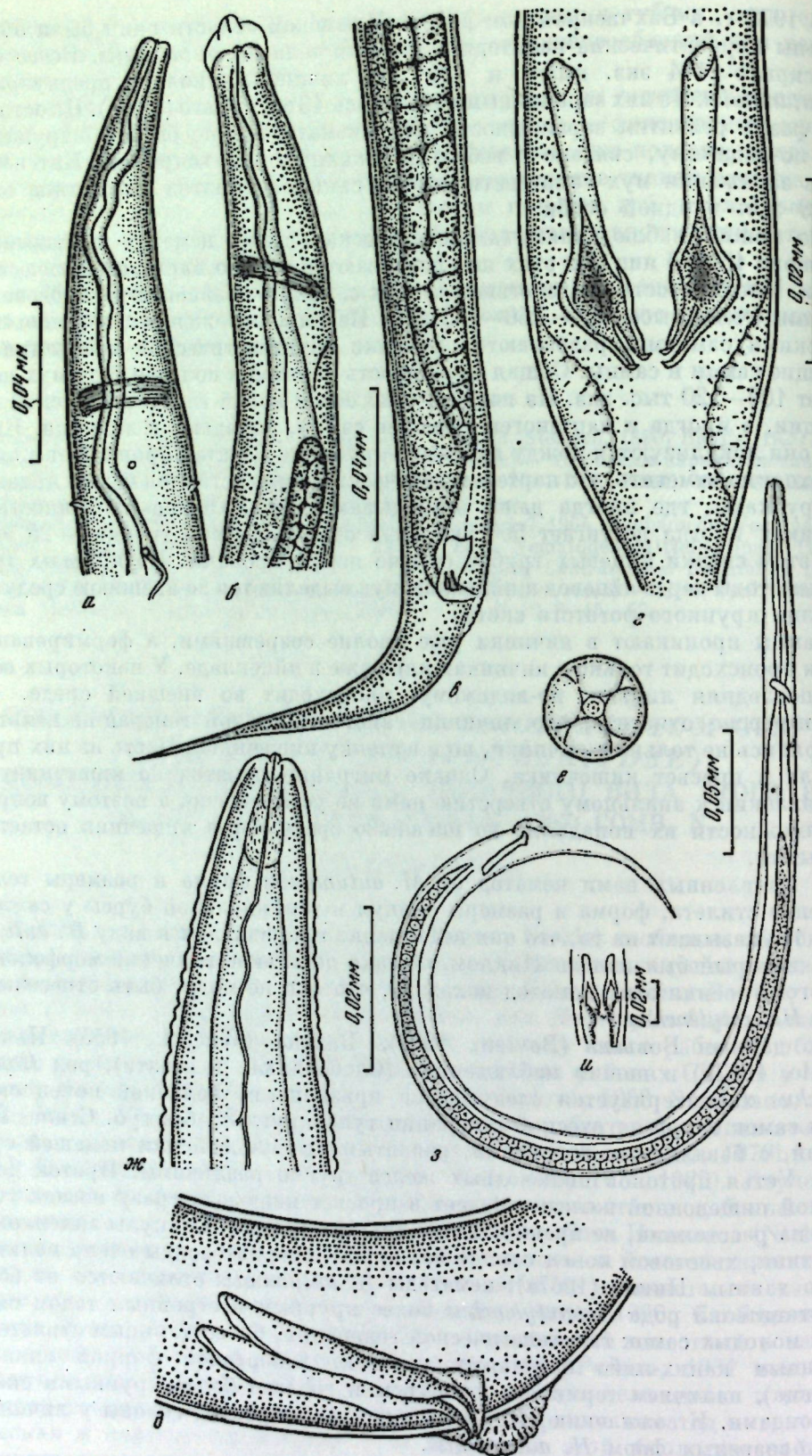
ВЫВОДЫ

1. Личинки I стадии характеризуются длинным остроконическим хвостом, слабо развитой пищеварительной системой, представленной пищеводом и кишечником.

2. Личинки II стадии характеризуются наличием кутикулярного личиночного зуба, хорошо развитой выделительной системой. Пищеварительная трубка имеет четыре отдела: пищевод, желудочек, желудочный отросток, кишечник.

3. Личинки III стадии характеризуются хорошо развитой пищеварительной системой, представленной пятью отделами — пищеводом, желудочком, желудочным отростком, кишечником, кишечным выростом. Имеются зачатки главных губ.

4. Развитие личинок IV стадии происходит в организме окончательного хозяина. У личинок IV стадии полностью сформирована пищеварительная



Сравнительные данные основных морфологических признаков нематод рода *Heterotylenchus* (в мс)*

Признак	<i>H. aber-rans</i> Bovien, 1937	<i>H. autum-nalis</i> Nickle, 1967	<i>H. boviens</i> Wachek, 1955	<i>H. pawlow-skyi</i> Kuroch-kin, 1960	<i>H. simplex</i> Slobodia-nuc, in press	<i>H. stam-meri</i> Wachek, 1955	<i>H. wülkeri</i> Wachek, 1955
Самцы							
Длина тела	450	749—900	487—532	300—550	463—644	460—518	520—544
Длина стилета	—	18,8—19	9—10	4—10	12—13,8	8—11	9—10
Строение стилета	Тонкий с голов- ками	Без голо- вок	С голов- ками	Тонкий с голов- ками	Развит хо- рошо, с го- ловками	Тонкий с голов- ками	С голов- ками
Длина спикул	18—20	30,2—35,7	13—14	13—15,7	20,7—23	12—14	13—15
Форма спикул	Типично тиленхо- идная	L-образ- ная	Типично- тиленхо- идная	Типично- тиленхо- идная	Типично- тиленхо- идная	Типично- тиленхо- идная	Типично- тиленхо- идная
Молодые самки гамогенетической генерации							
Длина тела	480	820—1050	467—532	430—500	599—768	420—438	492—537
Длина стилета	17	21	12—14	8—10	14—16,1	8—11	13—14
Строение стилета	Хорошо развит, с головка- ми	Без голо- вок	С круп- ными головка- ми	Тонкий, с голов- ками	Тонкий, с голов- ками	С круп- ными го- ловками	С круп- ными го- ловками

• По данным Nickle, 1967.

разное строение головы. Ротовое отверстие на небольшом конусообразном выросте, слегка выступающем над головным концом. Дорсально и вентрально с обеих сторон головы расположены две лопасти.

У самок и самцов гамогенетической генерации при последней линьке формируется четыре губы, располагающиеся латеро-вентрально и латеро-дорсально. В центре сохраняется конусообразный вырост. Устья протоков пищеводных желез очень четко выражены, проток дорсальной железы впадает в просвет пищевода на расстоянии в 2—2,5 раза большем от головного конца, чем у других видов рода *Heterotylenchus*.

Несомненно, что указанные различия между *H. autumnalis* и другими представителями рода *Heterotylenchus* выходят за пределы внутривидовых. Более того, в подсемействе *Allantonematinae* нет ни одного рода со сходной морфологией.

По своему строению описанный Никлом вид близок к представителям рода *Iotonchium* Cobb, 1920 подсемейства *Iotonchiinae* T. Goodey, 1953, у которых описаны только личинки IV стадии, самки и самцы гамогенетической генерации, обнаруженные на грибах базидиомицетах. Предполагают, что эти нематоды паразитируют у насекомых, связанных с грибами. Однако до сего времени у насекомых их пока никто не обнаружил. Этот род характеризуется наличием длинного стилета без базальных головок, L-образной формой спиналлическим длинным сперматоэидами и наличием терминальной бursy у самцов. Устье дорсальной пищеводной железы у них находится на расстоянии 4 диаметров головы от переднего конца тела. На определенной стадии развития нематоды рода *Iotonchium* имеют билатерально-симметричную голову, разделенную на три лопасти (Cobb, 1920; T. Goodey, 1953; J. Goodey, 1956, 1963; Nickle, 1967b). Указанные признаки сближают *H. autumnalis* с *Ioton-*

Рис. 1. *Paratotonchium autumnalis* (Nickle, 1967) comb. nov.

Рис. 1. *Paratotonchium autumnalis* (Nickle, 1967) Сопб. 107.
Половозрелые самцы, головные концы: а — вентрально, ж — латерально, е — апикально; хвостовые концы: з — вентрально, б — латерально; б, е — головной и хвостовой концы личинки IV стадии самца в период последней линьки; з — самец, латерально; и — спиккулы и бурса, вентрально (а — ж — оригинал, з — и — по Nickle, 1967)

хиумами. Однако нематоды в нашем материале отличаются от последних следующими признаками:

У нематод из <i>M. autumnalis</i>	У нематод рода <i>Paraionchium</i>
Голова с двумя лопастями у личинок всех возрастов и партеногенетических самок	Голова с тремя лопастями у самцов
Терминальная бурса очень маленькая, аданальная	Терминальная бурса очень большая, полдерная или почти достигает кончика хвоста
Стилет у самцов хорошо развит	Стилет у самцов слабо развит
Спикулы у самцов формируются во время последней линьки одновременно с бурсой	Спикулы у самцов формируются на IV личиночной стадии, а бурса — во время последней линьки
Спикулы L-образные, дистальная часть их, как и проксимальная, желобообразная	Спикулы L-образные, дистальная часть их трубчатая

Из приведенных данных видно, что нематоды, описанные Никлом как *H. autumnalis*, также не могут быть отнесены к роду *Ionchium*, поэтому мы считаем возможным обосновать для них новый род — *Paraionchium*.

PARAIONCHIUM GEN. N.

Диагноз: *Allantonematinae*. Пищевод слабо выражен, граница его с кишечником не обозначена. Просвет пищевода очень сильно склеротизирован, особенно в передней его половине. Дорсальная пищеводная железа впадает в просвет пищевода на расстоянии 2—2,5 длины стилета от переднего конца тела (примерно 4 диаметра головы у молодых особей гамогенетической генерации), сублатеральные железы — на таком же расстоянии от дорсальной железы.

Самцы. Тело слабо кольчатое, стройное, слегка сужается к головному концу. Голова не обособлена, с четырьмя губами, расположенными дорсолатерально и вентролатерально. В центре над губами имеется небольшой конусообразный выступ, на котором расположено ротовое отверстие. Стилет хорошо развит, без каких-либо базальных утолщений, плавно переходит в сильно склеротизированный просвет пищевода, так что граница стилета видна только с помощью иммерсионных объективов. Спикулы крупные, L-образные, головки не выражены. Губернакулом отсутствует. Бурса очень маленькая, аданальная. Хвост длинный, конический, дорсально загнут. Личинки IV стадии имеют вполне сформированный семенник, почти достигающий уровня экскреторной поры, но семенизвергательный канал, спикулы и бурса у них отсутствуют.

Молодые самки гамогенетической генерации. Тело стройное, тонкокольчатое. Голова имеет такое же строение как у самцов. Стилет крупный, хорошо развит, слабо утолщен у основания, без базальных головок. Гонада недоразвита.

Паразитические самки гамогенетической генерации. Тело толстое, длинное (до 10 мм длиной), вентрально изогнуто. Ротовое отверстие на небольшом конусообразном выступе. Стилет как у молодых самок. Ректум слабо выражен, анус имеется. Гонада необращенная, размером около половины длины тела. Яйцекладущие.

Паразитические самки партеногенетической генерации. Тело толстое, по форме сходно с партеногенетическими самками рода *Heterotylenchus*. Голова не обособлена, с конусообразным выростом, двухлопастная. Стилет тонкий, без базальных головок. Гонада занимает большую часть тела. Яичник длинный, больше половины гонады. Матка длинная трубчатая. Хвостовой конец заострен, загнут дорсально. Яйцекладущие.

Приводим оригинальное описание *Paraionchium autumnalis*, типичного вида рода.

Paraionchium autumnalis (Nickle, 1967) comb. n. syn. *Heterotylenchus autumnalis* Nickle, 1967

Самцы: $n = 30$, $L = 869,66$ (678,0—0,994,4)¹; $a = 35,39$ (23,1—39,3); $c = 7,22$ (6,5—7,8); $T\% = 78,25$ (71,0—83,5); $St = 20,16$ (18,0—25,3).

Молодые самки гамогенетической генерации: $n = 30$; $L = 903,5$ (858,8—994,4); $a = 28,66$ (20,6—36,8); $c = 7,06$ (5,4—9,0); $V\% = 77,44$ (71,0—85,3); $St = 22,64$ (19,0—27,06).

Зрелые паразитические самки гамогенетической генерации: $n = 30$; $L = 4589,37$ (1830,6—8271,6); $a = 26,35$ (14,2—55,0); $c = 17,40$ (9,4—34,1); $V\% = 82,69$ (78,2—89,0); $St = 25,01$ (23,0—27,6).

Паразитические самки партеногенетической генерации: $n = 30$; $L = 1397,77$ (904,0—1751,5); $a = 11,39$ (6,03—18,1); $c = 13,61$ (7,8—22,7); $V\% = 88,27$ (84,8—93,6); $St = 26,59$ (22,0—32,3).

Самцы гамогенетической генерации

Локализация: полость тела и половые органы самок мух *M. autumnalis* и фекалии крупного рогатого скота.

Тело стройное, тонкое, кутикула мелкокольчатая. Ротовое отверстие на конусообразном выросте, окруженном четырьмя губами (рис. 1, е). Стилет хорошо развит, 19—25,3 мм длиной, без базальных головок, погружен в пищевод, отчетливо виден на поперечных срезах в области головы. Просвет пищевода сильно склеротизирован, как правило, спиралевидно изогнут (рис. 1, а, ж). Пищевод цилиндрический на всем протяжении, без выраженных сужений и расширений. Пищеводные железы не видны. Экскреторная пора расположена на расстоянии 1/55 (1/49—1/65) длины тела от головного конца, сильно склеротизирована. Нервное кольцо трудно различимо, расположено на расстоянии 39,0—50,6 мм впереди от экскреторной поры. Гемизонид на 10—20 мм впереди экскреторной поры; дейриды на уровне гемизонида или несколько кзади от него. Боковые поля при увеличении в 1350 раз не видны. Семенник необращенный. Вершина его почти достигает уровня экскреторной поры. Спикулы крупные, L-образные, не сросшиеся дистально, изогнуты почти под прямым углом. Длина проксимальной части спикул равна 39,75 (36,8—41,4) мм, дистальной — 8,2 (6,9—9,2) мм. Головки спикул не выражены. Дистальный конец каждой спикулы раздвоен и имеет две вентральные заостренные вершины². Бурса очень маленькая, аданальная, тонко по заостренные вершины². Бурса очень маленькая, аданальная, тонко структурирована, с редко расположенными склеротизированными образованиями (рис. 1, г, д). Свободный край бursy округлый, мелко зубчатый. Хвост длинный, конический, заостренный на конце.

Особого внимания заслуживает строение головы личинок, у которых дорсально и вентрально по обе стороны ротовой капсулы располагаются две крупные головные лопасти. У личинок в латеральном положении голова сильно расширена, а в дорсо-вентральном — очень слабо обособлена, плавно сужается кпереди (рис. 2, е, ж). Такое строение головы мы наблюдали у личинок всех стадий развития гамогенетической и партеногенетической генерации, и даже у личинок, не вышедших из яйца (рис. 2, з).

Мы наблюдали линьку и превращение нематод *P. autumnalis* в самцов и считаем необходимым подробнее остановиться на этом процессе, так как это имеет важное значение для сравнения этих нематод с видами рода *Ionchium*. Когда на головном конце нематод *P. autumnalis* кутикула начинает отслаиваться, спикулы еще не сформированы, зачаток бursy очень слабо вы-

¹ Все измерения даны в микронах.

² Никл в описании *H. autumnalis* не указывает на раздвоенность дистального конца спикул у самцов, однако на рисунке изображена бороздка в этой части спикул (рис. 1, и).

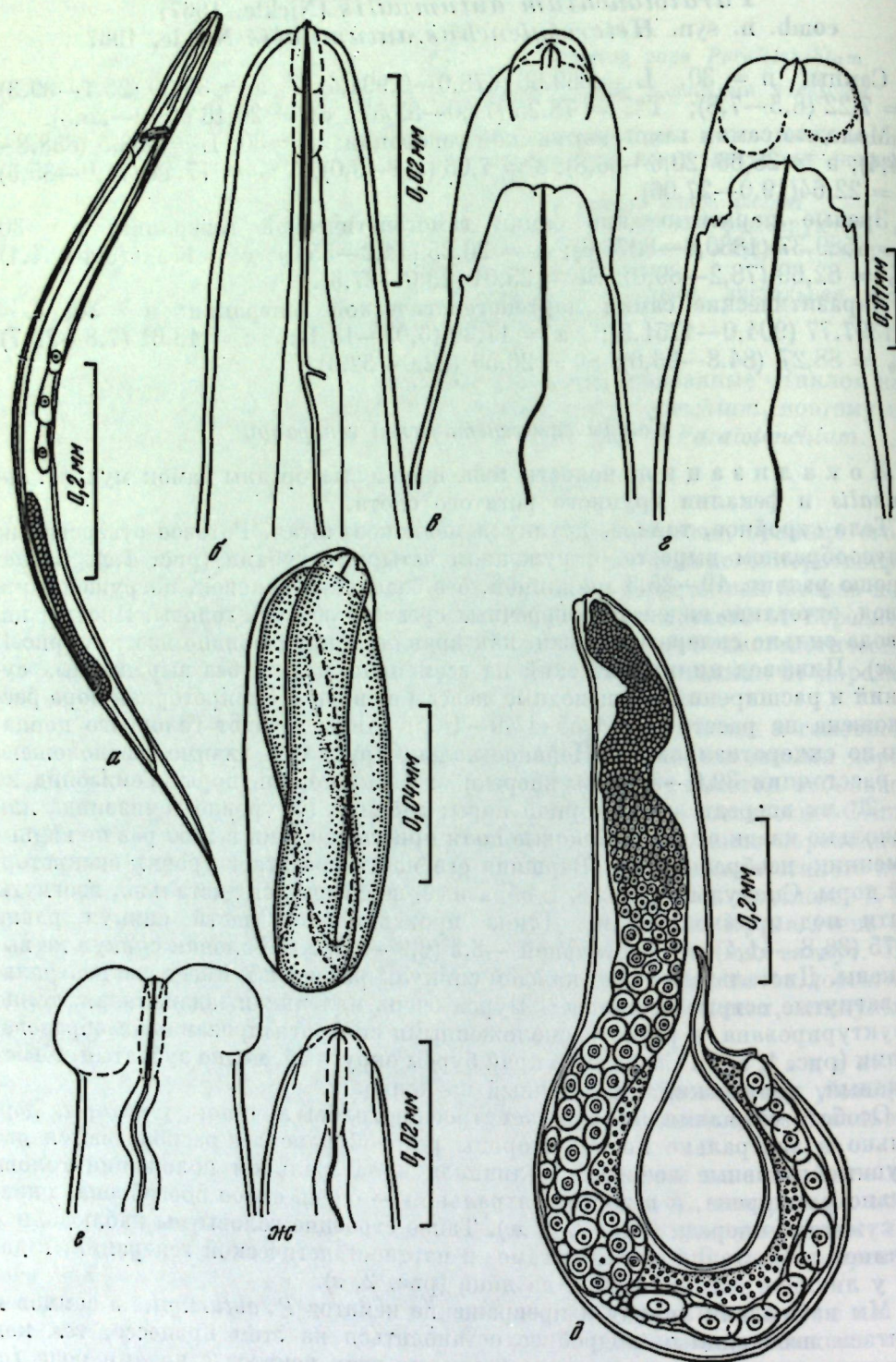


Рис. 2. *Paratotonchium autumnalis* (Nickle, 1967) comb. nov.

Молодая самка гамогенетической генерации: а — общий вид, б — головной конец; головные концы личинок самок гамогенетической генерации в период последней линьки: в — вентрально, г — латерально; головной конец личинок IV стадии гамогенетической генерации: е — латерально, ж — вентрально; з — яйцо со сформировавшейся личинкой гамогенетической генерации; д — самка партеногенетической генерации (оригинал)

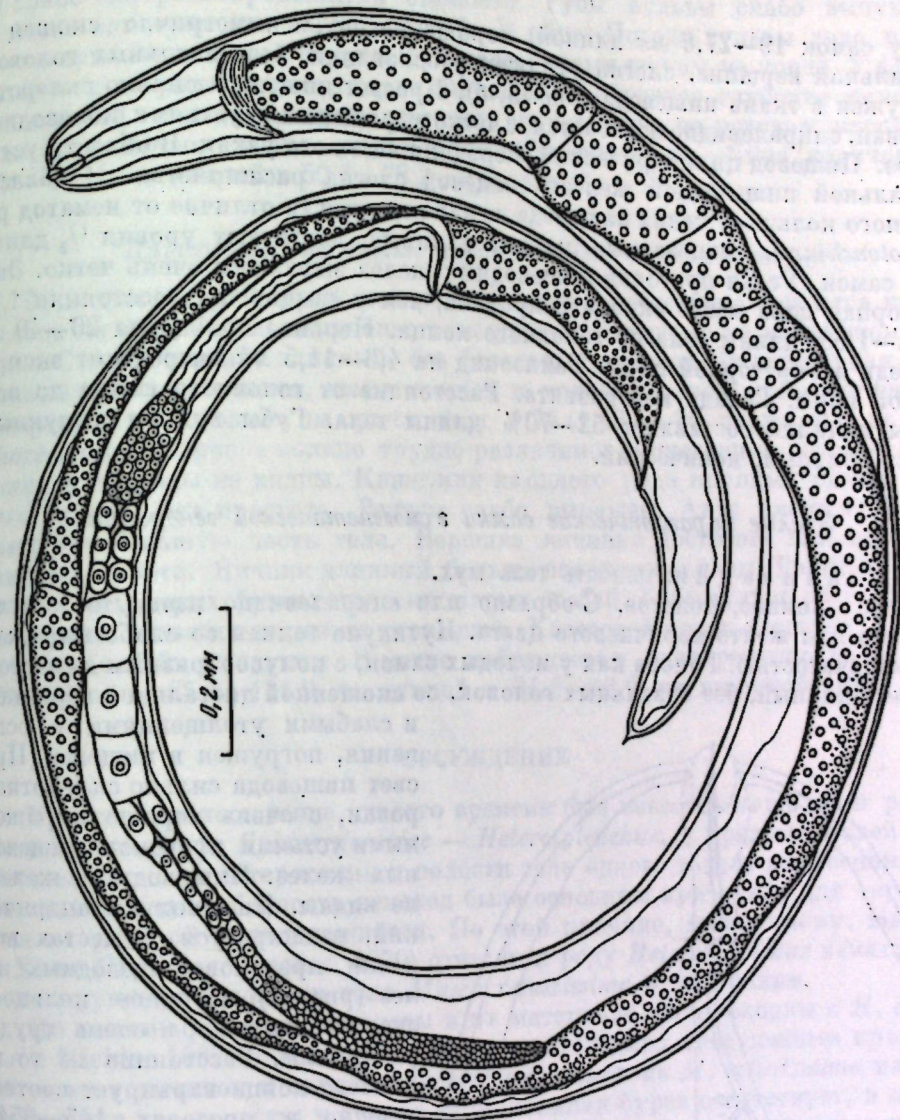


Рис. 3. *Paratotonchium autumnalis* (Nickle, 1967) comb. nov. Паразитическая самка гамогенетической генерации, общий вид (оригинал)

деляется, семенизвергательный канал отсутствует. Затем формируется дистальная часть спикул и бурса (рис. 1, б, в). В последнюю очередь формируется проксимальная часть спикул и семенизвергательный канал. Голова из двухлопастной становится радиально-симметричной с четырьмя губами.

У личинок IV стадии нематод рода *Iotonchium* гонада и спикулы полностью сформированы. В процессе последней линьки формируется только бурса (Т. Goodey, 1953, J. Goodey, 1956, 1963).

Молодые самки гамогенетической генерации

Локализация: половые органы самок мух, фекалии крупного рогатого скота.

Тело тонкое, стройное, кутикула мелко кольчатая. Голова устроена так же, как у самцов, — четыре губы окружают небольшой конусообразный выступ, на котором расположено ротовое отверстие. У личинок — будущих са- туз, на котором расположено ротовое отверстие. У личинок — будущих са- тимок голова двухлопастная, билатерально симметричная (рис. 3, е, ж). Сти-

лет у самок 19—27,6 мк длиной, хорошо развит, асимметрично скошен на дистальной вершине, слегка утолщен у основания, без базальных головок, погружен в ткань пищевода (рис. 3, б). Просвет пищевода сильно склеротизирован, спиралевидно изгибается, с четко выраженными устьями пищеводных желез. Пищевод цилиндрический, передняя часть его узкая. В области устья дорсальной пищеводной железы пищевод слегка расширяется. В области первого кольца сужения пищевода не наблюдается (в отличие от нематод рода *Iotonchium*). Пищеводные железы длинные, достигают уровня $\frac{1}{2}$ длины тела самок. Устья протоков пищеводных желез выражены очень четко. Экскреторная пора менее склеротизирована, чем у самцов, на расстоянии 1/58 (1/54—1/63) длины тела от головного конца. Нервное кольцо на 20—40 мк впереди экскреторной поры. Гемизонид на 4,6—11,5 мк впереди от экскреторной поры. Гонада недоразвита. Расстояние от головного конца до вершины яичника составляет 52—70% длины тела. Губы вульвы выпуклые. Хвост длинный, конический.

Зрелые паразитические самки гаммагенетической генерации

Локализация: полость тела мух.

Тело длинное, толстое, С-образно или спиралевидно изогнуто, светло-желтого или желто-коричневого цвета. Кутикула тонкая со слабо выраженной кольчатостью. Голова как у молодых самок, с конусообразным выростом. Стиллет длинный, без базальных головок, со скошенной дистальной вершиной

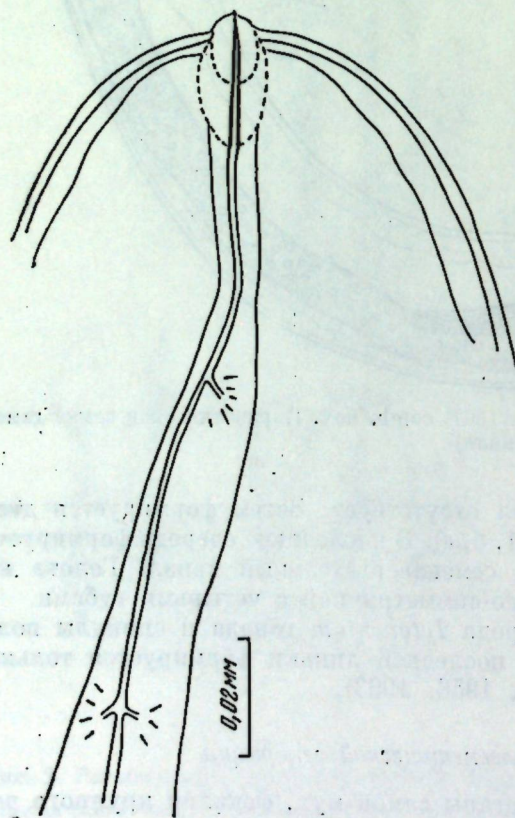


Рис. 4. *Paratotonchium autumnalis* (Nickle, 1967) comb. nov. Паразитическая самка гаммагенетической генерации, головной конец и пищевод (оригинал)

и слабыми утолщениями у основания, погружен в пищевод. Просвет пищевода сильно склеротизирован, с очень хорошо выраженными устьями протоков пищеводных желез. Пищеводные железы не видны. Пищевод цилиндрический, расширяется в местах впадения протоков пищеводных желез (рис. 4). Нервное кольцо и экскреторная пора очень трудно различимы. Расстояние их от головного конца варьирует соответственно в пределах 145—354 и 159—398 мк, причем никакой зависимости между длиной тела и расположением экскреторной поры и нервного кольца не наблюдается. Боковые поля образованы 10 продольными линиями. Кишечник без просвета, состоит из крупных, часто обособленных синцитиальных клеток. Ректум слабо заметен, анус всегда четко выражен. Гонада необращенная, занимает относительно небольшую часть тела самки. Вершина яичника отстоит от головного конца на расстоянии 34,1—57,0% общей длины тела. Яичник короткий. Яйцевод со сперматекой. Матка длинная, трубчатая, мускулистая. Задняя матка отсутствует. Вагина

со слабо склеротизированными стенками. Губы вульвы слабо выпуклые. В матке одновременно наблюдается 1—2 яйца. Позади вульвы тело постепенно сужается. Хвост округлый, с заостренным шипом на конце. У физиологически старых самок кутикула сморщенная, образует глубокие складки, головной и хвостовой концы втянуты внутрь тела, но ротовая капсула и шип на хвостовом конце сохраняются. Яйцекладущие. Яйца коричневые, 161—188,6 мк длиной и 50,6—78,2 мк шириной.

Паразитические самки партеногенетической генерации

Тело толстое, расширено в передней части и постепенно сужается кзади. Голова не обособлена, двухлопастная; ротовое отверстие на небольшом выступе. Стиллет тонкий, длинный, без базальных головок. Экскреторная пора менее склеротизирована, чем у самцов и молодых самок гаммагенетической генерации, расположена на расстоянии 1/74 (1/48—1/86) длины тела от головного конца. Нервное кольцо трудно различимо. Пищеводные железы, гемизонид и дейриды не видны. Кишечник из одного ряда крупных синцитиальных клеток, без просвета. Ректум слабо выражен. Анус имеется. Гонада занимает большую часть тела. Вершина яичника достигает или почти достигает стилета. Яичник длинный, больше половины гонады. Рахис выражен лишь у некоторых физиологически старых особей. Губы вульвы очень сильно выпуклые. Стенки вагины не утолщены. Хвостовой конец заострен, изогнут дорсально. Яйцекладущие. В матке наблюдается одновременно до 10 яиц. Яйца белые, 85,1—121,9 мк длиной и 34,5—46,0 мк шириной (рис. 2, g).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как указывалось выше, до сего времени был известен лишь один род нематод в семействе *Sphaerulariidae* — *Heterotylenchus*, у представителей которого имеет место гетерогония в полости тела одного и того же хозяина. Эта биологическая особенность нематод была основным критерием для определения их родовой принадлежности. По этой причине, по-видимому, Николас и Хьюз (Nicholas, Hughes, 1970) отнесли к роду *Heterotylenchus* нематод, паразитирующих в полости тела *Musca vetustissima* в Австралии.

По мнению авторов, нематоды в их материале очень сходны с *H. autumnalis* Nickle, 1967, однако отличаются от последних следующими признаками: у всех личинок и партеногенетических самок из *M. vetustissima* на голове имеется две лопасти; у самцов терминальная бурса отсутствует, и лишь у некоторых экземпляров имеются мельчайшие губообразные выросты кутикулы возле клоаки; размеры тела паразитических стадий австралийских форм меньше, чем американских. Николас и Хьюз высказали предположение, что *H. autumnalis* и *H. vetustissima* принадлежат к одному виду — *H. autumnalis*, а указанные ими различия обусловлены географической разобщенностью вида, различными хозяевами и, возможно, своеобразием рисунков разных авторов, однако окончательно не решили вопрос об идентичности этих форм.

Хорошее описание и рисунки, сделанные австралийскими исследователями, позволяют, на наш взгляд, определить место обнаруженных ими паразитических червей в системе нематод. Развитие в хозяине по гетерогоническому циклу, своеобразное строение головы у личинок и партеногенетических самок, наличие длинного стилета без головок, сильно склеротизированного просвета пищевода с хорошо выраженными устьями протоков пищеводных желез и крупных L-образных спикул у самцов (рис. 5) позволяют отнести рассматриваемых нематод к новому роду *Paratotonchium*. Здесь следует отметить, что Николас и Хьюз указывают на наличие шести губ у самцов и самки гаммагенетической генерации. Однако апикальные срезы они не делали.

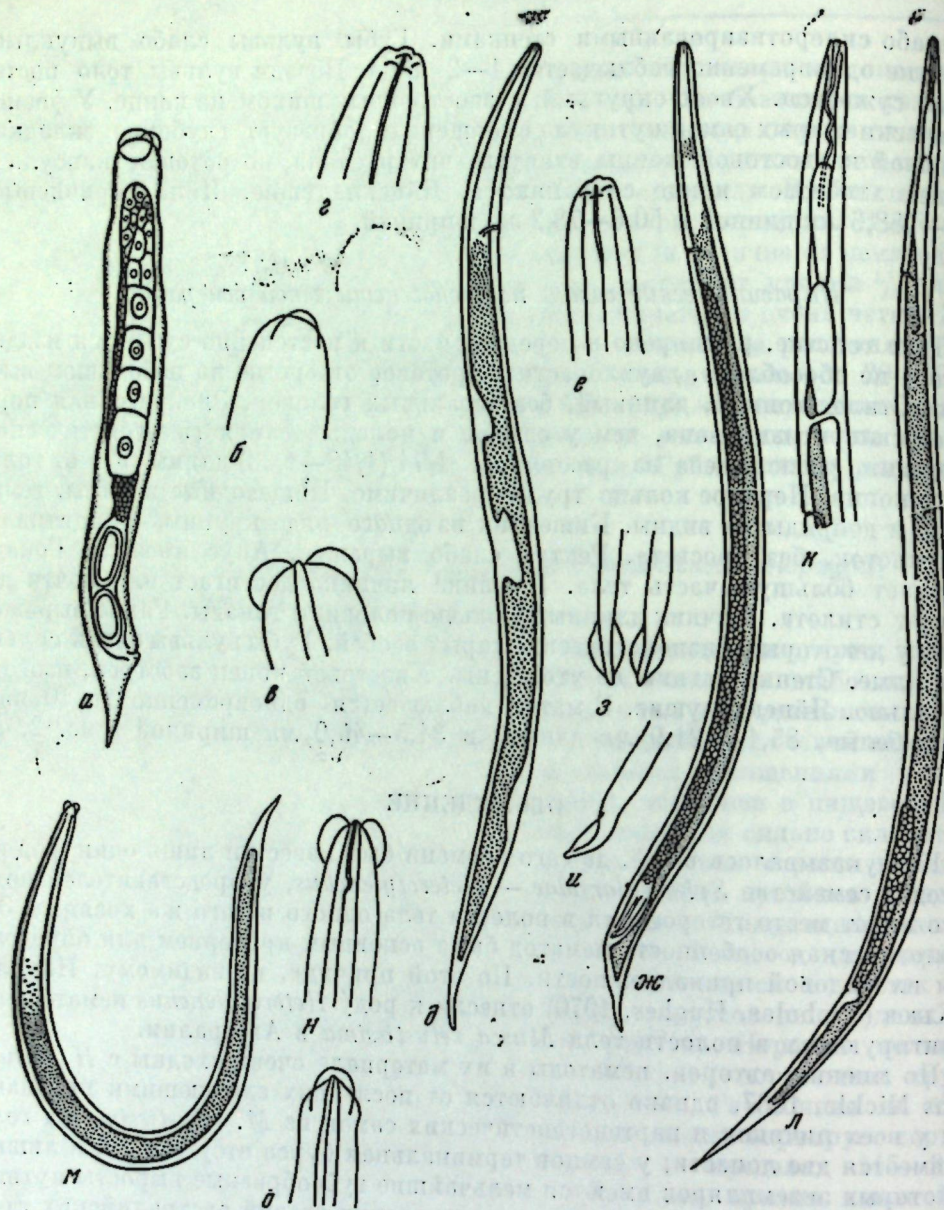


Рис. 5. *Paratotonchium nicholasi* sp. nov.

Партеногенетическая самка: а — общий вид, б, в — головные концы в разных положениях; прединвазионная гамогенетическая самка: г — общий вид, д — головной конец; самец: е — головной конец, ж — общий вид, з, и — спикюлы; инвазионная самка: к — передний конец, л — общий вид; личинка ранней стадии развития гамогенетической генерации, м — общий вид; н, о — головные концы в разных положениях (по Nicholas, Hughes, 1970)

В описании авторы указывают на то, что проток дорсальной пищеводной железы открывается в просвет пищевода у основания стилета, но на рисунке они изобразили устье этого протока на расстоянии, немного превышающем 2 длины стилета (рис. 5, к), что свидетельствует о том, что рассматриваемые нематоды действительно могут быть отнесены к роду *Paratotonchium* и к подсемейству *Iotonchiinae*.

У самцов из *M. vetustissima* спикюлы 25—35 мк длиной, дистальная и проксимальная части спикюл составляют тупой угол, дистальные вершины их лопаточкообразной формы, не раздвоены, терминальная бурса отсутствует

(Nicholas, Hughes, 1970). У самцов из *M. autumnalis* спикюлы 30,2—35,7 мк длиной, дистальная и проксимальная части спикюл составляют почти прямой угол, дистальные вершины их раздвоены, имеется небольшая терминальная бурса. Такие различия не могут быть обусловлены географической разобщенностью вида, а безусловно указывают на видовую самостоятельность нематод от *M. vetustissima*. Мы предлагаем их назвать в честь одного из авторов, описавших этот вид — *Paratotonchium nicholasi* sp. nov.

Положение рода *Paratotonchium* в системе нематод:

Отряд *Tylenchida* Thorne, 1949

Надсемейство *Neotylenchoidea* (Thorne, 1941) Jairajpuri et Siddiqi, 1969

Семейство *Sphaerulariidae* Libbock, 1861

Подсемейство *Iotonchiinae* T. Goodey, 1953

ЛИТЕРАТУРА

- Курочкин Ю. В. 1960. Нематода *Heterotylenchus rawlowskyi* sp. n., кастрирующая блох-переносчиков чумы. — Докл. АН СССР, 135, № 5, стр. 1281—1284.
- Слободянюк О. В. (в печати). *Heterotylenchus simplex* (Tylenchida: Sphaerulariidae) — новый вид нематод от зоофильной мухи *Morellia simplex*. Паразитология.
- Bovien P. 1937. Some types of association between nematodes and insects. — Vidensk. Meddel. fra Dansk naturh. Forening, København, 101, p. 1—114.
- Cobb N. A. 1920. One hundred new nemas. — Contrib. Sci. Nematol., 9, p. 217—343.
- Goodey J. B. 1956. Observation on species of the genus, *Iotonchium* Cobb, 1920. — Nematol., 1, N 3, p. 239—248.
- Goodey J. B. 1963. Soil and freshwater nematodes. (Revision of T. Goodey, 1951). Methuen, London, 544 p.
- Goodey T. 1953. On certain eelworms, including Bütschli's *Tylenchus fungorum*, obtained from toadstools. — J. Helminthol., 27 (1/2), p. 81—94.
- Jones C. M., Perdue J. M. 1967. *Heterotylenchus autumnalis*, a parasite of the face fly. — J. Econom. Entomol., 60, N 5, p. 1393—1395.
- Nappi A. J., Stoffolano J. G. 1971. Hemocytic reactions and capsule formation in larvae of *Musca domestica* parasitized by the nematode *Heterotylenchus autumnalis*. — Exp. Parasitol., 29, N 1, p. 116—125.
- Nappi A. J., Stoffolano J. G. 1972. Haemocytic changes associated with the immune reaction of nematode-infected larvae of *Orthellia caesarion*. — Parasitol., 65, N 2, p. 295—302.
- Nicholas W. L. 1972. The fine structure of the cuticle of *Heterotylenchus*. — Nematol., 18, N 1, p. 138—140.
- Nicholas W. L., Hughes R. D. 1970. *Heterotylenchus* sp. (Nematoda: Sphaerulariidae), a parasite of the Australian bush fly, *Musca vetustissima*. — J. Parasitol., 56, N 1, p. 116—122.
- Nickle W. R. 1967a. *Heterotylenchus autumnalis* sp. n. (Nematoda: Sphaerulariidae) a parasite of the face fly, *Musca autumnalis* De Geer. — J. Parasitol., 53, N 2, p. 398—401.
- Nickle W. R. 1967 b. On the classification of the insect parasitic nematodes of the *Sphaerulariidae* Lubbock, 1861 (Tylenchoidea: Nematoda). — Proc. Helminthol. Soc. Wash., 34, N 1, p. 72—94.
- Stoffolano J. G. 1967. The synchronization of the life cycle of diapausing face flies, *Musca autumnalis*, and of the nematode *Heterotylenchus autumnalis*. — J. Invertebr. Pathol., 9, N 3, p. 395—397.
- Stoffolano J. G. 1968. Distribution of the nematode *Heterotylenchus autumnalis*, a parasite of the face fly, in New England with notes on its origin. — J. Econ. Entomol., 61, N 3, p. 861—863.
- Stoffolano J. G. 1969. Nematode parasites of the face fly and onion maggot in France and Denmark. — J. Econ. Entomol., 62, N 4, p. 792—795.
- Stoffolano J. G. 1970 a. Nematodes associated with the genus *Musca* (Diptera: Muscidae). — Bull. Entomol. Soc. Amer., 16, N 4, p. 194—203.
- Stoffolano J. G. 1970 b. Parasitism of *Heterotylenchus autumnalis* Nickle (Nematoda: Sphaerulariidae) to the face fly, *Musca autumnalis* De Geer (Diptera: Muscidae). — J. Nematol., 2, N 4, p. 324—329.
- Stoffolano J. G. 1971. Darkening of the anal organ of larvae of *Musca autumnalis* and *Orthellia caesarion* when parasitized by the nematode *Heterotylenchus autumnalis*. — J. Invertebr. Pathol., 17, N 1, p. 3—8.
- Stoffolano J. G. 1973. Maintenance of *Heterotylenchus autumnalis*, a nematode parasite of the face fly, in the laboratory. — Ann. Entomol. Soc. America, 66, N 2, p. 469—470.
- Stoffolano J. G., Nickle W. R. 1966. Nematode parasite (*Heterotylenchus* sp.) of face fly in New York state. — J. Econ. Entomol., 59, N 1, p. 221—222.
- Stoffolano J. G., Stream F. A. 1971. Host reaction of *Musca domestica*, *Orthellia caesarion*, and *Ravinia l'herminieri* to the nematode *Heterotylenchus autumnalis*. — Parasitol., 63, N 1, p. 195—211.
- Thomas G. D., Pütler B. 1970. Seasonal parasitism of the face fly by the nematode *Heterotylenchus autumnalis* in Central Mis-

suri, 1968. — J. Econ. Entomol., 63, N 6, p. 1922—1923.
 Treece R. E., Miller T. A. 1968. Observations on *Heterotylenchus autumnalis* in relation to the face fly. — J. Econ. Entomol., 61, N 2, p. 454—456.
 Világiová I. 1968. *Heterotylenchus autumnalis*

Nickle (1967) — a parasites of pasture flies. — Biologia. Bratislava, 23, N 5, p. 397—400.
 Wachek F. 1955. Die entoparasitischen Tylenchiden. — Parasitol. Schriftenreihe, H. 3, VEB G. Fischer Verlag, Jena, p. 1—119.

О ЗНАЧЕНИИ КОМПОНЕНТОВ ВОДНЫХ БИОЦЕНОЗОВ В ЭЛИМИНАЦИИ ТРЕМАТОД

В. Е. СУДАРИКОВ, А. А. ШИГИН

Деятельность человека, особенно за последние десятилетия, привела к значительным преобразованиям природы. Создание искусственных водохранилищ и каналов, осушение переувлажненных и обводнение засушливых районов, соединение ранее разобщенных водных систем, зарегулирование стока рек и загрязнение вод отходами промышленного производства, распашка степей и интенсивная рубка лесов, применение в больших масштабах различных пестицидов, фунгицидов и инсектицидов вызывает коренные изменения структуры природных комплексов. В большинстве случаев эти изменения носят необратимый характер, а нередко существенным образом ухудшают условия жизни человека, приводят к обеднению полезной фауны и флоры.

Наряду с этим перед человечеством все острее встает проблема обеспечения пищевыми ресурсами, поскольку численность населения планеты неуклонно растет и потребность в них с каждым годом возрастает. Это приводит, с одной стороны, к все более интенсивному использованию природных ресурсов, а с другой — к окультивированию естественных биотопов и искусственному повышению их продуктивности. И в том, и в другом случае происходит коренная ломка естественных биогеоценозов и создание по существу принципиально новых антропогенных экосистем с иными закономерностями развития. В этой связи изучение влияния человека на биогеоценозы, изучение закономерностей их формирования и развития становятся одной из главных задач современной науки.

Гельминтология не может стоять в стороне от этих задач. Она должна целенаправленно заниматься изучением закономерностей, которым подчинена динамика инвазии хозяйственно полезных животных и растений патогенными гельминтами в условиях конкретных биотопов с учетом влияния антропогенного фактора. Научная база для такого рода исследований подготовлена всем предыдущим развитием отечественной и зарубежной гельминтологии.

Изучение вопросов гельминтологии с позиций биогеоценологии имеет различные аспекты и может осуществляться разными путями. Некоторые из этих аспектов тесно примыкают к проблеме биологических методов борьбы с гельминтами. Одним из таких аспектов является изучение роли отдельных компонентов биоценозов в элиминации гельминтов. Целевая установка такого рода исследований сводится к оценке роли составляющих биоценоз организмов в регуляции численности гельминтов и изысканию возможностей использования их в качестве агентов биологической борьбы с гельминтами.

В Лаборатории гельминтологии АН СССР исследования по элиминации гельминтов проводятся с 1971 г.; они направлены в основном на изучение вопросов элиминации свободно живущих форм трематод рыбами, моллюсками, насекомыми и ракообразными. В предлагаемой статье мы намерены осветить краткие результаты этих исследований, наметить дальнейшие задачи и пути их практического решения.

ЯВЛЕНИЕ ЭЛИМИНАЦИИ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ В ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

Термином «элиминация» обозначается «сопротивление среды безграничному размножению организмов» или «устранение организмов от жизни и от размножения» (Шмальгаузен, 1969). Безграничность размножения организмов вытекает из их способности размножаться в геометрической прогрессии. Благодаря этому даже виды с ограниченной плодовитостью оказываются в состоянии за относительно короткий срок увеличить свою численность до астрономических величин. В природе, однако, такой темп роста численности вида — явление крайне редкое и, если бывает, то носит характер кратковременных локальных всплесков численности (вспышки численности вредителей сельскохозяйственных культур, возбудителей заболеваний человека и животных во время эпидемий и эпизоотий, случаи массового размножения объектов целенаправленной или случайной акклиматизации и т. п.). Все случаи подобного рода, если не приняты меры по их искусственному предотвращению, приводят к существенным, а иногда и катастрофическим изменениям структуры биоценоза, резкому изменению численности составляющих его компонентов, но в конечном итоге завершаются ограничением численности сильно размножившегося вида под действием естественных причин, нейтрализацией последствий этой вспышки и восстановлением более или менее устойчивой структуры биоценоза либо в близком к исходному, либо в измененном виде.

В стабильных биоценозах численность составляющих его компонентов в определенные более или менее длительные отрезки времени остается довольно постоянной, поскольку размножаемость организмов обычно равна их истребляемости. Среднее соотношение материнских и достигших половой зрелости дочерних особей вида оказывается равным единице. Остальные зарождающиеся особи вида гибнут на начальных этапах онтогенеза, т. е. элиминируются различными факторами среды. Естественно, что число таких элиминированных особей будет тем больше, чем выше плодовитость вида. Следовательно, плодовитость вида может рассматриваться в качестве объективного и к тому же единственного критерия суммарной элиминации организмов на всех этапах их развития от яйца до зрелого состояния (Шмальгаузен, 1968).

Гельминты, как и все паразитические организмы, обладают исключительно высокой плодовитостью; они в большей мере, чем свободно живущие организмы, подвержены элиминации. Поэтому изучение особенностей элиминационных процессов применительно к гельминтам, изучение форм элиминации и ее механизмов представляет несомненный общепаразитологический интерес. Немаловажное значение имеет изучение элиминации гельминтов и для дальнейшего развития теории девакации акад. К. И. Скрыбина, поскольку, строго говоря, девакация гельминтов есть не что иное, как их элиминация до нуля в масштабах отдельных популяций или вида в целом.

Существуют различные формы элиминации. Наиболее обоснованную классификацию их применительно главным образом к свободноживущим организмам дал И. И. Шмальгаузен (1968). В основу этой классификации положены элиминирующие факторы и объекты элиминации. В своей основе эта классификация форм элиминации вполне применима и к гельминтам, хотя в отдельных деталях она нуждается в уточнениях, позволяющих учесть специфику гельминтов как паразитов и особенности среды их обитания на паразитических фазах развития, представленной живым организмом хозяина. Принимая во внимание, что различные формы элиминации связаны с различными формами естественного отбора (Шмальгаузен, 1968), а применительно к гельминтам и с использованием различных методов борьбы с ними, вопрос о классификации форм элиминации гельминтов заслуживает серьезного внимания.

В самой общей форме все факторы элиминации могут быть разделены на две крупные группы: на абиотические и биотические. Специфика действия этих групп факторов заключается в том, что факторы абиотической среды действуют вне зависимости от плотности популяции вида, за что они получили название «модифицирующих», тогда как воздействие вторых, т. е. биотических факторов, резко меняется по степени своего проявления в зависимости от плотности популяции регулируемого или элиминируемого вида; эти факторы получили название «регулирующих» (Викторов, 1967).

За последнее время, особенно в связи с развитием биоценологии и исследований в области популяционной экологии животных и растений, все большее число исследователей приходят к заключению, что основными факторами, ограничивающими размножение большинства растений и животных, являются биотические факторы и, в первую очередь, хищники, паразиты, болезни и активные конкуренты. «Лишь на втором месте, — пишет И. И. Шмальгаузен (1969), — мы поставим физические факторы, приобретающие более серьезное значение в пустынях и полярных странах.» Самое общее объяснение этого явления сводится к тому, что абиотические факторы действуют постоянно, на протяжении исторических периодов; организмы адаптируются к ним, вырабатывают соответствующие защитные механизмы и реакции. Биотические факторы действуют периодически, характер их воздействия на популяцию регулируемого вида может существенно меняться во времени и пространстве. В этой обстановке вид лишен возможности вырабатывать в процессе эволюции специальные адаптации к воздействию каждого фактора в отдельности и, как правило, реагирует на это суммарным увеличением плодовитости как универсального средства своего сохранения при возрастающей элиминации. На основе сказанного естественно допустить, что биологические методы борьбы с вредными организмами, в том числе и с гельминтами, в основе которых лежит использование элиминирующих факторов биотической природы, являются не только наиболее прогрессивными, но и более перспективными по эффективности по сравнению с физическими и химическими методами, принцип действия которых аналогичен действию факторов абиотической среды.

Группа абиотических факторов элиминации в основе своей совпадает с «физическими факторами элиминации» И. И. Шмальгаузена (1968), под которыми он понимает действие климата в широком смысле. Применительно к гельминтам эта группа факторов оказывает непосредственное влияние лишь на свободно живущие формы гельминтов, т. е. на яйца и личинок. Отечественная и зарубежная гельминтология накопила обширный фактический материал о губительном влиянии на гельминтов самых разнообразных факторов абиотической природы: температуры, влажности, действия солнечной радиации, различного рода химических веществ, pH среды и т. п. (Бауер, 1959; Скрябин с соавт., 1967, и др.). Это позволило уже теперь на примере некоторых возбудителей гельминтозов животных и человека перейти от регистрации отдельных фактов о влиянии этих факторов на выживаемость гельминтов в условиях эксперимента к прогнозированию динамики численности возбудителей и вызываемых ими заболеваний (Величкин, Троян, 1970; Пустовой, 1973, и др.). Исследования в этом плане представляют значительный теоретический и практический интерес и заслуживают дальнейшего всестороннего развития. Особо следует отметить необходимость исследований в плане изыскания путей и методов количественной оценки элиминирующей роли отдельных факторов абиотической среды в конкретных условиях биотопа, с тем чтобы дать объективную оценку их роли в общей циркуляции инвазии в природе.

Элиминирующее действие некоторых факторов абиотической среды широко используется в практике борьбы с гельминтами, особенно при проведении профилактических мероприятий, направленных на дегельминтизацию

внешней среды. К числу таких мероприятий можно отнести физические, химические и биотермические методы дегельминтизации объектов внешней среды, летование прудов, использование ультразвука и ультрафиолетового излучения для обезвреживания воды и продуктов питания.

Факторы элиминации биотической среды по отношению к гельминтам, в свою очередь, можно разделить на три самостоятельные группы: на биологические, физиологические и экологические.

К биологическим факторам элиминации мы относим такие факторы, в основе которых лежит элиминация гельминтов организмами, не принимающими никакого участия в их жизненных циклах. И по названию, и по содержанию эта группа факторов соответствует «биологическим факторам элиминации» И. И. Шмальгаузена; она включает в себя хищников, паразитов (точнее гиперпаразитов) и патогенных микроорганизмов. Элиминирующее воздействие этой группы факторов в равной мере может проявляться и по отношению к свободноживущим, и по отношению к паразитическим стадиям развития гельминтов. Эту группу факторов составляют следующие формы элиминации.

1. Элиминация свободно живущих и паразитических (вместе с хозяином) форм гельминтов при потреблении их животными в качестве кормовых объектов. Наглядными примерами данной формы элиминации могут служить хищные грибы-гельминтофаги (Сопрунов, 1958; Прядко, 1972, и др.), малощетинковый червь *Chaetogaster limnaei*, в питании которого заметную роль могут играть мерицидии и церкарии трематод (Шигина, 1970; Wagin, 1931, и др.), хищные нематоды, уничтожающие других нематод меньшего размера (Taylor, 1964), амёбы (Костомарова-Никитина, 1967), личинки насекомых (Шумихина, 1957), жуки-павозники (Негробов, 1960), участвующие в уничтожении яиц гельминтов. Что касается элиминации паразитических форм гельминтов хищниками, то этому вопросу до последнего времени не уделялось должного внимания. Сам по себе факт существования такой формы элиминации гельминтов не нуждается в каких-либо доказательствах, поскольку в хищниках обычно приживается крайне ограниченное число паразитирующих у жертвы видов гельминтов. Это в основном личиночные формы гельминтов, для которых жертва является промежуточным, а хищник — дефинитивным или дополнительным хозяином. Остальные виды гельминтов организма — жертвы обычно перевариваются и утилизируются хищником как обычный корм.

2. Элиминация взрослых и личиночных форм гельминтов гиперпаразитами и патогенными микроорганизмами. Примерами, иллюстрирующими эту форму элиминации, могут служить многочисленные литературные данные, обобщенные в монографиях Р. Дольфуса (Dollfus, 1946) и Р. С. Шульца и Е. В. Гвоздева (1972), характеризующие не только случаи обнаружения гиперпаразитов у гельминтов, но освещающие и вопросы влияния гиперпаразитов на своих хозяев — гельминтов. Особого внимания в этом плане заслуживают работы Н. Г. Шигиной (1972), показавшей чрезвычайно высокую патогенность микроспоридий *Nosema diplostomi* для трематод рода *Diplostomum*: по ее данным, эти микроспоридии обеспечивают гибель 96,3% трематод за период развития их в дополнительном и дефинитивном хозяевах.

3. Элиминация гельминтов биологически активными продуктами жизнедеятельности других животных и растений. Здесь следует отметить исследования Костомаровой-Никитиной (1966, 1967), обнаружившей овоцидную активность некоторых водных и почвенных водорослей, в том числе и фильтратов этих водорослей. Можно предположить, что аналогичным механизмом овоцидного действия обладают и некоторые микроорганизмы почв и водоемов, участвующих в процессах самоочищения среды от яиц гельминтов.

переносе гельминта в новую экологическую нишу или стацию, где отсутствует хотя бы один компонент из числа хозяев, участвующих в его жизненном цикле. В такой ситуации может произойти полная элиминация части или всей популяции гельминта. Такая картина может иметь место при миграциях животных и при изменении в больших масштабах естественных биотопов в результате хозяйственной деятельности человека (создание крупных водохранилищ, осушение болот, распахка целинных земель, сплошные рубки лесов и т. п.)

Экологические факторы элиминации находят широкое применение в практике борьбы с гельминтозами человека и животных. Наиболее яркими примерами такого рода мероприятий можно считать смену выпасов, перевод скота на стойловое содержание, различного рода мероприятия, направленные на уничтожение или ограничение численности промежуточных, дополнительных или дефинитивных хозяев гельминтов. Как правило, мероприятия этого рода характеризуются исключительно высокой эффективностью.

НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ РОЛИ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ В ЭЛИМИНАЦИИ ТРЕМАТОД

Исходя из рассмотренных выше факторов и форм элиминации гельминтов, а также принимая во внимание биологические особенности водных организмов и характер их взаимоотношений с трематодами, можно заподозрить участие в элиминации трематод широкого круга компонентов водных биоценозов. Изучение этих вопросов производится группой сотрудников Лаборатории гельминтологии АН СССР в плане изыскания новых путей и объектов для биологических методов борьбы с гельминтами. При этом мы обратили основное внимание на выявление элиминационных способностей наиболее массовых компонентов водных биоценозов недостаточно или совершенно не изученных в этом плане.

Ниже приводятся краткие результаты изучения роли некоторых групп водных организмов в элиминации трематод.

Роль рыб в элиминации трематод можно свести к двум основным формам: к элиминации церкарий хозяевами в зависимости от степени их восприимчивости к заражению отдельными видами трематод и к элиминации свободно живущих и паразитических форм трематод, используемых рыбами в качестве корма либо в чистом виде (свободно живущие формы), либо вместе с хозяином (паразитические формы).

В опытах по изучению приживаемости у рыб церкарий широко специфического паразита *Diplostomum spathaceum* было установлено, что она подвержена большим изменениям в зависимости от вида и возраста рыб (Шигин, 1969). Стопроцентная или близкая к ней приживаемость — явление чрезвычайно редкое и наблюдается лишь у личинок и мальков ограниченного круга видов рыб. С возрастом и увеличением размеров у большинства видов рыб приживаемость церкарий падает несмотря на то, что внедрение их в крупных рыб происходит столь же успешно, как и в мелких. На определенном этапе развития рыб наступает такой момент, когда приживаемость церкарий практически сходится на нет: рыба перестает заражаться и превращается из частичного в полного элиминатора инвазии. У разных видов рыб этот момент наступает в различном возрасте. Такие рыбы, как сазан, карп, линь, карась, щука, сом и окунь, уже к концу первого нагульного периода приобретают практически полную невосприимчивость к новому заражению. Внедрившиеся в них церкарии погибают в течение первых двух-трех суток, не закончив миграции по телу хозяина и не достигнув хвостовика.

Некоторые рыбы, наоборот, сохраняют способность к новому успешному заражению в течение ряда лет, хотя с возрастом приживаемость у

них церкарий резко снижается. К числу таких рыб можно отнести радужную форель, густеру, леща, ельца и язя. Эти рыбы не превращаются в стопроцентных элиминаторов церкарий, видимо, до конца жизни. Это позволяет использовать их в качестве удобной модели для определения количественных показателей элиминации ими церкарий. Для этого достаточно знать возрастную динамику зараженности рыб в данном водоеме и экспериментально установленные показатели процента приживаемости церкарий у рыб разных возрастов.

Роль густеры в элиминации церкарий *D. spathaceum* в условиях дельты Волги

Возраст рыб	Вскрыто рыб	Обнаружено метацеркарий		Средний прирост числа мета- церкарий	Процент прижи- ваемости церкарий	Расчетное число церкарий	
		Всего	В среднем на одну рыбу			внедри- вшихся	элиминиро- ванных
0+	30	129	4,3	4,3	50	8,6	4,3
1+	30	314	10,5	6,2	25	24,8	18,6
2+—3+	30	1102	36,7	26,2	10	262,0	235,8
4+—5+	15	1661	110,7	74,0	3,5	2114,0	2040,0
Всего	—	—	—	110,7	—	2409,4	2298,7

На таблице приведены основные цифровые материалы, характеризующие роль густеры в возрасте до пяти лет в элиминации церкарий *D. spathaceum* в условиях дельты Волги (Дамчикский участок Астраханского заповедника).

Проведенные расчеты показывают, что за пять лет в каждую рыбу внедрилось в среднем более 2400 церкарий, из которых только немногим более ста прижились и достигло инвазионной стадии. Остальные почти 2300 церкарий оказались элиминированными. Таким образом, возможность дальнейшего развития в этом виде рыб получила только одна из двадцати внедрившихся церкарий.

Эти данные дают некоторое представление в целом о роли рыб в элиминации церкарий *D. spathaceum*. Однако при экстраполяции этих данных на другие виды и возраста рыб необходимо учитывать следующее. Во-первых, срок жизни густеры не ограничивается пятью годами; для рыб более старших возрастов, характеризующихся еще более низкой приживаемостью, соотношение числа внедрившихся и прижившихся церкарий будет еще большим (у густеры в возрасте 11 лет приживается один из 1000 внедрившихся церкарий). Во-вторых, из всех обследованных нами рыб густера наиболее восприимчива к заражению *D. spathaceum*. Поэтому роль других видов рыб в элиминации этих церкарий будет еще более высокой.

Изучение роли рыб как потребителей церкарий в качестве корма только началось. Поэтому полученные результаты носят сугубо предварительный характер. В опытах по скормлению малькам рыб церкарий различного характера. В опытах по скормлению (семейства *Echinostomatidae*, *Plagiorchiidae*, систематических групп трематод (семейства *Strigeidae*) было установлено, что в условиях аквариума мальки многих карповых рыб активно питаются церкариями. Особенно охотно ими потребляются эхиностоматидные и стилетные церкарии, характеризующиеся относительно крупными размерами тела. При помещении мальков рыб в аквариум с культурой церкарий они сразу начинают охотиться за ними, собираются в местах наибольшей концентрации церкарий и при достаточной концентрации их в воде поедают до ста и более церкарий за 1 мин. При помещении мальков в сосуд с продуцирующим церкарий моллюском они довольно быстро выедают плавающих в воде церкарий, а затем, когда кон-

центрация церкарий в воде снизится до малых величин, мальки собираются возле моллюска и вылавливают только что вышедших из него церкарий. О масштабах выедания рыбами церкарий сугубо ориентировочно можно судить по тому, что в одном из опытов два малька воблы длиной 30—35 мм полностью выедали всю суточную продукцию церкарий *Echinostoma* sp., продуцируемую крупным экземпляром большого прудовика (около 4—5 тыс.).

Из сказанного можно заключить, что при определенных обстоятельствах рыбы, особенно личинки и мальки как потребители церкарий в качестве корма, могут играть немаловажную роль в регуляции численности трематод и, что особенно важно, изменять циркуляцию биологической продукции в биогеоценозе в желательном для нас направлении.

Немалую роль в элиминации трематод, равно как и других паразитов, играют рыбы и как потребители животных, являющихся хозяевами (промежуточными, дополнительными и дефинитивными) гельминтов. Вместе с хозяевами (планктонными и бентосными организмами) рыбы потребляют колоссальное количество личиночных и имагинальных форм гельминтов, большая часть из которых переваривается рыбой и таким образом элиминируется из биоценоза.

Роль моллюсков в элиминации трематод. Об участии моллюсков в элиминации трематод можно говорить положительно на основании литературных данных. Вот некоторые из них.

Трематодологам давно известно очень интересное биологическое явление, суть которого сводится к тому, что зараженный моллюск, как правило, повторно не заражается ни тем же, ни другим видом мирацидиев. Эта невосприимчивость к повторному заражению проявляется у моллюска спустя несколько часов или суток после внедрения в него первого мирацидия. Именно этим явлением объясняется тот факт, что двойная, а тем более тройная инвазия моллюска парthenитами трематод бывает чрезвычайно редко. Явление это, получившее в зарубежной литературе название «эффекта Уинфильда», в настоящее время интенсивно изучается в основном в плане выяснения вызывающих его причин. Большинство исследователей склоняются к выводу, что причинами такой стойкой невосприимчивости моллюсков к повторной инвазии являются тканевые и гуморальные защитные реакции организма хозяина, которые вызывают гибель вновь внедрившихся мирацидиев на самых ранних этапах их развития в моллюске. Наряду с этим рядом исследователей было убедительно показано, что в отдельных случаях отсутствие двойной инвазии моллюска парthenитами трематод является результатом межвидовой конкурентной борьбы. Наиболее ярким проявлением такой борьбы могут служить межвидовые отношения парthenит в случаях двойной инвазии, из которых один вид представлен редиями эхиностоматид. Будучи хищниками, редии некоторых эхиностоматид способны полностью уничтожить всех парthenит другого вида трематод (Basch, 1970; Dönges, 1972; Neuneman et al., 1972). Весьма примечательно, что зараженный моллюск при этом не теряет «привлекательного» влияния для мирацидиев. Следовательно, он превращается в своеобразную ловушку для мирацидиев, в их элиминатора.

В последнее время появилось много работ, показывающих, что мирацидии некоторых групп трематод успешно внедряются не только в своих хозяев, но и в другие виды моллюсков, в которых они никогда не могут завершить необходимого развития и рано или поздно элиминируются (Сазанов, 1971, 1972; Соколина, 1972; Chernin, 1968). Такие моллюски также выступают в качестве ловушек для мирацидиев, т. е. являются элиминаторами в чистом виде.

Из других форм элиминации трематод моллюсками заслуживает внимания участие моллюсков-фильтраторов в элиминации церкарий. Существова-

ние этой формы элиминации было показано А. А. Шигиным (1971) на примере дрейссены (*Dreissena polymorpha*) Рыбинского водохранилища, которые в экспериментальных условиях довольно эффективно элиминировали церкарий *D. spathaceum*.

С 1973 г. в Лаборатории гельминтологии АН СССР изучением элиминационных способностей моллюсков-фильтраторов занимается группа сотрудников под руководством В. Е. Сударикова. Предварительные результаты этих исследований, проведенных на примере широкого круга моллюсков (виды родов *Anodonta*, *Unio*, *Vivipara*, *Bithynia*) и церкарий трематод семейств *Strigeidae*, *Diplostomatidae* и *Echinostomatidae*, показали, что данная форма элиминации свойственна широкому кругу моллюсков-фильтраторов и распространяется на церкарий всех основных групп трематод, развивающихся через водных моллюсков.

Роль водных насекомых в элиминации трематод. Водные насекомые и их личинки так же, как рыбы и моллюски, являются постоянными и массовыми сочленами водных биоценозов. Богатый видовой состав водных насекомых, разнообразие их биологических особенностей и, наконец, участие многих из них в качестве промежуточных и дополнительных хозяев гельминтов позволяет допустить существование различных форм элиминации ими как свободно живущих, так и паразитических фаз развития гельминтов, в том числе и трематод.

Специальных исследований по изучению роли водных насекомых и их личинок в регуляции численности трематод ранее не проводилось. Ныне эти работы ведутся сотрудниками Лаборатории гельминтологии АН СССР Т. Л. Илюшиной. Основное внимание она обратила на выяснение вопросов приживаемости церкарий у различных насекомых, в той или иной степени выступающих в роли дополнительных хозяев трематод. Исполнителем проведено более 500 опытов. На примере насекомых из шести отрядов изучались их элиминационные способности по отношению к церкариям трематод семейств *Strigeidae*, *Notocotylidae*, *Echinostomatidae* и *Plagiorchiidae*.

При работе с трематодами семейства *Plagiorchiidae* было установлено, что церкарии некоторых видов этой группы внедряются не только в насекомых, являющихся их дополнительными хозяевами, но и в тех, в которых их дальнейшее развитие оказывается невозможным. И в том, и в другом случаях наблюдался процесс элиминации внедрившихся личинок трематод: в первом случае части личинок, во втором — всех. Следовательно, первые, как и рыбы для *D. spathaceum*, выступают по отношению к определенным видам трематод и как хозяева, и как элиминаторы, а вторые — только как элиминаторы. Наиболее четко процесс элиминации внедрившихся церкарий протекает в первые 5—10 суток после их внедрения в насекомое и может достигать при высоких дозах заражения: до 70—95% у *Plagiorchis elegans* и *P. multiglandularis* при внедрении в личинок стрекоз и хирономид — и 100% — у неспецифичного обычных естественных хозяев этих трематод, и 100% — у неспецифичного хозяина, например, при внедрении в стрекоз *P. obtusus*, развивающегося через гаммарид.

Второй не менее важной формой элиминации водными насекомыми личинок трематод может служить уничтожение церкарий как кормовых объектов хищными насекомыми. Наблюдения и эксперименты Т. Л. Илюшиной показали, что насекомые участвуют и в этой форме элиминации.

Роль водных ракообразных в элиминации церкарий трематод. Специальных исследований по выявлению роли водных ракообразных в элиминации трематод ранее не проводилось. В Лаборатории гельминтологии АН СССР они были начаты в 1972 г.

Водные ракообразные, особенно низшие планктонные рачки, в плане рассматриваемой проблемы занимают особое место по следующим причинам. Во-первых, это наиболее массовые и постоянные компоненты водных био-

ценозов и в силу этого их значение в регуляции численности трематод может быть очень существенным. Во-вторых, видовой состав и численность рачкового планктона может регулироваться применением соответствующих рыболовных мероприятий. Последнее обстоятельство открывает заманчивую перспективу разработки такого комплекса мероприятий, который соотнес бы в себе одновременно и повышение кормности водоема и увеличение элиминационной роли биоценоза по отношению к возбудителям наиболее опасных трематодозов животных.

К настоящему времени выполнен большой объем экспериментальных исследований, который позволил положительным образом ответить на вопрос об участии в элиминации церкарий представителей следующих отрядов ракообразных: ветвистоусых (*Cladocera*), веслоногих (*Copepoda*), ракушко-рых рачков (*Ostracoda*), мизид (*Mysidacea*), бокоплавов (*Amphipoda*), листоногих рачков (*Phyllopoda*) и десятиногих рачков (*Decapoda*). На примере *Moina macrocarpa* (*Cladocera*) и двух представителей листоногих рачков выявлены основные факторы, влияющие на процесс элиминации ими церкарий *Diplostomum spathaceum*. К числу таких факторов относятся: длительность совместного пребывания рачков и церкарий, концентрация в воде тех и других, размеры рачков и их физиологическое состояние (Шигин, Горова, 1974; Горова, 1975).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение нам хочется обратить внимание на то обстоятельство, что большинство гельминтологов в своих исследованиях, связанных с изучением взаимоотношений гельминтов со свободноживущими организмами, обычно акцентируют внимание на одну сторону этих взаимоотношений, а именно: рассматривают животных лишь как хозяев гельминтов, как организмов, обеспечивающих условия для прохождения гельминтом его жизненного цикла. Что же касается другой, противоположной стороны их деятельности — их роли в элиминации гельминтов, то ей отводится незаслуженно мало внимания. Это нельзя признать правильным и нормальным, поскольку всякое явление должно изучаться всесторонне, с учетом всех существенных связей предмета с окружающим миром. В данном случае игнорирование роли животных в элиминации гельминтов приводит к искусственному ограничению возможностей рационального решения задач профилактики и девазации гельминтов, к недоиспользованию тех сил, которые заключены в самой природе.

Приведенные выше данные о роли отдельных групп водных животных в элиминации гельминтов, несмотря на их ограниченность и фрагментарность, со всей очевидностью показывают, что в процессе элиминации свободно живущих и паразитических фаз развития трематод участвуют или могут участвовать многие компоненты водных биоценозов, а правильнее сказать весь биоценоз как сложная саморегулирующаяся система. Надо полагать, что сказанное в полной мере относится не только к трематодам, но и к другим группам гельминтов; приложимо, видимо, это в полной мере и к наземным биоценозам.

Под воздействием хозяйственной деятельности человека структура биоценозов существенным образом меняется. Это может повлечь за собой усиление или, наоборот, ослабление роли биоценоза в регуляции численности гельминтов. Ослабление этой регулирующей функции биоценоза может произойти и в результате проведения противогельминтных мероприятий, что отрицательным образом отразится на результатах такого мероприятия.

Пока что все процессы, связанные с перестройкой природы, протекают без учета возможных изменений элиминационных свойств биоценоза в отношении гельминтов. Однако нам представляется вполне возможным и весьма

перспективным прогнозировать и управлять этой функцией биоценоза, направлять ход процессов в биоценозе таким образом, чтобы усилить его роль в элиминации наиболее патогенных гельминтов животных и человека. Решение этой большой и важной проблемы невозможно без проведения широкого круга целенаправленных исследований, призванных решить как минимум следующие первоочередные задачи.

Необходимо прежде всего выявить круг основных элиминаторов среди компонентов биоценоза; исходя из имеющихся предварительных данных, этот круг в каждом конкретном биоценозе будет характеризоваться определенной самобытностью и значительной широтой.

Следующим этапом должно быть получение необходимых данных для качественной и количественной характеристики элиминационных способностей основных групп животных, населяющих данный биотоп; этому должно предшествовать изучение факторов абиотической и биотической среды на проявление элиминационных способностей потенциальных и реальных элиминаторов инвазии.

Важно изыскивать пути обогащения биотопа организмами-элиминаторами гельминтозной инвазии либо за счет обогащения качественного состава биоценоза (интродукция элиминаторов), либо путем изменения существующей структуры биоценоза, созданием таких условий, при которых возрастает численность наиболее активных элиминаторов за счет снижения численности нейтральных компонентов биоценоза и тех организмов, которые обеспечивают успех циркуляции инвазии в биотопе.

Решение этих задач позволит перейти к моделированию процесса элиминации в определенных типах биоценозов, а затем и к опытной проверке их в условиях естественных биотопов, в том числе и в антропогенных.

ЛИТЕРАТУРА

- Баданин Н. В. 1958. Влияние породы на гельминтоценоз овец. «Сборник работ по гельминтологии». Алма-Ата, стр. 84—88.
- Бауер О. Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб. — Изв. Гос. н.-и. ин-та озери. и речн. рыбн. хозяйства, 49, стр. 5—206.
- Величкин П. А., Троян П. К. 1970. Прогнозирование аскаридозов животных в Западной Европе на основе климатических особенностей. — Труды Всесоюз. ин-та гельминтол. им. акад. К. И. Скрябина, 16, стр. 53—62.
- Викторов Г. А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере предной черепахи. М., изд-во «Наука», стр. 1—271.
- Горова Т. В. 1975. Экспериментальное изучение роли листоногих рачков (*Phyllopoda*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (*Strigeidae*, *Diplostomatidae*). — Труды ГЕЛАН, СССР, 25, стр. 17—26.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз, стр. 1—372.
- Зеленцов А. Г. 1972. Восприимчивость ливневых мышей к гельминтам. I. Опыты по заражению мышей тринадцати линий опсосферами *Nyctagaster taeniaeformis* и личинками *Nippostrongylus brasiliensis*. — Труды Всесоюз. ин-та гельминтол. им. акад. К. И. Скрябина, 19, стр. 92—98.
- Ивашкин В. М., Бабаева М. Б. 1973. Об эпидицике у живородящих нематод желудочно-кишечного тракта животных. Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М., изд-во «Наука», стр. 61—68.
- Костомарова-Никитина Л. П. 1966. Развитие яиц аскариды под влиянием некоторых видов водорослей. — Материалы к научн. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов, ч. 1, стр. 133—137.
- Костомарова-Никитина Л. П. 1967. Влияние *Atoeba verrucosa* на эмбриогенез аскариды. — Мед. паразитология и паразитарные болезни, 2, стр. 181—184.
- Негробов В. П. 1960. К значению навозников-землероев (*Geotrupes* spp., *Scarabaeidae*) в формировании трихинеллезного очага. Проблемы паразитологии. — Труды 3-й научн. конф. паразитологов СССР. Киев, стр. 180, 181.
- Прядко Э. И. 1972. Хищные грибы-гельминтофаги. Гифомицеты в биологическом методе борьбы с нематодами животных. Алма-Ата, стр. 1—68.
- Пустовой И. Ф. 1973. Биоклиматический прогноз гельминтозов. Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М., изд-во «Наука», стр. 226—231.
- Сазанов А. М. 1971. О специфичности некоторых моллюсков-лимнейд как промежуточных хозяев фасциол. — Труды Всесоюз. ин-та гельминтол. им. акад. К. И. Скрябина, 18, стр. 229—239.

- Сазанов А. М. 1972. Защитная реакция моллюсков-лимней на проникновение мирацидий *Fasciola hepatica*.— Труды Всесоюз. ин-та гельминтол. им. акад. К. И. Скрябина, 19, стр. 163—170.
- Скрябин К. И., Шульц Р. С. 1940. Основы общей гельминтологии. М., Сельхозгиз, стр. 1—470.
- Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Парамонов А. А., Шумакович Е. Е., Гейтер В. А. 1967. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР. М., изд-во «Наука», стр. 1—303.
- Околина Ф. М. 1972. Зависимость развития парент от строения соединительной ткани моллюсков. Проблемы паразитологии.— Труды 7-й науч. конф. паразитологов УССР. Киев, ч. 2, стр. 283—285.
- Сопрунов Ф. Ф. 1958. Хищные грибы-гифомицеты и их применение в борьбе с патогенными нематодами. Ашхабад, стр. 1—368.
- Тендешник Ю. Я. 1957. Опыт применения хищных грибов для профилактики анкилостомоза шахтеров. — Азерб. тибб. журн., 4, стр. 75—77.
- Чеботарев Р. С. 1961. О некоторых закономерностях паразитизма — *Wiadomosci parazytol.*, 7 (4—6), стр. 706—719.
- Шигин А. А. 1969. Возрастные различия в приживаемости у рыб церкарий *Diplostomum spathaceum*. 7-я Всесоюз. конф. по природ. очаговости болезней и общим вопросам паразитол. животных. Секция ихтиопаразитологии. Алма-Ата—Самарканд, стр. 75—77.
- Шигин А. А. 1971. Роль моллюсков в биологии трематод рода *Diplostomum*.—В сб. «Моллюски, пути, методы и итоги их изучения», 4. Л., изд-во «Наука», стр. 129—130.
- Шигин А. А., Горюва Т. В. 1974. Об участии ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (*Strigeidae*, *Diplostomatidae*).— Труды ГЕЛАН СССР, 24, стр. 232—240.
- Шигина Н. Г. 1970. Питание *Chaetogaster limnaei* (*Oligocheta*, *Naididae*) и его роль в уничтожении личинок трематод.— Зоол. журн., 49 (5), стр. 673—679.
- Шигина Н. Г. 1972. Патогенное влияние *Nosema diplostomi* на метатеркарий *Diplostomum spathaceum*, паразитирующих в хрусталике глаза рыбы.— Труды Всесоюз. ин-та гельминтол. им. акад. К. И. Скрябина, 19, стр. 219—234.
- Шихобалова Н. П. 1950. Вопросы иммунитета при гельминтозах. М.—Л., Изд-во АН СССР, стр. 1—184.
- Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. М., изд-во «Наука», стр. 1—451.

- Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л., изд-во «Наука», стр. 1—493.
- Шульц Р. С., Андреева Н. К. 1954. О некоторых закономерностях иммунитета при гельминтозах.— Труды Ин-та ветеринарии, 6, стр. 468—491.
- Шульц Р. С., Геоцдез Е. В. 1972. Основы общей гельминтологии. Т. 2. М., изд-во «Наука», стр. 1—515.
- Шульц Р. С., Ермолова Е. И., Моисеев К. Г., Петрова Р. Ф., Пешерина Е. М. 1969. Изучение инвазионных градиентов на модели кролик-цистицерк. В сб. «Работы по гельминтологии в Казахстане». Алма-Ата, стр. 36—57.
- Шумизина В. К. 1957. Значение некоторых видов беспозвоночных животных в процессах самоочищения водоемов от яиц и личинок гельминтов. Материалы к I съезду врачей эпидемиол., микробиол., паразитол., инфекционистов, гигиенистов Челябинской обл. и г. Челябинска. Челябинск, стр. 89—90.
- Basch P. F. 1970. Relationships of some larval strigeids and echinostomes (*Trematoda*): Hyperparasitism, antagonism and «immunity» in the snail host.— *Exp. Parasitol.*, 27 (2), p. 193—216.
- Chernin E. 1968. Interference with the capacity of *Schistosoma mansoni* miracidia to infect the molluscan host.— *J. Parasitol.*, 54 (3), p. 509—516.
- Dollfus R. Rh. 1946. Parasites (animaux et végétaux) des helminthes. Hyperparasites, ennemis et prédateurs des helminthes parasites et des helminthes libres. Paris. P. de Chevalier, 482 p.
- Dönges J. 1972. Double infection experiments with echinostomatids (*Trematoda*) in *Lymnaea stagnalis* by implantation of rediae and exposure to miracidia.— *Int. J. Parasitol.*, 2(4), p. 409—423.
- Heyneman D., Lim H.—K., Jeyarasasingam U. 1972. Antagonism of *Echinostoma liei* (*Trematoda: Echinostomatidae*) against the trematodes *Paryphostomum segregatum* and *Schistosoma mansoni*.— *Parasitol.*, 65(2), p. 223—233.
- Lie K. J. 1967. Antagonism of *Paryphostomum segregatum* rediae to *Schistosoma mansoni* sporocysts in snail *Biomphalaria glabrata*.— *J. Parasitol.*, 53, p. 969—976.
- Taylor D. P. 1964. *Butlerius monhystra* (*Nematoda: Diplogasterinae*), a new species of predaceous nematode from Illinois.— *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 31 (2), p. 129—132.
- Waglin W. L. 1931. *Chaetogaster limnaei* K. Baer als Cercarienvertilger.— *Zool. Anz.*, 95 (1/2) Z. 55—59.

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ВЫВОДНОГО ПРОТОКА РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ САМОК *NEOECHINORHYNCHUS RUTILI* (MÜLLER, 1780) HAMANN, 1892 (*ACANTHOSERPHALA*)

Л. М. ХАТКЕВИЧ

Скребни в микроморфологическом отношении — наименее изученная группа паразитических червей. Анатомически половая система самок скребней состоит из гонад и яйцевыводящего аппарата. Гонады у самок представлены множеством яичников с яйцеклетками, находящимися у различных видов скребней или в лигаментном мешке, или в полости тела (Петроченко, 1956). Выводной проток репродуктивной системы самок скребней состоит из маточного колокола, матки и вагины и выполняет, по мнению Витфелда (Whitfield, 1968), две функции. Он обеспечивает проникновение сперматозоидов в псевдоцеломическую полость тела самки после копуляции, а также осуществляет выход зрелых яиц в кишечник дефинитивного хозяина. Витфелд (1970) считает также, что сложный внутренний конец выводного протока самок — маточный колокол, активно сортирует зрелые яйца от незрелых. Анализ литературы показал, что большинство старых работ посвящены в основном анатомическому строению скребней (Вугов, 1836; Andres, 1878; Knüpfner, 1888; Kaiser, 1893, и др.). В исследовании Мейера (Meyer, 1933) имеются фрагментарные сведения о строении половой системы некоторых представителей этого типа паразитических червей. Более подробное описание гистологического строения маточного колокола самок *Polymorphus minutus* представлено в работе Витфелда (Whitfield, 1968). Автором описаны клеточные и синцитиальные компоненты маточного колокола половозрелого червя, а также отмечено постоянство числа ядер в трех отделах выводного протока.

Объектом нашего исследования явился довольно распространенный паразит кишечника пресноводных рыб — *Neoechinorhynchus rutili*. Фиксация материала проводилась жидкостями Ценкера с уксусной кислотой, Буэна, Шаффера, Бродского и 10%-ным формалином. После обезвоживания в спиртах возрастающей концентрации объекты помещались в метилбензоат и заливались в парафин. Приготавливались серийные поперечные, продольные и косые срезы толщиной 5—7 мк. Окраска срезов проводилась различными способами: трехцветным методом Маллори, квасцовым гематоксилином по Эрлиху с докраской эозином и основным раствором Маллори, гематоксилином Бемера с докраской эозином и кислым фуксинном, железным гематоксилином по Гейденгайну и по Ван Гизону. Кроме того, половая система самок скребней изучалась на тотальных препаратах. Наилучший результат был получен при окраске предварительно выделенного органа по методу А. А. Парамонова (1963). Попытки изучать морфологию половой системы на тотальных препаратах непрепарированных червей не дали положительных результатов.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выводной проток самок *N. rutili*, как и у других скребней, дифференцирован на три отдела: верхний, предназначенный для улавливания и сортировки яиц — маточный колокол; средний — матка и нижний, осуществляющий выделение яиц — вагина (рис. 1, а). Колокол самки представляет собой трубку воронкообразной формы. Верхним, расширенным концом маточный колокол связан с лигаментом, который поддерживает весь выводной проток в центральном положении относительно продольной оси тела червя. Лигамент — тонкая волокнистая

структура, в некоторых местах складчатая, толщиной 1—3 мк. В верхней своей части он утолщается примерно до 27 мк и состоит из сетчатой вакуолизированной цитоплазмы с многочисленными включениями в виде фибрилл и гранул. В центре лигаментного утолщения располагается округлое ядро диаметром 6 мк (рис. 1, б).

Стенка маточного колокола состоит из сократимого и несократимого слоев. Непосредственно под периферической мембраной стенки располагается мускульный слой, представленный в различных отделах колокола по-разному ориентированными мускульными волокнами. В верхней, расширенной части маточного колокола (на входе в ворончатую часть), сократимые элементы его стенки представлены слоем кольцевой мускулатурой толщиной 2—3 мк, а также лежащими под ним продольно ориентированными мускульными волокнами (толщиной до 0,8—1,0 мк). В других отделах стенки маточного колокола имеется лишь продольная мускулатура, толщина которой колеблется от 1 до 2 мк. Часть стенки колокола, обращенная к его просвету, представляет собой плазматическую ткань, пенистую и сильно вакуолизированную, с большим количеством фибрилл. Клеточные границы в ней не обнаруживаются. Толщина плазматического слоя 2—20 мк. В наиболее утолщенной части слоя, на вентральной стороне колокола, располагаются два ядра амебовидной формы с продольной осью длиной 15—17 мк, содержащие по одному округлому ядрышку диаметром 5—6 мк. Содержимое карноплазмы гомогенное, в то время как в ядрышках наблюдаются мелкие вакуоли (рис. 1, в).

На заднем, суженном, конце маточного колокола располагаются латеральные карманы и группа из девяти клеток, составляющая селекционный аппарат колокола. По терминологии Мейера (Meyer, 1933), описавшего анатомическое строение маточного колокола *N. rutili*, эти клетки делятся на медианные и латеральные.

Латеральные карманы маточного колокола имеют много общих черт строения со стенкой того же органа. Стенка карманов состоит из двух слоев мускульных волокон — кольцевых и ориентированных продольно. Строение внутренней плазматической выстилки карманов также сходно со структурой плазматического внутреннего слоя маточного колокола. С вентральной стороны в складчатой плазматической выстилке карманов лежит по одному ядру. Ядра характеризуются амебовидной формой. Их продольная ось достигает длины 14 мк. В карноплазме наблюдаются более или менее равномерно рассеянные глыбки хроматина и округлое ядрышко диаметром 2 мк (рис. 1, г).

Для медианных клеток маточного колокола типичны хорошо различимые клеточные границы. Эти клетки, в отличие от других структур колокола, интенсивно окрашиваются по Маллори в синий цвет. Цитоплазма клеток относительно плотная, с большим количеством фибрилл и гранул. В медианных клетках можно отметить наличие как очень мелких округлых вакуолей, так и довольно крупных. Эти вакуоли окаймлены или одиночными волокнами, или пучками фибрилл, ориентированных в различных направлениях. Имеющиеся в клетках вакуоли лишь изредка выглядят оптически пустыми. Как правило, они содержат включения в виде гранул или глыбок. В клетках располагаются округлые ядра (по одному ядру в каждой клетке) диаметром 13—14 мк, имеющие по одному округлому ядрышку диаметром 3 мк. Иногда в ядре наблюдаются два более мелких ядрышка. Хроматин сконцентрирован в большей степени под оболочкой ядра, чем в центре карноплазмы (рис. 2, а).

Латеральные клетки маточного колокола (в количестве двух) значительно отличаются от вышеописанных медианных как по структуре, так и по окраске. Возможно, что оболочка (толщиной 1—2 мк), покрывающая снаружи латеральные клетки, состоит из волокон мышечной природы. Цент-

ральная часть клеток имеет крупноячеистое строение и состоит из крупных, оптически пустых вакуолей, напоминающих по форме соты и окруженных пучками фибрилл (рис. 2, б). Ядра латеральных клеток округлые, диаметром 10—11 мк, содержат равномерно рассеянные глыбки хроматина и ядрышки диаметром 2—3 мк.

Помимо описанных клеток с маточным колоколом связаны две мышцы-ретрактора, охватывающие с поверхности всю базальную часть колокола и образующие своего рода мускульное кольцо. Далее они идут свободно в полости тела и прикрепляются к заднему отделу матки. В каждой из двух мышц-ретракторов имеется по одному ядру (рис. 2, а).

Матка *N. rutili* представляет собой трубчатый орган, соединенный передним концом с маточным колоколом, а задним — с вагиной. Стенка матки состоит из слоя кольцевых мускульных волокон, расположенных под периферической соединительнотканной мембраной (рис. 2, в). Толщина слоя кольцевой мускулатуры часто неодинаковая и колеблется от 2 до 8 мк даже при рассмотрении на одном поперечном срезе. По-видимому, это связано с различной степенью сокращения мускульных волокон.

К кольцевой мускулатуре матки прилежит слой пузыревидных образований, обращенных в просвет органа. Ближе к вагине, вентрально, внутренних слоев матки утолщается, за счет чего и вся матка утолщается к заднему концу. Пузыревидные выросты внутреннего слоя матки напоминают по форме кубический эпителий. Их высота и ширина примерно одинаковые и колеблются от 4 до 10 мк, за исключением заднего отдела матки в месте расположения ядер, где их размеры увеличиваются до 20—22 мк (рис. 2, г). Однако в строении внутреннего слоя матки имеются некоторые отличия от типичного клеточного эпителия: в базальной части выростов клеточные границы не выражены, в слое присутствуют лишь два ядра, четко выраженная полярность обнаруживается не всегда.

Цитоплазма пузыревидных выростов пенистая, часто сильно вакуолизированная, с большим количеством фибрилл, окаймляющих выросты со стороны просвета матки. Особенно это характерно в области нахождения ядер, что обуславливает, по-видимому, прочность пузыревидных образований матки. Апоикальные части их более зернистые, в то время как в базальных отделах нередко обнаруживаются оптически пустые вакуоли диаметром 6—10 мк.

В литературе отсутствуют сведения, касающиеся гистологической характеристики матки скребней. Основываясь на полученных нами данных, мы склонны считать внутренний слой матки *N. rutili* эпителиальной тканью синцитиального характера.

Два ядра, расположенные в заднем, утолщенном отделе внутренней выстилки матки, характеризуются неправильной формой. Они выглядят на препаратах уплощенными, их продольная ось достигает 15 мк (рис. 3, а). Описываемые ядра содержат по одному крупному, эксцентрично расположенному, гомогенно окрашивающемуся ядрышку диаметром 4—5 мк.

Вагина *N. rutili* — трубчатый орган, непосредственно граничащий с маткой. Снаружи ее покрывает тонкая (около 0,5 мк) соединительнотканная мембрана. Оканчивается вагина двумя крупными терминальными клетками, имеющими бобовидную форму и окружающими канал влагалища. Ткань, образующая терминальные клетки, имеет волокнисто-плазматический характер. Плазма клеток содержит большое количество фибрилл различной толщины. В сетчатой, рыхлой цитоплазме присутствуют различных размеров глыбки и зерна (рис. 3, б). Многочисленные мускульные волокна тянутся от наружной мембраны терминальных клеток к мускулатуре стенки тела от скребня и, по-видимому, выполняют определенную роль при сокращении и растягивании всего выводного полового протока. В каждой терминальной клетке присутствует по одному ядру (длина продольной оси 12—15 мк),

содержащему округлое ядрышко диаметром 4—5 мк. Оболочка ядра чаще неровная, извилистая. Кариоплазма содержит большое количество глыбок хроматинового вещества, интенсивно окрашивающегося ядерными красителями. Ядрышко чаще всего на препаратах выглядит гомогенным, лишь изредка в нем отмечается небольшая зернистость.

От терминальных клеток, по направлению к матке, стенка вагины представлена сократимым слоем, расположенным под наружной мембраной (0,5 мк толщины). На препаратах этот слой состоит из сократимого, миофибрилярного слоя, примыкающего к наружной мембране, и несократимого — плазматического, обращенного к ткани, выстилающей влагалище. Сократимый слой стенки вагины представлен кольцевыми мускульными фибриллами. Он имеет толщину около 3 мк и не содержит ядер. Несократимая часть стенки вагины представлена вакуолизированной мелкозернистой тканью, с большим количеством различно ориентированных фибрилл, мелких, оптически пустых вакуолей, а также гранул. Толщина этого слоя варьирует, по-видимому, в зависимости от степени сокращения миофибрилярного слоя, а также в зависимости от места его рассмотрения. Например, в области вагинальных сфинктеров толщина несократимой части стенки вагины уменьшается до 1—2 мк, в то время как в месте нахождения ядер, наоборот, увеличивается до 15 мк. В плазматическом слое стенки вагины имеются два крупных овальных ядра (с продольной осью 12—13 мк). По периферии кариоплазма уплотнена, содержащее ее гомогенное, мелкозернистое. Вокруг ядрышка кариоплазма более рыхлая, за счет присутствия вакуолей. Ядрышко с диаметром 3—4 мк располагается чаще всего эксцентрично. На некоторых препаратах в ядрышках видны мелкие вакуоли.

В вагине *N. rutili* имеются два сфинктера, образованные сократимым слоем кольцевых мускульных волокон (толщиной 2,5—3,0 мк), почти вплотную прилегающих к слою кольцевой мускулатуры стенки вагины, но отделенных от последнего тонкой мембраной. Помимо сократимого слоя, в сфинктерах, аналогично стенке вагины, присутствует несократимый плазматический слой, в котором располагаются два ядра (длина их продольной оси 10—11 мк) с ядрышками, имеющими нередко серповидную форму. В ядре обычно мало хроматина и оно выглядит на срезах светлым (рис. 3, в).

Внутри вагины, частично выдаваясь в матку с вентральной стороны, располагаются две характерные клетки. Нижнюю часть их покрывает снаружи кольцевая мускулатура вагинальной стенки, а верхнюю — мускулатура матки. По мнению Мейера (1933), это «железистые внутренние клетки». Однако автор не приводит их структурной характеристики.

На основании собственных наблюдений мы также полагаем, что эти клетки являются секреторными. Они связаны с просветом вагины, сообщаясь с внешней средой, что характеризует некоторые секреторные клетки (Руководство по цитологии, 1966).

На препаратах эти клетки выглядят покрытыми снаружи тонкой (0,5 мк толщины) мембраной, окрашивающейся по Маллори в синий цвет. Структура цитоплазмы в базальной и апикальной частях клеток различается, что также характерно для секреторных клеток (Руководство по цитологии, 1966). Цитоплазма базальных частей клеток содержит большое количество различно ориентированных фибрилл, гранул, а также вакуолей, нередко с включениями. В цитоплазме апикальных частей клеток встречается большое количество крупных волокон, вакуолей, фибрилл и гранул, однако здесь они более крупные и многочисленнее по сравнению с базальными отделами клеток, за счет чего, по-видимому, апикальные части клеток интенсивнее окрашиваются. В каждой из клеток присутствует по одному вытянутому, неправильной формы ядру, с длиной продольной оси 13—14 мк. Ядра на своей поверхности имеют вдавления, богаты хроматином и содержат по одному крупному ядрышку диаметром около 5 мк.

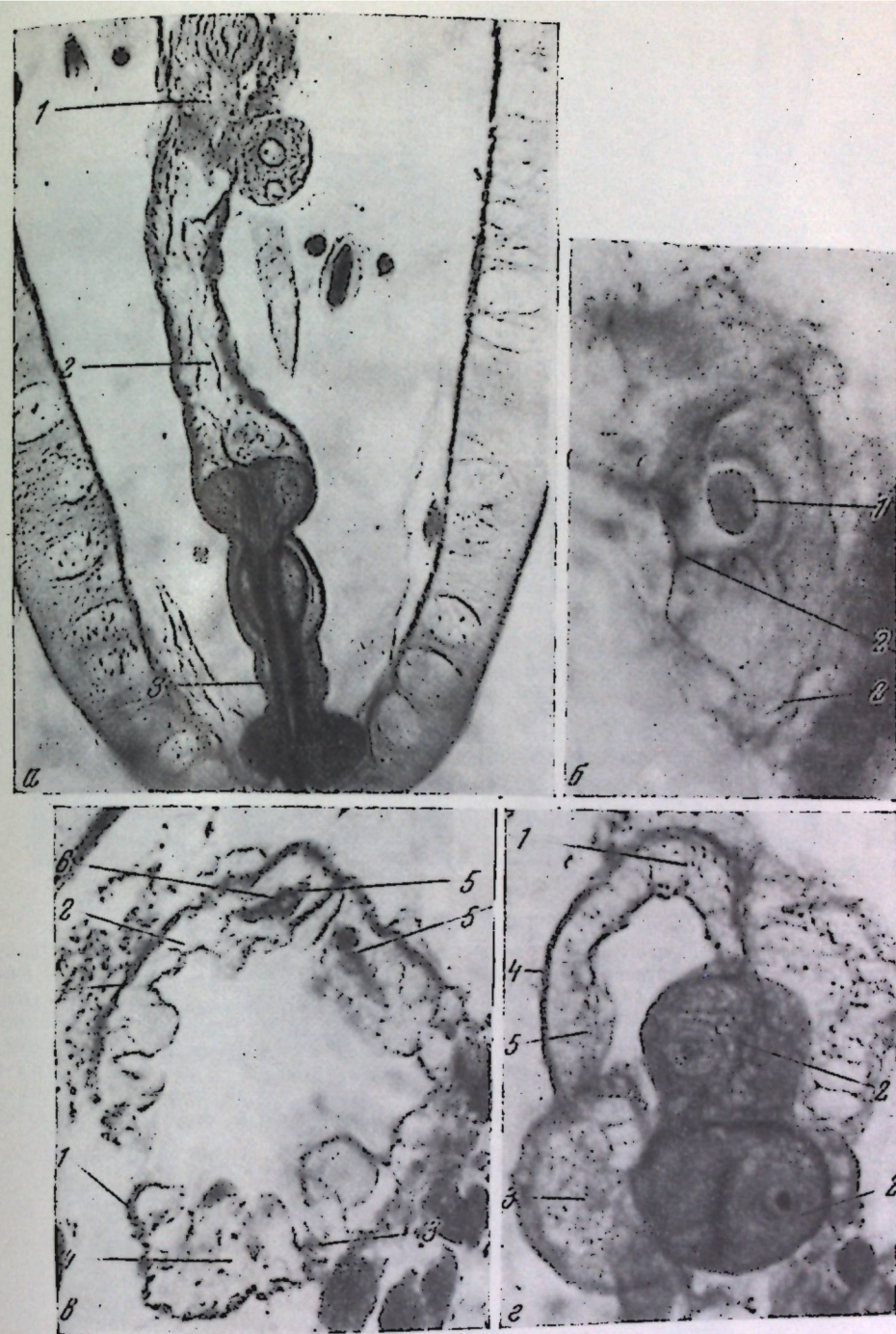


Рис. 1. Выводной проток репродуктивной системы самки *Neoechinorhynchus rutili*. а — общий вид, продольный срез: 1 — маточный колокол, 2 — матка, 3 — вагина (смесь Шаффера, Эрлих с эозином, 140 ×); б — участок лигамента с ядром: 1 — ядро, 2 — фибриллы; в — участок воронки маточного колокола: 1 — продольная мускулатура стенки маточного колокола, 2 — плазматический слой стенки маточного колокола, 3 — фибриллы, 4 — вакуоли, 5 — ядра стенки маточного колокола; г — часть базального отдела маточного колокола *Neoechinorhynchus rutili*; продольный срез: 1 — латеральный карман колокола, 2 — мускулатура колокола, 3 — латеральная клетка маточного колокола, 4 — мускулатура латерального кармана, 5 — внутренняя плазматическая выстилка латерального кармана колокола (Бун, Эрлих с основным р-ром Маллори, 280 ×)

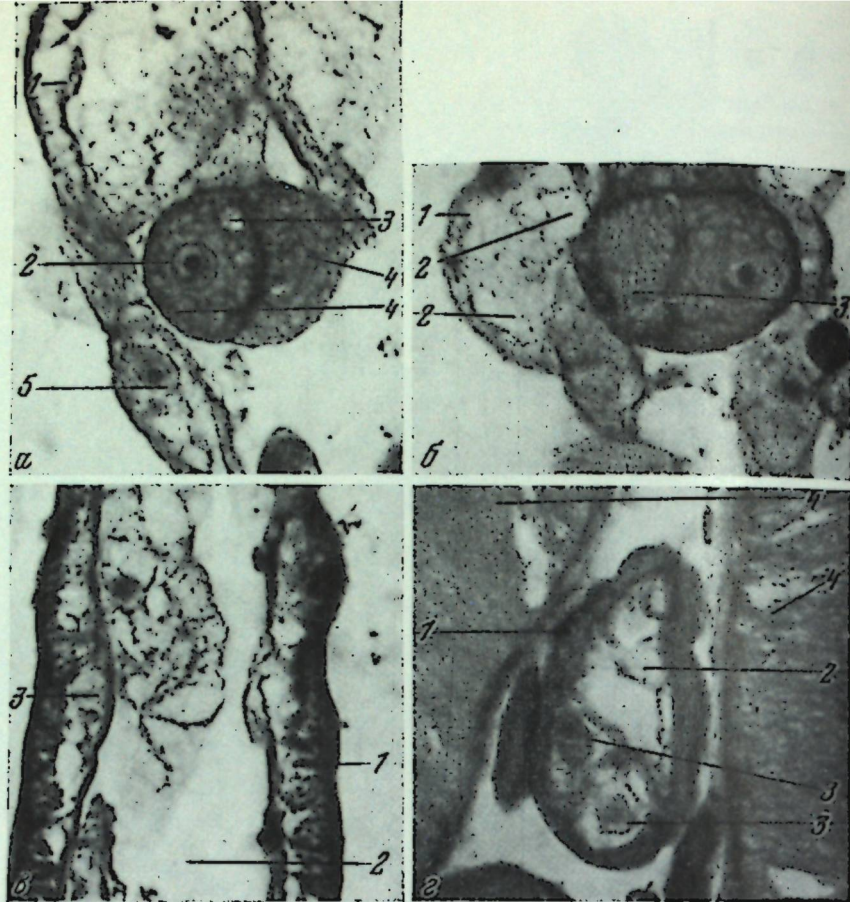


Рис. 2. Участок маточного колокола и матки *Neoechinorhynchus rutili*

а — часть базального отдела маточного колокола: 1 — часть стенки латерального кармана, 2 — ядро медианной клетки, 3 — вакуоли, 4 — фибриллы, 5 — ядро мышцы-ретрактора (косой срез, 10%-ный формалин, Эрлих с эозином, 280 X); б — часть базального отдела маточного колокола: 1 — латеральная клетка, 2 — вакуоли, 3 — медианные клетки (косой срез, 10%-ный формалин, Эрлих с эозином, 280 X); в — средний отдел матки *Neoechinorhynchus rutili*: 1 — кольцевая мускулатура стенки матки, 2 — просвет матки, 3 — внутренняя выстилка матки (продольный срез; Ценкер, Маллори, 630 X); г — поперечный срез через задний отдел тела *Neoechinorhynchus rutili*: 1 — кольцевая мускулатура матки, 2 — внутренняя выстилка матки, 3 — ядра матки, 4 — стенка тела червя (Ценкер, Маллори, 280 X)



Рис. 3. Задний отдел тела *Neoechinorhynchus rutili*

а — продольный срез матки: 1 — кольцевая мускулатура стенки матки, 2 — соединительнотканная мембрана, 3 — утолщение внутренней выстилки матки с ядром, 4 — фибриллы, 5 — вакуоли, 6 — мышца-ретрактор, 7 — часть железистой клетки вагины (Бузи, Эрлих с эозином, 280 X); б — концевой отдел выводного протока репродуктивной системы самки *Neoechinorhynchus rutili*: 1 — эпителий матки, 2 — вагина, 3 — терминальные клетки вагины, 4 — фибриллы, 5 — гранулы, 6 — канал влагалища, 7 — стенка тела, 8 — мускульные волокна (продольный срез; фиксатор Бродского, Вемер с эозином, 280 X); в — участок вагины *Neoechinorhynchus rutili*: 1 — наружная мембрана стенки вагины; 2 — кольцевая мускулатура стенки вагины и сфинктеров; 3 — плазматический слой стенки вагины и сфинктеров; 4 — ядро сфинктера; 5 — канал влагалища; 6 — железистые клетки вагины, выдающиеся в матку; 7 — кольцевая мускулатура матки (продольный срез; Ценкер, Маллори, 630 X)

Просвет вагины выстилает ткань, сходная по структуре и окраске с апикальными частями обособленных железистых клеток вагины. Возможно, что функция ткани железистого типа в вагине заключается в растворении секрета цементных желез самца, вводимого в половой тракт самки во время копуляции, что обеспечивает возможность выхода созревших яиц в кишечник хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

- Парамонов А. А. 1963. Метод термического окрашивания нематод полихромной синькой. Методы исследования нематод с.-х. растений, почвы и насекомых. М., Изд-во АН СССР, стр. 128, 129.
- Петрович В. И. 1956. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных, т. 1. М., Изд-во АН СССР.
- Руководство по цитологии т. II, 1966, М.—Л., изд-во «Наука», стр. 93—115.
- Andres A. 1878. Über den weiblichen Geschlechtsapparat d. *Echinorhynchus gigas* Rudolphi. Ein Beitrag zur Anatomie der Acanthocephalen.— *Morphol. Jahrb.*, IV, N. 4, S. 584—591.
- Burov C. 1836. *Echinorhynchi strumosi* anatomicae. Dissertatio Zootomica Regiomonti, p. 150.
- Kaiser J. 1893. Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung.— *Bibl. Zool.*, 11, N. 7, S. 166—171.
- Knüpfer P. 1888. Beitrag zur Anatomie des Ausführungsganges der Weiblichen Geschlechtsprodukte einige Acanthocephalen.— *Memoires de l'Academie imperiale des sciences de St.—Petersbourg* (7), 36, N 12, S. 251—332.
- Meyer A. 1933. *Acanthocephala*. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 4, Abt. 2. Buch 2. Leipzig, S. 447—457.
- Whitfield P. 1968. A histological description of the uterine bell of *Polymorphus minutus* (Acant).— *Parasitol.*, 58, N 3, p. 671—682.
- Whitfield P. 1970. The egg sorting function of the uterine bell of *Polymorphus minutus* (Acanthocephala).— *Parasitol.*, 61, N 1, p. 111—126.

К РЕВИЗИИ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ ТРЕМАТОД СЕМЕЙСТВА *LECITHODENDRIIDAE* LÜHE, 1901

И. А. ХОТЕНОВСКИЙ

В 1896 г. Лоосс (Looss) создал для трематод, найденных им в кишечнике летучих мышей из Египта, род *Lecithodendrium*. Позднее, в 1899 г. он нашел значительное сходство между родами *Lecithodendrium* и *Brachycoelium* и объединил их во вновь созданное подсемейство *Brachycoeliinae*, в которое также включил роды *Phaneropsolus* и *Pycnoporos*. Люе (Lühe, 1909) подтвердил в своей работе точку зрения Лоосса.

В 1899 г. Лоосс объединил роды *Prosotocus* и *Pleurogenes* в подсемейство *Pleurogeninae* и включил его вместе с *Brachycoeliinae* в семейство *Brachycoeliidae*.

В 1901 г. Люе впервые упомянул о подсемействе *Lecithodendrinae*, название которого в 1902 г. было исправлено Лооссом на *Lecithodendriinae*.

В 1911 г. Однер (Odhnér) перевел все роды, кроме *Brachycoelium*, из подсемейства *Brachycoeliinae* в подсемейство *Lecithodendriinae*. *Brachycoeliinae* с родом *Brachycoelium* он отнес к семейству *Dicrocoeliidae*. В той же работе Однер отметил большую близость между подсемействами *Lecithodendriinae* и *Pleurogeninae* и объединил их в новое семейство *Lecithodendriidae* со следующим диагнозом: форма тела от сильно вытянутой, почти линейной до почти круглой. Брюшная присоска расположена в середине тела или недалеко от нее. Вооружение кутикулы имеется или отсутствует. Кишечник с глоткой, пищеводом и ветвями различной длины. Выделительный пузырек Y-образный. Семенники почти симметричны, расположены на разных уровнях косо друг к другу. Яичник дорзальный, цельнокрайный,

расположен медианно недалеко от брюшной присоски, иногда в передней части тела, иногда в задней, иногда на их границе. Маленький семеприемник и лауреров канал всегда имеются. Желточники расположены с двух сторон в виде древовидных групп фолликулов, на разных уровнях, но никогда не лежат позади середины тела. Матка сильно извитая, обычно расположена в задней части тела. Половая пора в передней части тела медианно или на левом краю тела. Яйца многочисленные, мелкие, 0,017—0,038 мм длины. Скорлупа от тонкой до массивно толстой. Паразиты кишечника насекомоядных.

Однако Однер тут же (хотя и с некоторой оговоркой) включил в это семейство роды *Anchitrema* и *Eumegacetes*, имеющие желточники, простирающиеся далеко назад от середины тела. Это нарушение самим Однером диагноза семейства, установленного им, привело в дальнейшем, к крайней гетерогенности семейства *Lecithodendriidae*.

В 1922 г. Травассос (Travassos) возвел род *Eumegacetes* в ранг самостоятельного семейства, а в 1928 г. он создал род *Castroia*, который наряду с *Lecithodendrium*, *Paralecithodendrium* (у Однера подрод рода *Lecithodendrium*) и *Acanthatrium* включил в подсемейство *Lecithodendriinae*, и род *Mosesia*, который вместе с родами *Pleurogenes*, *Pleurogenoides*, *Cryptotrema*, *Limatulium*, *Loxogenes*, *Prosotocus*, *Brandesia*, *Phaneropsolus* и *Parabascus*, в подсемейство *Pleurogeninae*.

В 1928 г. Фурман (Fuhrmann) дал следующую систему семейства:

Подсемейства:

Lecithodendriinae Looss, 1902
(сип. *Brachycoelinae* Looss, 1899)

Pleurogeninae Looss 1899

Роды и подроды:

Lecithodendrium Looss, 1896 (подроды *Lecithodendrium* Looss, 1896; *Paralecithodendrium* Travassos, 1928); *Pycnopus* Looss, 1899; *Phaneropsolus* Looss, 1899; *Parabascus* Looss, 1907; *Mesodendrium* Faust, 1919; *Acanthatrium* Faust, 1919; *Limatulium* Travassos, 1921; *Castroia* Travassos, 1928; *Pleurogenes* Looss, 1896; *Loxogenes* Stafford, 1905; *Prosotocus* Looss, 1899; *Mosesia* Travassos, 1921; *Postorchigenes* Tubangui, 1928; *Brandesia* Stossich, 1899; *Pleurogenoides* Travassos, 1921; *Ganeo* Klein, 1905; *Eumegacetes* Looss, 1900; *Anchitrema* Looss, 1899

В 1931 г. Дольфус (Dollfus) свел род *Mesodendrium* в синонимы к *Lecithodendrium*.

В 1934 г. Сривастава (Srivastava) впервые предпринял ревизию систематического положения трематод семейства *Lecithodendriidae*. По мнению этого автора, основными признаками подсемейств должны являться положение половой поры и принадлежность к определенным хозяевам, а такие признаки, как длина ветвей кишечника, протяженность желточников и положение семенников в виду их большой вариабельности учитываться не должны. Сривастава признает ранее предложенное деление лецитодендриид на два подсемейства и предлагает следующую систему *Lecithodendriidae*:

Подсемейства:

Lecithodendriinae Looss, 1902

Pleurogeninae Looss, 1899

Роды:

Lecithodendrium Looss, 1896; *Pycnopus* Looss, 1899; *Phaneropsolus* Looss, 1899; *Anchitrema* Looss, 1899; *Eumegacetes* Looss, 1900; *Acanthatrium* Faust, 1919; *Limatulium* Travassos, 1921; *Castroia* Travassos, 1928; *Mosesia* Travassos, 1921; *Prostodendrium* Dollfus, 1931; *Pleurogenes* Looss, 1896; *Prosotocus* Looss, 1899; *Brandesia* Stossich, 1899; *Ganeo* Klein, 1905; *Parabascus* Looss, 1907; *Cryptotropa* (Ozaki, 1926); *Postorchigenes* Tubangui, 1928; *Mehraorchis* Srivastava, 1934

Если Однер (1911) в приведенном им диагнозе *Lecithodendriidae* указал на некоторые конкретные признаки семейства (форма выделительного пу-

зыря и протяженность желточников), то Сривастава (1934) в своем диагнозе семейства уже не приводит ни одного конкретного признака (выделительный пузырь Y или Y-образный, желточники различной протяженности из немногих или многочисленных фолликулов, ограниченных определенным участком или разбросанных по всему телу). В результате ревизии, проведенной Сриваставой, семейство *Lecithodendriidae* практически утратило признаки, отличающие его от других семейств и в него стали включать любых трематод, которые по каким-либо признакам не подходили под диагнозы других семейств.

Так, Мера (Mehra, 1935) описал из крокодила новый вид и род трематоды *Exotidendrium gharialii*, характеризующийся наличием бессистемно разбросанных в задней половине тела желточников, большим мешковидным мегратермом, покрытым изнутри шипиками и яйцами с филаментом. Этот род Мера включил в семейство *Lecithodendriidae* и создал для него самостоятельное подсемейство. Все включенные в это семейство роды Мера (1935) разделил на шесть подсемейств:

Подсемейства:

Anchitreminae Mehra, 1935
Lecithodendriinae Looss, 1902
Pleurogeninae Looss, 1899

Phaneropsolinae Mehra, 1935
Exotidendriinae Mehra, 1935
Eumegacetiinae Mehra, 1935

Роды:

Anchitrema Looss, 1899; *Castroia* Travassos, 1928; *Pycnopus* Looss, 1899; *Lecithoporus* Mehra, 1935; *Lecithodendrium* Looss, 1896; *Mesodendrium* Faust, 1919; *Pleurogenes* Looss, 1896; *Prosotocus* Looss, 1899; *Mehraorchis* Srivastava, 1934; *Pleuropsolus* Mehra, 1935; *Cryptotropa* (Ozaki, 1926); *Brandesia* Stossich, 1899; *Postorchigenes* Tubangui, 1928; *Parabascus* Looss, 1907; *Mosesia* Travassos, 1921; *Limatulium* Travassos, 1921; *Phaneropsolus* Looss, 1899; *Exotidendrium* Mehra, 1935; *Eumegacetes* Looss, 1900

Гетерогенность этого семейства еще более усилила работа Шидата (Szidat, 1943), считавшего, что в лецитодендриид на правах отдельных подсемейств должны быть включены роды *Asymphyllodora*, *Monorchis*, *Zoogonus*, *Proctotrema*. Шидат не дал разрывного объяснения своей точки зрения, и она не была поддержана другими авторами.

В 1943 г. Скарбилович провела ревизию *Lecithodendriidae*. В основу деления этого семейства на подсемейства она положила признак расположения полового отверстия относительно средней линии тела и брюшной присоски. Каждое подсемейство она разделила на трибы, положив в их основу признак положения полового отверстия вблизи или на некотором расстоянии от брюшной присоски к переднему или заднему краю тела. К сожалению, она не принимала во внимание такой важный признак, как наличие или отсутствие половой бурсы, в результате чего в одну трибу попали и подсемейства, имеющие бурсу, и те, которые ее не имеют. Все включенные в семейство *Lecithodendriidae* роды Скарбилович (1943, 1948) разделила на четыре подсемейства и шесть триб следующим образом:

Подсемейства:

Lecithodendriinae Looss, 1902

Трибы:

Lecithodendriia Scharbilovich, 1943

Роды:

Lecithodendrium Looss, 1896; *Paralecithodendrium* Travassos, 1928; *Castroia* Travassos, 1928; *Glyptoporus* Macy, 1936; *Travassodendrium* Scharbilovich, 1943; *Prostodendrium* Dollfus, 1931; *Acanthatrium* Faust, 1919; *Skrjabodendrium* Scharbilovich, 1943; *Pycnopus* Looss, 1899; *Lecithoporus* Mehra, 1935; *Anchithema* Looss, 1899; *Phaneropsolus* Looss, 1899; *Pleuropsolus* Mehra, 1935; *Loxogenes* Stafford, 1905

Phaneropsola Scharbilovich, 1943

(1969) о переводе рода *Basantisia* в семейство *Microphallidae* (что мы также считаем вполне справедливым), создал новые подсемейства *Posteroecirrinae* (с родом *Posterocirrus*), *Prosthopenoidinae* (с родом *Prosthopenoides*) и *Philandrophilinae* (с родом *Philandrophilus*), а также поддержал подсемейства: *Loxogenoidinae* (с родом *Loxogenoides*), созданное Оденингом (Оденинг, 1964 а, б); *Metoliphilinae* Macy et Bell, 1968 (с родом *Metoliphilus*) и *Odeningotrematinae* Rohde, 1962 (с родами *Odeningotrema* и *Pseudocryptotropa*). Как в 1958 г. так и в 1971 г. Ямагути не привел никаких обоснований совершенных им перестроек системы лецитодендриид и, по нашему мнению, совершенно непродуманно излишне усложнил и без того запутанную систему этого семейства.

Впервые глубокая ревизия систематического положения лецитодендриид была проведена Оденингом (1959, 1964 а, б), считавшим строение выделительной системы наиболее константным признаком у трематод, использование которого позволило бы построить их систему максимально приближенной к естественной. Оденинг также считал, что для таксономических выводов необходимо учитывать и другие данные по морфологии и циклам развития. Суть проведенной им перестройки системы лецитодендриид заключалась в следующем: он выделил подсемейство *Pleurogeninae* в самостоятельное семейство, перевел подсемейство *Leyogoniminae* в семейство *Stomylotrematidae*, возвел подсемейство *Allassogonoporinae* в ранг семейства, в которое включил роды *Allassogonoporus* и *Cephalophallus*, а также высказался в пользу самостоятельности семейств *Eumegacetidae*, *Ananterotrematidae* и *Cortrematidae*, выделенных из состава лецитодендриид. Кроме того, Оденинг свел подсемейства *Basantisiinae*, *Limatulinae*, *Palitrematinae* и *Parabascinae* в синонимы к *Phaneropsolinae*, а также перевел род *Aliptrrema* в семейство *Ochetosomatidae*. Несмотря на то, что работы Оденинга внесли значительный вклад в упорядочение системы лецитодендриид, они все же не внесли достаточной ясности в этот вопрос.

Майр, Линсли и Юзингер (1956), Майр (1971), определяя семейство как таксон, дали ему следующее определение: семейство — это таксономическая категория, содержащая один род или монофилитическую группу родов и отделенная от других семейств явным разрывом. Именно этого «хиатуса» и не было четко заметно после работ Оденинга, Ямагути или их предшественников.

В 1961 г. нами была опубликована работа по морфологии и систематическому положению сосальщиков рода *Cortrema*, в которой был сделан неправильный вывод о неправомерности созданного Ямагути (1958) семейства *Cortrematidae* и включении этого рода в *Lecithodendriidae*. Дальнейшие исследования убедили нас в правильности выделения этого рода в самостоятельное семейство (Хотеновский, 1975) на основании особенностей строения протоков половой системы, положения половой поры и формы выделительного пузыря.

В 1964 г. Андрейко и Хотеновский описали новый род и вид трематоды *Posterocirrus clethrionomi* из рыжей полевки, который они включили в *Lecithodendriidae*. Дальнейшее изучение лецитодендриид показало, что по мешковидной форме выделительного пузыря и положению полового отверстия на заднем конце тела *Posterocirrus* должен быть выведен из лецитодендриид. В 1968 г. Воше (Vaucher) описал из полевки в Швейцарии новый род и вид трематоды *Paraleyogonimus baeri*. К сожалению, мы не смогли достать этой работы. Однако, судя по описанию рода, помещенному в монографии Ямагути (1971), можно предположить, что Воше нашел и описал трематоду, похожую на *Posterocirrus* лопастью формой семенников и яичника и положением половой поры. По своим морфологическим признакам *Posterocirrus*, видимо, должен быть переведен в семейство *Stomylotrematidae* (подсемейство *Leyogoniminae*).

На основании сравнительно-морфологического изучения трематод родов *Cryptotropa*, *Pseudocryptotropa*, *Odeningotrema*, *Cephalouterina* и *Novotrema*, ранее отнесенных к *Lecithodendriidae*, мы (Хотеновский, 1965, 1974б) создали для них семейство *Cryptotropidae*.

В дальнейшем, в результате проведенного анализа морфологических признаков сосальщиков рода *Eumegacetes* мы (Хотеновский, 1966) присоединились к мнению исследователей (Travassos, 1922, 1928; Yamaguti, 1958, 1971, и др.), считавших *Eumegacetidae* самостоятельным семейством.

В 1968 г. мы поддержали мнение Оденинга (1959, 1964 а, б), создавшего семейство *Pleurogenidae*, и провели ревизию систематического положения включенных в это семейство трематод, характеризующихся наличием хорошо развитой половой бursy и Y-образного выделительного пузыря.

Позднее (Хотеновский, 1971а) мы пришли к выводу о неправильности мнения Однера (1911), включившего род *Ganeo* в *Lecithodendriidae*. По своим морфологическим признакам этот род не может быть отнесен ни к *Pleurogenidae*, ни к *Lecithodendriidae*. Мы перевели его в семейство *Ochetosomatidae* на правах отдельного подсемейства.

В том же году (Хотеновский, 1971б) мы присоединились к точке зрения Оденинга (1964 а, б), высказанной им относительно перевода подсемейства *Leyogoniminae* из *Lecithodendriidae* в *Stomylotrematidae*. Мы также полностью поддерживаем мнение этого автора, считающего *Allassogonoporidae* самостоятельным семейством (Хотеновский, 1974а).

Рассматривая систематическое положение трематод родов *Acanthatrium*, *Mesothatrium* и *Papillatrium*, обосновали ликвидацию последнего рода как недостаточно обоснованного (Хотеновский, в печати).

В 1955 г. Дюбуа (Dubois) свел роды *Chiroptodendrium*, *Skrjabinodendrium* и *Travassodendrium* в синонимы к роду *Prosthodendrium*. Мы присоединяемся к точке зрения этого автора и сводим в синонимы к последнему роду род *Capronia* как недостаточно обоснованный.

Ввиду того, что семейство *Lecithodendriidae*, как мы уже отмечали выше, полностью утратило четкие границы, отделяющие его от других семейств, считаем необходимым установить эти границы. При этом за основу диагноза семейства должен быть взят диагноз этого семейства, данный Однером (1911).

Диагноз семейства *Lecithodendriidae* Luhe, 1901: Тело мелкого или среднего размера, округлое, овальное, веретеновидное или вытянутое. Поверхность чаще не вооружена, реже покрыта шипиками. Присоски простые, округлые. Ротовая присоска терминальная или субтерминальная, брюшная — в средней трети тела или на ее границах. Предглотка имеется или отсутствует. Глотка небольшая. Пищевод имеется или отсутствует. Ветви кишечника мешковидные, короткие, не переходят назад от уровня средней трети тела. Выделительный пузырь Y-образный с ветвями различной длины и непарным протоком, не выходящим за пределы уровня задней трети длины тела. Выделительная пора на заднем конце тела.

Семенники округлые или овальные, реже неправильной формы или слаболопастные, расположены по краям тела симметрично, реже чуть наискось; чаще на уровне брюшной присоски, реже впереди или позади ее. Половая бурса отсутствует. Семенной пузырек заключен в мембрановидном образовании или лежит свободно в паренхиме. Простатическая часть и семенного извергательного канала имеются. Циррус имеется или отсутствует. Семенной пузырек обычно расположен впереди брюшной присоски, реже дорзально или позади ее. Половое отверстие медианное, редко субмедианное; обычно впереди, реже позади брюшной присоски, но всегда вблизи от нее. Половой атриум имеется, может содержать шипики различной длины и расположений. Яичник небольшой, округлый, овальный, лопастью формой. Он лежит на уровне, впереди или позади семенников и брюшной формы. Он лежит на уровне, впереди или позади семенников и брюшной

присоски. Как яичник, так и семенники никогда не лежат вблизи от заднего конца тела. Семенприемник и лауреров канал имеются. Желточники из фолликулов различной формы, лежащих сплошной массой или двумя группами, обычно в передней половине тела, реже в средней трети длины его, но никогда не проходят назад от средней трети тела, обычно впереди семенников, реже позади них. Петли матки лежат в основной массе позади брюшной присоски. Метртерм имеется (невооруженный) или отсутствует. Женское половое отверстие рядом с мужским. Яйца обычно многочисленные, без филаментов, снабженные крышечкой и небольшим выступом на противоположных полюсах.

Паразиты кишечника, реже желчного пузыря и протоков печени, главным образом летучих мышей, реже других млекопитающих и птиц.

Типовой род: *Lecithodendrium* Looss, 1896.

В результате проведенной ревизии систематического положения лецитодендриид, их система представляется нам следующим образом:

Семейство	Роды (с указанием их синонимов):
<i>Lecithodendriidae</i> Lühe, 1901	<i>Lecithodendrium</i> Looss, 1896 (син.: <i>Mesodendrium</i> Faust, 1919; <i>Glirotrema</i> Kirschenblat, 1941; <i>Papillatrium</i> Richard 1966 in part). <i>Acanthatrium</i> Faust, 1919 <i>Castroia</i> Travassos, 1928 <i>Gyrabascus</i> Macy, 1935 <i>Echinuscodendrium</i> Skarbilovich, 1943 <i>Mesothatrium</i> Skarbilovich, 1947 <i>Ochoterenatrema</i> Caballero, 1943 <i>Ophiosacculus</i> Macy, 1935 <i>Prosthodendrium</i> Dollfus, 1931 (син.: <i>Lecithodendrium</i> Looss, 1896 in part. <i>Chiroptodendrium</i> Skarbilovich, 1943; <i>Skrijabinodendrium</i> Skarbilovich, 1943; <i>Travassodendrium</i> Skarbilovich, 1943; <i>Longitrema</i> Chen, 1954; <i>Capronia</i> Capron, Deblock, Bryco, 1961; <i>Papillatrium</i> Richard, 1966 in part.) <i>Pycnporus</i> Looss, 1899 (син.: <i>Lecithoporus</i> Mehra, 1935) <i>Retortosacculus</i> Yamaguti, 1958

Следующие роды не могут быть отнесены к лецитодендридам ввиду их несоответствия диагнозу семейства:

Exotidendrium Mehra, 1935 характеризуется желточниками, достигающими заднего конца тела, яйцами с филаментом, вооруженным мешковидным метртермом. По этим признакам ближе всего подходит к семейству *Monorchidae*.

Loxogenoides Kaw, 1945 характеризуется Т-образным выделительным пузырем с длинным непарным протоком, маткой, расположенной в передней части тела, длинными ветвями кишечника. По форме выделительного пузыря, бursy и встречаемости у амфибий сближается с семейством *Brachycoeliidae*, но отличается от него протяженностью ветвей кишечника и расположением петель матки. Дальнейшее систематическое положение этого рода пока не ясно.

Metoliphilus Macy et Bell, 1968 характеризуются длинными ветвями кишечника, мешковидным выделительным пузырем, хорошо развитой бурсой. По своим морфологическим признакам сближается с семейством *Stomylotrematidae*.

Ornithodendrium Oschmarin et Dozenko, 1950 характеризуется длинными ветвями кишечника, Т-образным выделительным пузырем с длинным непарным стволом, маленькой преацетабулярной бурсой. По своей морфологии ближе всего подходит к семейству *Dicrocoeliidae*.

Wetzelitrema Raysky et Fahmy, 1962 обнаружен в желчном пузыре птицы *Oidemia nigra*. Авторы рода не привели подробного описания этой трема-

тоды, но судя по приведенному ими рисунку, она должна быть переведена в семейство *Gymnophallidae*.

Prosthopusoides Martin, 1966 характеризуется шиповатой кутикулой, короткими ветвями кишечника, У-образным выделительным пузырем с коротким непарным протоком и длинными ветвями, наличием половой бурсы и цирруса. По совокупности признаков ближе всего подходит к семейству *Pleurogenidae*.

Vesperugodendrium Pande, 1937 характеризуется сложным устройством брюшной присоски, имеющей по краям кармановидные образования и несущей в центре половое отверстие. По этим признакам может быть переведен в семейство *Heterophiidae*. Однако окончательное решение этого вопроса требует дополнительных исследований.

Philandrophilus Thatcher, 1970 характеризуется наличием мощно развитой бурсы и цирруса. По своей морфологии должен быть переведен в семейство *Pleurogenidae*.

Caprimolgorchis Jha, 1943 характеризуется наличием половой присоски. Создавая этот род, Джа высказывал предположение о его возможной близости с семейством *Heterophiidae*, куда он, по нашему мнению, и должен быть переведен.

Neoprosthodendrium Hall, 1960. Прогенетическая метацеркария, характеризующаяся наличием аксессуарной папиллы, расположенной впереди слабо развитой бурсы. По этому признаку не может быть включен в *Lecithodendriidae* и, возможно, он должен быть переведен в *Heterophiidae*.

В заключение настоящей работы считаем необходимым дать таблицу для определения родов семейства *Lecithodendriidae*.

Таблица для определения родов семейства *Lecithodendriidae*

- 1(12). Половая пора преацетабулярная.
- 2(9). Желточники претестиккулярные.
- 3(4). Семенной пузырек лежит свободно в паренхиме и не окружен мембрановидным образованием. Паразиты желчного пузыря летучих мышей *Castroia* Travassos, 1922.
- 4(3). Семенной пузырек окружен мембрановидным образованием. Паразиты кишечника летучих мышей, реже других млекопитающих. *Acanthatrium* Faust, 1919.
- 5(6). Половой атриум вооруженный *Acanthatrium* Faust, 1919.
- 6(5). Половой атриум невооруженный.
- 7(8). Желточники пара- или постацетабулярные. Семенники постацетабулярные *Pycnporus* Looss, 1899.
- 8(7). Желточники преацетабулярные. Семенники пара- или преацетабулярные *Prosthodendrium* Dollfus, 1931.
- 9(2). Желточники посттестиккулярные.
- 10(11). Половой атриум вооруженный *Mesothatrium* Skarbilovich, 1948.
- 11(10). Половой атриум невооруженный *Lecithodendrium* Looss, 1896.
- 12(1). Половая пора иного положения.
- 13(14). Половая пора парацетабулярная *Ochoterenatrema* Caballero, 1943.
- 14(13). Половая пора постацетабулярная.
- 15(20). Ветви кишечника не проходят назад от уровня брюшной присоски. Паразиты летучих мышей.
- 16(17). Семенной пузырек очень длинный, лежит свободно в паренхиме *Ophiosacculus* Macy, 1935.
- 17(16). Семенной пузырек небольшой, окружен мембрановидным образованием.
- 18(19). Семенники на уровне брюшной присоски. Семенной пузырек маленький, ретортвидный. Яичник на уровне или впереди брюшной присоски *Retortosacculus* Yamaguti, 1958.
- 19(18). Семенники позади брюшной присоски. Семенной пузырек маленький, горизонтальный. Яичник на уровне или позади брюшной присоски *Gyrabascus* Macy, 1935.
- 20(15). Ветви кишечника проходят назад от уровня брюшной присоски. Паразиты птиц *Echinuscodendrium* Skarbilovich, 1943.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейко О. Ф., Хотеновский И. А. 1964. Морфология и систематическое положение сосальщика *Posterocirrus clethrionomti* gen. et sp. nov. (*Lecithodendriidae* Odhner, 1911; *Trematoda*). — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 22, стр. 220—223.
- Маар Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М., изд-во «Мир», стр. 1—454.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. М., изд-во «Иностран. лит.», стр. 1—352.
- Ошмарин П. Г., Алексеев В. М. и Сметанина З. Б. 1969. Новые представители рода *Vasantisia* Pande, 1938 и положение этого рода в системе трематод. — Паразитология, 3 (3), стр. 244—248.
- Скарбилов Т. С. 1943. К перестройке систематики трематод семейства *Lecithodendriidae* Odhner, 1911. — Докл. АН СССР, 38 (7), стр. 250—252.
- Скарбилов Т. С. Семейство *Lecithodendriidae* Odhner, 1911. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М.—Л., изд-во АН СССР, 2, стр. 337—590.
- Скрыбин К. И. 1966. Семейство *Anchithrematidae* (Caballero, 1961). В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», стр. 53—61.
- Скрыбин К. И., Коваль В. П. 1966. Семейство *Anenterotrematidae* Yamaguti, 1958. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 22, стр. 459—478.
- Хотеновский И. А. 1961. Морфология и систематическое положение сосальщиков рода *Cortrema* Tang, 1951 (*Lecithodendriidae* Odhner, 1911). — Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР, 20, стр. 324—338.
- Хотеновский И. А. 1965. Семейство *Cryptotriptidae* fam. nov. (*Trematoda*). — Труды Зоол. ин-та АН СССР, 35, стр. 192—207.
- Хотеновский И. А. 1966. Семейство *Eumegacetiidae* Travassos, 1922. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М.—Л., изд-во «Наука», М., 22, стр. 133—174.
- Хотеновский И. А. 1968. Семейство *Pleurogenidae* Looss, 1899. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 23, стр. 135—306.
- Хотеновский И. А. 1971 а. Дополнение к семейству *Ochetosomatidae* Leao, 1945. Подсемейство *Ganeoninae* Yamaguti, 1958. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», стр. 341—356.
- Хотеновский И. А. 1971 б. Дополнение к семейству *Stomylotrematidae* Pocho, 1926. Подсемейство *Leyogoniminae* Dollfus, 1951. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 24, стр. 357—378.
- Хотеновский И. А. 1974 а. Семейство *Allassogonoporidae* Skarbilovich, 1947. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 25.
- Хотеновский И. А. 1974 б. Семейство *Cryptotriptidae* Yamaguti, 1958. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 25.
- Хотеновский И. А. 1975. Дополнение к семейству *Cortrematidae* Yamaguti, 1958. В кн.: К. И. Скрыбин «Трем. жив. и чело.». М., изд-во «Наука», 25.
- Dollfus R. Ph. 1931. *Amoenitates helminthologicae*. I. A propos de la création de *Lecithodendrium laguncula*, Ch. W. Stiles et M. O. Nolan, 1931; Ann. Paras. hum. comp., 9, (5), p. 483—484.
- Dubois G. 1955. Les trematodes de Chiropteros de la collection Willy Aellen. Etude suivie d'une revision du sous-genre *Prosthodendrium* Dollfus, 1937 (*Lecithodendriidae* Lühe). — Rev. suis. zool., 62 (3), p. 469—506.
- Fuhrmann O. 1928. *Trematoda*. Zweite Klasse des clodus Plathelminthes. — Kükenthal und Krumbach, Handbuch der Zoologie, II (3), S. 1—128.
- Looss A. 1896. Recherches sur la faune parasitaire de l'Egypte. I — Mem. Inst. Egypt, 3, p. 1—296.
- Looss A. 1899. Weitere Beiträge zur Kenntnis der Trematoden—Fauna Aegyptens, zugleich Versuch einer natürlichen Gliederung des Genus *Distomum* Retzius. — Zool. Jb., Syst., 12 (5—6), S. 521—784.
- Looss A. 1902. Ueber neue und bekannte Trematoden aus Seeschildkröten. Nebst Erörterungen zur Systematik und Nomenclatur. — Zool. Jb., Syst., 16 (3—6), S. 411—894.
- Lühe M. 1901. Zwei neue Distomen aus Indischen Anuren. — Cbl. Bact., Paras., 30 (4), S. 166—177.
- Lühe M. 1909. Parasitische Plattwürmer. I. Trematoden. — Süsswasserfauna Deutschlands, 17, S. 1—215.
- Mehra H. R. 1935. New trematodes of the family *Lecithodendriidae* Odhner, 1911, with a discussion of the classification of the family. — Proc. Acad. Sci. U. P. Agra and Oudh, Allahabad, India, 5 (1), p. 99—121.
- Odening K. 1959. Das Exkretionssystem von *Omphalometra* und *Brachycoelium* (*Trematoda*, *Digenea*) und Taxonomie der Unterordnung *Plagiorchiata*. — Zs. Parasitenk., 19 (5), p. 442—457.
- Odening K. 1964 a. Zur Taxonomie der Trematodenunterordnung *Plagiorchiata*. — Mber. Dtsh. Akad. Wiss. Berlin, 6 (3), S. 191—198.
- Odening K. 1964b. Exkretionssystem und systematische Stellung einiger Fledermaustrematoden aus Berlin und Umgebung nebst bemerkungen zum *Lecithodendrioiden* komplex. — Zs. Parasitenk., 24 (5), S. 453—483.
- Odhner T. 1911. Nordostafrikanische Trematoden grosstenteils vom Weissen Nil. —

- Res. swed. zool. Exped. Egypt and White Nile, 4, p. 1—166.
- Srivastava H. D. 1934. On the new trematodes of frogs and fishes of the United Provinces, India. Pt III. — Bull. Acad. Sci. U. P. Agra and Oudh, Allahabad, India, 3 (4), p. 239—256.
- Szidat L. 1943. Die Fischtrematoden der Gattung *Asymphylodora* Looss, 1899 und Verwandte. — Zs. Parasitenk., 13 (1), S. 25—61.
- Travassos L. 1922. Informações sobre a fauna helminthologica de Matto Grosso. — Folha medica, 3 (24), p. 187—190.
- Travassos L. 1928. Contribuições para o con-

- hecimento dos *Lecithodendriidae* do Brasil. — Mem. Inst. Osw. Cruz, 21 (1), p. 189—194.
- Vaucher C. 1968. Contribution à l'étude des endoparasites des micromammifères de Suisse. II: *Paraleygontimus baeri*, g., n. sp. *Lecithodendriidae*. — Bull. Soc. Neuch. sci. nat., 91, p. 21—30.
- Yamaguti S. 1958. Systema Helminthum. I. The digenetic trematodes of vertebrates. N. Y., p. 1—1575.
- Yamaguti S. 1971. Synopsis of digenetic Trematodes of Vertebrates I. Tokyo, p. 1—1074.

РЕВИЗИЯ РОДА ARHYTHMORHYNCHUS LÜHE, 1911 (ACANTHOCEPHALA: POLYMORPHIDAE)

Н. Г. ХОХЛОВА

Род *Arhythmorhynchus* Lühe, 1911 — один из многочисленных по количеству видов в семействе *Polymorphidae* Meyer, 1931. К настоящему времени насчитывается около 30 видов, описанных в составе данного рода или отнесенных к нему другими авторами. Из них только 15 видов можно считать вполне валидными представителями рода. Систематическое положение остальных видов спорно. Причиной этого является довольно сложная синонимика в пределах рода, а также неясность систематического положения отдельных видов в семействе *Polymorphidae*, т. е. отношения их к тем или иным родам данного семейства.

Род *Arhythmorhynchus* был обоснован Люэ (Lühe, 1911). Морфология типового вида — *A. frassoni* (Molin, 1858) легла в основу диагноза рода. Последующие изменения видового состава рода были связаны с описанием новых видов, синонимизацией и выделением некоторых видов во вновь созданные роды.

Систематика и морфология представителей рода *Arhythmorhynchus* привлекали внимание ряда исследователей (Van Cleave, 1916, 1945; Witenberg, 1932; Meyer, 1933). Наибольший интерес представляют для нас работы последних лет (Golvan, 1956, 1960; Петроченко, 1958; Yamaguti, 1963; Schmidt, 1973, и др.), в которых обобщены сведения из более ранних работ и приводятся новые данные и концепции.

Рассмотрим вначале данные трех современных монографий по акантоцефалам — Петроченко (1958), Гольвана (Golvan, 1960) и Ямагути (Yamaguti, 1963). Диагнозы рода *Arhythmorhynchus* во всех трех монографиях в принципе сходны и отличаются только более или менее подробным описанием морфологии его представителей. Как характерные признаки рода указываются: длинное, нитевидное тело, вооруженное шипиками в переднем расширенном отделе, где сконцентрированы фрагменты гигантских ядер; цилиндрический хоботок с расширением в средней части, нитевидные щелевидные железы в количестве 2—4; яйца с полярными пролонгациями средней оболочки. Хозяева: дефинитивные — рыбацкие и болотные птицы; промежуточные — ракообразные; дополнительные — рыбы.

Типовой вид — *A. frassoni* (Molin, 1858), Lühe, 1911. Видовой состав рода, по данным названных авторов, представлен в табл. 1. Как видно из этой таблицы, систематическое положение 11 видов не вызывает

Таблица 1

Видовой состав рода *Arhythmorhynchus* по разным авторам

Вид	Петроченко (1958)	Golvan (1960)	Yamaguti (1963)
<i>A. frassoni</i> (Molin, 1858)	+	+	+
<i>A. anser</i> Florescu, 1942	+	<i>A. longicollis</i>	+
<i>A. brevis</i> Van Cleave, 1916	+	+	+
<i>A. comptus</i> Van Cleave, Raush, 1950	+	+	+
<i>A. distinctus</i> Baer, 1956	—	+	+
<i>A. duocinctus</i> Chandler, 1935	+	+	+
<i>A. eroliae</i> (Yamaguti, 1939)	<i>Skrjabinorhynchus</i>	+	<i>Skrjabinorhynchus</i>
<i>A. frontospinosum</i> (Tubangui, 1935)	—	—	+
<i>A. fuscus</i> Harada, 1929	+	+	<i>A. hispidus</i>
<i>A. hispidus</i> Van Cleave, 1925	+	+	+
<i>A. invaginabilis</i> (Linstow, 1902)	+	<i>A. longicollis</i>	+
<i>A. johnstoni</i> Golvan, 1960	—	+	+
<i>A. longicollis</i> (Villot, 1875)	+	+	+
<i>A. macracanthus</i> Ward, Winter, 1952	—	+	+
<i>A. macrourus</i> (Bremser, 1821)	<i>A. frassoni</i>	<i>A. longicollis</i>	+
<i>A. plicatus</i> (Linstow, 1883)	+	+	+
<i>A. pumilirostris</i> Van Cleave, 1916	+	+	+
<i>A. roseum</i> (Molin, 1858)	<i>A. frassoni</i>	<i>A. frassoni</i>	+
<i>A. rubicundus</i> (Molin, 1859)	+	<i>A. frassoni</i>	+
<i>A. sachalinensis</i> Krotov, Petrotschenko, 1958	+	—	+
<i>A. siluricola</i> Dollfus, 1929	—	+	+
<i>A. teres</i> Van Cleave, 1920	+	+	+
<i>A. tigrinum</i> Moghe, Das, 1953	—	+	+
<i>A. trichocephalus</i> (Kaiser, 1893)	+	+	+
<i>A. tringi</i> Gubanov, 1952	+	—	+
<i>A. uncinatus</i> (Kaiser, 1893)	+	+	+

Примечание. Плюс (+) — вид указан в монографии; тире (—) — вид не упоминается в монографии.

расхождения мнений, 8 видов не упоминаются и 7 видов признаются синонимами одним или двумя авторами. По Петроченко, род содержит 17 видов; по Гольвану — 19 видов; по Ямагuti, — 24 вида.

После 1963 г. в составе рода *Arhythmorhynchus* были описаны новые виды: *A. limosae* n. sp. (Edmonds, 1971) и *A. capellae* n. sp. (Schmidt, 1963). Последний вид был переименован автором в *A. jeffreyi* (Schmidt, 1973) во избежание гомонимии (см. ниже — *Skrjabinorhynchus capellae* (Yamaguti, 1935).

Значительные изменения в систему рода *Arhythmorhynchus* внес Шмидт (Schmidt, 1973). Он восстановил род *Southwellina* Witenberg, 1932, выделенный из рода *Arhythmorhynchus* на основании наличия четырех цементных желез и веретеновидной формы тела (Witenberg, 1932). Типовой вид рода — *S. hispidus* (Van Cleave, 1925), имеет вооружение тела в виде двух зон шипов. Этот признак Шмидт включил в диагноз рода как один из основных дифференциальных признаков. В составе рода *Southwellina* он указывает следующие виды: *S. hispidus* (Van Cleave, 1925) (= syn. *Arhythmorhynchus fuscus* Harada, 1929 = syn. *A. duocinctus* Chandler, 1935), *S. macracanthus* (Ward, Winter, 1952) и вновь описанный *S. dimorpha* Schmidt, 1973.

В той же работе Шмидт ликвидировал род *Skrjabinorhynchus* Petrotschenko, 1956, считая, что морфологические признаки, характерные для двух ви-

дов этого рода — *S. eroliae* (Yamaguti, 1939) и *S. capellae* (Yamaguti, 1935) — наличие четырех цементных желез, отсутствие заметных расширений тела и хоботка и отсутствие выделяющихся по размеру крючьев хоботка — не могут служить признаками, дифференцирующими данный род от рода *Arhythmorhynchus*, к которому должны быть отнесены названные виды.

Эти систематические перестройки, сделанные Шмидтом, мы считаем правомочными и необходимыми.

Остановимся подробнее на вопросе о синонимике отдельных видов в пределах рода.

К числу синонимов типового вида *A. frassoni* (Molin, 1858) разные авторы относят следующие виды (см. табл. 1): *A. macrourus* (Bremser, 1821), *A. roseum* (Molin, 1858) и *A. rubicundus* (Molin, 1859).

A. roseum и *A. macrourus* были помещены в число синонимов *A. frassoni* Мейером (Meyer, 1932), а затем — Петроченко (1958). *A. roseum* четко дифференцируется от *A. frassoni* по числу рядов крючьев на хоботке (30—36 рядов у *A. roseum* и 18—20 рядов у *A. frassoni*) и, следовательно, является самостоятельным видом.

Вид *A. macrourus* как недостаточно описанный (известна только длина тела червей), согласно статье 12 Международного кодекса зоологической номенклатуры, должен быть признан *nomen nudum*.

A. rubicundus, который был включен в число синонимов *A. frassoni* Гольваном (Golvan, 1956, 1960), дифференцируется от этого вида количеством крючьев в ряду (30 крючьев у *A. rubicundus* и 20 крючьев у *A. frassoni*) и является самостоятельным видом.

Ряд видов: *A. anser* Florescu, 1942; *A. invaginabilis* (Linstow, 1902); *A. macrourus* (Bremser, 1821) были отнесены к синонимам *A. longicollis* (Villot, 1875) Гольваном (Golvan, 1956, 1960). Вид *A. macrourus* был охарактеризован выше. *A. anser* не может быть дифференцирован по своим морфологическим признакам от *A. invaginabilis* (см. табл. 2) и является синонимом этого вида.

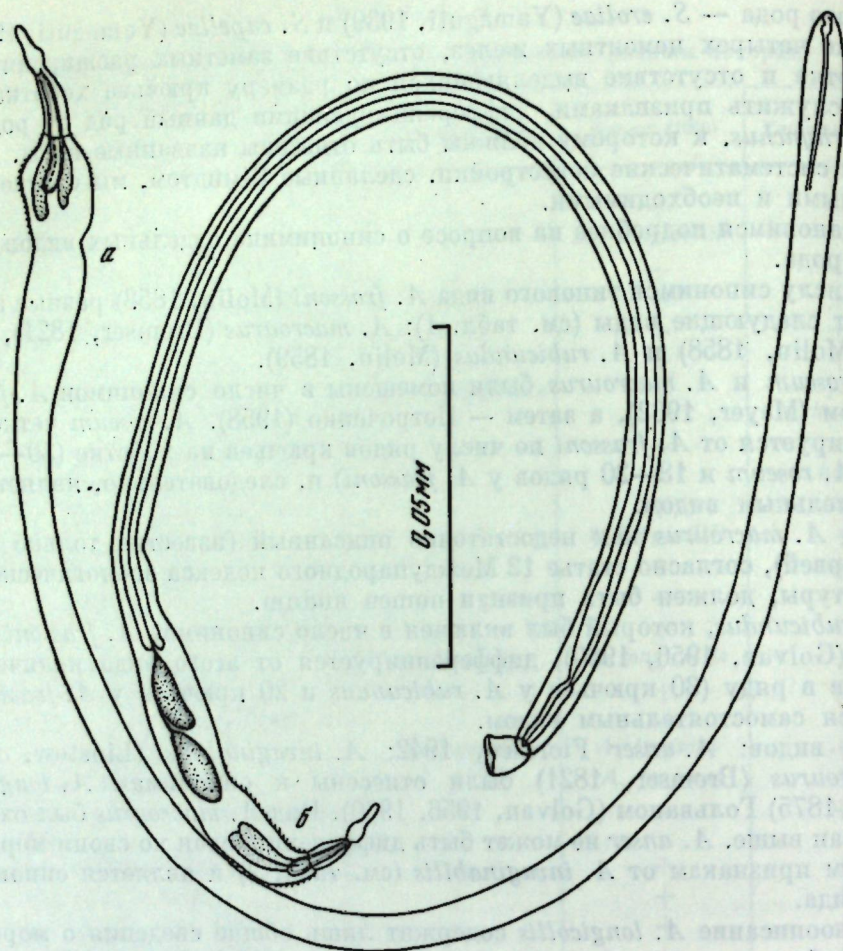
Первоописание *A. longicollis* содержит лишь общие сведения о морфологии скребня, позволяющие отнести его к роду *Arhythmorhynchus*: «Тело очень длинное, нитевидное. Передняя область тела слабо расширена и по-

Таблица 2

Сравнительно-морфологические признаки *Arhythmorhynchus invaginabilis* (Linstow, 1902), *A. anser* Florescu, 1942 и «*A. longicollis*» (Villot, 1875)

Вид	Длина тела, мм	Длина хоботка, мм	Число рядов крючьев	Число крючьев в ряду	Длина наибольших крючьев, мм
<i>A. invaginabilis</i> (по Linstow, 1902)	8—35		22—24	18—19	
(по Lundström, 1942)	7,2	1	24	19—20	0,048—0,051
<i>A. anser</i> (по Florescu, 1942)	44—70	0,95—1,46	22	22	
<i>A. longicollis</i> (по Golvan, 1956)	25—45	0,8—1	22—26	18—22	0,045
(по Белопольской, 1959)	26,5—59	0,87—0,95			0,047—0,051

крыта шипиками. Хоботок короткий, цилиндрический с довольно мощными крючками. Область между хоботком и вооруженной передней частью тела тонкая, цилиндрическая и длинная» (Villot, 1875). Единственный рисунок показывает лишь форму тела скребня. Отсутствие в описании данных о харак-

Рис. 1. *Arhythmorhynchus teres* Van Cleave, 1920

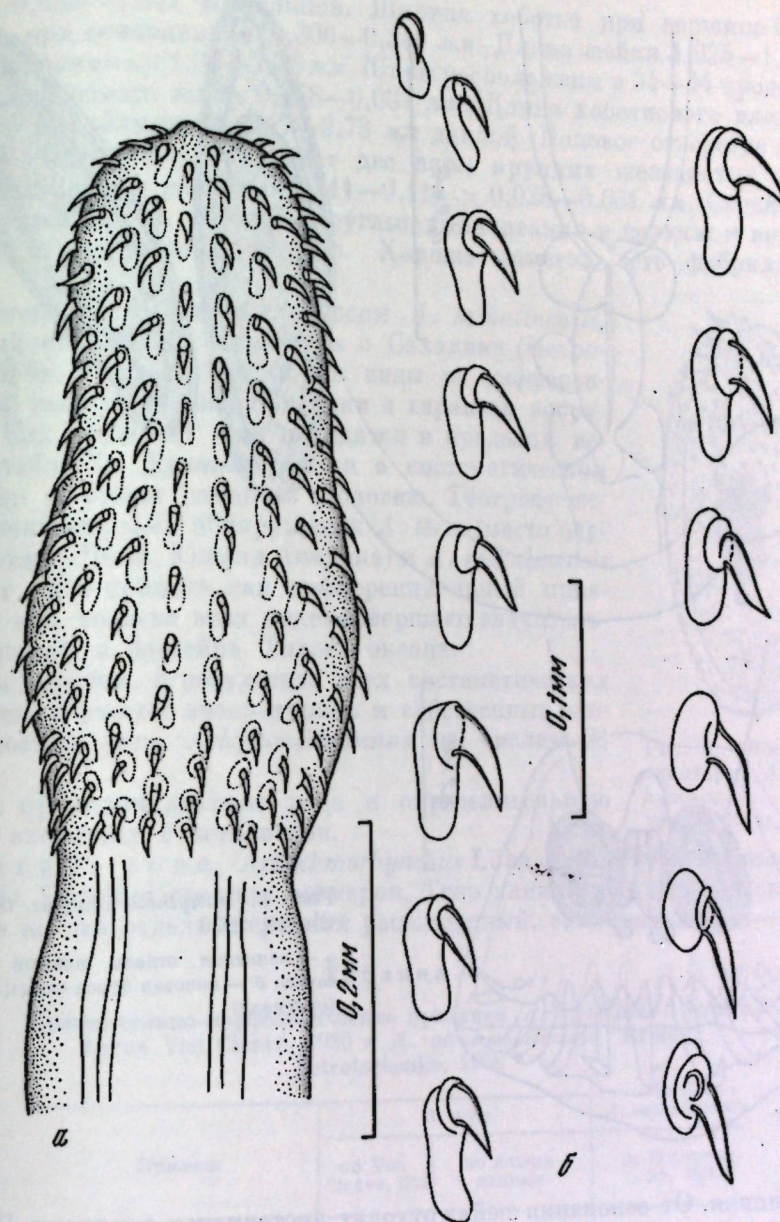
а — самец; б — самка (оригинал)

тере вооружения хоботка и мерных признаков, недостаточность иллюстративного материала позволяют определить описанные экземпляры лишь как *Arhythmorhynchus* sp.

В литературе имеется еще два описания *A. longicollis* — Гольвана (Golvan, 1956) и Белополюской (1959). По указанным выше причинам, эти описания не могут быть отнесены к виду *A. longicollis*. Сравнение данных о морфологии описанных этими авторами скребней с описанием *A. invaginabilis* (табл. 2) показывает, что в обоих случаях исследователи имели дело с этим видом.

В нашем распоряжении находился оригинальный материал по четырем видам рода *Arhythmorhynchus* от птиц северных районов Сибири и Дальнего Востока: *A. frassoni*, *A. invaginabilis*, *A. comptus* и *A. teres*. По двум видам — *A. comptus* и *A. teres* — мы располагали массовым материалом. Оригинальное описание *A. comptus* по материалу от куликов Чукотки было опубликовано ранее (Хохлова, 1966б).

Приводим оригинальное описание *A. teres*. Данный вид был зарегистрирован нами у 16 видов птиц Азиатской Субарктики (Хохлова, 1966а). Описание выполнено на основании изучения материала от обыкновенной чайки *Larus ridibundus* — с Камчатки, где наблюдалась наибольшая экстенсивность и интенсивность инвазии данного хозяина.

Рис. 2. *Arhythmorhynchus teres* Van Cleave, 1920

а — хоботок; б — крючья одного продольного ряда (оригинал)

Arhythmorhynchus teres Van Cleave, 1920

Скребни беловато-желтого цвета. Тело длинное, нитевидное, передний отдел его расширен, покрыт шипиками и отделен перетяжкой, за которой следует второе расширение и перетяжка, не всегда хорошо выраженные. Хоботок грушевидный с расширением в задней части. Хоботок вооружен чаще 18 рядами крючьев (вариации 17—19, редко 16—20 рядов) по 12—14 крючьев в ряду. Длина острия наибольших крючьев 0,055—0,058 мм, длина корня 0,065—0,068 мм. Крючья при вершине хоботка имеют острие длиной 0,034—0,049 мм, корни 0,049—0,062 мм; крючья при основании в виде шипов с ре-луцированными корнями, длина их острия 0,049—0,052 мм. Шейка кониче-

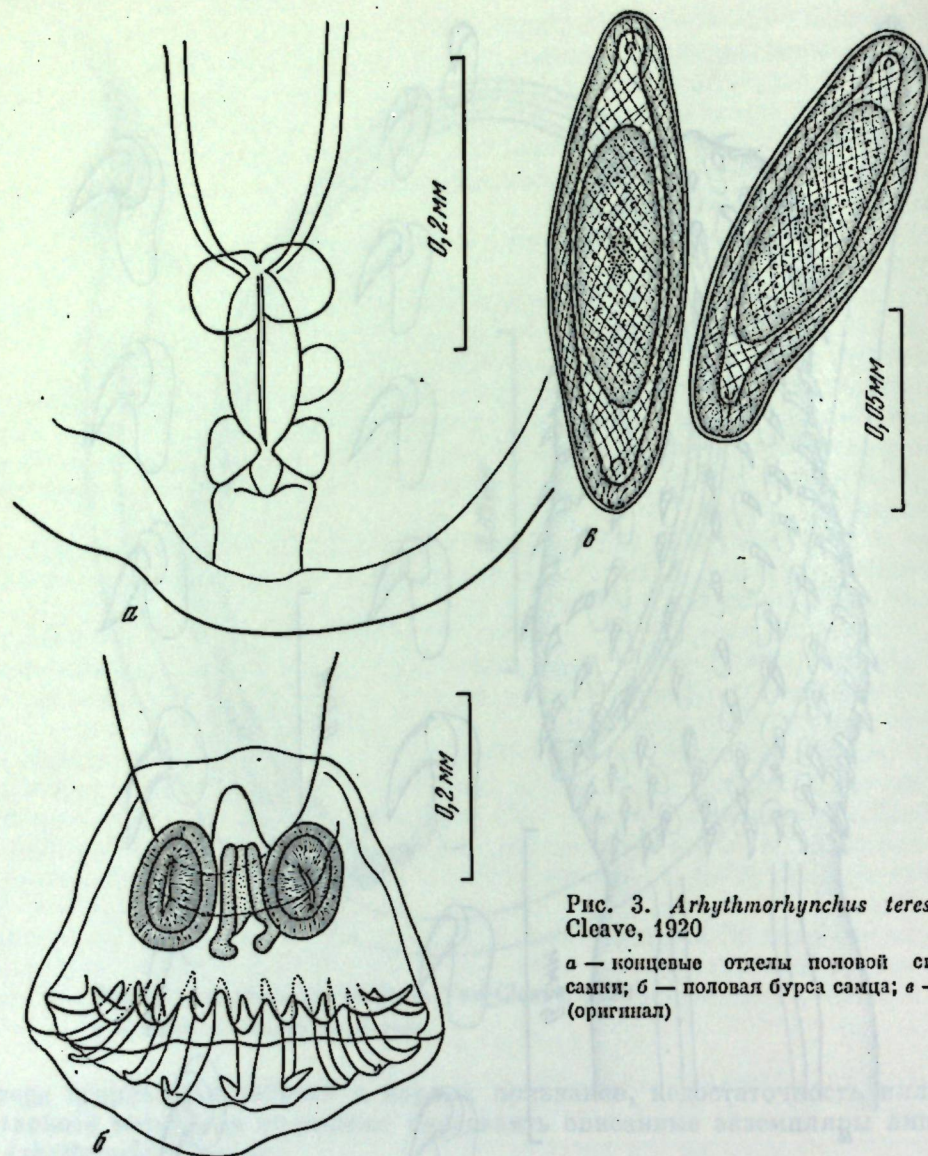


Рис. 3. *Arhythmorhynchus teres* Van Cleave, 1920

а — концевые отделы половой системы самки; б — половая бурса самца; в — яйца (оригинал)

ская, длинная. От основания шейки отходят листовидные лемниски. Половой диморфизм хорошо выражен: самцы значительно меньше самок.

С а м е ц. Длина тела 26—37 мм, максимальная ширина 0,535—0,920 мм. Передний расширенный отдел тела 3—4,2 мм длиной и 0,841—1,148 мм шириной. Длина хоботка 0,673—0,796 мм. Ширина хоботка при вершине 0,198—0,228 мм, при основании — 0,273—0,310 мм. Шейка 0,841—1,271 мм длиной. Зона шипов занимает 1,410—2,35 мм. Шипы расположены в 32—40 продольных рядов. Длина шипа — 0,025—0,031 мм. Хоботковое влагалище 1,440—3,06 мм длиной. Длина лемнисков 1,38—3,06 мм. Два овальных семенника расположены во втором расширенном участке тела. Размеры их 1,38—1,98 × 0,411—0,613 мм. Две нитевидные цементные железы тянутся позади семенников на 12,5—21 мм. Длина протоков цементных желез 1,163—1,38 мм. Колоколовидная бурса 0,613—0,920 мм длиной и 0,535—0,901 мм шириной, имеет два мышечных дивертикула и 18 ребер.

С а м к а. Длина тела 34—56 мм, максимальная ширина 0,613—1,0 мм. Длина переднего расширенного отдела 2,0—5,3 мм, ширина его 0,920—1,38 мм.

Хоботок 0,688—0,841 мм длиной. Ширина хоботка при вершине 0,213—0,288 мм; при основании — 0,306—0,340 мм. Длина шейки 1,025—1,38 мм. Зона шипов занимает 1,38—2,28 мм. Шипы расположены в 34—44 продольных ряда. Длина одного шипа 0,028—0,034 мм. Длина хоботкового влагалища 1,83—3,36 мм. Лемниски 1,47—2,73 мм длиной. Половое отверстие субтерминально. Влагалище окружают две пары крупных железистых клеток. Зрелые яйца имеют размеры: 0,111—0,114 × 0,028—0,031 мм. Средняя оболочка очень плотная, образует круглые выпячивания в полюсы и вплотную прилегает к наружной оболочке. Хорошо заметна сеть фибриллярных волокон.

К синонимам *A. teres* мы относим *A. sachalinensis*, описанный от *Calidris tenuirostris* с Сахалина (Петроченко, 1958). Морфологически эти виды не дифференцируются, так как мерные признаки и характер вооружения у них совпадает или находится в пределах вариаций (табл. 3). Хозяева близки в систематическом отношении и имеют сходную экологию. Географическая удаленность мест обнаружения *A. teres* (место первоописания — Чили, Южная Америка) и *A. sachalinensis* не может быть принята как дифференциальный признак, так как хозяева этих видов совершают значительные миграции в бассейне Тихого океана.

Таким образом, в результате всех систематических перестроек, с учетом литературных и собственных данных, в составе рода *Arhythmorhynchus* мы числим 21 вид.

Ниже приводим диагноз рода и определительную таблицу входящих в него видов.

Д и а г н о з рода. *Arhythmorhynchus* Lühe, 1911: *Polymorphidae*, *Polymorphinae*. Скребни средних размеров. Тело длинное, цилиндрическое, разделяется на два отдела: передний расширенный, занимающий 1,5—1,4

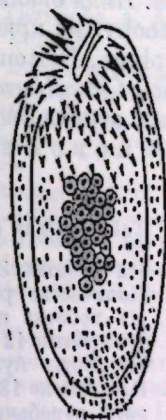


Рис. 4. Вооружение акантора *Arhythmorhynchus* sp. (по Golvan, Deltour, 1964)

Таблица 3

Сравнительно-морфологические признаки *Arhythmorhynchus teres* Van Cleave, 1920 и *A. sachalinensis* Krotov, Petrotschenko, 1958

Признак	<i>A. teres</i>		<i>A. sachalinensis</i>
	по Van Cleave, 1920	по нашим данным	по Петроченко, 1958
Длина тела, мм	43	26—56	30—48
» хоботка, мм	0,77	0,673—0,841	0,74
Число рядов крючьев	18	17—19(16—20)	18
» крючьев в ряду	14—16	12—14	12—13
Длина наибольших крючьев, мм	0,06	0,055—0,058	0,049—0,058
Длина яйца, мм	—	0,111—0,114	0,104—0,107
Ширина яйца, мм	—	0,028—0,031	0,026—0,029

ны тела, и задний — узкий, нитевидный. Передний отдел часто разделяется в середине перетяжкой. Он частично или полностью покрыт треугольными шипиками, расположенными в шахматном порядке. В передней части тела скопированы фрагменты гигантских ядер. Хоботок цилиндрический, с расширением в средней или задней трети, где расположены наиболее круп-

ные крючья. У некоторых видов крючья на вентральной поверхности хоботка могут быть значительно крупнее, чем на дорзальной. Шейка обычно длинная. Хоботковое влагалище длиной до переднего расширенного отдела тела, ниже границы шейки. Лемнiski жгутовидные, длиннее хоботкового влагалища, концы их иногда раздваиваются. Церебральный ганглий — в середине хоботкового влагалища. Семенники овальные, помещаются в переднем отделе тела. Позади них начинаются длинные нитевидные цементные железы в количестве 2—4. Вторая пара цементных желез может начинаться на уровне середины длины первой пары. Половые отверстия субтерминальны у обоих полов. Яйца овальные, с полярными пролонгациями средней оболочки. Акантор вооружен крючьями на головном конце и шипиками на теле (см. рис. 4, по Golvan, Deltour, 1964). Паразиты водно-болотных птиц (отряды *Charadriiformes*, *Ciconiiformes*, редко *Passeriformes*). Промежуточные хозяева — ракообразные отряда *Decapoda*, резервуарные хозяева — рыбы, амфибии, рептилии.

Типовой вид — *A. frassoni* (Molin, 1858) Lühe, 1911.

Таблица для определения видов рода *Arhythmorhynchus* Lühe, 1911

- 1(2). На хоботке 30—36 рядов крючьев *A. roseum* (Molin, 1858).
- 2(1). Количество рядов крючьев иное.
- 3(6). На хоботке не более 13 рядов крючьев.
- 4(5). На хоботке 12 рядов крючьев. Длина острия наибольших крючьев 0,048—0,060 мм. Паразиты куликов Дальнего Востока *A. erollae* (Yamaguti, 1939).
- 5(4). На хоботке 13 рядов крючьев. Длина острия наибольших крючьев 0,062 мм. Паразиты воробьиных птиц Средней Азии *A. plicatus* (Linstow, 1883).
- 6(3). Количество рядов крючьев на хоботке от 14 до 22.
- 7(16). На хоботке от 14 до 16 рядов крючьев.
- 8(9). Количество крючьев в ряду — 5 *A. distinctus* Baer, 1956.
- 9(8). Количество крючьев в ряду — 8 и более.
- 10(11). Количество крючьев в ряду 8—11 *A. comptus* Van Cleave, Raush, 1950.
- 11(10). Количество крючьев в ряду — 14 и более.
- 12(13). Количество крючьев в ряду — 30 *A. rubicundus* (Molin, 1858).
- 13(12). Количество крючьев в ряду 14—15.
- 14(15). Длина хоботка 0,45 мм. Размеры яиц: 0,065—0,089 × 0,018 мм *A. pumiliostris* Van Cleave, 1916.
- 15(14). Длина хоботка 0,6—0,72 мм. Размеры яиц: 0,092—0,100 × 0,017—0,020 мм *A. jeffreysi* Schmidt, 1963.
- 16(7). Количество рядов крючьев на хоботке от 17 до 24.
- 17(18). На хоботке 22—24 ряда крючьев. Длина наибольших крючьев 0,047—0,051 мм. Длина хоботка 0,87—1,0 мм *A. invaginabilis* (Linstow, 1902).
- 18(17). На хоботке 17—22 ряда крючьев.
- 19(22). Длина яиц — до 0,04 мм. Количество крючьев в ряду 20—22.
- 20(21). Паразиты птиц Палеарктики *A. frassoni* (Molin, 1858).
- 21(20). Паразиты птиц Австралии *A. johnstoni* Golvan, 1960.
- 22(19). Длина яиц 0,056 мм и более. Если размеры яиц меньше, то количество крючьев в ряду — не более 16.
- 23(26). Количество крючьев в ряду 19—22. Длина яиц около 0,080 мм.
- 24(25). Паразиты птиц Северной Америки *A. trichocephalus* (Kaiser, 1893).
- 25(24). Паразиты птиц Австралии *A. lmosae* Edmonds, 1971.
- 26(23). Количество крючьев в ряду от 12 до 18.
- 27(28). Количество крючьев в ряду 12—13. На хоботке 20—22 ряда крючьев *A. tringi* Gubanov, 1952.
- 28(27). Количество крючьев в ряду 13—18. На хоботке не более 20 рядов крючьев.
- 29(36). Паразиты птиц Голарктики.
- 30(31). Длина наибольших крючьев 0,110 мм. Размеры яиц: 0,056—0,060 × 0,027—0,035 мм *A. uncinatus* (Kaiser, 1893).
- 31(30). Длина наибольших крючьев от 0,040 до 0,060 мм.
- 32(33). Длина наибольших крючьев 0,041—0,047 мм. Размеры яиц: 0,076—0,100 × 0,024—0,030 мм *A. brevis* Van Cleave, 1916.
- 33(32). Длина наибольших крючьев от 0,054 до 0,060 мм.
- 34(35). Размеры яиц: 0,090—0,105 × 0,026—0,047 мм. Длина наибольших крючьев 0,054 мм *A. capellae* (Yamaguti, 1935).
- 35(34). Размеры яиц: 0,111—0,114 × 0,028—0,031 мм. Длина наибольших крючьев до 0,060 мм *A. teres* Van Cleave, 1920.
- 36(29). Паразиты животных других зоогеографических зон.

- 37(38). Количество крючьев в ряду 18. Личиночная форма у лягушек в Индии *A. tigrinum* Moghe, Das, 1953.
- 38(37). Количество крючьев в ряду 14—16.
- 39(40). На хоботке 20 рядов по 15—16 крючьев. Личиночная форма у рыб в Африке *A. siluricola* Dollfus, 1929.
- 40(39). На хоботке 18—20 рядов по 14—15 крючьев. Паразит голенастых птиц на Филиппинских островах *A. frontospinosus* (Tubangui, 1935).

ЛИТЕРАТУРА

- Белополюская М. М. 1959. Паразитофауна куликов побережий Японского и Баренцева морей. В сб. «Экологическая паразитология», Изд-во ЛГУ, стр. 22—57.
- Петроченко В. И. 1958. Акантоцефалы домашних и диких животных, т. II. М., Изд-во АН СССР, стр. 458.
- Хохлова Н. Г. 1966 а. Акантоцефалы птиц Азиатской Субарктики. — Материалы конф. ВОО, 3, стр. 297—306.
- Хохлова Н. Г. 1966 б. Акантоцефалы птиц Чукотки. — Труды ГЕЛАН СССР, 17, стр. 245—259.
- Edmonds S. J. 1971. Australian acanthocephala. N 13. Three new species. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 95, N 2, p. 55—60.
- Florescu B. 1942 (1943). *Arhythmorhynchus anser* n. sp. un nouveau Acanthocephala parasite de *Larus argentatus* cachinans sur la Mer Noire. — Bull. Sect. Scient. Acad. Roum., p. 157—161.
- Golvan Y. J. 1956. Acanthocephales d'oiseaux. I-e note. Description d'*Arhythmorhynchus longicollis* (Villot, 1875) et révision du genre *Arhythmorhynchus* Lühe, 1911 (*Acanthocephala*). — Ann. Parasitol. Hum. Comp., 31, N 3: 199—224.
- Golvan Y. J. 1960. Le phylum des *Acanthocephala* (3-e note). La Classe des *Palaeacanthocephala* (Meyer, 1931). — Ann. Parasitol. Hum. Comp., 35, N 1—2, p. 138—165; N 3, p. 350—386.
- Golvan Y. J., Deltour F. 1964. Spinulation des larves Acanthocephales: conséquences phylogénétiques et systématiques. — Compt. rendu Acad. Sci., 258, N 17, gr. 12, p. 4355—4357.
- Lühe 1911. *Acanthocephalen*. Brauer, Süswasserfauna Deutschlands, H. 16.
- Meyer A. 1933. *Acanthocephala*. — Bronn's Klass. u. Ordn. d. Tierreichs, 4, Abt. 2, Buch 2, Lief. 2, p. 333—582.
- Schmidt G. D. 1963. *Arhythmorhynchus capellae* sp. n. (*Polymorphidae: Acanthocephala*), a parasite of the common snipe *Capella gallinago delicata*. — J. Parasitol., 49, N 3, p. 483—484.
- Schmidt G. D. 1973. Resurrection of *Southwellina* Wintenberg, 1932 with a description of *Southwellina dimorpha* sp. n. and a key to genera in *Polymorphidae* (*Acanthocephala*). — J. Parasitol., 59, N 2, p. 299—305.
- Van Cleave H. J. 1916. A revision of the genus *Arhythmorhynchus* with description of two new species from North American Birds. — J. Parasitol., 2, p. 167—174.
- Van Cleave H. J. 1920. *Acanthocephala* collected by Swedish — Expedition to Juan Fernandez Island (1916—1917). — The Natural history of Juan Fernandez and Easter Islands, 3, p. 75—81.
- Van Cleave H. J. 1945. The status of the *Acanthocephalan* genus *Arhythmorhynchus* with particular reference to the validity of *Arhythmorhynchus brevis*. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 64, N 2, p. 133—137.
- Villot A. 1875. Recherches sur les helminthes libres ou parasites des côtes de la Bretagne. — Arch. Zool. Expér. et Gen., 4, p. 451—482.
- Witenberg G. 1932. *Acanthocephalen* — Studien. II. Ueber das System der *Acanthocephalen*. — Boll. Zool. Italian. Napoli, 3, N 5, p. 253—266.
- Yamaguti S. 1963. *Systema Helminthum*. V. 5. *Acanthocephala*. N. Y., 423 p.

ИЗУЧЕНИЕ ПОСТРАДИАЦИОННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ ВЫСОКОЙ И НИЗКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ НЕКОТОРЫХ ПАРАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД (*ASCARIDIA GALLI*, *GANGULETERAKIS SPUMOSA*, *TRICHOCEPHALUS MURIS*)

Н. П. ШИХОВАЛОВА, Л. С. КОРСАК-ПАРУЖИНСКАЯ

Вопрос о возможности использования ионизирующей радиации в профилактике гельминтозов последние годы привлек внимание как зарубежных, так и советских исследователей. Можно выделить три основных направления, по которым экспериментальные работы ведутся: изучение радиочувствительности яиц и личинок гельминтов и возможности использования ионизирующей радиации в целях дегельминтизации объектов внешней среды; изучение действия ионизирующей радиации на личинки гельминтов в мясных и рыбных (в значительно меньшем объеме) продуктах; изучение возможности иммунизации животных личиночными формами гельминтов, ослабленными воздействием ионизирующей радиации. Наибольшее число работ посвящено первому направлению.

В нашей стране эти вопросы привлекли особое внимание в связи с постановлением ЦК КПСС и Совета Министров СССР (29.XII 1972 г.), в котором говорится о необходимости разработки мероприятий, обеспечивающих полное прекращение сброса в водоемы неочищенных или недостаточно очищенных и обезвреженных сточных вод.

В поисках методов обезвреживания сточных вод и их осадка на очистных станциях поставлен вопрос о возможности использования ионизирующей радиации. Аналогичный вопрос встает и в крупных животноводческих хозяйствах, где необходимо обезвреживание больших скоплений навоза. Естественно, что поставленные задачи требуют знаний особенностей радиочувствительности яиц и личинок гельминтов животных и человека при различных условиях облучения и пострадационного содержания. К сожалению, эти последние вопросы изучению почти не подвергались. Нам известны лишь три работы, в которых исследовалось пострадационное влияние температуры на дальнейшее развитие яиц. Кук (Cook, 1939) провел исследование пострадационного действия низкой температуры на жизнеспособность яиц гельминтов на примере яиц *Parascaris equorum*. Этот исследователь констатировал, что после облучения дозой в 5000 p яйца развиваются лишь в 1—2%; если же облученные яйца содержать в течение восьми недель при температуре 5°, то жизнеспособность их восстанавливается и процент развивающихся яиц до инвазионной стадии значительно повышается (до 45). Кук сделал вывод, что пострадационное содержание при низкой температуре снижает в определенной степени губительное действие ионизирующего облучения.

Бачофер и Паль (Bachofer, Pahl, 1955) посвятили свои исследования вопросу о влиянии низкой и высокой температуры на пострадационное восстановление жизнеспособности яиц *Ascaris suum*. Изучая действие низкой температуры, они содержали облученные яйца (42—60 кр) при 0 и 5° в течение 1—35 недель. В итоге они пришли к заключению, что если за критерий действия охлаждения принять завершение эмбрионального развития, то полученные ими результаты говорят о том, что пострадационное охлаждение яиц вызывает усиление действия радиации. Проверяя влияние высокой температуры, эти исследователи содержали облученные яйца при температуре 35—50° в течение 1/2—1 час. В итоге они констатировали, что пострадационное содержание при температуре выше оптимальной вызывает заметное сни-

жение выживаемости яиц и что степень воздействия усиливается с повышением температуры.

Среди советских исследователей Г. Л. Плющева (1971, 1974) в комплексе работ, посвященных изучению возможности воздействия ионизирующей радиацией на яйца гельминтов в бытовых сточных водах, изучала влияние пострадационного охлаждения на жизнеспособность яиц аскарид (*Ascaris suum*). Она констатировала, что содержание яиц после облучения дозой в 20 и 40 кр при низкой температуре (5° в течение 38 дней) вызывало некоторое повышение резистентности яиц. В опытах на мышах инвазионная способность личинок, развившихся из яиц, подвергавшихся охлаждению, оказалась более высокой, чем личинок, развившихся в яйцах, не подвергавшихся действию низкой температуры. В итоге Г. Л. Плющева пришла к заключению, что пострадационное содержание яиц аскарид при низкой температуре в некоторой мере восстанавливает их жизнеспособность. Тем самым данные Плющевой на яйцах свиной аскариды соответствуют результатам, полученным Куком на яйцах параскарид лошадей, и не соответствуют данным Бачофера и Пала, полученным на яйцах свиной аскариды.

Из приведенного обзора следует, что наблюдения, касающиеся влияния пострадационного температурного режима на жизнеспособность яиц гельминтов, ограничены двумя видами аскаридат.

Противоречивость приведенных выше результатов исследований побудила нас проверить действие пострадационного температурного режима на жизнеспособность яиц ряда других видов паразитических нематод, дополнив проводимые исследования наблюдениями за постэмбриональным развитием паразитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для экспериментальных исследований нами были выбраны нематоды различных систематических групп: *Ascaridia galli* (Schrank, 1788), *Ganguleterakis spumosa* (Schneider, 1866), *Trichocephalus muris* Schrank, 1788, на которых в лабораторных условиях можно было изучать действие радиации не только в эмбриональном, но и постэмбриональном периоде развития. Яйца аскаридий и гангулетеракисов выделялись из самок паразитов, а яйца власоглава из фекалий искусственно инвазированных белых мышей. Облучение подвергались яйца на стадии одного бластомера в маленьких чашечках из плексигласа диаметром 2 см под слоем воды 2 мм при комнатной температуре. Облучение проводилось от аппарата РУП 200-20-5 при мощности дозы 6738 p/мин. Яйца аскаридий и гангулетеракисов облучались дозой в 30 000 p, а яйца власоглава дозой в 15 000 p. Указанные дозы были взяты с расчетом, чтобы около 50% яиц в оптимальных условиях развивалось до инвазионной стадии. После облучения яйца распределялись в две чашки Петри: одна часть содержалась при температуре, не соответствующей оптимальной (высокой или низкой), а другая — при температуре 27°. Одновременно в аналогичных условиях содержались яйца, не подвергавшиеся облучению. Температурный режим указан при описании экспериментов. После воздействия выработанный режим указан при описании экспериментов. Яйца переносились в оптимальные условия высокой или низкой температуры яйца переводилось каждые три дня, при этом (27°). Наблюдение за развитием яиц проводилось каждые три дня, при этом просматривалось по 200 яиц из каждой культуры. Яйца с хорошо сформированной и подвижной личинкой считались завершившими эмбриональное развитие. У личинок власоглава был заметен стилет на головном конце. Для проверки инвазионной способности личинок и числа паразитов, завершающих постэмбриональное развитие, проведено заражение экспериментальных животных (цыплят, белых мышей). Животные (по 10—15 экз.) вскрывались, как правило, в два срока на 20 и 50—60-й день. Опыты проводились в 3—5 повторностях.

ASCARIDIA GALLI

Изучалось влияние пострадиационного содержания яиц при температуре ниже и выше оптимальной на развитие аскаридий.

Изучение действия низкой температуры. Яйца аскаридий, облученные на стадии одного blastomera дозой в 30 кр, содержались в течение 1—2 месяцев при температуре 4°, после чего переносились в оптимальные условия. Часть яиц, облученных и необлученных, не подвергалась охлаждению, а содержалась при температуре 27°. Результаты наблюдений за последующей выживаемостью яиц (развитием до инвазионной стадии) представлены в табл. 1.

Таблица 1

Влияние пострадиационного содержания яиц при температуре 4° на эмбриональное развитие аскаридий (в процентах яиц с завершённым развитием)

Яйца	Яйца, не подвергавшиеся действию низкой температуры	Яйца, подвергавшиеся действию температуры 4°	
		30 дней	60 дней
Облученные	35±4,5	13,5±3,1	15,5±4
Необлученные	70,2±3,6	67±6,2	65,5±7,5

Пострадиационное содержание яиц при 4° вызвало уменьшение процента яиц, развившихся до инвазионной стадии. В результате 30-дневного содержания при 4° облученные яйца развились в 38% по отношению к яйцам, облучавшимся, но не содержащимся при низкой температуре, а после 60-дневного соответственно в 44,3%. Яйца, не подвергавшиеся облучению после соответствующего содержания при температуре 4°, практически развились в том же проценте, что и яйца контрольные, не содержащиеся при температуре 4°. Статистическая обработка подтвердила достоверность полученных данных об усилении действия радиации на эмбриональное развитие аскаридий в результате содержания облученных яиц при температуре 4° в течение одного-двух месяцев.

Проверка действия пострадиационного охлаждения на постэмбриональное развитие было произведено в одном опыте. Четыре группы цыплят (по 20 экз.) получили по 150 яиц облученных (30 кр) и необлученных, подвергавшихся и не подвергавшихся содержанию при низкой температуре. Результаты подсчета паразитов на 60-й день после заражения цыплят представлены в табл. 2.

Число паразитов, развившихся в среднем на одного цыпленка в группе, получившей яйца, содержащиеся после облучения при температуре 4° в

Таблица 2

Влияние пострадиационного содержания яиц при температуре 4° в течение 60 дней на постэмбриональное развитие аскаридий (показано среднее число аскаридий у одного цыпленка)

При заражении введены яйца	Яйца не содержались при 4°		Яйца содержались при 4°	
	число аскаридий	самки : самцы	число аскаридий	самки : самцы
Облученные	13,7±2,4	8,1 : 1	3,7±0,8	15 : 1
Необлученные	21,1±2,9	0,8 : 1	5,5±5,9	0,9 : 1

течение 60 дней, оказалось значительно меньшим ($3,7 \pm 0,8$), чем у цыплят, получивших яйца, не подвергавшиеся охлаждению ($13,7 \pm 2,4$). Математическая обработка цифрового материала подтвердила достоверность полученных данных о влиянии двухмесячного содержания облученных яиц при 4° на постэмбриональное развитие аскаридий. Однако двухмесячное содержание при 4° отразилось и на развитии аскаридий у цыплят, получивших необлученные яйца. У цыплят, получавших необлученные яйца, подвергавшиеся охлаждению, также развилось значительно меньше аскаридий, чем у получавших неохлажденные яйца (соответственно по $5,5 \pm 5,9$ и $21,1 \pm 2$ аскаридий). Тем не менее нельзя не отметить, что действие облучения после содержания яиц при температуре 4° резко усилилось, поскольку у цыплят развились почти только одни самки (отношение самки: самцы выразилось 15:1), в то время как у цыплят, получавших облученные яйца, не содержащиеся при температуре 4°, это отношение было равным 8,1:1. Известно, что чем сильнее действие радиации, тем меньше самцов нематод остается в организме животных. Естественно, что у цыплят, получивших необлученные яйца, изменений в соотношениях самок и самцов не было.

Помимо длительного содержания яиц при температуре +4° проведено изучение влияния кратковременного воздействия низкой температуры (−7°) на пострадиационное развитие аскаридий.

Облученные яйца содержались в течение 2—96 час. при температуре −7°. После оттаивания культура яиц переносилась в оптимальные условия. Результаты наблюдений за развитием яиц до инвазионной стадии после содержания при −7° в течение 48—96 час. представлены в табл. 3.

Таблица 3

Изучение действия пострадиационного содержания яиц при −7° на развитие аскаридий

Яйца	Яйца, не подвергавшиеся действию температуры -7°	Яйца, подвергавшиеся действию температуры -7°		
		48 час.	72 час.	96 час.
Эмбриональное развитие *				
Облученные	$45,5 \pm 4,2$	42 ± 4	$36,7 \pm 2,4$	$40,7 \pm 0,5$
Необлученные	$76 \pm 2,7$	$72 \pm 4,6$	$71,7 \pm 4,7$	$70,5 \pm 5,3$
Постэмбриональное развитие **				
Облученные	$4,2 \pm 1,5$	$2,4 \pm 0,4$	$4,2 \pm 1$	$4,9 \pm 1,4$
Необлученные	$14,9 \pm 1,4$	$12 \pm 2,5$	$9 \pm 3,6$	$18 \pm 0,1$

* Эмбриональное развитие представлено в процентах яиц, развившихся до инвазионной стадии.
 ** Постэмбриональное развитие представлено средним числом паразитов у одного цыпленка при вскрытии на 60-й день после заражения.

Заметных различий в эмбриональном развитии аскаридий в облученных культурах, подвергавшихся и не подвергавшихся замораживанию в течение 2—98 час., констатировано не было. Подсчет развившихся паразитов к 60-му дню после заражения не выявил влияния замораживания (при температуре −7°) на постэмбриональное развитие аскаридий. Число развившихся паразитов у цыплят, получавших облученные, подвергавшиеся и не подвергавшиеся замораживанию, оказалось приблизительно одинаковым, так же как и соотношения в числе самцов и самок. Вскрытия цыплят на 20-й день после заражения также не выявили заметных различий в числе юных паразитов у цыплят указанных групп.

Изучение действия высокой температуры. Яйца, облученные на стадии одного бластомера, содержались при температуре 37, 45 и 50 в течение $\frac{1}{2}$ часа, 1—2—4—6 и 24 час., после чего переносились в оптимальные условия. Одновременно действию температуры выше оптимальной подвергались и необлученные яйца. Результаты наблюдений представлены в табл. 4.

Таблица 4

Влияние пострадиационного воздействия температуры выше оптимальной на развитие яиц аскаридий (средний процент яиц, развившихся до инвазионной стадии)

Время содержания яиц, час.	Пострадиационное содержание яиц при температуре								
	37°			45°			50°		
	дозы облучения, кр			дозы облучения, кр			дозы облучения, кр		
	0	20	30	0	20	30	0	20	30
0,5	80,3	55,3	39,7	86,5	46,3	36,3	65	35,5	10
1	83,7	54,3	33,7	83,0	45,7	29,1	0	0	0
2	79	33	22	51	24,5	10,7	0	0	0
4	79	44	11,5	21,3	1	0	0	0	0
6	78,5	18,5	7	13	0	0	0	0	0
24	16,3	5	0	0	0	0	0	0	0

Яйца в контрольных культурах, не подвергавшихся действию высокой температуры и содержавшихся при 27°, развились после облучения дозой 20 кр в 56,3%, а дозой и 30 кр в 42%; яйца, не облучившиеся, развились в 85,8%.

Приведенные данные говорят о том, что содержание яиц аскаридий при температуре выше оптимальной снижает их жизнеспособность. Яйца аскаридий (необлученные) выдерживают в довольно большом проценте (65) содержание при температуре 50° в течение получаса, но после часового нагревания все погибают; содержание при 45 в небольшом проценте (13%) выдерживают в течение 6 час., но после 24-часового воздействия все погибают. При воздействии температуры 37° яйца снижали жизнеспособность и после 24-часового содержания развились только в 16,3%.

Содержание яиц, облученных 20 и 30 кр при температуре выше оптимальной, более или менее резко снижает их жизнеспособность. После воздействия температуры 50° в течение получаса яйца, облученные 20 кр, развивались в 35,5% и 30 кр только 10%. При более длительном воздействии температуры 50° все яйца погибали. Пострадиационное содержание при температуре 45° в течение 1—2 час. довольно резко влияет на жизнеспособность, причем яйца, облученные 30 кр, реагируют сильнее, чем яйца, облученные 20 кр. После четырехчасового нагревания облученные яйца практически не развивались, в то время как необлученные еще сохраняли жизнеспособность в 21,3%. Содержание при 37° также несколько повышает действие радиации. После 24-часового воздействия температуры 37° яйца, облученные 20 кр, развились только в 5%, а облученные 30 кр все погибли.

В двух опытах было проверено влияние пострадиационного нагревания яиц на последующее постэмбриональное развитие аскаридий. Группы цыплят (по 10 экз.) получали облученные яйца аскаридий, подвергавшиеся и не подвергавшиеся облучению. При вскрытии цыплят, получавших облученные яйца, подвергнутые нагреванию при 37° в течение 6 часов, в среднем было обнаружено $5,1 \pm 1,1$ аскаридий (3,4% к числу введенных яиц), а у получавших яйца облученные, не подвергавшиеся нагреванию, — по $10,6 \pm$

$\pm 2,2$ экз. (7% к числу введенных яиц). Эти данные говорят о том, что содержание при 37° в течение 6 час. вызвало снижение инвазионности личинок и отрицательно влияло на развитие паразитов до имагинальной стадии. Очень возможно, что инвазионная способность личинок и постэмбриональное развитие аскаридий в определенной мере снижается и после аналогичного прогревания яиц, не подвергавшихся облучению, однако степень его, очевидно, меньше. За это говорит то, что прогревание облученных культур сильнее действовало на эмбриональное развитие аскаридий, чем прогревание культур необлученных (табл. 4).

GANGULETERAKIS SPUMOSA

Изучалось влияние пострадиационного содержания яиц при температуре ниже и выше оптимальной на развитие гангулетеракисов.

Изучение действия низкой температуры. После облучения (30 кр) яйца в течение 1—2 месяцев содержались при температуре 4°, после чего переносились в оптимальные условия (27°). В тех же условиях содержались и яйца необлученные. Одновременно в качестве контроля велись наблюдения за развитием облученных и необлученных яиц, не подвергавшихся действию низкой температуры. Результаты наблюдений представлены в табл. 5.

Таблица 5

Влияние пострадиационного содержания яиц при температуре 4° на эмбриональное развитие гангулетеракисов (в % яиц, развившихся до инвазионной стадии)

Яйца	Яйца, не подвергавшиеся действию низкой температуры	Яйца, подвергавшиеся действию температуры 4°	
		30 дней	60 дней
Облученные	$50 \pm 5,0$	$32,5 \pm 3,0$	$35 \pm 8,7$
Необлученные	$76 \pm 3,0$	$76,5 \pm 6,5$	$75 \pm 3,5$

Пострадиационное содержание яиц при 4° снизило процент развившихся яиц. После содержания в течение одного месяца эмбриональное развитие было завершено в 65% (по отношению к контролю, не подвергавшемуся охлаждению), а после двухмесячного содержания в 70%. В культурах необлученных изменений в жизнеспособности яиц не наблюдалось. Влияние охлаждения яиц на постэмбриональное развитие паразитов было прослежено в двух опытах. При заражении мышей (по 20 в каждом опыте) им вводилось перорально по 150 яиц, достигших инвазионной стадии. Результаты подсчета паразитов представлены в табл. 6.

Таблица 6

Влияние пострадиационного содержания яиц при температуре 4° (30—60 дней) на постэмбриональное развитие гангулетеракисов (показано среднее число паразитов у одной мыши)

При заражении введенны яйца	Число паразитов у мышей, получавших яйца		
	не содержавшиеся при 4°	содержавшиеся при 4°	
		30 дней	60 дней
Облученные	$27,1 \pm 1,7$	$27,3 \pm 2,6$	$3,7 \pm 0,7$
Необлученные	$38,6 \pm 3,5$	$35 \pm 2,3$	$19,6 \pm 2,1$

30-дневное содержание яиц при температуре 4° не повлияло на постэмбриональное развитие паразитов, в то время как шестидесятидневное вызвало заметное уменьшение числа паразитов, развившихся до половозрелого состояния. При этом охлаждение облученных яиц оказало более сильное действие на постэмбриональное развитие паразитов, чем охлаждение яиц необлученных. У мышей, получивших облученные яйца (подвергавшихся охлаждению в течение 60 дней паразиты развились в среднем в 2,5% (к числу введенных яиц), а у получивших необлученные яйца в 13%. Усиление действия радиации в результате 60-дневного содержания яиц при температуре 4° подтверждается изменениями в соотношениях количества обнаруженных самок и самцов. У мышей, получивших при заражении облученные яйца, содержащиеся при 4° , это соотношение было равным 4,3 : 1, а у не подвергавшихся охлаждению 2,2 : 1. У мышей, получивших яйца необлученные, это соотношение у обеих групп выражалось 2 : 1. После тридцатидневного охлаждения заметных различий в числе половозрелых паразитов у экспериментальных и контрольных мышей обнаружено не было.

Наблюдения за пострадиационным воздействием замораживания яиц показали следующее. Яйца, содержащиеся после облучения в течение 2, 3 и 4 суток при температуре -7° , развились до инвазионной стадии, соответственно, в 98,2, 82,6 и 81,5% (по отношению к контрольной культуре, облученной, но не содержащейся при -7°). Необлученные яйца, подвергавшиеся аналогичному воздействию низкой температуры, во всех случаях после размораживания культуры развивались в таком же проценте, что и не подвергавшиеся замораживанию. Это говорит о том, что пострадиационное замораживание яиц гангулелеракисов в течение 2—4 суток не оказывает выраженного действия на последующее эмбриональное развитие.

Изучение действия температуры выше оптимальной. Яйца, облученные дозой в 30 кр, содержались при температуре 37 и 45° в течение 1—6 час. Более высокую температуру не выдерживали и яйца необлучавшиеся. Результаты наблюдений (два опыта) за развитием яиц представлены в табл. 7.

Таблица 7

Влияние пострадиационного воздействия температуры выше оптимальной на эмбриональное развитие гангулелеракисов (в % яиц, развившихся до инвазионной стадии в каждом из двух опытов, по отношению к яйцам, облученным и необлученным), не подвергавшимся нагреванию

Время нагревания яиц, час	Яйца содержались при температуре			
	37°		45°	
	облученные	необлученные	облученные	необлученные
1	86,5; 87,7	98,7; 91,6	0; 51	0; 61
6	69,2; 67,1	97,4; 70,8	0; 0	0; 0

Пострадиационное содержание яиц гангулелеракисов при температуре выше оптимальной усилило, хотя и резко, действие радиации. Облученные яйца, содержащиеся при температуре 37° в течение одного часа (в среднем, по двум опытам), развились почти в таком же проценте, что и яйца необлученные (соответственно, в 87,1 и 95,1%), а яйца, содержащиеся в течение 6 час., в несколько меньшем проценте (соответственно в среднем в 68,3 и 84,8%). На часовое воздействие температуры 45° яйца, облученные и необлученные, реагировали почти одинаково. В одном опыте не развились, в другом развились, соответственно, в 51 и 61%. Шестичасового нагревания яйца не выдержали ни те, ни другие.

Изучалось влияние пострадиационного содержания яиц при температуре ниже и выше оптимальной на последующее развитие власоглавов.

Изучение действия низкой температуры. Наблюдения проводились за эмбриональным и постэмбриональным развитием облученных яиц (15 кр) после содержания их при температуре 4° в течение 30 и 60 дней. Результаты наблюдений за эмбриональным развитием представлены в табл. 8.

Таблица 8

Влияние пострадиационного содержания яиц при температуре 4° на эмбриональное развитие власоглавов
(в % яиц, развившихся до инвазионной стадии)

Яйца	Яйца, не подвергавшиеся действию низкой температуры	Яйца, подвергавшиеся действию температуры 4°	
		30 дней	60 дней
Облученные	26,5 $\pm$ 5,7	18 $\pm$ 2,5	17,5 $\pm$ 1,2
Необлученные	71,5 $\pm$ 4,1	66,2 $\pm$ 8,3	66 $\pm$ 8,0

Жизнеспособность облученных яиц, подвергавшихся действию низкой температуры, заметно понижалась. После содержания при низкой температуре в течение одного месяца яйца развились в 68% по отношению к яйцам облученным, но не подвергавшимся охлаждению, а после двухмесячного охлаждения — в 66%.

В контрольных культурах, не подвергавшихся облучению, но содержащихся при аналогичной температуре, изменений в жизнеспособности яиц не наблюдалось, и по отношению к не содержащимся в холоде они развились, соответственно, в 92,5 и 92,3%.

Для наблюдения за влиянием пострадиационного содержания яиц при низкой температуре на постэмбриональное развитие власоглавов проведено заражение белых мышей. При этом перорально вводилось по 150 яиц, достигших инвазионной стадии. Вскрытие мышей, произведенное на 20 и на 60-й день после заражения, показало, что указанное пострадиационное охлаждение яиц не оказывает влияния на действие радиации в постэмбриональном периоде развития паразитов. У мышей, получивших облученные яйца, не подвергавшиеся охлаждению, на 60-й день оказалось в среднем по 17,8 $\pm$ 2,1 экз. власоглавов, а у мышей, получивших яйца, охлаждавшиеся в течение 30 и 60 дней, соответственно по 17,8 $\pm$ 1,9 и по 15,6 $\pm$ 2,3 экз. власоглавов. У контрольных мышей, получавших яйца при низкой температуре, было обнаружено по 29,2 $\pm$ 1,9 экз. и по 25,3 $\pm$ 2,6 экз. Одновременно у мышей, получавших яйца, не облучавшиеся и не подвергавшиеся действию низкой температуры, было обнаружено в среднем по 35,6 $\pm$ 2,5 экз. власоглавов.

Полученные данные говорят о том, что пострадиационное содержание яиц при температуре ниже оптимальной (4° в течение одного и двух месяцев) несколько усиливает действие радиации в эмбриональном развитии. Но вития власоглавов и не отражается на их постэмбриональном развитии. Не было выявлено выраженных изменений и в соотношениях числа развившихся самок и самцов.

Изучение действия температуры выше оптимальной. Облученные яйца подвергались действию температуры 37° в течение 1 и 6 час. и температуры 45° в течение 1 часа. Результаты наблюдений за последующим эмбриональным развитием представлены в табл. 9.

Таблица 9

Влияние постраднационного содержания яиц при температуре выше оптимальной на дальнейшее эмбриональное развитие власоглавок

(в % яиц, развившихся до инвазионной стадии по отношению к яйцам, не подвергавшимся нагреванию, облученным и необлученным; в среднем по двум опытам)

Срок нагревания, час	Яйца содержались при температуре			
	37°		45°	
	облученные	необлученные	облученные	необлученные
1	91,6	90	0*, 34	36,9
6	78,6	70,5	0	0

* Яйца в первом опыте не развились.

Содержание в течение 6 час. при температуре 37° одинаково снизило процент развившихся яиц как в облученной, так и необлученной культуре. Содержание в течение 1 часа при температуре 45°, видимо, более сильно повлияло на развитие облученных яиц, поскольку эмбриональное развитие было завершено только в одном опыте. Яйца необлученные развились в обоих опытах в среднем в 36,9% (по отношению к яйцам, не подвергавшимся нагреванию).

Полученные данные позволяют говорить о том, что постраднационное содержание яиц власоглавок при температуре 37° в течение 1 и 6 час. не вызвало изменений в действии радиации в период эмбрионального развития власоглавок. Только в порядке предположения, учитывая, что в одном опыте яйца совсем не развились, можно сказать, что содержание в течение 1 часа при 45° оказывает несколько более сильное влияние на облученные яйца.

РАЗБОР МАТЕРИАЛА

Постраднационное содержание яиц паразитических нематод *Ascaridia galli*, *Ganguleterakis sputosa* и *Trichocephalus* при температуре выше или ниже оптимальной вызывает более или менее выраженное усиление действия понижающей радиации. Наиболее выражено это усиление проявляется в эмбриональном периоде. Содержание яиц, облученных на стадии одного blastomera, в течение одного-двух месяцев при температуре 4° повышает процент яиц, погибающих на разных этапах развития, в результате чего в меньшем проценте яиц завершается эмбриональное развитие. В проведенных экспериментах выживаемость яиц после двухмесячного содержания их при температуре 4° заметно снизилась по сравнению с облученными яйцами, не подвергавшимися действию низкой температуры. Яйца аскаридий после содержания в течение 30 и 60 дней развились, соответственно, в 38 и 44% (по отношению к контролю, не подвергавшемуся действию низкой температуры), яйца гангулетеракисов в 65 и 70%, а яйца власоглавок в 68 и 66%.

Постэмбриональное развитие аскаридий и гангулетеракисов также оказалось ослабленным. У цыплят, получивших яйца аскаридий (по 150 яиц), при вскрытии на 60-й день после завершения оказалось в среднем по $3,7 \pm 0,8$ экз. половозрелых паразитов при соотношении числа самок и самцов, равном 15 : 1. Практически развились почти только самки. В это время у цыплят, получивших яйца облученные, но не содержавшиеся при температуре 4°, в среднем было обнаружено по $13,7 \pm 2,4$ экз. паразита при ♀ : ♂ = 8,1 : 1. У цыплят, получивших при заражении по 150 яиц необлучавшихся, но сохранявшихся при температуре 4° в течение 60 дней, также вышло

меньше паразитов, чем у цыплят, получивших необлученные яйца, не подвергавшиеся воздействию низкой температуры. Однако различия в процентах развившихся паразитов были меньше, чем у цыплят, получивших яйца облученные, и соотношение числа самок и самцов оказалось неизменным.

Постраднационное содержание яиц гангулетеракисов при температуре ниже оптимальной также оказало влияние на постэмбриональное развитие. У мышей, получивших при заражении яйца облученные, вышло в среднем по $3,7 \pm 0,7$ паразитов (2,4% к числу введенных яиц), а у мышей, получивших необлученные яйца, по $19,6 \pm 2,1$ экз. (13% к числу введенных яиц).

Наблюдения показали, что реакция власоглавок несколько отличается от реакции аскаридий и гангулетеракисов. Содержание при 4° в течение 30 и 60 дней вызвало сокращение в проценте яиц, в котором завершилось эмбриональное развитие, но это не отразилось на развитии постэмбриональном. У мышей, получивших при заражении яйца, содержавшиеся при температуре 4°, в течение 60 дней вышло в среднем такое же число паразитов ($17,8 \pm 2,1$), что у животных контрольных, получивших яйца облученные, но не подвергавшиеся содержанию при низкой температуре (в среднем по $15,6 \pm 3,3$). Соотношение в количестве самок и самцов оставалось без изменений. Постраднационное содержание яиц нематод (аскаридий, гангулетеракисов) при температуре -7° в течение 48—96 час. не изменило действия радиации на развитие изучавшихся нематод ни в эмбриональном, ни постэмбриональном периодах.

Изучение влияния постраднационного содержания яиц указанных выше нематод при температуре выше оптимальной показало следующее. В результате содержания яиц (облученных и необлученных) при температуре выше оптимальной происходит снижение процента яиц, в которых завершилось эмбриональное развитие. При этом постраднационное содержание яиц при высокой температуре оказывает, как правило, более резкое влияние на их жизнеспособность, чем содержание яиц необлученных. Чем выше температура и чем длиннее срок воздействия, тем резче оказывается усиление действия радиации. Содержание яиц при температуре 37° в течение одного часа не оказывало заметного влияния на развитие яиц, а содержание в течение 6 час. вызвало более или менее выраженное уменьшение процента яиц с завершенным эмбриональным развитием. При этом отметим, что яйца власоглавок, содержавшиеся при температуре 37° в течение 6 час., так же как и яйца аскаридий и гангулетеракисов, развивались в меньшем проценте, чем яйца, не содержавшиеся при температуре 37°, однако степень снижения процента яиц власоглавок с завершенным эмбриональным развитием в облученной культуре не была более выраженной, чем в культуре необлученной.

Влияние содержания облученных яиц при температуре выше оптимальной на развитие нематод в постэмбриональном периоде проверено на аскаридах. У цыплят, получивших облученные яйца, содержавшиеся при температуре 37° в течение 6 час., вышло в среднем по $5,1 \pm 1,1$ аскаридий (3,4% к числу введенных яиц при заражении), а у цыплят, получивших облученные яйца, не содержавшиеся при указанной температуре, по $10,6 \pm 2,2$ аскаридий (7% к числу введенных яиц).

Результаты проведенных экспериментальных исследований о влиянии постраднационного содержания яиц нематод (аскаридий, гангулетеракисов и власоглавок) при температуре, не соответствующей оптимальной, могут быть суммированы следующим образом. Постраднационное (37—50° в течение низкой (4° в течение 30 и 60 дней) и высокой температуры (37—50° в течение 1—24 час.) не вызывает восстановления жизнеспособности облученных яиц указанных видов нематод, а наоборот, как правило, усиливает действие радиации. В реакции отдельных видов нематод имеются свои особенности.

Мы полагаем, что изучение влияния пострадиационного воздействия на яйца гельминтов как температурного фактора, так и других факторов внешней среды представляют большой не только теоретический, но и практический интерес. Полученные в эксперименте данные должны быть учтены при выборе доз радиации для воздействия на яйца гельминтов во внешней среде (сточные воды и их осадок, скопления навоза в крупных животноводческих хозяйствах и др.).

ЛИТЕРАТУРА

- Плющева Г. Л. 1971. К вопросу о возможности применения ионизирующего излучения для дегельминтизации сточных вод. — Мед. паразитол. и паразит. бол. — вып. 4, стр. 461—465.
- Плющева Г. Л. 1974. Экспериментальное изучение возможности использования ионизирующего излучения с целью дегельминтизации сточных вод и их осадка. Канд. дисс.
- Шихобалова Н. П. 1973. К вопросу об ис-

- пользовании ионизирующей радиации и профилактики гельминтозов. Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М., изд-во «Наука», стр. 169—173.
- Bachofer O. S., Pahl G. 1955. Influence of Extended Temperature Treatments on Recovery of X-irradiated *Ascaris* Eggs. — Radiation Research, 2, N 10, p. 50—63.
- Cook E. V. 1939. Influence of low temperature on recovery from roentgen rays. — Radiol., 32, p. 289—293.

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ФАУНУ НЕМАТОД ЛУКА И ПОПУЛЯЦИЮ *DITYLENCHUS DIPSACI* (KUNN, 1857) FILTRJEV, 1936 В УСЛОВИЯХ ЧЕРНОЗЕМНЫХ ПОЧВ

Л. В. ШУБИНА

В 1971—1972 гг. были продолжены исследования по изучению влияния минеральных удобрений на фауну нематод лука и по выяснению их роли в снижении численности и ограничении вредоносности паразитических фито-нематод. Эти исследования, в отличие от ранее поставленных нами опытов (Шубина, 1970), проводили в условиях черноземных почв.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение фауны нематод лука и влияние минеральных удобрений на нематод различных экологических групп проводили в полевых условиях, на популяцию *Ditylenchus dipsaci* — в вегетационных сосудах.

Полевые опыты. Для исследований были использованы некоторые варианты полевого опыта, заложенного в 1969 г. агрохимической лабораторией Воронежской овощной опытной станцией Научно-исследовательского института овощного хозяйства (НИИОХ) с целью изучения доз и соотношений минеральных удобрений под лук и выяснения действия видов и сочетаний удобрений на урожай лука-репки. Лук одного года вегетации (однолетний Хавский) высевали семенами. Лук давал лук-репку, минуя стадию севка.

Опыт заложен 25 апреля 1971 г. с площадью делянок 56 м². Предшественники в 1970—1969 гг. — морковь второго года вегетации (на семена), в 1968 г. — бахчевые. Минеральные удобрения — аммиачную селитру (34% NO₃), гранулированный суперфосфат (22% P₂O₅) и калийную соль (40% K₂O) — вносили осенью вручную согласно схеме опыта.

С х е м а о п ы т а: 1) контроль (без удобрений); 2) рядковое удобрение N₄₀P₄₀K₆₀ (удобрения вносили весной, во время посева); 3) P₄₀K₆₀; 4) N₄₀P₄₀; 5) N₄₀K₆₀; 6) N₄₀P₄₀K₆₀. Удобрения в вариантах 3, 4, 5, 6 вносили с осени.

Варианты 3, 4, 5 в сравнении с вариантом 6 позволяют выяснить роль отдельных элементов питания (N, P, K) в регуляции численности нематод различных экологических групп, зарегистрированных на луке.

Почва на опытных делянках — мощный чернозем, тяжелосуглинистого механического состава, гумусовый горизонт до 70—80 см.

Вегетационные опыты. Вегетационные опыты проводили в глиняных цветочных горшках. Сосуды объемом в 1 кг набивали почвой, которую брали с опытных участков до внесения удобрений. Почву перед набивкой в сосуд тщательно перемешивали с удобрениями. Полив осуществляли дистиллированной водой. За основу опыта был принят опыт, проводимый нами ранее (Шубина, 1973) в нейтральной среде (кварцевый песок) при изучении взаимоотношений растения-хозяина, паразита и минеральных удобрений.

Опыты проводили в двукратной повторности по следующей схеме: лук, зараженный *D. dipsaci* на фоне N₁P₁K₁, N₂P₁K₁, N₃P₁K₁, N₁P₂K₁, N₁P₁K₂; контролем служили три варианта: лук, зараженный стеблевой нематодой в сосудах без удобрений, лук на фоне N₁P₁K₁, где стеблевая нематода отсутствовала, и лук, выращиваемый в сосудах без стеблевой нематоды и без удобрений. Удобрения вносили в дозах: аммиачная селитра (NO₃—34%) — 0,45, 0,90, 1,35 г на сосуд; гранулированный суперфосфат (P₂O₅—20%) — 0,75, 1,5 г на сосуд; калийная соль (K₂O—40%) — 0,25, 0,5 г на сосуд (по действующему веществу). Опыт заложен 8 мая 1972 г. В каждый сосуд высаживали по 70 пророщенных семян лука, сорт — однолетний Хавский, элита. Опыт проводили на естественном нематодном фоне, т. е. без стерилизации почвы, и один вариант с использованием почвы, предварительно пропаренной (пропаренная почва + удобрения N₁P₁K₁ + *D. dipsaci*).

Стеблевую нематоду вносили при посеве семян лука в водной суспензии в количестве 50 экз. на сосуд. Сбор материала на нематод фауну проводили по фазам развития лука. Одновременно отбирали растительные и почвенные образцы на биохимические анализы. Всего за вегетацию собрано 72 растительных и почвенных проб.

В опытных растениях определяли содержание сухого вещества методом высушивания в термостате; содержание общих и простых сахаров (моносахаров) — по Бертрону, дисахаров (сахарозы) по разнице между общими сахарами и моносахарами; витамин С (аскорбиновой кислоты) по Мурри (Петербургский, 1954). Содержание азота аммиака определяли по Кьельдалю (как продукт промежуточной реакции для получения азота по этому методу) (Ермаков и др., 1952).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Влияние минеральных удобрений на фауну нематод лука. Фауна нематод лука изучалась нами в 1971 г. в условиях черноземных почв Воронежской области в полевых опытах на фоне различных минеральных удобрений.

В результате проведенных исследований фауна нематод лука на экспериментальных участках опытной овощной станции НИИОХ Воронежской области представлена 35 видами, относящимися к 24 родам, 14 семействам.

Список нематод, зарегистрированный нами на луке, приводится в табл. 1. Данные таблицы показывают, что наибольшее число видов (31) обнаружено в прикорневой почве лука. В растениях зарегистрировано 22 вида, относящихся к 20 родам.

Отметим, что фауна нематод лука на нематод фауну в Воронежской области до 1941 г. Впервые обследования лука на нематод фауну в Воронежской области проведены в 1941 г. Б. А. Свердловым. Автором на этой культуре, помимо стеблевой нематоды *D. dipsaci* были обнаружены пять видов нематод.

В нашем материале интересным оказался тот факт, что в растительных пробах с редкой частотой встречаемости, но в большом количестве (до 100%

Таблица 1

Список нематод, обнаруженных в растениях лука и ризосфере на черноземных почвах (НИИОХ), 1972 г.

Вид нематод	Почва	Растение
<i>Plectus</i> sp.	+	+
<i>Chronogaster typicus</i> (de Man, 1921)	—	+
<i>Ethmolaimus pratensis</i> de Man, 1880	—	+
<i>Dorylaimus stagnalis</i> (Dujardin, 1845)	—	+
<i>Eudorylaimus monhystera</i> (de Man, 1880)	+	—
<i>E. obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865)	+	+
<i>E. paraobtusicaudatus</i> (Micoletzky, 1922)	+	—
<i>Rhabditis</i> sp.	+	+
<i>Pelodera teres</i> Schneider, 1866	+	+
<i>Mesodiplogaster lheritieri</i> (Maupas, 1919)	+	+
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866)	+	+
<i>Cephalobus persegnis</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Cephalobus</i> sp.	+	—
<i>Eucephalobus oxyuroides</i> (de Man, 1875)	+	+
<i>E. mucronatus</i> (Kozlovskaya, Roguská-Wasilevska, 1963)	+	—
<i>E. striatus</i> (Bastian, 1865)	+	—
<i>Acrobeles ciliatus</i> von Linstow, 1877	+	—
<i>Chiloplacus lenus</i> (Maupas, 1900)	+	+
<i>Acrobeloides büchlii</i> (de Man, 1884)	+	+
<i>A. setosus</i> M. Brzeski, 1952	+	—
<i>Aphelenchus avenae</i> Bastian, 1865	+	+
<i>Aphelenchoides parietinus</i> (Bastian, 1865)	+	—
<i>Aph. bicaudatus</i> (Imamura, 1931)	+	+
<i>Aph. ccmposticola</i> Franklin, 1957	+	+
<i>Aph. subtenius</i> (Cobb, 1926)	+	+
<i>Tylenchus (Filenchus) filiformis</i> (Butschli, 1873)	+	—
<i>T. (Tylenchus) davaini</i> Bastian, 1865	+	—
<i>Aglenchus agricola</i> (de Man, 1884)	+	—
<i>Ditylenchus myceliophagus</i> G. B. Godey, 1958	+	+
<i>Ditylenchus</i> sp.	+	—
<i>Nothotylenchus acris</i> Thorne, 1941	+	+
<i>Tylenchorhynchus</i> sp.	+	+
<i>Pratylenchus pratensis</i> (de Man, 1880)	+	+
<i>Pratylenchus</i> sp.	—	+
<i>Paratylenchus hamatus</i> Thorne et Allen, 1950	+	+
Итого 35 видов	31	22

от общей численности нематод в пробе), встречались такие виды, как *Chronogaster typicus* и *Ethmolaimus pratensis*. По экологической классификации Парамонова (1962), — это пара-ризобионты, на территории СССР эти виды впервые регистрируются на луке.

Проведенные исследования позволили выявить корреляцию между количественным и качественным составом нематод в растениях и прикорневой почве лука и формами и дозами испытанных удобрений.

Данные по экологическому группированию фитонематод лука в прикорневой почве в зависимости от доз и форм минеральных удобрений приводятся в табл. 2.

Таблица 2

Распределение нематод различных экологических групп в ризосфере и растениях лука* в условиях черноземных почв по вариантам опыта, 1971 г.

Экологическая группа	Контроль (без удобрений)		N ₄₀ P ₄₀ K ₄₀ **		P ₄₀ K ₄₀		N ₄₀ P ₄₀		N ₄₀ K ₄₀		N ₄₀ P ₄₀ K ₄₀	
	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение
Параризобионты	8	2	3	—	4	2	2	—	—	—	4	6
Эузапробионты	134	255	115	65	144	103	266	196	99	112	65	78
Девисапробионты	78	35	185	98	65	315	83	278	147	208	201	234
Патогенные неспецифичные фитогельминты	72	199	21	19	65	41	111	43	77	58	52	26
Патогенные специфичные фитогельминты	53	45	41	11	47	20	60	38	33	3	24	14
Итого за вегетацию	345	536	365	193	325	481	522	555	356	381	346	358

* Число особей нематод в 50 г почвы и 20 г растительной пробы.

** Удобрения, внесенные весной, во время посева семян лука.

Данные таблицы показывают, что для комплекса нематод растений лука характерны девисапробионты, представленные в основном видом *Panagrolaimus rigidus* из семейства *Panagrolaimidae*, а также эузапробионты, включающие, главным образом, вид *Mesodiplogaster lheritieri* из семейства *Diplogasteridae*. Из фитогельминтов характерным для растений лука оказался вид *Aphelenchus avenae* из семейства *Aphelenchidae*. Из фитогельминтов специфического патогенного эффекта в сравнительно большом количестве (до 15% от общей численности нематод в пробе) встречался *Pratylenchus pratensis*.

В почве во всех вариантах опыта доминировали нематоды группы эузапробионтов, фитогельминтов и девисапробионтов.

Как и в ранее проведенных нами работах на дерново-подзолистых почвах (Шубина, 1970), наименьшая относительная численность фитогельминтов отмечена в варианте с полным минеральным удобрением (NPK) и особенно при внесении этого комплекса удобрений в рядки, при посеве лука. В этих же вариантах отмечена сравнительно низкая численность эузапробионтов и наблюдалось возрастание плотности популяций нематод из группы девисапробионтов. Полученные данные позволяют думать, что в условиях полного минерального питания растения лука более устойчивы к микозно-бактериозным заболеваниям; по-видимому, отсутствие сапробиотических процессов обусловило рост численности нематод из группы девисапробионтов.

Таким образом, среди испытанных минеральных удобрений наиболее положительный результат получен при внесении комплекса удобрений NPK в рядки при посеве семян лука.

В целом действие минеральных удобрений на общую численность нематод в растениях лука и его ризосфере выражено слабо.

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПОПУЛЯЦИЮ *DITYLENCHUS DIPSACI*

Исследования по изучению влияния минеральных удобрений на *D. dipsaci* проводили в вегетационных сосудах на черноземных почвах.

В результате проведенных исследований получены данные по динамике популяции *D. dipsaci* и общей численности нематод в растениях лука и его ризосфере (табл. 3).

Динамика стеблевой нематоды и общей численности нематод в растениях лука и его ризосфере* (по вариантам опыта) на черноземных почвах, 1972 г.

Ф. Фаза развития лука	Контроль (без удобрений)		N ₁ P ₁ K ₁		N ₂ P ₂ K ₂		N ₃ P ₃ K ₃		N ₄ P ₄ K ₄		N ₅ P ₅ K ₅	
	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение	почва	растение
I фаза — 3—4 настоящих листа	36** 110	15 130	31 262	10 124	27 135	8 70	14 168	5 78	35 314	12 412	21 162	6 68
II фаза — готовность зеленого пера и луковицы к употреблению	288 348	365 524	248 442	159 230	124 294	65 170	62 212	40 129	295 328	182 564	198 265	28 183
Итого за вегетацию	324 458	380 654	279 704	169 354	151 429	73 240	76 380	45 207	330 642	194 976	219 427	34 251

* Вес почвенной пробы — 30 г, растительной — 20 г.

** В числителе численность *D. dipsaci*; в знаменателе — общая численность нематод.

Таблица 4

Химический состав лука, зараженного *D. dipsaci*, в зависимости от минеральных удобрений

Вещество	Лук без <i>D. dipsaci</i> на фоне		Лук без <i>D. dipsaci</i> на фоне		Лук, зараженный <i>D. dipsaci</i> на фоне		N ₁ P ₁ K ₁		N ₂ P ₂ K ₂		N ₃ P ₃ K ₃	
	контроль (без удобрений)	N ₁ P ₁ K ₁ (контроль)	контроль (без удобрений)	N ₁ P ₁ K ₁ (контроль)	без удобрений (контроль)	N ₁ P ₁ K ₁	N ₂ P ₂ K ₂	N ₃ P ₃ K ₃	N ₄ P ₄ K ₄	N ₅ P ₅ K ₅	N ₆ P ₆ K ₆	N ₇ P ₇ K ₇
Сухое вещество, %	7,54	9,85	6,72	6,90	7,12	7,01	7,05	7,38	7,05	7,05	7,38	7,38
Общие сахара, мг	3,38	4,37	2,05	2,24	2,38	2,04	2,19	2,42	2,19	2,19	2,42	2,42
Моносахара, мг	1,66	1,71	1,78	2,04	1,83	1,71	1,98	2,00	1,98	1,98	2,00	2,00
Сахароза, мг	1,72	2,66	0,27	0,20	0,55	0,33	0,21	0,42	0,21	0,21	0,42	0,42
Витамин С, мг/%	28,79	31,04	20,05	23,55	28,06	28,12	28,62	28,55	28,62	28,62	28,55	28,55
Азот аммиачный, %	0,02±0,02	0,02±0,01	0,14±0,05	0,09±0,01	0,07±0,03	0,10±0,01	0,11±0,05	0,04±0,01	0,11±0,05	0,11±0,05	0,04±0,01	0,04±0,01

Данные таблицы показывают, что общая численность нематод в почве во всех вариантах с удобрениями возрастает. Как правило, максимальная численность нематод в почве наблюдается во вторую фазу развития лука, характеризующуюся наиболее быстрым темпом роста и развития растений.

Плотность почвенной популяции стеблевой нематоды в начале вегетации лука была наибольшей в контроле (без удобрений), а также в варианте с двойной дозой фосфора (N₁P₂K₁), в остальных вариантах с удобрениями она оказалась незначительной. Напротив, во вторую фазу численность лукового дитилена во всех вариантах опыта сильно возрастает, оставаясь, однако, ниже, чем в контроле (без удобрений). Наибольшее число особей *D. dipsaci* наблюдается в варианте с удвоенной дозой фосфора. Рост популяции как стеблевой нематоды, так и общей численности нематод на протяжении вегетации лука, вероятно, можно объяснить следующим. С одной стороны, это, возможно, обусловлено развитием более мощной корневой системы растений при внесении минеральных удобрений, обеспечивающих более благоприятные условия для существования и размножения нематод. С другой стороны, есть данные, что минеральные удобрения стимулируют размножение микроорганизмов в почве (Зельке, 1958), которые ускоряют процесс гумификации (Deubert, 1960). Опыт, проведенный нами с экспериментальной популяцией *D. dipsaci*, вносимой в предварительно пропаренную почву и в почву с естественным фоном микроорганизмов, показал, что наибольшая плотность стеблевой нематоды отмечена в почве с естественным фоном микроорганизмов при одном и том же минеральном фоне N₁P₁K₁ и составляла, соответственно, 139 и 38 экз. на 30 г почвы.

В растениях так же, как и в почве, в сезонных изменениях плотности популяции стеблевой нематоды наблюдается параллелизм. Результаты исследований показали, что во всех вариантах с удобрениями численность *D. dipsaci* в растениях лука была ниже, чем в контроле (без удобрений). Причем в варианте с полным минеральным удобрением, где азот вносили в тройной и двойной дозах (варианты N₂P₂K₂ и N₃P₂K₂), а также в варианте с двойной дозой калия (N₁P₁K₂) отмечена наиболее слабая заселенность луковиц стеблевой нематодой по сравнению с контролем и составляла, соответственно, 40, 65 и 28 против 365 экз. в контроле. Отметим, что растения в опытах с луком, выращиваемым на песчаной культуре (Шубина, 1973), а также на предварительно пропаренной почве были значительно ослаблены, чем растения на черноземных почвах с естественным фоном микроорганизмов. По-видимому, состоянию самого растения-хозяина и отсутствием микроорганизмов в вышеуказанных опытах объясняется тот факт, что плотность популяции *D. dipsaci* в этих опытах была значительно ниже, чем на черноземных почвах с естественным фоном микроорганизмов. По-видимому, и «критическое число» (уровень, при котором можно ожидать повреждения культурных растений) (Brown, 1964) не может быть стабильным, а будет несомненно зависеть от состояния самого растения-хозяина и окружающих его условий. Подтверждением этого являются результаты биохимического анализа растений, пораженных *D. dipsaci* в зависимости от минеральных удобрений.

Результаты биохимического анализа растений, пораженных стеблевой нематодой, и здоровых в зависимости от условия питания минеральными веществами показаны в табл. 4.

Данные таблицы показывают, что патогенность стеблевой нематоды по отношению к луку зависит от условия питания последнего. Схема опыта позволяет достоверно судить о полученных результатах. Так, содержание сухого вещества в луковицах, зараженных *D. dipsaci*, в варианте без удобрения составляло 5,90%, тогда как при одной и той же инокуляционной дозе (50 экз. на сосуд), но с внесением удобрений (N₁P₁K₁) процент сухого вещества составлял 6,72%. В этом же варианте, но без стеблевой нематоды содержание сухого вещества составляло 7,54%. Стеблевая нематода повышает

содержание моносахаров в луковицах. Так, в варианте $N_1P_1K_1$, где стеблевая нематода отсутствовала, содержание моносахаров составляло 1,71 мг, тогда как лук, зараженный *D. dipsaci*, но в отсутствие удобрений содержал 1,78 мг. Что же касается содержания сахаров, аскорбиновой кислоты, то их процент в луковицах под влиянием стеблевой нематоды резко падал. Кроме того, показано, что в тканях больных дитилеихозом луковиц значительно повышается содержание аммиака. По-видимому, клетки растений с нарушенной структурой не способны акцептировать аммиак. В растениях же, обеспечивающихся полным питанием минеральных веществ, содержание аммиака ниже, что связано, вероятно, с нормализацией обменных процессов, вызванных минеральными удобрениями.

Таким образом, действие минеральных удобрений на общую численность нематод в растениях лука и его ризосфере слабо выражено. В некоторых случаях при использовании минеральных удобрений наблюдается рост общей численности нематод в растениях и почве. По-видимому, это связано не столько с удобрениями, сколько с широкой эвриадаптивностью нематод. Эту связь, вероятно, надо искать в формах отношений конкретных групп фитонематод к растению, а именно фитогельминтов, являющихся тонко специализированными паразитами растений — на всех стадиях онтогенеза исторически адаптированы к физиологии и биохимии растений.

На примере эндопаразитического фитогельминта стеблевой луковой нематоды, поражающей лук, нами установлено, что минеральные удобрения снижают численность этого паразита и ограничивают его патогенность на указанной культуре.

ЛИТЕРАТУРА

- Ермаков А. И. и др. 1952. Методы биохимического исследования растений. М., Сельхозгиз, стр. 149—153.
- Зельке В. 1958. Удобрение главных полевых, огородных и садовых культур. В кн. «Применение минеральных удобрений в зарубежных странах». М., Сельхозгиз, стр. 34—36.
- Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 406—410.
- Петербургский А. В. 1954. Практикум по агрохимии. М., Изд-во с.-х. литературы, стр. 169—203.
- Свердлов Б. А. 1944. К нематофауне лука Воронежской области. — Научн. сообщ. Воронежского государств. ун-та, вып. 1, стр. 17—21.
- Шубина Л. В. 1970. Влияние минеральных удобрений на динамику фауны нематод моркови и лука. Автореф. дисс., стр. 3—19.
- Шубина Л. В. 1973. Влияние минерального питания растения-хозяина на стеблевую нематоду лука. В сб. «Пробл. общ. и прикл. гельминтол.» М., изд-во «Наука», стр. 380—384.
- Brown K. F. 1964. The assessment of a plant parasite nematode problem and a recent development in methods for chemical control. — Trans. 8th Internat. Congr. Soil Sci., Bucharest, 3. Bucharest, s. a. p., 893—905.
- Deubert K. H. 1960. Über den Einfluss landwirtschaftlicher Kulturpflanzen auf die freilebenden Nematoden. — Zbl. Bakteriologie. Parasitenkunde, Infektionskrankh. und Hyg., Abt. 2, 113, N 11—15, S. 340—344.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Н. А. Барановская, З. И. Петрова, М. А. Абдель Хади. Влияние минеральных удобрений на фауну нематод озимой ржи	5
С. Л. Блинова. К познанию энтомофильных нематод рода <i>Panagrolaimus</i> Fuchs, 1930 (<i>Nematoda</i> , <i>Panagrolaimidae</i>)	9
Б. С. Восилите. Зараженность нематодами короеда-стенографа <i>Ips sexdentatus</i> в Литовской ССР	13
Т. В. Горювая. Экспериментальное изучение роли листоногих рачков (<i>Phyllopoda</i>) в элиминации церкарий рода <i>Diplostomum</i> (<i>Strigoida</i> , <i>Diplostomatidae</i>)	17
В. Г. Губина. К вопросу о взаимоотношениях между нематодами и грибами на сеянцах сосны обыкновенной	26
С. В. Зиновьева. Определение аммиака, мочевины и активности фермента уреазы в мелойдогинозных растениях на фоне минеральных удобрений.	29
Г. В. Иванова, Ш. Мазанбетов. Иннервация генитальной системы самцов скребней <i>Polymorphus phippisi</i> Kostylow, 1922	33
В. М. Ивашкин, Л. А. Хромова. К биологии нематод семейства <i>Cucullanidae</i> Cobbold, 1864	37
Б. Е. Казаков. Некоторые биологические особенности гельминтов позвоночных тундровой зоны	43
Е. М. Карманова. Морфобиологические особенности трематод рода <i>Echinochasmus</i> Dietz, 1909 (<i>Echinostomatidae</i>) — паразитов рыбоядных птиц	52
Т. А. Краснолобова. Основные формы изменчивости у трематод (экспериментальные данные)	64
З. К. Леутская. Исследование роли витамина А в иммуногенезе при гельминтозах на примере изучения искусственной иммунизации цыплят к аскаридиям	71
В. В. Ломанин. Зоогеографический анализ нематофауны рыб Каспийского моря	90
Н. Г. Лосева. Гистохимическое изучение кишечника нематод <i>Alfortia edentatus</i> и <i>Delafondia vulgaris</i>	95
Н. А. Мажуга. Особенности ферментов, расщепляющих белки у <i>Ascaris suum</i>	98
Л. П. Макакова. Наземные моллюски южного Подмосковья как промежуточные хозяева протостронгилид охотничьих животных	102
А. В. Павлов, Л. А. Кошкина. Активность АТФ-азы и проницаемость кутикулы аскаридий по отношению к некоторым ионам	106
Е. Н. Протасова. <i>Paraechthonophallus</i> nov. gen. (<i>Pseudophyllidae</i>) от морской рыбы <i>Psenopsis anomala</i>	109
В. А. Ройтман. Монотипизация мировой фауны лососевых рыб	115
К. М. Рыжиков. Таксономическая характеристика гельминтов птиц Советского Союза	124
А. С. Рыковский. Закономерности циркуляции паразитофагической инвазии лосей в Центральные области европейской части СССР	135
М. К. Семенова. К изучению морфологии <i>Contracaecum micropapillatum</i> (Stossich, 1890) Baylis, 1920 (<i>Ascaridata</i> : <i>Ascaridae</i>) в онтогенезе	145
О. В. Слободянюк. Обоснование нового рода <i>Paraiotonchium</i> gen. n. (<i>Nematoda</i> : <i>Sphaerulariidae</i>) и дополнительное описание типичного вида этого рода <i>P. autumnalis</i> (Nickle, 1967) comb. n.	156
В. Е. Сударикова, А. А. Шигин. О значении компонентов водных биоценозов в элиминации трематод	163

Л. М. Хаткевич. Гистологическое строение выводного протока репродуктивной системы самок <i>Neoechinorhynchus rutilli</i> (Müller, 1780) Hamann, 1892 (Acanthocephala)	181
Л. А. Хотеновский. К ревизии систематического положения трематод семейства <i>Lecithodendriidae</i> Lühe, 1901	185
М. Г. Хозлова. Ревизия рода <i>Arhythmorhynchus</i> Lühe, 1911 (Acanthocephala: Polymorphidae)	195
Н. П. Шихобалова, Л. С. Корсаков-Паружинская. Изучение пострадиационного воздействия высокой и низкой температуры на радиочувствительность некоторых паразитических нематод (<i>Ascaridia galli</i> , <i>Ganguleterakis spumosa</i> , <i>Trichocephalus muris</i>)	204
Л. В. Шубина. Влияние минеральных удобрений на фауну нематод лука и популяцию <i>Ditylenchus dipsaci</i> (Kuhn, 1857), Filtpjev, 1936 в условиях черноземных почв	214

Влияние минеральных удобрений на фауну нематод озимой ржи. Барановская И. А., Петрова З. И., Абдель Хади М. А. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

В 1971—1972 гг. на опытных полях сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева на посевах озимой ржи, вегетирующей в условиях монокультуры и севооборота на фоне удобрения и без удобрения в период двух фаз развития растений (кошения и восковой спелости) зарегистрировано 73 вида нематод, относящихся к 37 родам, 22 семействам. Основную массу нематод на всех исследуемых участках по численности особей составляли 12 видов нематод. Численность остальных видов (61 вид) была представлена единичными экземплярами. Применение минеральных удобрений на посевах озимой ржи способствовало повышению общей численности фитонематод в корневой системе и снижению численности особей паразитических видов в прикорневой почве и корневой системе как в условиях монокультуры, так и в севообороте. Табл. 4, библи. 4 назв.

УДК 632.651.

К познанию энтомофильных нематод рода *Panagrolaimus* Fuchs, 1930 (Nematoda. Panagrolaimidae). Блинова С. Л. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975. 4

Проведен анализ изменчивости морфологических признаков нематод рода *Panagrolaimus* и дана оценка их диагностической значимости. Восстанавливается видовая самостоятельность *P. piniperdae* и *P. superbus*. Нематоды, описанные Рюмом (Ruhm, 1956) под названием *P. belongatus* (Cobb, 1914), выделяются в самостоятельный вид *P. crassicaudatus* nov. sp.

В результате анализа морфологии и экологии нематод рода *Panagrolaimus* в нем выделяются две группы, отличающиеся рядом морфологических и физиологических признаков, а также поведенческими адаптациями. Первую составляют неспецифичные сапробионты, вторую — нематоды-ксилобионты, связанные с насекомыми — ксилофагами. Библи. 7 назв.

УДК 576.895.132

Зараженность короеда-стенографа *Ips sexdentatus* нематодами в Литовской ССР. Восилтис Б. С. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Сообщаются сведения об экологии короеда-стенографа в условиях Литовской ССР и о его зараженности нематодами. Дан анализ зараженности *Ips sexdentatus* на протяжении трех генераций энто- и эндопаразитическими нематодами. Установлено наличие повторного заражения старых жуков эктопаразитическими и кишечными нематодами. Представлен список видов нематод короеда-стенографа. Табл. 2, библи. 4 назв.

УДК 576.895.122

Экспериментальное изучение роли листоногих рачков (*Phyllophaga*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (*Strigeididae*, *Diplostomatidae*). Горювая Т. В. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

На основании экспериментальных исследований установлено, что листоногие рачки *Arix cancriformes* и *Leptestheria* sp. участвуют в элиминации церкарий *D. grahami*. Показано, что элиминационные способности рачков меняются в зависимости от продолжительности их контакта с церкариями, концентрации церкарий и рачков в опытных сосудах и от физиологического состояния рачков, определяемого в наших опытах длительностью их содержания в лабораторных условиях. Кратко рассмотрен вопрос о механизме элиминации церкарий листоногими рачками; высказано предположение, что элиминация церкарий обусловлена выеданием их рачками. Илл. 1, табл. 6, библи. 2 назв.

УДК 632.651

К вопросу о взаимоотношениях между нематодами и грибами на селенцах сосны обыкновенной. Шубина Л. В. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Селенцы сосны, пораженные грибом *Lophodermium pinastri*, в корнях и ризосфере содержали значительно больше нематод *Tylenchus* (*T. ditissimus*, *Pseudohalenchus anchilispomus* и *Paratylenchus papus*) в сравнении с непораженными. Те растения, в корнях и ризосфере которых содержалось мало нематод, внешне признаков грибного заболевания не проявляли или были поражены очень слабо. Визуально степень поражения отдельных селенцев обыкновенным шютте нарастала пропорционально численности исследуемых видов нематод, особенно *Paratylenchus papus*.

Высказывается предположение, что взаимоотношения между двумя видами патогенов — грибом *Lophodermium pinastri* и нематодами *Tylenchus* (*T. ditissimus*, *Pseudohalenchus anchilispomus* и *Paratylenchus papus*) — носят синергический характер. Библи. 15 назв.

УДК 632.651

Определение аммиака, мочевины и активности фермента уреазы в мелодгинозных растениях на фоне минеральных удобрений. Зиньковская С. В. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Исследовались растения огурцов, пораженные галловым нематодозом, на содержание в них аммиака, мочевины и активность фермента уреазы. Установлено, что в корнях и листьях мелодгинозных растений при применении аммиачной селитры наблюдается повышение содержания аммиака при соответствующем увеличении активности фермента уреазы. Повышение содержания аммиака и активности фермента уреазы наблюдается при обработке растений огурцов NH_4NO_3 , может рассматриваться как защитная реакция растения на поражение его нематодой и может являться основанием для подавления репродуктивной деятельности самок *M. incognita*. Табл. 2, библи. 14 назв.

УДК 576.895.132
Иннервация генитальной системы самцов скребней *Polymorphus rhipsi* Kostylew, 1922.
Иванова, Г. В., Маханбетов Ш. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

У самцов *P. rhipsi* различные отделы генитальной системы иннервируются тремя парными нервами: передним латеральным генитальным, задним вентро-латеральным генитальным и дорзальным бурсальным. 11 пар чувствительных сосочков бурсы иннервируются волокнами парного бурсального нерва. Все нервы, отходящие от непарного полового ганглия, формируются из отростков ганглионарных нейронов различного типа. Два симметричных конца подковообразного непарного полового ганглия объединяются вентральной комиссурой; дорзальная комиссура нервно прилежит к одноименной стороне ганглия. Между половым и головным ганглиями осуществляется связь вследствие обмена нервными волокнами между парным задним вентро-латеральным генитальным нервом и ветвями (средней и задней) парного латерального нерва стенки тела. Илл. 4. Библ. 16 назв.

УДК 576.895.132

К биологии нематод семейства *Cusullanidae* Cobbold, 1864. Ивашкин В. М., Хромов А. А. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

На основании данных Янишевской (1938), по изучению развития *Cusullanellus minutus* в дефинитивном хозяине — камбале (*Pleuronectes flesus* L.) — и изучения личинок, обнаружены у спонтанно зараженных перелов (*Nereis diversicolor*) в Каспийском море, авторы полагают, что развитие нематод семейства *Cusullanidae* происходит не прямым путем, а с обязательным участием промежуточного хозяина, роль которого, по-видимому, выполняют полихеты. Илл. 2, библ. 12 назв.

УДК 576.895.10

Некоторые биологические особенности гельминтов позвоночных тундровой зоны. Казаков В. Е. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

При рассмотрении специфических условий существования в тундре затрагиваются общие вопросы приспособления позвоночных животных — хозяев гельминтов к условиям высоких широт. Проведен анализ морфологических и аутологических особенностей некоторых широко распространенных гельминтов наземных (северный олень, песец, лемминг, тундряная куропатка) и водных (рыбы пресных вод) позвоночных — коренных обитателей тундры. Выявлено, что существование в условиях тундры обусловило наибольшее распространение у позвоночных этой зоны тех характерных для данных групп хозяев гельминтов, которые обладают теми или иными наиболее общими для них биологическими особенностями как наличие холодоустойчивых стадий развития во внешней среде; использование в качестве промежуточных хозяев холодоустойчивых и массовых (для данной зоны) беспозвоночных и позвоночных или развитие через широкий круг промежуточных хозяев; широкое участие в циклах развития гельминтов резервуарных хозяев; наличие морфо-физиологических приспособлений, направленных, с одной стороны, на обеспечение защиты ранних стадий развития во внешней среде, с другой — на увеличение плодовитости. Табл. 1, библ. 49 назв.

УДК 576.895.122

Морфо-биологические особенности трематод рода *Echinochasmus* Dietz, 1909 (*Echinostomatidae*) паразитов рыбоядных птиц. Карманова Е. М. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

В работе обобщен и проанализирован оригинальный материал и литературные данные по биологии и морфологии отдельных стадий онтогенеза трематод рода *Echinochasmus*. Проведена типизация жизненных циклов этих трематод, рассмотрен круг их дефинитивных, промежуточных и дополнительных хозяев. Анализ показал, что трематоды рода *Echinochasmus* обладают рядом биологических и морфологических признаков, которые отличают их от трематод других родов семейства *Echinostomatidae*, они приурочены к узкому кругу промежуточных и мало избирательным к дополнительным хозяевам. Табл. 1, библ. 29 назв.

УДК 576.845.122

Основные формы изменчивости у трематод (экспериментальные данные). Красколов В. А. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Изучалась морфологическая изменчивость трематод на примере родов: *P. lagiorchis*, *Prosthogonimus* и *Schistogonimus*. Выявлены следующие основные формы изменчивости: экологическая (биотипическая, связанная с локализацией паразита в том или ином органе, изменчивость, определяемая видом хозяина, возрастной изменчивость и т. д.); онтогенетическая (изменчивость на различных стадиях развития паразита); изменчивость, связанная с сокращением жизненных циклов; прогенетическая изменчивость и др. Библ. 9 назв.

УДК 576.895.10

Исследование роли витамина А в иммуногенезе при гельминтозах на примере изучения искусственной иммунизации цыплят к аскаридиям. Леутская Э. К. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Приведен обзор литературы и собственных исследований по вопросу о роли витамина А в повышении резистентности животных к гельминтозам. Обзор имеет следующие разделы: 1) влияние витамина А на повышение резистентности животных к гельминтам; 2) специфический иммунитет при гельминтозах; 3) синтез антител; 4) исследования роли витамина А в синтезе антител на примере иммунизации цыплят антигеном из аскаридий.

Делается вывод о том, что роль витамина А в формировании иммунитета определяется его участием в синтезе и стабилизации антител. Илл. 2, табл. 2, библ. 172 назв.

Зоогеографический анализ нематодофауны рыб Каспийского моря. Ломанки В. В. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Проведен анализ нематодофауны рыб Каспийского моря в историко-экологическом аспекте, на основе представлений о типе фауны как о группе видов, исторически связанных общностью происхождения в одной географической зоне. Показано, что основу нематодофауны рыб Каспия составляют представители древнего верхнетретичного и бореального равнинного пресноводного Каспия являются представители древнего верхнетретичного типа фауны — остатки нематодофауны рыб океса Тетис, а наиболее молодыми — бореального равнинного пресноводного типа фауны, распространявшимися здесь в четвертичное время благодаря опреснению морей в перигляциальное время.

Проведен сравнительный анализ нематодофауны рыб сопредельных с Каспием Черного, Азовского и Аральского морей. Выявлено, что ведущую роль в нематодофауне рыб Понто-Азова играют представители Атлантического бореального и сублиторального морского типов фауны, проникающих сюда после образования связи со Средиземным морем в конце третичного периода. Нематодофауна рыб Аральского моря очень бедна и представлена одним типом фауны: бореальным равнинным пресноводным. Библ. 15 назв.

УДК 576.895.132

Гистохимическое изучение кишечника нематод *Alfortia edentatus* и *Delafondia vulgaris* Лосева Н. Г. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Гистохимическое изучение гликогена в кишечнике нематод *Alfortia edentatus* и *Delafondia vulgaris* показало, что у типичных гематофагов в кишечнике гликоген почти отсутствует. Исследование расположения и интенсивности окраски ДНК в ядрах кишечных клеток альфорт и дельфондий гистохимическими методами обнаруживает некоторые отличия как в интенсивности, так и в топографии. Рибонуклеиновая кислота у альфорт и дельфондий в цитоплазме кишечника констатируется в небольшом количестве. Илл. 1, библ. 6 назв.

УДК 576.895.132

Особенности ферментов, расщепляющих белок у *Ascaris suum*. Мажуга Н. А. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

В работе исследовались протеолитические ферменты кишечника свиной аскариды и поджелудочной железы хозяина. Было показано, что максимальный гидролиз казеина и гемоглобина, денатурированного кислотой в присутствии гомогената кишечника свиной аскариды, наблюдается в кислой среде (рН 3—3,4). Менее значительная активность кишечных протеиназ *Ascaris suum* проявляется для указанных субстратов при рН 4,8—5,2 и 7—7,2. Нативный гемоглобин расщепляется под давлением протеиназ свиной аскариды в малых количествах. Выявлено, что частично очищенные протеолитические ферменты кишечника аскариды не расщепляют специфического для амидазного действия трипсина синтетического субстрата N-бензил-L-аргинин-гидрохлорида и не активируется зитерокиназой. Результаты настоящего исследования свидетельствуют об отличии свойств протеолитических ферментов свиной аскариды от трипсина хозяина. Илл. 2, библ. 14 назв.

УДК 576.896.132

Наземные моллюски южного Подмосковья как промежуточные хозяева протострогирид охотничьих животных. Макалова Л. П. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Определен видовой состав наземных моллюсков Калужской области (21 вид). Проведено наблюдение за жизнедеятельностью моллюсков, их суточной и сезонной активностью, изменением численности в зависимости от климатических условий года. Экспериментально получено заражение двух видов моллюсков *Eulota fruticum* и *Succinea putris* личинками *Capreolus capreolus*. Наиболее восприимчивыми оказались средневзrastные формы моллюсков. Установлена спонтанная зараженность *E. fruticum* личинками *S. capreolus*. Приводятся данные по зараженности зайца-беляка и лоса Подмосковья личинками протострогирид. Табл. 2, библ. 14 назв.

УДК 576.896.132

Активность АТФ-азы и проницаемость кутикулы аскаридий по отношению к некоторым ионам. Павлов А. В., Кошкина Л. А. Сб. «Исследования по систематике, жизненным циклам и биохимии гельминтов». Труды ГЕЛАН, 25. М., «Наука», 1975.

Изучалось наличие связи между активностью АТФ-азы у аскаридий от двух групп цыплят (контрольная и предварительно вакцинированной антигеном из аскаридий) и количеством ионов Na^+ , K^+ и Ca^{++} в полости жидкости гельминтов. Показано, что с увеличением активности фермента у аскаридий, взятых от вакцинированных цыплят, наблюдается статистически достоверное увеличение ионов Na^+ в полости жидкости нематод. Высказывается предположение об идентичности механизма переноса ионов через мембраны клеток и покровные ткани нематод. Табл. 1, библ. 18 назв.

УДК 576.895.121.

Изучалась морфологическая изменчивость трематод на примере родов: *P. lagiorchis*, *Prosthogonimus* и *Schistogonimus*. Выявлены следующие основные формы изменчивости: экологическая (биотипическая, связанная с локализацией паразита в том или ином органе, изменчивость, определяемая видом хозяина, возрастной изменчивость и т. д.); онтогенетическая (изменчивость на различных стадиях развития паразита); изменчивость, связанная с сокращением жизненных циклов; прогенетическая изменчивость и др. Библ. 9 назв.

Приведено переописание вида *Echinophallus japonicus* (Yamaguti, 1934) от морской рыбы *Pseudophallus anomala*. В результате пересмотра материалов из типовой серии вносится ряд дополнений к описанию. Библ. 15 назв.

В полевых и вегетационных опытах на черноземных почвах изучали фауну нематод и влияние одианных и повышенных доз минеральных удобрений на численность нематод и плотность популяции *D. dipsaci* на луке.

В результате фауна нематод лука представлена 35 видами, относящимися к 24 родам, 14 семействам. Два вида *Chronogaster typicus* и *Eithmolaimus pratensis* с редкой частотой встречаемости, но в большой численности (до 100% от общей численности нематод в пробе) на территории СССР впервые регистрируются на луке.

Установлено, что минеральные удобрения (аммиачная селитра, суперфосфат и калийная соль), особенно увеличенные дозы азота и калия, значительно снижали численность *D. dipsaci* и ограничивали его патогенное воздействие на лук. Отмечено, что действие минеральных удобрений на общую численность нематод в растениях лука и его ризосфере выражено слабо. Табл. 4. библи. 9 назв.

**Исследования по систематике,
жизненным циклам и биохимии гельминтов**

Труды Лаборатории гельминтологии, т. 25

Утверждено к печати Лабораторией гельминтологии Академии наук СССР

Редактор издательства Р. Л. Цибульская
Технический редактор С. Г. Тихомирова

Сдано в набор 10/II 1975 г. Подписано к печати 15/IV 1975 г.

Формат 70×108¹/₁₆. Бумага типографская №1 Усл. печ. л. 20,81. Уч.-изд. л. 23,0
Тираж 1250. Т-07703. Тип. зак. 1745. Цена 2 р. 30 к.

Издательство «Наука» 103717 ГСП Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука». 121099 Москва, Г-99, Шубинский пер., 10