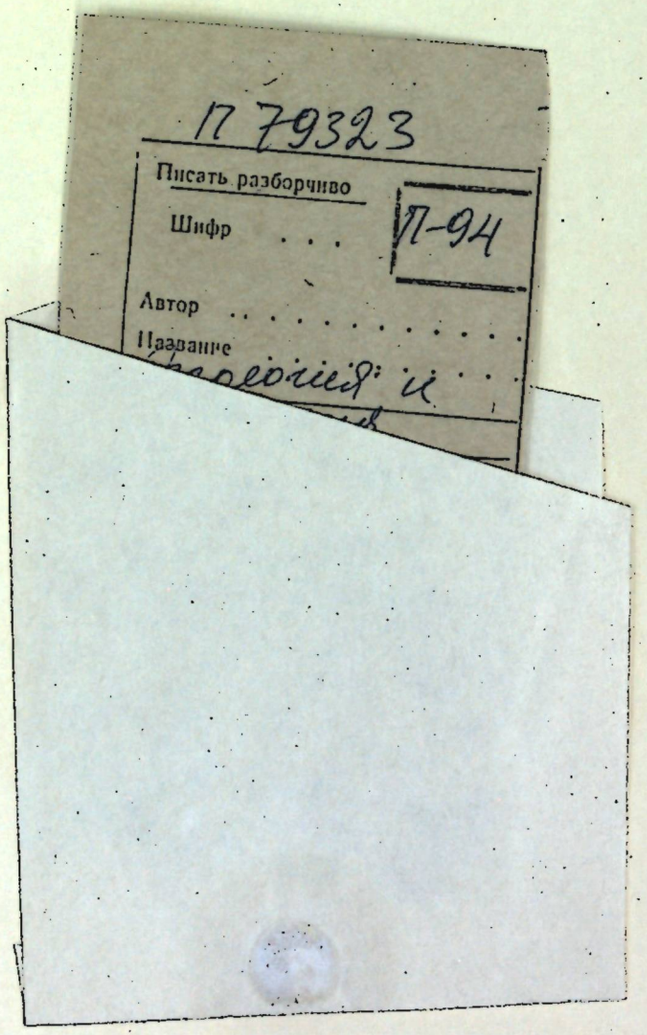
24

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЯ ГЕЛЬМИНТОВ

Т. 24

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»



АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ

Том XXIV

ЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЯ ГЕЛЬМИНТОВ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1974

УДК 576.895

Экология и география гельминтов. Труды Гельминтологической лаборатории, т. XXIV, 1974 г.

В сборник включено 40 статей по экологии и географии гельминтов. Представлены результаты изучения жизненных циклов гельминтов, роль позвоночных и беспозвоночных животных в их распространении. Освещены результаты изучения морфологической изменчивости гельминтов и перестройки системы отдельных таксонов. Даны результаты исследований по биохимии, физиологии и микроморфологии гельминтов.

Сборник рассчитан на гельминтологов, ветеринаров, зоологов.

Ответственный редактор
К. М. РЫЖИКОВ

Э 21008—0112 / 042(01)-74 г. 834—74

179323

Центральная научная

© Издательство «Наука», 1974 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Работы настоящего сборника написаны сотрудниками Лаборатории гельминтологии АН СССР и содержат важнейшие результаты их исследований последнего времени.

Основным направлением работ Лаборатории гельминтологии АН СССР является изучение экологии гельминтов. Этой проблеме посвящена большая часть статей сборника.

В тематике Лаборатории определенное место занимают работы по выяснению закономерностей географического распространения гельминтов. Результаты исследований в этой области также нашли отражение в ряде статей.

Некоторые работы, помещенные в сборнике, связаны с изучением морфологии и таксономии отдельных групп паразитических червей. Хотя указанные работы прямо не отвечают названию данного сборника, они, тем не менее, теснейшим образом связаны с проблемами, которым посвящен этот выпуск.

Как отмечалось, основная тематика сборника — вопросы экологии гельминтов. В связи с этим нам хотелось бы высказать некоторые соображения о работах данного направления.

К сожалению, к настоящему времени не сложилось определенного представления о содержании экологических исследований применительно к гельминтам. В нашем понимании работы этого направления должны включать исследования по расшифровке жизненных циклов гельминтов и изучению влияния различных биотических и абиотических факторов среды на отдельные стадии их развития. Такое представление несколько расходится с общепринятым, согласно которому познание экологии животного организма слагается из изучения взаимоотношений со средой особи животного, популяций и сообществ. Указанная схема работ не может быть принята в гельминтологических исследованиях по экологии в связи с очень слабой разработкой проблемы популяций в отношении гельминтов, как, впрочем, и других паразитических организмов. Использование всех положений современной экологии животных в гельминтологических работах станет возможным лишь после того, когда будет достаточно полно определено понятие популяций у гельминтов. Разработка учения о популяциях — одна из главных задач общей гельминтологии на ближайшее время. Этой проблеме будет уделять большое внимание, в частности, и коллектив Лаборатории гельминтологии АН СССР.

Содержание представленных в сборнике экологических работ отвечает в основном высказанным представлениям о характере исследований этого направления.

Бо́льшая часть указанных работ посвящена изучению жизненных циклов гельминтов. В основном — это работы, связанные с выяснением особенностей развития трематод. В числе объектов изучения — виды, паразитирующие у домашних животных и вызывающие у них серьезные заболевания.

Помимо указанных экологических работ, в сборнике представлен ряд исследований по морфологической изменчивости гельминтов в зависимости от различных экологических факторов и в зависимости от встречаемости их в том или ином географическом районе. Данные этих работ представляют большой интерес не только для познания особенностей экологии изучаемых гельминтов, но и для решения вопросов таксономии, в частности для определения критериев вида у гельминтов.

Несколько работ посвящено выяснению роли различных животных в жизненных циклах паразитов. При этом приводятся интересные данные, касающиеся значения этих животных не только как промежуточных хозяев гельминтов, но и как элиминаторов возбудителей в одних случаях и диссеминаторов — в других.

Ряд статей содержит новые данные по физиологии и биохимии гельминтов. Эти работы выполнены в экологическом плане. Исследования касались выяснения характера адаптаций гельминтов к существованию в организме хозяина. Так как с этой стороны гельминты к настоящему времени изучены слабо, результаты представленных работ весьма ценны.

Помещенные в сборнике работы по систематике касаются перестройки системы отдельных таксонов и описания новых видов. Таких работ немного. Своевременная публикация их очень важна.

В целом работы сборника вносят существенный вклад в решение актуальных проблем общей гельминтологии. Данные этих работ, несомненно, представляют большой интерес в научном отношении и в ряде случаев важны как биологическая основа для практических мероприятий по предохранению хозяйственно полезных животных и растений от гельминтов. Поэтому есть основания надеяться, что сборник будет воспринят положительно не только гельминтологами, но и специалистами смежных областей знаний.

Член-корреспондент АН СССР *К. М. Рыжиков*

НОВЫЕ ВИДЫ ДИПЛОЗООНОВ ОТ РЫБ РЕКИ АМУРА

А. Х. АХМЕРОВ

Как известно, род *Diplozoon* был основан А. Нордманном (1832) с единственным видом *D. paradoxum* Nordmann, 1832, паразитом леща *Abramis brama*. Долгое время этот род считался монотипическим, и лишь спустя 60 лет в Японии (Goto, 1891) был описан второй вид — *D. nipponicum*, а еще спустя 50 лет в Индии (Dayal, 1941) — третий — *D. indicum*. Эти факты поколебали мнение о монотипичности данного рода, что привело к описанию ряда видов, переваливших к настоящему времени за два десятка и показавших тенденцию к узкой специфичности. Значительные оригинальные сборы диплозоонов от рыб р. Амура и литературные данные послужили нам материалом для пересмотра видового состава рода *Diplozoon Nordmann*, 1832. Анализ нашего материала показал, что виды рода *Diplozoon* Nordmann, 1832 (s. l.) можно разделить на две группы по наличию или отсутствию задней присоски, расположенной перед прикрепительным диском. Эта присоска хорошо выражена у типичного вида *D. paradoxum* Nordmann, 1832.

Значительное количество видов диплозоонов не имеет задней присоски. Обычно это мелкие формы, значительно уступающие по размерам диплозоонам первой группы. Диплозоонов без задней присоски нельзя рассматривать как ювенильных, не достигших половой зрелости, так как на белом амуре нами найдены крупные особи диплозоонов, имеющие заднюю присоску, но не имеющие зрелых яиц, и мелкие особи, без задней присоски, но со зрелыми яйцами. Следовательно, наличие задней присоски у диплозоонов — не возрастной признак, а наличие зрелых яиц у мелких особей, обнаруженных у сеголеток белого амура, показывает, что диплозооны могут встречаться уже у сеголеток, а также и возможность откладки яиц диплозоонами в первый год их жизни. Это противоречит данным Б. Е. Быховского, по которому «*Diplozoon paradoxum* Nordmann приступает к кладке только на второй год своего существования и, видимо, живет после первой кладки не менее одного года» (1957, стр. 80). И далее, на стр. 114: «Так, сеголетки вообще лишены *D. paradoxum*, годовики либо совсем не заражаются, либо заражаются редко и слабо, причем очень часто не парными *Diplozoon*, а только дипорпами в единственном числе».

Переходя к описанию новых видов, мы хотим внести некоторые уточнения в наименование отдельных элементов хитиноидного вооружения фиксаторных клапанов, так как существующие в литературе названия не соответствуют их строению. То, что называется «срединной пластинкой» (Быховский, Нагибина, 1957; Нагибина, 1965),— не пластинка, а подковообразно изогнутое, желобоподобное хитиноидное образование сложной конфигурации с рядом различных перфораций в продольной оси. Это образование служит опорой для поперечных и латеральных пластинок, образующих блоки, и называть его следует «медианной основой

клапана», а латеральные группы пластинок — «латеральными блоками клапана». Срединные крючки состоят из стержня, к которому причленяется собственно крючок, рукоятки и острия, четко отграниченного от рукоятки крючка у некоторых видов. При описании диплозоонов мы ограничиваемся наиболее сжатыми характеристиками, позволяющими отличить его от других видов. Отсчет клапанов на диске мы ведем так же, как принято в литературе. Таким образом, 1-я пара клапанов находится на дистальной части диска. Что касается чашевидного присосковообразного образования, находящегося у ряда видов на заднем конце тела

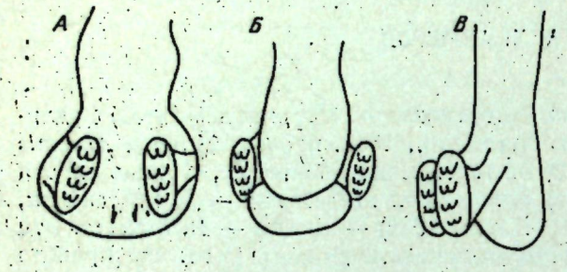


Рис. 1. Схемы различных положений клапанов на диске

перед прикрепительным диском, то его следует назвать «задней присоской» взамен существующих в литературе: «мускулистый вторичный диск», «чашевидная присоска», «вторичный диск», «чашевидное расширение», «расширение в виде округлой чаши» и др. (Быховский, Нагибина, 1959; «Определитель паразитов пресноводных рыб»; 1962; Нагибина, 1965, и др.). Цифры перед скобками в тексте относятся к экземпляру, по которому дается описание, а в скобках — максимальные и минимальные размеры.

Наконец, приводим наши наблюдения над строением прикрепительного диска. Как можно видеть из рисунков, прикрепительные диски варьируют по величине. Эта вариабильность заметна при сравнении величины диска с размерами тела червей. Прикрепительный диск представляет собой расширенный конец задней части тела. По обеим сторонам диска симметрично расположены две группы хитиноидных клапанов, сидящих на подвижной ножке по четыре клапана на каждой. Ножки способны обхватывать жаберный лепесток, обеспечивая более плотный контакт поверхности диска с поверхностью жаберного лепестка. Задний участок диска может откидываться назад в момент контакта с жаберным лепестком. На фиксированных диплозоонах задний конец диска обычно загнут на внутреннюю поверхность диска и располагается между двумя группами клапанов.

На рис. 1 схематично изображены прикрепительные диски с различным положением ножек, несущих клапаны. В данной статье описывается шесть новых видов с тремя не определенными до вида и обосновывается новый подрод — *Paradiplozoon* subgen. nov.

Род *Diplozoon* Nordmann, 1832, emend.

Discocotylidae (*Diplozooninae*), дипорпы которых имеют вооружение диска, состоящее из одной пары клапанов и пары срединных крючьев. Две дипорпы, одинаковые или разные по размерам и возрасту, срастаются между собой крестообразно среднею частью тела, причем конец семяпровода одной особи срастается с вагинальным протоком другой, и в таком положении остаются навсегда.

В передней, листовидной части тела расположены многочисленные желточные фолликулы и одноствольный кишечник с многочисленными

боковыми ответвлениями, уходящий задним концом до прикрепительного диска, иногда заходя в него. В задней части тела, начинающейся с области срастания, расположены гонады и прикрепительный диск. Перед диском может быть или отсутствовать чашевидная задняя присоска. Копулятивного органа нет. Яйца овальной формы с длинной филаментовидной ножкой, спиралевидно закрученной. Паразиты жабер пресноводных рыб. Подразделяются на два подрода.

Определительная таблица подродов рода Diplozoon N., 1832

1 (2) Диплозооны, имеющие на заднем конце тела заднюю присоску..... подрод *Diplozoon* Nordmann, 1832

2 (1) Диплозооны, не имеющие присоски..... подрод *Paradiplozoon* Achmerov subgen. nov.

Подрод *Diplozoon* (*Diplozoon*) Nordmann, 1832 в нашем материале представлен одним новым видом:

Diplozoon (*Diplozoon*) *mylopharyngodonis* Achmerov subgen. et sp. nov.

Рис. 2

Хозяин и локализация. Черный амур (*Mylopharyngodon piceus*). Жабры.

Число найденных особей. Четыре особи у трех рыб.

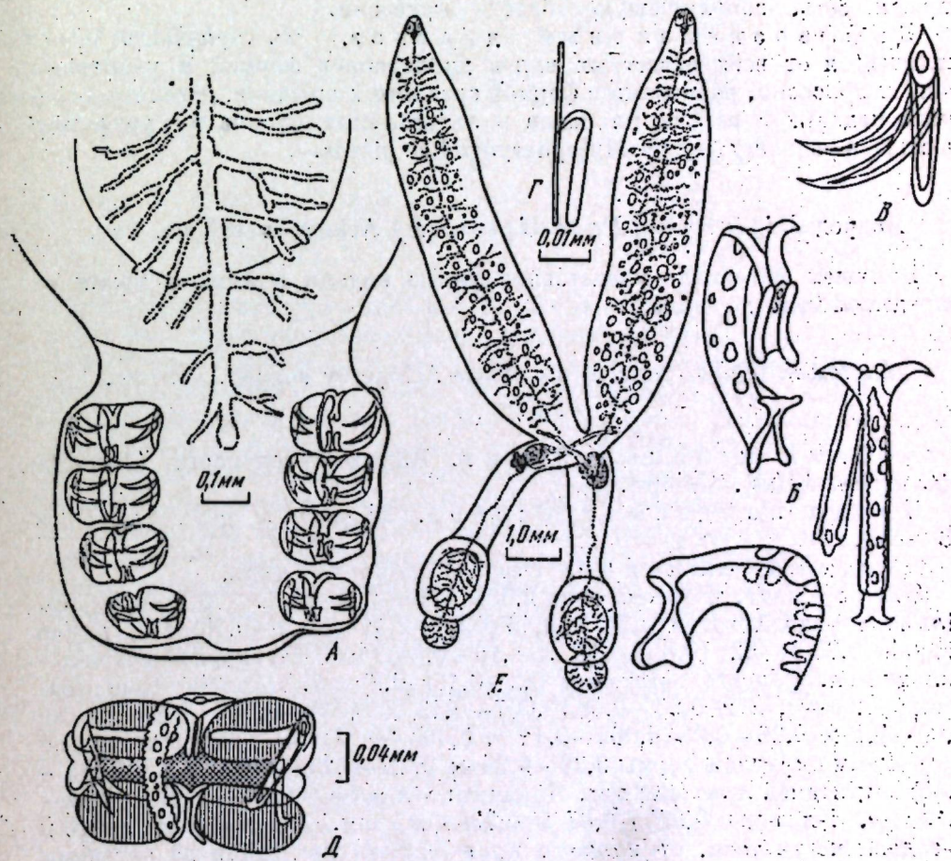


Рис. 2. *Diplozoon* (*Diplozoon*) *mylopharyngodonis* Achmerov sp. nov.

А — фиксаторный диск с клапанами; *Б* — медианная основа в разных положениях; *В* — латеральный блок; *Г* — срединный крючок; *Д* — клапан (вид сверху); *Е* — общий вид

Местонахождение. Сел. Елабуга на Амуре.

Описание. Крупные черви, соответственно размерам рыбы. Общая длина 13,5—13,8 × 1,5—1,8 (8,24—13,86 × 1,37—1,6) мм; передняя часть тела 8,6—8,8 × 1,5—1,8 (5,1—8,6 × 1,3—1,5) мм. Задняя часть тела 4,4—4,5 × 0,6—0,7 (2,2—4,4 × 0,44—0,66) мм. Область срастания 0,8 × 1,4 (0,66—0,94 × 1,1—1,4) мм. Задняя присоска 1,5—1,6 × 1,25—1,3 (1,21—1,6 × 0,94—1,3) мм. К ней причленяется небольшой диск 0,5—0,6 × 0,7—0,75 (0,55—0,65 × 0,7—0,8) мм с клапанами, из которых 1-я пара 0,65—0,97 × 0,16 мм, 2-я — 0,086—0,108 × 0,22 мм, 3-я и 4-я по 0,098—0,11 × 0,216 мм. Медианная основа клапанов 0,05 × × 0,005 мм, на месте перегиба — 0,025 мм. Латеральный блок состоит из трех пластинок — вертикальной и двух изгибающихся в сторону, почти горизонтальных, до 0,088 мм длиной, суживающихся к концам. Срединный (крючок без стержня) 0,022, стержень 0,035—0,038, острие 0,005 мм. Ротовые присоски очень мелкие, 0,12 × 0,12—0,16 мм, глотка 0,11—0,16 × × 0,09—0,11 мм. Гонады расположены частью в области срастания, частью на ее уровне. Яйцо 0,297—0,3 × 0,118—0,12 мм, с филаментовидной, закрученной в спираль ножкой. Одноствольный кишечник с многочисленными ответвлениями достигает прикрепительного диска, оканчиваясь слепо на уровне первого клапана. От места срастания до начала задней присоски кишечник ответвлений не имеет, но от переднего края задней присоски и до конца кишечник образует дихотомически ветвящуюся сеть, заполняющую область присоски.

Дифференциальный диагноз. *D. mylopharyngodonis* отличается от всех известных видов диплозоонов формой и размерами задней присоски, размерами и формой срединных крючков, деталями строения медианной основы клапанов и латеральных блоков и приуроченностью к черному амуру Mylopharyngodon piceus.

Подрод *Diplozoon (Paradiplozoon)* Achmerov subgen. nov.

В нашем материале представлен пятью видами новыми и тремя не определенными до вида.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) *amurensis* Achmerov subgen. sp. nov.

Рис. 3

Хозяин и локализация. Жерех красноперый (*Pseudaspius leptocephalus*). Жабры.

Число найденных особей. 24 особи у двух рыб (6 и 18 экз.).

Местонахождение. Озера Болонь и Удыль.

Описание. Размеры тела 2,6 × 0,46 (2,01—4,22 × 0,2—0,46) мм. Длина передней части 1,54 × 0,46 (0,97—2,11 × 0,4—0,76) мм, длина задней 0,85 × 0,2 (0,85—1,92 × 0,16—0,38) мм. Кутикула ребристо-складчатая. Область срастания 0,2 (0,18—0,2) мм. Околоротовые присоски 0,08—0,12 × 0,06—0,08 (0,067—0,12 × 0,048—0,06) мм, глотка 0,06—0,1 × 0,06—0,08 (0,065—0,11 × 0,045—0,08) мм, прикрепительный диск почти округлой формы 0,22—0,24 × 0,24—0,28 (0,22—0,48 × 0,24—0,56) мм; задней присоски нет. Клапаны: 4-я пара 0,054—0,058 × 0,11—0,15 мм, 1-я пара 0,056—0,67 × 0,23—0,15 мм. Гонады расположены в задней части тела, от нижнего края области срастания до середины длины задней части тела. Кишечник с многочисленными боковыми ответвлениями оканчивается в диске на уровне передней пары клапанов. Стержень срединного крючка 0,044 (0,04—0,045) мм, рукоятка 0,016—

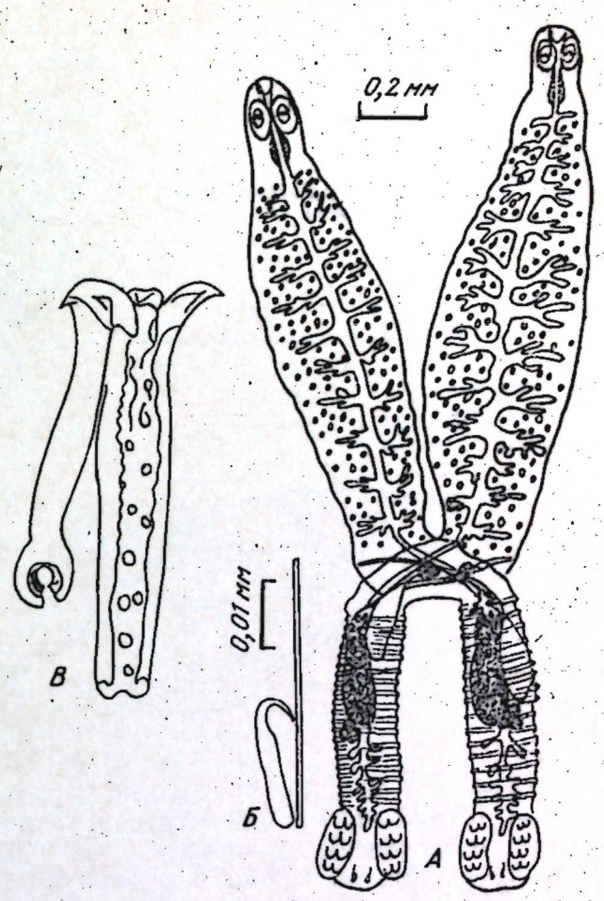


Рис. 3. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) *amurensis* Achmerov sbg. et sp. nov.
А — общий вид;
Б — срединный крючок;
В — медианная основа

0,018 мм, острие 0,004—0,005 мм. Медианная основа клапана 0,06 (0,05—0,06) мм, сложной конфигурации с перфорациями. Яйца 0,24—0,26 × × 0,06—0,1 (0,24—0,32 × 0,1—0,13) мм с филаментовидной ножкой. Сходство ножки с филаментом отмечено Прайсом (Price, 1936).

Дифференциальный диагноз. Генетические связи хозяев из рода *Aspius* и *Pseudaspius* позволяют ожидать определенной близости и их диплозоонов. Однако наряду с близостью имеются и значительные расхождения между *D. pavlovskii* Bychovsky et Nagibina, 1959 от жереха, *Aspius aspius* и *D.* (*P*)*amurensis*, заключающиеся в различном положении гонад, выростами на дистальном конце кишечника у *D. amurensis*, формой и размерами медианной основы клапанов, прикрепительного диска и яиц, что позволяет легко дифференцировать оба эти вида, относящиеся к одному подроду.

Diplozoon (*Paradiplosoon*) *erythroculteris* Achmerov subgen. et sp. nov.

Рис. 4

Хозяин и локализация. Краснопер монгольский (*Erythroculter mongolicus*). Жабры.

Число найденных особей. Найдено 12 экз. у трех рыб (2, 3 и 7).

Местонахождение. Река Амгунь.

Описание. Размеры червей 2,1 × 0,45 (2,1—4,49 × 0,45—0,78) мм. Кутикула ребристо-складчатая. Длина передней части тела 1,26—

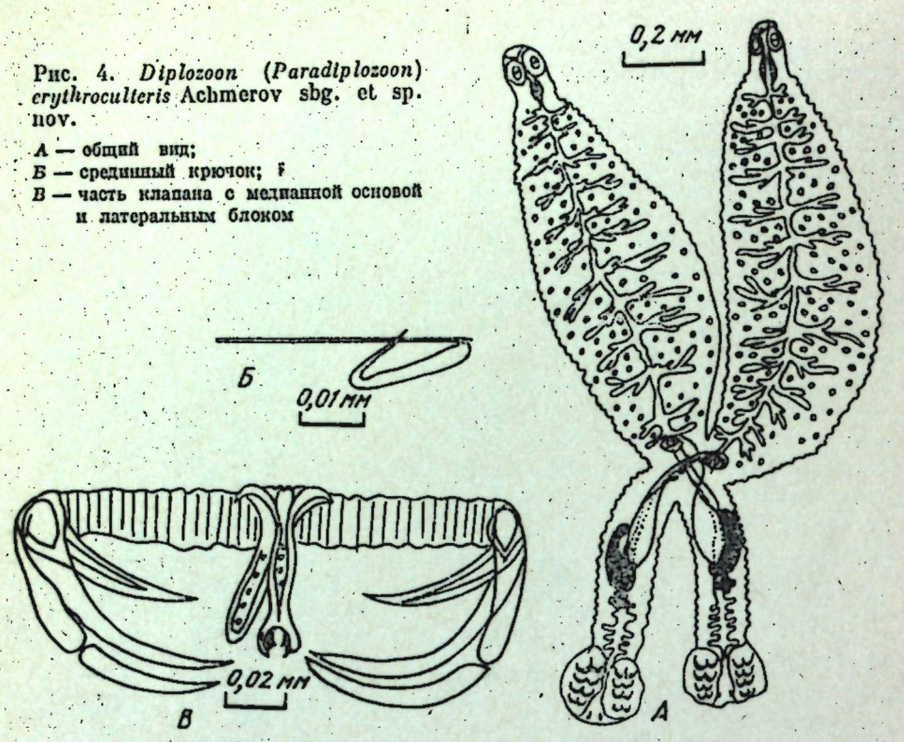


Рис. 4. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) *erythroculteris* Achmerov sbg. et sp. nov.

А — общий вид;
Б — срединный крючок;
В — часть клапана с медианной основой и латеральным блоком

1,3 × 0,46—0,5 (1,45—2,78 × 0,65—0,78) мм, длина задней части 0,64 × × 0,14—0,16 (0,64—1,71 × 0,14—0,34) мм, область срастания 0,22 (0,22—0,4) мм, околоротовые присоски 0,046—0,06 × 0,03—0,046 (0,046—0,08 × 0,03—0,55) мм, глотка 0,08—0,09 × 0,04—0,05 (0,072—0,09 × × 0,06—0,08) мм. Кишечник имеет многочисленные ответвления в передней части тела, в области срастания и до задней границы гонад кишечник без ответвлений, а за гонадами и до диска вновь появляются немногочисленные ответвления. Заканчивается кишечник на уровне передней пары клапанов. Гонады расположены в средней части задней половины тела. Прикрепительный диск почти округлой формы, 0,12—0,16 × 0,19 (0,1—0,2 × 0,18—0,22) мм. Клапаны: 1-я пара 0,046—0,06 × 0,06—0,12 мм, 2-я пара 0,048—0,065 × 0,12—0,16 мм, 3—4-е пары — 0,056—0,082 × 0,14—0,18 мм. Срединный крючок имеет стержень 0,04—0,042 мм, рукоятка 0,018—0,020 мм, острие 0,008—0,01 мм, резко загнутое почти параллельно рукоятке. Яйцо овальной формы, постепенно утончается к ножке — 0,24—0,26 × 0,085—0,1 (0,19—0,32 × 0,095—0,1) мм. Ножка в виде филоментообразной спирали. Медианная основа клапана 0,05 × × 0,005 мм, на месте перегиба ширина ее 0,028—0,03 мм. Латеральные блоки состоят, как обычно, из трех пластинок, из них самая длинная 0,085 мм, короткая 0,46—0,05 мм и состоящая из двух частей до 0,01 мм. Задняя часть тела контрактильна. У сжавшихся особей участок перед диском расширяется, у распрямленных — не расширен и уже диска.

Дифференциальный диагноз. Описываемый вид отличается от известных положением гонад, размерами и формой срединных крючков, прикрепительных дисков, клапанов, медианной основы и блоков.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) *skrjabini* Achmerov abg. et sp. n.

Рис. 5

Хозяин и локализация. Амурский чебак (*Leuciscus waleckii*). На жабрах.

Местонахождение. Река Девятка (оз. Удыль), оз. Чля и р. Мы.

Число найденных особей. Семь особей у пяти рыб.

Описание. Размеры червей 2,35—2,47 × 0,6—0,7 (1,53—6,23 × × 0,6—1,3) мм, передняя часть тела 1,4—1,5 × 0,6—0,7 (1,4—1,5 ×

Рис. 5. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) *skrjabini* Achmerov sbg. et sp. nov.

А — общий вид и передний участок тела;
Б — клапан с медианной основой и латеральным блоком; *В* — яйцо; *Г* — срединный крючок

× 0,6—1,5) мм, задняя часть 0,75—0,77 × 0,19—0,23 (0,75—1,61 × × 0,19—0,37) мм, область срастания 0,2—0,37 мм, кутикула ребристо-складчатая. Околоротовые присоски 0,067—0,07 × 0,054—0,056 (0,067—0,081 × 0,054—0,056) мм, глотка почти круглая, 0,066—0,07 × 0,05—0,054 (0,066—0,08 × 0,05—0,07) мм. Кишечник многоветвистый, начиная с третьего выроста раздваивается и образует на конце три-четыре ответвления. С области срастания кишечник вновь образует простые выросты и заходит в диск, заканчиваясь небольшим вздутием. Гонады занимают середину задней части тела. Задний конец тела расширен и образует прикрепительный диск размерами 0,2—0,22 × 0,48—0,54 (0,2—0,54 × × 0,48—0,75) мм. Клапаны: 1-я пара 0,05—0,055 × 0,115 мм, 2-я — 0,05 × 0,15—0,16 мм, 3-я — 0,055—0,6 × 0,15—0,165 мм, 4-я — 0,055—0,6 × 0,165—0,17 мм. Стержень срединного крючка 0,045 (0,042—0,045) мм, рукоятка 0,018 (0,018—0,23) мм, острие 0,01—0,012 мм. Медианная основа клапана 0,055—0,06 мм длиной и 0,01—0,012 мм шириной. Латеральные блоки: длинная пластина 0,074—0,078 мм, срединная — 0,06—0,07 мм и короткая 0,054—0,056 мм. Один экземпляр имел три яйца размерами 0,265—0,275 × 0,082—0,085 мм с филаментовидной ножкой. Рассматривая с точки зрения специфичности к хозяину три вида диплозоонов с трех разных видов рыб из рода *Leuciscus*: *Diplozoon skrjabini* от *L. walecki*, *D. megan* от *L. idus* и *D.* sp. от *L. cephalus*, мы пришли к выводу, что эти виды диплозоонов являются самостоятельными, как это можно видеть из прилагаемой таблицы.

Морфологические признаки трех видов диплозоонов от трех видов рыб рода *Leuciscus* из разных водоемов

Признак и промеры	*Paradiplozoon skrjabini* с *Leuciscus waleckii*, р. Амур	*Diplozoon megan* с *Leuciscus idus* (по «Определителю», 1962), водоемы Европы	*Diplozoon* sp. с *Leuciscus cephalus*, Донец Северский
Общая длина тела, мм	1,53—5,23	3,5—7,3	6,57—6,87
Длина передней части тела, мм	1,4—3,25	3,7—3,8	4,52—4,66
Длина задней части тела, мм	0,75—1,61	1,0—1,1	1,62—1,78
Область срастания, мм	0,2—0,37	0,73	0,43
Ротовые присоски, мм	0,060—0,081	0,14—0,19	80—86
Глотка, мм	0,066—0,080	0,09—0,14	86
Прикрепительный диск, мм	0,20—0,54× 0,54—0,75	0,6×0,85	0,54—0,56
Стержень срединного крючка, мк	42—45	64—67	45
Рукоятка срединного крючка, мк	18—23	25—28	25 (весь крючок)
Острие, мк	10—12	7	
Клапаны, мк			
1-я пара	55×170	250—340	75—78×170—172
2-я пара	55×165	250—340	80—85×180
3-я пара	55×165	250—340	80×175
4-я пара	50×115	140—190	80×154
Яйцо, мк	265×82—275×85	250—270×110—130	285—305×95—100
Задняя присоска	Нет	Нет	Нет
Расширение задней части тела перед диском	Есть	»	Есть
Анастомоз кишечных ветвей в задней части тела	Нет	»	»

По-видимому, диплозооны обладают такой же специфичностью к хозяину, как и большинство видов рода *Dactylogyrus*.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) *marinae* Achmerov sbg. et sp. nov.

Рис. 6

Хозяин и локализация. Толстолобик (*Hypophthalmichthys molitrix*). На жабрах.

Число найденных особей. 11 особей у шести рыб (по 1—2 экз).

Местонахождение. Река Амур у сел. Елабуга. Взрослые особи диплозоонов сняты нами с двухлетних рыб, а дипорпы — с рыб более молодых возрастов. Ни у одного экземпляра яиц не найдено.

Описание. Взрослые, но еще не продуцировавшие яиц. Общая длина тела 2,38 × 0,60 (2,95 × 0,85) мм, передняя часть тела 1,34 × × 0,6 (2,0 × 0,85) мм, длина задней части тела 0,72—0,74 × 0,22—0,24 (0,72—0,95 × 0,22—0,28) мм, область срастания 0,28—0,37 мм. Диск 0,3—0,4 × 0,48—0,56 мм, клапаны: 1-я пара 0,072—0,08 × 0,128—0,156 мм, 2-я пара — 0,072—0,086 × 0,132—0,16 мм, 3-я — 0,072—0,092 × 0,13—0,167 мм, 4-я — 0,08—0,09 × 0,114—0,17 мм. Медианная основа 1-й пары — 0,054, 2-й пары — 0,056, 3-й — 0,057, 4-й — 0,06 мм. Латеральные блоки у 1-й пары — 0,024, 0,042, 0,066 мм, у 2, 3 и 4-й пар — по 0,03—0,048 и 0,075 мм. Стержень срединных крючков 0,036—0,04 мм, рукоятка крючка 0,008—0,01 мм, острие 0,004—0,005 мм. Ротовые присоски круглые, 0,06—0,065 мм, глотка 0,05—0,055 × 0,05—0,052 мм. Кишечник многоветвистый, от области срастания до диска в виде трубки, зайдя в диск, образует ветвистость. Гонады расположены немного ниже области срастания. Вид назван в честь художницы-гельминтолога Марины Николаевны Макарчук.

Дипорпа (рис. 6, *Б*). Длина тела 0,7 мм, ширина 0,42 мм, ротовые присоски 0,032 × 0,03 мм, глотка 0,04 × 0,22 мм. Диск не отграничен от тела, 0,04 × 0,1 мм, клапанов одна пара, 0,036 × 0,45 мм; стержень срединного крючка 0,04 мм, рукоятка 0,01 мм, острие 0,004 мм. Ротовое отверстие воронковидное, со слегка мускулизированными краями, ведет в глотку. Ротовые присоски, видимо, выполняют функции нагнетания крови в ротовую полость. Молодые формы (рис. 6, *Д*) те, у которых прикрепительный диск еще не отграничен. Общая длина тела 0,96 мм, ширина 0,45 мм, диск 0,24 × 0,28 мм. Все четыре пары клапанов одинаковые по величине — 0,06 × 0,08 — 0,09 мм. Стержень срединного крючка 0,032 мм, рукоятка 0,012 мм, острие 0,004 мм. Ротовые присоски 0,06—0,065 × 0,05—0,06 мм, глотка 0,052 × 0,04 мм. Медианная основа 0,05 мм, латеральные блоки: длинный 0,042 мм, срединный 0,034 мм, короткий 0,021 мм. Кишечник доходит в виде трубки до второго клапана.

Дифференциальный диагноз. От специфичного для толстолобика *D. inustiatus* Nagibina, 1965, описываемый вид отличается отсутствием задней присоски, крупными размерами диска, положением гонад, меньшими размерами срединного крючка и другими признаками.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) *parabramidis* subgen. et sp. nov.

Рис. 7

Хозяин и локализация. Амурский лещ (*Parabramis pekinensis*). Жабры.

Местонахождение. Река Амур у сел. Елабуга, устье Сунгари, оз. Орель-Чля.

Число найденных особей. 20 экз. у семи рыб (1—14 экз.).

Описание. Размеры тела 1,4—2,7 × 0,43—0,65 мм; передний участок тела 0,97—1,6 × 0,43—0,65 мм, задний участок 0,54—1,1 ×

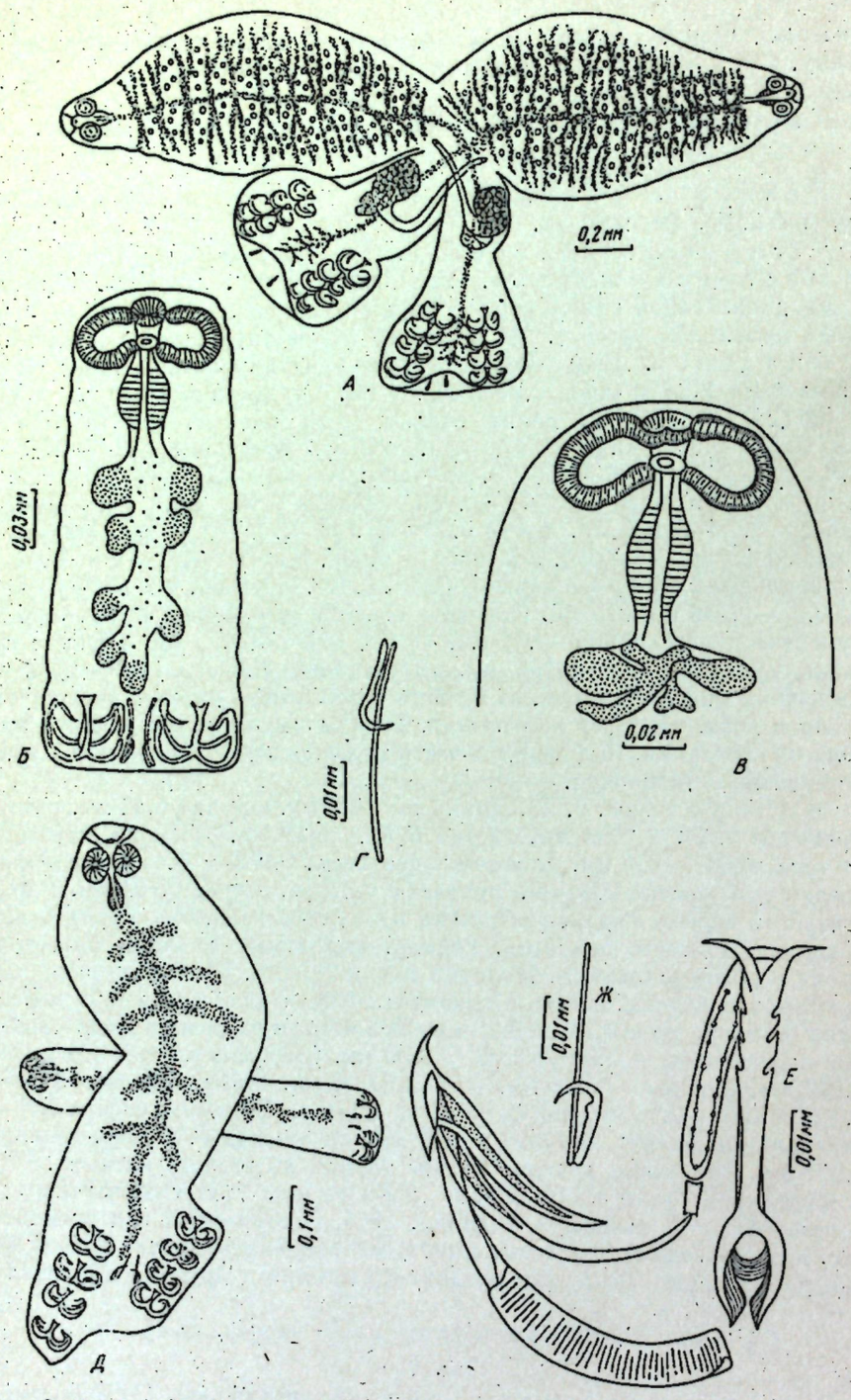


Рис. 6. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) *marinae* Achmerov sbg. et sp. nov.

А — общий вид; *Б* — дипорпа с одной парой клапанов; *В* — передний конец тела дипорпы; *Г* — срединный крючок дипорпы; *Д* — соединившиеся дипорпы разных возрастов; *Е* — медианная основа и латеральный блок взрослой особи; *Ж* — срединный крючок взрослой особи

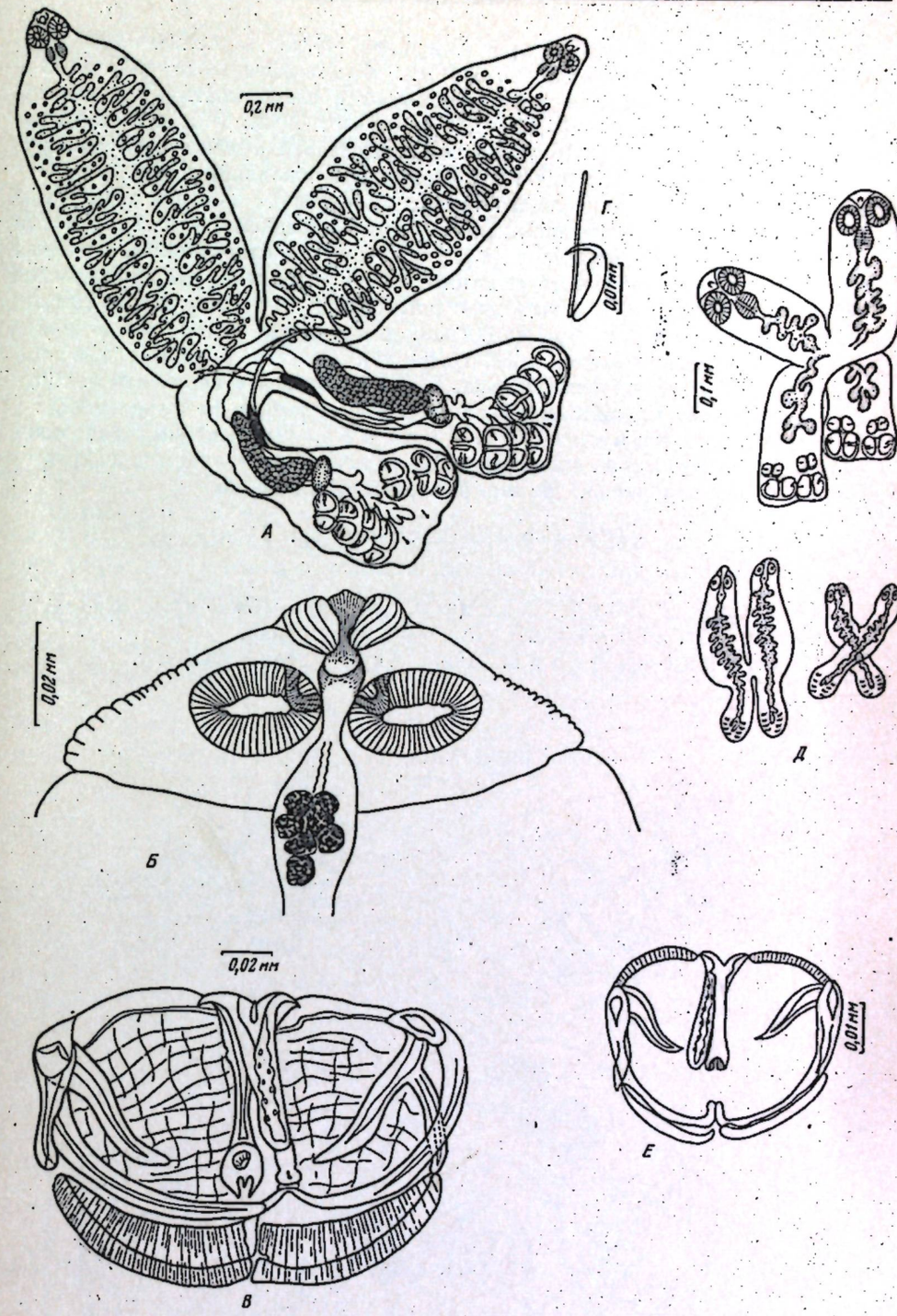


Рис. 7. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) *parabramidis* Achmerov subg. et sp. nov.

А — общий вид; *Б* — передний участок тела; *В* — клапан взрослой особи; *Г* — срединный крючок; *Д* — дипорпы разных возрастов; *Е* — клапан с медианной основой и латеральными блоками дипорпы

× 0,16—0,32 мм. Ротовые присоски 0,046—0,065 × 0,042—0,065 мм. Глотка 0,046—0,065 × 0,042—0,055 мм. Прикрепительный диск 0,32—0,37 × 0,43—0,54 мм. Клапаны варьируют в зависимости от величины диплозоонов: 1-я пара — 0,11—0,16 × 0,1—0,15 мм, 3 и 4-я пары по 0,06—0,12 × 0,12—0,17 мм. Стержень срединного крючка 0,03 мм, рукоятка 0,012 мм, острие 0,006 мм. Медианное основание клапана 0,04—0,05 мм; у ювенальных особей клапаны значительно меньше. Кишечник многоветвистый, с разветвленными концами в передней части тела. После области срастания принимает форму трубки без ответвлений, которые вновь появляются после заднего конца гонад и заходят в прикрепительный диск. Гонады занимают почти всю длину задней части тела до диска. Область срастания 0,26 мм. Из 20 экз. диплозоонов только пять взрослые, но без оформившихся яиц, тогда как остальные либо одиночные дипорпы, либо уже сросшиеся (рис. 7, *Д*), некоторые с неполным количеством клапанов. Сросшиеся дипорпы сняты с рыбки 12 см длиной.

Дифференциальный диагноз. Описываемый вид отличается от *D. paradoxum*, специфичного для леща, отсутствием задней присоски, строением диска, деталями строения клапанов.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) sp. 1

Рис. 8

Хозяин и локализация. Пескарь (*Gobio* sp.). Жабры.
Число найденных особей. 1 экз.
Местонахождение. Река Амур у сел. Елабуга.

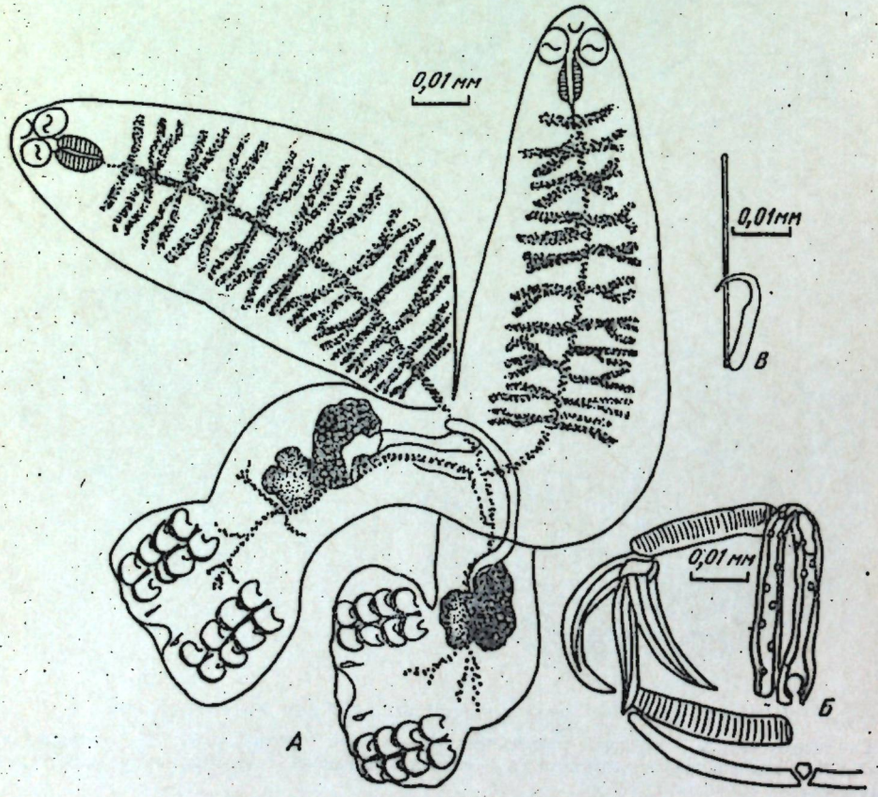


Рис. 8. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) sp. 1
А — общий вид; *Б* — часть клапана; *В* — срединный крючок

Описание. Размеры тела 1,3 × 0,4 мм с крупным диском 0,26 × × 0,34 мм; передняя часть тела 0,8—0,9 мм, задняя часть тела 0,5 × × 0,2 мм. Область срастания 0,2 мм. Ротовые присоски 0,032—0,036 мм, глотка 0,05—0,056 × 0,042 мм. Гонады расположены в середине задней части тела. Яйца отсутствуют. Размеры клапанов почти одинаковые: 0,040—0,05 × 0,05—0,08 мм. Стержень срединного крючка 0,035 мм, рукоятка 0,012 мм, острие 0,004 мм. Кишечник многоветвистый, после области срастания принимает вид простой трубки без ответвлений, за гонадами вновь появляются ответвления, заходящие до уровня второго клапана в диск. Медианная основа клапанов 0,035 мм, латеральный блок состоит из трех почти одинаковой величины пластинок — 0,025 мм.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) sp. 2

Рис. 9

Хозяин и локализация. Черный лещ (*Megalobrama terminalis*). Жабры.
Место нахождение. Озеро Болонь.
Число найденных особей. 1 экз.
Описание. Размеры червя 1,81 × 0,52 мм; передняя часть тела 1,1 × 0,52 мм, задняя 0,60 × 0,22—0,26 мм, область срастания определить не удалось. Ротовые присоски 0,06 × 0,06 мм, глотка 0,065 × 0,06 мм; кишечник многоветвистый, с раздваивающимися концами, за областью срастания переходит в простую трубку, заканчиваясь на уровне середины диска. Прикрепительный диск 0,39—0,42 × 0,38 мм. Стержень срединного крючка 0,038—0,04 мм, рукоятка 0,012 мм, острие 0,004 мм. Клапаны

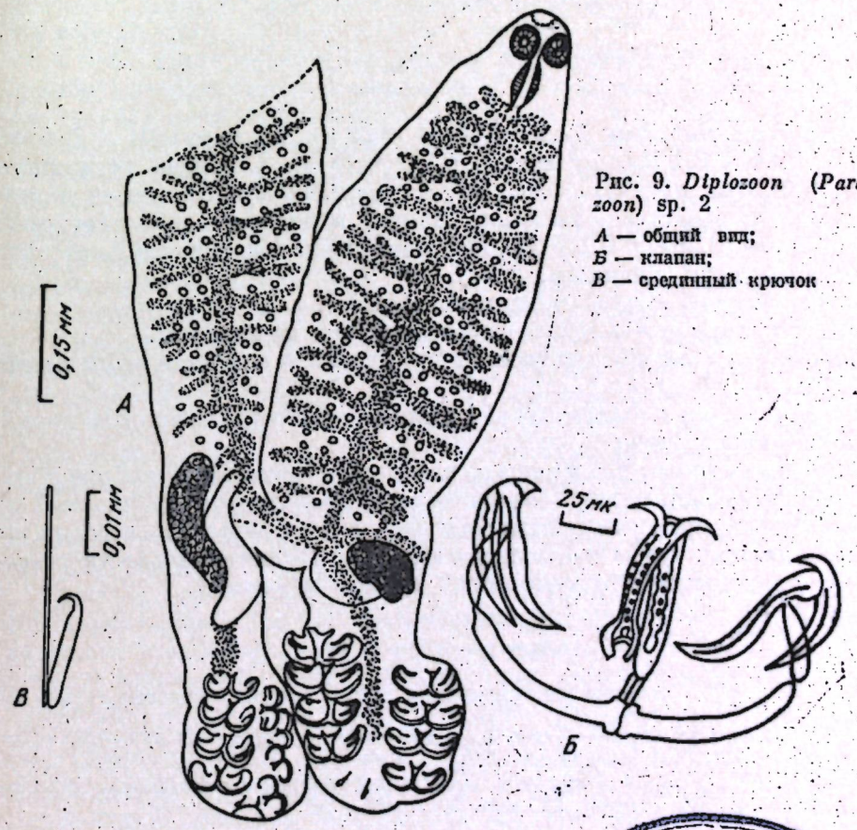


Рис. 9. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) sp. 2
А — общий вид;
Б — клапан;
В — срединный крючок

Центральная научная
БИБЛИОТЕКА

от 0,08 × 0,13 до 0,11 × 0,6 мм; гонады расположены непосредственно за областью срастания. Медианная основа 0,076—0,08 мм с крыловидным расширением посередине изгиба и рядом перфораций. Латеральные блоки состоят из трех частей, из которых самая длинная 0,084 мм, средняя 0,04—0,45 мм, короткая 0,036—0,038 мм. Яйца на стадии формирования.

Diplozoon (*Paradiplozoon*) sp. 3

Рис. 10

Хозяин и локализация. Гольян Лаговского (*Phoxinus lagowskii*). Жабры.

Местонахождение. Река Амур у сел. Кальма.

Число найденных особей. 1 экз.

Описание. Размеры тела 1,4 мм, передний участок тела 0,65 × × 0,4 мм, задний 0,48 × 0,26 мм, область срастания 0,1 мм, ротовые присоски 0,054 мм, глотка 0,054 × 0,45 мм. Прикрепительный диск

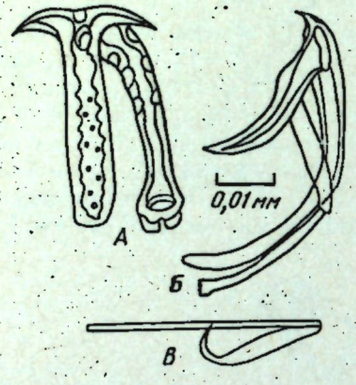


Рис. 10. *Diplozoon* (*Paradiplozoon*) sp. 3

А — медианная основа;
Б — латеральный блок;
В — срединный крючок

0,19 × 0,38 мм. Клапаны: 1-я пара 0,04 × 0,08 мм, 2-я пара 0,04 × 0,1 мм, 3-я пара 0,04 × 0,1 мм, 4-я пара 0,045 × 0,11 мм. Стержень срединного крючка 0,042 мм, рукоятка 0,018 мм, острие 0,006 мм. Кишечник многоветвистый, за областью срастания заходит в диск, где образует сеть. Яйцо крупное, 0,285 × 0,115 мм, занимает почти всю заднюю часть тела до передней пары клапанов.

В заключение следует отметить следующее.

На сеголетках рыбы могут паразитировать диплозооны.

Диплозооны в первый год своего существования способны откладывать яйца.

На одном и том же экземпляре хозяина могут паразитировать диплозооны различных видов.

Диплозооны имеют тенденцию к узкой специфичности в выборе хозяина, наподобие большинства видов рода *Neodactylogyrus* Price, 1936.

Желательно при дальнейших исследованиях приводить сведения по развитию дипорп, чтобы иметь представление о последовательности развития и формирования этой интересной группы моногеней.

ЛИТЕРАТУРА

Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 1—509.

Быховский Б. Е. 1962. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 1—776.

Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. 1959. О систематике *Diplozoon* Nordman, 1832 (*Monogenoidea*).— Зоол. журн., 38, вып. 3, с. 362—377.

Нагибина Л. Ф. 1965. Новые виды рода *Diplozoon* (*Discocotylidea*, *Monogenoidea*). Фаунистика и экология животных.— Труды ЗИН АН СССР, 35, с. 167—174.

Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. 1962. М., Изд-во АН СССР.

Dayal J. 1941. On a new trematode. *Diplozoon indicus* n. sp. from a fresh-water fish Barbus (Puntius) sarana (Ham.). — Proc. Nat. Acad. Sci. India, 11, N 4, p. 93—98.

Goto S. 1891. On *Diplozoon nipponicum* n. sp.— J. Coll. Sci. Tokyo, 4, p. 151—512.

Nordmann A. 1832. Micrographische Beitrage zur Naturgeschichte der Wirbellosen Tiere. H. 1—2. Berlin, S. 1—118.

Nordmann A. 1833. Zur Diplozoon paradoxum.— Ann. Sci. Nat., 30. Berlin, S. 372—398.

Price. 1936. North American monogenetic trematodes.— The Georg Washington Univ. Bull., Summaries Doct. Theses (1934—1936), p. 10—13.

РОЛЬ АМИНОКИСЛОТ В ОСУЩЕСТВЛЕНИИ ФУНКЦИИ ОСМОРЕГУЛЯЦИИ У *ASCARIS SUUM*

Г. Т. БЕРДЫЕВА, О. А. ШИШОВА-КАСАТОЧКИНА

В настоящее время известно участие аминокислот в осуществлении ряда функций организма. Представляют интерес исследования, направленные на изучение роли аминокислот в условиях, требующих напряжения функциональных систем организма. Есть основание предположить, что при некоторых «чрезвычайных» для организма обстоятельствах потребность и необходимость в ряде аминокислот может непропорционально возрастать.

С этой точки зрения нас интересовала роль отдельных аминокислот и конечных продуктов их обмена в осуществлении функции осморегуляции в состоянии осмотического стресса у *Ascaris suum*.

Изучение осморегуляции открывает путь к детальному пониманию процессов обмена в живом организме. Если животные (в том числе и гельминты) обитают в водной среде, их жизнедеятельность зависит от условий осмотической концентрации во внешней среде.

На морских беспозвоночных показано, что изменение в концентрации растворимых веществ в среде обитания вызывает значительные изменения их концентрации во внутренней среде беспозвоночных.

Приспособительные возможности животных к изменяющимся условиям внешней среды различны. Одну группу морских беспозвоночных составляют стеногалинные животные. При перенесении их в гипотоническую среду эти животные поглощают воду до установления осмотического равновесия со внешней средой, что приводит к признакам неблагополучия. Длительное содержание в условиях осмотического стресса ведет к гибели стеногалинных животных. Они приспособлены к жизни в определенных осмотических условиях и не переносят больших колебаний во внешнем осмотическом давлении.

Другую группу животных по отношению к внешней солевой среде составляют эвригалинные обитатели водной среды. Эти животные отличаются постоянством внутреннего осмотического давления и обладают мощной системой его регуляции. Для них характерна значительная экологическая амплитуда солевого состава среды.

Большинство нематод можно отнести к эвригалинным организмам. Они имеют мощные механизмы, обеспечивающие им приспособление к изменениям концентрации веществ во внешней среде. Нематоды более устойчивы к этим изменениям, чем плоские черви. Регуляция водного и ионного обмена в основном находится под контролем гиподермы (Lee,

1965), которая и стабилизирует концентрацию ионов в полостной жидкости при изменении концентрации в окружающей среде.

Эвригалинные беспозвоночные способны приспосабливать внутриклеточное осмотическое давление, изменяя не только концентрацию ионов, но также некоторых низкомолекулярных азотосодержащих соединений, например мочевины и аминокислот.

Мочевина является продуктом белкового распада у млекопитающих, которая выводится с экскретами. У акуловых рыб и некоторых цестод рыб мочевина удерживается в организме для поддержания осмотического давления внутренней среды. Интенсивное образование мочевины характерно для некоторых рыб, которым в связи с их экологией необходим переход из пресной воды в морскую. Эта система функционирует также у амфибий во взрослом состоянии и является адаптационным механизмом для существования в различных средах. При этом приобретается эвригалинность, связанная с изменением концентрации низкомолекулярных азотосодержащих веществ внутри клеток. Мочевина и аминокислоты (в основном заменимые) являются важными компонентами, поддерживающими изоосмотическую концентрацию внутренней среды по отношению к морской воде (Schoffeniels, 1960; Florkin, 1966; Bedford, 1971; Huggins, Colley, 1971). Исследование мочевины и азотосодержащих веществ представляет интерес при изучении осморегуляции у гельминтов, поскольку наблюдалась экскреция трематодами заменимых аминокислот (аланин, пролин, орнитин) (Senft, 1963).

Можно предположить, что азотосодержащие вещества, присутствующие в полостной жидкости гельминтов, по всей вероятности, необходимы для поддержания их осмотического давления.

Известно участие ряда витаминов группы В (B_6, B_{12}) в процессах синтеза белка и некоторых аминокислот (Weissbach, Peterkofcky, 1965; Труфанов, 1972). Наше внимание в этом отношении привлек витамин B_{12}, который, возможно, способствует регуляции состояния аминокислотного «пула» у животных, обитающих в водной среде. Витамин B_{12} играет, по-видимому, значительную роль в обмене веществ у гельминтов, об этом свидетельствует высокое содержание и аккумуляция витамина в тканях цестод и нематод (Nyberg, 1958; Brand, 1966; Zam, Martin, 1969). Учитывая участие витамина B_{12} в синтезе белка и аминокислот (метионина), можно предположить влияние этого витамина на синтез аминокислот у гельминтов при содержании последних в средах различной тоничности.

В наших экспериментах мы хотели выяснить следующее.

1. Участвуют ли аминокислоты и какие именно в поддержании осмотического равновесия у свиной аскариды в зависимости от среды различной тоничности.

2. Способствует ли синтезу аминокислот витамин B_{12} при добавлении его в среду содержания в условиях осмотического стресса.

3. Участвует ли мочевина как конечный продукт белкового обмена в осморегуляции аскариды.

Методы исследований

Объектом исследования служили свиные аскариды. После суточного содержания в растворе Рингера в термостате при 37° аскарид помещали по 10 экз. в 100 мл среды. Средами содержания служили: дистиллированная вода (гипотонический раствор), 1-процентный раствор хлористого натрия (изотонический раствор), 5-процентный раствор хлористого натрия (гипертонический раствор). В термостате пробы отбирали через 5 и 24 часа после начала инкубации. После инкубации аскарид промывали теплой дистиллированной водой и осторожно просушивали между листами фильтровальной бумаги. Затем для получения полостной жидкости аскарид подвешивали за головной конец и осторожно надрезали кожно-мышечный слой, отступя 0,3—0,5 см от хвостового конца, и собирали в пробирку свободно стекающую жидкость. Ее центрифугировали для освобождения от случайно попавших кусочков ткани. Для осаждения белка пробы разводили ацетоном в соотношении 1 : 10, затем центрифугировали и надосадочную жидкость, предварительно выпарив, использовали для нанесения на бумагу. Количественное определение аминокислот проводили по методу Гири в модификации Т. С. Пасхиной (1964).

Аммиак и мочевину определяли в полостной жидкости аскарид и в среде содержания по методу Конвея (Петрунькина, 1961).

Результаты исследований

Инкубация нематод в гипотонической среде (дистиллированная вода) показала, что через 6—8 час. от начала инкубации большинство гельминтов гибнет: разрывается их кожно-мышечный слой. В среде с 1-процентным раствором хлористого натрия *A. suum* сохраняют упругость, активны в течение периода инкубации. При содержании свиных аскарид в гипертонической среде (5-процентный раствор хлористого натрия) через 24 часа от начала инкубации гельминты сморщивались, вяло передвигались. Наши наблюдения в этом отношении согласуются с литературными данными (Hobson et al., 1952; Lee, 1965; Anya, 1966).

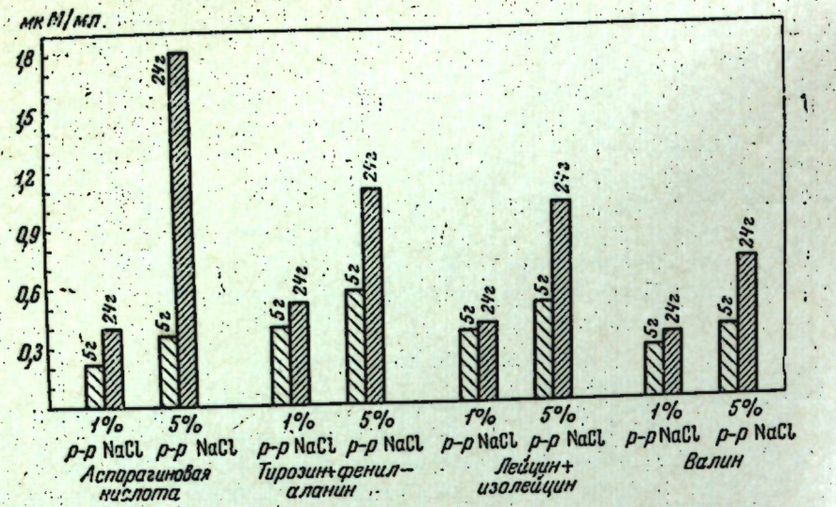
При исследовании среды содержания через 5 и 24 часа от начала инкубации гельминтов аминокислоты в средах содержания нами не обнаруживались. Только в области глютаминовой кислоты и треонина отмечались очень бледные, незначительные по интенсивности пятна. Поэтому мы определяли концентрацию аминокислот в зависимости от тоничности среды только в полостной жидкости аскарид. Из табл. 1 видно, что при

Таблица 1

Концентрация аминокислот (в мкМ/мл) в полостной жидкости аскарид при содержании гельминта в средах различной тоничности *

Аминокислота	H_2O		1-процентный раствор NaCl		5-процентный раствор NaCl	
	5 час.	24 часа	5 час.	24 часа	5 час.	24 часа
Лизин + гистидин	0,32±0,03	0,26±0,03	0,33±0,04	0,40±0,02	0,31±0,02	0,60±0,06
Аспарагиновая кислота	0,68±0,007	0,53±0,007	0,22±0,008	0,4±0,03	0,36±0,02	1,8±0,3
Серин + глицин	0,4±0,07	0,32±0,02	0,4±0,02	0,4±0,02	0,25±0,01	0,45±0,07
Глютаминовая кислота	0,3±0,04	0,3±0,007	0,2±0,01	0,2±0,009	0,25±0,01	0,44±0,03
Аланин + треонин	1,12±0,1	1,0±0,1	1,2±0,09	1,2±0,1	1,3±0,1	1,44+0,09
Тирозин + фенилаланин	0,52±0,03	0,55±0,03	0,4±0,02	0,52±0,05	0,58±0,06	1,1±0,08
Валин	0,35±0,02	0,4±0,03	0,27±0,03	0,31±0,01	0,35±0,02	0,7±0,04
Лейцин + изолейцин	0,52±0,04	0,5±0,05	0,36±0,03	0,4±0,04	0,5±0,05	1,0±0,07
Сумма аминокислот	4,21	3,86	3,38	3,83	3,90	7,53

* Приведенные данные являются средними из 16 опытов.



Концентрация аминокислот (в мкМ/мл) в полостной жидкости аскариды

содержании аскарид в течение 24 час. в дистиллированной воде и в 1-процентном растворе хлористого натрия закономерного увеличения концентрации аминокислот не наблюдается. Мы наблюдали значительное увеличение концентрации всех аминокислот в полостной жидкости аскарид, содержавшихся длительный срок в гипертоническом растворе. Как мы и предполагали, по аналогии с морскими беспозвоночными, возможность участия аминокислот в процессе осморегуляции у гельминтов весьма вероятна, что выражается в повышении количества аминокислот в полостной жидкости в случае осмотического стресса.

Нас интересовал вопрос, концентрация каких именно аминокислот увеличивается при содержании гельминтов в неблагоприятных условиях (гипертоническая среда). При содержании аскарид в изотонической среде (1-процентный раствор хлористого натрия) в полостной жидкости за 24 часа от начала инкубации наблюдается незначительное увеличение концентрации только аспарагиновой кислоты (см. табл. 1). Из этой же таблицы видно, что при исследовании полостной жидкости аскарид, содержавшихся в течение 5 и 24 час. от начала инкубации в гипертонической среде, выявляется иная картина. Количество ряда аминокислот в полостной жидкости увеличивается почти вдвое (лизин, гистидин, тирозин, фенилаланин, валин, лейцин, изолейцин). Концентрация аспарагиновой кислоты увеличилась в пять раз (табл. 1 и рисунок).

На основании экспериментальных данных видно, что значительное увеличение концентрации аминокислот в полостной жидкости аскарид, при содержании их в гипертоническом растворе, несомненно, указывает на участие аминокислот в процессах осморегуляции.

При исследовании полостной жидкости аскарид после добавления в среду содержания (дистиллированная вода, изотонический раствор, гипертонический раствор) витамина B_{12} выяснилось, что этот витамин фактически не способствует увеличению концентрации аминокислот как в изотоническом растворе, так и в гипертоническом (табл. 2).

Одновременно с постановкой опытов по изучению роли аминокислот в осуществлении функции осморегуляции у свиной аскариды мы проводили определение конечных продуктов белкового обмена — аммиака и мочевины — как в полостной жидкости аскарид, так и в среде содержания

Таблица 2

Концентрация аминокислот (в мкМ/мл) в полостной жидкости аскарид через 24 часа инкубации при добавлении в среду витамина B_{12}*

Аминокислота	1-процентный раствор NaCl + B_{12}	5-процентный раствор NaCl + B_{12}	Аминокислота	1-процентный раствор NaCl + B_{12}	5-процентный раствор NaCl + B_{12}
Аргинин + гистидин	0,45±0,05	0,64±0,06	Аланин + треонин	0,8±0,03	0,56±0,05
Аспарагиновая кислота	0,46±0,03	0,45±0,02	Тирозин + фенилаланин	0,5±0,05	0,73±0,06
Серин + глицин	0,23±0,02	Следы	Валин	0,31±0,01	0,39±0,03
Глютаминовая кислота	0,24±0,007	0,3±0,1	Лейцин + изолейцин	0,5±0,005	0,67±0,03

* Приведенные данные являются средними из 10 опытов.

Таблица 3

Содержание аммиака и мочевины в полостной жидкости свиной аскариды и в среде (инкубации в мг на 100 мл)*

Среда инкубации	Содержание аммиака		Содержание мочевины	
	в среде	в полостной жидкости	в среде	в полостной жидкости
1-процентный раствор NaCl	1,4±0,2	2,0±0,3	0,3±0,04	0,7±0,1
1-процентный раствор NaCl + B_{12}	1,5±0,4	1,2±0,2	2,0±0,4	0,5±0,06
5-процентный раствор NaCl	1,3±0,2	7,0±0,6	0,2±0,003	0,5±0,06
5-процентный раствор NaCl + B_{12}	1,5±0,1	7,0±0,8	0,7±0,01	1,1±0,03

* Приведенные данные являются средними из 12 опытов.

(табл. 3). Можно отметить изменение в количестве образовавшегося аммиака в полостной жидкости аскариды при содержании в гипертонической среде. Концентрация мочевины при этом изменяется незначительно как в среде содержания, так и в полостной жидкости. Витамин B_{12} вызывает уменьшение содержания некоторых аминокислот (см. табл. 2) при содержании гельминтов в этих условиях, наблюдается повышение мочевины в полостной жидкости (см. табл. 3).

На основании полученных данных можно сделать вывод об участии аминокислот, содержавшихся в полостной жидкости аскариды, в функции осморегуляции. Особенно отчетливо эту роль играют аспарагиновая кислота, тирозин, феналаланин, лейцин, изолейцин, валин.

Обсуждение результатов

Известно, что у морских беспозвоночных не только мочевина, но и аминокислоты играют существенную роль в поддержании осмотического давления. Известно также, что увеличение количества аминокислот осуществляется за счет синтеза, а не расщепления тканевого белка. Показано, что аминокислоты, способствующие поддержанию изоосмотической концентрации, внутриклеточного происхождения.

Результаты наших экспериментов свидетельствуют о значительной роли ряда аминокислот (аспарагиновой, фенилаланина, тирозина, валина, лейцина, изолейцина) в осуществлении функции осморегуляции при содержании *Ascaris suum* в средах различной тоничности. Мы наблюдали значительное повышение концентрации аминокислот в полостной жидкости в случае содержания нематод в гипертоническом растворе. Действительно, при помещении гельминтов в 5-процентный раствор хлористого натрия для выравнивания концентрации необходимо повышение количества низкомолекулярных веществ в тканевых жидкостях с целью предупреждения плазмолиза. Этот жизненно важный процесс обеспечивается за счет потенциальных возможностей синтеза.

Образование мочевины, наблюдаемое у некоторых цестод рыб, так же, как и у их хозяев, по-видимому, нехарактерно для нематод млекопитающих, поскольку концентрация мочевины в полостной жидкости аскарид, содержавшихся в гипертонической среде, изменяется мало. При значительном синтезе аминокислот у *A. suum* в этих условиях количество мочевины даже снижалось наряду с повышением количества аммиака.

Проведенное нами исследование влияния витамина B_{12} на образование аминокислот и некоторых конечных продуктов обмена белка у гельминтов показало отсутствие влияния этого витамина на образование аминокислот. Однако в условиях гипотонической среды витамин B_{12} оказывает влияние на уреогенез, поскольку количество мочевины в полостной жидкости в данном случае увеличивается в два раза.

Таким образом, на основании проведенного исследования мы можем сделать вывод о том, что повышение концентрации ряда аминокислот в полостной жидкости аскариды при содержании в гипотонической среде свидетельствует об участии аминокислот в осуществлении функции осморегуляции.

ЛИТЕРАТУРА

Пасхина Т. С. 1964. Современные методы в биохимии. М., изд-во «Медицина», с. 162—180.

Петрунькина А. М. 1961. Практическая биохимия М., Медгиз, с. 189—190.

Труфанов А. В. 1972. Биохимия витаминов и антивитаминов. М., изд-во «Колос», с. 184—199.

Anya A. O. 1966. Investigations on osmotic regulation in the parasitic nematode *Aspiculuris tetraptera*.— J. Parasitol., 56, N 3, p. 583—588.

Bedford J. J. 1971. Osmoregulation in *Melanopsis trifasciata* Gray 1843. III The intracellular nitrogenous compounds.— Comp. Biochem. Physiol., A40, N 4, p. 899—910.

Brand T. 1966. Biochemistry of parasites. Chapter 6. N. Y.— London, Acad. Press., p. 31—35.

Elorkin M. 1966. Aspects molecularies de Ladoptation et de le phylogenie. Paris, Mosson et Cie, Editeors, p. 246.

Hobson A. D., Stephenson W., Beadle L. C. 1952. Studies on the physiology of *Ascaris lumbricoides*. I. The relation of the total osmotic pressure, conductivity and chloride content of the body fluid to that of the external environment.— J. exptl. Biol., 29, p. 1—21, 22—29.

Huggins A. K., Colley L. 1971. The changes in the non-protein nitrogenous constituents of muscle during the adaptation of the eel *Anguilla anguilla* L. from fresh water to sea water.— Compar. Biochem. Physiol., B 38, N 3, p. 537—542.

Lee D. L. 1965. The physiology of nematodes. Edinburgh — London, p. 132.

Nyberg W. 1958. The uptake and distribution of Co^{60}-labeled vitamin B_{12} by the fish tape worm, Diphyllobothrium latum.— Exper. Parasitol., 7, N 2, p. 178—190.

Schoffeniels E. 1960. Origine des acides amines intervenant dans La regulation de La pression osmotique intracellulaire de Eriocheir sinensis Milne — Edwards.— Arch. intern. Physiol. Biochim., 68, p. 696—698.

Senft A. W. 1963. Observations on amino acid metabolism of Schistosoma mansoni in a chemicall defined medium.— Ann. N. J. Acad. Sci., 113, p. 272—288.

Weissbach, Peterkofsky. 1965. The cobamide coenzymes.— Comprehensive biochemistry, 16, p. 189—207.

Zam S. G., Martin W. E. 1969. Binding of Co^{60} — vitamin B_{12} by *Ascaris suum* intestine.— J. Parasitol., 55, N 3, p. 480—485.

ИЗУЧЕНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НЕМАТОДЫ *PARASITORHABDITIS SEXDENTATI* (RHABDITIDAE) — ПАРАЗИТА КОРОЕДА *IPS SEXDENTATUS*

С. Л. БЛИНОВА, Б. С. ВОСИЛИТЕ

Систематика рода *Parasitorhabditis*, как и большинства других родов нематод короедов, до последнего времени в основном опирается на экологический признак (паразитирование у определенного хозяина), на тонкие особенности строения стомы и на общепринятые в нематологии морфометрические признаки. Последние выражаются как в абсолютных, так и в относительных величинах. К первой группе относятся длина тела, диаметр тела, длина стомы, пищевода, хвоста, спикул, рулька и т. д. Ко второй группе относятся индексы формулы Де Мана *a*, *b*, *c* и *V* % (положение вульвы).

Главной целью применения индексов Де Мана являлось уменьшение изменчивости абсолютных данных. В период, когда число известных науке видов и родов нематод было относительно невелико, дифференциация не была столь дробной, как в настоящее время, эта формула получила широкое применение в фито- и энтомогельминтологии.

За последние десятилетия нематодологией был накоплен огромный фактический материал по фауне, строению и изменчивости нематод. Многие авторы ставят под сомнение ценность индексов Де Мана и считают нужным отказаться от использования этих индексов или модифицировать их (Clarc, 1962; Блинова-Лазаревская, 1967; Терентьева, 1967; Hooper, 1969; Kozlowska, Mianowska, 1971, и др.).

Большинство видов нематод рода *Parasitorhabditis* известно только по первоописанию. Эти описания сделаны по материалу, взятому из одного места, и по небольшому количеству экземпляров. В связи с этим при определении нематод из этого рода нередко возникают трудности, так как морфологические границы видов не изучены, диагностическая ценность признаков, применяемых для дифференцировки видов этого рода, не исследована.

Нашей задачей было изучение индивидуальной и географической изменчивости нематоды *Parasitorhabditis sexdentati* и выяснение диагностической ценности отдельных морфометрических признаков.

Статистический анализ изменчивости основных морфометрических признаков *Parasitorhabditis sexdentati* проводился на массовом материале из ходов короеда *Ips sexdentatus*, собранном в Московской обл. (1970 г.), в Грузинской ССР (1971 г.) и Литовской ССР (1972 г.). Всего исследовано 300 экз. половозрелых самок и самцов.

По данным О. В. Слободянюк (1973 и статья наст. сборника), у нематод этого рода наблюдается чередование свободноживущей и паразитической генераций, морфологически несколько отличающихся друг от друга. Отличия эти в настоящее время еще недостаточно изучены. В нашей работе рассматриваются границы видовой изменчивости основных морфометрических признаков *P. sexdentati* без разделения на генерации и получаются данные, сравнимые с имеющимися в литературе.

Изменчивость абсолютных морфометрических признаков. В табл. 1 приведены средние значения, границы колебаний и коэффициенты вариации основных морфометрических признаков нематоды *P. sexdentati* из Литовской ССР, Московской обл. и

Таблица 1

Изменчивость абсолютных морфометрических признаков у *P. sexdentati* из разных районов

	Литовская ССР	Московская обл.	Груз. ССР
Самка	$n = 50$	$n = 50$	$n = 50$
L	990±19,4	952±0,46	945±8,05
*V**, %	13,6	2,9	4,2
Границы колебаний	744—1290	744—1176	660—1080
D	55,4±1,6	51,6±1,3	48,8±2,0
V, %	20	15,9	20
Границы колебаний	34—84	36—72	36—82
Oes	182,7±1,7	188,7±1,5	172±1,7
V, %	6,5	5	4,9
Границы колебаний	156—204	168—204	156—180
St	18,6±0,18	19,4±0,2	19,5±0,4
V, %	7,2	7,8	1,2
Границы колебаний	14—19	17—24	17—22
Cd	16,4±0,9	23,0±1,6	15,0±0,6
V, %	40	34,4	20
Границы колебаний	12—24	17—48	12—21
Самец	$n = 50$	$n = 50$	$n = 50$
L	833±10,3	824,9±10,8	796±1,6
V, %	8,8	8,8	1,04
Границы колебаний	636—1051	672—960	720—1020
D	40±0,7	39,1±1,1	40±1,1
V, %	12	19,2	13,7
Границы колебаний	36—52	26—53	36—48
Oes	162,5±1,3	168,5±0,1	159,6±1,7
V, %	5,7	5,5	5,6
Границы колебаний	149—180	144—180	127—180
St	16,9±0,23	18,1±0,25	16,9±0,7
V, %	9,5	9,3	8,02
Границы колебаний	14—19	17—22	16—19
Sp	47,3±1,8	46,4±0,33	45,1±1,6
V, %	8	4,7	12
Границы колебаний	36—48	41—48	36—48
Gu	18,6±0,28	19,2±0,17	18,7±0,2
V, %	10	5,8	13,4
Границы колебаний	17—19	17—22	14—22
Cd	24,9±0,23	28,6±0,55	24,0±0,0
V, %	5,3	11,2	0,0
Границы колебаний	24—26	24—36	—

* *V* — коэффициент вариаций.

Грузинской ССР. Анализ географической изменчивости абсолютных морфометрических признаков в исследованных группах нематод выявил следующие статистически достоверные различия.

1. Нематоды из Грузинской ССР характеризовались более коротким пищеводом.

2. Нематоды из Московской обл. имели более длинный хвост (табл. 1).

У самок *P. sexdentati* повсюду наиболее изменчивыми признаками являлись ширина тела (*D*) и длина хвоста (*Cd*). Изменчивость этих признаков носит возрастной характер, но также может быть связана с различием морфологии нематод свободноживущей и паразитической генераций.

У самцов самым изменчивым абсолютным морфометрическим признаком оказалась ширина тела, наиболее константным — длина хвоста. Как у самцов, так и у самок во всех обследованных группах достаточно постоянными морфометрическими признаками ($V < 10\%$) являлись длина пищевода (*Oes*) и стомы (*St*).

Изменчивость относительных морфометрических признаков. Исследования, проведенные Родженом и Ассельбергом (Roggen, Asselberg, 1971), показали, что высчитывать эти индексы обычным способом можно лишь в том случае, если коэффициенты вариации двух абсолютных величин, составляющих соотношение, равны между собой ($V_y = V_x$) или если разница между ними незначительна. Равенство двух коэффициентов вариаций определяется *t*-тестом (Moroney, 1957):

$$t = \frac{V_y - V_x}{\sqrt{\frac{V_y^2}{2n} - \frac{V_x^2}{2n}}},$$

где n — число измерений. Мы считаем, что разница между коэффициентами незначительная, если $t < 2$.

В тех случаях, когда разница между коэффициентами значительная ($t \geqslant 2$), применение индексов Де Мана может привести к неправильным выводам и должно быть заменено изучением линий органической корреляции, которые показывают общую направленность взаимосвязи между двумя изменяющимися величинами. Линия органической корреляции высчитывается по формуле:

$$Y - \overline{Y}/S_y = X - \overline{X}/S_x, \qquad (1)$$

Y и X — средние значения от X и Y, S_x и S_y — стандартные отклонения от x и y. Преобразуя это уравнение, получаем:

$$Y = (S_y/S_x) \cdot X - (S_y/S_x)\,\overline{X} - \overline{Y}. \qquad (2)$$

В этом виде уравнение имеет форму:

$$Y = A \cdot X + B.$$

Из линии органической корреляции можно высчитать основные пропорции тела нематод, обозначаемые a', b', c', которые по своему значению соответствуют индексам Де Мана при выравнивании значений этих признаков.

Рассмотрим этот метод на конкретном примере. Мы имеем ряд абсолютных измерений нематоды *Parasitorhabditis sexdentati*. Исходя из этих данных, мы высчитываем:

1) коэффициент вариации длины тела ($V_L = 13{,}6\%$) и диаметра тела ($V_D = 20\%$);

Таблица 2

Изменчивость относительных морфометрических признаков у *P. sexdentati* из разных районов

	Литовская ССР	Московская обл.	Груз. ССР
Самка	$n = 50$	$n = 50$	$n = 50$
a'	18,2±0,1	19,6±0,3	19,4±0,6
V, %	7	12	15
Границы колебаний	15,8—21,2	16,5—25,0	13,0—25,0
b'	5,5±0,07	5,2±0,03	*5,2±0,2
V, %	9	0,1	12
Границы колебаний	4,4—6,2	4,8—5,3	4,3—6,0
c'	62,2±1,6	46,5±2,04	63,5±1,8
V, %	17,7	24,5	13
Границы колебаний	48,1—74,5	22,0—76,5	48,6—75,6
V	96,1±0,03	92,6±0,2	95,7±0,14
V, %	0,18	1,4	0,9
Границы колебаний	95,0—97,5	90—95,5	94,0—96,5
Самец	$n = 50$	$n = 50$	$n = 50$
a'	21,0±0,1	21,7±0,4	20,2±0,36
V, %	3,4	12	9,5
Границы колебаний	19,8—22,2	18,2—28,4	16,8—22,0
b'	5,1±0,03	5,1±0,04	5,1±0,06
V, %	3,9	0,1	7,6
Границы колебаний	4,5—5,5	4,5—4,5	4,6—6,0
c'	33,3±0,15	*29,1±1,8	*37,3±1,04
V, %	3	12	13,4
Границы колебаний	32,7—37,0	25,6—36	27,6—42,6

* Звездочкой отмечены индексы Де Мана, не требовавшие дополнительной математической обработки.

2) разницу между коэффициентами вариации числителей и знаменателей в индексе Де Мана a по t-тесту.

Получаем $t = 8$.

3) линию органической корреляции, соответствующую индексу a'. Получаем:

$$L = 11{,}7D + 341{,}8.$$

Если мы вычисляем индекс a без предварительной проверки его достоверности, то получаем, что $a = 18{,}4 \pm 0{,}4$, а коэффициент вариации $V = 13{,}6\%$. Очевидно, вычисление индекса a не дало нам признака более стабильного по сравнению с составляющими его абсолютными признаками.

Если же мы вычисляем это соотношение, используя линию органической корреляции, то получаем индекс $a' = 18{,}2 \pm 0{,}1$ и $V = 7\%$. В этом случае мы добиваемся уменьшения изменчивости абсолютных данных почти в два раза.

Статистический анализ индексов Де Мана для нематод *P. sexdentati* показывает, что индивидуальная изменчивость этих индексов так велика, что почти во всех случаях (за исключением V, %) лишает их какой-либо

диагностической ценности. Посредством изучения линий органической корреляции были высчитаны пропорции тела a', b', c' для нематод *P. sexdentati* из обследованных популяций. Средние значения и коэффициенты вариаций этих индексов приведены в табл. 2. Анализ относительных морфометрических признаков по трем исследованным группам нематод выявил, что нематоды из Московской обл. отличались от всех остальных меньшими значениями индексов c' и V % (см. табл. 2). Остальные различия оказались статистически недостоверными.

Наиболее стабильным признаком является положение вульвы ($V = 0{,}18$—$1{,}4\%$). Изменчивость индексов a', b', c' на нашем материале не превышает 12—15%, что также позволяет использовать эти признаки для характеристики строения нематод. Исключение составляет лишь индекс c' у самок, изменчивость которого лишает этот признак диагностической ценности.

Для окончательного выяснения вопроса о диагностической значимости морфометрических признаков нематод рода *Parasitorhabditis* необходимо провести анализ их изменчивости по крайней мере на нескольких видах этого рода.

Заключение. Изучение морфологии нематоды *Parasitorhabditis sexdentati* из трех географически разобщенных районов (Грузинская ССР, Литовская ССР и Московская обл. РСФСР) не выявило сколько-нибудь существенных различий.

Наиболее константными признаками для самцов *P. sexdentati* являются длина стомы, пищевода и хвоста, для самок — стомы, пищевода и V %. Изменчивость индексов a, b, c так велика, что они не могут иметь диагностической ценности.

Для характеристики основных пропорций тела предлагается вычислять линии органической корреляции, показывающие общую направленность взаимосвязи между двумя изменяющимися величинами.

ЛИТЕРАТУРА

Блинова-Лазаревская С. Л. 1967. Использование формулы Де Мана для диагностирования длиннохвостых форм нематод и определения возраста личинок.— Труды ГЕЛАН СССР, 18, с. 10—11.

Слободянюк О. В. 1973. *Parasitorhabditis subelongati* (*Parasitorhabditinae*, *Rhabditida*) — новый вид нематод от большого лиственничного короеда *Ips subelongatus*.— Зоол. журн., 52, вып. 7, с. 1070—1073.

Терентьева Т. Г. 1967. Опыт применения методов вариационной статистики для характеристики таксономических признаков видов рода *Meloidogyne*. В сб. «Нематодные болезни сельскохозяйственных растений». М., изд-во «Колос», с. 222—227.

Clars W. C. 1962. Measurements as taxonomic criteria in nematology.— Nematologica, 7, N 1, p. 10.

Hooper D. J. 1969. Some problems in the systematics of soil nematodes. In: «The Soil Ecosystem». A symposium. London, p. 131—142.

Kozlowska 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*.— Ecol. pol., 19, N 40, p. 701—714.

Moroney M. J. 1957. Fasts from Figures. Penguin Books. Harmondsworth, VII + 472 p.

Roggen D. R., Asselberg R. 1971. The use of ratios in nematology.— Nematologica, 17, N 2, p. 187—189.

ДВА НОВЫХ ВИДА РОДА *NOTHOTYLENCHUS* (*NOTHOTYLENCHIDAE: NEMATODA*) И ОПИСАНИЕ САМЦОВ *TYLOCEPHALUS AURICULATUS* И *CHRONOGASTER TYPICUS*

В. Г. ГАГАРИН

При изучении фауны нематод водной растительности Учинского водохранилища (Московская обл.) были обнаружены два новых для науки вида нематод рода *Nothotylenchus* Thorne, 1941 и неизвестные ранее самцы *Tylocephalus auriculatus* (Bütschli, 1873) Andersson, 1966 и *Chronogaster typicus* (de Man, 1921) de Coninck, 1935.

Нематод фиксировали 4-процентным формалином и изучали как на временных препаратах, так и на постоянных — в глицерин-желатине. Препараты хранятся в коллекции Лаборатории гельминтологии АН СССР.

Nothotylenchus paramonovi sp. nov.

Рис. 1

Голотип ♀: $L = 0{,}67$ мм; $a = 49{,}0$; $b = 5{,}1$; $c = 7{,}9$; $V = 71{,}7\%$.
Аллотип ♂: $L = 0{,}65$ мм; $a = 36{,}5$; $b = 5{,}0$; $c = 8{,}3$; $T = 60\%$.
Паратипы: 2♀♀ $L = 0{,}66$, $0{,}67$ мм; $a = 42{,}0$, $36{,}0$; $b = 5{,}0$, $5{,}3$; $c = 7{,}9$; $8{,}0$; $V = 72{,}2$, $72{,}6\%$; ♂ $L = 0{,}63$ мм; $a = 42{,}5$; $b = 5{,}0$; $c = 8{,}1$; $T = 63\%$.

Тело цилиндрическое, суженное к обоим концам. Кутикула кольчатая, ширина колец в среднем отделе тела 1,2—1,3 мк. Латеральные поля из четырех линий, ширина их в области вульвы равна $^1/_3$—$^2/_7$ диаметра тела. Ширина губ 5—6 мк; головная капсула округлая, ее базальное кольцо слабо склеротизировано. Стилет стройный, 8,0—8,5 мк в длину; головки стилета умеренно развиты. Пищевод 130—135 мк длиной; базальный бульбус удлиненно-грушевидный. Пищеводно-кишечная вальва маленькая, едва заметная. Экскреторная пора открывается наружу на расстоянии 90—95 мк от переднего конца тела (70—73% длины пищевода).

Вульва в форме поперечной щели. Яичник один, передний, длина его 200—230 мк. Сперматека продолговатая, ее длина приблизительно в четыре раза больше диаметра тела. Задняя матка 27—35 мк длиной (приблизительно двукратная ширина тела в области вульвы). Расстояние вульва — анус в 1,2—1,3 раза больше длины хвоста. Ректум равен анальному диаметру тела. Хвост 80—85 мк длиной, в 7—8 раз больше диаметра тела в области ануса, терминус хвоста заострен.

Семенник один. Спикулы слегка изогнуты, 16,0—16,5 мк длиной. Рулек 5 мк длиной. Бурса начинается немного выше головок спикулы и покрывает примерно треть длины хвоста.

Дифференциальный диагноз. Новый вид наиболее близок к *N. acris* Thorne, 1941; *N. acutus* Khan, 1965; *N. danubialis* Andrassy, 1960 и *N. attenuatus* Mulvey, 1969. От *N. acris* отличается: 1) более длинным хвостом (у *N. paramonovi* $c = 7{,}9$—$8{,}3$, у *N. acris* $c = 9{,}5$—$15{,}0$); 2) более передним положением вульвы (соответственно $V = 71{,}7$—$72{,}6$ и $80{,}0$—$82{,}0\%$); 3) более короткой бурсой самцов (у *N. paramonovi* она занимает треть длины хвоста, а у *N. acris* — только половину длины). От *N. acutus* отличается: 1) менее крупными головками стилета и 2) более короткой задней маткой (у *N. paramonovi* она равна двукратному диаметру тела, а у *N. acutus* — полуторакратному). От *N. danubialis* отличается: 1) более прямым хвостом; 2) более короткой задней маткой (у *N. danubialis* она в 3,5—5,7 раза больше диаметра тела); 3) более длинной бурсой самцов (у *N. danubialis* она покрывает только $^1/_6$ длины хвоста). От *N. attenuatus* отличается: 1) меньшим размером тела (у *N. paramonovi* $L = 0{,}63$—$0{,}67$ мм, а у *N. attenuatus* $L = 0{,}82$—$1{,}07$ мм); 2) более ко-

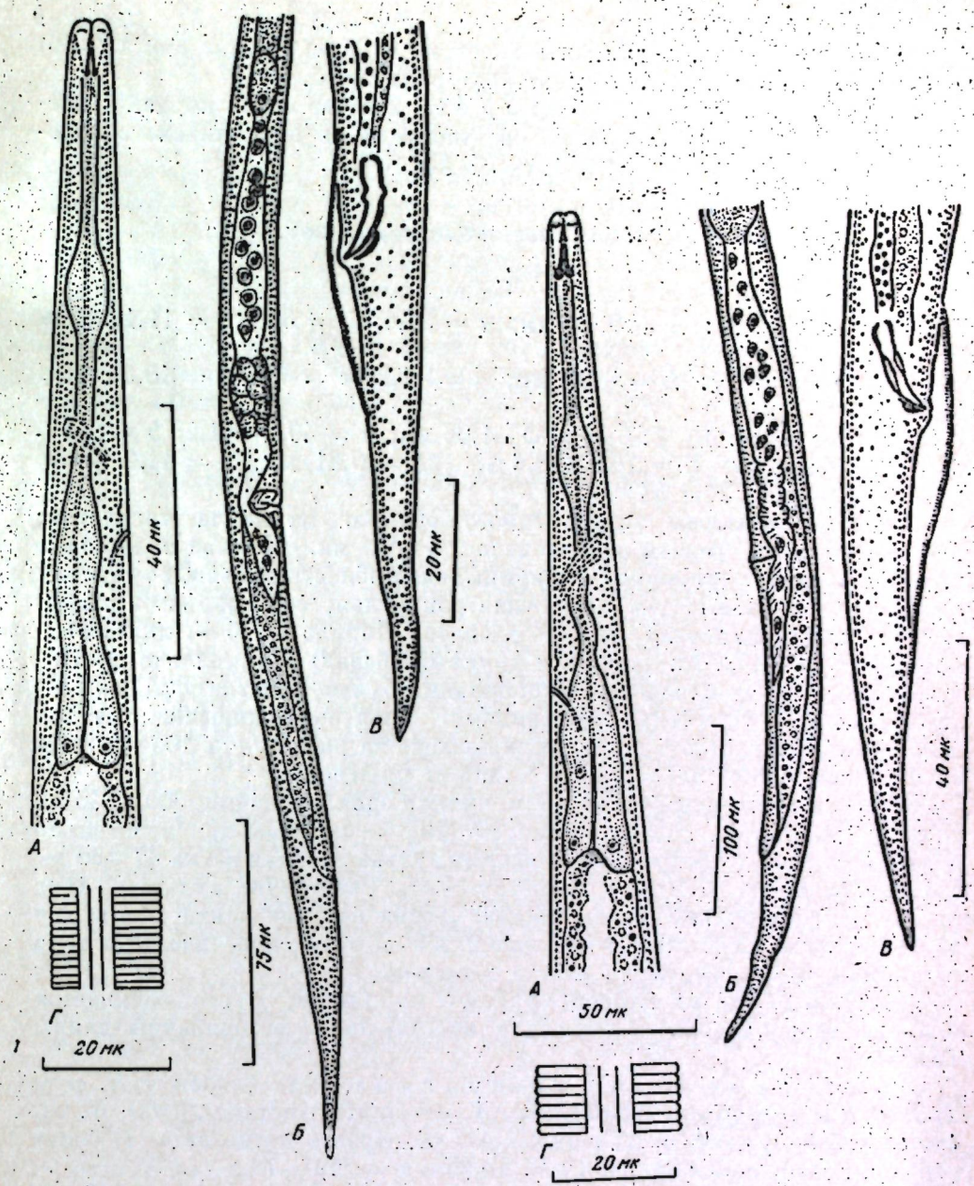


Рис. 1. *Nothotylenchus paramonovi* sp. nov.

А — передний конец тела самки; *Б* — строение половой системы и заднего конца тела самки; *В* — задний конец тела самца; *Г* — строение бокового поля

Рис. 2. *Nothotylenchus utschini* sp. nov.

А — передний конец тела самки; *Б* — строение половой системы и заднего конца тела самки; *В* — задний конец тела самца; *Г* — строение бокового поля

ротким пищеводом (у *N. paramonovi* $b = 5,0—5,3$, а у *N. attenuatus* $b = 3,4—4,0$); 3) более длинным хвостом (у *N. attenuatus* $c = 13—16$) и 4) более задним положением экскреторной поры.

Типичное местообитание. В почве среди корней тростника (*Phragmites communis* Trin), растущего на берегу Учинского водохранилища (Московская обл.): 3♀♀, 2♂♂, 5 juv.

Nothotylenchus utschini sp. nov.

Рис. 2

Голотип: ♀: $L = 0,99$ мм; $a = 37,6$; $b = 6,1$; $c = 11,1$; $V = 75\%$.

Аллотип: ♂: $L = 0,87$ мм; $a = 41,2$; $b = 5,7$; $c = 10,3$; $T = 57\%$.

Паратипы: 3♀♀: $L = 0,95—1,06$ мм; $a = 40,2—41,2$; $b = 5,8—6,2$; $c = 9,8—11,2$; $V = 76,6—78,6\%$; ♂ $L = 0,81$ мм; $a = 44,2$; $b = 5,0$; $c = 8,8$; $T = 52\%$.

Стройные нематоды тиленхоидного облика. Кутикула кольчатая; ширина колец в среднем отделе тела $^1/_4—^1/_5$ мк. Боковое поле слабо заметно, занимает примерно $^1/_3$ ширины тела в области вульвы, из четырех линий. Головная капсула небольшая, округлая; ее базальное кольцо сильно склеротизировано, хорошо развито. Ширина губ 6—7 мк. Стилет мощный, 12,0—13,5 мк длиной, с крупными базальными головками. Пищевод 150—165 мк длиной; метакорпальный бульбус слегка удлиненный; кардиальный — удлиненно-грушевидный. Пищеводно-кишечная вальва небольшая. Экскреторная пора расположена на расстоянии 105—122 мк от переднего конца тела (72—75% длины пищевода).

Вульва в форме поперечной щели; яичник один, передний, 500—540 мк длиной. Сперматека продолговатая, 80—105 мк длиной, приблизительно в 4 раза больше диаметра тела в области вульвы. Задняя матка 47—60 мк длиной (равна двукратному диаметру тела). Расстояние вульва — анус в $^1/_4—^1/_5$ раза больше длины хвоста. Длина ректума равна анальному диаметру тела. Хвост 89—98 мк длиной, в 6—7 раз больше диаметра тела в области ануса. Терминус хвоста заострен.

Спикулы 13—15 мк длиной; рулек 5 мк длиной. Бурса начинается в проксимальной области спикул и простирается до половины длины хвоста.

Дифференциальный диагноз. Вид близок к *N. acris* Thorne, 1941, *N. acutus* Khan, 1965, *N. danubialis* Andrassy, 1960, *N. attenuatus* Mulvey, 1969 и *N. paramonovi*. От первого отличается: 1) более передним положением вульвы (у *N. utschini* $v = 75,0—78,6\%$, у *N. acris* — 80—82%); 2) более длинным стилетом (он соответственно длиной 12,0—13,5 и 7—8 мк); 3) более крупными головками стилета. От *N. acutus* отличается: 1) более крупным телом (у *N. utschini* $L = 0,81—1,06$ мм, у *N. acutus* — 0,35—0,55 мм); 2) более длинной задней маткой (она соответственно равна двукратному и полуторакратному диаметру тела); 3) более длинным стилетом (у *N. acutus* его длина равна 7—9 мк); 4) более длинной бурсой самцов (у *N. utschini* она покрывает половину длины хвоста, а у *N. acutus* — только треть). От *N. danubialis* отличается: 1) бо́льшими размерами тела (у *N. danubialis* 0,61—0,79 мм); 2) более длинным стилетом (у *N. danubialis* его длина равна 7,7 мк); 3) более крупными головками стилета; 4) более короткой задней маткой (у *N. danubialis* она в 3,5—5,7 раза больше диаметра тела); 5) более длинной бурсой самцов (у *N. danubialis* бурса покрывает только 1/6 длины хвоста); 6) более прямым хвостом. От *N. attenuatus* отличается: 1) более

коротким пищеводом (у *N. utschini* $b = 5,0—6,2$, а у *N. attenuatus* $b = 3,4—4,0$); 2) более длинным стилетом (у *N. attenuatus* его длина равняется 9—10 мк); 3) более крупными базальными головками стилета; 4) более длинным хвостом (у *N. utschini* $c = 8,8—11,2$, а у *N. attenuatus* $c = 13—16$); 5) более задним положением экскреторной поры. От *N. paramonovi* отличается: 1) бо́льшими размерами тела (у *N. paramonovi* $L = 0,63—0,67$ мк); 2) более коротким хвостом (у *N. paramonovi* $c = 7,9—8,3$); 3) более длинным стилетом (у *N. paramonovi* длина стилета равна 8,0—8,5 мк); 4) более крупными головками стилета; 5) более длинной бурсой самцов (у *N. paramonovi* она занимает треть длины хвоста).

Местообитание. Почва вокруг корней многолетнего водяного риса [*Zizania latifolia* Griseb.)], растущего на берегу Учинского водохранилища (Московская обл.): 4♀♀, 2♂♂, 3 juv.

Tylocephalus auriculatus (Bütschli, 1873) Anderson, 1966

Рис. 3

♂ $L = 0,40$ мм; $a = 16,0$; $b = 3,3$; $c = 13,6$.

Кутикула кольчатая, ширина колец в среднем отделе тела 0,7—0,8 мк. Латеральные поля занимают 0,3—0,4 диаметра тела. Соматические щетинки довольно многочисленные. Строение головного конца подобно его строению у самок. Отверстие амфиды элипсовидное, диаметром 2 мк. Пищевод делится на корпус, истмус и кардиальный бульбус. Нервное кольцо опоясывает пищевод в месте перехода корпуса в истмус. Экскреторная пора расположена немного ниже нервного кольца. Гемизонид не обнаружен. Кардий конический, 6 мк длиной.

Семенники парные, противопоставленные, незагнутые. Спикулы парные, изогнутые, 21 мк длиной. Рулька нет. Преанальные супплементарные органы в виде щетинок, в числе шести пар. Хвост короткий, загнут на вентральную сторону, вооружен восьмью парами щетинок. Каудальные железы хорошо развиты; выводная терминальная трубка имеется.

Местообитание. Один самец среди многочисленных самок обнаружен в почве среди корней осоки вздутой (*Carex inflata* Huds.), растущей на берегу Учинского водохранилища (Московская обл.).

Chronogaster typicus (de Man, 1921) de Coninck, 1935

Рис. 4

2♂♂ $L = 0,86$, 1,14 мм; $a = 43,1$, 51,0; $b = 4,1$; 4,3; $c = 7,7$; 11,4.

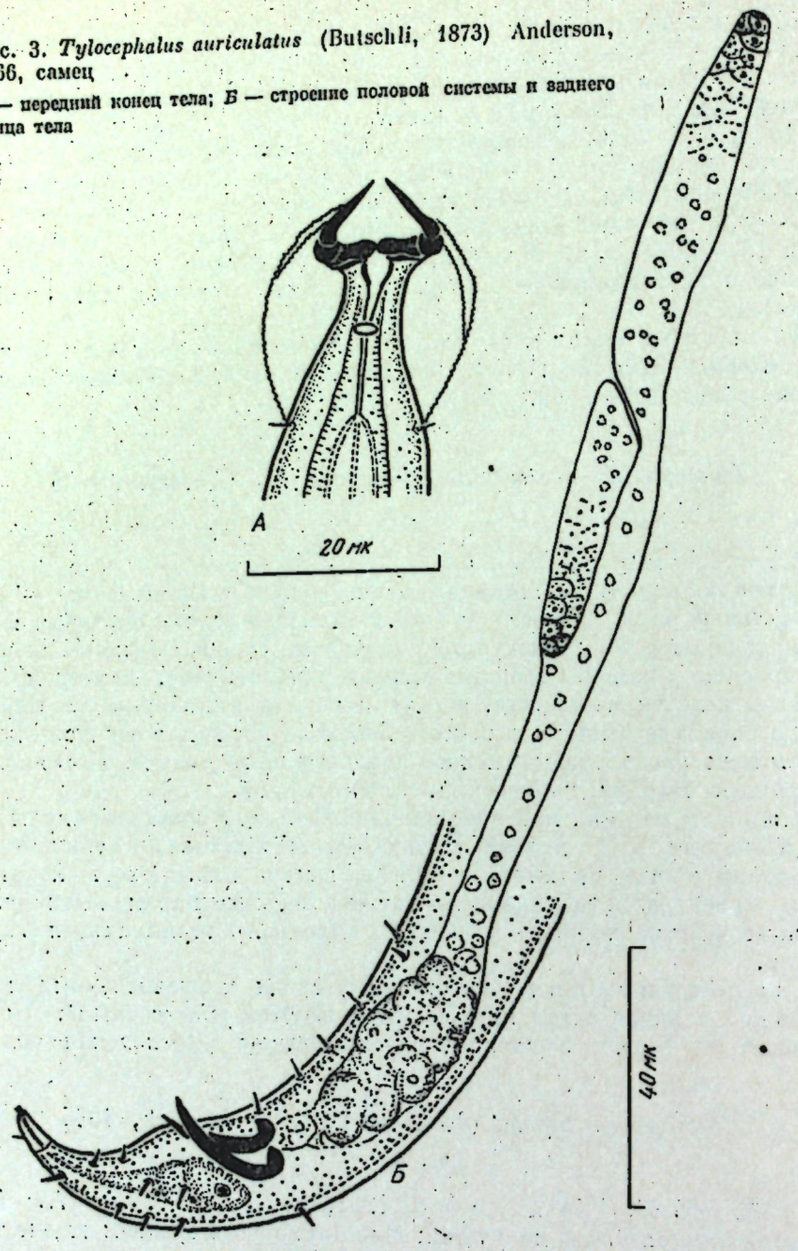
Кутикула поперечно кольчатая; ширина колец в среднем отделе тела 1,5—1,7 мк. Паралатеральные гиподермальные железы многочисленные, 6,0—6,5 мк длиной.

Передний конец тела суженный. Ширина губной области 5—6 мк, что равняется 32—33% ширины тела в области пищеводного бульбуса. Стома цилиндрическая, 7,0—7,5 мк длиной, 2,5—2,7 мк шириной. Пищевод узкий; базальный бульбус пищевода 20 мк длиной, 12 мк шириной. Продолговатый по форме кардий примерно той же длины, что и бульбус. Нервное кольцо опоясывает пищевод в 46—47% его длины. Экскреторная пора и выводной проток шейной железы не обнаружены.

Семенники парные, противопоставленные, незагнутые. Спикулы 24 мк длиной, рулек сложный (см. рис. 4). Его основная часть в форме полозьев, длина ее 7,2—7,5 мк. Середина рулька подпирается вилкообразным

Рис. 3. *Tylocephalus auriculatus* (Butschli, 1873) Anderson, 1966, самец

А — передний конец тела; *Б* — строение половой системы и заднего конца тела

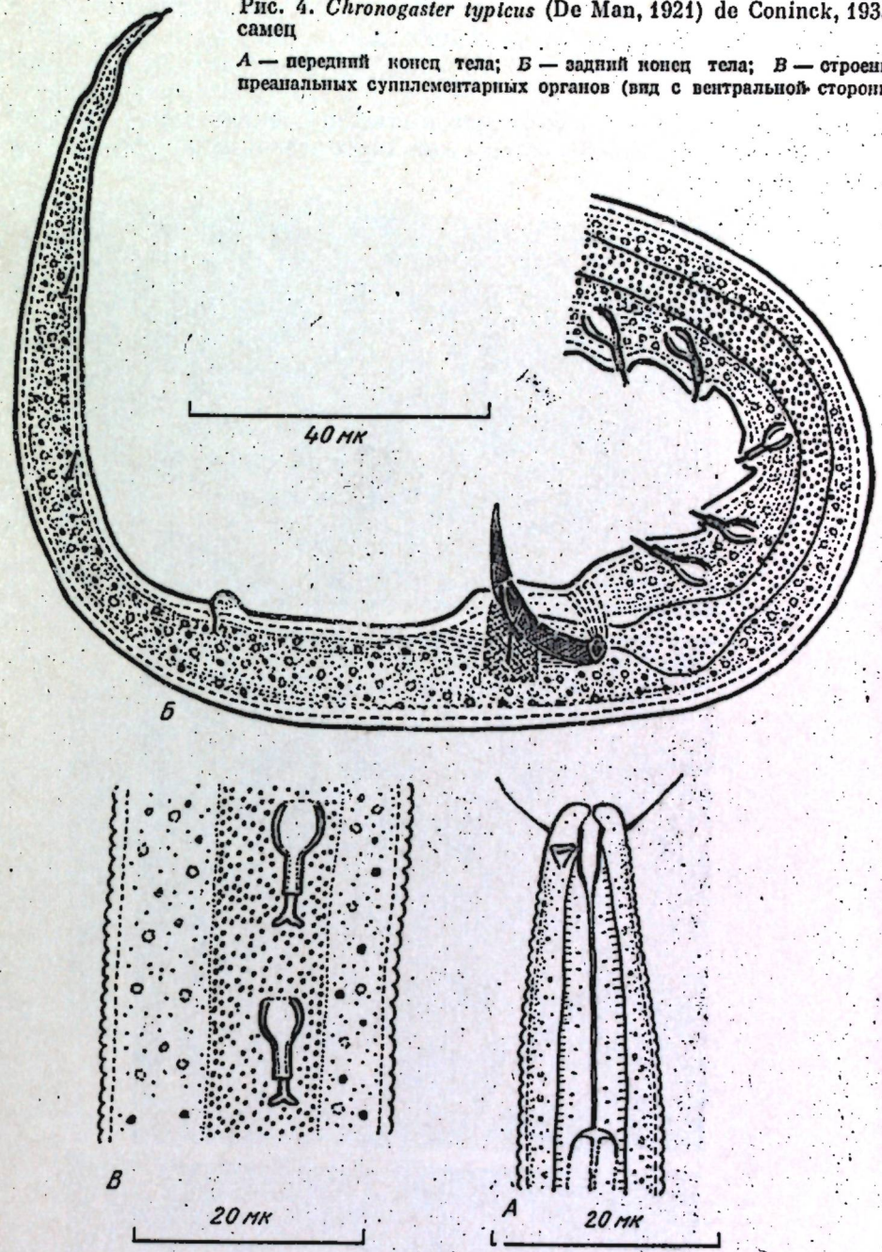


отростком. Преанальные супплементарные органы трубчатые, заключены в кутикуляризированные бутылкообразные капсулы. Конец каждого органа раздвоен. У одного самца имелось 16 супплементарных органов, у второго 19. Хвост 100—113 мк длиной, равен 5,7—7,5-кратному анальному диаметру. На вентральной стороне его имеется крупная папилла. Кроме нее на субвентральной стороне хвоста имеются три короткие щетинки: две с одной стороны хвоста и одна с другой. Терминус хвоста вооружен одинарным мукро. Каудальные железы не обнаружены.

Местообитание. Два самца среди многочисленных самок обнаружены среди корней осоки вздутой (*Carex inflata* Huds.), вегетирующей в мелководной части Учинского водохранилища (Московская обл.).

Рис. 4. *Chronogaster typicus* (De Man, 1921) de Coninck, 1935, самец

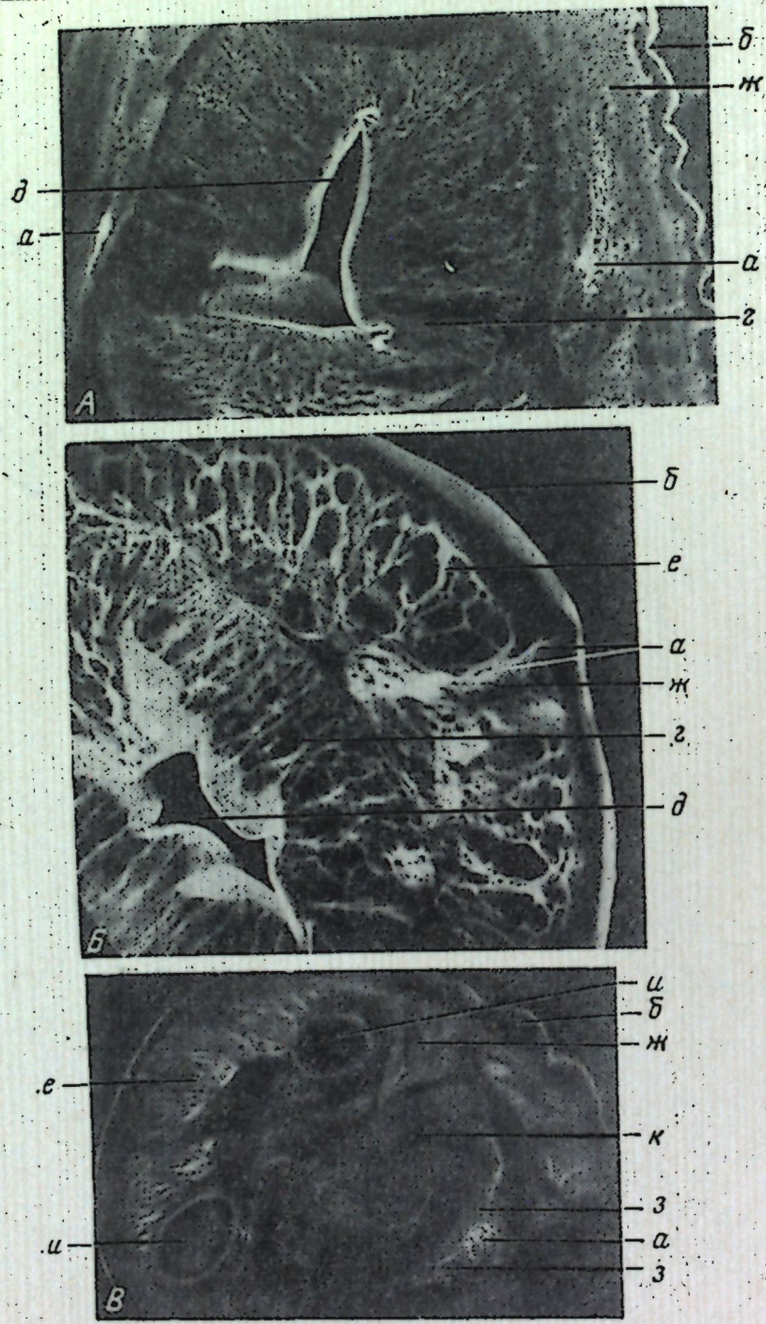
А — передний конец тела; *Б* — задний конец тела; *В* — строение преанальных супплементарных органов (вид с вентральной стороны)



К ИССЛЕДОВАНИЮ ЛОКАЛИЗАЦИИ БИОГЕННЫХ АМИНОВ В НЕРВНОЙ ТКАНИ *ASCARIS SUUM* И *ASCARIDIA GALLI*

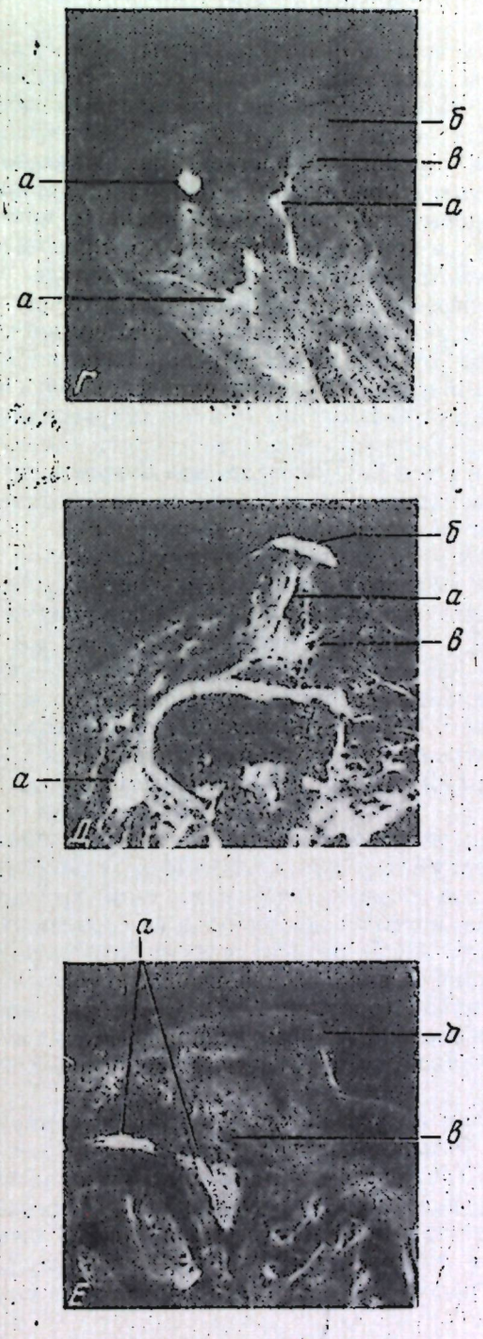
Н. И. ЖУЧКОВА

К настоящему времени в литературе имеются данные, что в деятельности нервной и мышечной систем гельминтов принимают участие биогенные амины.



Сведения о биогенных аминах у нематод весьма ограничены. Исследования в данном направлении проведены лишь на одном представителе — *Ascaris suum*. Так, в гомогенатах стенки тела аскариды обнаружены серотонин (Александрюк, Долгун, 1963) и катехоламины (Кротов, Хованская, 1966). Катехоламины от свиной аскариды идентифицированы Баргель, Василевской, Шишовым как адреналин и норадреналин (Bargiel, Wasilewska, Shishov, 1970).

Гистохимическими исследованиями получена специфическая реакция на катехоламины в отдельных нейронах, расположенных в головном и



Реакция на катехоламины в структурах нервной системы *Ascaris suum* и *Ascaridia galli*

А — продольный срез переднего конца тела *Ascaridia galli* (объектив 20);

Б — поперечный срез передней части тела *Ascaridia galli* (объектив 20);

В — поперечный срез в области анального ганглия ♂ самца *Ascaris suum* (объектив 8);

— продольный срез хвостовой части тела самца *Ascaridia galli* (объектив 10);

Д — поперечный срез полового сосочка самца *Ascaris suum* (объектив 10);

— продольный срез хвостового отдела самца *Ascaris suum* (объектив 10);

а — специфическое свечение в нейронах и нервных волокнах;

б — кутикула

в — гиподерма;

г — мускулатура пищевода;

д — просвет пищевода;

е — соматическая мускулатура;

ж — латеральный гиподермальный валик;

з — вентральный гиподермальный валик;

и — спикула;

к — кишка

хвостовом отделах тела, в волокнах окологлоточного нервного кольца, в области анального ганглия, а также в головных папиллярных нервах и нервах, иннервирующих половые сосочки самца (Плотникова, Шишов, Кузьмина, 1969). Для выявления катехоламинов авторы использовали газовый метод Фалька—Хилларпа в модификации В. А. Говырина (1965). Вместе с тем имеются также данные о том, что биогенные амины можно исследовать более простым водным формальдегидным методом (Сахарова, Сахаров, 1968а,б).

Целью нашего исследования было выявление биогенных аминов в нервной ткани нематод *Ascaris suum* и *Ascaridia galli* при использовании водного формальдегидного метода.

Методика. Для изучения брали хорошо подвижных нематод. У гельминтов отрезали головные и хвостовые участки тела размером около 5 мм у аскаридии и 7 мм у аскариды, а также фрагменты тела в области вульвы длиной 5 и 10 мм у аскаридии и аскариды соответственно. Кусочки тканей инкубировали в 10-процентном растворе нейтрального формалина в течение 1 часа при температуре около 0°. После инкубации ткань быстро ополаскивали в холодном физиологическом растворе, приморaживали к металлическому блоку в криостате. Поперечные, продольные и косые серийные срезы толщиной 15—20 мк монтировали на холодные предметные стекла и подсушивали над фосфорным ангидридом в течение 2—4 час. Затем срезы заключали в вазелиновое масло с последующим прогреванием при температуре 78—82° от 20 до 40 мин. Препараты изучали в люминесцентном микроскопе МЛ-2. Для выделения сине-фиолетового участка спектра использовали фильтры ФС-1-2 и СЗС-14-4 и «запирающий» фильтр № 1.

Результаты исследований. Показано, что в отдельных нервных структурах аскариды и аскаридии выявляется специфическое зеленое свечение, характерное для катехоламинов (см. рисунок).

В нервных волокнах обнаруживается сетчатая структура, которая особенно хорошо видна в волокнах большого диаметра (см. рисунок, *Е*).

При исследовании срезов переднего отдела тела у обоих видов нематод наблюдали специфическое свечение в четырех нервных волокнах, расположенных вдоль пищевода. Зеленое свечение в волокнах выявлено на срезах различного уровня: от губных сосочков до окологлоточного нервного кольца. Было установлено, что к дорсальной губе подходят два волокна, а к каждой латеровентральной по одному. Эти волокна соответствуют расположению папиллярных нервов у нематод (Goldschmidt, 1908; Сегида, 1969).

В нервном кольце отметили специфическое свечение только в отдельных нервных волокнах. Помимо этого, у аскаридии, в отличие от аскариды, обнаружили зеленую флуоресценцию в двух нейронах, симметрично расположенных непосредственно за нервным кольцом, в латеральных гиподермальных валиках (рисунок 1, *А*). В ряде случаев в ближайшей области за нервным кольцом в указанных валиках наблюдали по тонкому нервному волокну, идущему к кутикуле (рисунок 1, *Б*). Возможно, эти волокна иннервируют дейриды. Просматривая срезы аскариды и аскаридии, более удаленные от нервного кольца, мы не отметили специфической реакции на катехоламины.

По сравнению с головным отделом на срезах хвостовой части самцов обоих видов нематод обнаружили большее количество нервных элементов, содержащих катехоламины. Так, катехоламины были выявлены в нервных волокнах в области анального ганглия (рисунок, *В*). Специфическое зеленое свечение отмечено также в нейронах (рисунок, *Г*, *Д*). Здесь наблюдали в основном нейроны уни- и биполярных типов. На рисунке (*Д*) показан один из биполярных нейронов хвостового отдела тела самца

аскариды. Как видно, периферический отросток нейрона подходит к половому сосочку и разветвляется в нем в виде густой кисти. Волокна, иннервирующие генитальные сосочки аскаридии, разветвляются в них на меньшее количество ветвей.

В хвостовом отделе самок обоих видов нематод, а также в области вульвы специфическая реакция на катехоламины не обнаружена.

Контрольные исследования показали, что флуоресценция в описанных выше структурах не проявляется, если ткань не подвергается обработке формальдегидом. Это свидетельствует о том, что выявленное свечение в нервных структурах является не артефактом, а специфической реакцией на катехоламины. Сильную аутофлуоресценцию отметили в мышечной ткани, мембране пищевода и кутикуле.

Итак, на основании полученных данных можно сделать заключение о том, что в отдельных элементах нервной ткани аскариды и аскаридии содержатся катехоламины. Катехоламины обнаружены в нейронах и нервных волокнах, иннервирующих генитальные сосочки самцов, в головных папиллярных нервах, в отдельных нервных волокнах окологлоточного нервного кольца самок и самцов, а также в нервных волокнах в области расположения анального ганглия самцов.

Сравнивая наши результаты с литературными данными, можно отметить, что при использовании водного формальдегидного метода катехоламины выявляются в основном в тех же структурах, что и при применении метода Фалька-Хилларпа.

Функция катехоламинов у нематод пока не выяснена. Однако учитывая полученные нами результаты о локализации катехоламинов у изученных нематод, можно предположить, что они принимают участие в деятельности тангорецепторов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрюк С. П., Долгун З. С. 1963. Серотонин (5-окситриптамин) в тканях свиных аскарид (*Ascaris suum*). В сб. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». М., Изд-во АН СССР, с. 291—294.

Говырин В. А. 1965. Об отсутствии прямой симпатической иннервации скелетных мышц.— Докл. АН СССР, 160, с. 1179—1181.

Кротов А. И., Хованская М. Г., 1966. Обнаружение катехоламинов в тканях паразитических червей.— Бюлл. экспер. биологии и медицины, 62, № 12, с. 61—63.

Плотникова С. И., Шишов В. А., Кузьмина Л. В. 1969. К изучению биогенных моноаминов в нервной системе аскариды (*Ascaris suum*).— Труды ГЕЛАН СССР, 20, с. 103—108.

Сахарова А. В., Сахаров Д. А. 1968а. Люминесценция биогенных аминов на срезах нервной ткани, фиксированной водным формальдегидом.— Цитология, 10, № 3, с. 389—391.

Сахарова А. В., Сахаров Д. А. 1968б. Дальнейшая разработка простого «водного» метода выявления клеточных моноаминов. Люминесценция адренергических нервных волокон в тканях теплокровных.— Цитология, 10, № 11, с. 1460—1466.

Сегида Г. В. 1969. Тонкое строение периферической чувствительной нервной системы *Ascaridia galli* Schrank, 1788.— Труды ГЕЛАН СССР, 20, с. 133—145.

Bargiel Z., Wasilewska E., Shishov B. A. 1970. Adrenaline (A) and Noradrenaline (NA) in tissue of *Ascaris suum* Goeze, 1782 (Nematoda).— Bull. de L'Acad. Pol. Sci. Ser. sie. biol. Cl., II, 18, N 5, c. 287—288.

Goldschmidt R. 1908. Das Nervensystem von *Ascaris lumbricoides* und megalocephala ein Versuch in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen 1.— Z. wiss. Zool., 90, c. 73—136.

К БИОЛОГИИ *ONCHOCERCA GUTTUROSA* — ВОЗБУДИТЕЛЯ ОНХОЦЕРКОЗА КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

В. М. ИВАШКИН, В. И. ГОЛОВАНОВ

Род *Onchocerca* Diesing, 1841 в настоящее время объединяет 18 видов. Из них семь видов зарегистрированы у крупного рогатого скота. Каждому виду свойственна определенная локализация. *O. armillata* Railliet et Henri, 1910 паразитирует на внутренней поверхности средней оболочки аорты; *O. gibsoni* Cleland et Johnston, 1910 — в подкожной клетчатке подгрудка и задних конечностей; *O. gutturosa* Neumann, 1910 — в выйной связке; *O. lienalis* (Stiles, 1892) — в желудочно-селезеночной связке и капсуле селезенки; *O. bovis* Piettre, 1912 — в сухожилиях и капсуле коленного сустава; *O. ochengi* Bwangamoi, 1969 — во внутрикожных узлах; *O. indica* Sweet, 1915 — в подкожных узлах.

У буйволов паразитируют *O. cebei* Gaillard, 1937, *O. synceri* Sandground, 1938, *O. gibsoni*, *O. indica*, *O. lienalis* и *O. gutturosa*; у зебу — *O. indica*, *O. lienalis* и *O. gutturosa*; у оленя — *O. skrjabini* Ruchledev, 1947 и *O. cervipedis* Wehr et Dickmans, 1935; у козла — *O. caprae* (Linstin, 1883); у верблюда — *O. fasciata* Railliet et Henry, 1910; у морской свиньи (бурый дельфин) — *O. fülleborni* (Hoeppli et Hsü, 1929); у однокопытных (лошадь, мул, осел) — *O. reticulata* Diesing, 1841, *O. cervicalis* Railliet et Henry, 1910; у человека — *O. volvulus* (Leuckart, 1893) и *O. caecutiens* Brumpt, 1919.

По данным С. М. Асадова (1960) и А. К. Мамедова (1959 а, б), на территории СССР у крупного рогатого скота, буйволов и зебу зарегистрированы только два вида онхоцерк: *O. gutturosa* и *O. lienalis*, причем наиболее распространен первый вид.

Развитие онхоцерков происходит с обязательным участием промежуточных хозяев, в числе которых зарегистрированы мошки и мокрецы.

Половозрелые самки онхоцерк, длина которых у некоторых видов более метра, выделяют огромное количество зародышей — микроонхоцерк. Последние мигрируют в кожу животного и нарушают ее структуру. При выделке таких кож сортность значительно снижается, и кожевенная промышленность терпит от онхоцеркоза миллионные убытки.

Первые сведения по биологии онхоцерк, паразитирующих у крупного рогатого скота, появились еще в начале нашего столетия. Клеланд (Cleland, 1912) нашел трех больных онхоцеркозом телят, которые родились от здоровых матерей и выросли на о-ве Мильсон (Австралия) в сухой местности. Это навело его на мысль, что при онхоцеркозе отсутствует трансплацентарная передача личинок и не происходит заражение животных через воду. Автор высказал предположение, что промежуточными хозяевами онхоцерк могут быть насекомые. Позднее Клеланд (1914) пытался установить роль *Stomoxys calcitrans*, *Musca domestica*, *M. vetustissima*, *Culicelsa species* как промежуточных хозяев *O. gibsoni* у телят, но получил отрицательные результаты.

Блеклок (Blacklock, 1926, 1927) установил, что развитие *O. volvulus*, паразитирующего у человека, происходит с участием мошек *Simulium damnosum*. Указанный автор подробно изучил развитие *O. volvulus* в организме промежуточного хозяина.

Гофманн (Hoffmann, 1930) в Мексике наблюдал нормальное развитие *O. caecutien* — паразита человека — в мошках *S. mooseri*.

Стронг (Strong, 1931) и Бекерт (Bequaert, 1934) подтвердили данные Гоффманна и доказали, что *Simulium mooseri* является переносчиком *O. gibsoni*. Стюарт (Stewart, 1937) исследовал кровососущих насекомых,

отловленных на больных онхоцеркозом коровах, с целью установления тех видов, которые способны заглатывать микроонхоцерков при кровососании. На основании проведенных исследований автор установил, что *Stomoxys calcitrans*, *Culicoides nubeculosus*, *C. stigma* и *C. obsoletus* не являются промежуточными хозяевами *Onchocerca gutturosa*. Развитие личинок указанного вида онхоцерк происходило только в мошках *Odagmia ornata*.

В окрестностях Кембриджа в течение недели со спонтанно инвазированной коровы автор отловил 48 мошек, из которых у 21 (42%) были обнаружены микроонхоцерки. В кишечнике зараженной мошки личинки увеличиваются в размерах и спустя несколько дней мигрируют в грудные мышцы. Через 10 дней личинки находятся в грудных мышцах мошек на стадии «колбаски», длина их около 0,2 мм, а ширина 0,018—0,022 мм. На 15-й день после заражения мошек длина личинок, по данным Стюарта, достигла 0,65 мм, ширина — 0,010—0,030 мм. На 19-й день личинки мигрируют в голову и становятся готовыми к выходу через хоботок при повторном питании на животном. Полученные в лабораторных условиях *Simulium reptans* (122 экз.) и *S. salopience* (173 экз.) были подсажены к инвазированной корове. Однако мошки этих двух видов остались неинвазированными.

М. П. Гнедина (1950) провела опыты по изучению цикла развития *O. gutturosa* в СССР. Стерильных в отношении личинок онхоцерк мошек она получила в лабораторных условиях из зрелых куколок.

Из экспериментально зараженных 299 мошек 104 были подвергнуты вскрытию. Из них у 26,3% обнаружены личинки онхоцерк на разных стадиях развития. Гнедина различает пять стадий развития личинок онхоцерк в мошках. Это противоречит общему представлению о развитии нематод, поскольку известно, что последние в процессе онтогенеза проходят всего пять стадий. Представители подотряда *Filariata* в промежуточных хозяевах развиваются только до III стадии. Однако в целом цитируемая работа Гнединой представляет большой научный интерес. Ею прослежена динамика развития личинок *O. gutturosa* в мошках и дано описание личинок разных возрастов.

При содержании мошек при температуре, не превышающей 16—18°, инвазионные личинки *O. gutturosa* Гнединой обнаруживались на 35-е сутки после питания насекомых кровью зараженных онхоцеркозом коров. Супперер (Supperer, 1952) экспериментально доказал, что в Австрии промежуточным хозяином *O. gutturosa* также является *O. ornata* — широкораспространенный вид мошек, нападающих на крупный рогатый скот. Исследования автора показали, что личинки *O. gutturosa* из кишечника мошек проникали в полость тела, а затем в грудные мышцы *Odagmia ornata*, где на 3-й день приобретали колбасовидную форму.

На 9—13-й день личинки линяли. Длина личинки II стадии 0,32 мм, толщина 0,0216 мм. Длина пищевода 0,158 мм. Нервное кольцо находится на расстоянии 0,031 мм от переднего конца тела. Задний конец тела закругленный. Вторая линька наступала на 15—18-й день. Полинявшие личинки 0,540—0,563 мм длиной и 0,019—0,020 мм толщиной. Пищевод 0,324 мм, кишечник 0,172 мм длиной. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,07 мм от головного конца. Личинки III стадии из грудных мышц мигрируют в голову и концентрируются в нижней губе. В опытах, проводимых в мае, первые личинки в нижней губе появлялись на 20-й, в июне — на 8-й, а в июле — на 13-й день после заражения мошек.

К. Н. Бельтюкова (1954) в Пермской обл. при вскрытии 494 экз. насосавшихся на крупном рогатом скоте мошек у 23 самок (4,6%), относящихся к видам *Simulium galeratum*, *S. morsitans longipalp* и *S. subornatum*, обнаружила микроонхоцерки. На пятые сутки после кровососания личинки онхоцерк, короткие и толстые, при вскрытии мошек были обна-

ружены в грудных мышцах. Дальнейшее наблюдение не проводилось вследствие гибели мошек.

А. П. Михайлюк (1964, 1967) на Украине экспериментально установил, что промежуточным хозяином *Onchocerca lienalis* являются мошки *Simulium galeratum*, а *O. gutturosa* — *Boophthora sericata*. По его данным, мошки *S. tuberosum* также принимают участие в развитии онхоцерк, но неизвестно, какого из указанных двух видов.

У некоторых видов рода *Onchocerca* (*O. cervicalis* и *O. gibsoni*) роль промежуточных хозяев выполняют мокрецы (Buckley, 1938; Молев, 1955).

Из сказанного видно, что промежуточными хозяевами *O. gutturosa* к настоящему времени зарегистрированы следующие виды кровососущих мошек: *Odagmia ornata*, *Simulium erythrocephalum* в Англии (Steward, 1937), *Odagmia ornata* в Московской обл. (Гнедина, 1950) и в Австрии (Suppereг, 1952), *Boophthora sericata* на Украине (Михайлюк, 1967); мошки *S. galeratum*, *S. subornatum* и *S. morsitans longipalpa* в Пермской обл. (Бельтюкова, 1954). *S. tuberosum* на Украине (Михайлюк, 1967) также принимают участие в развитии онхоцерк крупного рогатого скота, но неизвестно какого вида.

В задачу наших исследований входило выявить видовой состав кровососущих мошек, связанных с крупным рогатым скотом, в условиях Узбекистана и установить, какие виды мошек являются промежуточными хозяевами онхоцерк.

Изучить годовую динамику инвазированности мошек личинками онхоцерк.

Проследить за онтогенетическим развитием онхоцерк в промежуточных хозяевах.

Провести опыты по экспериментальному заражению крупного рогатого скота инвазионными личинками онхоцерк.

Ниже приводим результаты исследований.

Исследование мошек на спонтанное заражение их личинками онхоцерк

В целях выявления промежуточных хозяев онхоцерк и изучения биологии возбудителей онхоцеркоза крупного рогатого скота нами в различных хозяйствах предгорно-горной и поливной зон Узбекистана было выделено несколько биотопов.

Сбор кровососущих мошек в биотопах проводился только с заведомо больных онхоцеркозом животных. Отловленных мошек морили эфиром, определяли их видовую принадлежность и исследовали под микроскопом на обнаружение личиночных форм онхоцерк.

За период с 1968 по 1971 г. в предгорно-горной и поливной зонах Узбекистана учет кровососущих двукрылых был проведен более 200 раз. При этом в общей сложности добыто огромное количество мошек — 39 538 окрыленных форм, 4586 куколок, 16 664 личинок и несколько тысяч яиц.

Кроме того, были отловлены и другие виды кровососущих насекомых и клещей — мокрецы 4255, слепни 1217 и клещи 457 экз. Отлов насекомых проводился при помощи полога и искусственной «коровы».

При изучении собранных симулиид было установлено, что они относятся к семи родам и 21 виду: *Odagmia ornata* Mg., *Od. flaveola* Rubz., *Od. baracornis baracornis* Smart., *Od. caucasica caucasica* Rubz., *Od. bimaculata* Rubz., *Od. deserticola* Rubz., *Friesia alajensis* Rubz., *Fr. desertorum* (Rubz.), *Fr. kerisorum* Rubz., *Fr. coarctata* (Rubz.), *Fr. condici* (Bar.), *Simulium flavidum* Rubz., *S. vulgare* Rubz., *S. venustum* Say, *S. multistriatum* Rubz., *Wilhelmia mediterranea* Puri, *W. veltistshevi* Rubz., *W. equina* L., *Eusimulium aureum* Fries, *Obuchovia allella* Rubz., *Cnephia nigra* Rubz. Наиболее многочисленными видами были *W. mediterranea*, *Od. ornata*, *Fr. alajensis*, *W. veltisthevi*, *S. flavidum*, *Od. caucasica caucasica*, несколько реже встречались *Od. baracornis baracornis*, *Fr. coarctata*, *Fr. desertorum*, *Od. bimaculata*, *Fr. kerisorum*, *S. multistriatum* и относительно редко встречались *Fr. condici*, *Ob. albella*, *S. vulgare* и *Od. deserticola*. Нами было выявлено два вида мокрецов (*Culicoides nubeculosus*, *C. puncticollis*), три вида слепней (*Tabanus golovi*, *T. beleani*, *T. lactitinctus*) и пять видов клещей (*Hyalomma anatolicum anatolicum*, *Boophilus calcaratus*, *Dermacentor pictus*, *Rhipicephalus bursa*, *R. turanicus*).

Личинки онхоцерк на разных стадиях развития обнаружены только у двух видов мошек — *Od. ornata* и *Friesia alajensis*. У шести видов мошек (*Od. baracornis baracornis*, *Od. caucasica caucasica*, *Od. bimaculata*, *Fr. verisorum*, *Fr. coarctata* и *S. flavidum*), у двух видов мокрецов (*Culicoides nubeculosus* и *C. puncticollis*), у одного вида слепней (*T. golovi*) и у одного вида клещей (*H. anatolicum anatolicum*) регистрировались только микроонхоцерки.

Из 5143 экз. исследованных мошек, относящихся к виду *Od. ornata*, инвазированных микроонхоцерками и личиночными формами онхоцерк было 349 экз. (6,79%), а из 4338 экз. *Fr. alajensis* —225 (5,19%). Интенсивность инвазии у первых была равна 1—364 экз., а у вторых—1—168 экз.

Таким образом, мошки *Od. ornata* и *Fr. alajensis* были зарегистрированы как промежуточные хозяева онхоцерк, паразитирующих у крупного рогатого скота в Узбекистане. Другие виды мошек, в которых мы обнаруживали только микроонхоцерков, по-видимому, можно рассматривать как потенциальных промежуточных хозяев онхоцерков.

Динамика инвазированности мошек личинками онхоцерк

Инвазированность мошек *Od. ornata* личинками онхоцерк в разные месяцы года варьировала в пределах от 1,49 до 12,8%, а *Fr. alajensis* — от 0,29 до 11,63%.

Впервые личинки онхоцерк в промежуточных хозяевах *Od. ornata* и *Fr. alajensis* были обнаружены в мае — 5,79% и 7,59 соответственно. В июне отмечено незначительное повышение инвазии (10,8 и 7;76%), в то время как в июле наблюдалось снижение инвазированности мошек личинками паразита (8,3 и 5,13%). Инвазированность симулиид в августе доходила до —0,29%.

С сентября наблюдалось повышение экстенсивности инвазии (1,97 и 2,98%). В октябре и декабре мы регистрировали максимальную инвазированность мошек личинками онхоцерк (12,86 и 11,63%).

Следовательно, заражение животных онхоцерками происходит весной, летом и осенью, но главным образом в июне — июле и октябре.

Экспериментальное заражение мошек микроонхоцерками и развитие в них личинок онхоцерк

В своих опытах мы акцентировали внимание на некоторых видах симулиид, экспериментально заражая их личинками онхоцерк в лабораторных условиях.

Работа проводилась в мае — июле 1970 г. при температуре воздуха 28—36°.

В опытах использовано 3086 стерильных мошек, выращенных из куколок в лабораторных условиях, в том числе *Od. ornata* 1523 экз., *Od. caucasica caucasica* 299, *Friesia alajensis* 783, *Friesia desertorum* 55, *Simulium flavidum* 366 и *Obuchovia albella* 60 экз.

На больную онхоцеркозом телку, помещенную под полог, подпускали определенного вида мошек. Кровососание длилось 4—7 мин. и более. При этом вместе с кровью и лимфой в кишечник мошек попадали микроонхоцерки.

Насосавшихся крови мошек отсаживали в садки-инсектарии (размер 25 × 20 × 20 см) или крупные пробирки. Насекомых ежедневно подкармливали 15-процентным раствором сахара и обеспечивали водой.

Кроме того, в садки и пробирки помещали листья, стебли и цветы растений (клевер, мята, тальник).

Садки-инсектарии и пробирки с мошками размещали в тени кустарников в сыром месте для поддержания относительной влажности.

Мошек регулярно вскрывали для обнаружения личинок онхоцерк и динамики их развития в организме промежуточного хозяина.

В результате проведенных опытов установлено, что развитие личинок онхоцерк (*Onchocerca gutturosa*) наблюдалось только в мошках *Od. ornata* и *Fr. alajensis*.

Из 1523 мошек *Od. ornata* оказались инвазированными личинками онхоцерк 184 экз. (12,08%) с интенсивностью инвазии 1—99 личинок, в то время как из 783 мошек *Fr. alajensis* инвазированными было 100 экз. (12,77%) с интенсивностью 1—67 личинок.

При ежедневном вскрытии мошек отмечено, что микроонхоцерки 0,199—0,252 мм длиной и 0,004 —0,005 мм шириной, попавшие с кровью в организм симулииды, на 2—5-й день из средней кишки мигрируют в грудные мышцы, где резко укорачиваются и утолщаются, превращаясь в «колбасовидную» форму. Размеры этих личинок 0,116—0,186 × 0,0083—0,017 мм. Затем личинки начинают расти в длину, у них формируется пищеварительный канал. В это время личинки претерпевают первую линьку. У личинок II стадии длина тела 0,198—0,409 мм и ширина 0,017—0,021 мм. Они продолжают расти и на 6—10-й день повторно линяют, а после линьки проникают в голову насекомого, где на 8—14-й день развиваются до инвазионной стадии. Длина таких личинок 0,498—0,789 мм, ширина 0,017—0,028 мм.

Число личинок, способных одновременно развиваться в одной мошке, в наших опытах варьировало от 1 до 13.

При экспериментальном заражении *Od. caucasica caucasica*, *Fr. desertorum*, *Ob. albella* и *S. flavidum* отмечено инвазирование их только микроонхоцерками.

При завершении опытов по экспериментальному заражению промежуточных хозяев личинками онхоцерк подопытный теленок, на котором кормились мошки, был убит. При полном гельминтологическом вскрытии этого теленка в выйной связке были обнаружены онхоцерки вида *O. gutturosa*.

Таким образом, в организме двух видов симулиид — *Od. ornata* и *Fr. alajensis* — нами изучено развитие личиночных форм *O. gutturosa*, причем мошки *Friesia alajensis* Mg. как промежуточные хозяева онхоцерк зарегистрированы впервые.

Развитие *O. gutturosa* в мошках до инвазионной стадии происходит в течение 8—14 дней.

Экспериментальное заражение крупного рогатого скота онхоцерками

Изучая биологические особенности возбудителей онхоцеркоза, отечественные и зарубежные исследователи отмечают, что заражение дефинитивных хозяев данной инвазией происходит с участием кровососущих насекомых — симулиид (Blacklock, 1926, 1927; Hoffmann, 1930; Strong, 1931; Bequaert, 1934; Steward, 1937; Гнедина, 1950; Supperer, 1952; Михайлюк, 1964, 1967; Eichler, 1971) или мокрецов (Buckley, 1938; Молев, 1955).

Некоторые исследователи (Breinl, 1911; Padilla Bolanos, Perez Guisasola, 1970) указывают, что данная инвазия передается алиментарным путем (через корм и воду).

Поэтому перед нами стояла задача провести заражение крупного рогатого скота онхоцерками двумя путями: 1) через рот и 2) внутрикожно.

Двум животным (бычки № 1145—1195 и 1227) были заданы per os инвазионные личинки онхоцерк соответственно первому 201 и второму 335 одновременно. Двух животных (бычки № 1301 и 1229) заражали онхоцерками введением инвазионных личинок внутрикожно в области нижней части живота. Доза вводимых личинок соответственно была 164 и 201. Контролем являлся бычок № 1139.

Животных содержали в условиях, исключающих спонтанное заражение онхоцерками.

При проводимой нами регулярной дермолярвоскопии проб кож от подопытных животных отмечено, что микроонхоцерки (3 экз.) впервые были обнаружены у бычка (№ 1301) 19 июля 1971 г., т. е. спустя 7 месяцев после инвазирования его личинками онхоцерк внутрикожно. При последующих четырех исследованиях проб кожи этого животного, проведенных 12 августа, 17 сентября, 13 октября и 23 ноября 1971 г., микроонхоцерки всегда регистрировались.

У других трех животных опытной группы микроонхоцерки не были обнаружены. Контрольный бычок № 1139 25 апреля 1971 г. погиб.

При полном гельминтологическом вскрытии (23 ноября 1971 г.) четырех телят опытной группы только у одного из них (№ 1301) в выйной связке были обнаружены половозрелые онхоцерки (*O. gutturosa*).

Следовательно, заражение животных онхоцерками возможно только через кожу, что происходит в период лёта инвазированных мошек. Срок развития *O. gutturosa* в организме дефинитивного хозяина длительный и по нашим данным равен 7 месяцам.

Мы считаем, что приведенные выше материалы по изучению биологии *O. gutturosa* послужат научной основой при разработке мер борьбы с онхоцеркозом крупного рогатого скота не только в условиях Узбекистана, но и в других сходных по климатическим условиям зонах.

ЛИТЕРАТУРА

Асадов С. М. 1960. Род *Onchocerca* Diesing, 1841. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ. Баку, Изд-во АН Азерб. ССР, с. 314—315.

Бельтюкова К. Н. 1954. Онхоцеркоз крупного рогатого скота в Пермской области.— Уч. зап. Гос. ун-та, 8, с. 103—107.

Гнедина М. П. 1950. К биологии нематоды *Onchocerca gutturosa* Neumann, 1910, паразитирующей у крупного рогатого скота.— Докл. АН СССР, 70, № 1, с. 169—172.

Мамедов А. К. 1959а. Главнейшие гельминтозы буйволов и зебу в Азербайджане.— Труды Азерб. научно-исслед. вет. ин-та (НИВИ), 7, с. 97—111.

Мамедов А. К. 1959б. Гельминтофауна буйволов и зебу в Азербайджане.— Труды Азерб. НИВИ, 7, с. 118—120.

Михайлюк А. П. 1964. Роль кровососущих двукрылых в распространении онхоцеркоза крупного рогатого скота.— Ветеринария. Гельминтозные болезни с.-х. животных, вып. 1. Киев. с. 51—55.

Михайлюк А. П. 1967. Изучение биологии возбудителя онхоцеркоза крупного рогатого скота в условиях лесостепной зоны УССР.— Ветеринария. Респ. межвед. тематт. научный сборник, вып. 11, с. 62—67.

Молев Е. В. 1955. Экология мокрецов (*Culicoides*) и их роль как промежуточных хозяев нематоды *O. cervicalis* и как переносчиков онхоцеркоза лошадей в условиях Московской и Ивановской областей. Автореф. канд. дисс. Л., Зоол. ин-т АН СССР, с. 1—18.

Bequaert J. C. 1934. Notes on the Black-Flies of Simuliidae. With special references to those of the *Onchocerca* region of Guatemala. In Onchocerciasis with special references to the Central America form of the Disease.— Contrib. Dept. Trop. Med. Inst. Trop. Biol. Med., 6, p. 175—224.

Blacklock D. E. 1926. The development of *Onchocerca volvulus* in Simulium damnosum.— Ann. Trop. Med. Parasit., 20, p. 1—48.

Blacklock D. B. 1927. The Insect transmission of *Onchocerca volvulus* the cause of worm nodules in man in Africa.— Brit. Med. J., p. 129—133.

Buckley J. J. C. 1938. On culicoides as a vector of *Onchocerca gibsoni* (Cleland a. Johnston, 1910).— J. Helminthol., 16, N 3, p. 121—158.

Cleland J. B. 1912—1914. Further investigation into the etiology of worm nests on cattle etc.— Rep. Bur. Microbiol., N. S. Wales for 1912 (1914), p. 135—153.

Eichler D. A. 1971. Studies on *Onchocerca gutturosa* (Neumann, 1910) and its development in *Simulium ornatum* (Meigen, 1818). II. Behaviour of *S. ornatum* in relation to the transmission *O. gutturosa*.— J. Helminthol., 45, N 2—3, p. 259—270.

Hoffmann C. C. 1930. Investigationes sobre la transmission de la onchocerciasis en Chiapas.— An. Chiapas Inst. Biol. Mex., 1, N 1, p. 52—62.

Padilla Bolanos E., Perez Guissasola E. 1970. Algo mas sobre oncocercosis.— Rev. Col. med. Guatem, 21, N 1, p. 59—62.

Steward J. B. 1937. The occurence of *Onchocerca gutturosa* Neumann in cattle in England, with an account of its life-history and development in *Simulium ornatum* Mg. — J. Parasitol., 29, N 2, p. 212—219.

Strong R. P. 1931. Onchocerca investigations in Guatemala.— Rept. Progress Harvard Exped. New England J. Med., 204, N 4, p. 916—920.

Supperer R. 1952. Uber das Vorkommen der Filaria (S. L.) *Onchocerca gutturosa* Neumann in Rindern in Osterreich und ihre Entwicklung in der Kriebelmucke *Odagmia ornata* Mg.— Wiener Tierarztliche Monatschrift, 39, N 3, S. 173—179.

К ПОЗНАНИЮ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ТРЕМАТОД *ECHINOCHASMUS COAXATUS* И *E. BELEOCEPHALUS (ECHINOSTOMATIDAE)*

Е. М. КАРМАНОВА

Настоящая работа включает некоторые данные, полученные при изучении биологических особенностей эхиностоматид рыбоядных птиц. В частности, нами изучались циклы развития трематод рода *Echinochasmus* Dietz, 1909.

Эта группа трематод привлекла наше внимание тем, что ее развитие происходит с участием двух промежуточных хозяев, одним из которых является рыба. Поэтому изучение этой группы гельминтов интересно в плане познания паразитов промысловых рыб. Кроме того, изучение ранних стадий развития эхинохазмин позволит решить имеющиеся разногласия о систематическом положении некоторых видов этого рода и самого рода в целом.

В данном сборнике мы публикуем биологические циклы представителей подрода *Echinochasmus* — *E.* (*E.*) *coaxatus* и *E.* (*E.*) *beleocephalus*.

О материале и методике, которыми мы пользовались при выполнении этой серии работ, сообщалось в нашей предыдущей работе (Карманова, 1971).

К биологии *Echinochasmus coaxatus* Dietz, 1909

Развитие яиц. Во внешнюю среду яйца выделяются несегментированными. В лабораторных условиях при температуре 22—24° в яйце уже на 8—9-й день инкубации под оболочкой заметны контуры тела мирацидия и пигментный глазок. На 11—13-й день мирацидии покидают оболочку яйца. При более низких температурах и недостатке света выход мирацидиев задерживается.

Мирацидий (рис. 1). Во внешней среде мирацидии очень активны. Они постоянно совершают прямолинейные или круговые движения в поисках промежуточного хозяина. Мирацидии обладают положительным фототаксисом, но избегают яркого света. В состоянии покоя, а также после фиксации они принимают округлую форму, во время движения тело их вытягивается и становится удлиненным.

Тело мирацидия 0,074 мм длиной (размеры приводятся по экземплярам, окрашенным уксуснокислым кармином без предварительной фиксации).

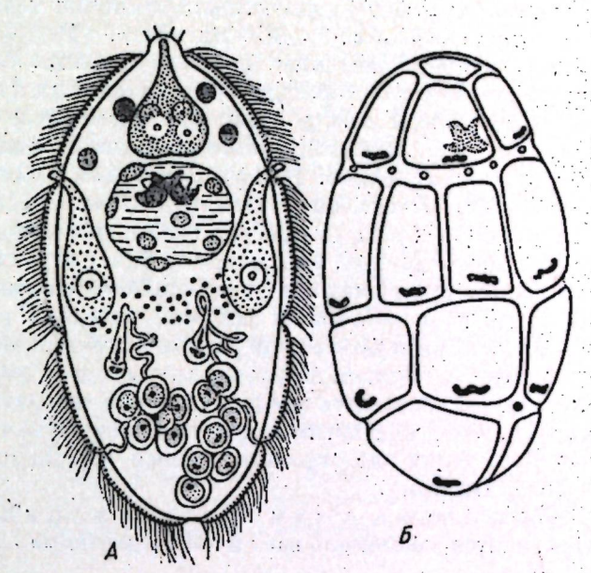


Рис. 1. Мирацидий *Echinochasmus coaxatus*

А — строение;
Б — расположение эпителиальных пластин

Ширина мирацидия на уровне первого ряда клеток 0,049 мм, на уровне второго ряда клеток 0,053 мм, на уровне третьего 0,040 мм. Наружный слой тела мирацидия образован четырьмя рядами крупных эпителиальных пластин. Первый ряд состоит из шести таких пластин, каждая из которых имеет форму трапеции. Длина пластин первого ряда 0,019 мм. Второй ряд образован из восьми пластин, которые имеют почти прямоугольную форму, причем дорсальные пластины несколько уже вентральных. Длина пластин второго ряда 0,023 мм. Третий ряд состоит из четырех более широких пластин, длина их 0,019 мм. В четвертом ряду имеются всего две пластины длиной 0,017 мм. Таким образом, формула расположения пластин будет следующая: $6 + 8 + 4 + 2 = 20$. Каждая из пластин представляет собой крупную клетку, в нижней части которой располагается продолговатое ядро. Эти ядра видны лишь при окраске мирацидия уксуснокислым кармином или гематоксилином. Поверхность пластин покрыта ресничками, которые находятся в постоянном движении. Пластины подстилаются тонкой пограничной мембраной. Иногда можно наблюдать слущивание пластин, в этом случае, благодаря мембране, сохраняется форма тела мирацидия. Апикальная часть переднего конца мирацидия, не имеющая реснитчатого покрова (теребраториум), слегка выступает над остальной поверхностью тела. На уровне первого ряда пластин располагается крупная четырехъядерная апикальная железа. Форма ее непостоянна и изменяется во время движения от бульбусообразной до грушевидной. Железа заполнена зернистым содержимым. У мирацидия, окрашенного 1-процентным раствором азотнокислого серебра, на вершине терабрациума

заметны отверстия пяти желез. Одно из отверстий — самое крупное, по-видимому, и является выходом протока апикальной железы. Задняя часть железы доходит до уровня границы между первым и вторым рядами эпителиальных пластин. Непосредственно под апикальной железой в пределах эпителиальных пластин второго ряда располагается крупный нервный ганглий. Сульфат нильского голубого красит мозговой ганглий в голубой цвет, а его ядра — в синий. Ганглий имеет поперечно-овальную форму и волокнистую структуру. Вокруг ганглия располагаются округлые ядра, это ядра первых клеток. С дорсальной стороны ганглия в передней его части располагается пигментный глазок. Он образуется от слияния двух чашевидных глазков. Стенка чаши глазков покрыта шаровидными глыбками бурого пигмента. Ткань, заполняющая полость чаши, видимо, выполняет роль хрусталика. С обеих сторон от ганглия на уровне длины латеральных эпителиальных пластин второго ряда видны крупные железы с зернистой протоплазмой и крупным ядром. Протоки этих желез открываются на латеральные стороны между пластинами первого и второго рядов. По-видимому, это «железы вылупления» (Гинецинская, 1968). Несколько каудальнее этих желез на уровне третьего ряда эпителиальных пластин расположены две мерцательные клетки. Капилляры протонефридий, отходящие от них, направляются кпереди, но вскоре, изгибаясь, возвращаются назад, делают несколько поперечных петель и подходят к экскреторным порам. Последние располагаются латерально между третьим и четвертыми рядами эпителиальных пластин. В каудальной части тела мирацидия на уровне третьего и четвертого ряда эпителиальных пластин располагается несколько групп генеративных клеток с крупными ядрами. Между нервным ганглием и генеративными клетками видны мелкие включения, не окрашивающиеся ядерными красками. Вероятно, это зерна гликогена.

Вариации размеров мирацидиев. (Измерение 5 экз. Приводятся минимальные и максимальные размеры.)

Длина тела	0,061—0,078 мм
Ширина тела	0,042—0,055 мм
Длина пластин первого ряда	0,017—0,017 мм
Длина пластин второго ряда	0,019—0,021 мм
Длина пластин третьего ряда	0,015—0,019 мм
Длина пластин четвертого ряда	0,010—0,017 мм
Расстояние от переднего конца тела мирацидия до «глаза»	0,011—0,023 мм
Размер «глаза»	0,008×0,008—0,008×0,010 мм

Редия. Дальнейшее развитие мирацидий проходит в промежуточном хозяине. В условиях дельты Волги таким хозяином оказался моллюск *Bithynia tentaculata*.

В местах проведения исследований были обнаружены битинии, выделяющие церкарий *E. coaxatus*. Кроме того, нами проведено три эксперимента, в которых произошло заражение более 100 экз. моллюсков мирацидиями, полученными экспериментально из яиц трематод *E. coaxatus*.

Через 20—25 дней после экспериментального заражения в печени моллюска обнаруживались редии. Они удлиненной формы с латеральными (локомоторными) выступами в задней части тела. Очень крупный фаринкс переходит в неразветвленный, слепо оканчивающийся кишечник, который простирается до латеральных выступов. Позади фаринкса на теле редии имеется утолщение в виде валика, на уровне которого открывается родильное отверстие. Церкарии покидают редий, еще не будучи полностью

сформированными. Они заканчивают свое развитие в ткани печени. Поэтому у моллюска в печени можно встретить, наряду с редиями разных возрастов, свободных церкарий различной степени зрелости.

Церкария (рис. 2). В лабораторных условиях при температуре 24—26° выход церкарий из моллюска наблюдался через 43 дня после экспериментального заражения, при более низких температурах выход их задерживался до 66 дней и дольше.

Среди церкарий прочих эхиностоматид церкарии эхинохазмии имеют сравнительно небольшие размеры. Тело церкарии овальной формы. Длина его 0,114—0,184 мм, при ширине 0,071—0,106 мм. Длина хвоста 0,123—0,140 мм. Шипики на поверхности тела церкарии отсутствуют. Ротовая присоска расположена субтерминально, ее размер 0,026 × 0,026—0,039 × × 0,039 мм. На дорсальной стороне присоски открываются три протока, по-видимому, цистогенных желез. Ротовое отверстие окружено кутикулярным розетковидным диском с фестончатым краем. Адоральный диск с шипами отсутствует. Мышечный грушевидный фаринкс соединен с ротовой присоской удлиненным тонкостенным префаринксом. Размер фаринкса 0,013 × 0,013—0,016 × 0,015 мм. Кишечные стволы не просматриваются. В задней трети длины тела располагается хорошо выраженная брюшная присоска. Ее размер 0,026 × 0,026—0,036 × 0,032 мм. Внутренний край присоски вооружен кутикулярными зубчиками. Расстояние от переднего конца тела до центра брюшной присоски 0,080—0,129 мм. Несколько отступя от брюшной присоски по направлению кзади распо-

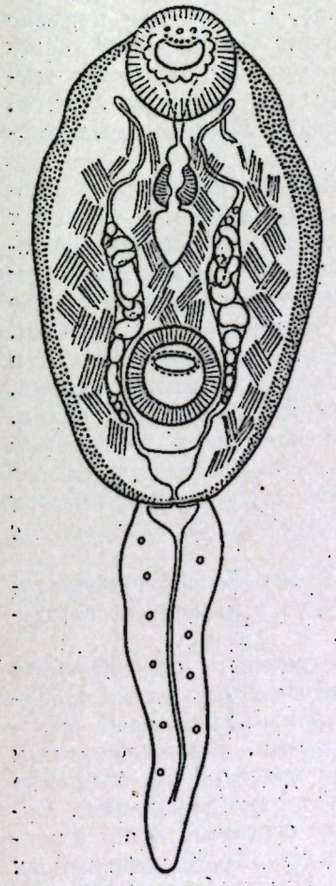


Рис. 2. Церкария *Echinochasmus coaxatus*

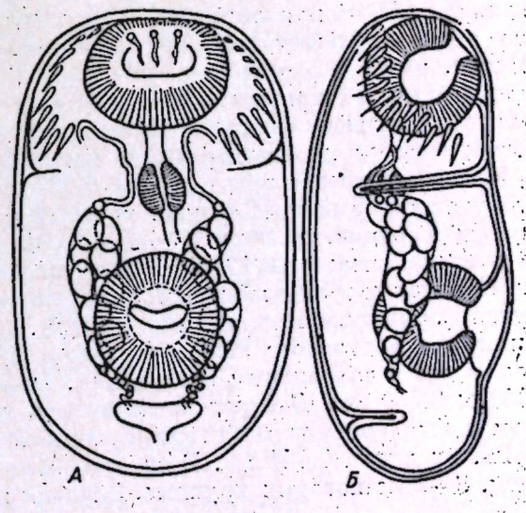


Рис. 3. Метацеркария *Echinochasmus coaxatus* в цисте из жабер уклейки (экспериментальное заражение)
А — вентрально; *Б* — латерально

лагается экскреторный пузырь. Стенки его тонки с прозрачным содержимым. Латерально от пузыря отходят два экскреторных сосуда, которые постепенно расширяются в сифоны, заполненные известковыми тельцами. Направляясь кпереди, сифоны огибают брюшную присоску и доходят до уровня заднего края фаринкса, затем каждый из них переходит в тонкий капилляр и, сделав петлю на уровне заднего края ротовой присоски, возвращаются назад. Длина сифонов 0,057—0,093 мм. Всего в каждом сифоне насчитывается 13—14 известковых телец, из них 8 крупных.

У церкарии различимы две группы хорошо развитых цистогенных желез. Первая группа состоит из желез, расположенных неравномерным слоем на поверхности тела церкарии. Этот слой желез толще на переднем конце тела. Так как границы между отдельными клетками желез незаметны, то железы выглядят в виде гомогенной массы с мелким зернистым секретом. Вторая группа желез расположена в паренхиме. Клетки этих желез заполнены секретом в виде длинных игольчатых кристаллов. Эти железы заполняют пространство от фаринкса до экскреторного пузыря. Секрет обеих групп желез окрашивается в светло-голубой цвет слабым раствором сульфата нильского голубого и в светло-розовый — слабым раствором нейтрального красного.

Хвост церкарии гибкий и подвижный. Он расширен в передней части и постепенно суживается кзади. Мерцательных клеток и каудальных телец в хвосте не имеется. Мембраны нет. В хвосте проходит каудальный экскреторный канал, который в своем начале образует расширение.

Тело церкарии во время движения принимает треугольное очертание, причем ее головной конец загибается вентрально, а хвост при подъеме к поверхности воды описывает восьмерку. Во время спуска хвост неподвижен и направлен кверху, тело же по-прежнему имеет очертание треугольника. Подъем церкарии проходит очень быстро, энергично, спуск, наоборот, медленно и плавно. В движении церкария *E. coaxatus* напоминает некоторые виды кспифидиоцеркарий.

Метацеркария (рис. 3). Метацеркарии локализуются на жаберных лепестках рыб. Наиболее сильно поражаются мальки. У взрослых рыб большинство метацеркарий оказывается погибшими. Церкарии, плавающие в воде, привлекают внимание рыб и заглатываются ими как корм или втягиваются вместе с водой при дыхании. И в том и в другом случае хвосты церкарий выбрасываются вместе с водой через жаберные крышки, а тело церкарии, оставаясь на жаберном лепестке, одевается цистой и превращается в метацеркарию. Эта циста имеет форму правильного овала, ее длина 0,089 мм при ширине 0,051 мм. Стенка цисты тонкая, прозрачная. Она плотно облегает тело метацеркарии, за исключением небольшого участка, который может быть расположен дорсально или вентрально на уровне брюшной присоски. В этом участке стенка цисты приподнимается в виде небольшого плавного возвышения. Тело метацеркарии вместе с цистой сжато в дорсовентральном направлении.

Ротовая присоска имеет размер 0,037 × 0,039 мм. За ней располагается тонкостенный префаринкс, который переходит в мышечный грушевидный фаринкс, размер которого 0,014 мм.

В эксперименте на 12—14-й день после заражения у метацеркарии формируется адоральный диск и появляются слабозаметные шипы. Начинается формирование кишечных стволов. Адоральный диск, слабо отделенный от остального тела, вооружен 24 шипами, расположенными в один ряд с дорсальным интервалом. Брюшная присоска имеет размер 0,040 × 0,040 мм. Экскреторный пузырь сравнительно небольшой. Сифоны и отходящие от них капилляры имеют то же строение, что и у церкарии, их длина 0,041 мм. В сифоне насчитывается 14—16 известковых телец, 8—9 из которых крупные. Зачатки гонад еще слабо выражены.

Экспериментально метацеркарии *E. coaxatus* были получены у мальков уклейки и красноперки. Спонтанное заражение этим видом метацеркарий зарегистрировано у мальков уклейки, красноперки, густеры, леща, линя, воблы, окуня.

К биологии *Echinochasmus beleocephalus* (Linstow, 1873)

В развитии мирацидия и редий у *E. beleocephalus* почти не имеется отличия от их развития у *E. coaxatus*. В связи с этим в своей работе мы не приводим описания этих стадий.

Церкария (рис. 4, *А*, *Б*, *Г*). Промежуточным хозяином *E. beleocephalus* как в природе, так и в эксперименте в условиях дельты Волги зарегистрирован моллюск *B. tentaculata*.

Формируются церкарии в дочерних редиях в печени моллюска. Окончательно они созревают после выхода из редий в паренхиме печени.

В эксперименте при температуре 24—26° первые церкарии из моллюсков начали выходить на 45-й день после заражения.

Из видов эхинохазмин, изучаемых нами, *E. beleocephalus* — наиболее мелкие по величине трематоды. То же относится и к церкариям этого вида. Под бинокулярным микроскопом в проходящих лучах света они очень мелкие, полупрозрачные, своими движениями напоминают движения церкарий *E. coaxatus*.

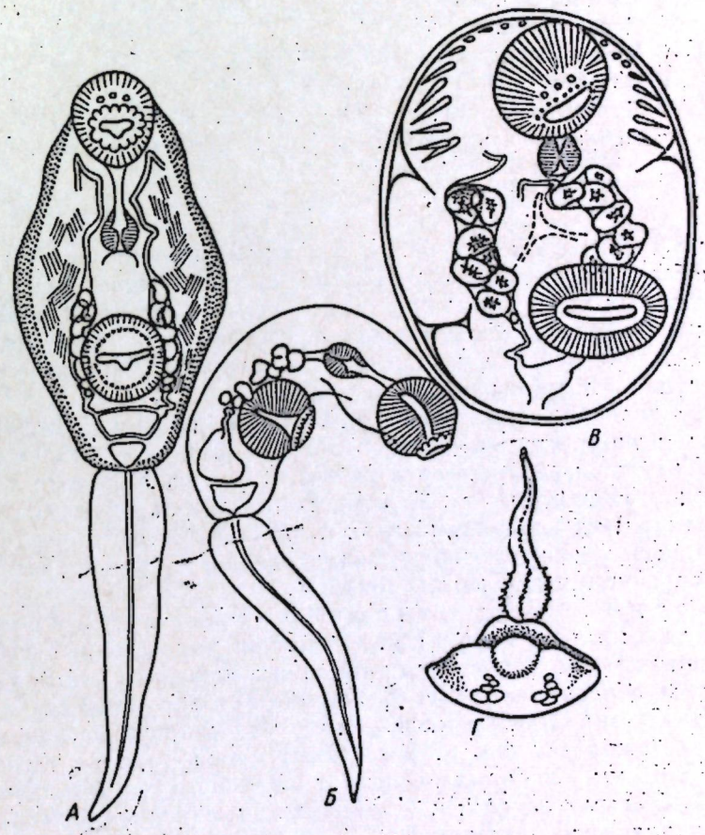


Рис. 4. *Echinochasmus beleocephalus*

А — церкария вентрально; *Б* — церкария латерально; *В* — метацеркария в цисте из жабер красноперки; *Г* — поза покоя церкарии

Тело церкарии овальной формы, длиной 0,133 и максимальной шириной 0,075 мм. (Измерения даются по экземпляру, окрашенному уксуснокислым кармином без предварительной фиксации.) Хвост церкарии несколько короче длины тела и достигает 0,094 мм. Шипики на поверхности тела отсутствуют. Ротовая присоска занимает субтерминальное положение и имеет размер 0,029 × 0,029 мм. Сверху на присоске имеется кутикулярный диск в виде розетки. По дорсальному краю ротовой присоски вблизи ротового отверстия открываются 10 протоков желез. Адоральный диск и шипы отсутствуют. От дна ротовой присоски отходит тонкостенный префаринкс, который соединен со слабомышечным грушевидным фаринксом. Размер фаринкса 0,011 × 0,009 мм. Кишечные стволы не сформированы. Хорошо развитая брюшная присоска расположена в задней половине тела церкарии. Ее размер 0,024 × 0,028 мм. Внутренний край брюшной присоски обрамлен 32 зубчиками. Расстояние от переднего конца тела до центра брюшной присоски церкарии 0,095 мм. Строение экскреторной системы церкарии *E. beleocephalus* сходно с ее строением у *E. coaxatus*. Протяженность сифонов с известковыми тельцами 0,032 мм. Сифоны содержат всего восемь-девять известковых телец. Цистогенные железы имеют такое же строение, как у *E. coaxatus*.

Вариации размеров церкарий *E. beleocephalus*. (Измерено 5 экз. Приводятся минимальные и максимальные размеры.)

Длина тела	0,018 —0,0148	мм
Максимальная ширина	0,0175×0,080	мм
Длина хвоста	0,084 —0,0129	мм
Ротовая присоска	0,029—0,039×0,026—0,030	мм
Фаринкс	0,011 ×0,009	мм
Брюшная присоска	0,024—0,030×0,028—0,030	мм
Протяженность сифонов, заполненных известковыми тельцами	0,031—0,057	мм

Метацеркария (рис. 4, *B*). Метацеркарии паразитируют на ткани жаберных лепестков рыб. Поражаются преимущественно мальки. В лабораторных условиях церкариями, полученными от экспериментально зараженных битиний, были инвазированы мальки уклейки, красноперки и гуппи. Мальки уклейки и красноперки были взяты из естественных водоемов, гуппи выращены в лаборатории.

В воде церкарии привлекают внимание мальков своим движением. Попав на поверхность жаберных лепестков рыб, церкарии отбрасывают хвосты. Тело церкарии в течение первых 2 час. одевается цистой и превращается в метацеркарию. У молодых метацеркарий в конце второй недели появляется адоральный диск и закладываются шипы. Отверстия протоков желез, открывающихся на дорсальной стороне ротовой присоски, сохраняются длительное время.

Описание инцистированной метацеркарии с жабер красноперки. Овальная тонкостенная уплощенная в дорсовентральном направлении циста имеет размер 0,076 × 0,63 мм. Она плотно облегает тело метацеркарии. Ротовая присоска величиной 0,019 × 0,021 мм. Префаринкса у инцистированного метацеркария незаметно, а начинающийся от ротовой присоски фаринкс имеет размер 0,011 × 0,015 мм. Слабо отделенный от остального тела адоральный диск шириной 0,044 мм и вооружен 24 шипами. Длина шипов 0,004—0,005 мм. Брюшная присоска размером 0,023 × 0,017 мм. Экскреторный пузырь маленький. Сифоны имеют то же строение, что и у церкарии, и содержат до восьми крупных известковых телец.

Метацеркариями *E. beleocephalus* от спонтанно зараженных рыб было инвазировано шесть цапель. Вскрытие их проводилось через 5, 7, 8, 9, 12 и 13 дней после заражения. В результате этой серии опытов было выяснено, что первые половозрелые трематоды появляются на седьмой день. Зрелые трематоды локализуются у цапель в задней половине тонкого кишечника. Отдельные экземпляры этого вида встречаются во второй четверти тонкого отдела кишечника и в толстом отделе кишечника. Кроме того, экспериментальному заражению подвергались голубь, два цыпленка и три утенка. У утят *E. beleocephalus* не были обнаружены даже через несколько часов после заражения. У цыпленка, вскрытого на 13-й день после заражения, трематод тоже не было обнаружено. При вскрытии второго экспериментально зараженного цыпленка на 5-й день, у него в кишечнике были обнаружены неполовозрелые *E. beleocephalus*. У голубя через 4 дня после экспериментального заражения в кишечнике обнаружен 1 экз. *E. beleocephalus*.

ЛИТЕРАТУРА

Карманова Е. М. 1971. Материалы к изучению цикла развития трематоды *Echinochasmus spinosus* Odhner, 1911 (Echinostomata, Echinostomatidae).— Труды ГЕЛАН, 22, с. 63—68.

Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., «Наука».

К ОБОСНОВАНИЮ РОДА ТРЕМАТОД *SCHIGINELLA* N. GEN. *(ECHINOSTOMATIDAE)* — ПАРАЗИТА БОЛЬШОЙ ПОГАНКИ *PODICEPS CRISTATUS*

Е. М. КАРМАНОВА

В 1956 г. А. А. Шигин описал новый вид трематод *Episthmium colymbi* n. sp. от большой поганки Рыбинского водохранилища. Обнаружение нового вида позволило Шигину на новых фактах рассмотреть вопрос о самостоятельности и правомочности рода *Episthmium*, к которому были отнесены описываемые трематоды.

Род *Episthmium* был установлен Люэ (Lühe, 1909) для вида *Echinostomum africanum* Stiles, 1901 от африканских птиц и *Ech. bursicola* Creplin, 1837 из фабрициевой сумки серой цапли. В 1911 г. Одпер (Odhner), проанализировав признаки родов *Echinochasmus* Dietz, 1909 и *Episthmium* Lühe, 1909, пришел к выводу об их идентичности и перевел родовое название *Episthmium* в синонимы рода *Ecinochasmus*. После этих работ мнения систематиков о самостоятельности рода *Episthmium* разделились. В 1941 г. Е. Я. Башкирова включила род *Episthmium* в качестве подрода в состав рода *Echinochasmus* вместе с подродами *Echinochasmus*, *Monilifer* и *Episthochasmus*. Эта же система рода была принята и в монографии К. И. Скрябина и Е. Я. Башкировой (1956), посвященной трематодам сем. *Echinostomatidae*.

При переводе вида *Episthmium colymbi* в род *Echinochasmus* оказалось, что это видовое название является преоккупированным, поскольку оно было ранее присвоено П. Г. Ошмариным (1950) паразиту *Podiceps griseigena* с территории Камчатки. В связи с этим И. Е. Быховская-Павловская (1962) предложила вид, описанный Шигиным, переименовать в *Echinochasmus* (*Episthmium*) *schigini* (Schigin, 1956). Под этим названием трематода чаще всего и фигурирует в отечественной гельминтологической литературе.

Дискуссия о самостоятельности рода *Episthmium* основывалась преимущественно на морфологических особенностях половозрелых трематод.

Для окончательного решения вопроса не хватало сведений по биологии и строению личиночных стадий, поскольку до последнего времени жизненные циклы ни одного из видов подрода *Episthmium* не были расшифрованы.

В течение ряда лет мы занимались изучением жизненных циклов трематод рода *Echinochasmus* как паразитов рыбоядных птиц. Работа проводилась в дельте Волги на базе Астраханского государственного заповедника им. В. И. Ленина. В результате проведенных исследований были расшифрованы жизненные циклы пяти видов трематод этого рода: *Ech. beleocephalus* (Linstow, 1873), *Ech. coaxatus* Dietz, 1909 (подрод *Echinochasmus*), *Ech. spinosus* (Odhner, 1911) (подрод *Monilifer*), *Ech. bursicola* (Creplin, 1873) и *Ech. schigini* (Schigin, 1956) (подрод *Episthmium*) (Карманова, 1971, 1973).

Таким образом, мы располагаем сведениями о жизненных циклах пяти видов трематод, входящих в три подрода рода *Echinochasmus*, в том числе двух видов подрода *Episthmium*, включая вид, описанный Шигиным. Это позволило нам провести сравнение данных биологии и строения различных стадий развития упомянутых пяти видов.

Сравнение показало, что все пять видов трематод имеют мирацидиев сходного строения. Мирацидии имеют четыре ряда эпителиальных пластин, расположение которых отвечает формуле: 6 : 8 : 4 : 2 = 20. Сходным оказалось строение тела церкарий и общий план строения метацеркарий. Все церкарии лишены шипов вокруг ротовой присоски, что характерно для эхиностоматид подсем. *Echinochasminae*. Промежуточным хозяином для всех пяти видов трематод в условиях дельты Волги оказался моллюск *Bithynia tentaculata*.

Это сравнение показало, что на стадии мирацидия, церкарии и метацеркарии различные подроды рода *Echinochasmus* отличаются менее резко, чем на стадии половозрелых трематод. Это же сравнение показало, что церкарии *Ech.* (*Ep.*) *schigini* сильно отличаются в своем строении от церкарий остальных четырех видов. Они обладают очень крупным хвостом, превышающим длину тела церкарии в 4—5 раз, в то время как у остальных видов рода *Echinochasmus* хвост церкарии по длине мало отличается от длины тела. Различие касается не только размеров хвоста, но и его строения. Он снабжен спирально извитыми уплотненными кутикулярными нитями, которые образуют арматуру хвоста, позволяющую сохранять форму. Строение церкарии *Ech.* (*Ep.*) *schigini* стоит ближе к строению церкарий трематод рода *Petasiger* Dietz, 1909, чем к церкариям рода *Echinochasmus*.

Разница в морфологии церкарий связана с особенностями их поведения. Церкарии с нормальным хвостом очень мелкие и попадают в жаберную полость рыб во время дыхательных движений. Когда вода с церкариями процеживается через жаберные лепестки, хвосты их выбрасываются из под-жаберной крышки наружу, а церкарии, оседая на жаберных лепестках, превращаются в метацеркарий.

Церкария *Ech.* (*Ep.*) *schigini* своим движением имитирует движение личинки комара. Это привлекает внимание рыб, и они захватывают церкарий как корм. При вскрытии мальков вскоре после заражения в желудках у них нередко находили остатки хвостов церкарий этого вида трематод. Сами же церкарии доходят до пищевода и инцистируются в его стенке, превращаясь в метацеркарий. Встречаются метацеркарии этого вида у рыб и в мышцах жабер.

Все перечисленные различия говорят о том, что вид *Ech.* (*Ep.*) *schigini* не может быть включен ни в один из подродов рода *Echinochasmus* и заслуживает выделения в самостоятельный род. В пользу этого говорит и расположение желточников у половозрелых трематод. Мы присваиваем этому роду наименование *Schiginella* в честь советского гельминтолога, описавшего этих трематод.

Род *Schiginella* n. gen.

Синоним: *Episthmium* Lühe, 1909 ex parte.

Диагноз. *Echinochasminae* с удлиненным телом, поверхность которого вооружена шипиками. Адоральный диск не имеет вентрального соединительного валика. Шипы адорального диска на угловых лопастях располагаются в двойном ряду, остальные в одиночном ряду, прерванном на дорсальной стороне. Присоски хорошо развиты. Брюшная присоска крупнее ротовой. Семенники округлой или поперечно-овальной формы, располагаются по медианной линии недалеко от заднего края брюшной присоски. Округлый яичник находится перед семенниками. Небольшая половая бурса занимает пространство между кишечной вилкой и центром брюшной присоски. Половые отверстия открываются медианно на уровне кишечной вилки. Желточники образуют плотные скопления вдоль кишечных стволов и пищеводов. Их передняя граница лежит в пространстве между кишечной вилкой и фаринксом. Паразиты рыбоядных птиц. Метацеркарии в рыбах. Церкарии обладают крупным хвостом, превышающим длину тела церкарии в 4—5 раз.

Типичный и единственный вид: *Schiginella colymbi* (Schigin, 1956).

Schiginella colymbi (Schigin, 1956)

Синонимы: *Episthmium colymbi* Schigin, 1956; *Echinochasmus* (*Episthmium*) *colymbi* (Schigin, 1956) Skrjabin et Baschkirova, 1956; *Echinochasmus* (*Episthmium*) *schigini* (Schigin, 1956) Bychowskaja-Pawlowskaja, 1962.

Дифференциальный диагноз. Согласно системе Скрябина и Башкировой (1956), в состав подсем. *Echinochasminae* входят четыре рода: *Echinochasmus* Dietz, 1909, *Mesorchis* Dietz, 1909, *Saakotrema* Skrjabin et Baschkirova, 1956 и *Velamenophorus* Mendheim, 1940. Род *Saakotrema* ныне выведен из подсемейства и включен в новое, обоснованное для него сем. *Saacotrematidae* Odening, 1962, основным отличительным признаком которого является расположение матки позади семенников. Характерной чертой рода *Velamenophorus* является вентральный соединительный валик у адорального диска, отсутствующий у нового рода. Желточники у названного рода не доходят до переднего края брюшной присоски. Трематоды рода *Mesorchis* отличаются сильно вытянутым телом и далеко отстоящими кзади от брюшной присоски семенниками. Граница желточников не поднимается кпереди далее уровня семенников. Церкарии трематод рода *Mesorchis* обладают шипиками на зачатке адорального диска. Отличия нового рода от рода *Echinochasmus* рассмотрены выше. Перечисленных различий достаточно, на наш взгляд, для того, чтобы признать род *Schiginella* самостоятельным.

Таким образом, полученные новые данные по биологии и онтогенезу пяти видов рода *Echinochasmus* из подродов *Echinochasmus*, *Monilifer* и *Episthmium* позволили уточнить систематическое положение вида *Episthmium colymbi* Schigin, 1956. Этот вид выделен в самостоятельный род *Schiginella* по своеобразному расположению желточников у марит и по строению церкарии, для которой характерен крупный хвост, не свойственный церкариям видов рода *Echinochasmus* и напоминающий по структуре хвост церкарий рода *Petasiger*. Виды подродов рода *Echinochasmus* не имеют значительных различий на стадии мирацидия, церкарии и метацеркарии и выделение их в самостоятельные роды мало оправдано.

ЛИТЕРАТУРА

Башкирова К. А. 1941. Эхиностоматиды птиц СССР и обзор циклов их развития.— Труды Башк. н.-и. вет. ст., 3.

Быховская-Павловская И. Е. 1962. Трематоды птиц фауны СССР. Л., Изд-во АН СССР.

Карманова Е. М. 1971. Материалы к изучению цикла развития трематоды *Echinochasmus spinosus* Odhner, 1911 (*Echinostomata*: *Echinostomatidae*).— Труды ГЕЛАН, 22, с. 63—68.

Карманова Е. М. 1973. О жизненном цикле трематоды *Echinochasmus* (*Episthmium*) *bursicola* (Creplin, 1873) (*Echinostomatidae*). — Труды ГЕЛАН, 23, с. 71—76.

Ошмарин П. Г. 1950. К фауне гельминтов птиц Дальнего Востока.— Труды ГЕЛАН, 1, с. 166—179.

Скрябин К. И., Башкирова Е. Я. 1956. Семейство *Echinostomatidae*. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, 12, с. 53—932.

Шигин А. А. 1956. О самостоятельности рода *Episthmium* (Lühe, 1909) в связи с описанием нового вида *Ep. colymbi* nov. sp. из большой поганки.— Труды биол. ст. «Борок», 2, с. 327—334.

Dietz E. 1910. Echinostomiden der Vögel.— Zool. Jb., Supplem., 12.

Lühe M. 1909. *Trematodes*. Süsswasserfauna Deutschlands, 17, G. Fischer, Jena, S. 1—217.

СЕНСОРНЫЙ АППАРАТ ЦЕРКАРИИ *HYSTEROMORPHA TRILOBA (DIPLOSTOMATIDAE)*

Е. А. КЛОЧКОВА

Изучению сенсорного аппарата церкарий в настоящее время придается большое значение. Многие авторы указывают на то, что он имеет важное таксономическое значение и может быть использован для решения вопросов систематики и филогении трематод (Wagner, 1961; Гинецинская, Добровольский, 1963; Lie, 1968; Пустовар, 1970; Richard, 1968a, b, 1971; Шигин, 1972, и др.). Указанные авторы убедительно показали, что сенсорный аппарат церкарий, характеризуясь высокой стабильностью числа и расположения сенсилл в отдельных группах и комплексах, позволяет диагносцировать самые различные таксоны трематод, от вида до семейства и выше. В связи с этим описание сенсорного аппарата становится крайне желательным элементом морфологической характеристики церкарий.

Семейство *Diplostomatidae*, в состав которого входит изучаемый нами вид *H. triloba*, объединяет около 130 видов, относящихся к 23 родам (Судариков, 1960). За последние два-три десятилетия система семейства претерпела существенные перестройки (Судариков, 1959), совершенствовалась, однако в некоторых деталях и до настоящего времени остается дискуссионной. Дальнейшее совершенствование системы семейства идет по пути все большего привлечения данных о биологии составляющих его видов и морфологии личиночных стадий развития. Далеко не последнюю роль в этом процессе должны сыграть сведения о сенсорном аппарате церкарий. К сожалению, на сегодня сенсорный аппарат с достаточной полнотой изучен у представителей только трех родов этого семейства: у *Ornithodiplostomum* (Судариков, Курочкин, 1968), *Diplostomum* (Шигин, 1968, 1969, 1972; Richard, 1968a, 1971) и *Tylodelphys* (Richard, 1968a, 1971).

Задача настоящего исследования сводится к изучению сенсорного аппарата у представителя еще одного рода этого семейства на примере *Hysteromorpha triloba* (Rud., 1819) Dubois, 1938.

Материал и методика

Материалом для исследования послужили церкарии *H. triloba*, полученные от экспериментально и спонтанно зараженных моллюсков *Gyraulus albus*. Сбор материала осуществлялся в дельте Волги на базе Астраханского государственного заповедника. Видовая принадлежность церкарий устанавливалась по морфологическим признакам и проверялась экспериментальным воспроизведением жизненного цикла этой трематоды.

Для выявления сенсилл использовался метод импрегнации церкарий 0,5—1,0-процентным раствором азотнокислого серебра в модификации А. А. Шигина (1972). Изучение сенсорного аппарата проводилось по временным препаратам в среде диметилфталата (диметилового эфира фталиевой кислоты).

Вслед за Шигиным (1972) мы выделяем в сенсорном аппарате следующие комплексы сенсилл:

1) терминальный комплекс, включающий сенсиллы, расположенные в области ротового отверстия и выводных пор желез проникновения;

2) вентральный комплекс тела, состоящий из сенсилл, лежащих на вентральной поверхности тела впереди брюшной присоски;

3) дорсальный комплекс тела, включающий все сенсиллы дорсальной поверхности тела от переднего до заднего конца;

4) латеральные комплексы тела, к которым причисляются все остальные сенсиллы тела, за исключением сенсилл брюшной присоски;

5) ацетабулярный комплекс, образованный сенсиллами брюшной присоски;

6) вентральный, дорсальный и латеральный комплексы хвостового ствола;

7) фуркальный комплекс, объединяющий сенсиллы фурок хвоста.

Характеристика сенсорного аппарата церкарии

У *H. triloba*, как и у других представителей отр. *Strigeidida*, сенсиллы располагаются на теле и на хвосте церкарии. Общая топография их представлена на рисунке.

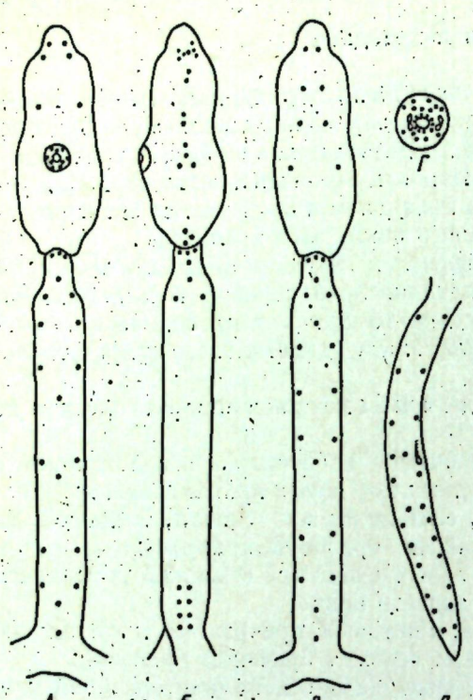
Терминальный комплекс сенсилл (см. рисунок, *Г*) включает от 20 до 22 сенсилл, из которых 9—12 сенсилл располагаются вокруг ротового отверстия, а остальные образуют две группы из шести сенсилл каждая, примыкающие к зоне выводных протоков желез проникновения.

Характерной особенностью этого комплекса является то, что входящие в его состав сенсиллы относительно мелкие, а их число непостоянно.

Вентральный комплекс тела (см. рисунок, *А*) очень стабилен. В нем насчитывается всего три пары сенсилл, располагающихся в передней части тела. Сенсиллы первой пары сближены, второй и третьей, наоборот, несколько удалены друг от друга. Первые две пары располагаются на уровне терминального органа, а третья на середине расстояния от переднего конца тела до брюшной присоски.

Дорсальный комплекс тела (см. рисунок, *Б*) состоит из четырех пар сенсилл. Первые три пары располагаются впереди брюшной присоски, четвертая пара на уровне ее заднего края. Как количество, так и топография сенсилл этого комплекса очень постоянны.

Латеральный комплекс тела (см. рисунок, *Б*) представлен пятью группами сенсилл. Первая группа лежит в зоне кутикулярного вооружения таранного органа. Она состоит из одной крупной и 6—10 мелких сенсилл. Между первой группой сенсилл и брюшной присоской располагаются вторая и третья группы, включающие по одной паре сенсилл каждая. Чет-



Сенсорный аппарат церкарий *Hysteromorpha triloba*

А — вентрально; *Б* — латерально; *В* — дорсально; *Г* — терминальный комплекс; *Д* — фуркальный комплекс (ориг.)

вертая группа лежит на уровне брюшной присоски. Она состоит из двух пар сенсилл, в расположении которых имеются некоторые вариации. В 12 случаях из 25 первая пара располагалась вдоль тела, вторая пара — перпендикулярно к первой. В пяти случаях первая пара оказалась смещенной влево или вправо и образовала со второй парой прямой угол. Очень редко встречались и другие положения сенсилл этой группы, но количество их всегда оставалось неизменным. Последняя группа состоит из трех сенсилл, располагающихся у заднего края тела.

Ацетабулярный комплекс (см. рисунок, *А*) представлен девятью сенсиллами, образующими два круга: наружный состоит из шести, внутренний — из трех сенсилл. Сенсиллы этого комплекса образуют три треугольника, вершины которых направлены внутрь присоски. Один из них (медианный) расположен в передней половине присоски, а два других — занимают заднебоковые сектора ее. Вариаций количества и характера расположения сенсилл в данном комплексе не наблюдалось.

Вентральный комплекс хвостового ствола (см. рисунок, *А*) включает от 14 до 17 сенсилл. Наряду с парными сенсиллами имеются и непарные, число которых варьирует, вследствие чего и общее количество сенсилл этого комплекса меняется. Непарные сенсиллы располагаются равномерно по медианной линии ствола. Обычно их бывает пять, но в шести случаях из 20 наблюдалось выпадение одной из них (второй сверху), тогда общее число сенсилл всего комплекса соответственно уменьшалось.

Число парных сенсилл колеблется от пяти до шести пар. В большинстве случаев их шесть пар, но у одной из 20 церкарий их оказалось на одну пару меньше. Парные сенсиллы располагаются также равномерно по всей вентральной поверхности хвостового ствола. В передней части ствола их ограничивают одна, а в задней две непарных сенсиллы, причем последняя всегда занимает строго медианное положение. Парные сенсиллы могут смещаться относительно друг друга, располагаясь при этом в диагональном направлении.

Дорсальный комплекс хвостового ствола во многом схож с вентральным. Он образован 13—17 сенсиллами. Количество парных и непарных сенсилл в комплексе может варьировать за счет выпадения одной или двух непарных и двух парных сенсилл. 25% просмотренных церкарий содержали по 17 сенсилл; в этом случае имелось 12 парных и 5 непарных сенсилл. У 15% церкарий количество сенсилл сокращалось до 15—16 за счет выпадения либо 1 пары сенсилл, либо 1 непарной сенсиллы. У 7% церкарий было по 14 сенсилл: выпадала 1 пара (вторая снизу) сенсилл и 1 непарная (вторая сверху) сенсилла. И, наконец, 40% церкарий имели по 13 сенсилл; в этом случае выпадали 1 пара сенсилл и 2 непарных сенсиллы (вторая и третья сверху).

Подмечена следующая закономерность: если выпадает одна непарная сенсилла, чаще вторая сверху, в вентральном комплексе, то аналогичная ей сенсилла исчезает и в дорсальном комплексе. Одновременно могут исчезать и парные сенсиллы того и другого комплекса, но это наблюдалось лишь в одном случае из 20.

Латеральный комплекс хвостового ствола включает две группы сенсилл: переднюю и заднюю. В первой четыре сенсиллы, во второй восемь сенсилл. Число сенсилл в обеих группах строго постоянно, а расположение сенсилл в задней группе может меняться. Обычно сенсиллы задней группы образуют ряд из попарно сближенных, симметрично расположенных сенсилл; реже (в 10 из 40 случаев) отдельные пары сенсилл ориентируются не перпендикулярно, а параллельно или наискосок к продольной оси хвостового ствола.

Кроме того, к сенсиллам хвостового ствола необходимо отнести группу из 8—12 сенсилл, образующих круг на переднем конце ствола, в месте соединения его с телом церкарии. Эта группа сенсилл занимает несколько обособленное положение и не включена нами в характеристику вентрального, дорсального и латеральных комплексов хвостового ствола.

Фуркальный комплекс насчитывает 24 сенсиллы, образующих четыре группы: проксимальную, поральную, преддистальную и дистальную. Проксимальная группа несет три пары сенсилл; число их неизменно у всех церкарий. Дистальная группа содержит 10 сенсилл, располагающихся попарно и образующих два равных, почти симметричных ряда, количество их строго постоянно. Очень редко (в одном случае из 45) последняя пара может менять свое положение, располагаясь вдоль фурки.

Поральная группа состоит из двух пар сенсилл, располагающихся непосредственно в области экскреторной поры. Преддистальная группа состоит из четырех сенсилл, расположенных по углам равнобедренной трапеции, широким основанием направленной в сторону конца фурки. Число сенсилл в поральной и преддистальной группах не строго постоянно: в 8 из 45 случаев одна из сенсилл указанных групп выпадала, причем, как правило, одновременно на обеих фурках хвоста.

Таксономическое значение сенсорного аппарата церкарий *H. triloba*

Таксономическая ценность или значимость любого морфологического признака определяется в первую очередь его малой изменчивостью и теми возможностями, которые он представляет для выявления степени родства организмов. Этим надежные, или «ключевые», признаки существенно отличаются от ненадежных.

Как отмечалось выше, различные комплексы и группы сенсилл у церкарий *H. triloba* характеризуются различной степенью стабильности и в отношении числа сенсилл, и в отношении их топографии. В связи с этим весь сенсорный аппарат церкарий *H. triloba* можно разделить на две группы. Одну из них, характеризующуюся наибольшей стабильностью числа и расположения сенсилл, составляют вентральный и дорсальный комплексы тела, ацетабулярный комплекс, латеральный комплекс хвостового ствола и проксимальная и дистальная группы фуркального комплекса. Нам ни разу не приходилось регистрировать случаи отклонений в количестве сенсилл, составляющих эти комплексы и группы, равно как и существенных отклонений в их топографии.

Весьма показательно, что и у трематод родов *Diplostomum* и *Tylodelphys*

(Richard, 1971; Шигин, 1972) перечисленные комплексы и группы сенсилл также оказались очень стабильными.

Ко второй группе признаков, отличающихся меньшим постоянством числа и топографии сенсилл, относятся вентральный и дорсальный комплексы хвостового ствола, терминальный комплекс тела, группа сенсилл переднего кольца хвостового ствола и латеральный комплекс тела, особенно его передняя группа. В этих комплексах и группах сенсилл отмечаются значительные вариации не только в характере расположения сенсилл, но и в их количестве.

О таксономической ценности сенсорного аппарата можно судить и по тому, какие возможности он представляет для выделения определенных таксонов. Мы не имеем возможности провести такого рода анализ на видах одного рода, поскольку сенсорный аппарат других видов рода *Hysteromorpha* не изучен, и вынуждены будем ограничиться сопоставлением сенсорного аппарата изученного вида как представителя рода *Histeromorpha* с представителями двух других родов сем. *Diplostomatidae* — *Diplostomum* и *Tylodelphys* (см. таблицу).

Сравнительная характеристика сенсорного аппарата у церкарий *Hysteromorpha triloba*, видов рода *Diplostomum* и *Tylodelphys clavata*

	Комплексы и группы сенсилл	Число сенсилл		
		H. tryloba (наши данные)	Виды рода *Diplostomum* (по Шигину, 1972)	*Tylodelphys clavata* (по Richard, 1971, с нашими дополнениями)
Тело	Комплекс			
	Вентральный	6	6—8	8
	Дорсальный	8	12	10
	Ацетабулярный	9	9	9
Хвостовой ствол	Вентральный	17—21 *	16—18	15—14
	Дорсальный	16—20 *	14—16	14—18
	Латеральный	12	12	12
Фурка	Группа			
	Проксимальная	6	4	4
	Поральная	4	4	4
	Преддистальная	4	4	4
	Дистальная	10	8	10

* Включаются три сенсиллы из верхнего круга сенсилл на переднем конце ствола.

Как видно из приведенной таблицы, сенсорный аппарат всех трех родов имеет много общего, хотя и сохраняет определенные черты самобытности. Для всех трех родов характерны девять сенсилл в ацетабулярном комплексе с одинаковым количеством их во внутреннем (три сенсиллы) и наружном (шесть сенсилл) кругах. Столь же постоянно и одинаково для всех трех родов число сенсилл в латеральном комплексе хвостового ствола, а также в поральной и преддистальной группах фуркального комплекса. Надо полагать, что эти особенности перечисленных групп и комплексов сенсилл свойственны не только указанным родам, но и таксонам надродовых рангов.

Вместе с тем церкарии *H. triloba* довольно четко отличаются от церкарий видов родов *Diplostomum* и *Tylodelphys* следующими особенностями сенсорного аппарата.

1. Наличием трех, а не двух пар сенсилл в проксимальной группе фуркального комплекса.

2. Наличием в дорсальном комплексе всего четырех пар сенсилл, тогда как у видов родов *Diplostomum* и *Tylodelphys* их соответственно шесть и пять пар.

3. *H. triloba* существенно отличается от видов рода *Diplostomum* и *T. clavata* и топографией сенсилл в ацетабулярном комплексе: в отличие от сравниваемых видов, имеющих медианную группу из трех сенсилл в задней части присоски, а латеральные группы в передней, у *H. triloba*, наоборот, медианная группа всегда располагается в передней части присоски, а латеральные — в заднебоковых секторах ее.

4. Кроме того, по наличию пяти пар сенсилл в дистальной группе фуркального комплекса *H. triloba* четко отличается от видов рода *Diplostomum*, а от *T. clavata* — меньшим (на одну пару) числом сенсилл в вентральном комплексе тела.

Таким образом, сенсорный аппарат церкарий *H. triloba* характеризуется рядом черт, сближающих этот вид с видами родов *Diplostomum* и *Tylodelphys*, и в то же время позволяет с достаточной степенью точности дифференцировать его от этих близкородственных форм сем. *Diplostomatidae*,

ЛИТЕРАТУРА

Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. 1963. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики.— Докл. АН СССР, 150, № 2, с. 160—463.

Пустовар Н. С. К вопросу видовой дифференциации личинок трематод семейства *Echinostomatidae*.— Паразитология, 4, № 2, с. 116—121.

Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. 16. М., Изд-во АН СССР, с. 219—631.

Судариков В. Е. 1960. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. 17. М., Изд-во АН СССР, с. 155—530.

Судариков В. Е., Курочкин Ю. В. 1968. Систематическое положение и развитие метацеркария *Neodiplostomulum scardinii* S. Schulman — паразита головного мозга рыб. Сборник гельминтол. работ. — Труды Астраханск. зап., 11, с. 255—273.

Шигин А. А. 1968. К познанию жизненного цикла и морфологии церкария *Diplostomum indistinctum* (*Trematoda*: *Diplostomatidae*).— Труды ГЕЛАН, 21, с. 208—217.

Шигин А. А. 1969. О жизненном цикле и видовой самостоятельности *Diplostomum gobiorum* Shigin, 1965 (*Trematoda*: *Diplostomatidae*).—Труды ГЕЛАН, 20, с. 176—190.

Шигин А. А. 1972. Сенсорный аппарат церкарий рода *Diplostomum* (*Trematoda*: *Diplostomatidae*) и его таксономическая значимость.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 186—195.

Lie K. J. 1968. Studies on *Echinostomatidae* (*Trematoda*) in Malaya. XIII. Integumentary papillae on six species of echinostome cercariae.— J. Parasitol., 52, N 6, p. 1041—1048.

Richard J. 1968a. La chétotaxie des cercaires de Schistosomes.— C. R. Acad. Sci., D 266, p. 1856—1859.

Richard J. 1968 b. La chétotaxie des cercaires Valuer systématique.— C. R. Acad. Sci., D 266, p. 371—374.

Richard J. 1971. La chétotaxie des cercaires Valuer systématique et phyletique.— Mem. Mus. national. hist. natur., 67, p. 1—179.

Wagner A. 1961. Papillae on three species of schistosome cercariae.— J. Parasitol., 47, p. 617—618.

РОЛЬ ПТИЦ В РАСПРОСТРАНЕНИИ АНОПЛОЦЕФАЛЯТОЗНОЙ ИНВАЗИИ

Д. П. КОЗЛОВ

В немногочисленных литературных источниках уже поднимался вопрос о роли птиц как механических разносчиков и транзитных хозяев геогельминтов.

М. М. Заводовский и М. И. Петрова (1931) впервые доказали, что яйца и личинки трихостронгилид способны проходить через пищеварительный тракт голубей, кур и воробьев, сохраняя при этом жизнеспособность. Несколько позднее Т. А. Чорчоглянц (1935), скармливая воробьям культуру яиц *Toxascaris leonina* (Linstow, 1902) Leiper, 1907 и *Trichostrongylidae*, подтвердил, что инвазионные элементы, прошедшие весь пищеварительный тракт воробья, сохраняют вирулентность. Более обстоятельно в этом плане выполнена работа А. А. Мозгового (1937). Этот автор установил, что яйца лошадиных стронгилид и аскарид после прохождения их через пищеварительный тракт воробья в дальнейшем продолжают развиваться так же, как в контроле. Однако при скармливании этим птицам личинок стронгилид последние в них погибают. Кроме того, этот автор установил, что воробьи могут также являться и механическими разносчиками инвазии. На лапках и на клюве этих птиц он находил яйца указанных гельминтов. В литературе имеется также ряд работ, где сообщается о способности личинок трихинелл проходить пищеварительный тракт птиц не теряя при этом инвазионных свойств (Abs, Schmidt, 1954; Меркушев, 1960, и др.).

Работ, где сообщалось бы о роли птиц как транзитных хозяев цестод или трематод, нам неизвестно. Наша статья в некоторой степени восполняет этот пробел.

Летом 1971 г. в одном из овцеводческих хозяйств Саргатского р-на Омской обл. ветеринарные работники проводили дегельминтизацию овец, сильно пораженных мониезиозом. После дегельминтизации с экскрементами этих животных наружу выходили клубки цестод, которые охотно поедались скворцами. В полевой период 1972 г., работая на пастбищах Тувинской АССР, мы нередко наблюдали, как мелкие воробьиные птицы — трясогузки, коньки, воробьи и другие, склевывали с коровьего кала членики цестоды *Thysaniezia giardi*. Здесь нам также приходилось видеть большие стаи галок, ворон, скворцов, которые мирно расхаживали по пастбищу среди коровьего стада. Сюда их привлекало обилие и доступность насекомых, вспугиваемых коровами при пастьбе. Кроме того, такие крупные птицы, как вороны и галки, весьма искусно умеют клювом переворачивать старые коровьи «лепешки» (недельной давности и старше), из которых они выбирают личинок жуков, мух, а также и взрослых насекомых. Надо полагать, что эти птицы, находясь на пастбище, «не упустят случая», чтобы съесть членик или фрагмент цестоды, появившиеся в фекалиях животных.

Эти наблюдения заставили нас по-иному взглянуть на птиц как на возможных потенциальных разносчиков аноплоцефалятозной инвазии, как на новое звено в эпизоотологической цепи (тем более, что в доступной нам литературе подобных сведений никогда не попадалось не только по аноплоцефалятам, но и вообще по цестодам). Указанные обстоятельства невольно поставили перед нами задачу изучить выживаемость онкосфер аноплоцефалят, прошедших через пищеварительный тракт птиц. С этой целью был поставлен ряд экспериментов.

О п ы т № 1. 5 июня 1972 г. в 18.00 час. одному воробью было скормлено четыре зрелых членика цестоды *Thysaniezia giardi* Moniez, 1879. После кормления птицу поместили в небольшую клетку, пол которой застлан чистой бумагой. Через 5 час. после начала опыта экспериментальное животное пало. Утром следующего дня отдельно просматривали фекалии воробья (в виде смыва с бумаги) и содержимое кишечника. В фекалиях найдено большое количество капсул тизаниезий, при раздавливании которых наружу выходили яйца, содержащие внутри онкосферы с подвижными эмбриональными крючьями. Подвижность крючьев свидетельствует о том, что онкосферы не потеряли инвазионных свойств.

Интересно, что при вскрытии кишечника этого воробья через 14 час. после начала опыта (9 час. после смерти воробей лежал невскрытым) в нем было найдено много яиц, содержащих внутри гомогенную массу. Крючья разглядеть не удалось. Наряду с такими яйцами попадались пустые треснутые оболочки яиц. Капсул тизаниезий не было совсем. Вероятно, ткань капсул менее устойчива к воздействию кишечного сока, бактериальной флоры и другим факторам, чем ткань яйцевых оболочек.

О п ы т № 2. 6 июля 1972 г. в 15.00 час. молодому галчонку было скормлено 10 члеников *T. giardii*. Через 3 часа после начала опыта в фекалиях птицы были найдены капсулы тизаниезий, содержащие в себе онкосферы с подвижными эмбриональными крючьями.

О п ы т № 3. 24 июля вечером голубю скормлено 12 члеников *T. giardi*. Утром следующего дня при просмотре фекалий подопытной птицы методом Фюллеборна было обнаружено большое количество капсул тизаниезий. Внутри капсул находились живые онкосферы.

О п ы т № 4. Помимо экспериментов, проведенных с культурой *T. giardi*, был поставлен еще один опыт по скармливанию голубю зрелых члеников цестоды *Moniezia benedeni*. При просмотре через 8—10 час. после начала опыта в его фекалиях были найдены яйца мониезий, содержащие внутри онкосферы с подвижными эмбриональными крючьями.

Таким образом, проведенные эксперименты убедительно показывают, что в пищеварительном тракте птиц происходит переваривание только паренхимы и других тканей члеников цестод, в то время как инвазионное начало (капсулы тизаниезий, яйца мониезий) свободно проходят через весь кишечник, сохраняя при этом жизнеспособность. В связи с этим яйца цестод могут разноситься птицами на значительные расстояния от очага инвазии. Так, воробьи способны выделять во внешнюю среду скормленные им яйца *T. leonina* в течение 50 час. (Чорчоглянц, 1935). Поэтому при планировании профилактических мероприятий в хозяйствах, пораженных аноплоцефалятозами, надо учитывать и этот фактор.

ЛИТЕРАТУРА

Заводовский М. М., Петрова М. И. 1931. Способствуют ли птицы (голуби, воробьи, куры) распространению трихостронгилид.— Труды по динамике развития, 4, с. 169—179.

Меркушев А. В. 1960. О роли птиц в циркуляции *Trichinella spirolis* в природе.— Зоол. журн., 39, № 2, с. 161—167.

Мозговой А. А. 1937. Воробей как механический переносчик глистных инвазий сельскохозяйственных животных. Сборник работ по гельминтологии. М., Изд-во ВАСХНИЛ, с. 398—402.

Чорчоглянц Т. А. 1935. Воробей как фактор распространения гельминтозов среди животных зоосада. Сборник работ Ленингр. вет. ин-та, т. 3, с. 150—153.

Abs O., Schmidt H. 1954. Wie infizieren sich arctische Tiere mit Trichinellen? — Z. ges. innere Med., 9, N 15, S. 758—760.

К ВОПРОСУ О МЕХАНИЗМЕ ВЛИЯНИЯ ИММУНИТЕТА ХОЗЯИНА НА ПРОНИЦАЕМОСТЬ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ *ASCARIDIA GALLI*

Л. А. КОШКИНА

Анализ литературных данных позволяет говорить о том, что вопрос о механизме воздействия иммунитета хозяина на гельминта остается открытым.

Чандлер (Chandler, 1932, 1935) в своих работах высказал предположение, что сывороточные антитела каким-то образом оказывают ингибирующее действие на энзимы паразитов, при помощи которых они ассимилируют белки хозяина. Это, в свою очередь, ведет, по его мнению, к нарушению биохимических процессов, необходимых для нормального существования паразита в хозяине. Чандлер указывает на то, что глубокие изменения в биохимических процессах приводят к замедлению развития паразита и уменьшению кладки яиц у него. Вопросы, затронутые Чандлером, были объектом исследований ряда авторов. Многочисленные исследователи своими экспериментами демонстрировали, что предварительная инкубация личинок в иммунной сыворотке снижает их инвазионную способность (Sarles, 1939; Taliaffero, Sarles, 1939; Mauss, 1940; Otto, 1940; Sadum, 1949; Soulsby, 1961). Крандал, Апеан (Crandall, Arean, 1964) и Даврес (Douvres, 1960) экспериментально показали, что антитела ингибируют рост личинок.

Ряд авторов показал зависимость яйцекладки у различных нематод от титра антител у хозяина. Ими отмечается, что с возрастанием титра антител у хозяина уменьшается яйцекладка у нематод (Stewart, 1950; Taffs, 1954; Dobson, 1967).

Соулсби (Soulsby, 1961) высказывает мысль о том, что влияние иммунитета хозяина на оогенез паразита связано с ингибированием синтеза протеинов и нуклеиновых кислот. Это было подтверждено Телиаферо и Риз (Taliaferro, Riss, 1960), показавшими, что антитела действуют как ингибиторы синтеза протеинов. Имеются литературные данные, показывающие, что антитела являются антиэнзимами по отношению к ферментам гельминтов, принимающим участие в обеспечении процессов питания. Торзон (Thorson, 1953, 1956) показал, что антитела ингибируют липазную активность у *Nippostrongylus brasiliensis* и протеолитическую активность у *Ancylostoma caninum* и ссылается на Маруци (Marucci), доказавшего, что антитела уменьшают активность уреазы.

На основе приведенных данных может сложиться впечатление, что антитела являются мощным ингибитором всех ферментных систем у гельминта.

Однако Эдвардсом с соавторами (Edward, Burt, Ogilvie, 1971) было показано на примере нематоды *Nippostrongylus brasiliensis*, взятой от иммунного хозяина, что у этого паразита активность ацетилхолинэстеразы и кислой фосфатазы сильно повысилась. Увеличение активности малатдегидрогеназы не было постоянным; что же касается аминопептидазы, то, по данным указанных авторов, активность ее не изменялась.

Таким образом, очевидно, можно считать установленным, что антитела являются фактором, проявляющим мощную стимулирующую и ингибирующую способность на активность ферментов паразита.

Что касается вопроса о воздействии иммунитета на проницаемость кутикулы нематод, то Соулсби (1961) высказал предположение, что антитела и эозилофилы оказывают какое-то влияние на кутикулу, делая ее более проницаемой. Этот автор наблюдал увеличение проницаемости кутикулы у личинки III стадии *Ascaris suum*, взятой от иммунного хозяина, по отношению к некоторым красителям. Однако исследованиями ряда авторов было показано, что кутикула нематод, взятых от иммунных хозяев, остается морфологически неизменной (Crandall, Arean, 1967; Lee, 1969). Нами было показано, что кутикула аскаридий, взятых от иммунных хозяев, обладает большей проницаемостью покровных тканей как по отношению к адекватным для гельминта веществам (глюкозе), так и неадекватным (йоду, пиперазин-сульфату) по сравнению с покровными тканями аскаридий, взятых от контрольных цыплят (Кошкина, 1971, 1973). Поскольку существует эта закономерность, то, вероятно, можно говорить о каком-то механизме, который ответствен за это явление и который находится в прямой зависимости от иммунитета хозяина.

Анализ литературных данных позволяет говорить о том, что в регуляции проницаемости покровных тканей нематод принимают участие ферменты, заложенные в гиподерме. Возможно, что иммунитет хозяина воздействует именно на эти ферменты, а это, в свою очередь, ведет к изменению проницаемости покровных тканей нематод. В литературе по этому вопросу нам не удалось найти сведений.

Для объяснения влияния иммунитета хозяина на увеличение проницаемости покровных тканей *Ascaridia galli* от хозяев с различной напряженностью иммунитета нами было решено провести изучение активности АТФ-азы.

Известно, что этот фермент, помимо основной функции — катализа АТФ как источника энергии, принимает участие в транспорте ионов, а также и других веществ, например глюкозы (Abrams, Namara, Bing, 1960), через мембрану клеток. По мнению ряда авторов, нахождение АТФ-азы в мембране говорит в пользу активного транспорта веществ через нее (Алов, Брауде, Аспис, 1966; Tormey, 1966).

Нашими исследователями было показано, что и у нематод происходит активный транспорт питательных веществ через покровные ткани. А. В. Павлов, О. А. Шишова-Касаточкина, К. Б. Волынская (1970) показали, что аскариды избирательно поглощают α-изомеры некоторых аминокислот, что является одним из показателей активного транспорта веществ через мембрану. Ими было показано, что аргинин идет главным образом через кутикулу. Вопрос о возможности поглощения питательных веществ через покровные ткани нематод изучался рядом исследователей (Brand, 1966; Тимонов, 1970). Но они не объясняли механизма этого процесса. Начиная наши исследования, мы полагаем, что нахождение АТФ-азной активности в кожно-мускульном мешке аскаридий позволит, вероятно, говорить о том, что покровные ткани и этой нематоды могут играть активную роль в абсорбции питательных веществ, т. е. что фермент принимает участие в регуляции проницаемости. АТФ-аза — фермент, мало изученный у гельминтов. Этот энзим был найден у *Haematoloechus medioplexus* (трематода) Ротманом (Rothman, 1968). Л. И. Повякель (1968) изучала активность фермента в митохондриях у аскарид. Анна (Anya, 1960) нашел АТФ-азу в корковом слое кутикулы *A. suum*.

Перед нами стояла задача: 1) изучить локализацию этого фермента в кожно-мышечном мешке *A. galli* гистохимическим методом; 2) определить оптимальные условия активности фермента биохимически; 3) изучить активность фермента у аскаридий, взятых от хозяев с различной напряженностью иммунитета.

Материал и метод

Гистохимические исследования локализации АТФазы проводились по Пирсу (1962), свинцовым методом Вахштейн и Мейзеля. Цыплят месячного возраста заражали инвазионными яйцами аскаридий. На 55-й день

после заражения их забивали. Аскаридий, добытых из них, фиксировали в нейтральном формалине в течение 20 минут. Срезы толщиной 25 мк получали на замораживающем микротоме. Срезы инкубировали в среде в течение 30 минут. Контролем служили срезы, инкубированные в течение этого же времени в среде, не содержащей АТФ, или в растворе Рингера. В качестве контроля проводилось также 10-минутное нагревание срезов в кипящей воде для инактивации фермента.

Активность фермента биохимическим методом изучалась на аскаридиях от спонтанно зараженных кур на второй день после привоза их с бойни. До опыта аскаридии находились в термостате при температуре 39° в свежем растворе Рингера. Изучение АТФ-азной активности в гомогенатах из кожно-мускульного мешка аскаридий проводилось по методу Г. С. Шевс и А. А. Кобылина (1956). Активность выражалась в количестве отщепленного фосфора (в ммкМ) за час инкубации на 1 мг белкового препарата. Фосфор определялся по методу А. В. Кондрашовой с соавторами (1965), количество белка в ферментном препарате — по методу Лоури с соавторами (Lowry, Rosenbrongn, Farr, Randall, 1951).

Для определения активности АТФ-азы у аскаридий от хозяев с различной напряженностью иммунитета брали две группы цыплят по 15 голов в каждой группе. Одной группе цыплят — опытной — вводили антиген из аскаридий по 1 мл внутрибрюшинно два раза в неделю в течение месяца. Другая группа цыплят не подвергалась вакцинации. Через месяц две эти группы цыплят заражали инвазионными яйцами *A. galli*, в среднем по 150 яиц на голову. На 55-й день после заражения обе группы цыплят вскрывали и аскаридий, добытых из них, использовали для определения активности АТФ-азы. Всего было проведено три опыта, в каждом опыте не менее 10 определений активности фермента в гомогенате из кожно-мышечного мешка аскаридий. Данные по активности АТФ-азы у аскаридий от хозяев с различной напряженностью иммунитета статистически обработаны. Для определения степени напряженности иммунитета у цыплят этих двух групп проводили электрофоретическое исследование сывороток крови.

Результаты исследования и обсуждение

Гистохимическое изучение препаратов кожно-мускульного мешка показало, что активность АТФ-азы наблюдается в гиподерме, в сократительной части мускульных клеток, в зародышевых клетках, во внутренней части спикулярного влагалища и незначительной части кишечника. Особенно интенсивно окрашиваются срезы в области гиподермальных валиков. Различий в интенсивности окраски передней и задней половины тела не отмечено, не отмечено также разницы в активности фермента у самцов и самок. Кутикула аскаридий не дает положительной реакции.

Гистохимические исследования АТФ-азной активности в кожно-мускульном мешке аскаридий были подтверждены биохимическими пробами. Нами было показано, что гомогенат из кожно-мускульного мешка аскаридий обладает активностью АТФ-азы. Данные по определению активности фермента в гомогенах кожно-мускульного мешка аскаридий, полученные биохимическим методом, представлены в табл. 1.

Результаты опытов показывают, что оптимальная активность фермента лежит в щелочной среде. Ионы Mg^{++} и Ca^{++} активируют АТФ-азу на 70 и 55% соответственно.

При pH = 9, добавлении 0,18 M_{MgCl}, наблюдается максимальная АТФ-азная активность ферментного препарата (гомогенат кожно-мускульного мешка аскаридий), равная 250 ммкМ $P_{неорг}$/мг белка/час. Полученные нами данные оптимальных условий активности фермента у аскаридий несколько отличаются от данных Повякель, показавшей, что оптимум активности фермента у аскарид лежит при pH = 8,4. В то же время наши данные согласуются с данными Марш и Келлей (Marsh, Kelley, 1959), которые показали при изучении пирофосфатазной активности экстракта *A. galli*, что экстракт обладал и полифосфатазной активностью. Активность полифосфатазы при субстрате, содержащем АТФ, была наиболее высокой при pH = 9. Активность фермента в гомогенатах аскаридий от спонтанно зараженных кур мы принимаем за контроль, т. е. за активность фермента, существующую в норме у этих гельминтов. Основной же нашей задачей было изучение активности АТФ-азы у аскаридий от хозяев с различной напряженностью иммунологического состояния поскольку, как отмечалось выше, мы предполагаем, что иммунитет хозяина воздействует на ферменты паразита, которые принимают участие в регуляции проницаемости покровных тканей нематод.

Таблица 1

Активность АТФ-азы в гомогенатах кожно-мускульного мешка *Ascaridia galli*

(в ммкМ $P_{неорг}$/мг белка/час при температуре 37°)

Добавки	pH		
	7,8	8,4	9,0
Без добавки	—	—	70
Mg^{++}	40	70	250
Ca^{++}	40	60	160

Результаты опытов показывают, что АТФ-азная активность в гомогенатах у аскаридий, взятых от предварительно вакцинированных цыплят, выше, чем у аскаридий от контрольных цыплят (в ммкМ $P_{неорг}$/мг белка/час):

Иммунные	Неиммунные
388±5	294±14

Разница статистически достоверна ($t = 6{,}4$). Если сравнить средние данные АТФ-азной активности по каждому опыту, то видна закономерность между активностью фермента и напряженностью иммунитета у хозяина (табл. 2).

Данные показывают, что чем выше напряженность иммунитета у хозяина, тем выше активность АТФ-азы в гомогенатах аскаридий, взятых от этих хозяев. Наши данные об увеличении АТФ-азной активности подкрепляются экспериментами по действию иммунных сывороток на активность фермента.

При добавлении иммунных сывороток к гомогенатам аскаридий от спонтанно зараженных кур, мы видим увеличение активности фермента (в ммкМ $P_{неорг}$/мг белка/час):

Без сывороток	Сыворотка от незараженных цыплят	Сыворотка от зараженных цыплят	Сыворотка от вакцинированных цыплят	Сыворотка от цыплят, вакцинированных антигеном + зараженных
78±6	202±7	295±14	270±12	388±14

При этом можно отметить, что наблюдается прямая зависимость между увеличением активности фермента и увеличением количества антител в сыворотках при различной степени иммунности у хозяина.

Таблица 2

Зависимость активности АТФазы у аскаридий от иммунологического состояния организма хозяина

Номер опыта	Площадь гамма-глобулинов сывороток крови, усл. единицы	Количество ммкМ $P_{неорг}$/мг белков/час при 37°
1	1046	420±6
2	634	358±5
3	688	371±10

Полученные данные говорят о том, что антитела являются мощным стимулятором АТФазной активности, одного из ферментов, принимающих участие в активном транспорте веществ через мембрану. Сопоставляя данные об увеличении проницаемости покровных тканей у аскаридий, взятых от иммунных цыплят, с увеличением активности фермента, принимающего участие в регуляции проницаемости, можно говорить о том, что между ними существует прямая зависимость.

Наши данные об увеличении активности фермента у гельминтов, взятых от иммунных хозяев, совпадают с данными Эдвардса с соавторами (Edwards, Burt, Ogilvie, 1971). Эти исследователи полагают, что выживанию *N. brasiliensis* способствует увеличение изоэнзимов B и C ацетилхолинэстеразы (по классификации авторов) и появление B_1, B_2-изоэнзимов; поэтому эти паразиты более устойчивы к антителам, вырабатывающимся к АЦХ. Увеличение активности кислой фосфатазы авторы объясняют дегенерацией кишечника и считают вторичным явлением в проявлении иммунитета. Выше было показано, что иммунитет хозяина оказывает ингибирующее действие на усвоение питательных веществ гельминтами через кишечник. Наши данные о локализации АТФазы в гиподерме у аскаридий позволяют говорить о том, что у нематоды происходит активный транспорт веществ через покровные ткани. Мы считаем возможным предположить, что в процессе адаптации у гельминтов выработалось приспособление для обеспечения себя необходимыми веществами посредством поглощения их через кутикулу. При этом в покровных тканях у аскаридий наблюдается увеличение активности ферментов (в частности, АТФазы), принимающих участие в активном транспорте.

ЛИТЕРАТУРА

Алов И. А., Брауде А. И., Аспис М. Е. 1966. Основы функциональной морфологии клетки. М., изд-во «Медицина».

Кондрашова А. В., Лесогорова Р. И., Шполь П. В. 1965. Спектрофотометрический метод определения неорганического фосфата.— Биохимия, 30, вып. 3, с. 567.

Кошкина Л. А. 1971. К вопросу об изменении проницаемости кутикулы *A. galli* в зависимости от физиологического организма хозяина.— Труды ВИГИС, 17, с. 165—167.

Кошкина Л. А. 1973. Потребление глюкозы аскаридиями от хозяев с различной напряженностью иммунитета.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 82.

Павлов А. В., Шишова-Касаточкина О. А., Волинская К. Б. 1970. О транспорте аминокислот у нематод.— Паразитология, 4, № 3, с. 231—236.

Пирс Э. 1962. Гистохимия. М., ИЛ., с. 373—375, 806.

Повякель Л. И. 1968. Аденозинтрифосфатазная активность в митохондриях мышечной ткани аскариды (*Ascaris suum* Goese, 1758).— Мед. паразитол. и паразит. болезни, 37, № 5, с 530—533.

Тимонов Е. В. 1970. Люминесцентно-микроскопическое исследование морфогенеза, миграции и питания трихинеллы. Автореф. канд. дисс. Киев.

Шевс Г. С., Кобылин А. А. 1956. Аденозинтрифосфатаза печени кроликов в норме и при гипертиреозе.— Биохимия, 16, вып. 2, с. 128—132.

Abrams A. D., Namara P. M., Bing F. J. 1960. Adenosine Triphosphatase in isolated Bacterial cell Membranes.— J. Biol. Chem., 235, N 12, p. 3659—3662.

Anya A. O. 1960. The localisation RNA in the nematode cuticle.— Nature, 209, N 5025, p. 827—828.

Brand T. von. 1966. Biochemistry of Parasites. N. Y.— London, Acad. Press, p. 254

Chandler A. C. 1932. Susceptibility and resistence to helminthic infections.— J. Parasitol., 18, N 1, p. 135—152.

Chandler A. C. 1935. Studies on the nature of immunity to intestinal helminths. I. The local nature of the immunity of white rats to Nippostrongylus infection.— Amer. J. Hyg., 22, N 1, p. 157—168.

Crandall C. A., Arean V. M. 1964. In vitro studies of *Ascaris suum* larvae planted in diffusion chamber in immune and nonimmun mice.— J. Parasitol., 50, N 5, p. 685—689.

Crandall C. A., Arean V. M. 1967. Electron microscope observations on the cuticle and submicroscopic binding of antibody in *Ascaris suum* larvae.— J. Parasitol., 53, N 1, p. 105—109.

Dobson C. 1967. Changes in the protein content of the serum and intestinal mucus of sheep with reference to the histology of the gat and immunological response to Oesophagostomum columbianum infection.— Parasitol., 57, N 2, p. 201—219.

Douvres F. W. 1960. Influence of intestinal extracts and sera from cattle infected with *Oesophagostomum radiatum* on the in vitro cultivation of the nematode.— J. Parasitol., 46, N 5, Sect. 2, p. 25—26.

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.

Lee D. L. 1969. Changes in adult *Nippostrongylus brasiliensis* during the development of immunity to this nematode in rats. I. Changes in ultrastructure.— Parasitol., 59, N 1, p. 29—41.

Lowry O. H., Rosenbrough J. H., Farr L. A., Randall B. J. 1951. Protein mesurement with the Folin phenol reagent.— J. Biol. Chem., 193, N 1, p. 265.

Marsh C. L., Kelley G. W. Jr. 1959. Studies in Helminth Enzymology. II. Propertis of an inorganic pyrophosphatase from *Ascaridia galli*, a Nematode parasite of chicken-se.— Exper. Parasitol., 8, N 3, p. 274—285.

Mause E. A. 1940. The vitro effects of immune serum upon *Trichinella spiralis.*— Amer. J. Hyg., 32, N 2, Sec. D., p. 80—83.

Otto O. F. 1940. A serum antibody in dogs actively immunizid against the hookworm *Ancylostoma caninum.*— Amer. J. Hyg., 31, N 1, p. 23—27.

Rothman A. H. 1968. Enzyme localization and colloid transport in Haematoloechus midioplexus.— J. Parasitol., 54, N 2, p. 286—294.

Sadun E. H. 1949. The antibody basis of immunity in chikens to nematode *A. galli.*— Amer. J. Hyg., 49, N 1, p. 101—116.

Sarles M. P. 1939. Protectiv and curative Action of immune serum against *Nippostrongylus muris* in Rat.— J. Infec. Dis., 65, N 2, p. 183—195.

Soulsby E. I. L. 1960. Immunity to helminths.— Res. adv. Vet. Rec., 72, N 17, p. 322—328.

Soulsby E. I. L. 1961. Immune mechanisins in helmith infection.— Vet. Rec., 73, N 43, p. 1053—1058.

Stewart D. F. 1950. The antibody response to natural infectation in grazing sheep and the «self-cure» phenomenon.— Aust. J. Agric. Res., 1, N 4, p. 427—439.

Taffs L. F. 1964. Immunological studies on experimental infection of guineapigs and rabbits with *Ascaris suum* Goese, 1787.— J. Helminthol., 38, N 3—4, p. 303—348.

Taliaferro W. H., Riss T. 1960. The inhibition of nucleic acid and protein sinthesis in *Trypanosoma lewisi* by the antibody ablastin.— Proc. Nat. Acad. Sci., 46, N 5, 7, p. 33—745.

Taliaferro W. H., Sarles M. P. 1939. The cecullar reactions in the skin, lung and intestine of normal and immune rats after infection with *Nippostrongylus muris.*— J. Infect. Diseas., 64, N 2, p. 157—193.

Thorson R. E. 1953. Studies on the mechanism of immunitu in the nemathode, *Nippostrongylus muris.*— J. Hyg., 58, N 1, p. 1—15.

Thorson R. E. 1956. Proteolytic activity in extracts of the oesophagus of adults of *Ancylostoma caninum* and effects of immune serum on this activity.— J. Parasitol., 42 N 1, p. 21—25.

Thorson R. E. 1963. Effect of immune serum from rats on infective larval of *Nippostrongylus muris.*— Exp. Parasitol., 3, N 1, p. 9—15.

Tormey J. Mc. D. 1966. Significance of the histochemical demonstration of ATP-aza in epitelia noted for active transport.— Nature, 210, N 503, p. 820—822.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ ТРЕМАТОДЫ *PLAGIORCHIS MULTIGLANDULARIS* (*PLAGIORCHIDAE*)

Т. А. КРАСНОЛОБОВА, Т. Л. ИЛЮШИНА, З. И. РЫБАКОВА

При обследовании водных членистоногих из озер Кулундинской низменности Кротова Ляга и Кусган в августе 1972 г. была выявлена высокая зараженность ручейников *Limnophilus rhombicus* L. метацеркариями рода *Plagiorchis*. При экспериментальном заражении этими метацеркариями мышей в их кишечнике были получены половозрелые трематоды *P. multiglandularis*. Г. А. Штейн (1957) обнаруживала метацеркарий данного вида трематод в личинках и нимфах поденок рода *Heptagenia*, а взрослые формы были ею выращены в цыпленке.

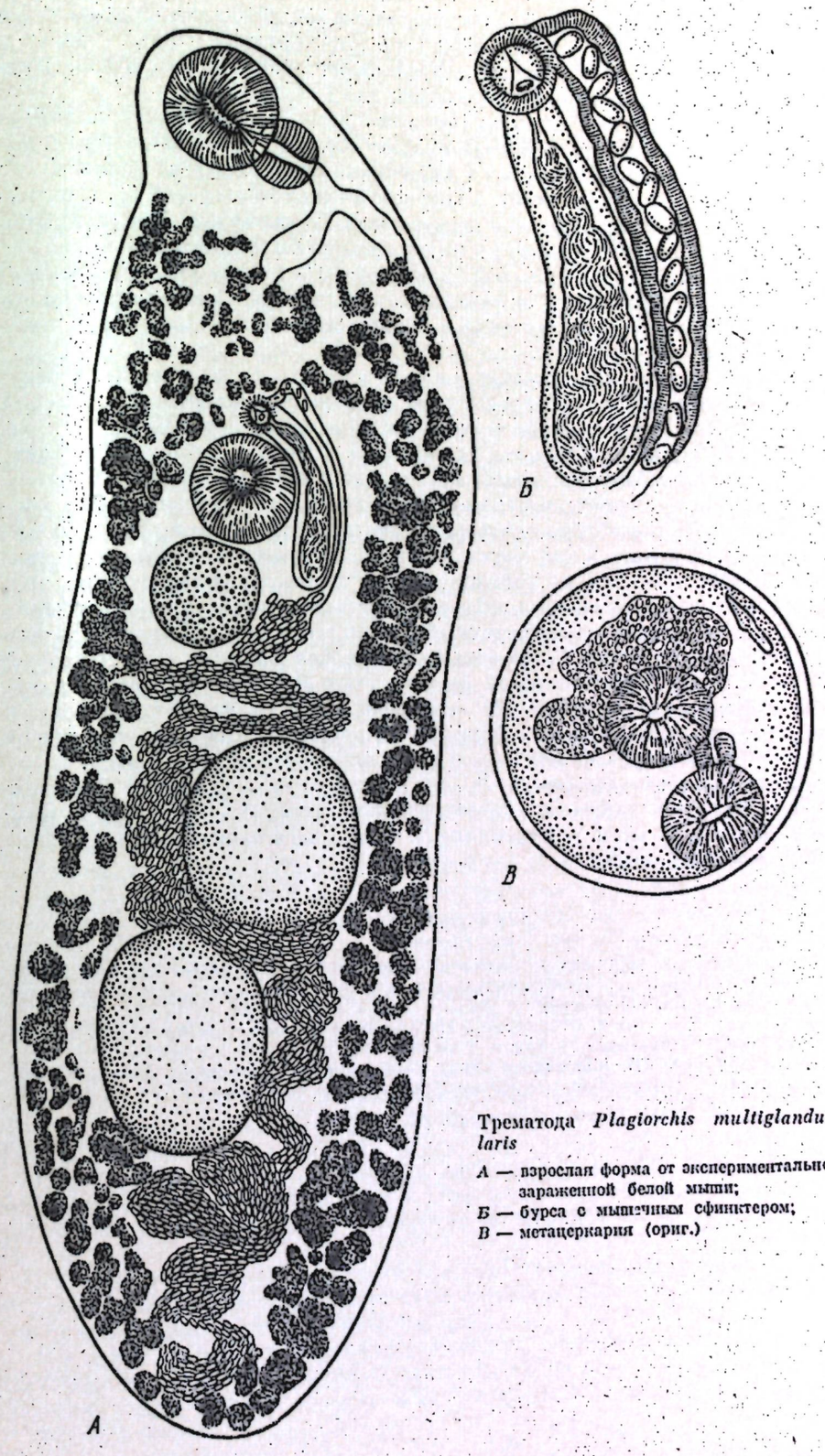
Инцистированные метацеркарии *P. multiglandularis* имеют размер 0,144 *мм*. Оболочка цисты прозрачная, двойная, толщиной 0,012 *мм*. Отчетливо просматривается трехлопастный экскреторный пузырь, заполненный темными гранулами, ротовая и брюшная присоски и глотка. У молодых метацеркарий в цисте виден отпавший стилет. Метацеркарии трематод рода *Plagiorchis* по морфологии мало отличаются друг от друга, поэтому дифференцировать их на этой стадии трудно. Наши наблюдения по биологии других видов трематод этого рода — *P. elegans*, *P. fastuosus* (Краснолобова, 1971, 1973) — позволили выявить основное различие между метацеркариями указанных видов и *P. multiglandularis*, проявляющееся в соотношении размеров ротовой и брюшной присосок. У *P. elegans* и *P. fastuosus* размер ротовой присоски значительно (почти вдвое) превосходит брюшную присоску, у *P. multiglandularis* присоски примерно одинакового размера. Хотя незначительные отклонения этого признака возможны, тем не менее приведенные различия в размерах присосок сохраняются и у взрослых трематод.

Наиболее надежным способом определения видовой принадлежности метацеркарий остается эксперимент. Нами было проведено три опыта с

Размеры тела и органов (в мм) *P. multiglandularis* в возрасте 12 дней из кишечника белой мыши (нефиксированный материал)

Признак	Экземпляр		
	1	2	3
Длина тела	2,4	2,56	2,72
Ширина тела	0,78	0,84	0,72
Ротовая присоска	0,24×0,216	0,232	0,24×0,216
Глотка	0,136×0,104	0,128×0,136	0,112×0,096
Брюшная присоска	0,224	0,208	0,216
Яичник	0,224×0,216	0,272×0,208	0,24×0,216
Семенники			
1-й	0,384×0,32	0,368×0,344	0,384×0,352
2-й	0,4×0,312	0,4×0,328	0,424×0,336
Бурса			
длина	0,48	0,48	0,384
ширина	0,08	0,08	0,08
Размеры яиц	0,028—0,032×0,016—0,018	0,024—0,032×0,016—0,018	0,028—0,032×0,016—0,018

Примечание: у 3-го экземпляра на бурсе отчетливо выражен мышечный сфинктер (рисунок, *А*)диаметром 0,192 мм.



Трематода *Plagiorchis multiglandularis*

А — взрослая форма от экспериментально зараженной белой мыши;
Б — бурса с мышечным сфинктером;
В — метацеркария (ориг.)

целью определения видовой принадлежности метацеркарий из ручейников *L. rhombicus*. В двух опытах заражению подверглись птицы — чайка и цыпленок, в одном — млекопитающее: белая лабораторная мышь. Приводим материалы и результаты опытов.

Опыт 1. *Larus ridibundus* juv. в возрасте 30 дней 12 августа 1972 г. скормлено 50 метацеркарий рода *Plagiorchis* из *L. rhombicus*. При вскрытии чайки 24 августа трематод в кишечнике обнаружить не удалось.

Опыт 2. *Gallus gallus* juv. в возрасте 30 дней 18 августа 1972 г. скормлено 30 метацеркарий рода *Plagiorchis* из *L. rhombicus*. При вскрытии цыпленка 28 августа трематод в кишечнике не было найдено.

Опыт 3. *Mus musculus* ad. 12 августа 1972 г. скормлено 10 метацеркарий, выделенных из тела ручейников, и четыре ручейника целиком. При вскрытии мыши 24 августа в тонком кишечнике было обнаружено 3 экз. *P. multiglandularis*.

Таким образом, в результате экспериментального заражения метацеркариями *P. multiglandularis* различных позвоночных животных половозрелые трематоды были выращены только в кишечнике белой мыши (см. рисунок, *А* и таблицу). Учитывая данные Г. А. Штейн о возможности развития *P. multiglandularis* в кишечнике цыплят и результаты наших опытов, можно считать экспериментально доказанным, что трематоды *P. multiglandularis* равным образом способны инвазировать как птиц, так и млекопитающих. Поэтому виды, морфологически сходные, но паразитирующие в различных хозяевах, не должны рассматриваться как самостоятельные.

До настоящего времени в литературе остаются неизвестными церкарии *P. multiglandularis* и промежуточный хозяин этого вида. Нам удалось ксифидиоцеркариями рода *Plagiorchis* из моллюсков *Limnaea stagnalis* экспериментально заразить личинок равнокрылых стрекоз и вырастить в них метацеркарий, идентичных *P. multiglandularis* (с почти одинаковыми присосками). К сожалению, морфология церкарии и ее систематическое положение до конца не изучены и в данной работе не приводятся.

Следовательно, трематода *P. multiglandularis* в условиях Западной Сибири может развиваться в промежуточном хозяине — моллюске *L. stagnalis*, дополнительном — ручейнике *L. rhombicus*, и окончательных — птицах и млекопитающих.

ЛИТЕРАТУРА

Краснолобова Т. А. 1971. Биологические особенности трематод рода *Plagiorchis* (Lühe, 1899) *Plagiorchidae*. Экспериментальное изучение жизненного цикла трематоды *Plagiorchis laricola* (Skrjabin, 1924).— Труды ГЕЛАН, 21, с. 43—57.

Краснолобова Т. А. 1973. О самостоятельности вида *Plagiorchis fastuosus* Szidat, 1924 и цикл его развития.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 86—96.

Штейн Г. А. 1957. О жизненном цикле *Plagiorchis multiglandularis* Semenow, 1927 (*Trematoda*, *Plagiorchidae*).— Труды Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 73, № 4, с. 213—217.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ ТРЕМАТОДЫ *PROSTHOGONIMUS OVATUS* (*PROSTHOGONIMIDAE*)

Т. А. КРАСНОЛОБОВА, Т. Л. ИЛЮШИНА, З. И. РЫБАКОВА

При анализе филогенетической эволюции трематод рода *Prosthogonimus* Lühe, 1899 (Скрябин, 1941) этот род был разделен на шесть подродов. При этом в качестве основного критерия использована степень развития половой системы паразитов, в частности матки и желточников.

Нами (Краснолобова, 1968), при изучении влияния биотических факторов на морфологию трематод *P. cuneatus* Rudolphi, 1809, было показано, что степень развития половой системы паразита варьирует в зависимости от вида хозяев. При экспериментальном заражении домашних цыплят и утят метацеркариями *P. cuneatus* было отмечено значительное удлинение сроков развития паразита до половозрелого состояния и угнетение половой системы в организме утят по сравнению с простогонимусами этого вида, развившимися из идентичных метацеркарий в фабрициевой сумке цыплят. В результате этой работы нами (Краснолобова, 1970) была пересмотрена система трематод рода *Prosthogonimus* и значительное число видов предложено считать синонимами вида *P. cuneatus*.

В 1972 г. нами были проведены экспериментальные наблюдения для выяснения влияния вида хозяина на степень развития половой системы *P. ovatus*. Цель этого исследования — получить экспериментальное доказательство идентичности видов *P. ovatus* (подрод *Prosthogonimus*), *P. limani* Gnedina, 1941 и *P. ryjikowi* Ablassov, 1955 (подрод *Prosthogenotrema*). Последние два вида отличаются от *P. ovatus* топографией половой системы. Петли матки у этих видов в задней половине тела располагаются интерцекально, не пересекая кишечных стволов. Впереди брюшной присоски петли матки у этих трематод так же, как и у *P. ovatus*, образуют густые сплетения.

Работа выполнена в Карасукском районе Новосибирской обл.

Для изучения влияния хозяина на морфологию *P. ovatus* было поставлено шесть экспериментов по заражению дефинитивных хозяев — цыплят (три опыта) и утят (три опыта) — метацеркариями *P. ovatus*. В опытах использованы метацеркарии *P. ovatus* из спонтанно зараженных стрекоз *Sympetrum flaveolum* и *Aeschna juncea*. Описание строения метацеркарий *P. ovatus* дано в работе Т. Л. Илюшиной (1973).

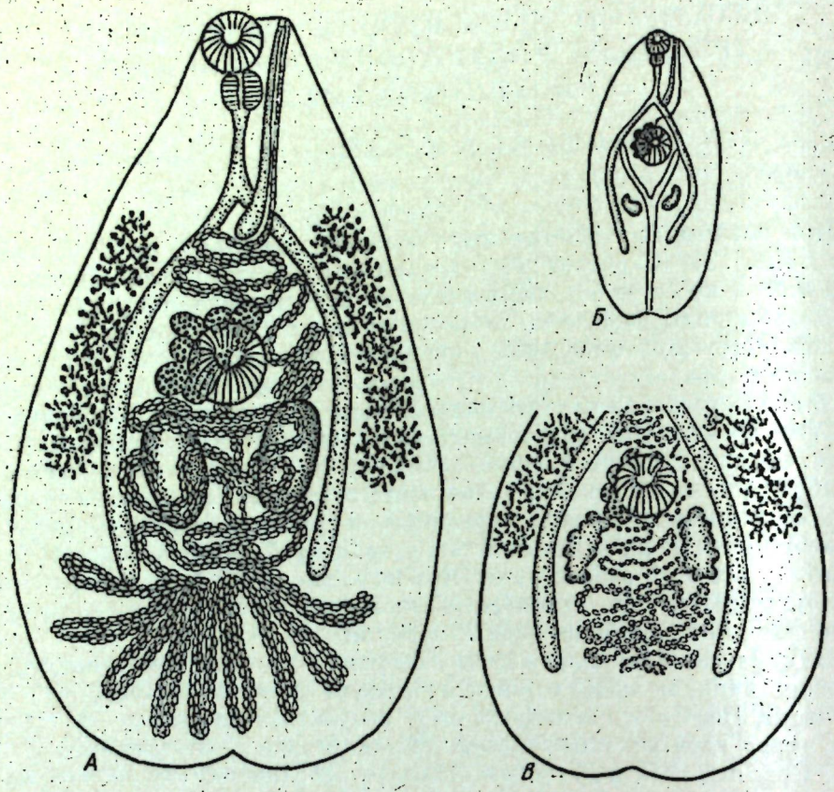
Ниже приводим материалы опытов.

Опыт 1. Цыпленку *Gallus gallus* dom. в возрасте 30 дней 11 августа 1972 г. скормлено 12 метацеркарий *P. ovatus* из трех стрекоз *S. flaveolum*. При вскрытии цыпленка 20 августа в фабрициевой сумке было обнаружено 4 экз. *P. ovatus*.

Опыт 2. Цыпленку в возрасте 30 дней 11 августа скормлено 20 метацеркарий из двух стрекоз *A. juncea*. При вскрытии цыпленка 20 августа в фабрициевой сумке его было найдено 19 половозрелых экземпляров *P. ovatus*.

Опыт 3. Цыпленку в возрасте 30 дней 11 августа скормлено 10 цист *P. ovatus* из *S. flaveolum*. При вскрытии цыпленка 25 августа в фабрициевой сумке найден 1 экз. *P. ovatus* (см. рисунок).

Опыт 4. Утенку *Anas platyrhynchos* dom. в возрасте 30 дней 11 августа скормлено 10 метацеркарий *P. ovatus* из одной стрекозы *S. flaveolum*. При вскрытии утенка 20 августа в фабрициевой сумке был обнаружен 1 экз. *P. ovatus*.



Трематоды *Prosthogonimus ovatus*, выращенные экспериментально в фабрициевой сумке птиц

А — на 9-е сутки от цыпленка; *Б* — на 9-е сутки от утенка; *В* — половозрелый экземпляр на 35-е сутки от утенка

Опыт 5. Утенку в возрасте 30 дней 11 августа скормлена 41 метацеркария *P. ovatus* из личинок стрекоз *A. juncea*. При вскрытии утенка 20 августа в фабрициевой сумке найдено два молодых экземпляра *P. ovatus*.

Опыт 6. Утенку в возрасте 30 дней 5 августа скормлено 18 метацеркарий *P. ovatus* из трех стрекоз *S. flaveolum*. При вскрытии утенка 10 сентября, т. е. через 35 дней, в фабрициевой сумке были обнаружены 5 экз. *P. ovatus*.

Обсуждение результатов опытов

В результате проведенных нами экспериментов было установлено, что развитие *P. ovatus* происходит в фабрициевой сумке как цыплят, так и утят. Однако развитие *P. ovatus* у утят происходит значительно медленнее, чем у цыплят.

При одновременном заражении утят и цыплят и вскрытии их через одинаковые сроки (опыты 1, 4, 5) были выращены разные по степени зрелости паразиты. Так, на 9-е сутки после заражения в фабрициевой сумке цыпленка были обнаружены зрелые экземпляры *P. ovatus*, в то время как в фабрициевой сумке утят развились лишь молодые трематоды, у которых не было даже матки (см. рисунок). Зрелые трематоды *P. ovatus* у утенка развились в опыте 6. Морфологически зрелые экземпляры из фабрициевой сумки утенка, в отличие от *P. ovatus* из того же органа цыпленка, характеризуются интерцекальным положением матки, петли которой никогда не выходят за границы кишечных стволов. Именно эта особенность морфологии была использована К. И. Скрябиным (1941) как критерий при обосновании подрода *Prosthogenotrema* с двумя видами: *P. limani* Gnedina, 1941; *P. ryjikowi* Ablassov, 1955. Мерные признаки так же, как и морфологические, у *P. ovatus*, экспериментально выращенных в фабрициевой сумке утенка, соответствовали видовым признакам *P. limani* и *P. ryjikowi* (см. таблицу). Следовательно, мы можем достоверно говорить об идентичности видов *P. ovatus*, *P. limani* и *P. ryjikowi*.

Сравнительные размеры (в мм) экспериментально выращенных *P. ovatus* в зависимости от возраста паразита и вида хозяина

Признак	Возраст паразита 9 дней		Возраст паразита 35 дней
	утенок	цыпленок	утенок
Длина тела	1,672	3,534	4,218
Ширина тела	0,646	1,71	1,71
Ротовая присоска	0,128×0,112	0,266	0,266
Глотка	0,08	0,19×0,152	0,152×0,114
Брюшная присоска	0,152	0,342	0,38×0,418
Яичник	0,08	0,646	0,608×0,228
Семенники			
1-й	0,144×0,072	0,722×0,418	0,494×0,19
2-й	0,152×0,104	0,722×0,456	0,456×0,14
Матка	Нет	Выходит за кишечные стволы	Расположена интерцекально
Размеры яиц	Нет	0,026—0,028×0,013—0,014	0,021—0,026× ×0,012—0,014

Таким образом, изучение изменчивости половой системы *P. ovatus* в эксперименте показало полную аналогию с изменчивостью половой системы вида *P. cuneatus*. Для обоих видов представители отряда *Anseriformes* являются неблагоприятными хозяевами, в которых простогонимусы развиваются медленнее и у трематод угнетается половая система. Наши экспериментальные данные подтверждают также правильность определения трематод, найденных Дольфю (Dollfus, 1948) в тонком кишечнике домашней утки, как атипичных форм *P. ovatus*.

Следовательно, степень развития половой системы зависит у представителей данного рода от паразитирования трематод у тех или иных дефинитивных хозяев и потому не может быть использована в качестве критерия для подразделения трематод рода *Prosthogonimus* на отдельные подроды.

ЛИТЕРАТУРА

Илюшина Т. Л. 1973. Водные насекомые Карасукской системы озер как дополнительные хозяева трематод.— Труды ГЕЛАН, 23. «Экология и таксономия гельминтов», с. 55—64.

Краснолобова Т. А. 1968. Влияние некоторых биотических факторов на морфологию трематод рода *Prosthogonimus* (Lühe, 1899).— Труды ГЕЛАН, 19, с. 115—125.

Краснолобова Т. А. 1970. К системе трематод семейства Prosthogonimidae Nicoll, 1924. Проблемы паразитологии в Прибалтике. Рига, изд-во «Зинатне», с. 48—50.

Скрябин К. И. 1941. Анализ филогенетической эволюции трематод рода *Prosthogonimus* Lühe.— Докл. АН СССР, 33, № 7—8, с. 468—472.

Скрябин К. И. 1961. Трематоды животных и человека, т. 19, М., Изд-во АН СССР, с. 42—164.

Dollfus R. 1948. Sur les *Prosthogoniminae* Trematodes de la bourse de Fabricius des oislauxu et leur biogeographie.—Mém. Muséum nat. histoire natur., nouv. ser., 24, N 1. p. 1—73.

НЕМАТОДЫ ДРОФ (СЕМЕЙСТВА *OTIDIDAE*) ТУВИНСКОЙ АССР

Т. Т. ЛАРЧЕНКО, М. Д. СОНИН

Во время работы в южных районах Тувы 306-й Союзной гельминтологической экспедиции (1956—1957 гг.) ее участниками было обследовано четыре дрофы (*Otis tarda* L.) и два вихляя (*O. undulata* Jacquin). Дополнительно мы имели нематод от одного вихляя, добытого в районе оз. Убсанур. Этот материал был нам любезно предоставлен старшим научным сотрудником Института зоологии АН УССР В. П. Шарпило, за что мы ему глубоко благодарны. Кроме одной дрофы, все обследованные птицы оказались инвазированы нематодами.

При обработке указанных материалов нами было обнаружено семь видов нематод, относящихся к двум отрядам и пяти семействам.

Изложению полученных результатов и посвящена настоящая работа.

ОТРЯД *ASCARIDIDA* SKRJABIN ET SCHULZ, 1940

СЕМЕЙСТВО *SUBULURIDAE* YORKE ET MAPLESTONE, 1926

Subulura halli Barreto, 1917

Рис. 1

У трех дроф в слепых отростках кишечника, а также в тонком и прямом его отделах были обнаружены нематоды данного вида (рис. 1). Интенсивность инвазии 17, 37 и более 100 экз.

S. halli впервые регистрируется на территории СССР. До этого нематоды данного вида отмечались у того же дефинитивного хозяина в Алжире (Barreto, 1917) и у тетерева в Китае (Li, 1933).

Морфология обнаруженных нами нематод соответствует описанию данного вида, исключая некоторые промеры (табл. 1).

Таблица 1

Промеры *S. halli* от дроф. (в мм)

Признак	По Barreto, 1917		Наши данные *	
	♂	♀	♂	♀
Длина тела	10,5—12	13,4—16	18—22	22—28,5
Максим. ширина тела	0,54	0,60	0,52—0,54	0,55—0,74
Длина пищевода (с бульбусом)	—	—	1,94—2,36	2,15—2,57
Расстояние от головного конца до нервного кольца	—	—	0,4—0,5	0,4—0,5
Диаметр присоски	—	—	0,28—0,38	—
Длина хвоста	0,5	—	0,48—0,54	1,99—2,20
большей спикулы	1,50	—	1,4—1,68	—
меньшей спикулы		—	1,34—1,65	—
рулька	—	—	0,18—0,22	—
Число хвостовых сосочков	11 пар	—	10—11 пар	—
Расстояние от головного конца до вульвы	—	5,52—6,40	—	9,67—10,39
Размер яиц	—	0,08×0,06	—	0,05—0,07× ×0,04—0,06

* Промерено по 10 экз.

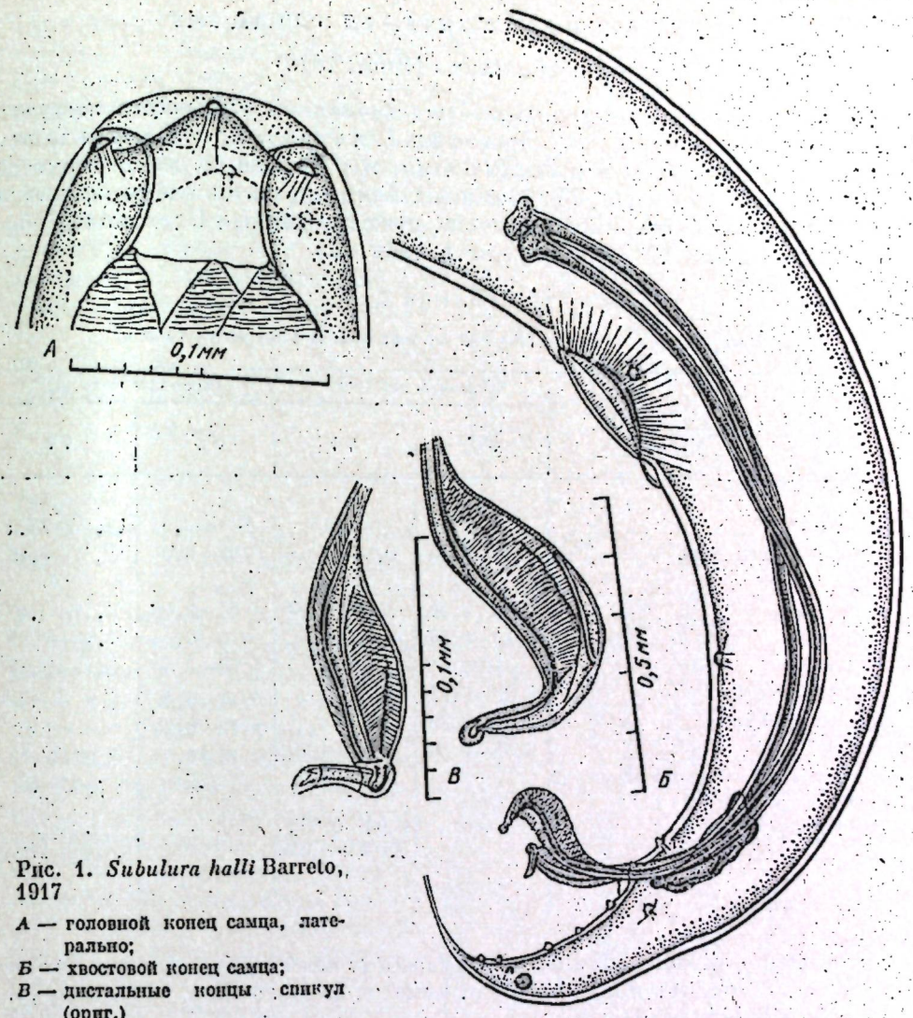


Рис. 1. *Subulura halli* Barreto, 1917

А — головной конец самца, латерально;
Б — хвостовой конец самца;
В — дистальные концы спикул (ориг.)

Subulura suctoria (Molin, 1860).

У двух вихляев в слепых отростках кишечника обнаружено 11 и 77 экз. нематод.

Морфология обнаруженных паразитов соответствует ранее опубликованным описаниям данного вида.

ОТРЯД *SPIRURIDA* CHITWOOD, 1933

СЕМЕЙСТВО *SPIRURIDAE* OERLEY, 1885

Hartertia rotundata (Linstow, 1883)

H. rotundata является облигатным паразитом дрофиных птиц. Нами этот вид обнаружен у всех трех вскрытых вихляев в тонком отделе кишечника (2, 9 и 11 экз.). Морфология обнаруженных нематод соответствует ранее опубликованным описаниям данного вида.

СЕМЕЙСТВО *ACUARIIDAE* SEURAT, 1913

Acuaria anthuris (Rud., 1819)

У двух обследованных вихляев под кутикулой мышечного желудка были обнаружены нематоды данного вида (2 и 6 экз.). *A. anthuris* является облигатным паразитом воробьиных птиц, и у дрофиных регистрируется нами впервые. Промеры обнаруженных нами паразитов (двух самцов и трех самок) и *A. anthuris* от врановых птиц (по данным Скрябина, Соболева, Ивашкина, 1965) приведены в табл. 2.

Таблица 2

Промеры *Acuaria anthuris* от вихляев и врановых (в *мм*)

Признак	Паразиты вихляев		Паразиты врановых	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Длина тела	9,0—9,5	15—17	6,0—9,0	11,62—23,0
Максим. ширина тела	0,34—0,35	0,54—0,74	0,22—0,3	0,31—0,46
Длина				
пищевода	2,06—2,31	3,17—3,63	1,64—2,56	2,21—3,40
фарикса	0,23—0,24	0,31—0,35	0,10—0,18	0,18—0,20
канатиков	Около 5	Около 7	1,60—3,40	6,44—7,48
левой спикулы	0,30—0,32	—	0,16—0,29	—
правой спикулы	0,19—0,20	—	0,12—0,24	—
хвоста	0,33—0,36	0,21—0,25	0,18—0,4	0,26—0,32
Расстояние от головного конца до вульвы	—	8,19—8,50	—	7,62—13
Размер яиц	—	0,04—0,05× ×0,25—0,035		0,04× ×0,025—0,03

Как видно из этой таблицы, обнаруженные нами паразиты лишь незначительно отличаются по размерам от нематод данного вида, паразитирующих у врановых птиц.

СЕМЕЙСТВО *HISTIOCEPHALIDAE* SKRJABIN, 1941

Histiocephalus laticaudatus (Rud., 1819)

Рис. 2

Данный вид был описан по нематодам, обнаруженным под кутикулой мышечного желудка стрепета (*Otis tetrax* L.). К. И. Скрябин (1915) детально описал одного самца *H. laticaudatus*, обнаруженного им под кутикулой мышечного желудка домашней курицы в Казахстане. В последующие годы этот вид регистрировался на территории СССР Б. Е. Курашвили (1957) у дрофы и стрепета, Е. В. Гвоздевым и Б. А. Касымжановой (1965) — у вихляя. К сожалению, авторы не приводят оригинальных описаний и промеров обнаруженных ими паразитов.

Нами под кутикулой мышечного желудка у двух обследованных дроф обнаружено семь самцов и одна самка нематод данного вида при интенсивности инвазии 1 и 7 экз. Промеры найденных нематод даны в табл. 3. В этой же таблице мы приводим промеры типичных экземпляров вида *H. laticaudatus* (Rud., 1819), хранящихся в гельминтологической коллекции Берлинского зоологического музея (ГДР). Эти экземпляры были любезно

присланы нам доктором Г. Хартвихом (G. Hartwich), за что мы ему глубоко благодарны. К сожалению, нематоды оказались не в очень хорошем состоянии.

Как видно из этой таблицы, обнаруженные нами нематоды характеризуются несколько меньшими размерами тела и других органов по сравнению с типичными экземплярами вида.

Histiocephalus skrjabini Lartchenko et Sonin, nov. sp.

Рис. 3

Хозяин. *Otis undulata* Jacquin.

Локализация. Под кутикулой мышечного желудка.

Место обнаружения. Тувинская АССР.

Экстенсивность и интенсивность инвазии. У трех вскрытых вихляев: 1, 12 и 17 экз.

Описание. Ротовое отверстие расположено терминально и окружено нешироким хитинизированным кольцом и четырьмя небольшими псевдолябиями. Имеется восемь головных сосочков, расположенных в два круга. Внутренний круг сосочков состоит из четырех субмедианных сосочков, расположенных в основании псевдолябий (рис. 3, *В*). Сосочки наружного круга более мелкие, расположены на вершине псевдолябий и хорошо заметны при дорсовентральном положении головного конца нематод (рис. 3, *Б*). Амфиды расположены латерально. По бокам головного конца имеются характерные для рода кутикулярные образования, несущие каждое по 12—14 крупных хитинизированных придатков. Бо́льшая часть придатков расщеплена таким образом, что на свободном конце имеется два — четыре зубца неодинаковой формы. Длина придатков приблизительно одинакова и равна 0,05—0,07 мм. Шейный

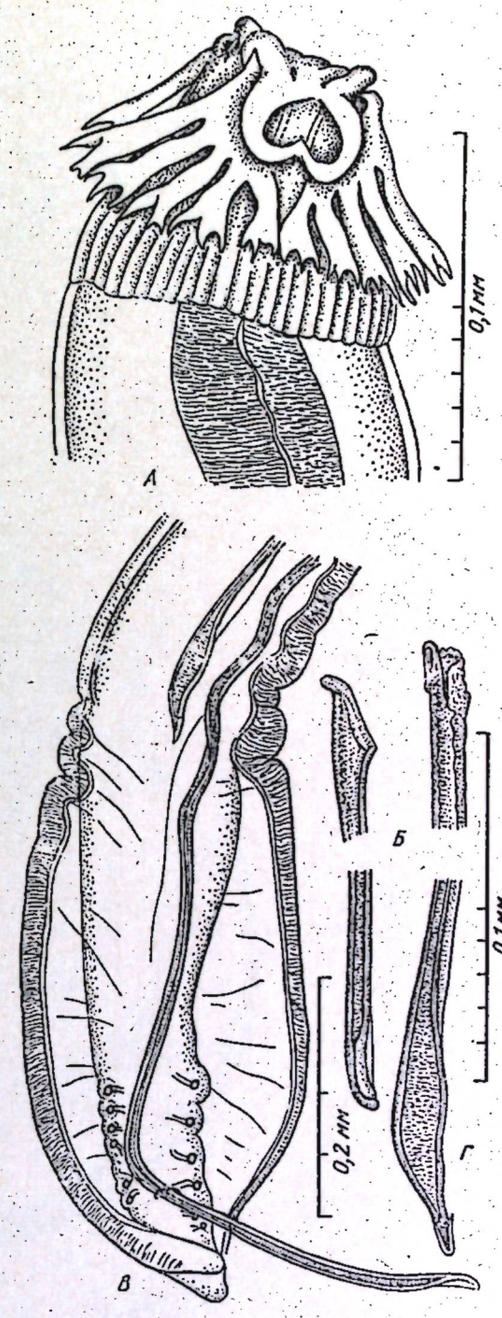


Рис. 2. *Histiocephalus laticaudatus* (Rud., 1819)
А — головной конец самца, латерально; *Б* — хвостовой конец самца; *В* — дистальный и проксимальный концы левой спикулы; *Г* — дистальный проксимальный концы правой спикулы (ориг.)

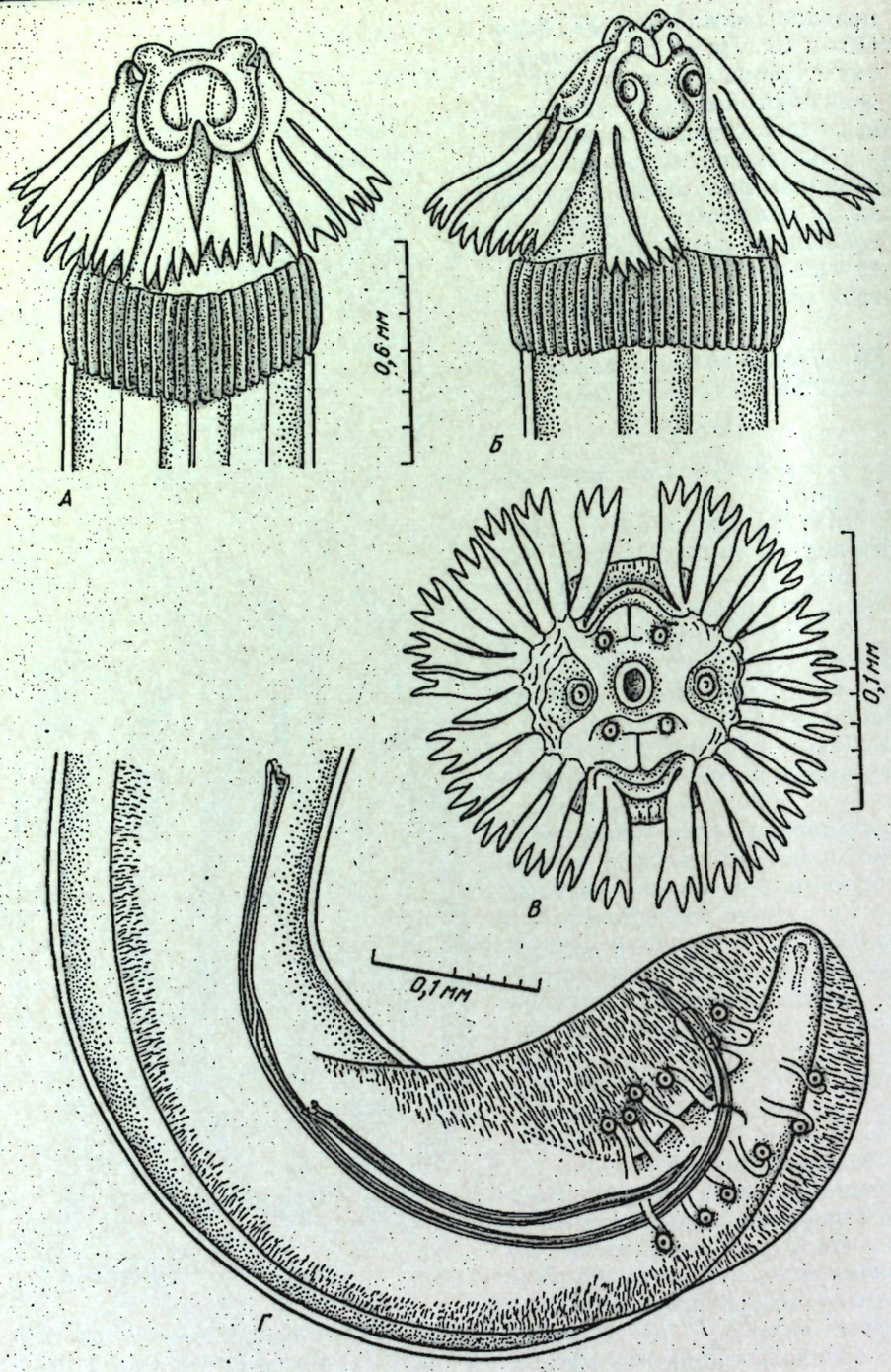


Рис. 3. *Histiocephalus skrjabini* Lartchenko et Sonin, nov. sp.

А — головной конец самца, латерально; *Б* — головной конец самца, дорсовентрально; *В* — головной конец апикально; *Г* — хвостовой конец самца (ориг.)

Таблица 3

Промеры *Histiocephalus laticaudatus* от дроф (в мм)

Признак	Типичные экз.		Наши данные	
	♂♂	♀	♂♂	♀♀
Длина тела	10	19	8,24—9,50	15,55
Максим. ширина тела	0,23	0,53	0,23—0,27	0,33
Общая длина пищевода	0,18	Более 2	1,38—1,80	1,92
Длина пищевода				
мышечного отдела	—	—	0,38—0,55	0,42
железистого отдела	—	—	0,99—1,34	1,50
Расстояние до нервного кольца	0,18	0,21	0,21—0,34	0,28
Длина				
левой спикулы	Около 5	—	3,70—4,68	—
правой спикулы	» 5	—	3,60—4,55	—
Расстояние от головного конца до вульвы	—	?	—	1,52

отдел паразитов имеет характерное кутикулярное вздутие, которое состоит из ряда параллельных, продольно расположенных кутикулярных складок. Длина этих складок 0,02—0,03 мм. Кутикула поперечно исчерчена. Латеральные крылья отсутствуют.

Самец (голотип). Длина тела 5 мм. Максимальная ширина тела 0,21 мм, ширина тела на уровне нервного кольца 0,14 мм, на уровне конца пищевода 0,19 мм, на уровне клоаки (не считая каудальных крыльев) 0,08 мм.

Общая длина пищевода 0,95 мм, длина мышечной части 0,21 мм. Максимальная ширина пищевода 0,08 мм. Нервное кольцо расположено на уровне задней части мышечного отдела пищевода на расстоянии 0,20 мм от головного конца. Спикулы нитевидные, тонкие, неравные по длине. Левая спикула имеет длину 0,60 мм, при толщине проксимального конца 0,02 мм; правая — 0,34 и 0,015 мм соответственно. Дистальные концы спикул заострены.

Задний конец тела самца снабжен каудальными крыльями, смыкающимися позади конца тела. Длина крыльев 0,47 мм, максимальная ширина 0,11 мм. Поверхность крыльев с поперечной исчерченностью. Длина хвоста 0,10 мм. Крылья поддерживаются шестью парами длинных стебельчатых сосочков, из которых четыре пары преанальных и две — постанальных.

Самка (аллотип). Длина тела 10,2 мм. Максимальная ширина тела 0,46 мм, ширина на уровне нервного кольца 0,15 мм, на уровне конца пищевода 0,23 мм, на уровне ануса 0,16 мм. Общая длина пищевода 1,62 мм, длина мышечной части 0,37 мм. Максимальная ширина пищевода 0,09 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,27 мм от головного конца. Длина хвоста 0,35 мм.

Вульва расположена на уровне конца пищевода, на расстоянии 1,63 мм от головного конца, слегка выступающая.

Яйца толстостенные, содержат сформированную личинку. Размер яиц 0,03 × 0,06 мм.

Промеры паратипов приводим в табл. 4.

Дифференциальный диагноз. К настоящему времени в составе рода *Histiocephalus* насчитывалось четыре вида — *H. laticaudatus*

Таблица 4

Промеры паратипов *Histiocephalus skrjabini* (в мм)

Признак	♂♂ (20 экз.)	♀♀ (10 экз.)
Длина тела	4,45—6,60	9,50—13,0
Максим. ширина тела	0,23—0,28	0,28—0,35
Расстояние до нервного кольца	0,13—0,20	0,20—0,29
Общая длина пищевода	0,81—1,14	1,17—1,68
Длина		
мышечного отдела пищевода	0,19—0,34	0,27—0,47
железистого отдела пищевода	0,61—1,10	0,90—1,21
головных придатков	0,045—0,065	0,07—0,08
левой спикулы	0,53—0,72	—
правой спикулы	0,30—0,34	—
хвоста	0,10—0,16	0,17—0,21
Расстояние от головного конца до вульвы	—	0,96—1,80
Размер яиц	—	0,03—0,04× 0,04—0,06

(Rud., 1819), описанный от дроф Евразии, *H. bucorvi* Gretillat, 1967, описанный от птиц-носорогов Сенегала, и виды *H. choriotidis* Ortlepp, 1938 и *H. tridens* Gendre, 1921, описанные от дроф Центральной и Южной Африки.

От трех последних видов описываемый нами вид отличается строением головного конца. На головном конце *H. bucorvi*, *H. tridens* и *H. choriotidis* насчитывается всего по 12 придатков, причем у двух первых они не рассечены, а у представителей описываемого вида их число равно 24—28. Имеются некоторые отличия и в размерах спикул (табл. 5).

По строению головного конца описываемые нами нематоды близки нематодам вида *H. laticaudatus*, однако четко отличаются от них по размерам спикул (см. табл. 5).

Таким образом, как видно из изложенного выше, паразиты вихляя хорошо дифференцируются от всех известных ранее представителей рода *Histiocephalus* и мы выделяем их в новый вид — *H. skrjabini* Lartchenko et Sonin, nov. sp. Название виду даем в честь основателя советской гельминтологической школы нашего дорогого учителя академика К. И. Скрябина.

Таблица 5

Размеры спикул самцов нематод рода *Histiocephalus* (в мм)*

Спикула	*H. laticaudatus*	*H. bucorvi*	*H. tridens*	*H. skrjabini*
	По нашим данным	По Gretillat, 1967	По Gendre, 1921	По нашим данным
Правая	3,60—4,55	0,178	0,155	0,30—0,33
Левая	3,70—4,68	0,80	0,70	0,64—0,72

* Вид *H. choriotidis* описан только по самкам.

Типичные экземпляры — самец (голотип) и самка (аллотип) — хранятся в музее Лаборатории гельминтологии АН СССР, инвентарный № 398. Паратипы хранятся в музее Лаборатории гельминтологии и (один самец и одна самка) в Берлинском зоологическом музее (ГДР).

СЕМЕЙСТВО *DIPLOTRIAENIDAE* ANDERSON, 1958

Petrovifilaria mongolica (Petrov et Ivaschkina, 1954)

У всех трех обследованных вихляев были обнаружены под кожей шеи нематоды данного вида (1, 18 и 45 экз.). *P. mongolica* впервые была зарегистрирована нами на территории СССР (Сонин, 1959), а вихляй является новым дефинитивным хозяином данного вида.

ЛИТЕРАТУРА

Гвоздев Е. В., Касымжанова Б. А., 1965. К фауне нематод диких птиц Южного Казахстана.— Материалы научн. конф. Всесоюзн. о-ва гельминтологов, ч. 1, с. 54—58.

Курашвили Б. Е. 1957. Гельминты охотничье-промысловых птиц Грузии в фаунистическом и экологическом освещении. М., Изд-во АН СССР, с. 434.

Скрябин К. И. 1915. Нематоды птиц Туркестана.— Ежегодн. Зоол. музея Гос. акад. наук, вып. 20, с. 457—557.

Скрябин К. И., Соболев А. А. 1963. Основы нематодологии, т. 11. «Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания», ч. 1, с. 1—509.

Скрябин К.И., Соболев А.А., Ивашкин В. М. 1965. Основы нематодологии, т. 16. «Спирураты животных и человека и вызываемые ими заболевания», ч. 4. «Телязиоидеи». М., «Наука», с. 1—622.

Сонин М.Д. 1959. Филярии птиц верховьев р. Енисея (Тувинская автономная область).— Helminthologia, 1, с. 75—83.

Barreto A. L. 1917. Notas helminthologicas. I. Sobre o genero *Allodopa* Diesing, 1860.— Brazil. med., 31, p. 243—244.

Gendre E. 1921. Sur deux espéces de nématodes africains.— Procés-verbeaux Soc., Linn. Bordeaux, 73, p. 49—55.

Gretillat S. 1967. Helminthes parasites d'animaux sauvages au Sénégal *Histiocephalus bucorvi* n. sp. (*Hedruridae*, *Nematoda*), parasite du ventricule succenturie de *Bucorvus abyssinicus* (Boddaert) (Grand Calao d'Abyssinie).— Ann. Parasitol. humaine et compar., 42, N 5, p. 533—542.

Li H. C. 1933. Report on a collection of parasitic nematodes, mainly from North China.— Chinese Med. J., 47, p. 1037—1325.

Ortlepp R. J. 1938. South African helminths. Pt. 5. Some avian and mammalian helminths— Onderstepoort J. Vet. Sci. animal industry, 11, N 1, p. 63—104.

ИССЛЕДОВАНИЕ ХОЛЕСТЕРИНЭСТЕРАЗНОЙ АКТИВНОСТИ В ТКАНЯХ *ASCARIS SUUM*

З. К. ЛЕУТСКАЯ, Н. Г. ГЕРАСИМОВА

Холестерин широко распространен у беспозвоночных, в том числе и у гельминтов. Содержание общего холестерина было определено у *Taenia taeniaeformis* и *Moniezia expansa* (Thompson et al., 1960), *Hymenolepis diminuta* (Ginger, Fairbaira, 1966) и *Ascaria lumbricoides* (Beames et al., 1967). В исследованиях на цестодах *Hymenolepis diminuta* и личинках *Echinococcus granulosus* показано, что эти гельминты не способны сами синтезировать сквален (предшественник холестерина), а следовательно, и холестерин из ацетата, оксиметилглютамата или мевалоната (Frayha, 1968; Frayha, Fairbairn, 1968, 1969), а потребляют его в готовом виде у хозяина. Так, при введении мышам, зараженным эхинококком, меченого холестерина радиоактивность приобрели не только ткани паразита, но и его цисты.

Поскольку холестерин входит в состав всех клеточных мембран организма и является предшественником большого числа продуктов, и в том числе кортикостероидных и половых гормонов, исследования по холестерину у гельминтов представляют большой интерес.

Исследование изменений в отношениях фракций холестерина в тканях свиной аскариды за время инкубации (в мг/г сырой ткани)

Ткань	Фракции холестерина	Инкубация без субстрата			Инкубация с субстратом			Прирост за счет расщепления субстрата
		без инкубации	инкубации	прирост за время инкубации	без инкубации	инкубации	прирост за время инкубации	
Кожно-мышечный мешок	Общий	0,104	0,106	Практически нет	0,512	0,520	Практически нет	Практически нет
	Связанный	0,087	0,079		0,484	0,488		
	Свободный	0,017	0,025		0,028	0,032		
Полостная жидкость	Общий	0,115	0,116	Практически нет	0,546	0,464	Убыль	Убыль
	Связанный	0,095	0,084		0,406	0,443		
	Свободный	0,020	0,032		0,140	0,021		
Кишечник	Общий	0,593	0,717	0,153	1,460	1,649	0,265	0,112
	Связанный	0,427	0,400		0,998	0,922		
	Свободный	0,164	0,317		0,462	0,727		

Ранее мы (Леутская, Пискунова, 1973) провели исследование распределения форм холестерина в тканях.

Настоящая работа посвящена исследованию наличия в тканях *A. suum* ферментативной активности холестеринэстеразы, расщепляющей эфиры холестерина с освобождением свободного холестерола, т. е. активной формы холестерина. Обнаружение у гельминтов наличия и места локализации системы, гидролизирующей эфиры холестерина, может помочь в понимании дальнейшей утилизации в организме холестерина и в определении направления последующих исследований холестеринового обмена.

Исследование наличия ферментативной активности холестеринэстеразы проводили в кожно-нервно-мышечной ткани, кишечнике и в полостной жидкости по методике, описанной для определения активности этого фермента в печени крыс (Schotr, Rice, Alfin-Slater, 1954). Об активности содержащегося в ткани фермента судили по его способности расщеплять внесенный в пробу субстрат в виде либо уксусного, либо муравьиного эфира холестерина.

Принцип метода. Ткань гомогенизировали в стеклянном гомогенизаторе с 0,25 н. сахарозой (3 мл на 1 г ткани), и определенные порции гомогената помещали в сосудики с 7 мл веронал-ацетатного буфера, pH = 8,5. В один из сосудиков в качестве субстрата добавляли по 2 мл эфира холестерина, растворенного в солевом растворе при помощи Твина 20, в другие — только солевой раствор с содержанием Твина 20. Инкубацию проводили в течение часа при 36° в атмосфере воздуха. Контролем служили пробы без инкубации с добавлением и без добавления эфира холестерина. Прекращение реакции в инкубационных пробах осуществлялось добавлением 5 мл 95-процентного этанола. В контрольные пробы этанол добавляли до внесения гомогената. Экстракцию холестерина проводили петролейным эфиром (Schotr, Alfin-Slater, Deuel, 1953), фракционирование и определение фракций холестерина проводили по Блюру (цит. по Лемперт, 1968). Полученные данные приведены в таблице.

Кожно-мышечная ткань свиной аскариды холестеразной активностью не обладает или обладает настолько низкой, что мы ее не можем уловить (см. таблицу). Сама ткань содержит некоторое количество свободного холестерина, основное же количество холестерина представлено его связанной формой (Леутская, Пискунова, 1973). Поэтому можно предположить, что содержащийся в этой ткани холестерин является, скорее всего, структурным, входящим в клеточные мембраны. Ткань кишечника ферментной активностью холестеринэстеразы обладает. Как видно из таблицы, за время часовой инкубации ткань расщепляет даже некоторое количество собственного связанного холестерина, освобождая свободный холестерол. Довольно активно она расщепляет и внесенный эфир холестерина как муравьиной, так и уксусной кислот. У высших животных активностью холестеринэстеразы обладает кишечник (Ganguly, 1967). Это связано с тем, что в процессе всасывания холестерин может пройти через мембрану клеток только в виде спиртовой формы. Пройдя через мембрану, холестерол у противоположной стенки кишечника вновь эстерифицируется для поступления в лимфу. По всей вероятности, то же самое происходит и в стенке кишечника аскариды. Гельминты сами (как это видно на примере *Hymenolepis diminuta*) не способны синтезировать холестерин и потребляют его из кишечника хозяина. В кишечнике хозяина диэтический холестерин в основе своей представлен связанной формой, поэтому гельминту для его усвоения приходится гидролизовать в своем кишечнике эфиры холестерина. Поскольку мы не могли выделить только внешнюю стенку кишечника, а брали его целиком, то захватывали и слой, вероятно, обладающий обратной активностью — эстерифицирующей. В связи с этим и, возможно, с тем, что инкубация была недлительной (всего один час), гидролиз связанного холестерина был неполным, хотя и вполне убедительным.

Результаты, полученные для полостной жидкости, оказались противоположными тем, которые были получены для кишечника. Оказалось, что свой собственный небольшой запас связанного холестерина полостная жидкость за час инкубации либо только частично гидролизует, либо не гидролизует совсем. Однако общее количество холестерина за время инкубации уменьшается. В пробах же с внесенным субстратом за время инкубации ферментная активность не проявляется. Больше того, в этих пробах наблюдается активное уменьшение всех форм холестерина. Это может говорить о том, что в полостной жидкости идет либо его разрушение, либо дальнейшая утилизация — превращение в какие-либо производные продукты. И хотя для этих реакций гидролиз эфиров холестерина необходим, и, возможно, он здесь и происходит, мы его не улавливаем, так как освободившийся холестерол идет, по всей вероятности, на дальнейшие превращения. Кстати, у высших животных гидролизующей активностью обладает не только кишечник, но и печень — орган большой синтетической активности, где идет дальнейшая утилизация холестерина и его производных.

Вполне возможно, что внесение холестерина в пробы с полостной жидкостью создает такое повышение концентрации холестерина, которое провоцирует либо ускорение его разрушения, либо превращение в другие соединения, а возможно, и гормоны.

ЛИТЕРАТУРА

Лемперт М. Д. 1968. Биохимические методы исследования. Кишинев, изд-во «Киртя. Модовеняске».

Леутская З. К., Пискунова Л. В. 1973. Содержание фракций холестерина в тканях *A. suum*.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 110—111.

Beames C. G. Jr., Harris B. G., Happer F. A. 1967. The sinthesis of fatty acids from acetate by intuct tissue and muscle axtract of *Ascaris lumbricoides suum*.— Comp. Biochem. Physiol., 20, p. 509—521.

Frayha G. J. 1968. A study on the sunthesis and absorpition of cholesterol in hydatid cysts (*Echinococcus granulosus*).— Compar. Biochem. Physiol., 27, N 3, p. 875.

Frayha G. J., Fairbairn D. 1968. Lipid metabolism in helminth parasites. VII. Absorption of cholesterol by *Hymenolepis diminuta* (*Cestoda*).— J. Parasitol., 54, N 6, p. 1115—1124.

Frayha G. J., Fairbairn D. 1969. Lipid metabolism in helminth parasites. VI. Synthesis of 2-cis, 6-trans farnesol by *Hymenolepis diminuta* (Cestoda).— Compar. Bioch, Physiol., 28, N 3, p. 1115—1124.
Ganguly J. 1967. Metabolism of vitamin A.— J. Scient, and Industrial Research, 26, N 3, p. 110—130.
Ginger C. D., Fairbairn D. 1966. Lipid metabolism in helminth parasites.— J. Parasit., 52, p. 1097—1107.
Rise L. J., Schatr M. C., Alfin-Slater R. B., Denel H. J. 1953. Changes in cholesterol distribution in liver cell fractions of rats fed cholesterol.— J. Biol. Chem., 201, p. 867.
Schotr M. C., Rice L. J., Alfin-Slater R. B. 1954. The investigation of cholesterol esterase in rat liver.— J. Biol. Chem., 207, N 2, p. 665—669.
Thompson M. J., Moselting E., Brand T. van. 1960. Unsaponifiable lipids of *Taenia taeniaeformis* and *Moniezia sp.*— Exptl. Parasitol., 9, p. 127—130.

ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ НЕМАТОД РЫБ КАСПИЙСКОГО МОРЯ

В. В. ЛОМАКИН

В результате исследований, проведенных в акватории Каспийского моря в 1966—1969 гг. (Атаев, Ломакин, 1969), была изучена нематодофауна основных промысловых и наиболее массовых видов рыб, относящихся к 14 семействам. При этом было обнаружено 29 видов нематод, паразитирующих у рыб в имагинальной и личиночных стадиях.

В настоящей работе мы рассматриваем особенности распределения нематод по хозяевам. Анализ проводится по семействам рыб и построен на собственных и литературных данных. При оценке специфичности нематод мы придерживаемся положений, разработанных С. С. Шульманом (1958).

Семейство *ACIPENSERIDAE* — осетровые

Вскрыто 222 экз. рыб этого семейства, относящихся к четырем видам двух родов, заражено нематодами 73 экз. рыб (32,8%).

У осетровых Каспия к настоящему времени зарегистрировано 12 видов нематод (табл. 1), семь из которых встречаются только у осетровых и составляют узкоспецифичное ядро нематодофауны ацинпензерид, остальные пять видов — широкоспецифичные паразиты.

Из числа узкоспецифичных нематод *D. inexpectata* после описания ее В. А. Догелем и Б. Е. Быховским (1939) ни разу никем встречена не была и поэтому из дальнейшего анализа нами исключается.

Узкоспецифичная нематодофауна осетровых рыб Каспия (табл. 1; 1—7) складывается из видов, специфичных для семейства в целом, но не для отдельных видов рыб. Объясняется это значительным сходством трофических связей всех видов осетровых. Хотя в литературе встречается подразделение осетровых на бентофагов и хищников (к первым причисляют осетра и севрюгу, а ко вторым — белугу и шипа), деление это в значительной мере условно. Дело в том, что в питании осетровых в разные периоды жизни преобладают то беспозвоночные, то рыба. Во всяком случае у осетров длиной 60—80 см рыба составляет до 77—84% рациона, а у севрюги старших возрастов рыбная пища составляет до 75% рациона (Шорыгин, 1952), т. е. не меньше, чем у «хищников». Вместе с тем в питании всех без исключения осетровых большое место на протяжении всей жизни занимают водные беспозвоночные (ракообразные, моллюски, хирономиды

Таблица 1

Относительная интенсивность инвазии нематодами осетровых рыб

Вид нематод	Белуга	Шип	Осетр	Севрюга
1. *Contracaecum bidentatum*	—	—	0,01	—
2. *Cyclozone acipenserina*	0,27	1,1	0,53	0,13
3. *Dogielina inexpectata*	—	—	0,08	—
4. *Ascarophis ovotrichuria*	0,14	5,6	1,8	0,2
5. *Cucullanus sphaerocephalus*	0,45	3,6	0,75	0,05
6. *Capillaria tuberculata*	0,1	—	0,013	0,66
7. *Cystoopsis acipenseris*	—	0,28	0,14	1,2
8. *Anisakis schupakovi* (lar.)	0,07	0,34	0,22	0,03
9. *Porrocaecum sp.* (lar.)	0,12	—	0,02	—
10. *Camallanus lacustris*	—	—	—	0,02
11. *Cucullanellus minutus*	0,03	—	0,013	0,013
12. *Eustrongylides excisus* (lar.)	0,41	0,9	0,23	0,026

Примечание. Здесь и далее под относительной интенсивностью инвазии принимается число нематод, приходящихся на каждую вскрытую рыбу:

$$\frac{\text{число нематод}}{\text{число вскрытых рыб}} = \text{относительная интенсивность инвазии.}$$

и др.). Характерно, что заражение осетровых большинством узкоспецифичных видов нематод связано именно с питанием ракообразными.

Несмотря на существенное сходство нематодофауны разных видов осетровых, имеются и некоторые различия, касающиеся как ее состава, так и показателей зараженности различными видами нематод. Наиболее богата в видовом отношении нематодофауна осетра, хотя показатели инвазии большинства специфичных видов невысокие (см. табл. 1). Это связано в первую очередь с тем, что спектр питания осетра наиболее широк (Соколова, 1952). Хищничество играет в его жизни меньшую роль, чем в жизни других осетровых, он в наибольшей степени бентофаг. Это и создает предпосылки разнообразия нематодофауны осетра. Но довольно равномерное распределение отдельных компонентов пищи определяет сравнительно невысокие показатели инвазии осетра отдельными видами нематод.

У севрюги паразитируют пять узкоспецифичных видов нематод. В отличие от осетра, у нее отмечается более четкая избирательность в питании и спектр питания уже. Излюбленные корма севрюги — мизиды, нереис, хирономиды, килька и бычки — играют сравнительно небольшую роль как промежуточные хозяева нематод. А кумовые рачки и гаммариды (по Шорыгину, 1952) являются для севрюги третьестепенной пищей. Такие особенности питания севрюги вполне объясняют невысокие показатели инвазии ее нематодами. Лишь *C. acipenseris* и *C. tubereulata* встречаются у севрюги чаще, чем у других осетровых.

Белуга и шип, в отличие от двух предыдущих видов, предпочитают для нагула более глубокие и соленые участки моря. В их питании бентос играет меньшую роль, они больше склонны к хищничеству (Пискунов, 1965). Тем не менее различия в их зараженности нематодами весьма существенны. Оба вида заражены четырьмя специфическими видами нематод. Общий процент зараженности белуги выше, но шип инвазирован узкоспецифичными нематодами интенсивнее (см. табл. 1). Это свидетельствует прежде всего о более «мирном» питании шипа. В его питании более существенную роль, чем у других осетровых, играют ракообразные, прежде всего, вероятно, гаммариды, мизиды, кумацеи.

Различия в распределении узкоспецифичных нематод осетровых по отдельным видам рыб свидетельствуют о тонкой взаимной пригнанности экологии питания осетровых. Потребляя в общем сходную пищу, аципензериды выходят из пищевых противоречий избиранием в различные периоды жизни разных кормовых объектов.

Широкоспецифичная нематодофауна осетровых состоит из пяти видов, но только три из них (табл. 1; 9, 11, 12) встречаются более или менее закономерно. Заражение осетровых этими видами есть следствие хищничества, свойственного всем видам аципензерид. В зависимости от излюбленной пищи (кильки, бычки и др.), в широкоспецифичной нематодофауне разных видов осетровых превалирует либо *A. schupakovi*, либо *C. minutus*, или *E. excisus*. Но, тем не менее, широкоспецифичная нематодофауна аципензерид тоже сходна у разных видов рыб.

Таким образом, состав узко- и широкоспецифичной нематодофауны осетровых отражает различные стороны их трофики, но вместе с тем свидетельствует об исключительном сходстве экологии всех видов рыб этого семейства.

О приспособленности нематод аципензерид к большому диапазону солености воды свидетельствует характер их распределения по различным участкам акватории Каспия. Из узкоспецифичных видов нематод только *C. bidentatum* — типично пресноводный паразит стерляди — встречен у осетра в Среднем Каспии лишь однажды, остальные же виды нематод закономерно встречаются по всей акватории моря, причем нередко в одном районе обнаруживаются нематоды одного вида на разных стадиях зрелости.

СЕМЕЙСТВО *CLUPEIDAE* — СЕЛЬДЕВЫЕ

Вскрыто 173 экз. рыб этого семейства, относящихся к шести видам двух родов; заражено нематодами 55 экз. (31,8%). У каспийских сельдевых к настоящему времени зарегистрировано 10 видов нематод, из них только три вида: *Anisakis shupakovi*, *Contracaecum microcephalum* и *Agamospirura* sp., составляют ядро нематодофауны рыб этого семейства. Заражение сельдевых *Porrocaecum* sp., *Camallanus truncatus*, *Cucullanellus* sp., *Desmidocercella* sp., *Philometra* sp., *Eustrongylides excisus* и *Agamonema* sp. происходит закономерно редко и с невысокой интенсивностью. При этом нет ни одного вида нематод, паразитирующего только у сельдевых. Напротив, все они широкоспецифичны, присущи большому кругу хозяев.

Рыбы семейства сельдевых отличаются значительным разнообразием экологических особенностей. По характеру трофики их можно условно разделить на группу планктофагов (кильки, пузанки) и хищников (проходные и бражниковские сельди). В свою очередь, каждая трофическая группа может быть разделена на две топические группировки: 1) виды, широко распространенные по акватории Каспия, и 2) виды с ограниченным ареалом (локальные).

Сельди-планктофаги инвазированы всего тремя видами нематод — *A. schupakovi*, *C. microcephalum* и *Agamospirura* sp., а хищные — 10 видами. С другой стороны, состав нематодофауны сельдевых и количественные характеристики их инвазии зависят от размера ареалов хозяев. Нематодофауна широко распространенных хищных видов сельдевых богаче (10 видов нематод), но зараженность отдельными видами паразитов невысока. У локальных хищных форм сельдевых картина обратная: высокая степень инвазии при небольшом видовом разнообразии нематод (всего три вида).

Соответственно экологии сельдевых, обитающих в море, их нематодофауна представлена в основном морскими элементами: *A. schupakovi*, *Agamospirura* sp., *Agamonema* sp., *Desmidocercella* sp., *Cucullanellus* sp., и эвригалинными пресноводными видами: *C. microcephalum*, *Porrocaecum* sp., *E. excisus*.

Преобладание личиночных форм в нематодофауне клупеид есть отражение постоянно испытываемого сельдевыми пресса хищников из числа водных млекопитающих и рыбоядных птиц, которые являются дефинитивными хозяевами этих нематод.

СЕМЕЙСТВО *SALMONIDAE* — ЛОСОСЕВЫЕ

Вскрыто по 16 экз. каспийского лосося и кеты; инвазировано нематодами 5 экз. лосося и 2 экз. кеты. У обоих видов лососевых нами зарегистрированы только личинки *Anisakis schupakovi*. Ю. С. Саидов (1963) у молоди лососей обнаружил еще три вида личинок нематод — *Contracaecum microcephalum*, *Agamospirura* sp. и *Eustrongylides* sp.

Бедный состав фауны нематод лососевых рыб в Каспийском море, по-видимому, можно объяснить тем обстоятельством, что Каспий находится на краю ареала сальмонид, а согласно правилу В. А. Догеля (1947), паразитофауна рыб обедняется по мере удаления от центра их ареала. Слабая зараженность кеты объясняется тем, что эта рыба была интродуцирована в Каспий в виде оплодотворенной икры и, следовательно, была лишена своей «материнской» нематодофауны. Из местной каспийской фауны нематод кета приобрела пока только анизакидных личинок, а ее молодь через 10—20 дней после выклева скатывается в море (Никольский, 1950), и это резко сокращает вероятность заражения ее в «речной» период жизни. Наоборот, молодь каспийского лосося проводит в реке от 1 года до 2 лет и, по-видимому, заражается нематодами, питаясь олигохетами, гаммаридами, циклопами и др.

Таким образом, фауна нематод лососевых рыб в акватории Каспия не отличается оригинальностью и состоит из широко распространенных у рыб других семейств личиночных форм нематод. Взрослые рыбы в морской период жизни заражены лишь анизакидными личинками, а нематодофауна молоди имеет пресноводный характер.

СЕМЕЙСТВО *ESOCIDAE* — ЩУКОВЫЕ

Вскрыто 69 экз. щук, из которых у 25 экз. (36,2%) обнаружено четыре вида нематод. Из них только один вид — *Raphidascaris acus* — является узкоспецифичным паразитом щуки, остальные — *A. schupakovi*, *C. minutus* и *E. excisus* — встречаются у нее в единичных случаях и являются, в общем, случайными паразитами.

Что же касается *R. acus*, то специфичность его к хозяевам на разных стадиях жизненного цикла проявляется неодинаково. В имагинальной стадии он паразитирует только у щук — его дефинитивных хозяев. Личиночные же формы *R. acus*, наоборот, широко специфичны и приспособлены к паразитированию у большого круга рыб, которые являются их промежуточными хозяевами (Moravec, 1970), что в конечном итоге хорошо сочетается с экологией окончательного хозяина, ведущего хищнический образ жизни. Наличие большого числа промежуточных хозяев — «мирных» рыб — в значительной мере способствует инвазии окончательных хозяев. Обнаружение в нематодофауне щук таких видов нематод, как *A. schupakovi* и *C. minutus*, свидетельствует, вероятно, о том, что щука периодически выходит в слабосоленые участки моря.

Таблица 2

Относительная интенсивность инвазии нематодами различных экологических групп карповых рыб

Вид нематод	Бенто								
	проходные			полупроходные			жилые		
	кутум	усач	рыбец	вобла	лещ	сазан	линь	пескарь	
Filochona sulaki	—	2,0	—	—	—	—	—	—	
Philometra ovata	—	—	—	0,1	0,04	—	—	—	
Thwaitia abdominalis	0,0027	—	—	0,03	0,01	—	—	—	
Philometroides sanguinea	—	—	—	—	—	—	—	—	
Agrachanus scardinii	—	—	—	—	—	—	—	—	
Capillaria brevispicula	—	—	—	0,03	—	—	—	—	
Contracaecum microcephalum	—	—	0,13	0,13	0,16	0,1	0,12	—	
C. spiculigerum	—	—	0,007	—	—	—	—	—	
Porrocaecum sp.	—	—	0,05	0,005	0,03	0,12	—	—	
Raphidascaris acus	—	0,2	0,055	0,02	0,21	0,32	0,09	—	
Anisakis schupakovi	0,002	0,13	0,23	0,06	0,04	0,09	0,09	—	
Agamospirura sp.	0,002	0,8	0,096	0,04	0,01	0,015	0,09	—	
Spiroxis contortus	—	—	—	0,01	—	—	0,018	—	
Cucullanellus minutus	—	—	—	—	—	0,1	—	—	
Eustrongylides excisus	—	0,3	0,02	0,06	—	—	—	—	

СЕМЕЙСТВО *CYPRINIDAE* — КАРПОВЫЕ

Вскрыто в общей сложности 1500 экз. рыб 20 видов, относящихся к 15 родам этого семейства. Суммарно, по собственным и литературным данным, нематодофауна карповых рыб Каспия слагается из 15 видов, из которых шесть составляют ее специфичное ядро, а остальные девять видов — широкоспецифичные паразиты (табл. 2).

По экологическим параметрам рыбы семейства карповых представляют собой многообразную группу: почти каждый вид рыбы занимает определенную экологическую нишу. В ихтиологической литературе принято делить их на четыре трофические группы: бентофаги, планктофаги, хищники и рыбы со смешанным питанием. Кроме того, по образу жизни выделяются три тропические группы: проходные, полупроходные и жилые пресноводные.

В свою очередь, нематод ципринид по способу заражения рыб можно разделить на следующие группы.

1. Виды ((*F. sulaki*, *C. brevispicula*, *E. excisus*, *C. minutus*, *R. acus* и *Porrocaecum* sp.), заражение которыми связано с питанием донными беспозвоночными.

2. Виды (*Th. abdominalis*, *Ph. ovata*, *Ph. sanguinea*, *C. microcephalum*, *C. spiculigerum* и *A. schupakovi*), заражение рыб которыми связано с питанием планктонными организмами.

3. Формы (*A. scardinii*), заражение рыб которыми происходит через паразитических ракообразных — *Argulus coregoni* и *A. foliaceus* (Тихомирова, 1971).

фаги			Планктофаги				Хищники	Смешанное питание		
пресноводные			проходные	полупроходные	жилые пресноводные		полупроходные	жилые пресноводные		
серушка	белоглазка	густера	шемая	чехонь	сома	уклейка северокаспийская	жерех	язь	красноперка	серебристый карась
—	—	—	0,05	—	—	—	—	0,26	—	—
—	—	—	—	—	0,03	—	—	—	—	—
—	—	—	0,04	0,04	—	—	—	—	0,009	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,02
—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,053	—
—	—	—	—	0,02	—	—	0,15	—	—	—
—	0,02	0,02	1,0	—	—	0,37	0,61	0,38	4,51	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,003	—
—	—	—	0,13	0,04	—	—	0,15	—	—	—
—	0,02	0,08	10,5	0,01	—	0,03	0,23	—	0,004	—
—	0,09	0,16	0,9	—	0,05	0,03	3,9	—	0,17	—
—	0,02	0,02	0,3	0,16	0,06	0,02	0,3	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	0,01	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	0,11	—	—	1,8	—	—	—

При условии четкой экологической градации нематоды первой группы должны встречаться преимущественно у бентофагов и рыб со смешанным питанием, а нематоды второй группы у рыб-планктофагов и со смешанным питанием. Однако на самом деле (табл. 2) четких различий в зараженности нематодами отдельных трофических групп не наблюдается. «Планктонные» нематоды *Ph. ovata* чаще встречаются у бентофагов (0,1 против 0,03 у планктофагов), а *Th. abdominalis* одинаково заражает тех и других рыб. У планктофагов и бентофагов встречается одинаковое число видов нематод, относящихся к различным группам по способу заражения.

Приведенные в табл. 2 данные свидетельствуют, с одной стороны, об известной условности принятого деления, а с другой — о гетерогенности фауны карповых в акватории Каспийского моря. Г. В. Никольский (1953) в ихтиофауне Каспия выделяет несколько «фаунистических комплексов», в том числе понто-каспийский пресноводный и бореальный равнинный, куда входят и рыбы семейства карповых. Оба этих фаунистических комплекса очень близки между собой по экологии и морфофизиологическим особенностям, только первый из них сформировался на месте, а второй проник в сравнительно недавнем прошлом, вероятно, в четвертичном периоде.

Нарушение четкости экологических градаций в зараженности различных трофических групп карповых, о которой речь шла выше, по-видимому, связано с тем, что, как отмечал Никольский (1953), при контакте двух фаунистических комплексов в первую очередь обостряются пищевые взаимоотношения между видами обоих комплексов, занимающих сходные экологические ниши. Отражением этой конкуренции и является своеобразное распределение «планктонных» и «бентосных» нематод у рыб различных

трофических групп. Вместе с тем необходимо отметить, что наиболее специализированным формам рыб из обоих комплексов, к тому же не вступающим в конкурентные взаимоотношения из-за пищи с представителями других комплексов, присущи только им свойственные формы нематод. Так, *A. scardinii* и *Ph. sanguinea* встречаются только у красноперки и серебряного карася соответственно. *F. sulaki* приурочена к усачам (единичные находки этих червей у шемаи и язя следует считать случайными).

При анализе нематодофауны карповых в целом обращают на себя внимание низкие показатели инвазии большинством видов нематод. Действительно, в большом количестве встречаются только *F. sulaki* у усача, *C. microcophalum* у шемаи и красноперки, *R. acus* у шемаи. Все эти рыбы (за исключением красноперки) являются проходными, но проводят в реке значительную часть своей жизни. А красноперка — типичный обитатель пресных вод и исследована только в пресноводных районах, поэтому интенсивность заражения ее нематодами выше, чем у других карповых. Такая особенность заражения карповых нематодами позволяет считать, что свойственные им нематоды, будучи, как и сами рыбы, компонентами типично пресноводной фауны, мало характерны для акватории Каспия. Более того, характер распределения особенно широкоспецифичных видов нематод по хозяевам свидетельствует, вероятно, о том, что трофические связи самих рыб в условиях акватории Каспия претерпели существенные изменения по сравнению с пресными водами, являющимися типичными местами обитания этих рыб. Это, в свою очередь, позволяет прийти к выводу о том, что и сами карповые и их нематоды составляют, вероятно, генетически наиболее молодую часть фауны Каспийского моря. Постепенное распреснение моря позволило этим типично пресноводным рыбам проникнуть в акваторию моря, но при этом распространение их ограничено наиболее распресненными его участками. В результате проникновения карповых в море их нематодофауна обогатилась морскими видами — *A. schupakovi*, *C. minutus* и *Agamospirura* sp.

Пресноводное происхождение узкоспецифичной (и части широкоспецифичной) нематодофауны карповых определяет и характер распределения нематод по различным топическим группам рыб и районам акватории моря. Большое число видов узкоспецифичных нематод отмечается у жилых пресноводных и полупроходных рыб (см. табл. 2). Это вполне закономерно, поскольку, обитая в пресных и слабоосолоненных районах, рыбы этих групп имеют более типичный спектр питания и, следовательно, бо́льшую возможность заражения узкоспецифичными видами нематод.

Распределение широкоспецифичных видов нематод по топическим группам рыб несколько иное. Здесь большее число видов нематод отмечается у проходных и полупроходных рыб (см. табл. 2), причем увеличение числа видов связано в первую очередь с появлением морских форм. Это вполне понятно, если учесть образ жизни хозяев.

Распределение нематод карповых рыб по акватории Каспия в полной мере отражает пресноводное происхождение большинства из них. Все узкоспецифичные виды нематод встречаются в опресненном Северном Каспии, а в Среднем и Южном Каспии обнаружены лишь единичные экземпляры *F. sulaki*, *Th. abdominalis* и *Ph. ovata*. Широкоспецифичные нематоды у карповых обнаружены по всей акватории моря, но все же больше их (восемь видов) в Северном Каспии, а в других районах вдвое меньше.

СЕМЕЙСТВО *SILURIDAE* — СОМОВЫЕ

Вскрыто 58 экз. сома, из них 33 экз. (56,9%) были инвазированы семью видами нематод, кроме того, в литературе имеются сведения о находках у сомов еще трех видов нематод. Всего лишь два вида — *Anisakis schupakovi* и *Eustrongylides excisus* — доминантные формы в нематодофауне сома. Личинки *R. acus*, *C. spiculigerum*, *C. microcephalum*, *Agamospirura* sp., *C. minutus* и другие встречаются у него редко и с невысокой интенсивностью.

Сомы очень рано переходят на хищническое питание (молодь рыб находили в кишечнике 12-суточных мальков сома — Казанчеев, 1963). Поэтому состав нематодофауны и ее количественные показатели у сома находятся в прямой зависимости от зараженности ими тех видов рыб, которыми питается сом в данном районе. В частности, высокая степень зараженности сомов анизакидными и эвстронгилидными личинками является отражением сильной зараженности этими же личинками молоди судака, ерша, окуня и других рыб, входящих в пищевой спектр сома.

Соответственно экологии сома, который ведет полупроходной образ жизни и в море держится в пределах устьев рек, его нематодофауна состоит в основном из пресноводных и эвригалинных форм, и лишь *A. schupakovi* и *C. minutus* — гельминты морского происхождения.

СЕМЕЙСТВО *PERCIDAE* — ОКУНЕВЫЕ

Вскрыто 188 экз. рыб четырех видов, относящихся к трем родам этого семейства, из них заражены нематодами 77 экз. (41,0%). Обнаружено восемь видов нематод, из которых *Camallanus lacustris* и *C. truncatus* — специфичные паразиты этих рыб, а *C. minutus*, *C. micricephalum*, *Porracaecum* sp., *R. acus*, *A. schupakovi* и *E. excisus* широко распространены у рыб других семейств.

C. lacustris встречен у судака, окуня и ерша, а *C. truncatus* у судака и окуня. Морской судак, экология которого сильно отличается от экологии указанных рыб, лишен специфичных нематод. Таким образом, специфичная нематодофауна окуневых Каспия складывается из видов, приуроченных к семейству в целом, но не к отдельным видам рыб. Объясняется это сходством трофических связей окуневых рыб, которым присущ хищнический характер питания. Наряду с хищничеством окуневые потребляют и беспозвоночных, хотя последние играют лишь вспомогательную роль в питании этих рыб. Образ жизни окуневых различен: к полупроходным рыбам относится судак, к морским — морской судак, а к жилым пресноводным — окунь и ерш. Последнее обстоятельство влияет на зараженность окуневых специфичными нематодами. Более высокая относительная интенсивность инвазии этими нематодами (до 0,1) зарегистрирована у жилых пресноводных форм, у полупроходных она значительно ниже (0,04), а морские вовсе лишены специфичных форм. Сходная картина наблюдается и в зараженности окуневых широкоспецифичными нематодами. Большее число этих нематод обнаружено у полупроходных и пресноводных рыб — пять видов, а у морского судака всего два вида — *A. schupakovi* и *E. excisus*. Последнее обусловлено преимущественным питанием морского судака кильками, атериной и другими рыбами, которые сами слабо заражены нематодами.

Шесть из восьми зарегистрированных у окуневых нематод являются пресноводными и распространены только в Северном Каспии. Два вида морского происхождения: *A. schupakovi* и *C. minutus* встречаются по всей акватории Каспия, но чаще инвазируют окуневых в Среднем и Южном Каспии.

СЕМЕЙСТВО *GOBIIDAE* — БЫЧКОВЫЕ

Вскрыто 283 экз. бычков семи видов, относящихся к трем родам этого семейства; у 154 экз. рыб (54,4%), зараженных нематодами, обнаружено восемь этих паразитов. Только *Cucullanellus minutus* и *Capillaria gobionina*

приурочены к рыбам этого семейства и составляют ядро нематодофауны гобиид. Все остальные — личиночные формы, широко распространенные у рыб других семейств. Небезынтересно отметить, что один из обычных для каспийских бычков видов — *C. minutus*, в Каспии появился недавно в связи с акклиматизацией здесь черноморской камбалы-глоссы, которая является одним из основных дефинитивных хозяев *C. minutus* в Черном море. Глосса практически не прижилась в Каспии и в уловах встречается очень редко, а ее обычный паразит — *C. minutus* — прижился вполне и сейчас едва ли не самый массовый в Каспии вид, паразитирующий у экологически близких к камбалам рыб семейства бычковых. В отдельных случаях мы насчитывали до 900 экз. этих червей в одном бычке.

C. minutus обнаружен у всех исследованных нами видов бычков, а другой специфичный вид — *C. gobionina* — найден пока у двух видов бычков. Таким образом, специфичная нематодофауна бычковых рыб Каспия складывается из видов, приуроченных к семейству в целом, но не к отдельным видам рыб. Объясняется это своеобразием биологии бычковых рыб. Прежде всего их отличает чрезвычайно широкая эвригалинность. Так, бычок песочник, горлан, кругляк, цуцик и другие свободно живут в пресных водах и в култуках с соленостью до 40,5‰ (Рагимов, 1965). Так же широк и пищевой диапазон этих рыб. Будучи бентофагами, бычковые на различных участках ареалов питаются разнообразной пищей. Рассмотрим, к примеру, питание бычка-песочника. В Северном Каспии он питается преимущественно ракообразными (70,5%), моллюски составляют 14,3% его пищи, рыбная пища составляет 8% рациона (Шорыгин, 1952). В Среднем Каспии песочник потребляет преимущественно моллюсков (55%) и керес (23,5%), ракообразные и рыбы занимают соответственно 11 и 4,5% рациона (Азизова, 1962). В Красноводском заливе песочник является хищником (рыбы в его питании занимают 47%) и червеедом (30%), моллюски в питании занимают лишь 1,7% (Азизова, 1962). В западной части Южного Каспия в питании песочника преобладают моллюски (спидесмия) — 76%, а из ракообразных — исключительно крабы — 24% (Рагимов, 1965).

Соответственно особенностям питания песочника его нематодофауна имеет большее видовое разнообразие (семь видов) в Северном Каспии. В морских районах Среднего и Южного Каспия фауна нематод песочника значительно обеднена и насчитывает всего три вида.

Соленость вод также отчетливо влияет на состав нематодофауны бычков в различных районах. Узкоспецифичные виды нематод наибольшее распространение у этих рыб получили в морских районах с соленостью до 13‰. Здесь экстенсивность инвазии *C. minutus* доходит до 100%. Из широкоспецифичных нематод в морских районах распространены только *A. schupakovi* и *Agamospirura* sp. В опресненных и слабоосолоненных районах инвазия узкоспецифичными нематодами значительно слабее, но *C. gobionina*, по-видимому, более эвригалинна, чем *C. minutus*, и встречается здесь чаще. Число широкоспецифичных видов нематод в опресненных районах больше главным образом за счет пресноводных и эвригалинных форм — *C. microcephalum*, *R. acus*, *Spiroxis contortus* и *E. excisus*.

Кроме рассмотренных выше семейств рыб в Каспии обитают также представители семейств *Cobitidae* (два вида), *Gadidae* (один вид), *Gasterosteidae* (один вид), *Syngnathidae* (один вид), *Mugilidae* (два вида) и *Atherinidae* (один вид). Нематодофауна всех перечисленных выше рыб состоит исключительно из личиночных форм нематод, составляющих широкоспецифичную часть паразитической нематодофауны Каспия.

Заключение

Наиболее богатая в видовом отношении нематодофауна выявлена у рыб семейства карповых, осетровых, окуневых и бычковых, составляющих основу коренной ихтиофауны Каспия. Рыбам этих же семейств свойственны узкоспецифичные виды нематод, закономерно паразитирующих преимущественно или исключительно у рыб данного семейства: у осетровых — семь видов, у карповых — шесть видов, у окуневых и бычковых — по два вида и один такой вид у щуковых. Нематодофауна остальных девяти семейств рыб слагается только из широкоспецифичных, главным образом личиночных форм нематод.

Характер специфичности паразитов зависит от степени экологической пластичности рыб того или иного семейства. Нематодофауна осетровых, в частности, складывается из видов, проявляющих специфичность к семейству в целом. На примере нематодофауны карповых и щук, которым свойственны более узкие и четкие экологические ниши, прослеживается тенденция к выработке узкой специфичности к одному или нескольким экологически близким видам хозяев.

Аналогичный параллелизм прослеживается и в других аспектах экологии рыб и паразитирующих у них нематод. Эвригалинность осетровых и пресноводный характер карповых, некоторых окуневых и других рыб накладывает свой отпечаток на состав и распространение их узкоспецифичных нематод по акватории Каспийского моря.

Широкоспецифичная фауна нематод рыб Каспия насчитывает 12 видов, что составляет 40% от общего числа видов нематод. Она слагается в основном из личиночных форм, паразитирующих во взрослом состоянии у рыбоядных птиц и водных млекопитающих. Лишь 1 из 12 видов личинок нематод (*R. acus*) достигает половой зрелости в организме хищной рыбы. Это обстоятельство свидетельствует о том, что становление ихтиофауны и нематодофауны Каспия шло в условиях постоянного пресса хищников из числа птиц и млекопитающих, а не рыб.

Особенностью нематодофауны рыб Каспия является преобладание по числу видов пресноводных форм (только четвертая часть нематод рыб Каспия имеет морской характер). Однако по показателям зараженности у рыб превалируют элементы морского происхождения. Кроме того, последние распространены по всей акватории Каспия, в то время как ареалы пресноводных форм ограничены наиболее распресненными районами, в основном Северного Каспия и лишь отчасти Среднего и Южного.

Показанное выше разнообразие характера специфичности и других черт экологии нематод и их хозяев свидетельствует о различии возраста и генезиса отдельных компонентов фауны Каспийского моря.

ЛИТЕРАТУРА

Азизова И. А. 1962. Бычки Каспийского моря. Канд. дисс. Махачкала.

Атаев А. М., Ломакин В. В., 1969. К изучению гельминтов рыб Каспийского моря.— Материалы научн. конф. ВОГ, ч. II, с. 137—145.

Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз.

Догель В. А., Быховский Б. Е. 1939. Паразиты рыб Каспийского моря. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Казанчеев Е. П. 1963. Рыбы Каспийского моря. М., Пищепромиздат.

Никольский Г. В. 1950. Частная ихтиология. М., изд-во «Сов. наука».

Никольский Г. В. 1953. О биологической спецификации фаунистических комплексов и значение их анализа для зоогеографии. В сб. «Очерки по общим вопросам ихтиологии». М.—Л., Изд-во АН СССР, с. 65—76.

Пискунов И. А. 1965. Распределение осетровых в Каспийском море. В сб. «Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия». М., «Наука», с. 213—233.

Рагимов Д. В. 1965. Видовой состав, биология и запасы бычковых (*Gobiidae*) западного побережья Среднего и Южного Каспия. Автореф. канд. дисс. Баку.
Саидов Ю. С. 1963. Гельминтофауна рыб и рыбоядных птиц Дагестана. Канд. дисс. М., ГЕЛАН.
Соколова И. Ю. 1952. Питание осетровых рыб в Северном Каспии после вселения *Nereis succinea*. Сборник работ по акклиматизации *N. succinea*. М., Изд-во МОИП, с. 145—232.
Тихомирова В. А. 1971. К биологии нематод сем. *Skrjabillanidae* (Camallanata).— Труды ГЕЛАН, 22, с. 108—111.
Шорыгин А. А. 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат.
Шульман С. С. 1958. Специфичность паразитов рыб. В сб. «Основные проблемы паразитологии рыб». Л. Изд. ЛГУ, с. 109—121.
Moravec F. 1970. Studies on the development of *Raphidascaris acus* (Bloch, 1779) (*Nematoda*: *Heterochelidae*).— Vestik cs. spol. zool. (Acta soc. zool. Bohemoslov.), 34, N 1, p. 33—49.

ИССЛЕДОВАНИЕ КОНЕЧНЫХ ПРОДУКТОВ БЕЛКОВОГО ОБМЕНА ПРИ СОДЕРЖАНИИ НЕМАТОД МЛЕКОПИТАЮЩИХ И РЫБ В РАСТВОРАХ РАЗЛИЧНЫХ БЕЛКОВ

Н. А. МАЖУГА

Известно, что некоторые конечные продукты обмена белка, например мочевина, образуются в избыточных количествах у нематод, находящихся в неблагоприятных условиях среды (Savel, 1955; Weinstein, 1960; Говорова, 1965, и др.). Известно также, что некоторые продукты белкового обмена играют определенную роль в осуществлении функций осморегуляции, например мочевина у цестод акуловых рыб (Simmons, 1961; Smyth, 1969), аминокислоты у аскарид (Бердыева, Шишова — см. статью настоящего сборника). В связи с этим нам представляется важным исследование продуктов расщепления и обмена белка, ретенция и экскреция азота при потреблении нематодами белков различной структуры и биологической ценности. Поставленные вопросы и определили цель настоящей работы.

Материалы и методы

Материалом служили: нематода млекопитающих *Ascaris suum* и рыбья нематода *Contracaecum aduncum*. Методика определения поглощения белков описана в нашей ранней работе (Шишова, Мажуга, 1970). С целью изучения конечных продуктов белкового обмена у *Ascaris suum* и *Contracaecum aduncum*, в зависимости от среды их обитания, мы использовали условия инкубации гельминтов, описанные в той же работе. Аммиак и мочевину как в полостной жидкости, так и в среде обитания и тканях нематод определяли методом Конвея. Количество аминокислот в полостной жидкости *Ascaric suum* после содержания последних в тех же растворах белков мы определяли методом бумажной хроматографии (по методу Гири в модификации Пасхиной, 1964).

Результаты исследования

На первом этапе нами было определено количество аминокислот в полостной жидкости аскарид при содержании их в растворах белка высокой биологической ценности (казеин) и различной структуры (денатурированные и нативные). Результаты этого определения представлены в табл. 1.

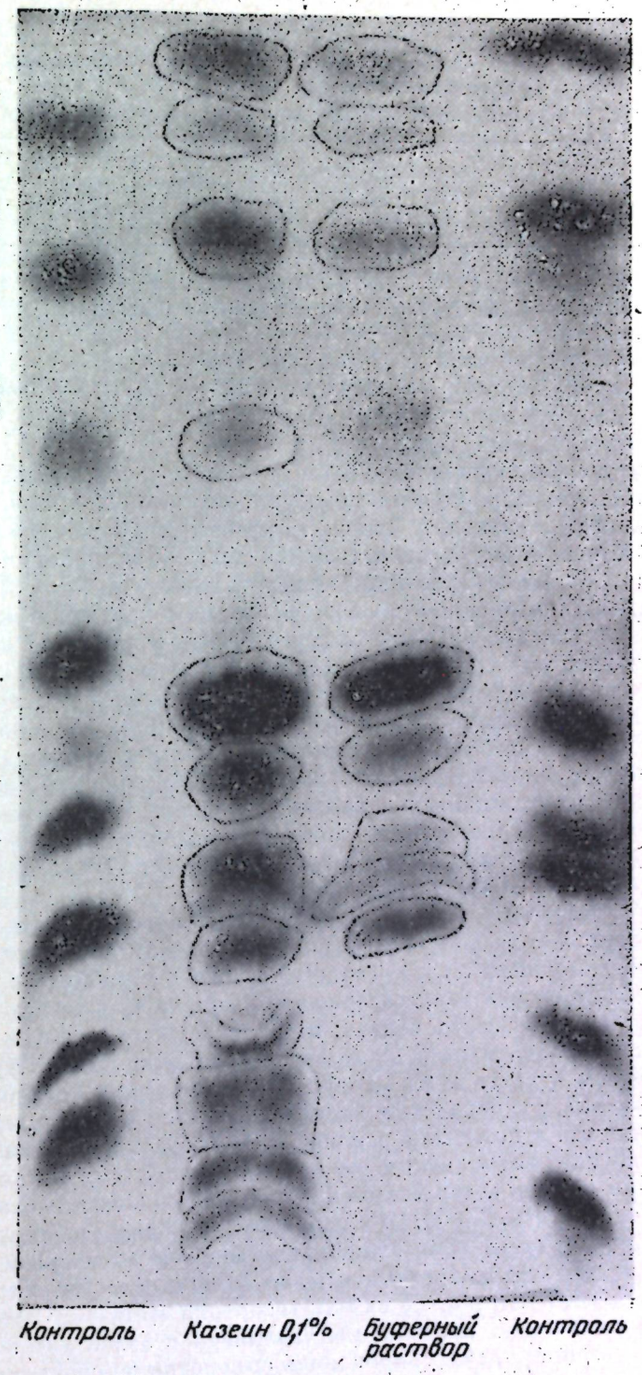


Рис. 1. Хроматограмма. Аминокислотный «пул» в полостной жидкости нематод при содержании их в растворе казеина (0,1%) и в солевом безбелковом растворе

1 — лизин; *2* — аргинин; *3* — серин; *4* — глютаминовая кислота; *5* — аланин; *6* — тирозин; *7* — метионин; *8* — фенилаланин; *9* — лейцин; *10* — валин; *11* — триптофан; *12* — треонин; *13* — глицин; *14* — аспарагиновая кислота; *15* — гистидин; *16* — цистин

Таблица 1

Количество аминокислот в полостной жидкости аскарид, содержащих в растворах 0,1-процентные различные белки (в мкМ в 1 мл)
(представлены средние данные из 10 опытов)

	Лейцин	Фенилаланин	Валин + метионин	Аланин + треонин	Глютаминовая кислота	Аспарагиновая кислота + аргинин	Лизин
Казеин	0,369±0,059	0,345±0,042	0,351±0,049	0,52 ±0,042	0,21±0,03	0,578±0,054	0,234±0,029
Сыворотка лошадиная денатурированная	0,250±0,021	0,320±0,024	0,298±0,04	0,488±0,058	0,2±0,019	0,541±0,052	0,23+0,03
Сыворотка лошадиная нативная	0,245±0,02	0,240±0,024	—	0,380±0,039	0,202±0,02	0,357±0,028	0,22±0,015
Буфер (Goil)	0,230±0,02	0,26 ±0,025	0,150±0,005	—	0,2±0,009	0,32±0,03	0,2±0,01

Полученные данные свидетельствуют о том, что при значительном потреблении аскаридами белка (казеин, денатурированный белок сыворотки крови) по сравнению с нативным белком и буфером увеличивается концентрация ряда аминокислот в полостной жидкости (фенилаланин, валин + + метионин, аланин + треонин, аспарагиновая кислота + аргинин). Концентрация глютаминовой кислоты и лизина в полостной жидкости не изменяется независимо от потребленного белка. Количество лейцина повышается только при содержании нематод в растворе казеина. На рис. 1 (хроматограмма) представлены сравнительные данные аминокислотного «пула» в полостной жидкости при содержании нематод в растворе казеина (0,1%) и в солевом безбелковом растворе. При помещении аскарид в раствор казеина они заметно потребляют белок, расщепляют его и в полостной жидкости повышается концентрация аминокислот. При содержании аскарид в солевом растворе концентрация аминокислот в свободном «пуле» значительно ниже. Полностью отсутствуют такие аминокислоты, как тирозин, гистидин, аргинин, лизин, цистин.

Наряду с увеличением концентрации аминокислот в полостной жидкости наблюдается более высокая экскреция конечных продуктов обмена белка (аммиак и мочевина), что свидетельствует о катаболизме потребленного белка. Мы исследовали содержание аммиака и мочевины при инкубации аскарид в растворах белков: казеина, белка сыворотки крови (денатурированный и нативный) и в буферном растворе (Goil, 1966). Результаты приведены в табл. 2. Как видно из таблицы, при поглощении гельминтами казеина, мы наблюдали значительное выделение аммиака в среду и содержание его в полостной жидкости (4, 82, 3,325 мг соответственно). При поглощении гельминтами денатурированной сыворотки аммиака выделилось в среду и содержалось в полостной жидкости несколько меньшее количество (3,016, 2,582). При помещении аскарид в раствор нативного белка сыворотки крови образование аммиака резко уменьшается (2,635, 2,27), контролем служили гельминты, помещенные в безбелковую среду буфер pH 7,4, где наблюдалась низкая экскреция аммиака. Следовательно, избыточное количество аммиака мы связываем с более интенсивным потреблением казеина и денатурированной сыворотки по сравнению с нативным белком и буфером.

Это согласуется с данными, полученными нами ранее (Шишова, Мажуга, 1970), где было показано, что потребление казеина *Ascaris suum* составляет 57% от исходного количества, сыворотка денатурированная потреблялась несколько меньше (37%), сыворотка нативная — 12%.

Количество мочевины в среде и полостной жидкости также зависит от количества потребленного белка. Незначительное ее количество выявлено при содержании нематод в солевом безбелковом растворе (см. табл. 2). Однако содержание ее в полостной жидкости колеблется в незначительных пределах.

Дальнейшим этапом нашей работы являлось исследование потребления белков различной структуры и биологической ценности у нематод *Contracaecum aduncum* от трески, а также определение конечных продуктов белкового обмена у нематод рыб в зависимости от белкового состава среды содержания. Исследовалось поглощение казеина, белков сыворотки крови лошади (денатурированные и нативные), желатины и белка мышц рыб указанными нематодами. Условия опытов те же, что и в экспериментах с *Ascaris suum*.

Результаты исследования (рис. 2) свидетельствуют о том, что все испытанные белки поглощаются нематодами рыб (трески) практически в равной степени. Несколько интенсивнее поглощаются за 24 часа белки мышц трески (60%). Отмечается некоторая разница в поглощении белков денатурированной (51%) и нативной (40%) сыворотки крови. Желатина поглощается нематодами рыб в равной степени с денатурированным белком.

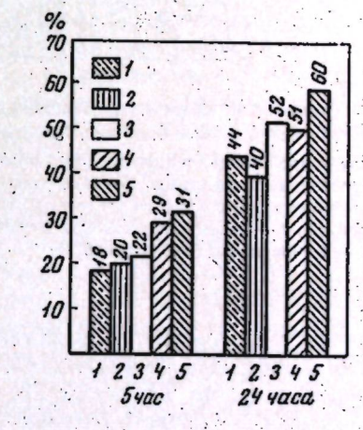


Рис. 2. Поглощение белков различной биологической ценности и структуры нематодами рыб (в %)
По вертикали: процент поглощения 1 гельминтов из 10 мл среды;
1 — казеин;
2 — желатина;
3 — белки мышц рыб (трески);
4 — белки сыворотки крови (нативные);
5 — белки сыворотки крови (денатурированные)

Таблица 2

Количество аммиака и мочевины в полостной жидкости аскарид и в среде их содержания при инкубации в течение 24 час. (в мг% азота)

Среда	Количество аммиака и мочевины в среде		Количество аммиака и мочевины в полостной жидкости	
	аммиак	мочевина	аммиак	мочевина
Казеин	4,82	2,36	3,325	1,927
Сыворотка лошадиная денатурированная	3,016	2,36	2,582	2,067
Сыворотка лошадиная нативная	2,635	1,46	2,27	1,58
Буфер	2,38	0,98	3,6	2,14

Несколько меньшее количество отмечалось для казеина (44%). Результаты наших наблюдений позволяют говорить о том, что исследованные нематоды имеют, по-видимому, денатурирующий белок фактор, поскольку они потребляют нативный белок.

Данные по соотношению конечных продуктов азотистого обмена у нематод рыб (как в среде содержания, так и тканях) при содержании их в средах с различным белковым составом представлены на рис. 3. Эти данные показывают, что количество аммиака и мочевины в т анях нематод,

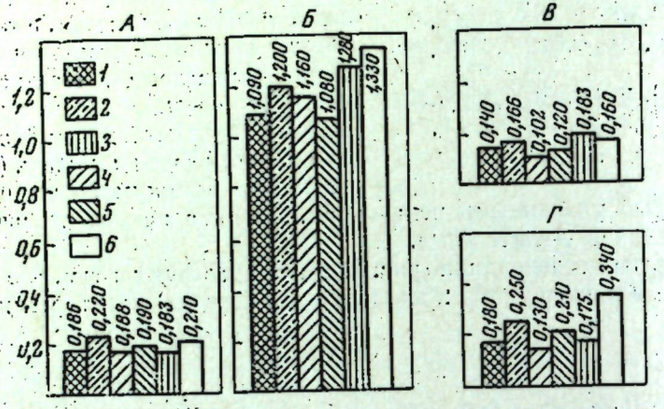


Рис. 3. Количество аммиака и мочевины в среде и тканях *Contracaecum aduncum* при инкубации их (в течение 24 час.) в различных средах

А — содержание аммиака в 1 мг азота на 1 г ткани; *Б* — экскреция аммиака в среду при инкубации 1 г гельминтов в 10 мл среды; *В*— содержание мочевины в 1 мг азота на 1 г ткани; *Г* — экскреция мочевины в среду при инкубации 1 г гельминтов в 10 мл среды; *1* — буферный раствор; *2* — казеин; *3* — желатина; *4* — белки сыворотки крови (нативные); *5* — белки сыворотки крови (денатурированные); *6* — белки мышц рыб (трески)

содержащихся в растворах различных белков, не отличается значительно от содержания их в буферном растворе (безбелковая среда). Несколько большее количество мочевины, экскретируемое в среду, по сравнению с ее экскрецией в солевой раствор наблюдается при содержании нематод в растворе белка мышц рыб. В этом случае отмечалось несколько большее потребление белка. Экскреция мочевины в среду при содержании нематод в растворах других исследованных белков практически равна экскреции мочевины в солевую безбелковую среду.

Таким образом, ретенция азота поглощенных белков нематодами рыб очень высокая. Аммиак и мочевина экскретируются данными гельминтами в незначительных количествах, и практически их выделение не зависит от потребленного белка.

Обсуждение результатов

В наших предыдущих работах (Шишова, Мажуга, 1970; Шишова-Касаточкина, Лев, 1970) показано, что нематоды млекопитающих (например, свиная аскарида) преимущественно потребляют белок высокой биологической ценности и определенной структуры. В частности, у этих нематод можно отметить максимальное потребление казеина — белка молока, являющегося наилучшим, специфическим пищевым белком для питания млекопитающих. Показано также, что эти нематоды не имеют денатурирующего белок фактора, осуществляющего подготовку белка к перивариванию протеиназами. Эти факты свидетельствуют о том, что потребление белков у аскариды связано с адаптацией нематод млекопитающих к определенному составу и структуре белка, а также о связи процессов питания гельминта и хозяина. В данной работе мы убедились, что денатурированные белки (развернутой структуры), поглощаемые гельминтами (убыль из среды), не адсорбируются на поверхности, а поглощаются аскаридой, поскольку при высоком потреблении белка содержание аминокислот полостной жидкости возрастает пропорционально поглощенному белку.

У нематод хищных рыб (на примере *Contracaecum aduncum*) наблюдалась несколько иная картина. Наряду с белками высокой биологической ценности (белок сыворотки крови, белок мышц рыб, казеин) нематоды рыб поглощают также белок низкой биологической ценности — желатину — растворимый коллаген. В данном случае не наблюдалось строгой специфичности поглощения белков. Однако отмеченное потребление белков также указывает на соответствие с потребностью в белках у хозяина. Как известно, коллаген занимает одно из первых мест среди соматических белков рыб. Поглощение нематодами рыб желатины в равной степени с полноценными белками можно до некоторой степени объяснить адаптацией их к потребности в пищевых веществах хозяина. *Contracaecum aduncum* поглощают не только денатурированный белок, но и нативный (несколько в меньшем количестве). Это указывает, что они имеют не только протеолитические ферменты, но и денатурирующий белок фактор. Причем мы наблюдали, что локализация гельминтов в желудочно-кишечном тракте связана с наличием пищевых масс, в том числе и непереваренной пищи. Как известно, переваривание у рыб — медленно протекающий процесс, который длится несколько дней, в отличие от этого процесса у млекопитающих. Нематоды рыб в процессе адаптации к особенностям среды более приспособлены к потреблению нативных белков различного аминокислотного состава. У нематод рыб наблюдается высокая ретенция азота белка и низкая экскреция конечных продуктов обмена. Выделение азота является показателем распада белка в организме. Организм животного, особенно рыб, способен «сберегать белки» за счет других пищевых веществ (Кремер, 1965; Hoar, Randall, 1969) в случае недостаточного или нерегулярного поступления белка с пищей. Организм животного стремится израсходовать столько белка, сколько он получает (азотистое равновесие), однако белковое питание, при котором организмом обеспечивается лишь покрытие неизбежных потерь азота, не создает необходимых условий для нормального его функционирования. Ретенция азота, положительный азотистый баланс, как показано на млекопитающих, имеет большое значение для жизнедеятельности организма (Кремер, 1965). Высокая ретенция азота белка и низкая экскреция конечных продуктов обмена (энергетически более выгодные условия), наблюдаемые у нематод хищных рыб, подтверждает связь обмена гельминтов и хозяина.

Наши исследования приводят к следующим выводам.

Концентрация некоторых аминокислот в свободном «пуле» полостной жидкости пропорциональна поглощенному белку.

Экскреция конечных продуктов обмена белка (аммиак, мочевина) увеличивается при поглощении белка, что свидетельствует о катаболизме поглощенного белка.

Потребление белков нематодами рыб (на примере *Contracaecum aduncum*) отличается от их потребления *Ascaris suum* меньшей специфичностью.

Потребление нативного белка нематодами рыб свидетельствует о наличии у них денатурирующего белок фактора.

ЛИТЕРАТУРА

Говорова С. В. 1965. Конечные продукты азотистого обмена *Ascaridia galli*.— Материалы к научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов, 2, с. 67—70.
Кремер Ю. Н. 1965. Биохимия белкового питания. Рига, изд-во «Зинатне», с. 273—278.
Пасхина Т. С. 1964. Современные методы в биохимии. М., изд-во «Медицина», с. 162—180.
Шишова-Касаточкина О. А., Лев Н. А., 1970. Специфика потребления белков свиной аскаридой. В кн. «Проблемы паразитологии в Прибалтике». Рига, изд-во «Зинатне», с. 103—104.
Шишова О. А., Мажуга Н. А. 1970. Специфика потребления белков *Ascaris suum*.— Труды ГЕЛАН, 21, с. 151—157.
Goll M. M. 1966. Physiological studies on trematodes: the osmotic activity of gastrothylax crumenifer.— J. Parasitol., 56, N 1, p. 101—104.
Hoar W. S., Randall D. J. 1969. Fish physiology, v. 1. Acad. Press., p. 398—402.
Savel J. 1955 Edudes sur la metabolisme proteiques d'*Ascaris lumbricoides* Linne 1758.— Rev. Path. comp., 55, p. 52—121, 213—279.
Simmons J. E. 1961. Urease activity in trypanorhynch cestodes.— Biol. Bull. mar. biol. Lab. Woods Hole, 121, p. 535—546.
Smyth J. D. 1969. The physiology of Cestodes. Oliver. Boyd. Edinburgh, p. 225.
Weinstein P. P. 1960. Excretory mechanisms and excretory products of nematodes host influence on parasite physiology, New Brunswick. Ed.: Stauber, L. A. Rutgers Univ. Press, p. 65—92.

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И ОНТОГЕНЕЗ ТРЕМАТОДЫ *LINSTOWIELLA VIVIPARAE (PROHEMISTOMATIDAE)*

В. Ф. МИЩЕНКО

Изучением данного вида трематоды занимались Линстов (Linstow, 1877), Шидат (Szidat, 1933), В. Е. Судариков (1956, 1961), Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский (1968). Самостоятельность рода *Linstowiella* принималась одними авторами и отрицалась другими. Положение вида в системе трематод до настоящего времени оставалось спорным, так как жизненный цикл не был окончательно расшифрован. Дискуссия по этому вопросу подробно изложена в указанных работах В. Е. Сударикова. К моменту наших исследований систематическое положение вида определялось следующим образом: вид известен под названием *Linstowiella viviparae* (Linstow, 1877) Szidat, 1933 [синонимы: *Monostomum viviparae* Linstow, 1877 — метацеркария; *Paracoenogonimus viviparae* (Linstow, 1877) Mehra, 1947]. Известны метацеркарии из мантии моллюсков-лужанок *Viviparus viviparus*, была описана марита из *Anas platyrhynhos dom.*, *Larus argentatus*. Оставался открытым вопрос о церкарии и о промежуточном хозяине. Не описаны мирацидий и спороциста.

Нашей задачей являлось изучение жизненного цикла, биологии и морфологии отдельных стадий и уточнение положения вида в системе трематод.

Материал и методика

Яйца для изучения и инкубации получались извлечением их из матки мариты, а также из фекалий экспериментально зараженных утят. Инкубирование яиц проводилось в «висячей капле» и в чашках Петри с профильтрованной речной водой. Заражение моллюсков мирацидиями проводилось в пол-литровых банках, содержащих три — пять моллюсков, или в трехлитровых сосудах, в которые предварительно помещали яйца трематоды

с развившимися эмбрионами. В качестве возможных промежуточных хозяев изучались моллюски: *Viviparus viviparus*, *Bithynia tentaculata*, *Limnaea stagnalis*, *L. auricularia*, *L. palustris*, *Physa fontinalis*, *Coretus corneus*, *Valvata piscinalis*. К моллюскам, выделявшим моностомных фуркоцекарий, подсаживали не зараженные метацеркариями помеченные моллюски *V. viviparus*, которых вскрывали через 3—4 дня на предмет обнаружения молодых метацеркарий. При выявлении ассортимента дополнительных хозяев нами исследованы приведенные выше восемь видов моллюсков, три вида пиявок — *Herpobdella octoculata*, *Glossiphonia complanata*, *Helobdella stagnalis*, и пять видов рыб — *Proterorhinus marmoratus*, *Blicca bjoercna*, *Aspius aspius*, *Syngnathus nigrolineatus*, *Pungitius platygaster*. Экспериментальное заражение моллюсков *V. viviparus* церкариями *L. viviparae* проводилось во взвеси церкарий. Через 1—2 часа моллюсков отсаживали и содержали в речной проточной воде в садках из капроновой сетки или (контрольные) в полиэтиленовых аквариумах. Через каждые двое суток моллюсков вскрывали для изучения. Извлечение метацеркарий из цист велось в слабых растворах антиформина (NaClO). Мариты *L. viviparae* были выращены в эксперименте из метацеркарий у домашних утят различного возраста. При выявлении ассортимента дефинитивных хозяев нами было исследовано 12 видов птиц — *Anas platyrhynchos dom.*, *A. platyrhynchos*, *Aythya marila*, *A. fuligula*, *A. ferina*, *Netta rufina*, *Cygnus olor*, *Anser anser*, *Podiceps cristatus*, *Fulica atra*, *Larus argentatus*, *Sterna hirundo*, и один вид млекопитающих — енотовидная собака (*Nyctereutes procionoides*).

Изучение всех стадий онтогенеза трематоды велось на живых экземплярах в воде (мирацидий, церкария) и физрастворе (метацеркария, марита) или в 1-процентном растворе мочевины (церкария), без окрашивания, с окрашиванием нейтральным красным (все стадии) или сульфатом нильского голубого (мирацидий).

Методом импрегнации серебром изучали топографию сенсилл и выходов протоков желез у церкарий и мариты, топографию эпителиальных пластинок и папилл у мирацидия. Тотальные препараты окрашивали уксуснокислым кармином (без предварительной фиксации или после фиксации 80° спиртом) с последующим заключением в глицерин, поливинилпирролидон (Bueding, Schiller, Bourgeolis, 1967) или в канадский бальзам. Обезвоживание проводили спиртами.

Полевые исследования и эксперименты проводили на территории Астраханского государственного заповедника им. В. И. Ленина.

Жизненный цикл и некоторые особенности биологии *L. viviparae*

Жизненный цикл *L. viviparae* осуществляется по схеме: птица — моллюск — моллюск. Дефинитивными хозяевами нами выявлены: хохлатая чернеть — *Aythya fuligula* (впервые), утка домашняя — *Anas platyrhynchos dom.*, (экспер.), серебристая чайка — *Larus argentatus*. Функции промежуточного и дополнительного хозяев оказались четко приуроченными к одному виду моллюска — *Viviparus viviparus*. Сроки развития отдельных стадий онтогенеза установлены экспериментально.

В тонком отделе кишечника домашней утки на третьи сутки после заражения метацеркариями развивается половозрелая марита. В наших экспериментах заражение происходило лучше, если в течение нескольких дней до опыта и в течение опыта утят кормили только вареной рыбой. При этом, по-видимому, пищеварительный тракт освобождается от грубых растительных остатков, что способствует приживаемости метацеркарий. Срок жизни трематоды в кишечнике домашней утки не превышает 5 суток.

Из отложенных трематодами яиц при температуре 18—25° мирацидий вылупляется через 36—38 дней (или через 15—18 дней после начала дробления зиготы), однако латентный период до начала дробления очень растягивается и яйца с покоящейся зиготой и с начавшимся дроблением находили даже через 80 дней. Мирацидий имеет отрицательный фототаксис и положительный геотаксис. Мирацидий совершает непрерывные круговые поисковые движения со скоростью 1,5 мм/сек (при температуре 24°); проходя через след моллюска, уже не сходит с него и быстро достигает моллюска.

Мирацидии могут внедряться в моллюсков, зараженных метацеркариями *L. viviparae*. Партениты развиваются в моллюске 5—8,5 месяцев (при температуре 15—18°). Продуцирование партенитами церкарий неравномерно в течение суток: основная масса церкарий (80%) выделяется с 8 до 16 час., пик выделения с 10 до 14 час., в период с 22 до 6 час. выделения не происходит. При температуре ниже 18° выделение церкарий резко снижается, при температуре ниже 16° прекращается. Таким образом, продуктивность спороцист зависит от условий, определяющих активность моллюска.

Экстенсивность инвазии моллюсков в авандельте Волги партенитами *L. viviparae* равна 0,3—1% (из 2012 исследованных моллюсков), причем партенитами заражены моллюски размером раковины от 23 до 28 мм.

Церкарии имеют отрицательный фототаксис, положительный геотаксис. Максимальная продолжительность жизни церкарии при температуре 22—30° достигала 53 час., основная масса церкарий гибнет к концу вторых суток. Церкарии не проникают в моллюска, из которого вышли. Метацеркарии инцистируются в тканях мантии, ноги и головы моллюска и достигают инвазионной стадии примерно через 50 дней и могут затем длительное время сохранять инвазионную способность. Церкарии могут внедряться в моллюсков всех возрастов (кроме эмбрионов), в том числе в уже зараженных метацеркариями; таким образом, происходит накопление инвазии метацеркарий и с возрастом моллюска степень интенсивности инвазии возрастает по экспоненте (от 20 метацеркарий у моллюска с размером раковины 6 мм до 5000 метацеркарий у моллюска с раковиной 32 мм).

Анализируя особенности жизненного цикла данного вида трематоды, трудно объяснить ее находки у хищных птиц: *Circus aeruginosus*, *Milvus korschun* (Жуков, 1956). *Pandion haliaeus* (Шигин, 1961), у крачек: *Sterna hirundo* и *S. paradisea* (Szidat, 1936), а также у *Stercorarius parasiticus* (Смогоржевская, 1954). Приводимый И. Е. Быховской-Павловской (1962) рисунок трематоды, определяемой как *L. viviparae* и находимой у перечисленных видов птиц, более подходит по размерам (около 1 мм) и по строению желточников к виду *Paracoenogonimus ovatus*. Последний —широко распространен у всех птиц-ихтиофагов, тогда как *L. viviparae* может быть найдена лишь у моллюскофагов, какими являются хохлатая чернеть, нерегулярно *L. argentatus* и, возможно, *L. ridibundus*.

Морфология и морфогенез

Яйца (рис. 1, *А*) удлиненной формы, несколько асимметричные, на суженом конце несколько наискосок расположена крышечка. Зрелые яйца темно-желтого цвета, незрелые — светлые. Размеры яиц (по 25 экз.): длина 0,133 (0,117—0,141) мм, ширина в наиболее широкой части 0,089 (0,078—0,099) мм. Поверхность всего яйца и крышечки гладкая. Отложенные трематодами яйца находятся на стадии зиготы. В наших экспериментах первые яйца с начавшимся дроблением обнаруживались на 20-й день (при температуре 18—25°). Нами зафиксирована желточная мембрана из 24—26 клеток еще до начала первого дробления. На 6—7-й день развития эмбриона нами зафиксирован «этап 18 эктодермальных клеток» (рис. 1, *К*),

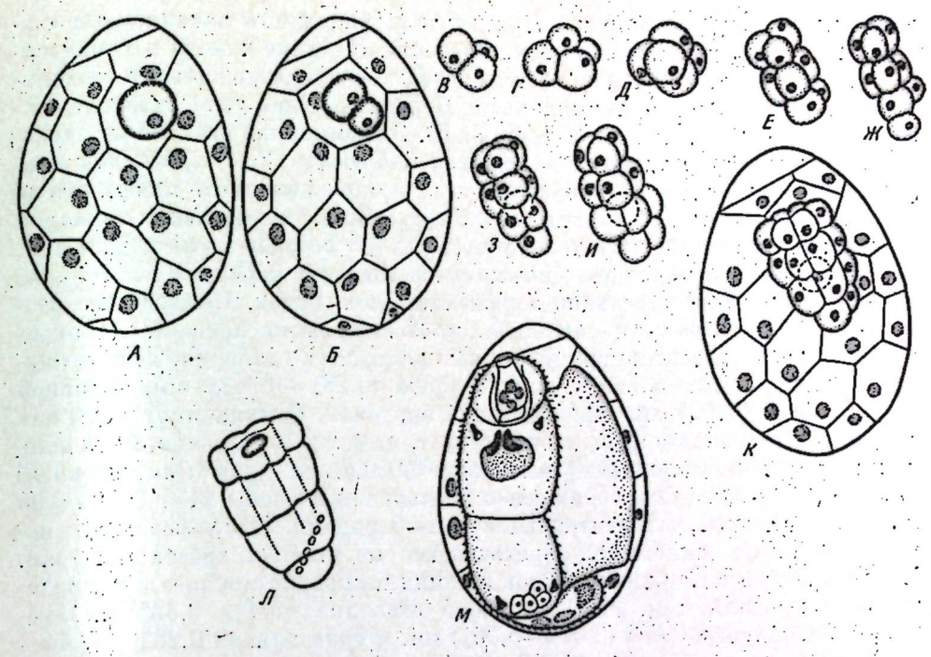


Рис. 1. Эмбриогенез трематоды *Linstowiella viviparae*

А — яйцо с покоящейся зиготой; *Б* — *Е* — последовательные этапы развития в первые 2—3 суток после начала дробления; *Ж*, *З*, *И* — 5—6-й день; *К* — 6—7-й день — «этап 18 эктодермальных клеток»; *Л* — 7—8-й день; *М* — 10—12-й день (ориг.)

когда число и расположение эктодермальных клеток полностью совпадает с числом и расположением эпителиальных пластинок мирацидия. Развитие эмбриона заканчивается (при температуре 18—25°) через 15—18 дней после начала дробления.

Мирацидий (рис. 2, *А*). Размеры живого мирацидия (по 10 экз.): длина тела 0,163 (0,156—0,168) мм, максимальная ширина 0,059 (0,057—0,061) мм. Размеры фиксированных 4-процентным горячим формалином и окрашенных уксуснокислым кармином мирацидиев (по 3 экз.): длина 0,123 (0,122—0,124) мм, ширина 0,051 (0,048—0,053) мм. Покровы мирацидия представлены четырьмя рядами эпителиальных пластинок (рис. 2, *Б*), формула которых 6,6,4,2 = 18. Эпителиальные пластинки покрыты ресничками. На границах между рядами пластинок реснички отсутствуют, на этих участках расположены латеральные папиллы: на границе 1—2-го ряда в местах стыка углов четырех эпителиальных пластинок по две-три папиллы, по границам 2—3 и 3—4-го рядов у каждого стыка по одной папилле. Теребраториум лишен ресничек. Апикальная железа четырехядерная. Экскреторная система имеет формулу: $2(1+1)=4$. Восемь зародышевых клеток расположены на уровне границ 2—3-го ряда эпителиальных пластинок. Мозговой ганглий расположен на уровне 2-го ряда. Глаза расположены на уровне верхней половины мозгового ганглия и смыкаются своими основаниями, образуя Х-образную фигуру.

Спороцисты нитевидные, пронизывают «печень» моллюска во всех направлениях, плотно переплетаясь между собой. Максимальная длина их равна 7,3 мм, минимальная 1,7 мм, ширина 0,256 (0,232—0,276) мм. Тело цилиндрическое, с перехватами; передняя часть тела (рис. 3, *А*) сужена, со слабозаметным каналом, подвижна и снабжена двумя лопастями на небольшом концевом утолщении. По всему телу тегумент образует нерав-

номерные кольцевые складки. Просвет тела спороцисты заполнен зародышами церкарий различной степени зрелости. Наличие канала и характерных лопастей на переднем конце тела позволяют предположить, что родильная пора расположена терминально. Передний конец тела снабжен сенсиллами, мы насчитали их 60 (рис. 3, *Б*). Экскреторная система не изучена. При экспериментальном заражении моллюсков *V. viviparus* мирацидиями мы обнаруживали спороцист со сформировавшимися морфологически церкариями через 5 месяцев после заражения, но выделение церкарий во внешнюю среду наблюдалось лишь через 8,5 месяцев после заражения.

Церкария. Мы приводим оригинальное описание церкарии *L. viviparae* по экземплярам от спонтанно зараженных моллюсков. Приводимые размеры тела и органов церкарии даются по 25 экз., зафиксированным и окрашенным уксуснокислым кармином и заключенным в глицерин. Тело церкарии овальное, листовидное, длиной 0,304 (0,281—0,342) мм, шириной 0,144 (0,122—0,159) мм, с вентральной впадиной, функционирующей как присоска. Брюшная присоска отсутствует, на месте ее выявляется скопление клеток. Терминальный орган длиной 0,050 (0,042—0,060) мм, шириной 0,052 (0,042—0,063) мм вооружен с дорсальной стороны 11—12 рядами крупных шипиков, а с вентральной — 8—9 рядами. Далее все тело покрыто мелкими шипиками, переходящими на стволик хвоста и фурки. На внутренней поверхности фурок шипики несколько крупнее и расположены 6 продольными рядами. Длина стволика хвоста 0,332 (0,244—0,366) мм, ширина 0,053 (0,049—0,061) мм. Фурки длиной 0,262 (0,244—0,293) мм, шириной 0,029 (0,018—0,037) мм, без плавательных мембран. Фаринкс почти шаровидный, длина его 0,026 (0,021—0,030) мм, ширина 0,027 (0,024—0,036) мм; пищевод короткий — 0,027 (0,015—0,036) мм. Ветви кишечника, крупные, толстые, длиной 0,180 (0,147—0,216) мм, в виде полудуг охватывают центральную часть тела и слепыми окончаниями достигают уровня экскреторного пузыря. Желез проникновения 12, они мелкие, не образуют характерных групп и расположены за пределами терминального органа, опускаясь до уровня нижней границы фаринкса. Цистогенные железы многочисленны, не образуют характерных групп и густо разбросаны по всему телу. Экскреторная система — характерная для церкарий подотряда *Cyathocotylata*. Экскреторная формула 2 [(3 + 3) + + (3 + (3))] = 24. Тело, хвостовой стволик и фурки несут многочисленные сенсиллы, топография которых изучена нами и представлена на рис. 4, *Б*, *В*, *Г*. Поза покоя церкарии показана на рис. 4, *Д* и 5.

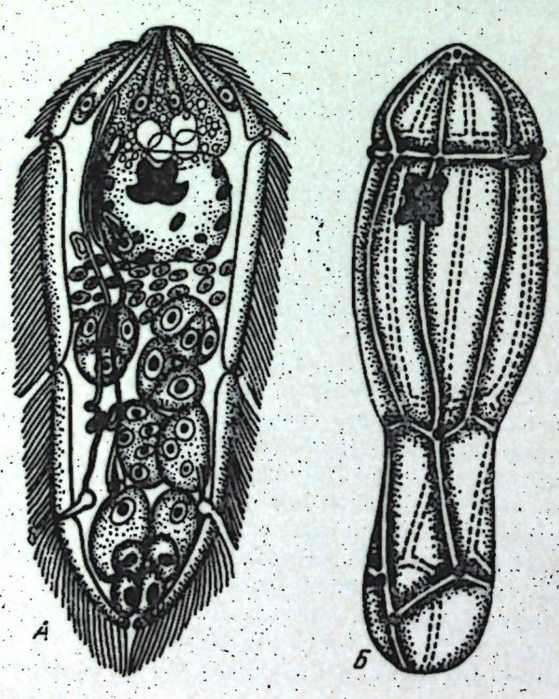


Рис. 2. Мирацидий *Linstowiella viviparae* (ориг.)

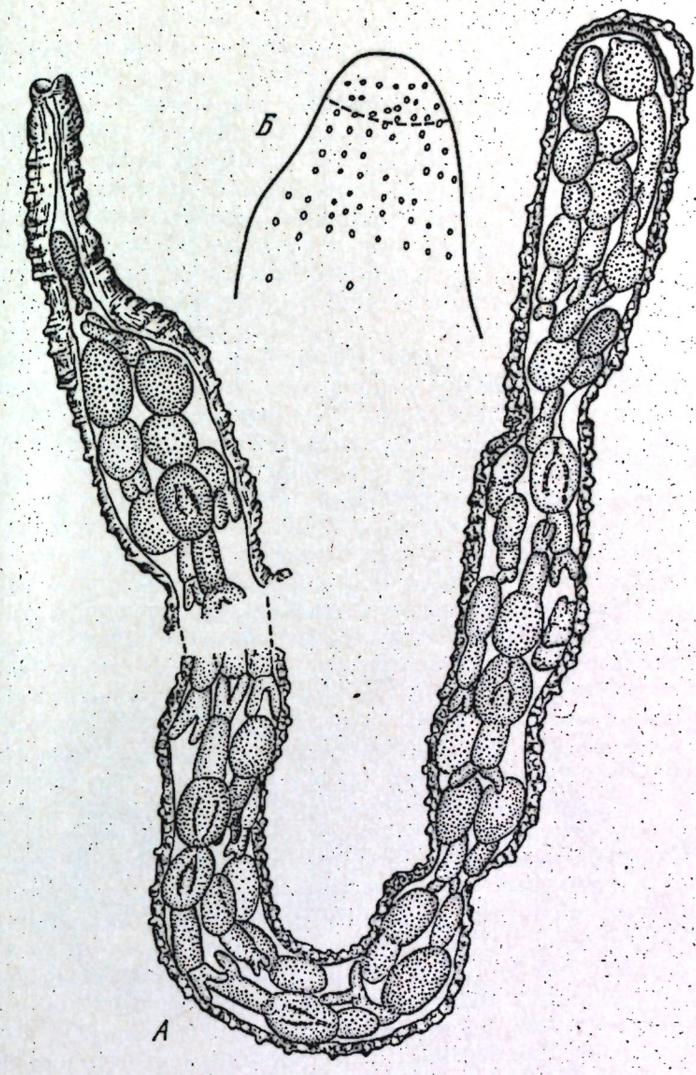


Рис. 3. Спороциста *Linstowiella viviparae* (ориг.) Пояснения в тексте

Метацеркария (по оригинальному материалу, по экземплярам, полученным от вскрытия спонтанно и экспериментально зараженных моллюсков). Метацеркария заключена в прочную, прозрачную, шаровидной формы цисту. Размеры цисты (по 25 экз., живые, в воде): наружный диаметр 0,245 (0,225—0,261) мм, диаметр внутреннего просвета 0,189 (0,174—0,195) мм, толщина наружной оболочки 0,025 (0,021—0,033) мм, толщина внутренней оболочки 0,003 мм. В цисте метацеркария (рис. 6, *А*) плотно свернута на вентральную сторону таким образом, что ротовая присоска

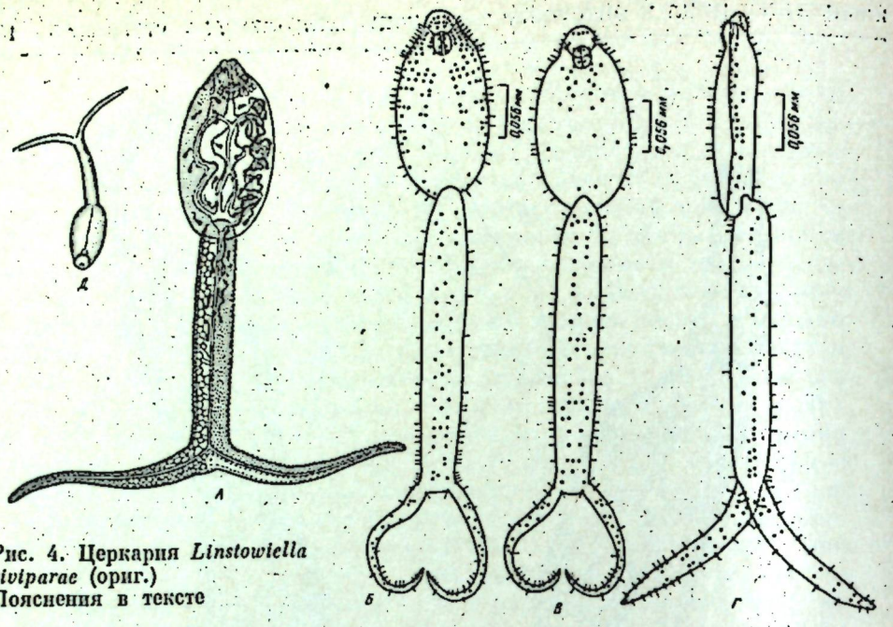


Рис. 4. Церкария *Linstowiella viviparae* (ориг.)
Пояснения в тексте

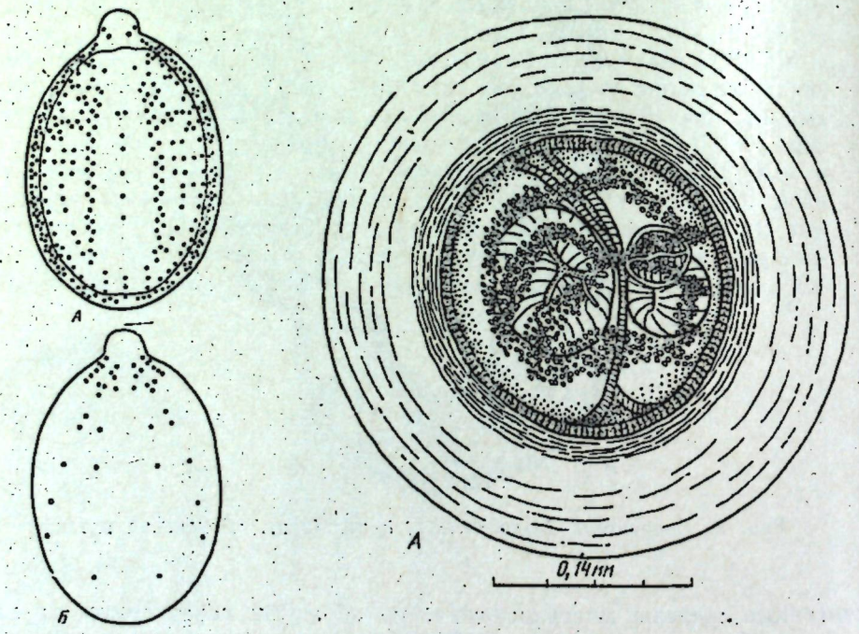


Рис. 5. Сенсиллы тела церкарии *Paracoenogonimus ovatus*
А — вентральная сторона;
Б — дорсальная сторона (ориг.)

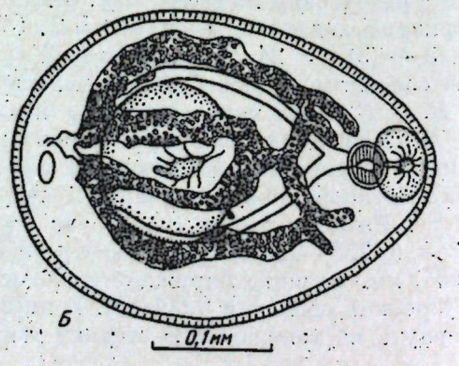


Рис. 6. Метацеркария *Linstowiella viviparae* (ориг.)
Пояснения в тексте

находится у органа Брандеса. Метацеркария в цисте подвижна. Выделить метацеркарию из цисты механическими способами очень трудно. Размеры метацеркарии и ее органов приводятся по 25 экз., освобожденным от цисты, в физрастворе. Тело длиной 0,290 (0,268—0,318) мм, шириной 0,205 (0,184—0,233) мм, уплощенное в передней части и утолщенное в задней, где находится орган Брандеса (рис. 6, *Б*). Вентральная впадина неглубокая, заднюю ее часть занимает орган Брандеса диаметром 0,139 (0,115—0,159) мм. Ротовая присоска диаметром 0,057 (0,053—0,068) мм, фаринкс диаметром 0,040 (0,034—0,047) мм. Вся поверхность тела метацеркарии вооружена мелкими шипиками. Первичная экскреторная система не изучена. Каналы вторичной экскреторной системы заполнены сильно преломляющими свет гранулами и у свернутой в цисте метацеркарии имеют характерный рисунок, напоминающий «*W*».

Развитие метацеркарии протекает с метаморфозом. В течение первых полутора-двух суток метацеркария еще не инцистируется, остается подвижной и мигрирует в тканях моллюска, о чем свидетельствует оставляемый ею след в тканях. Морфологически она еще ничем не отличается от тела церкарии, за исключением того, что размеры ее увеличиваются и к концу вторых суток длина достигает 0,389 мм, ширина 0,306 мм. В возрасте двух-трех суток метацеркария одевается пластичной рыхлой оболочкой цисты толщиной 0,028 (0,026—0,033) мм. В этом возрасте начинается лизис церкарных органов: терминального, фаринкса, кишечника. В возрасте 7—10 суток содержимое цисты представляет крупные сильно вакуолизированные клетки. С 11-х по 18-е сутки работающие мерцательные клетки и каналы первичной экскреторной системы не обнаруживаются. На 11-е сутки появляются зачатки ротовой присоски и фаринкса, становятся заметны каналы вторичной экскреторной системы, в полостях которой накапливаются гранулы. На 14-е сутки появляются зачатки органа Брандеса и ветвей кишечника. В цисте 19—20-дневного возраста четко просматриваются ротовая присоска, фаринкс, кишечник, орган Брандеса, каналы вторичной экскреторной системы. Цисты 28—30-дневного возраста при микроскопировании ничем морфологически не отличаются от зрелых цист метацеркарий, за исключением размеров, но еще не инвазионны. Размеры цист в этом возрасте: наружный диаметр 0,267 (0,253—0,280) мм, диаметр внутреннего просвета цисты 0,180 (0,175—0,184) мм, толщина наружной оболочки 0,044 (0,039—0,052) мм. Инвазионной метацеркария становится примерно в возрасте 50 дней (в нашем опыте удалось заразить утенка 53-дневными метацеркариями), когда размеры цист соответственно 0,244 (0,229—0,260) мм — 0,187 (0,176—0,196) мм — 0,028 (0,022—0,032) мм.

Марита. Размеры даны по 15 экз., зафиксированным 80° спиртом, окрашенным уксуснокислым кармином, проведенным через спирты, просветленным диметилфталатом и заключенным в канадский бальзам. Тело трематоды яйцевидных очертаний (рис. 7). Вентральная впадина на препаратах выражена слабо. Каудальный отросток расположен дорсальнее и выражен слабо. Длина тела 0,490 (0,441—0,551) мм, наибольшая ширина (на уровне органа Брандеса) 0,340 (0,306—0,392) мм. Диаметр ротовой присоски 0,065 (0,059—0,072) мм, диаметр фаринкса 0,044 (0,044—0,047) мм, длина пищевода 0,030 (0,025—0,040) мм. Кишечные стволы огибают область расположения гонад и заканчиваются на уровне нижнего края или позади заднего семенника. Брюшная присоска отсутствует. Орган Брандеса диаметром 0,179 (0,159—0,205) мм расположен в задней половине тела и почти полностью прикрывает яичник, семенники и часть желточников, расположенных ближе к середине тела. Яичник круглый, диаметром 0,063 (0,056—0,072) мм, расположен субмедианно на уровне переднего семенника или несколько ниже. Округлые семенники расположены субмедианно и друг за другом. Желточники образованы мелкими округ-

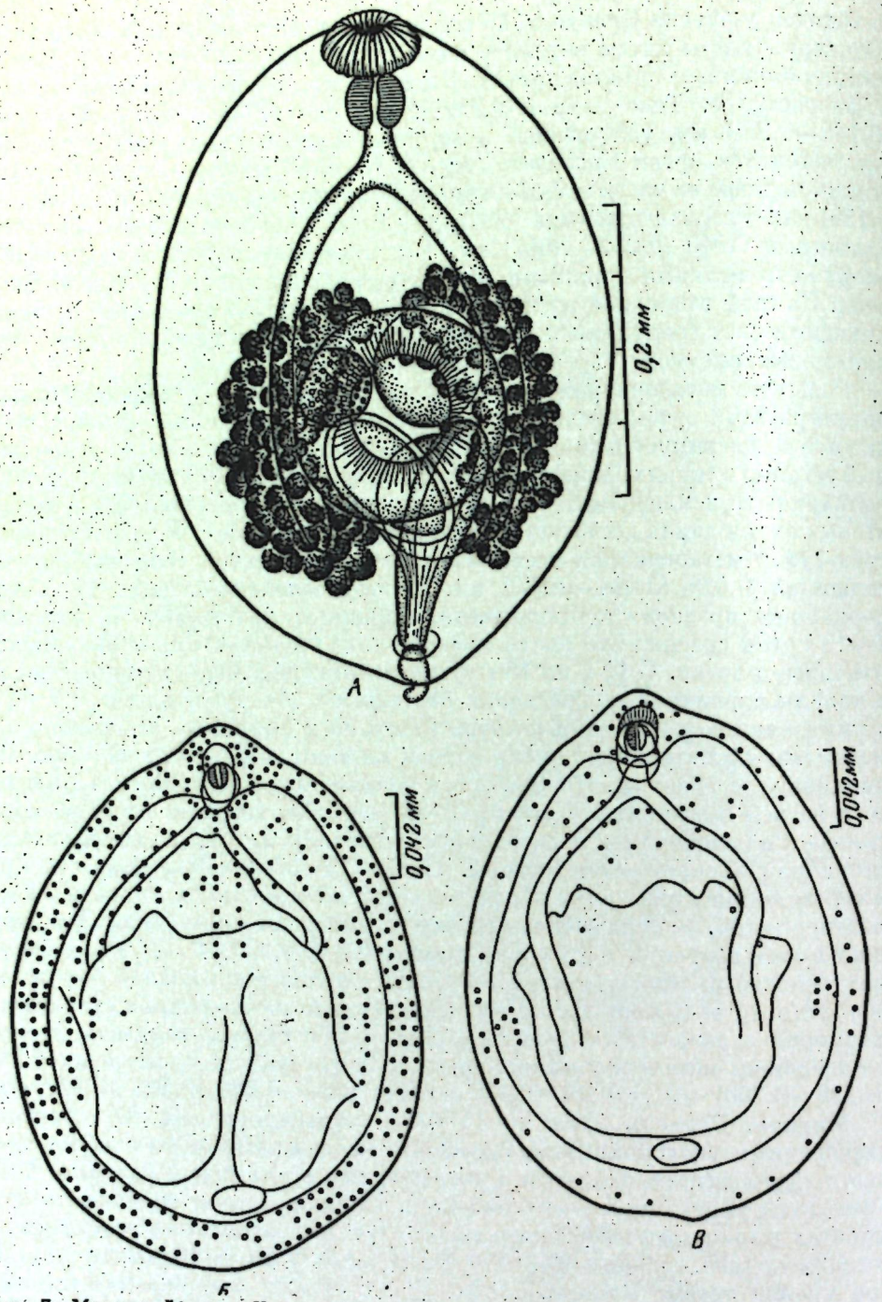


Рис. 7. Марита *Linstowiella viviparae* (ориг.)
А — общий вид; *Б* — вентрально; *В* — дорсально

лыми фолликулами и двумя компактными дугами окружают гонады с боков. Бурса цирруса тонкостенная, но не редуцирована до состояния голого семенного пузырька, как указывал Шидат (Szidat, 1933). Длина ее 0,166 (0,128—0,187) мм, ширина 0,039 (0,034—0,044) мм; семенной пузырек слабоизвитый, своим дном бурса может достигать уровня переднего семенника. Матка очень короткая, расположена в толще органа Брандеса и содержит одно, реже, два (крайне редко три) яйца.

Сенсиллы расположены как на вентральной, так и на дорсальной сторонах тела. На вентральной стороне (рис. 7, *Б*) 356 сенсилл, на дорсальной (рис. 7, *В*) 90 сенсилл.

Доказательства самостоятельности рода *Linstowiella*

Экскреторная формула церкарии *Linstowiella viviparae* 2 [(3 + 3) + + (3 + (3))] = 24, тогда как, по литературным данным, для рода *Paracoenogonimus* (виды: *P. ovatus*, *P. szidati*) характерна формула: 2 [(3 + 3) + 3) + (3 + 3 + (3))] = 36. В местах проведения полевых и экспериментальных исследований в западной части дельты Волги мы имели возможность изучить и получить данные для сравнения по церкарии *P. ovatus*, которая развивается также в моллюске *V. viviparus* и проникает в рыб. При этом выяснилось, что количество и топография сенсилл на теле церкарий *P. ovatus* и *L. viviparae* очень резко отличаются. Так, у церкарии *P. ovatus* основная масса сенсилл на вентральной стороне тела (см. рис. 5, *А*) расположена на плоскости утолщенного края вентральной впадины. У церкарии *L. viviparae* края вентральной впадины истончены и все сенсиллы расположены в собственно вентральной впадине (см. рис. 4, *Б*). Количество сенсилл на вентральной стороне церкарии *P. ovatus* равно 351, что в два с половиной раза больше, чем у *L. viviparae*, у которой 141 сенсилла. В наших экспериментах церкарии *P. ovatus* не внедрялись в моллюсков, а церкарии *L. viviparae* не внедрялись в мальков рыб.

Метацеркарии *L. viviparae* развиваются в моллюсках *V. viviparus*, метацеркарии *P. ovatus* и *P. szidati* (метацеркария *P. skvorzowi* неизвестна) развиваются в рыбах, т. е. в позвоночных. Срок развития метацеркарий *P. ovatus* и *P. szidati*, по литературным данным, равен 20—28 дням, а метацеркарии *L. viviparae* в наших опытах развивались вдвое дольше.

Марита становится половозрелой у *P. ovatus* и *P. szidati* через 5—7 суток, у *L. viviparae* — на третьи сутки. Кроме того, у мариты *L. viviparae* отсутствует брюшная присоска, имеющаяся у *P. ovatus* и *P. szidati*. Учитывая такие расхождения в биологии и морфологии этих видов, мы считаем необходимым восстановить род *Linstowiella* как правомочный, с типичным видом *Linstowiella viviparae*.

В заключение считаю приятным долгом выразить свою глубокую благодарность за руководство и постоянную помощь в работе Владиславу Евгеньевичу Сударикову и сотрудникам Астраханского госзаповедника за помощь в получении материала.

ЛИТЕРАТУРА

Быховская-Павловская И. Е. 1962. Трематоды птиц фауны СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 132—133.

Генецинская Т. А., Добровольский А. А. 1968. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги. Сборник гельминтологических работ.— Труды Астраханск. заповедника, вып. XI. Астрахань, с. 38—41.

Жуков Е. В. 1956. Материалы по паразитофауне хищных птиц. Паразитологический сборник Зоол. ин-та АН СССР. Л. Изд-во АН СССР, 16, с. 264—279.

Смогоржевская Л. А. 1954. Гельминтофауна рыбоядных птиц долины Днепра. Автореф. канд. дисс. Киев, с. 1—17.

Сударикова В. Е. 1956. Об идентичности родов *Linstowiella* и *Paracoenogonimus* (*Trematoda: Cyathocotylidae*). — Труды ГЕЛАН, 8, с. 240—247.

Сударикова В. Е. 1961. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 4. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. XIX. М., Изд-во АН СССР, с. 370—390.

Шигин А. А. 1961. К гельминтофауне рыбоядных птиц отрядов гусеобразных (*Anseres*) и хищных птиц (*Accipitres*) Рыбинского водохранилища.— Труды Дарвинск. заповедника, вып. V. Вологда, Вологодское кн. изд-во, с. 320, 327—328.

Bueding E., Schiller E. L., Bourgeolis J. G. 1967. Some physiological, biochemical and morphologic effects of tris (p-aminophenyl) carbonium salts (tac) on *Schistosoma mansoni*.— Amer. J. Tropical Mad. Hyg. Copynght, 16, N 4, p. 500—515.
Linstow O. 1877. Enthelminthologica.— Azch. Naturgesch., Zg. 43, S. 173—198.
Szidat L. 1933. Über drei neue monostome Gabelschwanz — cercarien der Ostpreupischen Fauna.— L. Parasitenkunde, 5, N 3—4, S. 443—459.
Szidat L. 1936. Parasiten aus Seeschwalben.— L. Z. Parasitenkunde, 8, N 3, S. 285—316.

О СТРОЕНИИ ПОЛОВЫХ ПУТЕЙ *CAMALLANUS LACUSTRIS*

Н. В. ОНУШКО

Нематоды *Camallanus lacustris* — широко распространенные паразиты кишечника пресноводных рыб. Самки этого вида в период размножения отрождают живых личинок.

Каких-либо сведений о строении репродуктивной системы нематод *Camallanus lacustris* в известной нам литературе не содержится.

Изучавшихся нами половозрелых особей *Camallanus lacustris* фиксировали жидкостями Ценкера и Буэна. Серийные поперечные и продольные парафиновые срезы толщиной 5—8 мк окрашивали по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну и гематоксилином Эрлиха.

Половые органы самок *Camallanus lacustris* представлены системой непарных трубок, включающих яичник, яйцевод, семеприемник, матку, яйцемет и вагину.

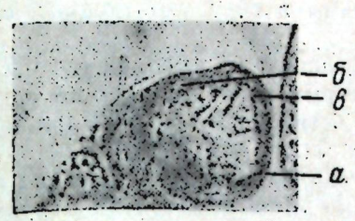
Яичник *Camallanus lacustris* представляет собой трубку с очень тонкой (0,8 мк) стенкой, состоящей из наружной мембраны и плотного эпителиального слоя. В эпителиальном слое неразличимы клеточные границы. Мышечные волокна в стенке яичника *Camallanus lacustris* отсутствуют.

В зародышевой зоне яичника *Camallanus lacustris* половые клетки располагаются беспорядочно, они мелкие и занимают весь просвет гонады. В зоне роста более крупные оогонии лежат двумя рядами. Яичник *Camallanus lacustris* лишен рахиса.

Яйцевод у нематод *Camallanus lacustris* представлен трубкой более широкого диаметра, чем трубка яичника. Толщина его стенки составляет 1,2—1,7 мк. К наружной соединительнотканной мембране в стенке яйцевода прилегает эпителиальный слой, клеточные границы в котором неразличимы. Эпителиальные ядра с продольной осью 5,0—7,5 мк бедны хроматином и имеют центрально расположенное ядрышко. Мышечных элементов стенка яйцевода у *Camallanus lacustris* не содержит (рис. 1).

Семеприемник у *Camallanus lacustris* начинается заметным расширением просвета и утолщением стенки данного отдела полового тракта. Место перехода хорошо заметно на препаратах. Стенка семеприемника, достигающая 7,5 мк в толщину, состоит из тонкой (0,8 мк) наружной мембраны и симпластического эпителия. Мускулатура в семеприемнике *Camallanus lacustris* так же, как в яичнике и яйцеводе этих нематод, отсутствует. Толщина эпителиального слоя равняется 7,5—12,5 мк. В его базальной части располагаются округлые ядра диаметром 6,7—7,5 мк. Каждое ядро имеет одно ядрышко, лежащее в центре, и небольшое количество хроматина у периферии (рис. 2).

Матка у нематод *Camallanus lacustris* представляет собой наиболее широкую часть полового тракта изучаемого гельминта. Заметного перехода от семеприемника к матке не наблюдается. Однако, по мере удаления от



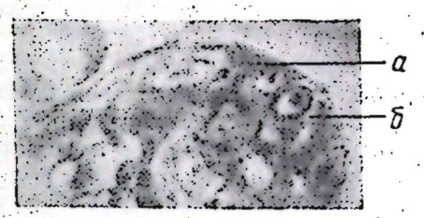


Рис. 1. Стенка яйцевода *Camallanus lacustris* (косой срез, Ценкер, Маллори, 900 х)
а — наружная мембрана; *б* — эпителиальный слой; *в* — ядра эпителиального слоя

Рис. 2. Участок стенки семеприемника *Camallanus lacustris* (поперечный срез, Ценкер, железный гематоксилин, 900 х)
а — эпителиальный слой; *б* — ядра эпителиального слоя

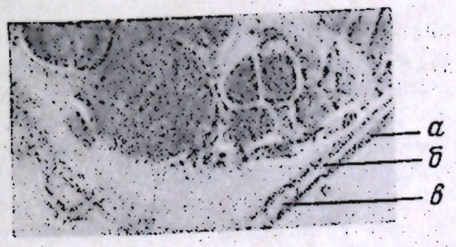
семеприемника, стенка матки постепенно утоньшается, достигая 2,5 мк. В ней различаются наружная мембрана, мышечные элементы и эпителиальный слой симпластического характера. Наружная мембрана имеет толщину около 1,2 мк. Прилегающие к мембране мышечные волокна у *Camallanus lacustris* не образуют значительного по толщине слоя и выражены нечетко.

Симпластический эпителий матки *Camallanus lacustris* имеет толщину до 5,0 мк и содержит овальные ядра с продольной осью 7,5—10,0 мк. Ядрышко обычно одно и располагается эксцентрично (рис. 3).

Яйцемет. Стенка яйцемета, как и стенка матки, у представителей *Camallanus lacustris* состоит из наружной мембраны (0,8 мк толщиной), тонкого (1,7—2,5 мк) мышечного слоя и эпителия. Однако, в отличие от симпластического эпителиального слоя стенки матки *Camallanus lacustris*, яйцемет у этих нематод выстлан эпителием, представленным крупными чешуевидными клетками. Эпителиальные клетки достигают в высоту 10,0—12,5 мк, ширина клеток их оснований равняется 5,0—7,5 мк.

Протоплазма клеток плотная, гомогенная. В их центральной части находятся одиночные бедные хроматином ядра с продольной осью 5,0—7,5 мк (рис. 4).

Вагина *Camallanus lacustris* представляет собой прямую трубку, стенка которой состоит из наружной мембраны (1,7 мк толщиной), мышечного слоя и слоя эпителиальных клеток. Мышечные волокна в вагине *Camal-*



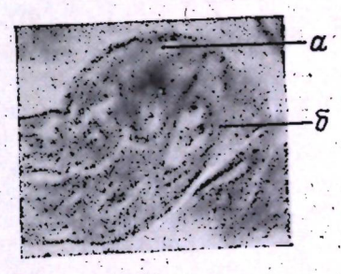


Рис. 3. Участок стенки матки *Camallanus lacustris* (косой срез, Ценкер, Маллори, 900 х)
а — мышечный слой; *б* — эпителиальный слой; *в* — ядро эпителиального слоя

Рис. 4. Участок стенки яйцемета *Camallanus lacustris* (косой срез, Ценкер, железный гематоксилин, 900 х)
а — мышечные волокна; *б* — эпителиальные клетки

lanus lacustris концентрично ориентированы и образуют мощный слой, достигающий 5,0 мк в толщину.

Эпителий вагины *Camallanus lacustris* состоит из высоких (до 6,7 мк) крупных клеток, в базальной части которых располагается по одному ядру неправильной формы, с продольной осью около 4,5 мк. Ядра бедны хроматином и имеют одно ядрышко (рис. 5).

На основании полученных данных можно заключить, что стенки всех отделов половой системы нематод *Camallanus lacustris* состоят из наружной соединительнотканной мембраны и эпителиального слоя. Мускулатура имеется в матке, яйцемете и вагине. При этом в матке и яйцемете мышечные

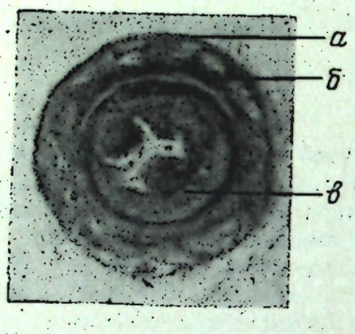


Рис. 5. Стенки вагины *Camallanus lacustris* (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 х)

а — наружная мембрана;
б — кольцевая мускулатура;
в — эпителиальные клетки

волокна не образуют значительного по толщине слоя, тогда как в вагине значительно развита кольцевая мускулатура.

Установлено, что у самок *Camallanus lacustris* пристеночный эпителий их яичника, яйцевода, семеприемника и матки имеет симпластическое строение. В яйцемете и вагине у этих нематод эпителий, выстилающий эти органы, состоит из клеток неправильной формы.

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ГЕНИТАЛЬНЫХ ОРГАНОВ САМОК *SYNGAMUS TRACHEA* НА РАЗЛИЧНЫХ ЭТАПАХ ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Н. В. ОНУШКО

Постэмбриональное развитие нематод послужило предметом изучения для ряда авторов, однако их исследования касаются главным образом морфологической характеристики развивающихся репродуктивных органов.

Так, Веббер (Webber, 1954) установил, что у личинок III стадии *Litomosoides carinii* половой зачаток представлен группой клеток в полости тела близ переднего конца червя. У личинок IV стадии половой зачаток дифференцируется на вагину, общую матку и собственно матки, заканчивающиеся зародышевыми клетками. У нематод *Litomosoides carinii* на 17—18-й дни после заражения и у взрослых форм отмечается удлинение всех отделов полового тракта.

Кан (Khan, 1966) наблюдал дифференцировку на отделы в половой системе самок *Trichinella spiralis* в период их третьей линьки в организме хозяина.

Гелинская (Hulínská D., 1968), в своей работе, посвященной морфогенезу половых органов *Enterobius vermicularis*, описала мешковидное вагинальное образование с мускульными фибриллами и эпителиальными клетками у личинок 2,6—2,9 мм длиной. У тех же личинок наблюдается зачаток матки, стенка которого состоит из кубического эпителия. У взрослых нематод *Enterobius vermicularis* отмечается трубчатое строение половой системы и некоторые регрессивные изменения в половых органах старых самок.

Данных о постэмбриональном развитии генитальных органов нематод *Syngamus trachea*, а также сведений о тонком строении половых протоков взрослых особей этого вида в доступной нам литературе не содержится.

Изучаемая нами нематода *Syngamus trachea* — один из патогенных гельминтов. Поражая дыхательные пути, *Syngamus trachea* вызывает заболевание — сингамоз птиц.

Для *Syngamus trachea* характерно перманентное спаривание самцов и самок в период, когда развитие половой системы особей обоего пола не достигает еще окончательного завершения, и половая зрелость гельминтов наступает лишь спустя 10—15 дней после копуляции.

В задачу настоящего исследования входило выявление структурных особенностей половых органов самок *Syngamus trachea* в различные периоды их постэмбрионального развития (от ювенильных до взрослых форм).

С этой целью проводилось заражение цыплят культурой яиц *Syngamus trachea* и последующие вскрытия цыплят на 9, 10, 13, 15, 20, 25, 40 и 45-е сутки после заражения. Для фиксации материала использовалась жидкость Ценкера с уксусной кислотой, жидкость Буэна и 10-процентный формалин. Парафиновые срезы толщиной 5—7 мк окрашивали по Маллори, железным гематоксилином по Гейденгайну, гематоксилином Эрлиха, по Кроссмону с генциановым фиолетовым. Рассматривались преимущественно серии срезов.

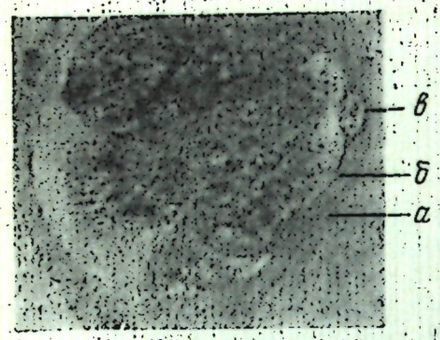
Гистологическое строение половой системы *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения

Яичники. На 9—10-е сутки после заражения стенка яичников у *Syngamus trachea* состоит из тонкой (приблизительно 0,6 мк) наружной мембраны и эпителиального слоя, в котором на препаратах неразличимы клеточные границы. Толщина эпителиального слоя составляет 1,7—2,5 мк. Овальные ядра с продольной осью 5,0—7,5 мк занимают почти все пространство между внешней и внутренней границами эпителиального слоя. Ядра содержат одно ядрышко и бедны хроматином (рис. 1).

Яйцеводы у нематод *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения структурно не обособлены.

Стенка маток *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения представлена наружной мембраной (0,8 мк толщиной) и эпителиальным слоем, имеющим вид симпластического образования. В центральной части эпителиального слоя располагаются округлые, бедные хроматином ядра с продольной осью 10, 0—15 мк. В ядрах находится по одному-два крупных ядрышка (рис. 2).

Вагина у особей *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения имеет толстую стенку, которая состоит из ряда прилежащих к наружной мембране крупных кубических клеток высотой до 10,0—12,5 мк. Эти клетки имеют по одному крупному, центрально расположенному ядру. Ядра бедны хроматином и содержат одно крупное ядрышко. Мышечные волокна в стенке вагины так же, как в стенках яичников и маток *Syngamus trachea*, в этот период постэмбрионального развития еще отсутствуют (рис. 3).



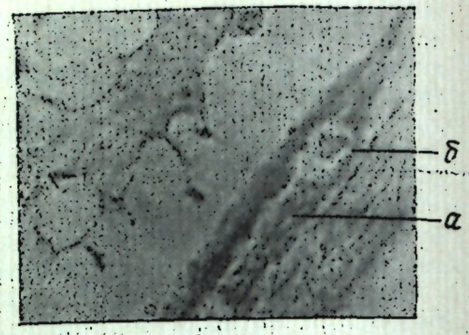


Рис. 1. Стенка яичника *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения (поперечный срез, Буэн, гематоксилин Эрлиха, 900 х)

а — наружная мембрана; *б* — эпителиальный слой; *г* — ядро эпителиального слоя

Рис. 2. Участок стенки матки *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения (продольный срез, Буэн, гематоксилин Эрлиха, 900 х)

а — эпителиальный слой; *б* — ядро эпителиального слоя

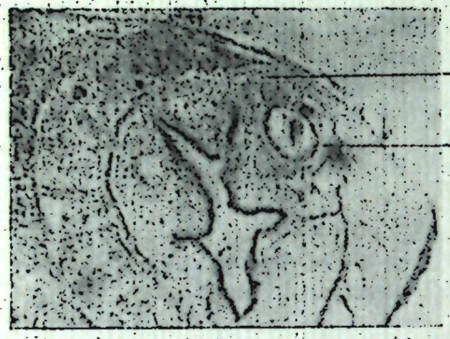


Рис. 3. Стенка вагины *Syngamus trachea* на 9—10-е сутки после заражения (косой срез, Буэн, гематоксилин Эрлиха, 900 х)

а — эпителиальные клетки;
б — ядро эпителиальной клетки

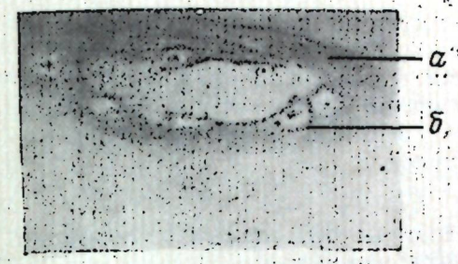
Таким образом, для нематод *Syngamus trachea* на ранних этапах постэмбрионального развития характерен в стенке яичников и маток эпителий типа симпласта и отсутствие во всех отделах половой системы мускулатуры. Половые клетки наблюдались только в яичниках у нематод на данном этапе их постэмбрионального развития.

Гистологическое строение половой системы *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения

На 13—15-е сутки после заражения в структуре стенок генитальных органов *Syngamus trachea* обнаруживаются значительные отличия от их структуры на 9—10-е сутки после заражения.

Стенка яичников у *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения почти вдвое превышает по толщине стенку яичников у сингамусов, изученных на 9—10-е сутки после заражения (достигая 3,5—5,0 мк). К наружной мембране прилегает слой эпителия (3,7—5,0 мк толщиной) типа симпласта. Ядра (диаметром 3,5—3,7 мк) располагаются в центральной части слоя. В них содержится по одному крупному ядрышку.

Стенка яйцеводов у *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения состоит из наружной мембраны и эпителиального слоя толщиной 5,0—7,5 мк, не имеющего клеточных границ. Большое количество ядер



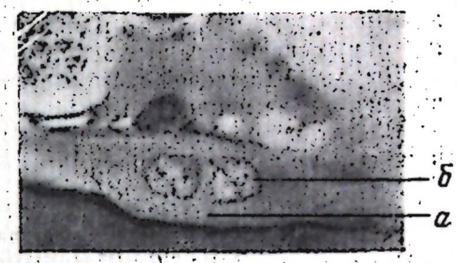


Рис. 4. Стенка яйцевода *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения (продольный срез, Буэн, Маллори, 900 х)

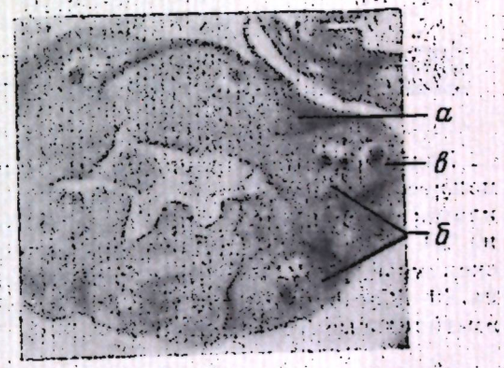
а — эпителиальный слой; *б* — ядра эпителиального слоя

Рис. 5. Участок стенки матки *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения (продольный срез, Буэн, Маллори, 900 х)

а — эпителиальная клетка; *б* — ядра эпителиальной клетки

Рис. 6. Стенка вагины *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения (косой срез, Буэн, Маллори, 900 х)

а — пучки мышечных волокон;
б — эпителиальные клетки;
в — ядра эпителиальной клетки



с продольной осью 5,0—7,5 мк размещается группами (по 2—3) в апикальной части эпителия. В центре каждого ядра находится одно крупное ядрышко (рис. 4).

Стенка маток *Syngamus trachea* через 13—15 суток после заражения представлена на препаратах тонкой (0,8 мк) наружной мембраной и эпителиальным слоем толщиной 6,2—7,5 мк. На косых и продольных срезах в эпителии маток заметны клеточные границы. Эпителиальные клетки содержат по два, иногда четыре ядра, занимающих центральную часть клеток. Каждое ядро (диаметром 7,5—10,0 мк) имеет одно или два крупных ядрышка (рис. 5).

В стенке вагины у *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения появляются пучки мышечных волокон. Эпителиальные клетки стенки вагины имеют неправильную форму, достигая в высоту 17,5 мк. Интересно, что ядра этих клеток так же, как и в эпителии яйцеводов и маток, нередко располагаются парами близко друг к другу. Их диаметр составляет 5,0—7,5 мк. В каждом ядре находится одно крупное ядрышко (рис. 6).

Исходя из сказанного, следует отметить, что на 13—15-е сутки после заражения у самок *Syngamus trachea* эпителий стенок различных отделов полового тракта претерпевает заметную перестройку. Об этом свидетельствует появление в эпителии большого количества апикально распо-

ложенных ядер и наличие в них крупных ядрышек, а также образование клеточных границ в эпителиальном слое, выстилающем матки.

Все отделы половой системы *Syngamus trachea* на 13—15-е сутки после заражения, за исключением вагины, лишены мускулатуры.

В этот период постэмбрионального развития яйца, находящиеся в матках нематод, не окружены скорлупой.

Гистологическое строение половой системы *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения

У нематод *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения в структуре половых протоков отмечаются следующие особенности: в стенке маток между наружной мембраной и эпителиальным слоем наблюдаются мускульные волокна (как и в стенке вагины) (рис. 7).

Рис. 7. Участок стенки матки *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения (поперечный срез, Ценкер, Маллори, 900 х)

а — наружная мембрана;
б — мышечные волокна;
в — эпителиальная клетка с ядром

Эпителий, выстилающий все отделы полового тракта, имеет ядра, расположенные в центральной или базальной части эпителия. Эпителиальные клетки содержат по одному ядру. В матках и вагине *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения содержатся зрелые яйца, одетые скорлупой. Особи *Syngamus trachea*, извлеченные из организма цыплят на 20—25-е сутки после заражения, представляют собой вполне зрелые имагинальные формы.

Гистологическое строение половой системы *Syngamus trachea* на 40—45-е сутки после заражения

На 40—45-е сутки после заражения строение половых путей нематод *Syngamus trachea* вполне соответствует их строению у гельминтов на 20—25-е сутки после заражения. Однако в эпителии их маток отсутствуют клеточные границы.

На основании изложенного можно сделать следующие выводы.

1. На 9—10-е сутки после заражения стенки яичников, маток и вагины *Syngamus trachea* представлены наружной соединительнотканной мембраной и прилегающим к ней эпителиальным слоем. Клеточные границы различимы только в эпителии вагины. Мускулатура во всех отделах половой системы *Syngamus trachea* в данный период постэмбрионального развития отсутствует.

2. На 13—15-е сутки после заражения в стенках яичников и яйцеводов *Syngamus trachea* непосредственно с наружной мембраной граничит эпителий симпластического характера. Эпителиальный слой в матках и вагине состоит из клеток. Ядра занимают апикальную часть эпителия и расположены попарно, близко друг к другу. Хроматин ядра концентрируется вокруг крупного ядрышка. В стенке вагины *Syngamus trachea* (через 13—15 суток после заражения) между наружной мембраной и эпителиальными клетками располагаются мышечные волокна.

3. У особей *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения стенки всех отделов полового тракта состоят из наружной мембраны и эпителиального слоя. Эпителиальные клетки матки и вагины содержат секреторные гранулы. Эпителиальные ядра располагаются базально.

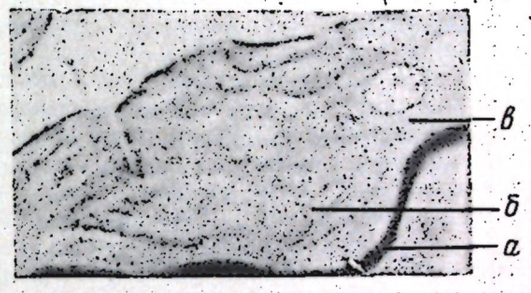


Рис. 8. Участок стенки вагины *Syngamus trachea* на 20—25-е сутки после заражения (косой срез, Ценкер, Маллори, 900 х)

а — наружная мембрана;
б — мускулатура;
в — эпителиальная клетка с ядром

Хроматин равномерно рассеян по ядру. В стенках матки и вагины между наружной мембраной и эпителиальным слоем находятся мышечные волокна (рис. 8).

ЛИТЕРАТУРА

Hulínská D. 1968. The development of the female *Enterobius vermicularis* and the morphogenesis of its sexual organs.— Folia Parasitol., 15, N 1, p. 15—27.

Khan Z. A. 1966. The postembryonic development of *Trichinella spiralis* with special reference to ecdysis. — J. Parasitol., 52, N 2, p. 248—259.

Webber W. A. 1954. The reproductive system of *Litomosoides carinii*, a filarial parasite of the cotton rat. I. Development of gonads and initial insemination.— Ann. Trop. Med. a. Parasitol., 48, N 4, p. 367—374.

ИЗУЧЕНИЕ ИЗМЕНЕНИЙ АКТИВНОСТИ НЕСПЕЦИФИЧЕСКИХ ЭСТЕРАЗ И ХОЛИНЭСТЕРАЗ У АСКАРИДИЙ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИММУННОГО СОСТОЯНИЯ ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНА

А. В. ПАВЛОВ, Т. Т. ЧЕСНОКОВА

Известно, что одним из наиболее важных проявлений взаимоотношений, складывающихся между организмами хозяина и паразита, является образование иммунитета. По вопросу об иммунитете при гельминтозах в литературе накопилось много работ. Но еще недостаточными остаются наши знания об основных путях воздействия иммунитета на гельминтов. Чаще всего констатируются лишь окончательные результаты проявления иммунитета — слабая приживаемость гельминтов в организме хозяина, уменьшение размеров их тела, уменьшение количества выделяемых ими яиц и т. д.

Имеется ряд работ, показывающих, что антитела хозяина являются антиэнзимами по отношению к ферментам гельминта, участвующим в процессах его питания. В частности, Торсон (Thorson, 1953), изучая секреты и экскреты *Nippostrongylus muris*, указал на наличие в них липазной

активности, которая полностью ингибировалась под действием иммунной сыворотки крови крыс. Им же (1956) показано, что иммунная сыворотка крови собак на 88% ингибирует протеолитическую активность экстрактов пищевода *Ancylostoma caninum*. Последующая его работа (1963) позволила ему высказать мнение о том, что система «энзим — антиэнзим» (Chandler, 1932, 1936; Taliafero, Sarles, 1939) оказывает влияние не только на группу пищеварительных ферментов, но и на другие энзимы. Выводы Торсона были подтверждены работами Эдвардс с соавторами (Edwards a. oth., 1971) и Сандерсон с соавторами (Sanderson a. oth., 1972), изучавшими действие иммунитета хозяина на некоторые ферменты *Nippostrongylus brasiliensis*. Ими показано, что под действием иммунитета значительно изменяется активность ацетилхолинэстеразы (АХЭ) и кислой фосфатазы, но не изменяется активность неспецифических эстераз (НЭ), малатдегидрогеназы и аминопептидазы. Это позволило Эдвардсу с соавторами (1971) высказать мысль о связи изменений активности энзимов гельминтов с эффектом действия иммунитета и предположить существование следующего возможного механизма изгнания паразитов из организма хозяина. Ими различаются два этапа. Вначале антитела хозяина атакуют червей, вызывая дегенеративные изменения в кишечнике и репродуктивной системе, а также изменяют активность АХЭ. Но все эти изменения еще не способны изгнать паразита из организма хозяина. Поэтому следует второй этап — изгоняющий. Изгнание паразитов, по их мнению, осуществляется за счет высвобождающихся из клеток хозяина аминов, которые повреждают червей.

Приведенные выше данные позволяют представить некоторые стороны сложной цепи отношений, складывающихся между организмами хозяина и паразита. Одним из звеньев в этой цепи, по всей вероятности, является влияние иммунитета хозяина на активность ферментов, принимающих участие в осуществлении разнообразных физиологических функций организма паразита, в том числе и функции регуляции проницаемости его покровных тканей.

Впервые на связь между проницаемостью покровных тканей нематод и иммунитетом хозяина обратил внимание Соулсби (Soulsby, 1961, a, b). Им показано, что личинки третьего возраста *Ascaris suum*, взятые от иммунного хозяина, обладают большей проницаемостью кутикулы по отношению к некоторым красителям по сравнению с личинками, взятыми от неиммунных (контрольных) животных. На основании своих наблюдений он высказал предположение о том, что в иммунном хозяине антитела и эозинофилы каким-то образом, прямым или косвенным, влияют на кутикулу паразита, увеличивая ее проницаемость.

В связи с этим Л. А. Кошкиной (1968, 1971, 1973) были проведены эксперименты на взрослых формах *Ascaridia galli*. В основу своих экспериментов она ставила известный тезис о том, что ряд ферментов, в том числе АТФ-аза, принимает участие в регуляции проницаемости клеточных мембран. Установив наличие АТФ-азы в гиподерме аскаридий, Кошкина показала зависимость проницаемости их покровных тканей от активности этого энзима и его активности от напряженности иммунитета хозяина.

Продолжая исследования по изучению роли ферментов аскаридий в регуляции проницаемости их покровных тканей, мы решили проследить, в какой мере существует установленная названными выше авторами зависимость и по отношению к другим ферментам. Поэтому наша работа посвящена исследованию изменений активности гидролаз эфиров карбоновых кислот у аскаридий в зависимости от различной степени напряженности иммунитета хозяина. В своих исследованиях мы наблюдали за изменением активности неспецифических эстераз (гидролаз арилэфиров — 3.1.1.2) и холинэстераз (ацетилхолин-ацетилгидролаза — 3.1.1.7 и ацетилхолин-

ацилгидролаза — 3.1.1.8). Эти ферменты обладают относительно широкой субстратной специфичностью. Классификация эстераз до сих пор условная, так как все они атакуют различные субстраты. Основные свойства главных классов эстераз суммированы Аугустинссоном (Augustinsson, 1961, цит. по Уилкинсону, 1968). По его классификации, они разделены на три главных класса: алиэстеразы, холинэстеразы, арилэстеразы. В соответствии с предложенной им классификацией мы можем говорить, что в своих опытах имели дело с эстеразами из двух классов — холинэстераз и арилэстераз.

Исходя из того, что вся цитируемая литература относится к тем годам, когда еще не были введены систематические названия ферментов (по классификации ферментов) и поэтому использовались старые тривиальные названия, мы для удобства, вместо систематического названия гидролаз арилэфиров, будем пользоваться термином неспецифические эстеразы (НЭ) и вместо двух систематических названий холинэстераз одним — холинэстеразы (ХЭ).

Холинэстеразы отличаются от других эстераз относительно высокой активностью в отношении эфиров холина и чувствительностью к ингибирующему действию эзерина (в этом их основное отличие от алиэстераз). В тканях человека и животных (по Уилкинсону, 1968) встречаются ХЭ двух различных типов: ацетилхолинэстераза (АХЭ), или истинная ХЭ, которая содержится в эритроцитах и нервной ткани, и неспецифическая, или псевдохолинэстераза, которая встречается в плазме крови и во многих тканях. Обе формы гидролизуют различные эфиры холина, но АХЭ наиболее активна в отношении ацетатов и лишь в незначительной степени атакует бутираты, тогда как псевдохолинэстераза наиболее активно атакует бутираты,

На основании данных, приведенных в работе О. И. Поляковой (1967), мы может говорить, что у гельминтов имеется также два типа ХЭ: АХЭ и бутирилхолинэстераза, хотя, как отмечает автор, гидролиз бутирилхолина происходит в гораздо меньшей степени по сравнению с гидролизом ацетилхолина. О двух типах ХЭ говорят также данные гистохимического исследования ХЭ у аскарид, проведенные Ли (Lee, 1962) и Луи и др. (Lui a. oth., 1963).

Выбор этих двух групп ферментов для исследования был обусловлен, с одной стороны, большой физиологической значимостью эстераз вообще, и ХЭ в частности, а с другой — сведениями об этих энзимах у ряда нематод, в том числе и у аскаридий (Mellanby, 1955; Кротов, 1957; Lucovec, Sir, 1960; Lee, 1961, 1962; Полякова, 1966, 1967; Резник, 1969, 1971; Резник, Диденко, 1970; Jenkins, 1970; Шишов, Чупров, 1971, и др.).

Материалом для проведения исследований служили аскаридии, полученные от экспериментально зараженных цыплят. В опытах использовались гельминты на 55—60-й день после заражения. Всего было проведено пять опытов.

Изучение степени напряженности иммунитета у подопытных животных проводилось с помощью электрофоретического исследования сывороток крови (Горкина, 1955; Гурвич, 1955) опытной и контрольной групп цыплят. В качестве опытной группы служили зараженные и вакцинированные антигеном из аскаридий цыплята. В качестве контроля — цыплята, зараженные той же дозой инвазионных яиц аскаридий. Определение специфичности антител и их титра осуществлялось с использованием метода микропреципитации в агаре (Зильбер, 1968). Общий белок определялся методом Лоури (Кармолиев, 1971).

Для определения активности ферментов (НЭ и ХЭ) были использованы гистохимические и биохимические методы. Гистохимическое определение локализации и сравнительное определение активности исследуемых

ферментов осуществлялось на поперечных срезах аскаридий различных участков тела. Приготовление срезов толщиной не более 20 мк осуществлялось на криостате. Были использованы следующие методы гистохимического определения ферментов.

1. Для неспецифических эстераз метод Гомори (в модификации Г. К. Резник, 1969) (с α-нафтилацетатом и прочным синим В).

2. Для холинэстераз —«прямой» тиохолиновый метод по Карновскому и Рутсу (Karnovsky, Roots, 1964).

Ферментативное происхождение наблюдаемого окрашивания определялось пятиминутным кипячением срезов и обработкой их ингибиторами (для НЭ азотнокислым серебром в концентрации 10^{-2} М и для ХЭ — эзерином в концентрации 10^{-5} М) в течение 30 мин. при 40°.

Биохимическое определение ферментативной активности проводилось в гомогенатах аскаридий, полученных от опытной и контрольной групп цыплят колориметрическими методами и методом нейтрализации.

Колориметрический метод определения активности НЭ (по Балаховским, 1953) и несколько модифицированный нами применительно к гомогенатам аскаридий основан на том, что освобождающийся при гидролизе α-нафтилацетата α-нафтол, при взаимодействии с диазореактивом (прочным синим В) образует стойко окрашенное соединение, количество которого легко определяется колориметрически.

Колориметрический метод Хестрина (Полякова, 1967) позволял проводить определение активности ХЭ. Этот метод основан на том, что в щелочной среде ацетилхолин реагирует с гидроксиламином, образуя ацетгидроксамовую кислоту, дающую с хлорным железом хорошо растворимое окрашенное соединение. Интенсивность окраски пропорциональна концентрации ацетилхолина в пробе. Активность ХЭ определялась по количеству разрушенного ацетилхолина за 1 час в 1 г ткани.

Кроме того, для определения активности НЭ и ХЭ мы пользовались еще одним, довольно точным, но требующим особых условий при его выполнении, методом нейтрализации. Этот метод был предложен С. Д. и И. С. Балаховскими (1953) для определения ХЭ в сыворотке крови, а потому несколько видоизменен нами применительно к объекту исследований — тканям аскаридий. Метод основан на том, что в результате действия ферментов (НЭ или ХЭ) от субстратов (для НЭ субстратом является α-нафтилацетат, а для ХЭ — ацетилхолинхлорид) отщепляется уксусная кислота, которая затем оттитровывается щелочью. Количество щелочи, пошедшей на титрование, эквивалентно количеству разрушенных ферментами субстратов.

Как отмечалось выше, все наши эксперименты по определению активности НЭ и ХЭ у *A. galli* проводились на фоне различной степени напряженности иммунитета хозяина. Результаты электрофоретического изучения сывороток крови, свидетельствующие о различной степени напряженности иммунитета у контрольной и опытной групп цыплят, представлены в табл. 1.

Результаты исследований показывают, что во всех случаях у опытных групп цыплят, иммунизированных соматическим антигеном из аскаридий, отмечается повышение количества γ-глобулинов в сыворотке крови и уменьшение альбуминов. Известно, что некоторые авторы (Гостев, 1959; Здродовский, 1969, и др.) связывают количество γ-глобулинов с количеством антител в крови, что и определяет напряженность иммунитета. Для подтверждения результатов электрофоретического исследования сывороток крови опытных и контрольных групп цыплят, а также выявления специфических антител, образовавшихся в организме подопытных животных на введение им антигена, проводилась реакция микропреципитации в агаре. В результате установлено, что каждая в отдельности сыворотка крови

Таблица 1

Электрофоретическое исследование сывороток крови цыплят опытной и контрольной групп

Группа цыплят	Соотношение γ-глобулинов, %					Соотношение альбуминов				
	Номер опыта									
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Контрольная	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
Опытная	119,2	110,5	135	138	113	77	83	70	67	80

опытной группы цыплят давала отчетливые полосы преципитации с антигеном в концентрации 10^{-3}, 10^{-4} (разведение 10-процентного антигена); каждая в отдельности сыворотка крови контрольной группы цыплят давала отчетливые полосы преципитации с антигеном в концентрации 10^{-3}; титр антител в сыворотках опытной группы цыплят по сравнению с сыворотками от контрольной группы цыплят выше на один порядок (в 10 раз). Полученные данные позволяют говорить о том, что на введение цыплятам опытной группы антигена образуется не только более напряженный иммунитет, но и вырабатываются специфические антитела.

Полученные нами результаты гистохимического определения локализации и активности НЭ и ХЭ у аскаридий полностью согласуются с данными Г. А. Резник (1969, 1971; Резник, Диденко, 1970), Б. А. Шишова и А. К. Чупрова (1971).

Гистохимические методы не позволили нам выявить разницы в активности исследуемых ферментов между аскаридиями от опытной и контрольной групп цыплят.

Используя биохимические методы изучения изменения активности НЭ и ХЭ на фоне различной степени напряженности иммунитета хозяина, мы получили следующие данные (табл. 2 и 3).

Таблица 2

Активность неспецифических эстераз в гомогенатах аскаридий, полученных от опытной и контрольной групп цыплят

Группа аскаридий	Метод нейтрализации. Активность, % разрушенного α-нафтилацетата в пересчете на 1 г сырого веса гельминта		Колориметрический метод. Активность, мг образовавшегося α-нафтола в пересчете на 1 г сырого веса гельминтов		
	Номер опыта				
	1	2	3	4	5
От контрольной группы	14,58±0,49	7,25±0,46	4,3±0,45	4,9±0,04	4,0±0,32
От опытной группы	13,88±0,19	6,51±0,30	4,1±0,38	4,8±0,74	4,0±0,12

Приведенные в таблице данные определения активности НЭ у аскаридий от контрольной и опытной групп цыплят, осуществленные с помощью двух методов, практически не показывают разницы. Кажущаяся незначительная разница в активности НЭ не подтверждается данными статистической обработки ($t = 1{,}32$; 1,30; 0,35; 0,01; 0, $p = 0{,}3$; 0,8 соответственно по опытам). Поэтому можно говорить о том, что с изменением напряженности иммунитета хозяина активность НЭ у аскардий не изменяется.

Таблица 3

Активность холинэстераз в гомогенатах аскаридий, полученных от опытной и контрольной групп цыплят

Группа аскаридий	Метод нейтрализации. Активность ХЭ, % ацетилхолина, разрушенного за 1 час в пересчете на 1 г сырого веса гельминта		Колориметрический метод. Активность ХЭ, мг ацетилхолина, разрушенного за 1 час в пересчете на 1 г сырого веса гельминта		
	Номер опыта				
	1	2	3	4	5
От контрольной группы	9,1±0,29	11,5±0,5	5,78±0,24	6,0±1,8	4,4±1,0
От опытной группы	14,38±0,53	20,5±0,39	9,14±0,7	9,6±1,23	7,2±1,0

Итоги определения активности ХЭ представлены в табл. 3.

Анализ приведенных данных показывает, что во всех опытах, проведенных различными методами, отмечается значительная разница в активности ХЭ между аскаридиями контрольной и опытной групп. Статистическая обработка полученных результатов подтверждает выявленную разницу (t = 8,8; 14,0; 4,8; 1,8; 2,0, p = 0,01; 0,01; 0,01; 0,1; 0,05) и позволяет говорить о том, что с изменением напряженности иммунитета хозяина существенно изменяется активность ХЭ у аскаридий.

Анализируя полученные данные, необходимо отметить, что они подтверждают результаты экспериментов, проведенных Эдвардсом с соавторами (Edwards a. oth., 1971) на *Nippostrongylus brasiliensis*. Как в наших экспериментах с *A. galli*, так и в экспериментах Эдвардса и других с *N. brasiliensis* отмечаются значительные изменения активности ХЭ в зависимости от напряженности иммунитета хозяина и отсутствие изменений в активности в тех же условиях у неспецифических эстераз.

Полученные данные, по всей вероятности, можно было бы объяснить следующим образом. Известно, что живой организм подвергается непрерывным воздействиям внешней среды. Отрицательным влияниям этих воздействий препятствуют системы организма, цель которых — сохранить в изменяющихся условиях относительное постоянство внутренней среды, являющееся необходимым условием его существования. Система регуляции, обеспечивающая относительное постоянство внутренней среды, имеет непрерывную связь с внешней средой. С помощью этой системы в ответ на изменения внешней среды организм отвечает совокупностью защитных явлений, которые физиолог Селье обозначил как адаптационный синдром или стресс. Известно также, что реакция адаптации стереотипна и что организм имеет возможность сразу ответить серией изменений на все многообразие раздражителей — стрессоров.

Иммунитет, возникающий в организме хозяина в ответ на заражение его аскаридиями, следует, по-видимому, рассматривать как один из возможных стрессоров. Этот раздражитель приводит к резким изменениям в организме паразитов. В частности, как было показано выше (Thorson, 1953, 1956), под его воздействием ингибируются протеолитическая и липолитическая активности экстрактов пищевода паразитов, вызывая у них серьезные изменения в течении обменных процессов. На действие иммунитета хозяина организм паразита, по-видимому, отвечает включением серии адаптационных механизмов, с помощью которых восстанавливается утраченное постоянство внутренней среды. На примере аскаридий это проявляется в изменении активности АТФазы (Кошкина, 1973) и ХЭ (настоящее

исследование), которые, как нам кажется, могут быть отнесены к числу компонентов, составляющих эти механизмы.

В обзорной работе М. Я. Михельсона и Э. В. Зеймаля (1969) отмечается, что ацетилхолин (АХ) и АХЭ обнаруживаются в тканях, не содержащих нервов. Это дает основание считать, что они могут выполнять и немедиаторную роль. Так, известно, что АХ обеспечивает процессы активного транспорта веществ через плаценту и проницаемость различных ионов через мембрану.

Исходя из этого, вероятно, можно предположить, что система АХ — ХЭ, наряду с АТФазой, может играть определенную роль в регуции переноса по крайней мере ионов K^+ и Na^+ через покровные ткани нематод. Если это предположение верно, то можно думать, что увеличение активности ХЭ и АТФазы у аскаридий на фоне развивающегося иммунитета хозяина обусловливает степень проницаемости покровных тканей этих гельминтов.

ЛИТЕРАТУРА

Балаховский С. Д., Балаховский И. С. 1953. Методы химического анализа крови. М., Медгиз, с. 617—620, 634—637.

Горкина В. З. 1955. Изучение сывороточных белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге.— Вопр. мед. хим., вып. 1, с. 456.

Гурвич А. Е. 1955. Изучение сывороточных белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге.— Лабор. дело, вып. 3, № 3, с. 3—9.

Гостев В. С. 1959. Химия специфического иммунитета. М., Медгиз, с. 144.

Здродовский П. Ф. 1969. Проблемы инфекций, иммунитета и аллергии. М., изд-во «Медицина», с. 44—45.

Зильбер Д. А. 1968. Иммунохимический анализ. М., изд-во «Медицина», с. 99—117.

Кармолиев Р. Х. 1971. Современные биохимические методы исследования в ветеринарии и зоотехнии. М., изд-во «Колос», с. 48—50.

Кошкина Л. А. 1968. К вопросу об изменении проницаемости кутикулы *Ascaridia galli* в зависимости от иммунного состояния организма хозяина.— Труды ГЕЛАН, 19, с. 110—114.

Кошкина Л. А. 1971. К вопросу о влиянии иммунитета хозяина на проницаемость кутикулы *A. galli*. — Труды ГЕЛАН, 22, с. 88—92.

Кошкина Л. А. 1973. Изменение активности АТФазы в зависимости от иммунного состояния организма хозяина.— Труды ГЕЛАН, 23.

Кротов А. И. 1957. О содержании ацетилхолинподобных веществ и холинэстеразы в тканях аскарид.— Бюлл. экспер. биологии и медицины, 43, № 2, с. 95—98.

Михельсон М. Я., Зеймаль Э. В. 1969. 1. Холинорецепторы. В кн. «Итоги науки». Серия Биологическая. Фармакология. Химиотерапевтические средства. Токсикология. Хеморецепция, с. 84.

Полякова О. И. 1966. Сравнительное исследование холинэстеразы гельминтов. Тем. сб. работ по гельминтол. с.-х. животных. М., т. 12, с. 142.

Полякова О. И. 1967. Холинэстеразная активность у гельминтов.—Журн. эволюц. биохим. и физиол., 3, № 2, с. 124—127.

Резник Г. К. 1969. О распределении неспецифической эстеразы в кожно-мышечном мешке и кишечнике *Ascaridia galli*.— Труды ВИГИС, 15, с. 245—248.

Резник Г. К. 1971. Гистохимическое исследование карбоновых эстераз у трех паразитических нематод.— Труды ВИГИС, 17, с. 115—117.

Резник Г. К., Диденко П. П. 1970. О гистохимическом исследовании карбоновых эстераз. Труды ВИГИС, 16, с. 189—193.

Шищов Б. А., Чупров А. К. 1971. К изучению холинэстеразной активности в нервной и мышечной ткани *Ascaridia galli* (Schrank, 1788) Freeborn, 1923.— Труды ГЕЛАН, 21, с. 133—140.

Уилкинсон Д. 1968. Изоферменты. М., изд-во «Мир», с. 180—198.

Chandler A. S. 1932. Susceptibility and resistence to helminth infections.— J. Parasitol., 18, p. 135—152.

Chandler A. S. 1935. Studies on the nature of immunity to intenstinal helminthes. 1. The local nature of immunity of white rats to *Nippostrongylus* infections.— Amer. J. Hyg., 22, N 1, p. 157—169.

Edwards A. Y., Burt Y. S., Ogilvie B. M. 1971. The effect of immunity upon some enzymes of the parasitic nematode *Nippostrongylus brasiliensis*.— Parasitology, 62, N 2, p. 339—349.

Jenkins T. 1970. A morfological and histohemical study of *Trichuris suis* (Schrank, 1788) with special reference to the host-parasite relationship.— Parasitology, 61, N 3, p. 367—374.

Karnovsky M. J., Roots L. 1964. A «direct-coloring» thiocholin method for cholinesterases.— J. Histochem. Cytochem. 12, N 3, p. 219—221.
Lee D. L. 1961. Localisation of esterase in the cuticle of nematode *Ascaris lumbricoides*.— Nature, 192, p. 282—283.
Lee D. L. 1962. The distribution of esterase enzymes in *Ascaris lumbricoides*.— J. Parasitol., 52, N 1—2, p. 241—260.
Lucovic H., Sir S. 1960. Effect of piperasine upon the cholinesterase of *Ascarides*.— Vet. Arhiv., 30, p. 236.
Lui A., Becejac S., Karvavica S., Coric D. 1963. On the activity and localization of cholinesterase in *Ascaris suum* Goetz.— Vet. Arhiv., 33, p. 307—311.
Mellanby H. 1955. The identification and estimation of acetylcholine in three parasitic nematodes (*Ascaris lumbricoides, Litomosoides carinii* and the microfilariae of *Dirofilaria repens*).— Parasitology, 45, N 2, p. 287—296.
Sanderson B. E., Jenkins D. C., Phillipson R. F. 1972. Nippostron gylus brasiliensis: relation immune damage and acetylcholinesterase levels.— Int. J. Parasitol., 2, N 2, p. 227—232.
Soulsby E. J. L. 1961a. Immune mechanisms in helminthe infections.— Vet. Rec., 73, N 43, p. 1053—1058.
Soulsby E. J. L. 1961b. Some aspects of the mechanism of immunity to helminth.— J. Amer. Vet. Med. Assoc., 138, N 7, p. 335—362.
Taliafero N. H., Sarles M. P. 1939. The cellular reaction in the skin, lungs and intestine of normal and immune rats after infection with *Nippostrongylus muris*.— J. Infec. Dis., 64, N 2, p. 157—193.
Thorson R. E. 1953. Studies on the mechanism of immunity in the rat to the nematode *Nippostrongylus muris*.— Amer. J. Hyg., 58, N 1, p. 1—15.
Thorson R. E. 1956. Proteolytic activity in extracts of the esophagus of adults of *Ancylostoma caninum* and the effect of immune serum on this activity.— J. Parasitol., 42, N 1, p. 21—25.
Thorson R. E. 1963. Physiology of immunity to helminth infections.— Exp. Parasitol., 13, N 2, p. 3—12.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КОЛИЧЕСТВЕННО-КАЧЕСТВЕННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОНЕМАТОД КРЕСТОВНИКА РОМБОЛИСТНОГО, ГОРИЦВЕТА ВЕСЕННЕГО, ВАЛЕРИАНЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ

Л. В. ПАВЛЮК

В связи с отсутствием в литературе сведений о нематодофауне крестовника ромболистного (*Senecio rhombifolius* W.), горицвета весеннего (*Adonis vernalis* L.), валерианы лекарственной (*Valeriana officinalis* L.) и необходимостью выяснения роли фитонематод в процессах увядания и преждевременной гибели растений крестовника и горицвета при освоении их в культуре на экспериментальных полях (ВИЛР) в Московской обл. в 1967 — 1968 гг. проведен сбор материала. Основной целью работы было установление закономерностей количественной динамики нематод в указанных видах растений и их ризосфере и выяснение факторов, от которых зависит эта динамика. Учет общей численности нематод, и особенно патогенных видов, проводился на визуально здоровых и больных растениях. Больные растения крестовника и валерианы были поражены грибом мучнистой росы, а горицвета — грибом пыльной головни. Кроме того, указанные растения характеризовались также пожелтением стеблей и листьев, а растения крестовника еще и искривлением и побурением стеблей. Визуально здоровые растения, взятые на том же поле, имели нормальный вид и хороший рост.

Влияние продожительности выращивания растений на формирование нематодных комплексов изучали на крестовнике первого и третьего годов вегетации и валериане лекарственной первого и второго годов вегетации.

Фауна нематод горицвета исследовалась в условиях 15-летней монокультуры. Отдельно для каждого вида растения объемным методом анализировали корни, стебли, листья и прикорневую почву. Нематод из растений извлекали вороночным методом, из почвы — модифицированным вороночным методом с применением металлических сит и молочных фильтров. Экспозиция выделения нематод была 10—14 час. Повторность отбора проб — трехкратная. Данные о динамике численности нематод отдельно по культурам приводились нами в предыдущих сообщениях (Павлюк, 1972 а, б, 1973). В настоящей статье мы рассматриваем фауну нематод крестовника, горицвета, валерианы в сравнительном аспекте.

В результате анализа лекарственных растений и окружающей их почвы нами зарегистрировано 90 видов нематод, из которых 63 обнаружены на горицвете, 57 — на крестовнике, 43 — на валериане (табл. 2).

Некоторые виды, обладая, по-видимому, высокой эвриадаптивностью, встречаются на всех полях независимо от возделываемой культуры. Общими для трех растений являются 29 (32,2%) видов. Коэффициент общности, по Жаккару (Jaccard, 1912), составляет для крестовника и валерианы 56,2%, крестовника и горицвета — 41,1%, валерианы и горицвета — 41,3%. Таким образом, фауна нематод указанных растений существенно различается. Особенно большие различия наблюдаются между фауной валерианы и горицвета и фауной крестовника и горицвета. Для каждого растения свойственны и только присущие ему виды. Так, только на крестовнике отмечены 14 видов нематод: *Rhabditis filiformis, Aphelenchoides dactylocercus, A. graminis, Paraphelenchoides limberi, Seinura tenuicaudata, Ditylenchus destructor, Psilenchus hilarulus, Deladenus durus, Hexatylus nutidus, Nothotylenchus acutus, Paratylenchus elachistus, P. hamatus, P. uncinatus, P.* spp.; на валериане — 5 видов: *Rhabditis* sp., *Diploscapter coronatus, Aphelenchoides asteromucronatus, Nothotylenchus loksai, Anguina* sp., на горицвете — 26 видов: *Eudorylaimus carteri, E. acuticauda, E. sylvestris, Rhabditis elongata, Chiloplacus sclerovaginatus, Aphelenchus cylindricaudatus, Paraphelenchus pseudoparietinus, P. fidicaudatus, P. heterolineatus, P. paramonovi, Aphelenchoides bicaudatus, A. echinocaudatus, A. goodeyi, A. helophilus, A. rarus, A. sacchari, Tylenchus facultativus, T. (F) thornei, Aglenchus parvus, Hexatylus* sp., *Boleodorus typicus, B. volutus, Helicotylenchus dihystera, Tylenchorhynchus nanus, Pratylenchus cerealis, Paratylenchus microdorus.*

Нашими наблюдениями выявлено, что растения разных видов, произрастающие в равноценных условиях, заселяются нематодами неодинаково (табл. 1). Наименьшее число особей обнаружено на валериане, наибольшее — на крестовнике. Объяснение этого явления, очевидно, надо искать в трофических связях нематод с растением, поскольку именно они формируют у нематод ряд адаптивных реакций к условиям ценоза (Парамонов, 1967).

Таблица 1

Средняя численность нематод в ризосфере и тканях крестовника, горицвета, валерианы (на 10 см³)

Культура	Ризосфера растений		Корни растений		Стебли растений		Листья растений	
	здоровых	больных	здоровых	больных	здоровых	больных	здоровых	больных
Крестовник	232,5	690,8	146,9	409,5	5,5	166	3,3	36,2
Горицвет	25,5	80,7	15,7	264,9	37,0	1242	8,7	330
Валериана	5,5	9,9	1,5	8,6	0	0,7	0	0,3

Физиологическое состояние растения (по нашим данным) существенно влияет на количественно-качественную характеристику нематод. Вследствие нарушения обменных процессов в растениях с признаками увядания и пораженных грибами плотность популяций нематод и число видов всегда больше, чем в здоровых (табл. 1, 2). Подобное явление наблюдали И. А. Барановская (1958), Г. И. Соловьева (1964), А. С. Ерошенко (1967), Л. М. Бессарабова (1967), А. А. Разживин (1956, 1967) и др.

Численность нематод в растениях и прикорневой почве подвержена значительным колебаниям.

Таблица 2

Число видов нематод в ризосфере и тканях крестовника, горицвета, валерианы

Культура	Ризосфера растений		Корни растений		Стебли растений		Листья растений		Общее число видов
	здоровых	больных	здоровых	больных	здоровых	больных	здоровых	больных	
Крестовник	40	56	27	35	4	9	3	6	57
Горицвет	36	63	3	20	7	17	4	9	63
Валериана	32	41	8	31	0	2	0	4	43

В корневой системе крестовника максимальное количество нематод найдено в летние месяцы — период наиболее активного роста и развития растений, связанный с поступлением в корни большого количества питательных веществ. Осенью, по мере приостановления процесса жизнедеятельности растений, максимум особей отмечен не в корнях, а в почве. В отличие от корней и ризосферы крестовника, в корнях и ризосфере горицвета максимальная плотность популяций нематод отмечена весной, что связано со своеобразной биологией растения (ранняя бутонизация, цветение, плодоношение).

На валериане, в связи со слабой заселенностью ее нематодами, закономерность динамики фактически не вырисовывается. Вероятно, это связано с особым химизмом растения. Набор алкалоидов, гликозидов, эфирных масел и др. веществ, по-видимому, оказывает ингибирующее действие на нематод и угнетает рост популяций последних.

Экологическое группирование нематод избранных растений сходно. И в корневой системе и в прикорневой почве четко выделяется преобладание нематод только двух экологических групп: девисапробионтов и фитогельминтов. Большая приспособительная способность последних позволила им занять ведущую роль в фауне. Главные биоценообразователи, или господствующие виды, имеются на каждой культуре, однако численность и состав нематод-доминантов различны. Из 13 видов, доминирующих на крестовнике, 7 специфичны для этого растения. Из 7 видов, господствующих на горицвете, — 3 и из четырех, преобладающих на валериане, специфичных не обнаружено (табл. 3).

В связи с морфологическими и физиолого-биохимическими изменениями, происходящими в онтогенезе растений с их возрастом, качественно и количественно изменяется нематодофауна. Так, в корневой системе крестовника первого года вегетации найдено значительное количество эндопаразита *Pratylenchus clavicaudatus*, составившего 30,6% от суммы зарегистрированных особей, а в корнях растений третьего года вегетации численность этого вида сократилась до 3,5%. Молодые меристематические ткани корня однолетних растений, имея тонкие клеточные стенки, оказа-

Таблица 3

Специфичные и общие доминирующие виды нематод крестовника, горицвета, валерианы

Культура	Специфичные доминанты	Общие доминанты
Крестовник	*Chiloplacus trilineatus*	
	Aphelenchoides saprophilus	
	Aglenchus costatus	
	Nothotylenchus acris	*Cephalobus nanus*
	N. acutus	
	Pratylenchus clavicaudatus	*Aphelenchus avenae*
	Paratylenchus nanus	
Горицвет	*Cephalobus persegnis*	
	Aglenchus parvus	
	Tylenchorhynchus nanus	
Валериана	Отсутствуют	

лись более доступными для проникновения паразита, чем опробковевшие клетки трехлетних растений. Интенсивность же заражения эктопаразитом *Paratylenchus nanus*, питающимся на эпидермальных клетках корней и не проникающим внутрь растительной ткани, увеличивалась с возрастом растения. Полученные данные показывают важную роль морфологического строения корневой системы во взаимоотношении паразита с хозяином и согласуются с аналогичными заключениями ряда авторов (Касимова, 1956; Судакова, 1956; Townshend, Davidson, 1960; Dolliver, 1961; Khera, Zuckerman, 1963; Townshend, 1963; Willis, Thompson, 1967).

Сравнение динамики фауны нематод различных видов лекарственных культур свидетельствует о существовании тесных связей между нематодами и растениями.

Выживаемость и интенсивное размножение обеспечивает нематодам главным образом растение, с которым первые находятся в тесных трофических связях. Невысокая численность нематод на валериане говорит об отсутствии для них нормальных условий существования. Высокая плотность популяции нематод, и особенно фитогельминтов, в корнях и прикорневой почве крестовника указывает на то, что это растение является благоприятной средой для развития нематод.

Наши наблюдения показали, что общая численность нематод, и особенно конкретных видов, более тесно связана с видом растения, чем с влажностью и температурой почвы. Сказанное позволяет сделать вывод, что плотность популяций нематод в растениях и ризосфере в большей степени определяется трофическими связями, чем абиотическими факторами.

Таким образом, полученные результаты показали, что растению-хозяину принадлежит определяющая роль в формировании нематодных комплексов. Закономерности динамики фауны, а также видовой состав нематод для каждого вида растения имеют свои особенности, связанные в первую очередь со спецификой самого растения: его биологией, биохимией, морфологическим строением корневой системы. Виды, не способные к питанию и размножению на возделываемом растении, подавляются, а наиболее приспособленные накапливаются и становятся опасными паразитами полевых культур. Очевидно, введением в севооборот культур, способствующих снижению популяций фитогельминтов, можно добиться уменьшения их численности и вредоносности.

ЛИТЕРАТУРА

Барановская И. А. 1958. К познанию рода *Paraphelenchus* (Micoletzky, 1922) Micoletzky, 1925 (*Nematoda*: *Aphelenchidae*).— Зоол. журн., 37, № 1, с. 13—19.

Бессарабова Л. М. 1967. Фауна нематод здоровых и пораженных грибными и бактериальными болезнями растений гороха и бобов в Московской области.— Материалы к научн. конферен. Всесоюзн. о-ва гельминтологов АН СССР. М., декабрь 1966, вып. 5, с. 44—51.

Ерошенко А. С. 1967. Фауна нематод основных зерновых культур Приморского края. Автореф. канд. дисс. Владивосток.

Касимова Г. А. 1956. О характере распределения патогенных нематод сельскохозяйственных культур Азербайджана.— Материалы научн. сессии энтомологов Азербайджана. Баку, с. 117—120.

Павлюк Л. В. 1972а. Анализ фауны нематод валерианы лекарственной, культивируемой в Московской области.— Вестн. зоологии, № 6. Киев, изд-во «Наукова думка», с. 30—34.

Павлюк Л. В. 1972б. Сравнительный анализ нематодофауны крестовника ромболистного (*Senecio rhombifolius W.*) первого и третьего годов вегетации.— Вестн. зоологии, № 3, Киев, изд-во «Наукова думка», с. 24—29.

Павлюк Л. В. 1973. Фитонематоды горицвета весеннего, культивируемого в Московской области.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 121—125.

Парамонов А. А. 1967. Изучение проблемы фитогельминтологии в СССР. В кн. «Строительство гельминтологической науки и практики в СССР», т. 3. М., «Наука».

Разживин А. А. 1967. Фауна нематод яблони и ее количественные и качественные изменения в зависимости от агротехнического фона в садах. Тезисы докл. 9-го междунар. симпозиума. Варшава.

Соловьева Г. П. 1964. К познанию фауны нематод сорняков капустного поля. Тезисы докл. на научн. конф. по итогам работ Ин-та биол. Петрозаводск. гос. ун-та за 1963 г. Петрозаводск, с. 133.

Судакова И. М. 1956. К познанию закономерностей распределения нематод по органам растений. Проблемы паразитологии. Киев, Изд-во АН УССР, с. 305—306.

Jaccard P. 1912. The distribution of the flora in the alpine zone.— New Phytol., 11, p. 37—50.

Dolliver J. S. 1961. Population levels of *Pratylenchus penetrans* as influenced by treatments affecting dry weight of Wando pea plants.— Phytopathology, 51, p. 364—367.

Khera S., Zuckerman B. M. 1963. In vitro studies of host-parasite relation ships of some plant-parasitic nematodes.— Nematologica, 9, N 1, p. 1—6.

Paesler F. 1956. Nematoden der Rhizosphare welkekranker Luzerne pflansen.— Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzdienst (Berlin). N. F., 10, p. 108—111.

Townshend I. L. 1963. The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to celery.— Canad. J. Plant. Sci., 43, N 1, p. 70—74.

Townshend I. L., Davidson T. R. 1960. Some weed hosts of *Pratylenchus penetrans* in premier Strawberry plantation.— Canad. J. Botan., 38, N 3, p. 267—273.

Willis C. B., Thompson L. S. 1967. Root-lesion nematodes associated with forage legumes in the Maritime Provinces.— Canad. Plant Disease Surv., 47, N 3, p. 87—88.

ПЕРЕОПИСАНИЕ ВИДА *DIPLOGASTRELLUS MIKUSCHI (Nematoda: DIPLOGASTERIDAE)*

Т. В. ПОКРОВСКАЯ

При изучении нематодофауны пораженных мелойдогинами огурцов нами в 1964 г. был обнаружен *Diplogastrellus mikuschi* — вид, описанный Фуксом в 1938 г. (Fuchs, 1938).

Недостаточное описание этого вида, данное Фуксом, и отсутствие в доступной автору литературе более подробных сведений о *Diplogastrellus mikuschi* побудило дать более подробную характеристику вида. Приводимые данные даются на основе изучения фиксированного материала.

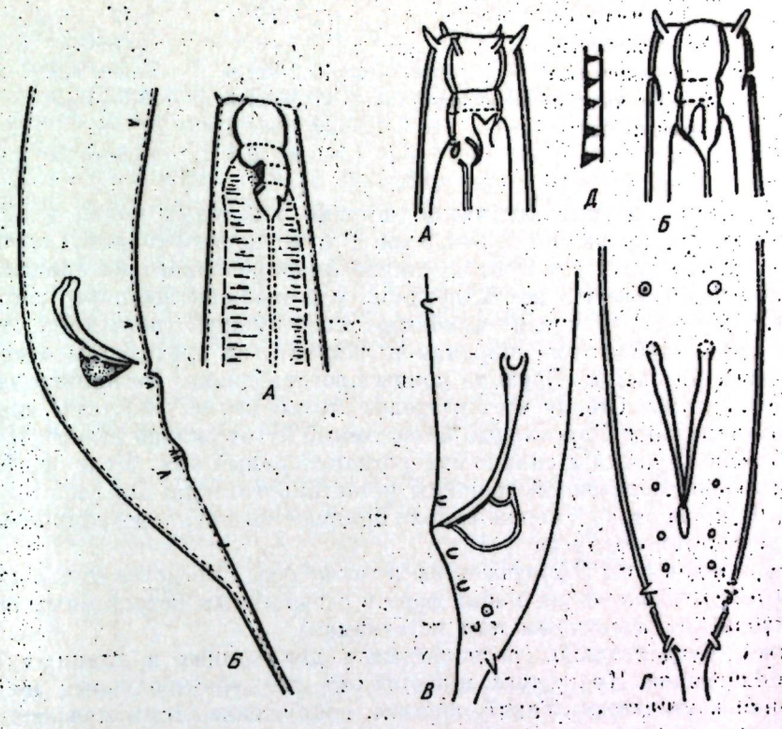


Рис. 1. *Diplogastrellus mikuschi* (ориг.)

А — головной конец тела самки (1350х); *Б* — хвостовой конец тела самца (945х)

Рис. 2. *Diplogastrellus mikuschi* (по Fuchs, 1938)

Головной конец тела: *А* — при дорсовентральном положении; *Б* — при латеральном. Хвостовой конец тела: *В* — при дорсовентральном положении; *Г* — при латеральном; *Д* — строение кутикулы

Diplogastrellus mikuschi (Fuchs, 1938) Paramonov, 1952

Рис. 1, 2

Синоним: *Diplogaster mikuschi* Fuchs, 1938

Размеры:

	По Фуксу (Fuchs, 1938)	По Майлу (Meyl, 1961)		По нашим данным	
	♀	♀♀	♂♂	13 ♀♀	10 ♂♂
L мм	0,652	0,61— 0,68	0,57—0,61	0,54—0,68	0,42—0,54
D мм	0,027	—	—	0,019—0,021	0,014—0,019
a	24,0	22—27	27—32	22,8—33,7	27,2—39
b	6,6	6—7	7	5,1—6,4	5,2—5,5
c	5,4	5,2—5,4	6,7	2,8—3,3	2,9—3,4
V %	65,5	63,2—65,6	—	49,2—53,5	—
Sp мк	—	—	1,5 A.d.	—	13,5—18,9 (1,3A.d.)
Gub мк	—	—	—	—	5,5—7,2

Описание. Стройные (для диплогастерид) нематоды цилиндроидной формы с хвостом, переходящим в чрезвычайно длинный терминус. Самцы стройнее и мельче самок.

Диаметр тела (в мк):	8 ♀♀	6 ♂♂
Головной конец	7—8	5,5—6,7
Конец пищевода	16,2—21,6	13,5—18,9
Поворот яичника (семенника)	17,5—24,3	13,5—18,9
Конец яичника	18,9—24,3	—
Анус	10,8—13,5	10,8—14,8

Кутикула тонкокольчатая, ширина отдельных колец у начала средней кишки составляет 1,3—1,5 мк. В отличие от Фукса, мы не обнаружили продольных полос на кутикуле фиксированного материала. На головном конце имеется шесть щетинок, у самцов еще две пары дополнительных щетинок на уровне приблизительно нижней трети хейлостомы.

Стома. Хейлостома широкая и длинная, от протостомы отделена небольшим просветом. Верхние концы проторабдионов несколько загнуты внутрь стомы. Стенки всех разделов стомы, кроме телостомы, сильно склеротизированы. Дорсальный метастомный бугор сильно развит, на нем расположен крупный и сильно склеротизированный онх. Фукс ошибался относительно раздвоенной вершины метастомного онха. По всей вероятности, Фукс за вторую вершину онха принял сильно склеротизированную часть метастомного бугра.

Среди видов рода *Diplogastrellus*, а также среди представителей семейства *Diplogasteridae* мы не нашли форм с раздвоенным метастомным онхом или зубом (по доступным нам источникам).

Ниже, субдорсально, располагаются два тонких и длинных онха в виде пластинок. Кроме того, имеются еще два субвентральных небольших онха в метастоме. Таким образом, вооружение стомы представлено пятью онхами, а не тремя, как это дано Фуксом. Границы протостомного и метастомного цилиндров оптически обозначены в виде нежных поперечных полос.

Пищевод. Передний отдел пищевода, включая метакорпальный бульбус, несколько длиннее заднего. У самок длина переднего отдела пищевода равна 45,9—59,4 мк, у самцов—40,5—45,9 мк, длина заднего отдела пищевода равна соответственно 35,1—45,9 и 37,8—43,2 мк. Отношение переднего отдела пищевода к заднему составило у самок 1,3, у самцов — 1,1. Метакорпальный бульбус хорошо развит и несколько крупнее кардиального.

Нервное кольцо лежит в передней части второй половины истмуса.

Средняя кишка с жировыми включениями и зигзагообразным просветом.

Длина задней кишки самок 13,5—16,2 мк. Анальный бугорок имеется.

Экскреторная пора открывается у основания нервного кольца и несколько выше кардиального бульбуса.

Половые органы самки. Вульва экваториальная со слабо выступающими губами. Вагина косая. Продельфная гонада с одним загибом. Герминативная зона с двурядным расположением овогониев, зона роста небольшая, с овоцитами, расположенными вдоль гонады в один ряд. Зона созревания по величине варьирует, но обычно составляет около $^1/_6$ — $^1/_7$ всей длины гонады. В передней матке одно яйцо овальной формы, размеры яиц ($n = 4$) следующие: 40,5—45,9 × 13,5—21,6 мк. Довольно часто задняя матка наполнена сперматозоидами и, очевидно, выполняет функцию семеприемника. Если в ней присутствует сперма, то она окрашивается полихромной синькой иначе, чем все другие участки гонады, приобретая зеленоватый оттенок. Размеры задней матки значительно варьируют. У молодых самок она очень большая, длина ее всегда больше половины расстояния вульва — анус ($V - A$) и даже может составлять 74% этого расстояния. У самок со сформировавшимся яйцом задняя матка значительно меньших размеров и не превышает $^1/_3$ расстояния $V - A$. У одной из таких самок мы обнаружили рудимент заднего яичника.

Половые органы самцов. Самцы с рудиментированной бурсой и отчетливо видимыми восемью парами щетинковидных папилл, из них две преанальные, четыре постанальные, в том числе одна латеровентральная, и две терминальные. Наиболее длинные — пара латеровентральных и две пары терминальных папилл. Вероятно, латерально имеются еще две-три пары очень мелких папилл, расположенных между латеровентральными и терминальными папиллами. Фукс указывает на шесть пар папилл. Количество последних ставит под сомнение также и Майл (Meyl, 1961).

Спикулы тонкие, серповидные, с головками. Рулек оригинальной формы, напоминающий стремя. По периферии рулек сильно склеротизирован.

Экология. Представителей *Diplogastrellus mikuschi* Фукс обнаружил под корой дуба в трухе ходов короеда *Scolitus intricatus* Ratzeb. В нашем материале самки, самцы и личинки обнаружены на протяжении вегетации в галлах, находящихся на разных стадиях сапробиотического распада, а также в трухе корней.

ЛИТЕРАТУРА

Покровская Т. В. 1964. Сукцессия фитонематод различных экологических групп в процессе мелойдогиноза. — Труды ГЕЛАН, 15. «Экспериментальная и экологическая гельминтология», с. 154—162.

Fuchs A. G. 1938. Neue Parasiten und Halbparasiten bei Borkenkäfern und einige andere Nematoden. — Zool. Jahrb. (Syst.), 71, N 1/2, S. 123—190.

Meyl A. H. 1961. Die freilebenden Erd- und Susswassernematoden. In: Die Tierwelt Mitteleuropas (Bohmer, Ehrmann et Ulmer), Quelle et Meyer. Leipzig, p. 1—273.

К СИСТЕМАТИКЕ ЦЕСТОД ОТРЯДА *PSEUDOPHYLLIDEA*, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У РЫБ

Е. Н. ПРОТАСОВА

Объем отряда *Pseudophyllidea*, состав и таксономический ранг включаемых в него систематических единиц в настоящее время весьма дискуссионны. Со времени выхода в свет монографии Нибелина (Nybelin, 1922) сведения по псевдофиллидным цестодам не подвергались специальному обобщению, не было предпринято попыток построения филогенетически обоснованной системы отряда. В ряде общих монографий вносятся отдельные изменения в систему, касающиеся преимущественно таксонов крупного ранга. Так, Уордль и Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) выводят отдельные отряды *Caryophyllidea* и *Spathebothriidea*. Жуайе и Бэр (Joyeux, Baer, 1961) возводят в ранг самостоятельного отряда аберрантную группу *Haplobothriidea*. Названные перестройки, хотя они в настоящее время и не общепризнанны, подчеркивают степень обособленности перечисленных групп от основного систематического ядра отряда.

В пределах этого основного ядра существующие ныне системы констатируют 7—10 равноценных систематических групп, выделяемых в ранге

семейств. Формальный характер такой системы не вызывает сомнений. Между составляющими отряд семействами имеется различная степень родства, одни менее, другие более близки между собой, и это должно найти отражение и при построении схемы филогенетического древа, и при создании естественной системы.

Для установления степени филогенетической близости необходимо выявление и детальный анализ диагностической ценности признаков интегрирующего плана.

Проведен анализ литературы и доступного коллекционного материала по псевдофиллидным цестодам от различных групп хозяев (рептилии, рыбы, птицы, морские и наземные млекопитающие). Установлено, что псевдофиллиды, паразитирующие у рыб (в частности, представители семейств *Amphicotylidae*, *Bothriocephalidae*, *Echinophallidae*, *Parabothriocephalidae*, *Ptychobothriidae*, *Triaenophoridae*), объединяются рядом интегрирующих признаков. Сюда входят особенности как проморфологии (расположение цирро-вагинальной поры на дорсальной поверхности сегмента или строго маргинальное, а отверстия матки на вентральной стороне), так и внутренней анатомии (четкая дифференциация маточного тракта на маточный мешок и в различной степени извитый маточный проток). Перечисленные особенности организации значительно затрагивают целостность системы корреляций этих паразитов и имеют высокую степень таксономической экстраполяции, что позволяет сделать вывод о филогенетическом обособлении этой ветви псевдофиллидных цестод.

Задачей настоящей работы является установление систематических взаимоотношений в пределах названной ветви псевдофиллидей.

Еще Браун (Braun, 1894—1900) обратил внимание на своеобразие строения репродуктивных органов цестод и разделял маточный тракт псевдофиллидей на три области: *a* — маточный проток; *b* — собственно матку; *c* — маточный атриум. На основе такого разделения Люэ (Lühe, 1900), а вслед за ним Нибелин (Nybelin, 1922) выделяют четыре типа строения матки псевдофиллидных цестод: диботриоцефалидный, амфикотилидный, триенофоридный, фистуликолидный. Уордль и Маклеод (Wardle, McLeod, 1952) признают два типа матки псевдофиллидей: спирально-розетковидную трубчатую матку, характерную для семейств *Dibothriocephalidae* и *Cyathocephalidae*, и второй — амфикотилидный тип, к которому относят люэвские типы как производные, или подтипы, и описывают, кроме того, птихоботриидный и ботриоцефалидный подтипы матки. Все названные авторы считают трубчатое строение матки наиболее примитивным. Фурман (Fuhrmann, 1931) придерживается противоположной точки зрения, полагая, что трубчатый тип матки, имеющей истинное, рано закладывающееся маточное отверстие, более прогрессивен, а ее сходство с маткой дигеней — чисто конвергентное. Точка зрения Фурмана представляется нам менее обоснованной, так как недифференцированная трубчатая матка стоит, вероятно, ближе к исходному типу. Что же касается истинной маточной поры, то ее наличие или отсутствие связано, вероятно, с характером функционирования матки и, следовательно, с экологическими особенностями цестод.

Изучая строение матки рыбьих цестод на оригинальном материале, мы убедились, что матки всех изученных форм состоят из более или менее четко выраженных маточного протока и маточного мешка, дифференцирующихся уже при закладке. Но в дальнейшем развитие этих частей матки у разных цестод идет неодинаково, что отражает различия в функции этих отделов у зрелых цестод. В связи с этим можно выделить два основных, исходных типа матки, от которых сравнительно легко выводятся все остальные модификации.

Ботриоцефалидный тип матки

Первоначально матка закладывается в виде отчетливо дифференцированного мешка и короткого, слегка изогнутого протока. В половозрелых члениках мешок увеличивается, оставаясь округлым, становится мускулистым; вокруг отверстия имеется хорошо развитая мускулатура, играющая роль сфинктера. Проток очень сильно удлиняется, образуя много петель. В зрелых члениках яйца заполняют не только маточный мешок, но и петли протока, которые значительно расширяются, вплоть до яйцевода. Маточный проток в этом случае увеличивается (в длину и ширину) относительно сильнее, чем мешок. Истинный ботриоцефалидный тип матки встречается у ботриоцефалид и некоторых анцистроцефалид (см. рисунок 1, *A*).

Кроме того, можно различить следующие модификации этого типа матки (обозначения по рисунку).

A_1 — триенофоридная. Отличается от основного типа тем, что в зрелых члениках маточный мешок менее мускулистый и сильнее растягивается, преимущественно в апоральную сторону. Мускулатура маточного отверстия развита также слабее (семейство *Triaenophoridae*).

A_2 — фистуликолидная. В целом совпадает с основным типом, но отличается наличием маточного атриума (роды *Fistulicola* и *Ancystrocephalus*.)

A_3 —паработриоцефалидная. Матка закладывается в виде *S*-образного протока и маточного мешка с хорошо заметным отверстием. По мере созревания члеников проток значительно удлиняется, образуя некрупные, многочисленные, тесно сближенные петли. Стенки протока становятся мускулистыми. Мешок увеличивается незначительно. В зрелых члениках яйца заполняют маточный мешок и передние петли протока. Последние незначительно растягиваются и за счет своеобразного расположения придают матке в целом форму булавы (сем. *Parabothriocephalidae*).

Птихоботриидный тип матки

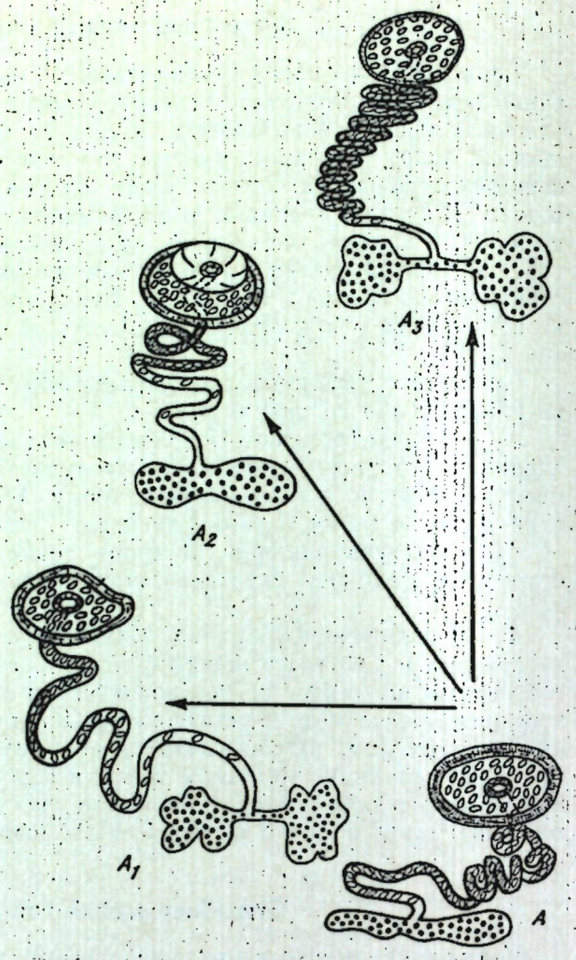
Матка закладывается в виде небольшого, округлого, слабомускулистого мешка и сравнительно широкого *S*-образного протока. По мере созревания проглоттид происходит увеличение объема мешка и удлинение (но не расширение) маточного протока, который становится сильноизвитым. В зрелом членике яйца заполняют мешок, проток остается свободным от них. Лишь в некоторых модификациях этого типа (в случае полной редукции маточной поры) маточный проток также содержит яйца. Этот тип матки встречается у большинства цестод семейств *Ptychobothriidae* и *Echinophallidae* (см. рисунок, B)

Различаются следующие модификации птихоботриидного типа матки

B_1 — пликатоботриидная. Отличается от основного типа V-образной уже при закладке формой маточного мешка и укороченным протоком. По мере заполнения яйцами мешок сильно растягивается, заходя своими ветвями на предшествующий сегмент таким образом, что яичник предыдущего полового комплекса лежит между ветвями матки последующего (род. *Plicatobothrium*).

B_2 — аботриидная. Округлый при закладке, почти лишенный мускулатуры мешок после заполнения оплодотворенными яйцеклетками растягивается чрезвычайно сильно, образуя многочисленные боковые доли и выросты. Маточный проток удлиняется незначительно и в зрелых члениках может быть незаметен. Маточное отверстие прорывается только после завершения эмбрионального развития яиц (подсем. *Abothriinae*).

B_3 — амфикотилидная. Отличается от предыдущей модификации поне-



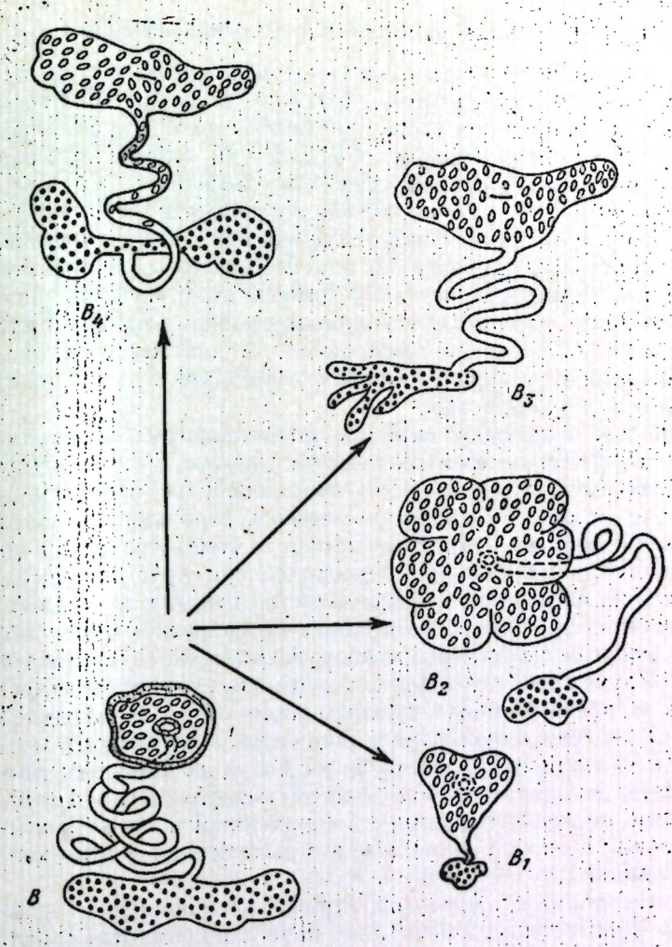
Типы строения матки псевдофиллидей, паразитирующих у рыб (схематично)

A — ботриоцефалидный тип; модификации:
A_1 — триенофоридная;
A_2 — фистуликолидная;
A_3 — паработриоцефалидная;
B — птихоботриидный тип; модификации:
B_1 — пликатоботриидная;
B_2 — аботриидная;
B_3 — амфикотилидная;
B_4 — эвботриидная

речно-овальной формой маточного мешка в зрелых члениках и значительной длиной маточного протока. В самых зрелых члениках в протоке могут быть яйца. Маточная пора редуцирована (подсем. *Amphicotylinae*).

B_4 — эвботриидная. При закладке маточный мешок сильно вытянут поперек членика, иногда дольчатый. Маточный проток короткий. В зрелых члениках мешок сильно растягивается, а проток увеличивается незначительно. Последний почти всегда заполнен яйцами. Маточное отверстие прорывается поздно (виды рода *Eubothrium*).

Яйца цестод, имеющих матки различного типа, отличаются также по строению. Для форм с ботриоцефалидным типом матки и его модификациями характерны яйца с полярными крышечками; их эмбриональное развитие протекает полностью, реже частично, во внешней среде. В жизненном цикле этих цестод имеется стадия свободно плавающей реснитчатой личинки — корацидия. Яйца форм с птихоботриидным типом матки и его модификациями никогда не имеют крышечек на яйцевых оболочках; развитие их, как правило, идет в матке до образования шестикрючной онкосферы (реже заключительная часть эмбриогенеза проходит в воде). Стадия корацидия у этих цестод отсутствует, и освобождение онкосферы от яйцевых оболочек происходит в организме промежуточного хозяина. Маточная пора цестод с маткой такого типа в различной степени рудиментирована.



Отмеченные выше скоррелированные различия в строении матки и яиц, а также в эмбриогенезе и постэмбриональном развитии позволяют сгруппировать рассматриваемых цестод в два надсемейства. Что же касается других морфологических признаков, таких, как морфология и топография половых желез, положение цирро-вагинального атриума, строение сколекса и стробилы и т. п., то они часто в пределах подотряда обнаруживают явные черты конвергенции и могут быть использованы для дифференциации семейств и подсемейств.

В результате проведенного анализа морфологии, паразито-хозяинных связей псевдофиллидей, паразитирующих у рыб, их система может быть представлена следующим образом: надсемейство *Bothriocephaloidea* (Blanch., 1849) n. superfam. с семействами *Bothriocephalidae* Blanchard, 1849 (подсемейства *Bothriocephalinae* и *Oncodiscinae*), *Parabothriocephalidae* Yamaguti, 1959, *Triaenophoridae* Loennberg, 1889, *Ancystrocephalidae* n. fam. (подсемейства *Ancystrocephalinae*, *Anonchocephalinae*, *Fistulicolinae* n. subfam.); надсемейство *Amphicotyloidea* (Nybelin, 1922) n. superfam. с семействами *Amphicotylidae* (Lühe, 1899) Nybelin, 1922 (подсемейства *Amphicotylinae*, *Abothriinae*, *Marsipometrinae*), *Echinophallidae* Schumacher, 1914 (подсемейства *Echinophalinae*, *Bothriocotylinae*, *Pseudamphicotylinae*), *Ptychobothriidae* Lühe, 1902 (подсемейства *Ptychobothriinae*, *Polyoncobothriinae*).

НАДСЕМЕЙСТВО BOTHRIOCEPHALOIDEA (BLANCHARD, 1849)

В надсемействе объединяются формы, яйца которых имеют крышечку; эмбриональное развитие их, как правило, проходит в воде. Маточный тракт этих цестод закладывается как изогнутый проток и небольшой более или менее мускулистый мешок. Резервуаром для яиц служит как сам мешок, так и маточный проток (целиком или его передние петли). У представителей этого надсемейства ярко выражена тенденция к паразитированию в морских рыбах, кроме представителей семейства *Triaenorphoridae*.

Формы с медиодорсальным положением полового атриума и соответственно расположением бурсы цирруса в срединном поле членика объединяются в семействе *Bothriocephalidae*, которое по признаку наличия или отсутствия вооружения на сколексе разделяется на два подсемейства. Ботриоцефалиды являются, очевидно, наиболее близкой к исходному типу группой в данном надсемействе.

Формы с субмаргинальным положением полового атриума объединяются в семействе *Parabothriocephalidae*. Входивший туда род *Glossobothrium* Yamaguti, 1952 как не соответствующий диагнозу семейства (строго маргинальное положение полового атриума, отличное строение сколекса и т. д.) переводится в семейство *Ancystrocephalidae*. В семействе *Triaenophoridae*, как оно принималось раньше, цестоды рода *Triaenophorus* существенно отличаются от всех остальных представителей семейства, во-первых, отсутствием наружной сегментации, во-вторых, своеобразием строения матки и, наконец, мощным олигомерным вооружением сколекса, почти лишенного ботрий. Кроме того, цестоды этого рода, по-видимому, долгое время развивались в пресных водах изолированно от представителей остальных родов, включаемых в семейство и являющихся паразитами морских рыб. Учитывая сказанное, очевидно, будет более правильным разделение этого семейства на два самостоятельных: *Triaenophoridae* и *Ancystrocephalidae*. В составе последнего формы с вооруженным и невооруженным апикальным диском и вообще лишенные его выделяются в три самостоятельных подсемейства.

Диагноз: *Pseudophyllidea*. Половой атриум расположен на дорсальной поверхности проглоттиды, в медианном поле или субмаргинально, или он строго маргинальный. Возможен двойной набор гениталий в одном членике, располагающихся друг за другом по продольной оси сегмента. Наружное расчленение может быть полным или вовсе отсутствовать. Семенники лежат двумя боковыми полями или по всей ширине проглоттиды. Яичник смещен к поральной стороне или медианный. Яйца с толстой или тонкой оболочкой, но всегда с крышечкой. Паразиты морских, реже пресноводных рыб, еще реже амфибий.

В состав надсемейства входят семейства: *Bothriocephalidae*, *Parabothriocephalidae*, *Triaenophoridae*, *Ancystrocephalidae*.

СЕМЕЙСТВО *BOTHRIOCEPHALIDAE* BLANCHARD, 1849

Диагноз: *Bothriocephaloidea*. Сколекс с вооруженным или невооруженным апикальным диском. Ботрии в виде двух узких щелей, иногда со складчатыми краями. Набор гениталий одинарный или двойной. Желточники кортикальные, реже медуллярные. Матка с S-образным извитым протоком и с небольшим мускулистым мешком. Яйца с крышечкой. Паразиты морских, реже пресноводных рыб и амфибий (виды рода *Bothriocephalus*).

Семейство включает подсемейства *Bothriocephalinae* и *Oncodiscinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *BOTHRIOCEPHALINAE* (BLANCARD, 1849)

Диагноз: *Bothriocephalidae*. Сколекс с невооруженным апикальным диском. Ботрии умеренно развиты, иногда расширяются антериально и соединяются проходящей по диску сагиттальной бороздой. Иногда с двойным набором гениталий. Желточники кортикальные или в перифери-ческой зоне медуллы. Яйца с частично сформированной личинкой или без нее. Паразиты морских и пресноводных рыб, реже амфибий.

Типичный род: *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808.

Кроме типичного, в состав подсемейства входит род *Taphrobothrium* Lühe, 1899.

ПОДСЕМЕЙСТВО *ONCODISCINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Bothriocephalidae*. Сколекс с вооруженным апикальным диском и хорошо развитыми ботриями. Края их сильно складчатые. Одинарный набор гениталий. Желточники кортикальные. Яйца не содержат онкосферу. Паразиты морских рыб.

Типичный род: *Oncodiscus* Yamaguti, 1934.

Кроме родов, включенных в подсемейства *Bothriocephalinae* и *Oncodiscinae*, к семейству *Bothriocephalidae* относился род *Oncobothriocephalus* Yamaguti, 1959. Будучи основан на виде *Ptychobothrium armatum* Fuhrmann, 1902, описанном от дрозда (*Turdus parochus*) из Египта, этот род был сведен в синонимы рода *Polyoncobothrium* (см. Tadros, 1968). Мы считаем эту форму species inquirenda, так как, возможно, описание основано на случайно попавших в птицу экземплярах какого-нибудь вида рода *Polyoncobothrium*. В пользу этого предположения свидетельствует значительное сходство сколекса и других систем.

СЕМЕЙСТВО *PARABOTHRIOCEPHALIDAE* YAMAGYTI, 1959

Диагноз: *Bothriocephaloidea*. Сколекс удлиненный, с неглубокими ботриями, без апикального диска или псевдосколекс. Семенники в двух боковых полях, соединяющихся медианно позади яичника. Желточники кортикальные, диффузные или сконцентрированы в четыре боковых ленты. Половой атриум субмаргинальный, вблизи середины бокового поля членика. Бурса цирруса располагается всегда наклонно к продольной оси тела. Циррус вооружен или не вооружен. Маточный мешок округлый, слабомускулистый, несколько заходит на предшествующий сегмент. Маточный проток сильно извитый. Паразиты морских окунеобразных рыб (*Psenopsis*).

Типичный род: *Parabothriocephalus* Yamaguti, 1934.

Кроме типичного, в состав семейства входят роды *Parabothriocephaloides* Yamaguti, 1934, *Neobothriocephalus* Mateo et Bullock, 1966.

СЕМЕЙСТВО *TRIAENOPHORIDAE* LOENNBERG, 1889

Диагноз: *Bothriocephaloidea*. Сколекс с неясно выраженным апикальным диском и неотчетливыми ботриями. На вентральной и дорсальной поверхностях имеется по паре трехвершинных крючьев. Наружная сегментация отсутствует. Семенники по всей ширине стробилы, но не заходят латерально за первные стволы. Желточники кортикальные, вокруг всей проглоттиды. Половой атриум строго маргинальный. Бурса цирруса крупная, достигает апорального края яичника. Маточный мешок большой,

умеренно мускулистый, маточный проток слабоизвитый, сравнительно короткий. Паразиты пресноводных рыб, преимущественно щук (*Esox*).

Типичный и единственный род: *Triaenophorus* Rudolphi, 1793.

СЕМЕЙСТВО *ANCYSTROCEPHALIDAE* N. FAM.

Диагноз: *Bothriocephaloidea*. Сколекс нормально развитый или у взрослых форм заменяется псевдосколексом. Апикальный диск, если имеется, может быть вооружен. Желточники кортикальные или медуллярные. Яичник смещен к поральной стороне, реже медианный. Половой атриум строго маргинальный, постэкваториальный. Маточный проток довольно широкий, длинный, извитый. Маточный мешок небольшой, мускулистый. Яйца с толстой или тонкой оболочкой. Паразиты морских рыб.

Семейство объединяет три подсемейства: *Ancystrocephalinae*, *Anonchocephalinae*, *Fistulicolinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *ANCYSTROCEPHALINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Ancystrocephalidae*. Сколекс с вооруженным апикальным диском и хорошо развитыми ботриями. Яичник медианный. Желточники двумя полями в медулле, снаружи от нервных стволов, соединяются одинарным слоем фолликулов в дорсальной медулле и, кроме того, имеется дополнительный слой фолликулов в дорсальном кортексе. Яйца с толстой оболочкой. Паразиты морских рыб.

Типичный и единственный род: *Ancystrocephalus* Monticelli, 1890.

ПОДСЕМЕЙСТВО *ANONCHOCEPHALINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Ancystrocephalidae*. Сколекс с невооруженным апикальным диском, с хорошо развитыми ботриями, задние края которых увеличены. Желточники в вентральной медулле или диффузно распределены в кортексе. Яичник сдвинут к поральной стороне. Маточный проток S-образный или сильноизвитый. Паразиты морских рыб.

Типичный род: *Anonchocephalus* Lühe, 1902.

Кроме типичного, в подсемейство входит род *Glossobothrium* Yamaguti, 1952.

ПОДСЕМЕЙСТВО *FISTULICOLINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Ancystrocephalidae*. Сколекс без апикального диска, у взрослых форм может заменяться псевдосколексом. Семенники лежат непрерывным полем в дорсальной медулле или двумя боковыми полями в центральной медулле. Желточники кортикальные, диффузные, более или менее многочисленные в расширенных задних участках проглоттид. Яичник поральный. Яйца с толстой оболочкой. Паразиты морских рыб (солнечниковые, окунеобразные).

Типичный род: *Fistulicola* Lühe, 1899.

В подсемейство, кроме типичного, входит род *Eubothrioides* Yamaguti, 1952.

НАДСЕМЕЙСТВО AMPHICOTYLOIDEA (NYBELIN, 1922)

Представители этого надсемейства объединяются в первую очередь по признаку отсутствия крышечки на яйцах; развитие яиц большинства представителей этого надсемейства полностью, реже частично, проходит в маточном мешке. В зрелых члениках маточный проток, как правило, бывает свободен от яиц, кроме тех случаев, когда маточная пора сильно

редуцирована. Положение и строение полового атриума, строение сколекса, расчленение стробилы и т. п. берется за основу разделения надсемейства на семейства. Цестоды со срединедорсальным положением полового атриума, имеющие гермафродитный проток (куда открывается вагина и циррус), своеобразное строение сколекса и т. д., объединяются в семействе *Ptychobotriidae*.

Близость цестод родов *Bothriocotyle* и *Echinophallus* не вызывает сомнений, и поэтому род *Bothriocotyle* вновь помещается в семейство *Echinophallidae*, где объединяются формы с субмаргинальным положением полового атриума. Однако нельзя не согласиться с точкой зрения Ямагути (Yamaguti, 1959) о целесообразности обособления этого рода в рамках подсемейства, так как он отличается от типичного рода семейства по ряду признаков, и прежде всего одинарным набором гениталий в сегменте, иным строением сколекса, расположением желточников и др. Что касается рода *Pseudamphicotyla*, он включается в семейство *Echinophallidae* как соответствующий основному диагнозу семейства. На основе таких признаков, как наличие внутриботриальных перегородок, апикального диска, характерное расположение желточников и т. д., этот род выделяется в отдельное подсемейство. Принадлежность описанного Ямагути (1934) вида *Echinophallus japonicus* к роду *Echinophallus* вызывает сомнения, так как, судя по рисункам автора, у этих цестод половые атриумы располагаются строго маргинально; кроме того, Ямагути вполне определенно указывает, что яйца обнаруженных им цестод снабжены крышечкой. В связи с этим можно предполагать, что рассматриваемый вид является, по-видимому, представителем надсемейства *Bothriocephaloidea*. Более точное его положение в системе может быть определено после дополнительного изучения оригинального материала.

В семействе *Amphicotylidae* оставлены формы только со строго маргинальным положением полового атриума. Кроме того, у представителей данного семейства очевидна тенденция к паразитированию в проходных и пресноводных рыбах.

Диагноз: *Pseudophyllidea*. Половой атриум расположен на дорсальной поверхности; в середине поле или субмаргинально, или он строго маргинальный. При наличии двойного набора гениталий, последние располагаются симметрично на поперечной оси сегмента. Может быть гермафродитный проток. Сегментация отчетливая или неотчетливая. Семенники располагаются двумя боковыми полями, реже сплошным полем. Яйца с тонкой оболочкой, без крышечки. Паразиты морских, проходных и пресноводных рыб.

Надсемейство объединяет три семейства: *Amphicotylidae*, *Echinophallidae*, *Ptychobothriidae*.

СЕМЕЙСТВО *AMPHICOTYLIDAE* (LÜHE, 1899) NYBELIN, 1922

Диагноз: *Amphicotyloidea*. Сколекс от нормально развитого, с двумя отчетливыми ботриями и невооруженным апикальным диском или без него, до сильно деформированного образования дубинковидной формы, с плохо развитыми ботриями или вовсе без них (scolex deformatus). Сегментация отчетливая. Семенники в двух боковых лентах или сплошным полем. Желточники медуллярные или кортикальные. Половой атриум строго маргинальный, неправильно чередуется с одной и другой стороны стробилы. Одинарный набор гениталий в сегменте. Маточный проток иногда содержит яйца, маточный мешок поперечно-овальный, крупный, может иметь различное число боковых выростов. Паразиты морских, проходных и пресноводных рыб.

В состав семейства входят подсемейства: *Amphicotylinae*, *Abothriinae*, *Marsipometrinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *AMPHICOTYLINAE* LÜHE, 1899

Диагноз: *Amphicotylidae*. Сколекс с хорошо развитыми ботриями, без апикального диска. Задняя часть ботрий может обособляться, образуя присосковидную полость. Семенники в двух боковых полях. Яичник сдвинут к дорсальной стороне (к противоположной от маточной поры). Желточники кортикальные, отдельные фолликулы заходят в интрамускулярную зону и в медуллу. Маточный мешок может образовывать боковые выросты. Паразиты морских и пресноводных рыб.

Типичный род: *Amphicotyle* Diesing, 1863.

Кроме типичного, в состав подсемейства входит род *Fissurobothrium* Roytman, 1963.

ПОДСЕМЕЙСТВО *ABOTHRIINAE* NYBELIN, 1922

Диагноз: *Amphicotylidae*. Сколекс с глубокими, но не отчетливыми ботриями, без апикального диска или scolex deformatus. Семенники в двух отчетливых латеральных полях или по всей ширине сегмента. Желточники исключительно медуллярные. Устьевая часть матки не достигает кутикулы к началу функционирования. Паразиты морских и пресноводных рыб.

Типичный род: *Abothrium* v. Beneden, 1871.

Кроме типичного, в подсемейство входят роды: *Bathybothrium* Lühe, 1902; *Parabothrium* Nybelin, 1922.

ПОДСЕМЕЙСТВО *MARSIPOMETRINAE* COOPER, 1917

Диагноз: *Amphicotylidae*. Сколекс с нормально развитыми ботриями и апикальным диском. Семенники в двух боковых полях или соединяются одним или несколькими рядами фолликулов у переднего и заднего краев сегмента. Желточники в периферической медулле, интрамускулярные или кортикальные. Маточный мешок поперечно-овальной формы, может образовывать многочисленные боковые выросты. Паразиты морских, проходных и пресноводных рыб.

Типичный род: *Marsipometra* Cooper, 1917.

В подсемейство, кроме типичного, входит род *Eubothrium* Nybelin, 1922.

СЕМЕЙСТВО *ECHINOPHALLIDAE* SCHUMACHER, 1914

Диагноз: *Echinophallidae*. Сколекс кеглевидный или пирамидообразный, у взрослых форм нередко заменяется псевдосколексом. Апикальный диск имеется или отсутствует. Одинарный или двойной набор гениталий. В последнем случае они располагаются симметрично на поперечной оси сегмента. Половой атриум субмаргинальный. Циррус вооруженный. Желточники медуллярные или кортикальные. Яичник обычно смещен к поральной стороне. Маточный проток сильноизвитый, маточный мешок округлый. Паразиты морских рыб.

В состав семейства входят подсемейства: *Echinophallinae*, *Bothriocotylinae*, *Pseudamphicotylinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *ECHINOPHALLINAE* (SCHUMACHER, 1914)

Диагноз: *Echinophallidae*. Сколекс пирамидовидный, с неглубокими ботриями или имеется воронковидный псевдосколекс. Семенники двумя латеральными полями в вентральной медулле. Желточники в вентральном кортексе, отдельные фолликулы интрамускулярные или медуллярные. Двойной набор гениталий. Паразиты морских рыб.

Типичный род: *Echinophallus* Schumacher, 1913.

Кроме типичного, в подсемейство входит род *Atelemerus* Quiart, 1935.

ПОДСЕМЕЙСТВО *BOTHRIOCOTYLINAE* YAMAGUTI, 1959

Диагноз: *Echinophallidae*. Сколекс кеглевидный, ботрии глубокие, на заднем крае они образуют маленькую глубокую присасывательную ямку. Семенники в двух боковых полях в дорсальной медулле. Желточники в вентральной зоне медуллы, по всей ширине проглоттиды. Одинарный набор гениталий. Паразиты морских рыб.

Типичный и единственный род: *Bothriocotyle* Ariola, 1900.

ПОДСЕМЕЙСТВО *PSEUDAMPHICOTYLINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Echinophallidae*. Сколекс с апикальным диском, ботрии неглубокие, разделяются внутри на несколько локусов поперечными перегородками. Семенники медуллярные по всей ширине проглоттиды. Желточники кортикальные, вокруг сегмента, отдельные фолликулы заходят в интрамускулярную или медуллярную зоны. Одинарный набор гениталий. Паразиты морских рыб.

Типичный и единственный род: *Pseudamphicotyle* Yamaguti, 1959.

СЕМЕЙСТВО *PTYCHOBOTHRIIDAE* LÜHE, 1902

Диагноз: *Amphicotyloidea*. Апикальный диск на сколексе отсутствует или имеется, в последнем случае он всегда вооружен. Ботрии мелкие, щелевидные или глубокие со свободными, сильно закрученными краями. Одинарный набор гениталий. Желточники кортикальные или интрамускулярные. Гермафродитный проток имеется. Маточный мешок округлый, *V*-образный или вытянут вдоль продольной оси сегмента. Яйца с тонкой оболочкой, без крышечки, могут содержать частично или полностью развитую личинку. Паразиты пресноводных, реже морских рыб.

Семейство объединяет два подсемейства: *Ptychobothriinae*, *Polyoncobothriinae*.

ПОДСЕМЕЙСТВО *PTYCHOBOTHRIINAE* LÜHE, 1899

Диагноз: *Ptychobothriidae*. Сколекс без апикального диска, с хорошо развитыми ботриями, края которых могут сильно закручиваться или сливаться, оставляя небольшое антериальное отверстие. Желточники кортикальные, реже интрамускулярные. Паразиты морских и пресноводных рыб.

Типичный род: *Ptychobothrium* Loennberg, 1889.

Кроме типичного, в подсемейство входят роды: *Clestobothrium* Rudolphi, 1808; *Coelobothrium* Dollfus, 1969; *Ichtibothium* Khalil, 1971; *Plicatobothrium* Cable et Michaelis, 1967.

Что касается монотипичного рода *Ptychobothrioides* Yamaguti 1959, мы присоединяемся к мнению Тадрос (Tadros, 1966) и рассматриваем его как genus inquirenda.

ПОДСЕМЕЙСТВО *POLYONCOBOTHRIINAE* N. SUBFAM.

Диагноз: *Ptychobothriidae*. Сколекс почти прямоугольный, с вооруженным апикальным диском. Крючья располагаются по заднему краю диска, образуя четыре квадрата или два полукруга, разделенных на дорсальной и вентральной сторонах. Желточники кортикальные, вокруг всей проглоттиды или четырьмя (две дорсальные и две вентральные) боковыми лентами. Паразиты пресноводных рыб.

Типичный род: *Polyoncobothrium* Diesing, 1854.

Кроме типичного, в состав подсемейства входят роды: *Senga* Dollfus, 1934 и *Circumoncobothrium* Schinde, 1968 (условно).

Последний род включается в это подсемейство условно, так как расположение половой поры на вентральной поверхности проглоттиды, отмеченное в диагнозе рода, вызывает сомнение и нуждается в уточнении. Остальные морфологические признаки этого рода соответствуют диагнозу семейства.

ЛИТЕРАТУРА

Braun M. 1894—1900. In: H. G. Bronn. Klassen und Ordnunden des Thierreichs, B. 4. *Vermes*; Abtheilung I. b., Cestodes. Leipzig, S. 927—1731.

Joyeux C., Baer J. G. 1961. Classe Cestodes — *Cestoidea* Rudolph.— Traite zool., 4, fasc. 1. Paris, p. 1—347.

Fuhrmann O. 1931. In Handbuch der Zoologie, Bd. 2. Berlin.— Leipzig, S. 260—334.

Lühe M. 1900. Untersuchungen ueber Bothriocephaliden mit marginalen Geitaloffnungen. Leipzig, S. 1—99.

Nybelin O. 1922. Anatomish-systematische Studien uber Pseudaphyllideen.— Göteborg., S. 1—228.

Tadros G. 1966. On the classification of the family *Bothriocephalidae* Blanchard, 1849 (*Cestoda*).— J. vet. Sci. U. A. R., 3, N 1, p. 39—43.

Tadros G. 1968. A redescription of *Polyoncobothrium clarias* (Woodland, 1925) Meggitt, 1930 (*Bothriocephalidae*: *Cestoda*) with a brief review of the genus *Polyonchobothrium* Diesing, 1854, and the identity of the genera *Tetracampos* Wedl, 1861, *Senga* Dollfus, 1935 and *Oncobothriocephalus* Yamaguti, 1959. — J. vet Sci. U. A. R., 5, N 1, p. 53—84.

Wardle R. A., McLeod J. A. 1952. The zoology of Tapeworms. Minneapolis, Univ. Minnesota, p. 1—155, 552—652.

Yamaguti S. 1934. Studies on the Helminth fauna of Japan. Part 4. Cestodes of fisches.— Japan. J. Zool., 6, p. 1—112.

Yamaguti S. 1959. Systema Helminthum. V. 2. The Cestodes of Vertebrates. N. Y.— London, p. 1—626.

ФОРМИРОВАНИЕ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ДИКИХ КОПЫТНЫХ В УСЛОВИЯХ КУЛЬТУРНОГО ЛАНДШАФТА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

А. С. РЫКОВСКИЙ

За последние годы мероприятия по обогащению охотничьих угодий в густонаселенных районах практикуются все шире. При этом основная ставка делается на работы по воспроизводству копытных. Эти животные, интересные и в спортивном и в товарном отношении, легко мирятся с интенсивной хозяйственной деятельностью человека, живут и размножаются по соседству с населенными пунктами в условиях развитого сельскохозяйственного и лесохозяйственного производства.

При интенсивном воспроизводстве копытных все чаще приходится сталкиваться с высокой зараженностью их гельминтами, что в ряде случаев наносит поголовью ощутимый ущерб (Казлаускас, Шлейкус, 1962; Дементьев, 1963; Anderson, 1965; Рыковский, 1959, 1967; Мицкевич, 1967; Karns, 1967; Soltys et al., 1967; Приедитис, 1969; Young, 1969; Prestwood, 1970).

В условиях культурного ландшафта одним из ведущих факторов, определяющих становление гельминтофауны охотничьих животных, является многообразная хозяйственная деятельность человека и как следствие ее обмен гельминтами между дикими и домашними животными.

Внимание как гельминтологов, так и охотоведов к проблеме обмена гельминтами неслучайно. Наряду с большим теоретическим интересом решение этой проблемы имеет немалое практическое значение.

В теоретическом плане исследования позволяют понять пути и закономерности циркуляции гельминтозной инвазии в биоценозах. В практическом же отношении только правильное понимание роли обмена гельминтами в становлении гельминтофауны тех или иных видов животных-хозяев дает возможность правильно строить систему профилактических мероприятий с учетом всего комплекса эпизоотологических факторов.

При обсуждении явления обмена гельминтами практический интерес вызывает в первую очередь вопрос об обмене между дикими и домашними животными и о роли хозяйственной деятельности человека как фактора, способствующего или препятствующего такому обмену.

До последнего времени в литературе господствовала определенная точка зрения на этот счет. Поскольку у диких и домашних животных (как зверей, так и птиц) нередко регистрируются одни и те же виды гельминтов, считалось очевидным, что дикие животные являются резервентами и распространителями инвазии домашних (Григорян, 1949; Массино, 1951; Слудский, 1954; Соколова, 1954; Мачульский, 1955). Подобная точка зрения, естественно, приводила к вызывающим недоумение практическим предложениям вплоть до сокращения численности диких животных в районах интенсивного животноводства. Лишь недавно в печати появились попытки объективной оценки роли диких жвачных как резервентов гельминтозов (Dunn, 1968).

В то же время закономерности обмена гельминтами между различными хозяевами и значение этого обмена в формировании гельминтофауны и эпизоотологии гельминтозов как домашних, так и диких животных до последнего времени углубленному анализу не подвергались.

Мы делаем попытку обобщить имеющиеся литературные и оригинальные материалы, касающиеся обмена гельминтами между копытными зверями в лесных угодьях центральных районов Европейской части СССР. Этот анализ позволяет выявить экологические закономерности такого обмена и его роль в формировании гельминтофауны как аборигенных, так и завозимых для акклиматизации животных.

Анализ гельминтофауны первид в охотничьих хозяйствах показывает, что у каждого вида этих животных, наряду с облигатными паразитами, регистрируется значительное число видов гельминтов, характерных для домашних животных. Так, у лося из 40 зарегистрированных видов гельминтов (Назарова, 1967) лишь 7 — его облигатные паразиты, а 33 вида — формы, характерные для коров и овец. Для марала это соотношение аналогично: 6 из 36, для пятнистого оленя— 5 из 39 (Асадов, 1960). Для кабана характерна 100-процентная общность гельминтофауны с домашними свиньями (Мозговой, 1967).

Рассматривая состав гельминтофауны диких копытных на протяжении их ареалов, можно констатировать, что в каждом конкретном районе этот состав неодинаков. У лося, например, число видов гельминтов в отдельных хозяйствах не превышает 15—20 (Шалдыбин, 1957; Рыковский, 1959; Гагарин, Назарова, 1965б; Назарова, 1967; Назарова, Херувимов, 1967). При этом четыре-пять видов облигатных его паразитов встречаются почти повсеместно, а обычные паразиты домашних животных в разных районах регистрируются в различном составе. Там же, где контакт лося с домашними жвачными практически исключен, как, например, на Кольском полуострове, в составе его гельминтофауны остаются лишь облигатные паразиты (Гагарин, Назарова, 1965а).

Анализ состава гельминтофауны жвачных, населяющих отдельные регионы, показывает общность ее для различных видов животных, как диких, так и домашних.

В условиях конкретных районов или отдельных охотничьих хозяйств обнаруживается не более 25—30 видов гельминтов, поражающих всех жвачных, диких и домашних, населяющих эту территорию. При этом степень поражения отдельных видов хозяев различными гельминтами неодинакова и зависит от биологических и экологических особенностей хозяев и паразитов.

Так, например, трихоцефалиды, часто и интенсивно инвазирующие домашний скот и благородных оленей, сравнительно слабо поражают лосей, поскольку последние кормятся в основном высокими травами и кустарниками и в меньшей степени подвержены опасности заражения. В то же время лоси, помещенные в вольеры, вынуждены брать корм с поверхности почвы, что приводит к их массовому заражению этими гельминтами (Рыковский, 1959).

Наоборот, трематоды вида *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* являются облигатными паразитами лося, зверя наиболее «водолюбивого» среди всех жвачных, но эти трематоды способны поражать также домашний скот и оленей, если эти животные по тем или иным причинам посещают водоемы — места их обитания (Wisniewski, 1937; Рыковский, 1955; Макарова, 1971).

Все сказанное позволяет констатировать территориальные гельминтофаунистические комплексы, так как определенное число видов гельминтов, приспособленных к обитанию на определенной территории и паразитированию у различных, зачастую весьма далеких систематически, например уток и ондатры (Спасский, Романова, Найденова, 1951), копытных и грызунов, но всегда близких экологически групп хозяев.

Это полностью подтверждает высказанную почти полвека тому назад академиком К. И. Скрябиным мысль о том, что каждому ландшафту свойственна своя специфичная гельминтофауна (наряду с орнитофауной, териофауной, герпетофауной и т. д.).

Приняв это положение, естественно подвергнуть сомнению правомочность самого термина «обмен». Скорее можно говорить об участии того или иного животного-хозяина в формировании и поддержании территориального гельминтофаунистического комплекса.

Можно полагать, что формирование гельминтофауны отдельных регионов происходило под воздействием особенностей климата и почв, которые, в свою очередь, определяют состав флоры и фауны, т. е. определяют биогеоценоз (Сукачев, 1947), в состав которого одним из компонентов входят гельминты.

Сейчас уже очевидно, что в формировании ландшафта видового состава населяющих его животных и, следовательно, в формировании территориальных гельминтофаунистических комплексов и состава гельминтофауны отдельных видов хозяев в условиях культурного ландшафта решающую роль играет хозяйственная деятельность человека. Поскольку эта деятельность чрезвычайно разнообразна и во многих случаях полностью определяет как сам облик ландшафта, так и видовой состав и численность всех населяющих его животных, воздействие ее на состав фауны гельминтов и их численность также весьма разнообразно и в ряде случаев чрезвычайно сильно.

Одним из ведущих факторов, определяющих становление гельминтофауны копытных, стало животноводство. Выпас больших стад скота, превышающих во много раз численность диких копытных, резко повышает на данной территории как концентрацию инвазионного начала, так и количество восприимчивых к инвазии хозяев. Тем самым резко повышается вероятность прохождения гельминтами жизненных циклов и как следствие многократно возрастает численность гельминтов в биоценозах и возможность заражения всех восприимчивых к инвазии животных.

Наличие в охотничьих угодьях домашних животных обеспечивает существование многих видов гельминтов, практически отсутствующих там, где выпас скота не проводится. Так, например, у лося в Мурманской обл. обнаружено 7 видов гельминтов, а в Ленинградской — 12, Московской — 20 (Гагарин, Назарова, 1965а, б). При этом список гельминтов лося в густонаселенных областях увеличивается за счет таких видов, как фасциола, мониезия, многие виды стронгилят и трихоцефалид. Высокая плотность инвазионного начала в угодьях, где выпасается скот, приводит к заражению этими видами диких копытных. Именно поэтому фасциолез, мониезиоз и трихоцефалез цервид регистрируется лишь в районах с развитым животноводством при выпасе скота в охотничьих угодьях (Рыковский, 1959; Макарова, 1971).

Серьезную роль играют особенности угодий, где выпасается скот. Общие для диких и домашних животных пастбища и водопои повышают концентрацию инвазионного начала и его видовой ассортимент. При этом особенно опасным для диких животных становится заражение гельминтами, для них нехарактерными и отсутствующими в угодьях, где нет скота. В этих случаях у диких животных могут проявиться клинические признаки инвазии вплоть до летального исхода при интенсивности заражения, легко переносимой домашним скотом. Известны, например, случаи гибели лосей от трихоцефалеза и буностомоза при интенсивности инвазии, сравнительно легко переносимой овцами.

Всякая хозяйственная деятельность человека в угодьях приводит к изменению их гельминтофауны. Приведем лишь некоторые примеры.

Все виды рубок леса ведут к изменению освещенности и состава растительности, что приводит к изменению численности и видового состава как позвоночных, так и беспозвоночных, участвующих в жизненных циклах гельминтов. Так, например, численность муравьев-мирмицин на свежих вырубках вдвое ниже, чем в средневозрастном и старом лесу, что резко снижает зараженность куриных птиц райэтинозом (Рыковский, 1965).

Вырубки, богатые веточными кормами, привлекают лосей и зайцев, что при достаточно богатой малакофауне этих угодий создает стойкий очаг протостронгилезной инвазии.

Выпас скота в лесных угодьях ведет не только к повышению зараженности оленей. На выпасах повышается численность дождевых червей, что привлекает сюда кабанов и создает очаг метастронгилезной инвазии последних (Иванова, 1969).

Даже сбор грибов и ягод и просто посещение леса людьми влияют на зараженность диких зверей и птиц. Так, по нашим данным, у тетеревов, оттесненных постоянным беспокойством при сборе грибов и ягод из обычных угодий— вырубок и мелколесья— в приручьевые заболоченные ольшняки, резко падает зараженность райэтинозом, поскольку в новых угодьях муравьев-мирмицин практически нет. Птицы потребляют здесь в пищу значительное количество моллюсков, что немедленно приводит к росту зараженности их трематодами рода *Leucochloridium*.

Даже без подробного анализа результатов деятельности человека, вызывающей коренные преобразования ландшафта, вполне ясно, что, если на месте лугов и лесов возникают огромные водоемы, а на месте болот — окультуренные пастбища и поля, то и гельминтологический статус этих территорий подвергается коренным изменениям.

Все изложенное позволяет говорить об антропогенном характере гельминтофауны территорий, осваиваемых хозяйственной деятельностью человека.

В этом отношении и охотохозяйственная деятельность не является исключением. Всякое изменение, а тем более резкое увеличение численности животных и обогащение их видового состава в большинстве случаев имеет следствием обогащение гельминтофауны этих территорий.

Акклиматизация животных часто влечет за собой и акклиматизацию их паразитов (Гвоздев, 1953, 1968; Головин, Савинов, Ловин, 1958; Карпович, 1960; Малиновская, 1969). При этом наблюдаются случаи, когда хозяин не прижился на новом месте, а завезенные вместе с ним гельминты нашли здесь оптимальные условия существования. Примером может служить акклиматизация в Центральной Европе трематод *Fascioloides magna*, завезенных с оленями из Северной Америки и существующих сейчас за счет европейского оленя (Erhardova, 1961).

Завезенные звери, в свою очередь, становятся хозяевами аборигенных паразитов, увеличивая численность восприимчивых к заражению хозяев и, тем самым, повышая шансы на завершение гельминтами жизненных циклов и концентрацию в угодьях инвазионного начала. Это способствует повышению численности гельминтов и зараженности аборигенных хозяев. Описываемые процессы хорошо видны на примере гельминтофауны оленя в Европейской части СССР.

Европейский благородный олень (*Cervus elaphus elaphus*) представляется весьма удобной моделью для анализа вопросов о формировании гельминтофауны, в частности о соотношении филогенетических и экологических факторов в этом процессе. Этот вид существует на Европейской части нашей страны в виде нескольких популяций (олени Беловежской пущи, Воронежского заповедника, Крыма и Кавказа), надежно изолированных друг от друга в течение последних 150 лет. Гельминтофауна оленей этих территорий изучена достаточно полно исследованиями советских гельминтологов — М. Я. Беляевой в Пуще, Мертцем и Ромашовым в Воронеже, Каденации и Рухлядевым в Крыму, Рухлядевым на Северном Кавказе и Асадовым в Закавказье. Некоторые районы Закарпатской Украины также заселены оленями. Нам не известно работ по гельминтофауне оленей Закарпатья, но в сопредельных районах Румынии и Чехословакии гельминтофауна оленей изучена довольно хорошо и трудно ожидать здесь каких-либо принципиальных отличий. Кроме того, нами прослежен процесс становления гельминтофауны оленей, завезенных из Воронежского заповедника в Могилевскую обл. Белоруссии, где аборигенных оленей не было в течение последних 100—150 лет.

Анализ изложенных источников показывает следующее. Всего на Европейской части СССР у благородного оленя зарегистрировано 54 вида гельминтов. При этом можно было бы ожидать, что какие-то виды, облигатные для этого хозяина, будут обнаружены у зверей всех популяций, однако этого не оказалось. Общими для всех популяций благородного оленя оказалось 4 вида гельминтов с очень широким кругом хозяев — *Dicrocoelium lanceatum*, личинки *Taenia hydatigena* и нематоды *Oesophagostomun venulosum* и *Dictyocaulus eckerti*. У каждой из популяций оленей обнаружено очень небольшое число видов гельминтов: в Беловежской пуще — 12, в Воронежском заповеднике — 9, на Кавказе — 15, в том числе на Северном Кавказе — 9 и столько же в Азербайджане. И лишь в Крыму у оленей зарегистрировано 43 вида, причем большинство из них — трихостронгилиды, выявленные в работах А. Н. Каденации. Общность гельминтофауны различных популяций оленей очень небольшая, при этом преобладают представленные различными видами обычные паразиты домашних животных.

В равнинных районах — Беловежской пуще и Воронежском заповеднике — облигатные гельминты оленей представлены одни видом — *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*. В обоих районах этот вид существует не только

за счет оленя, поскольку его облигатный хозяин — лось — в Воронежском заповеднике уже есть, а в Пуще он, хотя и крайне редок, встречается в северных лесничествах, где и имеет контакт с оленем.

Несмотря на заповедный режим обеих территорий, при котором выпас скота регламентируется, у оленей Беловежской пущи и Воронежского заповедника отмечены фасциолы, парамфистомы, дикроцелии, гидатигенный цистицеркоз, эзофагостомумы, в Воронеже — телязии, в Пуще — хабертии. Иными словами, гельминтофауна оленей этих популяций формировалась в соответствии с особенностями территории, в частности с ее равнинным характером и развитостью животноводства.

Несколько иное положение сложилось в горных условиях Кавказа, и особенно Крыма. С одной стороны, здесь, благодаря специфике горных условий, отсутствует, за исключением дикроцелиума, трематодная инвазия оленей. С другой стороны, наряду с очень высокой численностью и видовым разнообразием диких копытных, эти районы, несмотря на заповедный режим, чрезвычайно интенсивно используются под отгонный выпас овец. Эти обстоятельства и сыграли решающую роль в формировании гельминтофауны оленей и, очевидно, всего комплекса гельминтов, характерных для данных ландшафтов.

Здесь, как и в равнинных районах, у оленей нет гельминтов, свойственных только им, но регистрируется ряд паразитов, характерных для многих диких копытных (оленя, косули, серны, муфлона, туров) этого ландшафта, более или менее сходных экологически. Это в основном трихостронгилиды — например *Ostertagia lasensis*, *Rinadia caucasica*, *Spiculopteragia kutkascheni* на Кавказе, *Ostertagia gruhneri*, *Capreolagia skrjabini*, *C. antipini*, *Muflonagia podjapolskyi* в Крыму. С другой стороны, в Крыму у оленя обнаружены *Moniezia expansa* и *M. benedeni*, *Thysaniesia giardi*, *Echinococcus granulosus*, *Bunostomum trigonocephalum*, 5 видов рода *Trichostrongylus*, 3 вида рода *Nematodirus*, *Capillaria bovis* и ряд других обычных паразитов домашнего скота.

Все изложенное показывает, что у европейского благородного оленя нет (не осталось; может быть, они и были) трансареальных облигатных паразитов. Гельминтофауна оленя формируется в соответствии с гельминтофауной территории, на которой обитает та или иная популяция хозяина, что никак не мешает хозяину быть важным, а зачастую единственным фактором, обеспечивающим существование гельминта на этой территории.

Все это позволяет нам полностью присоединиться к точке зрения В. Л. Контримавичуса, который при анализе гельминтофауны мустелид подчеркивал ее неоднородность и наличие в ней фаунистических комплексов, приуроченных к отдельным зоогеографическим регионам. Этот автор убедительно показал сопряженность отдельных видовых комплексов гельминтов не только с различными группами хозяев, но и с определенной географической средой. Численность копытных зверей, в том числе и домашних, в отличие от мустелид, во много раз выше, а видовые различия экологии, в первую очередь состава пищи, манеры питания и освоения угодий, много меньше. Гельминты копытных, образно говоря, менее специализированы. Эта особенность и определяет еще большую стабильность территориальных фаунистических комплексов гельминтов этих зверей и меньшую зависимость их от видового состава хозяев, иначе говоря, более широкую взаимозаменяемость хозяев.

В качестве примера можно привести наши наблюдения за становлением гельминтофауны благородного оленя, акклиматизируемого в Могилевской обл.

Несколько десятков зверей, главным образом молодняка, были завезены 4 года назад из Воронежа и помещены в вольеры площадью 160 га. Их продержали 3 года, за это время в вольере был получен приплод.

Зимой 1971/72 г. звери были выпущены в угодья, где довольно много лосей (в среднем 7—9 на 1000 га), есть косули и широко практикуется выпас скота. Копрологическое обследование зверей перед выпуском показало, что они были заражены дикроцелиумами и очень интенсивно трихостронгилидами (видовой и даже родовой диагноз мы, естественно, поставить не могли). Копрологическое обследование зверей осенью 1972 г. позволило установить у них зараженность фасциолидами (очевидно, парафасцилопсисами и парамфистоматидами). Отмечена зараженность власоглавами. Трихостронгилидная инвазия стала менее интенсивной, что вполне понятно, поскольку звери выпущены из вольеров. Осенью этого же года удалось вскрыть двух случайно погибших оленей. У них наряду с парафасциолопсисами и парамфистомами обнаружены *Chabertia ovina*, *Trichocephalus ovis*, 2 вида трихостронгилид, не регистрировавшихся в Воронеже (*Ostertagia circumcincta* и *Trichostrongylus* sp.), и, что самое любопытное,— *Spiculopteragia alces* — вид, у оленя еще нигде не зарегистрированный.

Таким образом, у оленей, завезенных из Воронежского заповедника, кроме обычных трематод, не осталось ни одного вида, зарегистрированного в Воронеже. Звери начали включаться в местный фаунистический комплекс и способствовать циркуляции в биоценозах аборигенных видов гельминтов.

В охотничьих хозяйствах, где численность животных повышена благодаря их подкормке и охране, создаются оптимальные условия для развития инвазии. Расселяясь в несвойственные им биотопы, концентрируясь у водопоев, кормушек, солонцов и кормовых полей, звери вступают во взаимные контакты, что обеспечивает постоянную циркуляцию инвазии.

Таким образом, можно утверждать, что всякое обогащение фауны позвоночных данной территории как увеличением численности местных, так и завозом новых видов всегда приводит, в большей или меньшей степени, к обогащению гельминтофауны этих территорий. Чем интенсивнее ведется охотничье хозяйство, чем выше численность зверей и птиц в угодьях, тем больше опасность высокой зараженности их гельминтами вплоть до хозяйственно ощутимых последствий.

Поскольку лечение диких животных пока еще разработано чрезвычайно слабо, а в ряде случаев практически невозможно, основным направлением противогельминтозных мероприятий в охотничьих хозяйствах становится профилактика (Рухлядев, 1963).

Все изложенное здесь может быть принято за основу при разработке системы профилактики гельминтозов копытных в спортивных охотничьих хозяйствах густонаселенных районов.

Одной из наиболее радикальных мер может стать исключение домашних животных из охотничьих угодий. Это достигается применением передовых методов животноводства, значительно повышающих продуктивность скота. Окультуривание пастбищ и выпас на сменных пастбищах, применение стойлово-лагерного содержания и искусственных водопоев при отказе от выпаса скота в лесу резко повышает продуктивность скота, снижает его зараженность гельминтами и исключает его из оборота инвазии в охотничьих угодьях. Там, где эти меры еще не применяются, необходимо улучшить ветеринарное обслуживание скота.

В охотничьих хозяйствах могут быть применены следующие меры.

1. При бонитировке охотничьих угодий давать им и гельминтологическую оценку и проектировать в соответствии с ней численность животных.

2. Обязательное обследование и дегельминтизация всех завозимых зверей.

3. Ежегодная дезинвазия биотехнических сооружений — кормушек, солонцов, водопоев, кормовых площадок.

4. Рациональное размещение биотехнических сооружений в безопасных по гельминтозам угодьях.

5. Использование способов и сроков охоты, при которых изымается наиболее слабая, нежизнеспособная часть популяции.

Из мероприятий частного порядка по профилактике отдельных гельминтозов могут быть применены следующие.

1. Поддержание численности животных ниже той, при которой могут быть вспышки гельминтозов (при протостронгилезе зайца-беляка).

2. Отстрел животных в угодьях, где они интенсивно заражены гельминтами, и оставление их для воспроизводства в безопасных по гельминтозам стациях (при цестодозах куриных, в частности тетерева).

3. Сооружение искусственных водопоев и привлечение к ним животных из очагов заражения (при парафасциолопсозе копытных).

4. Отбраковка зараженных зверей, проявляющих клинические признаки заболевания (при метастронгилидозах кабанов).

Совершенно очевидно, что исходя из конкретных задач отдельных хозяйств перечень этих мероприятий может быть продолжен.

Работа по профилактике гельминтозов диких животных еще только начинается. Необходимы очень большие исследовательские работы в этом направлении.

Тем не менее при современном уровне охотничьего хозяйства без этих работ уже не обойтись, а первые результаты, полученные исследователями, позволяют считать, что задача эта вполне разрешима.

ЛИТЕРАТУРА

Асадов С. М. 1960. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ. Баку, Изд-во АН Азербайдж. ССР, с. 1—511.

Гагарин В. Г., Назарова Н. С. 1965а. Результаты гельминтологических исследований лосей Мурманской и Ленинградской областей. В сб. «Биология и промысел лося», № 2, М., Россельхозиздат, с. 234—239.

Гагарин В. Г., Назарова Н. С. 1965б. Заражение лося гельминтами в Приокско-Террасном заповеднике. В сб. «Биология и промысел лося». № 2, М., Россельхозиздат, с. 219—230.

Гвоздев Е. В. 1953. Акклиматизация промысловых животных и паразитология.— Вести. АН Каз. ССР, 1, с. 175—182.

Гвоздев Е. В. 1968. Акклиматизация как фактор направленного изменения паразитофауны рыб.— Вести. АН Каз. ССР, 11, с. 14—17.

Головин О. В., Савинов В. А., Левин Н. А. 1958 К гельминтофауне животных, акклиматизированных в Калининской обл. Работы по гельминтологии. Сборник, посвящ. 80-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР, с. 109—113.

Григорян Г. А. 1949. К изучению фауны паразитических червей диких жвачных Армении и их роли в распространении гельминтозов среди домашних овец и коз.— Труды Н.-и. вет. ин-та. Ереван, 4, с. 188—194.

Дементьев И. С. 1963. Случай цистицеркозного гепатита сайгаков. Материалы научн. конф. Всесоюзн. о-ва гельминтологов. Ч. 1, с. 91—92.

Иванова Г. И. 1969. Экологические основы профилактики метастронгилеза кабана в Подмосковье. IX Междунар. конгресс биологов-охотоведов. Тез. докл. симпозиума по инфекц. и инваз. болезням охотничьих животных, с. 22—24.

Казлаускас Ю., Шлейкус П. 1962. *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 у лосей Литовской ССР.— Acta parasit. Lithuan., 4, с. 193—194.

Карпович В. Н. 1960. Изменение паразитофауны пятнистого оленя при его акклиматизации в Европейской части СССР.—Труды Окского гос. заповедника, вып. 3, с. 195—200.

Макарова О. А. 1971. Копытные звери Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства под Москвой в связи с многолетними интродукционными опытами. Автореф. канд. дисс. М.

Малиновская А. С. 1969. Изменение гидробиоценотических связей в результате акклиматизации. Чтения памяти акад. Е. Н. Павловского, Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР, с. 44—55.

Массино Б. Г. 1951. Роль диких парнокопытных жвачных в резервации гельминтов с.-х. животных. Сборник научных трудов Ленингр. ин-та усоверш. вет. врачей, вып. 7, с. 47—54.

Мачульский С. Н. 1955. Дикие парнокопытные — резерванты гельминтозных заболеваний для с.-х. животных Бурят-Монгольской АССР.— Труды Бурят-Монг. зоовет. ин-та, вып. 9, с. 163—172.
Мицкевич В. Ю. 1967. Гельминты северного оленя и вызываемые ими заболевания. Л., изд-во «Колос», с. 1—308.
Мозговой А. А. 1967. Гельминты домашних и диких свиней и вызываемые ими заболевания. М., «Наука», с. 1—540.
Назарова Н. С. 1967. Гельминтофауна лося в Советском Союзе. В сб. «Биология и промысел лося». № 3. М., Россельхозиздат, с. 288—312.
Назарова Н. С., Херувимов В. Д. 1967. Условия обитания и зараженность лосей гельминтами в Тамбовской обл. В сб. «Биология и промысел лося», № 3. М., Россельхозиздат, с. 313—316.
Приедитис А. А. 1969. Влияние зараженности гельминтами на зимний отход косули (*Capreolus capreolus*). IX Междунар. конгресс биологов-охотоведов. Тезисы докл. симпозиума по инфекц. и инваз. болезням охотничьих животных. М., с. 78—79.
Рухлядев В. П. 1963. К профилактике гельминтозов диких парнокопытных животных в условиях естественных биоценозов. В сб. «Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними». М., Изд-во АН СССР, с. 450—452.
Рыковский А. С. 1955. О взаимообмене гельминтами между лосем и домашней овцой.— Докл. АН СССР, 104, № 2, с. 335—336.
Рыковский А. С. 1959. К познанию гельминтофауны лося и факторов ее формирования.— Труды ГЕЛАН, 9, с. 253—263.
Рыковский А. С. 1960. О гельминтах тетерева и их роли в снижении численности хозяина.— Зоол. журн., 39, вып. 11, с. 1607—1611.
Рыковский А. С. 1961. К вопросу о гельминтологической характеристике типов охотничьих угодий.— Труды ГЕЛАН, 11, с. 223—227.
Рыковский А. С. 1965. Пути и методы гельминтологической оценки угодий при их бонитировке. В сб. «Охотничье-промысловые звери. Биология и хозяйственное использование», вып. 1. М., «Россельхозиздат», с. 25—39.
Рыковский А. С. 1967. Опыт профилактики парафасциолопсоза лосей. В сб. «Биология и промысел лося», № 3. М., Россельхозиздат, с. 329—334.
Слудский А. А. 1954. Роль диких млекопитающих в распространении инфекционных заболеваний домашних животных. В сб. «Природная очаговость заразных болезней в Казахстане», вып. 2, Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР, с. 69—98.
Соколова И. Б. 1954. Дикие животные как резерванты гельминтозов. В сб. «Природная очаговость заразных болезней в Казахстане», вып. 2. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР, с. 179—183.
Спасский А. А., Романова Н. П., Найденова Н. В. 1951. Новые данные о фауне паразитических червей ондатры.— Труды ГЕЛАН, 5, с. 42—52.
Сукачев В. Н. 1947. Основы теории биогеоценологии. Юбилейный сборник АН СССР, посвящ. 30-летию Великой Октябрьской Социалистической революции. М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 283—305.
Шалдыбин Л. С. 1957. Материалы к эпизоотологии некоторых гельминтозов лося.— Уч. зап. Горьковск. пед. ин-та, 19 (Гельминтологический сборник). Горький, с. 57—63.
Anderson R. C. 1965. An examination of wild moose exibiting neurologic sings in Ontario.— Canad. J. Zool., 43, N 4, p. 635—639.
Dunn A. M. 1968. The wild ruminants as reservoir hosts of helminth infection.— Symp. Zool. Soc. London, N 24, p. 221—248.
Erhardova B. 1961. *Fascioloides magna* in Europa.— Helminthologia, 3, N 1—4, p. 91—106.
Karns P. D. 1967. *Pneumostrongylus tenuis* in deer in Minnesota and implication for moose.— J. Wildlife Manag., 31, N 2, p. 229—303.
Prestwood A. K. 1970. Neurologic disease in a white-tailed deer massively infected with meningeal worm (*Pneumostrongylus tenuis*).—J. Wildlife Disease 6, N 1, p. 84—86.
Soltys M., Andrews C. E., Fletch A. L. 1967. Johne's disease in a moose (Alces alces).— Bull. Wildlife Disease Assoc., 3, § 4, p. 183—184.
Wisniewski L. M. 1937. Entwicklungszyklus und Biologie von *Parafasciolopsis fasciolacmorpha* Ejsm., 1932. Cracovie Impr. de l'universite.
Young E. 1969. The significance of infections disease in African game populations.— Zool. Afric., 4, N 2, p. 275—281.

РАЗВИТИЕ НЕМАТОДЫ *CONTRACAECUM MICROCEPHALUM* (ANISAKIDAE) В ДЕФИНИТИВНОМ ХОЗЯИНЕ

М. К. СЕМЕНОВА

Развитие нематоды рода *Contracaecum* в дефинитивных хозяевах — слабо изученное звено их жизненных циклов. Имеющиеся в литературе данные малочисленны и порой противоречивы. Одни исследователи логически допускают, что в дефинитивных хозяевах нематоды рода *Contracaecum* проходят одну, последнюю стадию своего развития (Thomas, 1937; Punt, 1941; Мозговой, Шахматова, Семенова 1968); другие предполагают, что в окончательных хозяевах эти нематоды осуществляют две стадии развития (Janiszewska, 1937; Berland, 1961; Huizinga, 1966).

Таким образом, остается неясным вопрос относительно инвазионной стадии личинок для дефинитивных хозяев, а следовательно, и числа стадий развития этих нематод в окончательных хозяевах.

Развитие нематоды рыбоядных птиц — *C. microcephalum* — в дефинитивном хозяине до последнего времени оставалось почти неизученным. Первые попытки в этом направлении были предприняты В. Б. Дубининым (1949). Автором проведены эксперименты по заражению молодых цапель (*Ardea cinerea*) и квакв (*Nycticorax nycticorax*) личинками *Contracaecum squalii* (Linstow, 1807) Skrjabin, 1917 из спонтанно зараженных рыб (*Alburnus alburnus, Scardinius erythrophtamus*) и получены положительные результаты. На основании своих опытов Дубинин считает, что *C. squalii* является личиночной формой *C. microcephalum*. В своей последующей работе Дубинин (1952) повторил предыдущие опыты и получил аналогичные результаты. Нами, совместно с А. А. Мозговым и В. И. Шахматовой (1965, 1968), были проведены опыты по заражению молодых цапель (*A. purpurea*) личинками из экспериментально зараженных рыб (*Rutilus rutilus, S. erythrophthalmus, A. brama*). При исследовании подопытных птиц через 8 и 11 суток после заражения в слизистой желудка были обнаружены личинки длиной 1,12—2,0 и 6,47—6,96 мм соответственно. Стадии личинок не были точно определены до и после экспериментов.

Задачей настоящей работы являлось изучение развития *C. microcephalum* в дефинитивных хозяевах. Экспериментальные исследования проводились в Дагестане (1969—1971 гг.). Птенцы рыбоядных птиц (цапли, кваква, малые бакланы) отлавливались в возрасте 1—10 суток и выдерживались в виварии от 12 до 75 суток. Нами проведено две серии опытов; в одном случае птенцы и молодые птицы заражались личинками *C. microcephalum* III стадии из копепод (*Cuclops strenuus, Acanthocyclops vernalis, A. viridis, Macrocyclops albidus, M. fuscus*); в другом — личинками из экспериментально зараженных рыб (*R. rutilus casp. S. erythrophthalmus, A. brama*) и амфибий (*Rana ridibunda*); в некоторых опытах использовались личинки *C. microcephalum* III стадии и из спонтанно зараженных рыб (*Tinca tinca*).

Результаты заражения птиц личинками из копепод. Исследованием экспериментально зараженных копепод — промежуточных хозяев — в различные сроки после заражения выявлено, что в этих хозяевах личинки *C. microcephalum* достигают 0,60—0,70 мм длины и инкапсулируются. Личинками таких размеров заражались: *A. purpurea* — 6 экз., *A. cinerea* — 1, *Egretta alba* — 1, *Ardeola ralloides* — 1, *Nycticorax nycticorax* — 1, *Phalacrocorax pigmaeus* — 2 (возраст птиц — 12—60 суток) и *Anas platyrhynchos dom.* — 3 (возраст 5—6 суток). Исследованием подопытных птиц через 1—30 суток после заражения установлено,

Результаты экспериментального заражения птиц личинками *C. microcephalum* III стадии из позвоночных

Вид птиц	Возраст птиц, сутки	Доза, экз.	Длина личинок, мм	Длительность опыта, сутки	Результат		
					Приживаемость личинок, %	Интенсивность инвазии, экз.	Стадии гельминтов
Рыжая цапля (*A. purpurea*)	75	15	1,1—1,3	11	33,5	5	Личинка IV стадии
То же	75	40	1,1—1,2	7	32,5	13	Личинка III стадии
» »	75	15	1,2—1,4	35	40,0	6	Взрослые нематоды
» »	75	10	1,2—1,3	30	(5 из 10)	5	Почти взрослые нематоды
» »	75	10	1,1—1,2	48	(4 из 10)	4	Взрослые нематоды
» »	20	10	»	26	(4 из 10)	4	Молодые нематоды
» »	20	15	1,3—1,7	75	6,6	1	Взрослые нематоды
» »	30	75	»	90	—	—	—
» »	30	50	0,8—0,9	10	—	—	—
Серая цапля (*A. cinerea*)	45	18	1,2—1,3	45	11,1	2	Взрослые нематоды
Малая белая цапля (*E. alba*)	45	40	0,9—1,0	10	7,5	3	Личинки IV стадии
То же	60	80	1,1—1,2	9	18,7	15	То же
Малый баклан (*Ph. pigmaeus*)	60	45	1,1—1,2	22	4,4	2	Молодые нематоды
То же	60	18	1,1—1,2	53	—	—	—
» »	60	20	1,1—1,2	53	—	—	—
Утка домашняя (*A, platyrhynchos dom.*)	60	20	1,3—1,7	20	—	—	—
То же	60	20	1,3—1,7	5	—	—	—
» »	60	10	2,0—3,0	3	—	—	—

что личинки мигрируют в слизистую желудка (обычная локализация личинок в окончательном хозяине). Однако эти личинки не продолжают развитие в организме птиц, а инкапсулируются уже через 36—40 час. после внедрения. На 5—7-е сутки личинки становятся слабоподвижными в капсулах; на 10—12-е сутки обнаруживались мертвые личинки, а через 30 суток после заражения в капсулах были найдены только остатки разложившихся личинок. Данные этих опытов показывают, что личинки *C. microcephalum*, достигнувшие максимальных размеров в копеподах, не являются инвазионными для дефинитивного хозяина.

Результаты заражения птиц личинками *C. microcephalum* из позвоночных. Экспериментами установлено, что в рыбах и амфибиях (дополнительные и резервуарные хозяева) личинки *C. microcephalum* III стадии достигают 1,2—2,1 мм длины за 30—40 суток и инкапсулируются. В крупных спонтанно зараженных рыбах нами были обнаружены единичные инкапсулированные личинки, длина которых варьировала от 1,2 до 3,2 мм. Для заражения дефинитивных хозяев брались личинки длиной 0,8—1,4 мм из экспериментально зараженных рыб и амфибий, а также личинки длиной 1,3—3,0 мм из спонтанно зараженных рыб. Варианты опытов указаны в таблице. При исследовании подопытных птиц в различные сроки после заражения выявлено, что в окончательных хозяевах могут приживаться личинки, длина которых не менее 1,0 мм. Однако следует отметить, что личинки длиной 1,0—1,1 мм показывают более низкую приживаемость, чем личинки крупных размеров. При заражении птиц личинками длиной 0,8—0,9 мм получен отрицательный результат. В слизистой желудка птиц личинки длиной 1,2—1,3 мм продолжают рост, не претерпевая качественных изменений, в течение 7—8 суток; достигнув 2,2—2,5 мм длины, личинки *C. microcephalum* линяют в дефинитивных хозяевах. Поскольку в литературе отсутствует хорошее описание морфологии личинок *C. microcephalum* III стадии, мы считаем целесообразным привести его в этой статье.

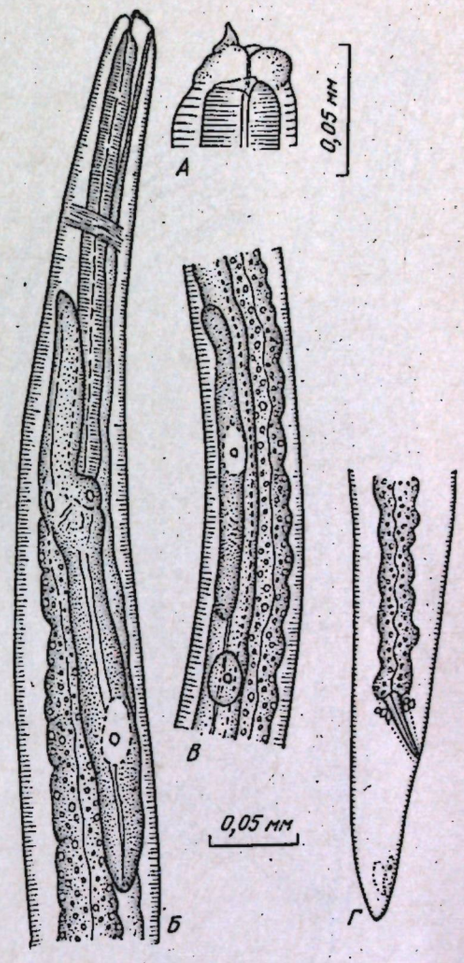


Рис. 1. Инвазионная личинка *Contracaecum microcephalum* III стадии (ориг.)

А — передний конец; *Б* — передний отдел пищеварительной системы; *В* — половая система; *Г* — задний конец самца

Описание личинок *C. microcephalum* III стадии из экспериментально зараженных рыб (число промеров 20; рис. 1). Плотные личинки. Форма тела почти цилиндрическая. Длина личинок 1,2 —2,1 мм; ширина 0,59—0,6 мм. Кутикула довольно толстая, с резко выраженной поперечной исчерченностью. Передний конец тела заканчивается апикально тремя зачатками главных губ. Кроме того, имеется хорошо развитый личиночный зуб, расположенный на одном из зачатков латеровентральных губ. От остальной части тела зачатки губ отделены широкой впадиной. Складчатая зона кутикулы не выражена на переднем конце. Пищеварительная система развита хорошо, представлена пищеводом, желудочком, желудочным отростком, кишечником, кишечным выростом. Терминально расположенное ротовое отверстие ведет в узкую стому, длина которой составляет 0,009—0,010 мм. Пищевод почти цилиндрический, постепенно расширяющийся к желудочку. Его длина 0,20—0,25 мм; ширина расширенной части 0,011—0,016 мм. Желудочек маленький, 0,013—0,017 × ×0,015—0,018 мм. Желудочный отросток массивный, с широким просветом. Его длина равна или почти равна длине пищевода. Длина кишечного выроста варьирует, но у личинок этой стадии она никогда не превышает длины желудочного отростка. Экскреторная железа имеет слабовыраженное расширение в передней трети длины тела. Ядро экскреторной железы располагается у самцов на середине длины тела, у самок — вблизи вершины желудочного отростка. Экскреторная пора открывается у основания зачатков губ. Половая система развита слабо. Половая трубка самцов имеет вид компактного тяжа почти одинаковой ширины на всем протя-

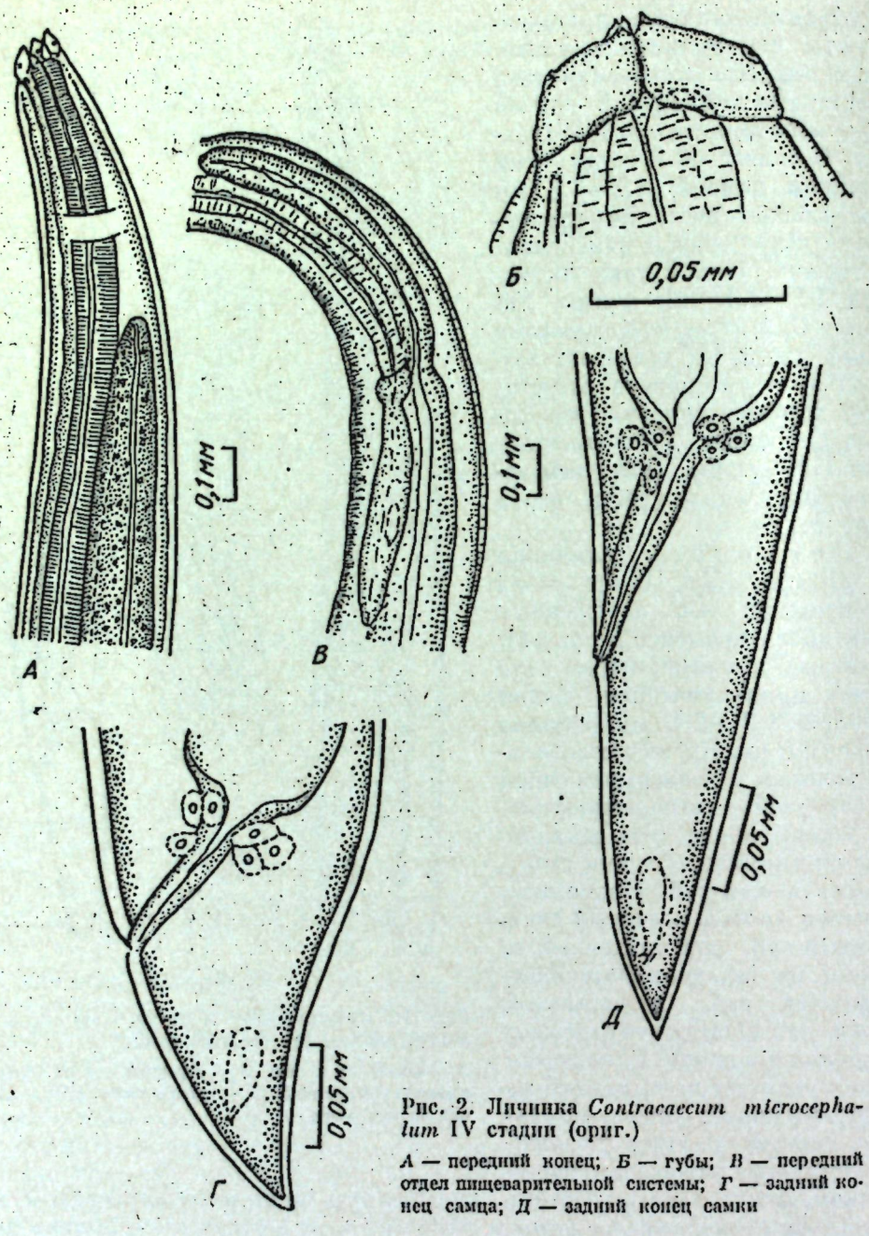


Рис. 2. Личинка *Contracaecum microcephalum* IV стадии (ориг.)

А — передний конец; *Б* — губы; *В* — передний отдел пищеварительной системы; *Г* — задний конец самца; *Д* — задний конец самки

жении, у самок она разделяется на вагину и матку, имеющую очень короткие ветви.

О п и с а н и е личинок IV стадии (рис. 2, 3). Стройные нежные личинки. Форма тела близка к цилиндрической. Кутикула относительно тонкая, с нежной поперечной исчерченностью. Передний конец заканчивается апикально тремя хорошо развитыми главными губами, форма и строение которых отличаются еще в значительной степени от главных губ взрослых нематод. Губы личинок IV стадии имеют широкие основания и очень узкие вершины, каждая из которых переходит в шип. В нижней трети длины губ располагаются наружные двойные сосочки, число и расположение которых соответствуют сосочкам взрослых нематод. Промежуточные губы отсутствуют. От остальной части тела губы личинок отделены глубокой перетяжкой, позади которой располагается небольшая складчатая зона кутикулы. Пищеварительная и половая системы достигают более высокого уровня развития, чем у личинок предыдущей стадии. Стома отсутствует. Строение пищевода не отличается от такового личинок III стадии; пищеводные железы становятся хорошо заметными, располагаются в стенках пищевода. Поры пищеводных желез открываются на одном уровне, на расстоянии 0,068—0,074 мм от переднего конца пищевода. Ядра пищеводных желез находятся в стенках желудочка. Желудочный отросток еще довольно массивный, составляет половину длины пищевода. Кишечный вырост хорошо развит, имеет широкий просвет; у личинок IV стадии его длина всегда превышает длину желудочного отростка. Внутренняя стенка кишечного выроста и кишечника образует складчатость. Шейные и хвостовые сосочки отсутствуют.

С а м е ц (число промеров 10). Длина тела 3,2—8,1 мм; ширина 0,12—0,32 мм. Длина пищевода 0,55—1,35 мм. Длина желудочного отростка и кишечного выроста варьирует. Спикулы развиты недостаточно. Каждая спикула представляет собой тонкостенную трубку длиной 0,023—0,037 мм. Спикулярные железы хорошо заметны; их размеры 0,034—0,050 × × 0,020—0,028 мм.

С а м к а (число промеров 10). Длина тела 3,1—8,6 мм; ширина в средней части тела 0,12—0,30 мм. Половая система развита слабо; половая трубка подразделяется на вагину длиной 0,16—0,18 мм, матку длиной 0,085—0,120 мм; ветви матки довольно длинные, яйцеводы и яичники не различаются. Задние концы половой трубки не образуют петель.

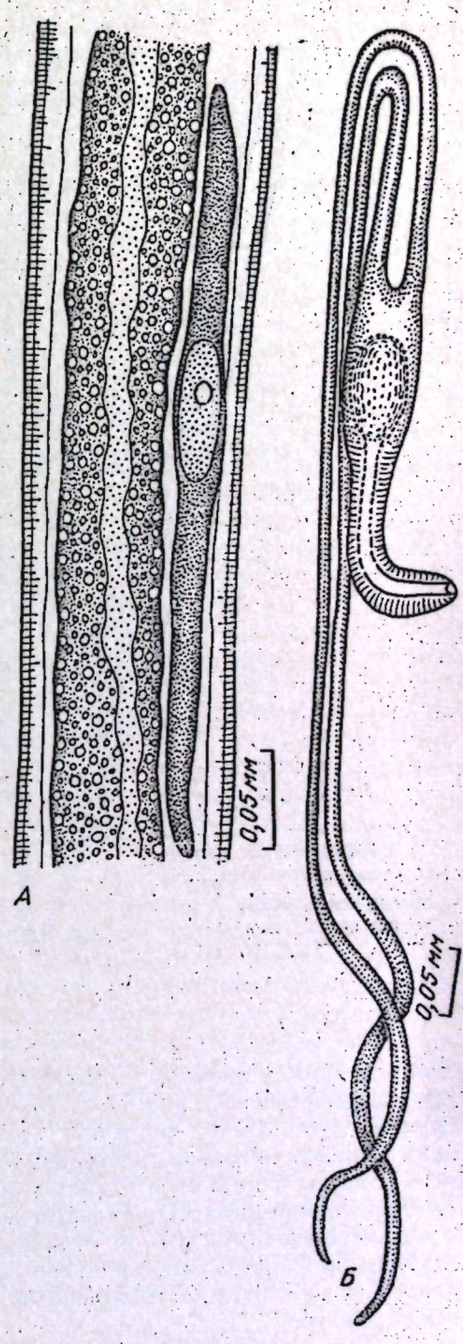


Рис. 3. Личинка *Contracaecum microcephalum* IV стадии (ориг.)

А — половая система самца; *Б* — половая система самки

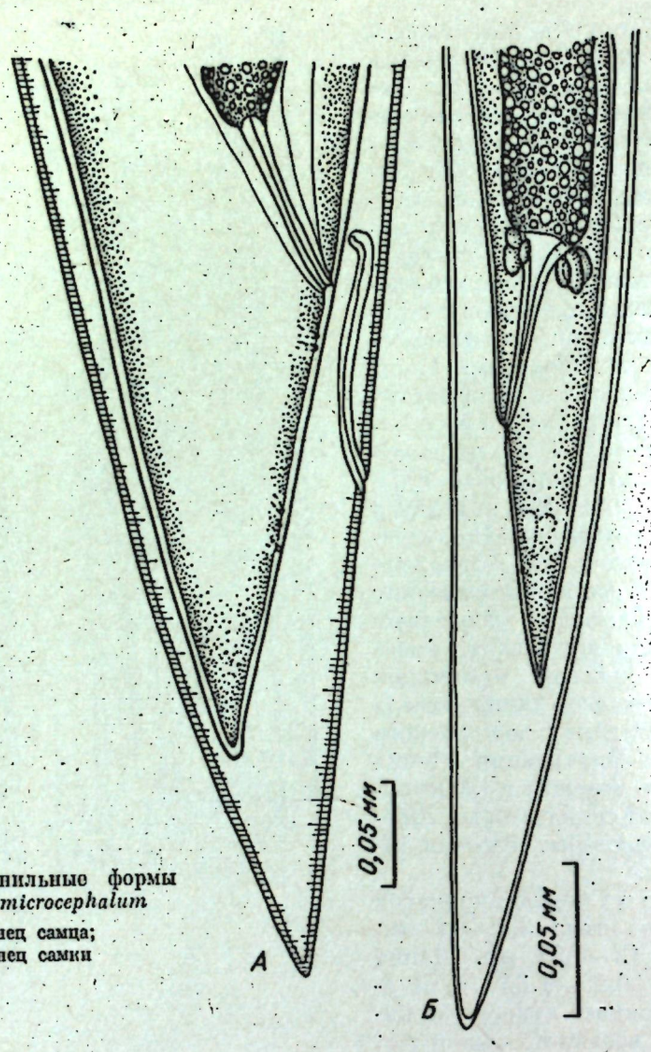


Рис. 4. Ювенильные формы *Contracaecum microcephalum*
А — задний конец самца;
Б — задний конец самки

Вторая линька личинок *C. microcephalum* (четвертая по счету) происходит в слизистой желудка через 10—14 суток после первой.

Ювенильные формы (рис. 4). Первые 2—3 суток после линьки молодые нематоды напоминают еще в значительной степени личинок IV стадии. Форма тела близка к цилиндрической. Кутикула тонкая и довольно прозрачная. Апикальный конец имеет хорошо развитые главные и промежуточные губы, не отличающиеся от таковых взрослых нематод. Строение пищеварительной системы не отличается от ее строения у взрослых нематод, но желудочный отросток еще довольно длинный и имеет просвет.

Самец (число промеров 10). Длина тела 8,7—9,0 мм; ширина в средней части тела 0,32—0,38 мм. Длина пищевода 1,37—1,50 мм. Длина кишечного выроста 1,10—1,40 мм. Половая система развита недостаточно и почти не отличается от половой системы личинок IV стадии. Задний конец половой трубки начинает образовывать петли. Уровень развития спикул не отличается от их развития у личинок предыдущей стадии. Преанальные и постанальные сосочки имеются; по числу и топографии они аналогичны сосочкам взрослых нематод.

Самка (число промеров 10). Длина тела 8,8—9,7 мм; ширина в средней части 0,31—0,37 мм. Половая система развита недостаточно; различаются два отдела половой трубки: вагина длиной 0,17—0,18 мм, матка длиной 0,12—0,13 мм; ветви матки довольно длинные и тонкие; границы яйцеводов и яичников не различаются. Задние отделы половой трубки образуют слабые петли.

Молодые нематоды растут очень интенсивно и уже к 4—6-м суткам достигают 120—150 мм длины. На 35-е сутки после заражения в просвете желудка птиц были обнаружены половозрелые самцы и самки *C. microcephalum*.

Продолжительность жизни *C. microcephalum* в организме птиц не изучена. Имеется лишь одно сообщение Дубинина (1949), где автор высказывается за короткий срок жизни взрослых нематод рода *Contracaecum*. Подтверждением своего предположения Дубинин считает относительно низкую интенсивность инвазии этих нематод; паразиты, по его мнению, не накапливаются в организме птиц.

Результаты проведенных нами опытов показывают, что продолжительность жизни взрослых *C. microcephalum* сравнительно невелика. Принимая во внимание продолжительность развития этого гельминта в дефинитивном хозяине (35—40 суток), срок жизни взрослых особей может исчисляться 40—50 сутками, общий срок жизни этих нематод в окончательном хозяине составляет около 2,5—3 месяцев.

Некоторые сведения об экологии *C. microcephalum*. Локализация молодых и взрослых нематод в организме птиц различается довольно четко. Молодые особи прикрепляются обычно в нижнем отделе пищевода. Полагают, что тонкая кутикула молодых нематод служит причиной миграции их из желудка в просвет пищевода, имеющего менее кислую среду (Дубинин, 1949). Половозрелые нематоды встречаются чаще всего свободными и прикрепленными в просвете желудка. Считают, что у нематод рода *Contracaecum* отсутствует специальный орган фиксации (Ошмарин, 1959). Однако морфологическое изучение *C. microcephalum* позволяет отметить, что у этого гельминта имеется приспособление для фиксации, заключающееся в своеобразном строении главных губ (полости губ, крючковидные кутикулярные образования на внутренних поверхностях главных губ). Все это позволяет гельминту не только втягивать ткань хозяина, но и защемлять ее в ротовой полости, являющейся своего рода «присоской». На месте прикрепления паразита остаются обычно глубокие язвы с некротизированными стенками. При слабой интенсивности инвазии нами отмечались только одиночные мелкие язвы; при средней и сильной (150—200 экз.) встречались и довольно крупные изъязвления слизистой желудка, в которых скапливалось значительное количество паразитов. Случаи обнаружения крупных язв в желудке птиц могут служить доказательством того, что взрослые нематоды рода *Contracaecum* питаются не только пищей хозяина, как это считает Дубинин (1949), но и его тканями. Кроме того, нами обнаруживались взрослые и почти взрослые особи *C. microcephalum*, передние концы которых были окрашены в красноватый цвет, вероятно, за счет гемоглобина поедаемой крови хозяина.

Результаты опытов показывают, что дефинитивные хозяева *C. microcephalum* — рыбоядные птицы — инвазируются только личинками III стадии; при этом инвазионными являются личинки, длина которых достигает и превышает 1,0 мм. Инвазионность личинок для окончательного хозяина определяется прежде всего уровнем развития пищеварительной системы (развиты все отделы пищеварительной трубки, характерные для взрослых нематод). В организме дефинитивного хозяина *C. microcephalum* проходит две стадии развития: IV личиночную и V имагинальную.

Мы воздерживаемся от категоричного утверждения идентичности *C. squalii* с личиночными формами *C. microcephalum*, поскольку морфология личинок нематод рода *Contracaecum* изучена еще недостаточно; к тому же личинки многих видов этого рода различаются довольно трудно; данные о ключевых таксономических признаках личинок в литературе отсутствуют. Надо полагать, что личинки, описанные под видовым названием *C. squalii*, являются сборной группой, куда, несомненно, входят и личинки *C. microcephalum* III стадии.

ЛИТЕРАТУРА

Дубинин В. Б. 1949. Экспериментальные исследования над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги. — Паразитол. сборник Ин-та зоол. АН СССР, 11, с. 126—160.

Дубинин В. Б. 1952. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги.— Паразитол. сборник Ин-та зоол. АН СССР, 14, с. 213—219.

Мозговой А. А., Семенова М. К., Шахматова В. И. 1965. Цикл. развития *Contracaecum microcephalum* (*Ascaridata*: *Anisakidae*) — нематоды водоплавающих птиц.— Материалы научн. конф. ВОГ, ч. I. М., с. 154—159.

Мозговой А. А., Семенова М. К., Шахматова В. И. 1968. Жизненный цикл *Contracaecum microcephalum* (*Ascaridata*: *Anisakidae*) — паразита рыбоядных птиц. В сб. «Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними». М., «Наука», с. 262—272.

Мозговой А. А., Шахматова В. И., Семенова М. К. 1968. Жизненный цикл *Contracaecum spiculigerum* (*Ascaridata*: *Anisakidae*)—паразита домашних и промысловых птиц.— Труды ГЕЛАН, 19, с. 129—136.

Ошмарин П. Г. 1959. К изучению специфичной экологии гельминтов. Владивосток, Изд-во Сиб. отд. АН СССР.

Berland B. 1961. Nematodes from some Norvegian marine fishes.— Sarsia Bergen, N 2, p. 1—150.

Huizinga H. W. 1966. Studies on the life cycle and development of *Contracaecum spiculigerum* (Rudolphi, 1809) (*Ascaroidea*: *Heterocheilidae*) from marine piscivorous birds.— J. Elisha mitchel. sc. sos. 82, N 2, p. 181—195.

Janiszewska J. 1937. Das dritte und das virte Larval-stadium von *Contracaecum aduncum* (Rud.) aus dem Darm Flunger pleuronectes fluscus. — Bull. Inter. Acad. Polon., Bd. 2, N 1—4, S. 11—18.

Punt A. 1941. Recherches sur quelqes nematodes parasites de Opisson de la mer du Word.— Mem. Mus. Hist. belg., 97, p. 8—59.

Thomas L. I. 1937. Further studies on the life cycle of *Contracaecum spiculigerum*.— J. Parasitol., 23, N 6, p. 572.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕМАТОД РОДА *PARASITORHABDITIS (RHABDITIDAE)*

О. В. СЛОБОДЯНЮК

Нематоды рода *Parasitorhabditis* биологически связаны с жуками ксилофагами (короедами, долгоносиками и усачами). Личинки этих нематод на определенных стадиях развития локализуются в кишечнике, мальпигиевых сосудах или полости тела насекомых. Завершение развития нематод происходит в среде, окружающей хозяина. По локализации личинок нематод в хозяине, учитывая их биологические особенности, Фукс (Fuchs, 1937) разделил нематод рода *Parasitorhabditis* на две экологические группы: 1) нематоды, личинки которых через кишечник проникают в полость тела насекомых и совершают там часть своего личиночного развития; 2) нематоды, личинки которых локализуются в кишечнике насекомых, не развиваясь.

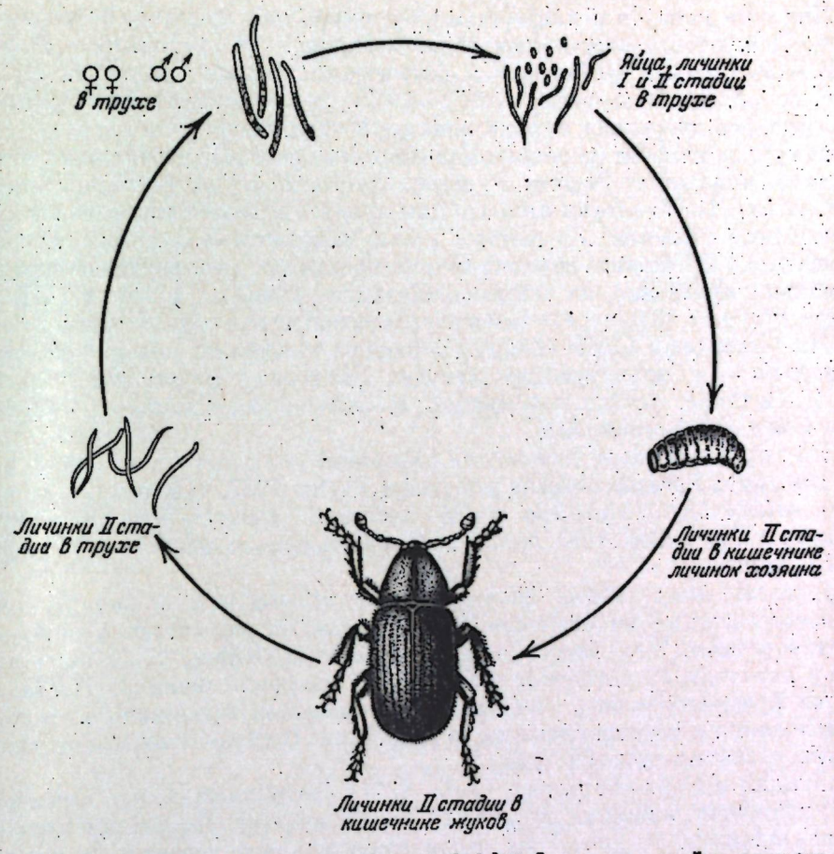


Рис. 1. Цикл развития нематод рода *Parasitorhabditis* I экологической группы (по данным Fuchs, 1951, 1937; Rühm, 1956; Лазаревской, 1965)

В 1956 г. Рюм (Rühm, 1956) описал четыре новых вида паразиторабдитисов, личинки которых локализуются в мальпигиевых сосудах. На основании этих данных С. Л. Лазаревская (1965) предложила разделить род *Parasitorhabditis* на три экологические группы: 1) кишечные паразиты, 2) паразиты мальпигиевых сосудов, 3) полостные паразиты.

Биология нематод различных экологических групп до сего времени была известна лишь в общих чертах.

По данным Фукса (1915, 1937), Рюма (1956, 1960), Лазаревской (1962—1963), развитие нематод I группы, включающей в настоящее время 22 вида, происходит следующим образом. Паразитические личинки II стадии зимуют в кишечнике насекомого-хозяина. Весной нематоды мигрируют в труху, где развиваются до имаго, спариваются и откладывают яйца. Из яиц развиваются личинки I, а затем II стадии. Личинки II стадии являются инвазионными, они проникают в кишечник хозяина и остаются там до весны следующего года (рис. 1). Таким образом, считалось, что облигатным условием для завершения развития кишечных паразиторабдитисов является проникновение в хозяина.

Инвазионные личинки нематод приобретают ряд ценогенетических признаков: тонкое длинное тело, сильно заостренный хвост, резко выраженная кольчатость кутикулы, узкая длинная стома, очень узкий длинный пищевод со слабым расширением в области кардиального бульбуса.

Личинки нематод в кишечнике насекомых, как правило, не развиваются. Исключение составляют лишь два вида — *P. curvidentis* и *P. proximi*,— у которых наблюдалось увеличение полового зачатка. Кроме того, по данным Лазаревской (1962—1963), у многих личинок *P. proximi* наблюдалась очередная линька нематод в кишечнике жуков.

II группа нематод (паразиты мальпигиевых сосудов) насчитывает четыре вида, описанных Рюмом: *P. cryphalophila*, *P. crypturgophila*, *P. opaci* и *P. villosi*. По биологии этой группы нематод имеются лишь некоторые отрывочные сведения. По данным Рюма, инвазионные личинки (предположительно III стадии) через кишечник проникают в мальпигиевы сосуды. В мальпигиевых сосудах они увеличиваются в размерах и в конце III стадии мигрируют в трухy, где завершается развитие нематод до стадии имаго.

На территории СССР обнаружен один из указанных видов — *P. crypturgophila* — в мальпигиевых сосудах короеда *Crypturgus cinereus* (А. Я. Сланкис, устное сообщение). К сожалению, Сланкис не изучал биологию *P. crypturgophila*.

III группа нематод (полостные паразиты) включает в настоящее время два вида: *Parasitorhabditis piniperdae* Fuchs, 1937, связанный с короедами *Blastophagus piniperda* и *Bl. destruens*, *Parasitorhabditis minoris* (Ruchs, 1937) Rühm, 1956, описанный по личинкам из полости тела короеда *Bl. minor*.

Литературных данных по биологии *P. minoris* нет. У ряда авторов имеются сведения по биологии *P. piniperdae*, но эти сведения довольно противоречивы. Так, Фукс (1915, 1937) и Рюм (Rühm, 1956) полагали, что у нематоды *P. piniperdae* инвазионной является личинка III стадии. По их предположениям, личинки через кишечник проникают в полость тела хозяина и развиваются там до IV стадии. В трухе происходит завершение развития нематод (рис. 2).

Ломонд и Карл (Laumond, Carle, 1971) предположили, что инвазионной, возможно, является личинка II стадии нематод. По данным этих авторов, личинки *P. piniperdae* после значительного развития в полости тела короеда *Bl. destruens* на III личиночной стадии мигрируют из хозяина, линька и превращение в личинок IV стадии, а затем в половозрелых особей происходит в ходах короеда.

Лазаревская (1965) находила в ходах короеда *Bl. piniperda* личинок II стадии нематод *P. piniperdae*, но эти формы не обладали признаками, характерными для инвазионных личинок. На основании этого Лазаревская предположила, что инвазионной является личинка III стадии.

В 1967—1970 гг. нами проведено изучение биологии двух видов нематод рода *Parasitorhabditis* — *P. subelongati* Slobodianiuc, 1973 и *P. piniperdae* Fuchs, 1937. Первый из них относится к группе кишечных паразитов, второй — к группе полостных паразитов.

Сбор материала по биологии *P. subelongati* проводился в Дзун-Хемчикском районе Тувинской АССР. По нашим наблюдениям, личинки II стадии этих нематод зимуют в кишечнике жуков *Ips subelongatus* Motsch. Весной личинки мигрируют в ходы хозяина, где трижды линяют и превращаются в половозрелых особей. Последние спариваются и откладывают яйца. Из яиц отрождаются личинки, которые развиваются в ходах короеда до имаго как свободноживущие, без проникновения в хозяина. Причем личинки II стадии не имеют признаков, характерных для инвазионных личинок. Количество свободноживущих генераций не установлено. В конце развития семей короедов, когда происходило окукливание и выход молодых жуков, наблюдалось образование инвазионных личинок II стадии *P. subelongati*. Эти личинки через анальное отверстие проникали в кишечник насекомых. Иногда при интенсивной инвазии они проникали и в мальпигиевы сосуды.

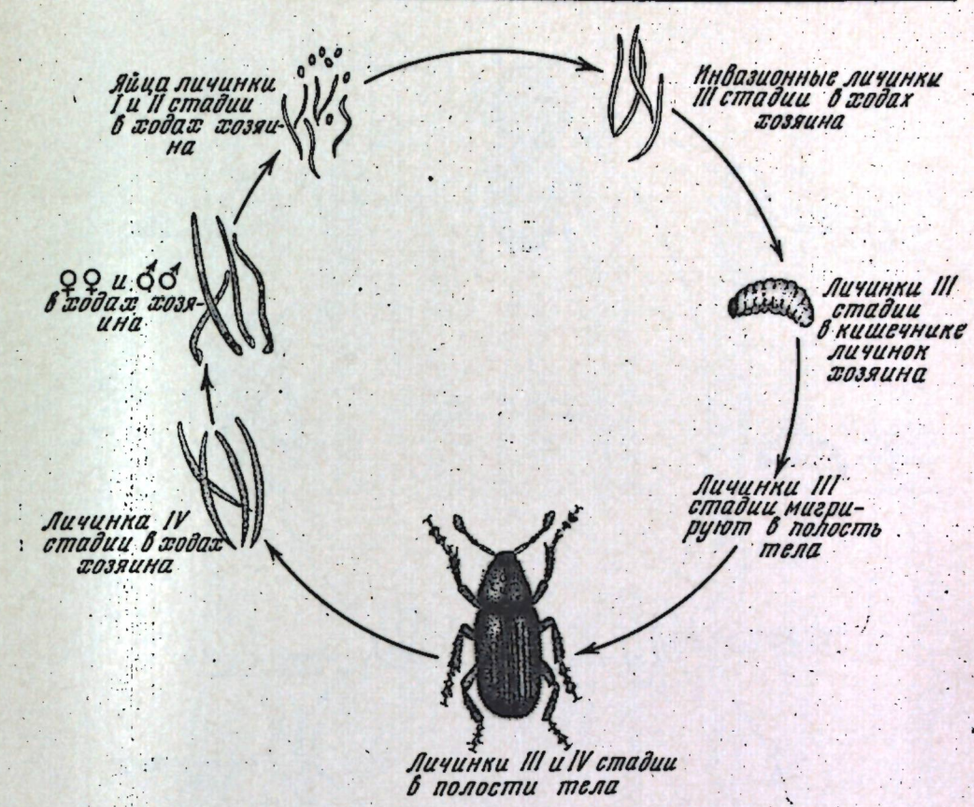


Рис. 2. Цикл развития нематод рода *Parasitorhabditis* III экологической группы (по данным Fuchs, 1915, 1937; Rühm, 1956; Лазаревской, 1965)

Таким образом, установлено, что развитие нематоды *P. subelongati* происходит со сменой двух различных генераций. У одной генерации личинки II стадии становятся инвазионными и проникают в кишечник хозяина, развитие другой генерации нематод происходит в ходах короеда без участия насекомых (рис. 3).

В кишечнике хозяина личинки *P. subelongati* не развиваются. У них сохраняются признаки инвазионных личинок — тонкое тело, удлиненные стома и пищевод, резкая кольчатость кутикулы. Эти признаки, по-видимому, не только способствуют проникновению личинок нематод в хозяина, но также помогают им удержаться в кишечнике. Увеличение длины тела и полового зачатка у личинок *P. subelongati* в кишечнике насекомых не наблюдалось, однако половозрелые особи *P. subelongati*, сформировавшиеся из этих личинок, отличались гораздо большими размерами по сравнению со свободноживущими формами.

В настоящее время неизвестно, питаются личинки паразиторабдитисов в кишечнике насекомых или нет. Рюм и Шарара (Rühm, Chararas, 1957) обнаружили редукцию цитоплазмы кишечных клеток и разрушение эпителиального слоя задней и средней кишки короеда *Driocoetes hectographus*, зараженных нематодами *Parasitorhabditis hectographi*. Никл (Nickle, 1963) наблюдал редукцию эпителия средней кишки короеда *Ips confusus* под влиянием личинок паразиторабдитисов. Можно предположить, что связь между кишечными паразиторабдитисами и их хозяевами не только форитическая.

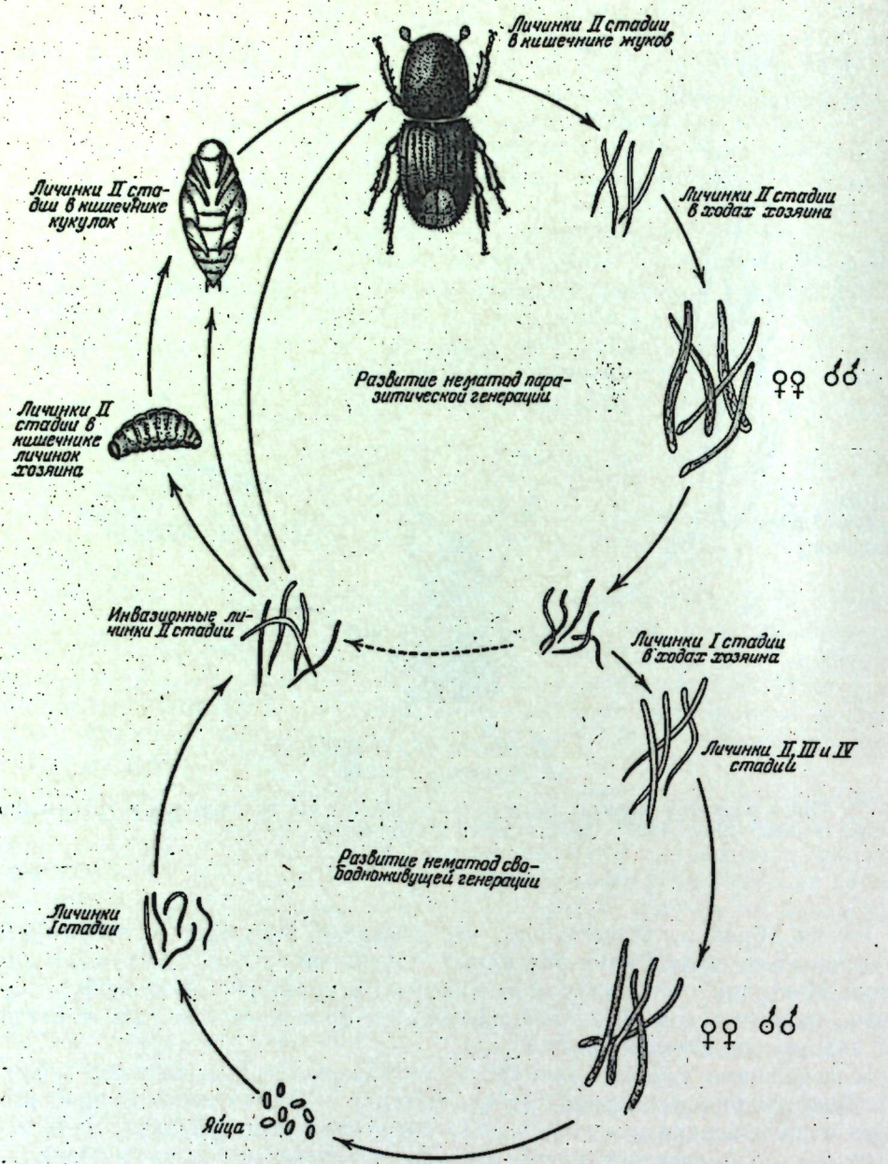


Рис. 3. Цикл развития нематоды *Parasitorhabditis subelongati* Slobodianiuc, 1973

Изучение биологии нематод *P. piniperdae* от большого соснового лубоеда *Blastophagus piniperda* проводилось в Подмосковье.

Наши исследования показали следующее. Личинки IV стадии *P. piniperdae* зимуют в полости тела хозяина. Во время прокладки жуками маточных ходов личинки нематод мигрируют в труху, где они линяют и превращаются в половозрелых особей. Последние спариваются, откладывают яйца и дают новое поколение нематод. Часть личинок II стадии нового поколения приобретает характерные для кишечных паразиторабдитисов морфологические признаки инвазионных личинок (рис. 4, *Д*, *Е*). Эти личинки заражают насекомых и остаются в них до весны следующего года, проходя за этот период развитие до IV стадии. Установлено, что инва-

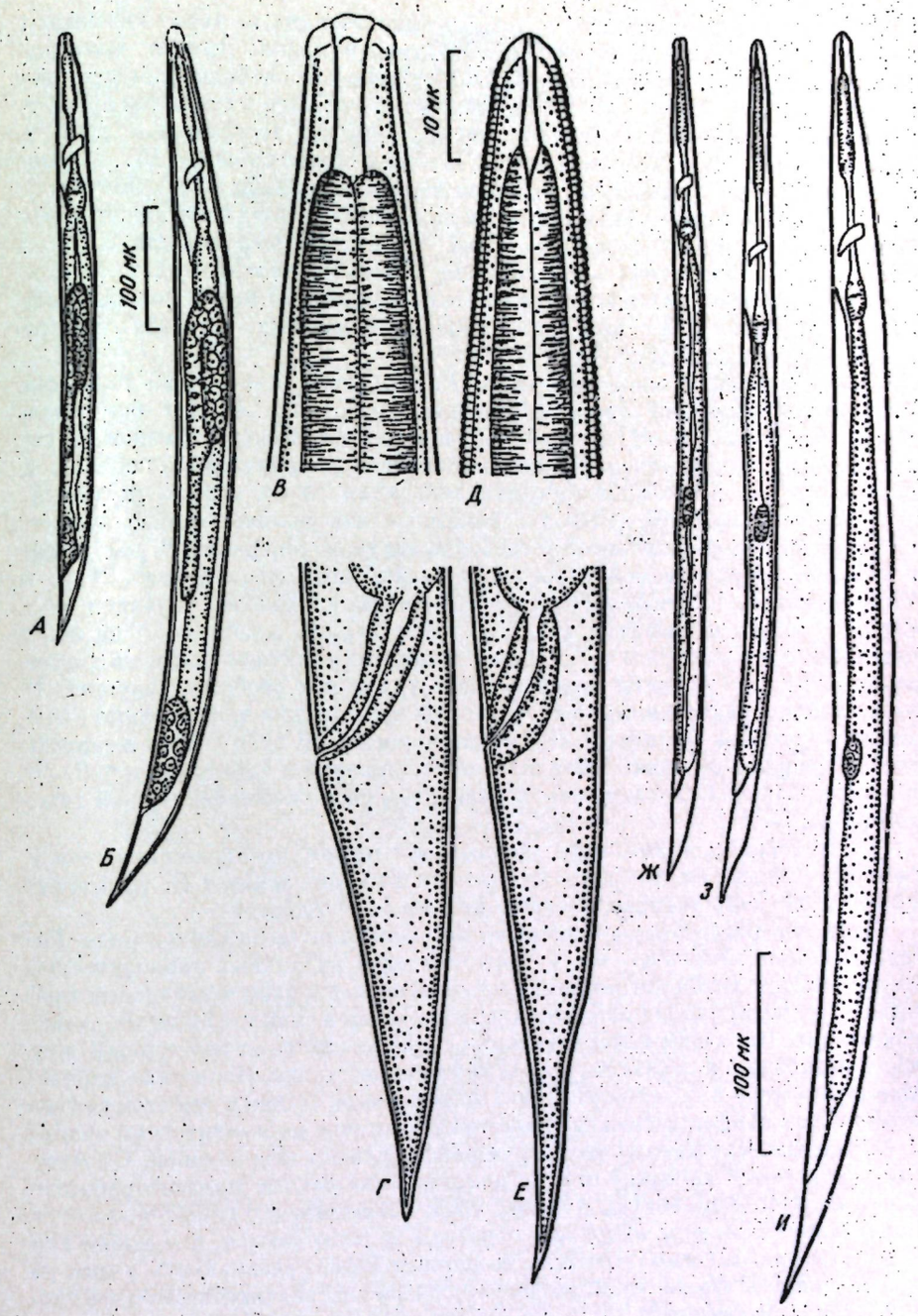


Рис. 4. *Parasitorhabditis piniperdae* Fuchs, 1937

Личинки III стадии: *А* — свободноживущей генерации; *Б* — паразитической генерации; личинки II стадии: *В*, *Г*, *Ж* — головной и хвостовой концы тела и общий вид личинки свободноживущей генерации; *Д*, *Е*, *З* — головной и хвостовой концы тела и общий вид инвазионной личинки; *И* — полостная личинка паразитической генерации (ориг.)

зионные личинки проникают в полость тела хозяина не через кишечник, как считалось ранее, а через межсегментные складки. Другая часть личинок II стадии *P. piniperdae* сохраняет признаки свободноживущих нематод (рис. 4, В, Г) и продолжает развиваться до имаго в ходах без проникновения в хозяина. Количество свободноживущих генераций нематод в ходах короеда нами не установлено. В конце развития семей *Bl. piniperda* все личинки *P. piniperdae*, развивающиеся в ходах, на II стадии становятся инвазионными и скапливаются на поверхности тела куколок и молодых жуков (до 5 тыс. экз. на одной особи). Часть из них (до 60 экз.) проникает в полость тела и впоследствии развивается до IV стадии, остальные, по-видимому, погибают. Следовательно, здесь мы имели возможность наблюдать смену двух различных генераций нематод — паразитической и свободноживущей (рис. 5).

Особи паразитической генерации *P. piniperdae* всех стадий развития отличаются от особей свободноживущей генерации гораздо большими размерами тела (рис. 4), а также большей длиной спикул у самцов. У самок паразитической генерации на кончике хвоста часто имеется небольшой шипик, у самок свободноживущей генерации хвост всегда округлый.

Исследования 1967—1970 гг. показали, что количественное соотношение особей паразитической и свободноживущей генераций *P. piniperdae* в начале развития семей короедов в разные годы неодинаково. Так, в 1967 г., когда экстенсивность и интенсивность заражения большого соснового лубоеда нематодами *P. piniperdae* в период весеннего лёта была очень низкой (Слободянюк, 1972), все паразиторабдитисы после миграции из полости тела хозяина развивались в трухе как свободноживущие. И лишь в конце развития семей *Bl. piniperda* наблюдалось образование инвазионных личинок нематод и заражение короедов. В 1970 г. зараженность жуков в период весеннего лёта была очень высокой и часть нематод *P. piniperdae* развивалась без смены паразитической и свободноживущей генераций.

На основании изложенных данных мы можем предположить, что с помощью развития свободноживущего поколения нематод *P. piniperdae* происходит естественная регуляция их численности.

Итак мы рассмотрели биологические особенности нематод рода *Parasitorhabditis*. Отмечено, что у представителей различных экологических групп связи с хозяином неодинаковы. Кишечные паразиторабдитисы пребывают в хозяине лишь на II личиночной стадии и, как правило, не развиваются там. Паразиты мальпигиевых сосудов, согласно литературным данным, развиваются в хозяине на III личиночной стадии. Полостные паразиты развиваются в хозяине от II до IV личиночной стадии и при этом сильно изменяются морфологически, приобретают типично паразитический облик.

Представители первых двух групп очень близки между собой. Об этом свидетельствуют редкие случаи попадания кишечных паразиторабдитисов в мальпигиевы сосуды (Fuchs, 1937; Слободянюк, 1973). Однако в мальпигиевых сосудах кишечные паразиты не развиваются, в то время как паразиты мальпигиевых сосудов, по данным Рюма, развиваются в них на протяжении III личиночной стадии и подвержены значительным морфологическим изменениям.

Следует подчеркнуть, что биология нематод II экологической группы изучена очень слабо. Строение паразитических личинок у них описано недостаточно, нет описания инвазионных личинок. Возможно, у этой группы нематод инвазионными являются личинки II стадии, как и двух других экологических групп нематод рода *Parasitorhabditis*. Мы полагаем, что дальнейшее изучение онтогенетического развития нематод, паразитирующих в мальпигиевых сосудах, и их взаимоотношений с хозяином покажет, насколько обоснованно разделение кишечных паразитов и паразитов мальпигиевых сосудов на две различные экологические группы

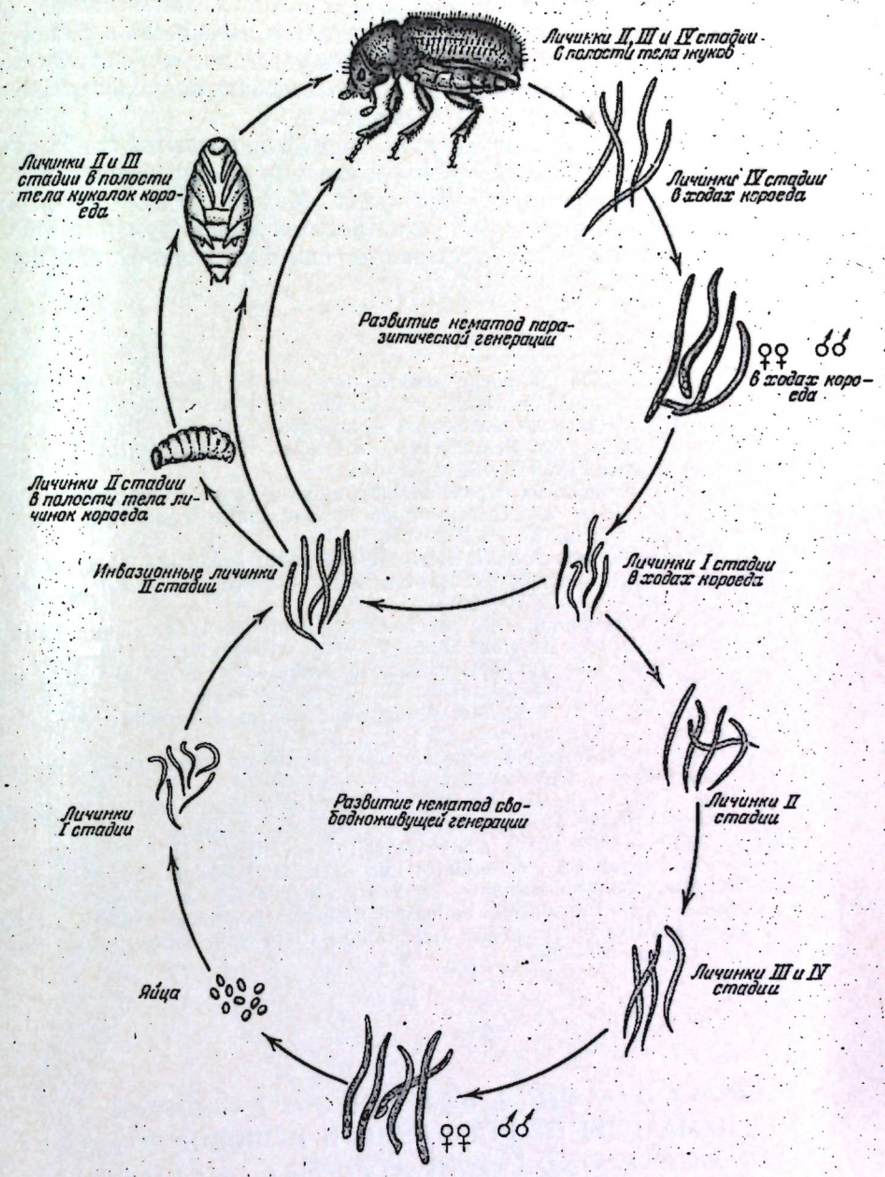


Рис. 5. Цикл развития нематоды *Parasitorhabditis piniperdae* Fuchs, 1937

Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает явление чередования паразитического и свободноживущего поколений в цикле развития паразиторабдитисов.

Ранее считалось, что эти нематоды не могут развиваться без проникновения в хозяина. Однако работа Ханта и Пойнара (Hunt, Poinar, 1971) показала, что в лабораторных условиях нематоды *Parasitorhabditis* sp. из ходов короеда *Dendroctonus valens* могут успешно развиваться на грибе, выделенном из ходов этого короеда, без участия насекомых. С. Л. Блинова (устное сообщение) также успешно культивировала нематоду *P. sexdentati*

на грибе, выделенном из ходов короеда *Ips sexdentatus*. Наши данные показывают, что в условиях ходов короедов участие насекомых в развитии паразиторабдитисов обязательно так же, как чередование паразитического и свободноживущего поколений, хотя число свободноживущих поколений на протяжении сезона трудно установить.

Особи свободноживущей генерации, по-видимому, питаются грибами из ходов насекомых, особи паразитической генерации на определенных стадиях развития живут за счет своего хозяина. Можно предположить, что в прошлом паразиторабдитисы были микофагами. Используя насекомых для расселения, а затем и для перезимовки, они постепенно стали переходить к паразитизму.

ЛИТЕРАТУРА

Лазаревская С. Л. 1962—1963. К фауне нематод *Orthotomicus laricis* и *Orthotomicus proximus* (*Coleoptera*: *Ipidae*).— Helmintologia, IV, № 1—4, p. 254—265.

Лазаревская С. Л. 1965. Нематоды насекомых — вредителей леса. 1. Биологическая характеристика нематод рода *Parasitorhabditis* Fuschs, 1937 (*Rhabditidae*, *Parasitorhabditinae*).— Труды ГЕЛАН, 15, с. 93—100.

Слободянюк О. В. 1972. К биологии паразитических нематод большого соснового лубоеда *Blastophagus piniperda* L. Тезисы совещ. по нематодным болезням с.-х. культур и мерам борьбы с ними. М., с. 222—224.

Слободянюк О. В. 1973. *Parasitorhadbitis subelongati* (*Parasitorhabditinae Rhabditida*) — новый вид нематод от большого лиственничного короеда *Ips subelongatus*.— Зоол. журн. 52, вып. 7, с. 1070—1073.

Fuchs G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten; 1. des *Ips typographus* L.; des Hylobius abietis L.— Zool. Jahrb. 38, S. 109—122.

Fuchs G. 1937. Neue parasitiche und halbparasitiche Nematoden bei Borkenkafen und einige andere Nematoden.— Zool. Jahrb., 70, N 5, S. 291—380.

Hunt R. S., Poinar G. O. 1971. Culture of *Parasitorhabditis* sp. (*Rhabditida*: *Protorhabditinae*) on a fungus.— Nematologica, 17, N 2, p. 321—322.

Laumond C., Carle P. 1971. Nematodes associes ot parasites de *Blastophagus destruens* Woll. (*Col. Scolytidae*).— Entomophaga, 16, N 1, p. 51—66.

Nickle W. R. 1963. Observation on the effect of Nematodes on *Ips confusus* (LeConte) and other bark beetles. — J. Insect Pathol., 5, N 3, p. 386—389.

Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden.— Parasitol. Schriftenr., H. 6, S. 1—425.

Rühm W. 1960. Ein Beitrag zur Nomenklatur und Systematik einiger mit Scolytiden vergesellschafteten Nematodenarten.— Zool. Anz., 164, N 5/6, S. 201—213.

Rühm W., Chararas C. 1957. Description, biologie et histologie de quatre espèces nouvelles de nematodes parasites de *Dryocoetes hectographus* Reit. (*Col. Scolytidae*).— Entomophaga, 2, N 4, p. 253—269.

PARONCHOCERCA SCHELUPOVI — НОВЫЙ ВИД НЕМАТОДЫ ОТ КОРОСТЕЛЯ И РЕВИЗИЯ РОДА *PARONCHOCERCA (OSWALDOFILARIIDAE)*

М. Д. СОНИН

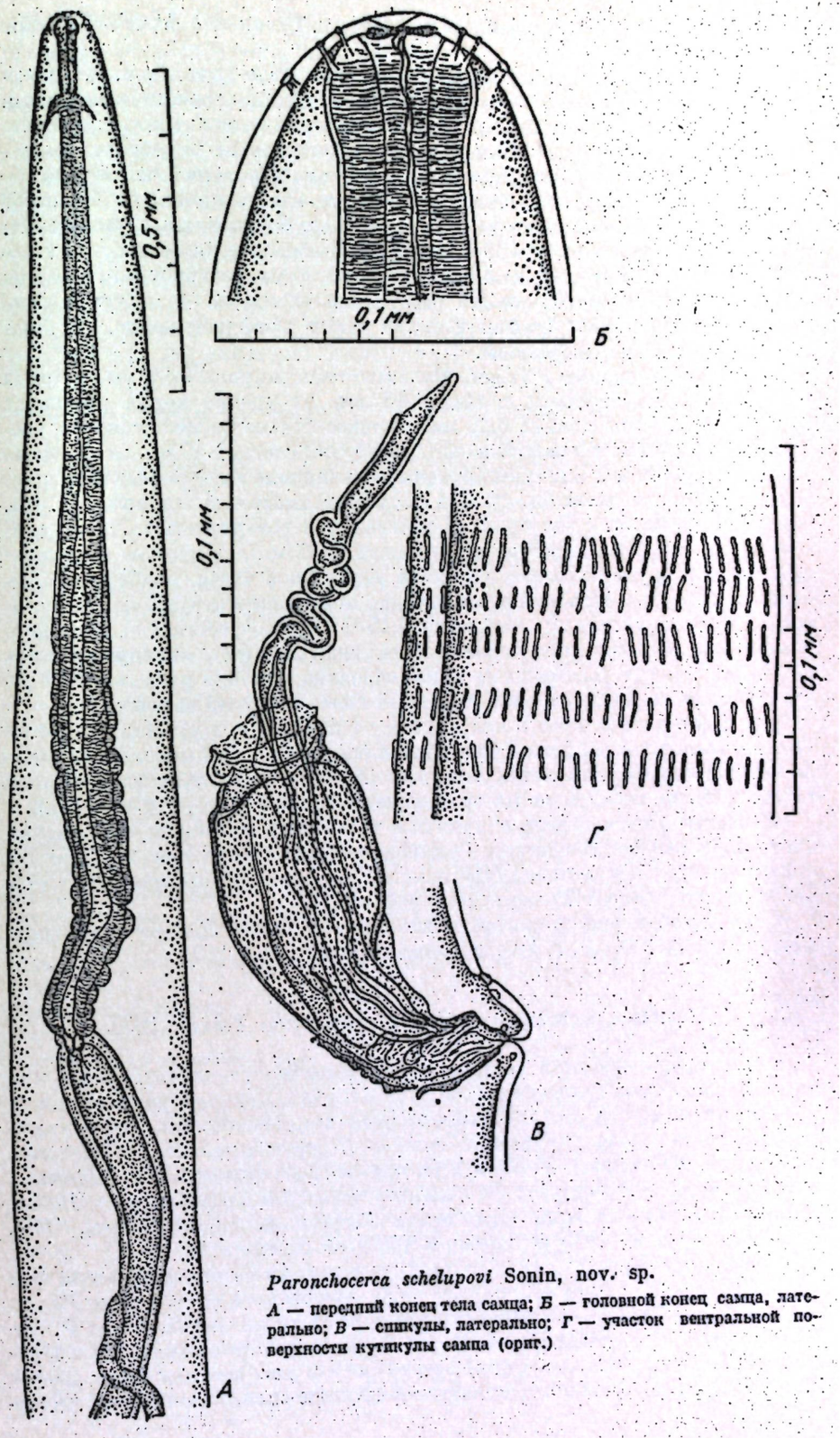
В полости тела одного из двух коростелей, обследованных нами на территории Тувинской АССР, был обнаружен самец нематод рода *Paronchocerca*, которого мы ниже описываем как представителя нового для науки вида.

Paronchocerca schelupovi Sonin, nov. sp.

(Рисунок)

Хозяин. *Crex crex* L. (сем. *Rallidae*).

Локализация. Полость тела.



Paronchocerca schelupovi Sonin, nov. sp.

А — передний конец тела самца; *Б* — головной конец самца, латерально; *В* — спикулы, латерально; *Г* — участок вентральной поверхности кутикулы самца (ориг.)

Место и дата обнаружения. Тувинская АССР, Тоджинский район, 6.VII 1968 г.

Описание. Паразит среднего размера. Тело вытянутое, суживающееся к концам. Ротовое отверстие окружено хитинизированным кольцом, четырьмя парами субмедианных сосочков и парой латерально расположенных амфид. Пищевод длинный, нечетко делящийся на мышечную и железистую части. Кутикула поперечно исчерчена и в задней части тела паразита (приблизительно начиная с 7 мм от заднего конца) на брюшной стороне несет ряды поперечно расположенных брусковидных утолщений. Каждый ряд состоит из 20—30 утолщений. В начале данного участка утолщения небольшие и слабозаметные, постепенно их размер увеличивается и достигает 0,005—0,007 мм (на расстоянии около 3,5—4 мм от заднего конца), а затем вновь уменьшается, так что на хвостовом конце эти утолщения очень слабо выражены.

Длина тела паразита 34 мм. Максимальная ширина 0,29 мм, ширина тела на уровне нервного кольца 0,13 мм, на уровне конца пищевода 0,21 мм, на уровне клоаки 0,15 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,19 мм от головного конца. Длина пищевода 1,55 мм, максимальная ширина 0,09 мм. Спикулы неравные по величине и несходные по форме. Правая спикула имеет длину 0,14 мм и максимальную ширину 0,05 мм. Она толстостенная, с зазубренной вентральной поверхностью. Левая спикула длиной 0,26 мм состоит из рукоятки (0,07 мм), спирально закрученной средней части (0,05 мм) и прямой дистальной части, снабженной небольшим крылом. Максимальная ширина этой спикулы 0,025 мм. Хвостовой конец закругленный, его длина 0,15 мм. Непосредственно впереди и позади клоаки, при латеральном положении паразита, обнаруживаются по два маленьких хвостовых сосочка (вероятно, сосочки расположены вокруг клоаки по кругу) и один непарный более крупный сосочек.

Дифференциальный диагноз. От всех видов, включаемых нами в состав рода *Paronchocerca* (см. ниже), описываемый вид четко отличается формой левой спикулы (наличие спирально закрученной части и очень небольшая по сравнению с правой спикулой ширина).

Название вида мы даем в память о трагически погибшем тоджинском охотнике и рыбаке Владимире Романовиче Щелупове, в течение ряда лет оказывавшего нам неоценимую помощь во время проведения полевых работ на территории Тоджинского района.

Описываемый вид хранится в коллекциях музея Лаборатории гельминтологии АН СССР, г. Москва; инвентарный номер 397.

Ревизия состава рода *Paronchocerca* Peters, 1936

В настоящее время в составе рода *Paronchocerca* насчитывается (по данным различных исследователей) 10—11 видов, однако равнозначного понимания видового состава данного рода нет. Мы (Сонин, 1968) включили в состав рода следующие виды — *P. ciconiarum*, *P. bambusicolae*, *P. helicina*, *P. mansoni*, *P. mirzai*, *P. rousseloti*, *P. straeleni*, *P. tonkinensis*, а также виды *P. choprai* и *P. sanguinisardeae*. Синонимами рода *Paronchocerca* мы считали роды *Chinesocerca* Skrjabin et Schikhobalova, 1937, *Houdemerus* Chow, 1939 и *Wymania* Wehr et Hwang, 1957.

Андерсон и Прествуд (Anderson, Prestwood, 1969) описали новый вид *P. bumpae*. Они, кроме описанного вида, включают в состав рода *Paronchocerca* первые восемь из перечисленных нами видов, а также вид *P. papillatus* (Ali, 1956). Виды *P. choprai* и *P. sanguinisardeae* Андерсон и Прествуд предлагают исключить из состава рода и рассматривать как species inquirendae. В дополнение к приведенному выше списку синонимов Андерсон и Прествуд, вслед за Шабо и Боллом (Chabaud, Ball, 1964), причисляют и род *Pseudaproctoides* Sonin, 1966.

В последние годы было опубликовано еще несколько работ с описанием филярият птиц, которых авторы относили к роду *Paronchocerca* или к другим родам, которые мы не считаем валидными и рассматриваем как синонимы рода *Paronchocerca*.

В 1969 г. Гупта и Ахария (Gupta, Acharya, 1969) описали самца нематод из сердца куропатки *Arborophila torqueola*, добытой в Индии. Авторы отнесли описанных ими паразитов к типичному и единственному виду рода *Bhalfilaria* — *B. badamii*, известному лишь по самкам. Анализ морфологии нематод рода *Bhalfilaria* показал, что данный род является синонимом рода *Paranchocerca* и, таким образом, вид *B. badamii* должен рассматриваться как *P. badamii* (Bhalerao et Rao, 1944) nov. comb.

Промеры *Paronchocerca badamii* по данным различных авторов, мм:

Признак	Chabaud, Biocca, 1951, Касимов, 1952	Bhalerao, Rao, 1944; Gupta, Acharya, 1969	Deshmukh, 1969	Jairajpur, Siddiqi, 1970
Самцы				
Длина тела	27,5—35	26,52	24,26—26,33	21,23—22,1
Максим. ширина тела	0,27—0,34	0,28	0,26—0,28	0,261—0,29
Длина мышечного отдела пищевода	0,33—0,45	0,16	0,34—0,36	0,165—0,18
Длина железистого отдела пищевода	0,92—1,3	0,40	0,73—0,98	1,01—1,06
Расстояние до нервного кольца	0,14—0,22	0,108	0,14—0,15	0,108—0,12
Длина				
хвоста	0,11—0,13	0,104	0,10—0,12	0,125—0,14
левой спикулы	0,297—0,34	0,34	0,29—0,31	0,265—0,33
правой спикулы	0,135—0,17	0,16	0,12—0,16	0,142—0,17
Самки				
Длина тела	42,9—62	34,8	50—54	42—47
Максим. ширина тела	0,56—0,599	0,501	0,37—0,40	0,41—0,495
Длина мышечного отдела пищевода	0,33—0,48	0,43	0,38—0,46	0,23—0,261
Длина железистого отдела пищевода	1,27—1,40	1,93	1,09—1,15	1,43—1,50
Расстояние до нервного кольца	0,235	0,26	0,15—0,18	0,11—0,126
Длина хвоста	0,12—0,13	0,147	0,13—0,16	0,126—0,13
Расстояние от головного конца до вульвы	3,2—4,75	—	3,41—3,96	3,17—3,365

В 1970 г. был описан новый род и вид нематод *Francolinema francolina* Jairajpuri et Siddiqi, 1970, паразитирующий в сердце, легких и воздухоносных мешках франколинов — *Francolinus pondicerianus*, добытых в Индии. Морфологические особенности описанных нематод показывают, что данный род также является синонимом рода *Paronchocerca*.

В этом же году был описан (Freitas, Vicente, Pinto, 1970) новый вид и род нематод *Nicanoria ibanezi*, паразитирующих в полости тела *Colaptes campestris* (сем. *Dendrocolaptidae*), добытых в Бразилии. Авторы, описавшие данный вид, на основании строения половой системы самок (постэзофагеальная вульва, продельфия — яичники, яйцеводы, начальные от-

делы двух маток расположены в передней четверти тела) обосновывают не только новый род, но и новое подсемейство *Nicanoriinae*. Однако, как мы (Сонин, 1966) уже указывали при анализе морфологических особенностей половой системы самок филяриат, многие гельминтологи вполне обоснованно не придают признаку амфи- или продельфии у филяриат большого таксономического значения (Caballero, 1938; Скрябин, Шихобалова, 1948; Chabaud, 1951, и др.). Поскольку по своей морфологии описанные нематоды не отличаются сколько-нибудь значительно от нематод рода *Paronchocerca* (особенно от вида *P. bumpae*, паразита аргентинских тинаму), мы сводим род *Nicanoria* в синонимы рода *Paronchocerca*, а подсемейство *Nikanoriinae* Freitas, Vicente et Pinto, 1970 в синонимы подсемейства *Lembaninae* Lopez-Neyra, 1956 и рассматриваем данный вид как *P. ibanezi* (Freitas, Vicente et Pinto, 1970) nov. comb.

В 1969 г. от птиц Индии было описано еще два вида рода *Paronchocerca* — *P. alii* Deshmukh, 1969 от *Columba livia* и *P. thapari* Deshmukh, 1969 от *Francolinus francolinus*. Первый из этих видов по морфологии и размерам важнейших органов, несомненно, принадлежит к роду *Cardiofilaria* Strom, 1937, и мы рассматриваем его как *C. alii* (Deshmukh, 1969) nov. comb. *P. thapari* относится к группе морфологически близких видов, описанных от куриных птиц (сем. *Phasianidae*) Азии и Африки — *P. rousseloti*, *P. badamii* и *P. francolina*.

Анализ морфологических особенностей данных видов, а также сравнение меристических признаков (см. таблицу) показывает их тождественность. Следовательно, согласно правилам зоологической номенклатуры, этот вид должен именоваться *P. badamii* (Bhalerao et Rao, 1944), а виды *P. rousseloti* Chabaud et Biocca, 1951; *P. thapari* Deshmukh, 1969 и *P. francolina* (Jairajpuri et Siddiqi, 1970) рассматриваться как его синонимы.

Таким образом, в настоящее время синонимами рода *Paronchocerca*, кроме родов *Chinesocerca*, *Houdemerus* и *Wymania*, мы считаем, вслед за Шабо и Боллом (1964), род *Pseudaproctoides* Sonin, 1961, а также роды *Bhalfilaria* Bhalerao et Rao, 1944, *Francolinema* Jairajpuri et Siddiqi, 1970 и *Nicanoria* Freitas, Vicente et Pinto, 1970.

В состав рода *Paronchocerca* мы включаем виды *P. ciconiarum* Peters, 1936, *P. badamii* (Bhalerao et Rao, 1944) nov. comb.; *P. bambusicolae* (Li, 1933), *P. bumpae* Anderson et Prestwood, 1969, *P. helicina* (Molin, 1858), *P. ibanezi* (Freitas, Vicente et Pinto, 1970) nov. comb., *P. mansoni* Faust, 1966; *P. mirzae* Ali, 1956; *P. schelupovi* Sonin, nov. sp., *P. straeleni* Chabaud et Ball, 1964; *P. tonkinensis* (Chow, 1933). В этот же род мы включаем, хотя и недостаточно описанные, виды *P. choprai* (Chauhan, 1946) и *P. sanguinisardeae* (Leger et Noc, 1921).

ЛИТЕРАТУРА

Касимов Г. Б. 1952. Новая нематода от закавказского турача.— Труды ГЕЛАН, 6, с. 229—231.

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П. 1949. Филярии животных и человека. М., Сельхозгиз, с. 1—608.

Сонин М. Д. 1966. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Ч. I. Апроктоидеи. М., «Наука», 17, с. 1—358.

Сонин М. Д. 1968. Основы нематодологии. Филяриаты животных и человека, т. 21. Диплотриеноидеи. М., «Наука», с. 1—390.

Anderson R. C., Prestwood A. K. 1969. *Paronchocerca bumpae* n. sp. from the brushland tinamou and the position of Paronchocerca within the Splendidofilariinae (Filarioidea).— Can. J. Zool., 47, N 6, p. 1325—1331.

Bhalerao G. D., Rao N. S. K. 1944. Some helminth parasites of poultry.— Proc. Indian Acad. Sci., sec. B, 20, N 1, p. 30—39.

Caballero y C. E. 1938. Contribution al conocimiento de los aves de Mexico. V. Livro Jubilar do prof. L. Travassos. Rio de Jeneiro, p. 91—97.

Chabaud A. G. 1951. Observation sur Aprocta noctuae Spaul, 1927 (Nematoda—Aproctidae).— Arch. Inst. Pasteur Maroc. 4, N 3, p. 236—243.

Chabaud A. G., Ball G. H. 1964. Filaire carbiaque chez un menchot des Galapagos Spheniscus mendiculus.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 39, N 5, p. 621—626.

Chabaud A. G., Biocca E. 1951. Description d'une nouvelle filaire cardiaque et remarques sur le genre Paronchocerca Peters, 1936.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 26, N 4, p, 338—345.

Deshmukh P. G. 1969. Paronchocerca thapari sp. n. from *Francolinus francolinus*.— Folia parasitol. (Praha), 16, p. 365—370.

Freitas J. F. T., Vicente J., Pinto M. 1970. Sobre uma filaria prodelfa parasita de ave (*Nematoda, Filarioidea*).— Atas. Soc. Biol. Rio de Janeiro, 12, supl., p. 39—44.

Gupta N. K., Acharya A. K. 1969. On the morphology of previously unknown male of Bhalfilaria badamii Bhalerao et Rao, 1944.— Acta parasitol. Polonica, 16, N 8, p. 69—71.

Jairajpuri D. S., Siddiqi A. H. 1970. On some nematodes of birds from India. Pt L. Filariidae and Dipetalonematidae.— Res. Bull. Meguro Parasitol. Museum, 3, p. 26—32.

НЕМАТОДЫ ПТИЦ ТУВИНСКОЙ АССР

М. Д. СОНИН, Т. Т. ЛАРЧЕНКО

Тувинская АССР расположена в центре Азиатского материка и отличается чрезвычайным разнообразием ландшафтно-климатических условий. Здесь на незначительном удалении можно видеть таежные и степные, тундряные и полупустынные, горные и равнинные участки, каждый из которых характеризуется своей специфической фауной и флорой.

Для орнитологов и орнитогельминтологов Тува представляет немалый интерес еще и потому, что здесь перекрещиваются пролетные пути птиц, гнездящихся в различных районах Сибири и зимующих в Юго-Восточной Азии, с одной стороны, и в западной Азии и Африке — с другой.

Изучение гельминтофауны Тувы было начато по инициативе академика К. И. Скрябина в 1956—1957 гг. сотрудниками 306-й Союзной гельминтологической экспедиции, организованной Лабораторией гельминтологии АН СССР (начальник экспедиции — доктор биол. наук А. А. Спасский). Сотрудниками экспедиции методом полных гельминтологических вскрытий, по К. И. Скрябину, было обследовано 2452 экз. птиц, относящихся к 165 видам и 20 отрядам, причем нематоды были обнаружены у 40,9% вскрытых птиц (Спасский, Ивашкин, Богоявленский, Сонин, 1958).

В 1968 и 1970 гг. нами были проведены два небольших экспедиционных выезда с целью дополнительного изучения гельминтофауны птиц Тувы. Было обследовано 626 птиц, причем основное внимание уделено изучению видов, которые ранее на территории Тувы либо совсем не обследовались, либо обследовались в малом числе экземпляров.

Таким образом, на территории Тувы было обследовано 3078 птиц 188 видов из 21 отряда, причем нематодами оказались инвазированы 1218 птиц 125 видов. Нематоды не обнаружены у гагар, голубей и кукушек что связано как с особенностями экологии, так и с малым числом вскрытых птиц, относящихся к данным отрядам.

Обработка коллекции нематод птиц Тувы проводилась различными авторами. Так, нами был опубликован ряд работ по филяриатам (Спасский,

Сонин, 1957; Сонин, Спасский, 1958; Сонин, 1959) и оксиспирурам (Ларченко, 1973). С. К. Бондаренко (1963) определила нематод от куриных (сборы 1956—1957 гг.), а Т. П. Сергеева (1969) — от чайковых птиц. Большую помощь в определении нематод утиных птиц нам оказал кандидат биол. наук Г. Г. Дайя, за что мы ему глубоко благодарны.

На основании изучения нематод птиц Тувы было описано шесть новых для науки видов — *Ornithofilaria tuvensis* Spassky et Sonin, 1957, *Diplotriaena perdicis* Sonin et Spassky, 1958, *Sarconema pseudolabiata* Belogurov, Daja et Sonin, 1966, *Cramispirura longispicula* Lartschenko, 1973, *Histiocephalus skrjabini* Lartschenko et Sonin, 1974 и *Paronchocerca schelupovi* Sonin, 1974.

Семь видов (*Subulura halli*, *Cyrnea skrjabini*, *Thelaziella aquillina*, *Oxyspirura tsingschengensis*, *Ornithofilaria mavis*, *Diplotriaena tridens* и *Petrovifilaria mongolica*) впервые зарегистрированы нами на территории СССР, а 65 видов отмечено у новых дефинитивных хозяев.

Ниже приводим список инвазированных птиц и список обнаруженных у них нематод. После названия хозяина в скобках указано число вскрытых особей и число зараженных нематодами. После названия вида нематод в скобках указано у какого числа птиц они обнаружены. Звездочкой отмечены нематоды, впервые зарегистрированные у данного хозяина.

Систему птиц мы приводим по шеститомной монографии «Птицы Советского Союза», выпущенной издательством «Советская наука» в 1951—1954 гг. под общей редакцией Г. П. Дементьева и Н. А. Гладкова.

Список исследованных видов птиц и обнаруженных у них нематод

I. Отряд Galiformes — куриные.

Lagopus mutus (L.) (10/1)
- *Ornithofilaria tuvensis* Spassky et Sonin, 1957 (1)

Lyrurus tetrix (L.) (43/42)
- *Ascaridia compar* (Schrank, 1790) (1)
- *Heterakis gallinarum* (Gmelin, 1790) (1)
- * *Subulura suctoria* (Molin, 1860) (1)
- *Cyrnea lyruri* (Fedushin, 1946) (34)
- *Acuaria coturnicola* Semenov, 1926 (1)
- *Oxyspirura schulzi* Skrjabin, 1929 (16)
- * *Ornithofilaria papillocerca* (Lubimow, 1946) (2)
- *O. tuvensis* Spassky et Sonin, 1957 (37)

Tetrao urogallus L. (22/19)
- *Capillaria* sp. (2)
- * *Heterakis gallinarum* (Gmelin, 1790) (1)
- *Cyrnea lyruri* (Fedushin, 1946) (10)
- * *Oxyspirura schulzi* Skrjabin, 1929 (3)
- *Ornithofilaria papillocerca* (Lubimov, 1946) (3)
- *O. tuvensis* Spassky et Sonin, 1957 (19)

Tetrastes bonasia (L.) (119/38)
- *Capillaria caudinflata* (Molin, 1858) (5)
- *Capillaria* sp. (6)
- *Cyrnea lyruri* (Fedushin, 1946) (6)
- *Oxyspirura schulzi* Skrjabin, 1929 (3)
- *Ornithofilaria papillocerca* (Lubimov, 1946) (18)
- *O. tuvensis* Spassky et Sonin, 1957 (29)

Tetraogallus altaicus (Gebl.) (4/3)
- *Ganguleterakis altaicus* (Spaul, 1929) (3)
- * *Subulura brumpti* (Lorez-Neyra, 1922) (1)
- * *S. skrjabini* (Semenov, 1926) (3)

Perdix daurica (Pall.) (87/83)
- *Ascaridia compar* (Schrank, 1790) (1)
- *Subulura suctoria* (Molin, 1860) (38)
- *Oxyspirura petrowi* Skrjabin, 1929 (3)
- *O. schulzi* Skrjabin, 1929 (24)
- *Agamospirura* sp. (1)
- * *Ornithofilaria papillocerca* (Lubimov, 1946) (5)
- *O. tuvensis Spassky et Sonin*, 1957 (72)
- *Diplotriaena perdicis* Sonin et Spassky, 1958 (4)

Gallus gallus dom. (10/6)
- *Heterakis gallinarum* (Gmelin, 1790) (6)

II. Отряд *Pterocletiformes* — рябки

Syrrhaptes paradoxus (Pall.) (1/1)
- * *Subulura suctoria* (Molin, 1860) (1)
- *Syphaciella inflata* (Linstow, 1883) (1)

III. Отряд *Ralliformes* — пастушки

Fulica atra (L.) (3/2)
- *Microtetrameres* sp. (2)

Crex crex (L.) (2/2)
- *Capillaria* sp. (1)
- * *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (2)
- *Porrocaecum* sp. (1)
- *Paronchocerca schelupovi* Sonin, 1974 (1)

Porzana porzana (L.) (1/1)
- *Microtetrameres* sp. (1)

IV. Отряд *Gruiformes* — журавли

Grus grus (L.) (4/4)
- * *Thominx contorta* (Creplin, 1839) (1)
- *Porrocaecum ardeae* (Frölich, 1802) (3)

Anthropoides virgo L. (9/4)
- *Capillaria* sp. (1)
- *Porrocaecum ardeae* (Frölich, 1802) (1)
- *Oxyspirura* sp. (1)
- *Agamospirura* sp. (1)

V. Отряд *Otidiformes* — дрофы

Otis undulata (Jacq.) (2/2)
- *Subulura suctoria* (Molin, 1860) (1)
- *Hartertia rotundata* (Linstow, 1883) (2)
- * *Acuaria anthuris* (Dujardin, 1845) (1)
- *Histiocephalus skrjabini* Larchenko et Sonin, 1974 (2)
- * *Petrovifilaria mongolica* (Petrov et Ivaschkina, 1954) (2)

Otis tarda L. (4/3)
- *Subulura halli* Barreto, 1917 (3)
- *Histacephalus laticaudatus* (Rud., 1819) (2)

VI. Отряд *Charadriformes* — кулики

Burhinus oedicnemus L. (1/1)
- *Hartertia rotundata* (Linstow, 1883) (1)

Charadrius dubius Scop. (4/2)
- *Capillaria* sp. (1)
- *Aprocta sudaricowi* Sobolev, 1947 (1)

Charadrius alexandrinus L. (16/1)
- *Skrjabinobronema* sp. (1)

Vanellus vanellus (L.) 13/12
- *Capillaria* sp. (1)
- *Eucoleus trilobus* (Linstow, 1875) (1)
- *Thominx contorta* (Creplin, 1839) (1)
- * *Amidostomum cygni* Wehr, 1933 (3)
- *A. henryi* Skrjabin, 1915 (6)
- *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (4)
- *P. semiteres* (Zeder, 1800) (1)
- *Tetrameres* sp. (1)
- * *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825) (1)
- *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) (1)

Calidris temminckii Leisl. (8/3)
- *Porrocaecum semiteres* (Zeger, 1800) (3)

Tringa totanus (L.) (6/2)
- * *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
- * *Schistorophus lii* Daja, Bondarenko et Gubanov, 1967 (1)
- * *Sciadiocara umbellifera* (Molin, 1860) (1)
- *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) (2)

Tringa ochropus L. (14/3)
- *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825) (2)
- * *Eufilaria lari* Yamaguti, 1935 (1)

Tringa glareola L. (5/3)
- *Tetrameres dubia* Travassos, 1917 (2)
- *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825) (2)

Tringa hypoleucus (L.) (70/47)
- *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (15)
- *P. semiteres* (Zeder, 1800) (21)
- *Porrocaecum* sp. (larvae) (8)
- *Tetrameres uxorius* Mamaev, 1959 (1)
- * *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1897) (1)
- * *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1933 (1)

Recurvirostra avosetta L. (1/1)
- *Amidostomum henryi* Skrjabin, 1915 (1)
- * *Tetrameres dubia* Travassos, 1917 (1)
- * *Chevruxia revoluta* (Rud., 1819) (1)

Numenius arquatus (L.) (1/1)
- *Nematoda* sp. (1)

Capella gallinago (L.) (13/6)
- * *Sungamus palustris* Ryjikov, 1949 (1)
- *Tetrameres dubia* Travassos, 1917 (4)
- * *Schistorophus longicornis* (Hemprich et Ehrenberg, 1866) (1)

Capella media (L.) (4/1)
- *Microtetrameres* sp. (1)

VII. Отряд *Larliformes* — чайки

Larus argentatus Pontopp. (1/1)
- *Eucoleus laricola* Wassilkowa, 1930 (1)

Larus canus L. (1/1)
- *Eucoleus laricola* Wassilkowa, 1930 (1)
- *Nematoda* sp. (1)

Larus ichthyaetus Pall. (4/4)
- *Eucoleus laricola* Wassilkowa, 1930 (4)
- *Controcaecum spiculigerum* (Rud., 1809) (2)
- *Anisakidae* gen. sp. (1)
- *Paracuaria tridentata* (Linstow, 1877) (2)
- *Cosmocephalus obvelatus* (Creplin, 1825) (2)

Larus ridibundus L. (26/26)
- *Eucoleus laricola* Wassilkowa, 1930 (24)
- *Controcaecum spiculigerum* (Rud., 1809) (2)
- *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)

Anisakidae gen. sp. (1)
Paracuaria tridentata (Linstow, 1877) (5)
Cosmocephalus obvelatus (Creplin, 1825) (9)
Aprocta turgida Stossich, 1902 (3)
Sterna hirundo L. 27/11
Capillaria sp. (2)
Controcaecum spiculigerum (Rud., 1809) (2)
Controcaecum gen. sp. (larvae) (2)
Cosmocephalus obvelatus (Creplin, 1825) (3)
Nematoda sp. (2)

VIII. Отряд ***Colymbiformes*** — поганки
Colymbus auritus L. (1/1)
* *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) (1)
Spirurata gen. sp. (larvae) (1)

IX. Отряд. ***Anseriformes*** — гусиные
Anser anser L. (1/1)
* *Amidostomum spatulatum* Baylis, 1932 (1)
Anser fabalis Lath. (2/2)
Amidostomum spatulatum Baylis, 1932 (2)
Trichostrongylus tenuis (Mehlis, 1846) (1)
Epomidiostomum orispinum (Molin, 1861) (2)
Casarca ferruginea Pall. (11/8)
* *Epomidiostomum uncinatum* (Lundahl, 1848) (7)
* *Porrocaecum crassum* (Deslongchamps, 1824) (1)
Anas acuta L. (11/9)
Thominx anatis (Schrank, 1790) (1)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (2)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (4)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (2)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (5)
Anas crecca L. (46/39)
Thominx anatis (Schrank, 1790) (3)
Th. contorta (Creplin, 1839) (9)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (22)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (4)
Porrocaecum crassum (Deslongchamps, 1824) (1)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (3)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (14)
Sarconema pseudolabiata Bologurov, Daja et Sonin, 1966 (1)
Anas falcata Georgi (25/23)
Thominx anatis (Schrank, 1790) (2)
Th. contorta (Creplin, 1839) (1)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (11)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (14)
Porrocaecum crassum (Deslongchamps, 1824) (3)
Echinuria uncinata (Rud., 1819) (3)
* *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) (1)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (19)
Anas platyrhynchos L. (62/42)
Thominx anatis (Schrank, 1790) (6)
Th. contorta (Creplin, 1839) (4)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (28)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (21)
Porrocaecum crassum (Deslongchamps, 1824) (1)
Echinuria uncinata (Rud., 1819) (3)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (18)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (28)
Anas strepera L. (9/7)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (2)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (4)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (5)
Anas querquedula L. (21/21)
Capillaria sp. (1)
Thominx contorta (Creplin, 1839) (3)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (15)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (9)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (4)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (6)
Anas clypeata L. (23/19)
Thominx anatis (Schrank, 1790) (2)
Th. contorta (Creplin, 1839) (2)
Amidostomum acutum (Lundahl, 1848) (13)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (5)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (5)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (5)
Aythia fuligula L. (28/20)
Thominx contorta (Creplin, 1829) (2)
Th. spinulosa (Linstow, 1890) (9)
* *Amidostomum acutum* (Lundahl, 1848) (1)
A. orientale Ryjikov et Pavlov, 1959 (1)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (2)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (6)
Tetrameres crami (Swalles, 1933) (13)
Mellanitta fusca L. (4/3)
* *Amidostomum acutum* (Lundahl, 1848) (1)

Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (1)
S. formonensis Sugimoto, 1930 (1)
Clangula clangula (L.) (49/33)
Thominx contorta (Creplin, 1839) (1)
* *Th. spinulosum* (Linstow, 1890) (4)
Eustrongylides mergorum (Rud., 1809) (1)
Amidostomum orientale Ryjikov et Pavlov, 1959 (6)
* *Epomidiostomum uncinatum* (Lundahl, 1848) (1)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (23)
Tetrameres crami (Swalles, 1933) (12)
Mergus albellus L. (7/6)
Capillaria mergi Madsen, 1945 (1)
Eustrongylides mergorum (Rud., 1809) (2)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (2)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (2)
Mergus merganser L. (17/14)
Capillaria mergi Madsen, 1945 (4)
Eustrongylides mergorum (Rud., 1809) (2)
* *Amidostomum acutum* (Lundahl, 1848) (1)
* *Epomidiostomum uncinatum* (Lundahl, 1848) (2)
Controcaecum spiculigerum (Rud., 1809) (14)
Streptocara crassicauda (Creplin, 1829) (6)
Tetrameres fissispina (Diesing, 1861) (2)
Tetrameres sp. (1)
Anas sp. (juv.) (3/3)
Thominx contorta (Creplin, 1839) (1)
Epomidiostomum uncinatum (Lundahl, 1848) (1)
Tetrameres fissiapina (Diesing, 1861) (1)

X. Отряд ***Pelecaniformes*** — веслоногие
Phalacrocorax carbo (L.) (1/1)
Capillaria carbonis Rud., 1819 (1)
Capillaria sp. (1)
Controcaecum spiculigerum (Rud., 1809) (1)

XI. Отряд ***Ciconiiformes*** — голенастые
Platalea leucorodia L. (1/1)
Controcaecum microcephalum (Rud., 1819) (1)
* *C. ovale* Linstow, 1907 (1)
Controcaecum sp. (larvae) (1)
Porrocaecum sp. (larvae) (1)
Ardea cinerea L. (4/3)
Controcaecum microcephalum (Rud., 1819) (2)
Controcaecum sp. (larvae) (2)
Porrocaecum ardeae (Frölich, 1802) (1)
Nematoda sp. (1)

XII. Отряд ***Falconiformes*** — дневные хищные птицы
Falco peregrinus Tunst. (1/1)
Porrocaecum spirale (Rud., 1795) (1)
Cyrnea sp. (1)
Falco subbuteo (L.) (6/5)
Cyrnea paraskrjabini Daja, 1968 (2)
C. spinosa (Gendre, 1922) (1)
Microtetrameres papillocephala Oschmarin, 1956 (1)
Microtetrameres sp. (1)
Physaloptera alata alata (Rud., 1819) (1)
Agamospirura sp. (1)
Cardiofilaria pavlovskyi Strom, 1937 (1)
Serratospiculum sp. (1)
Falco columbarius (L.) (6/6)
* *Cyrnea paraskrjabini* Daja, 1968 (4)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (2)
* *Diplotriaena falconis* (Connal, 1912) (6)
Falco tinnunculus (L.) (30/22)
Subulura sp. (1)
Cyrnea leptoptera (Rud., 1819) (3)
C. paraskrjabini Daja, 1968 (8)
* *C. skrjabini* (Vuylsteke, 1953) (1)
C. spinosa (Gendre, 1922) (1)
* *Microtetrameres accipiter* Schell, 1953 (2)
Microtetrameres sp. (1)
Physaloptera alata alata (Rud., 1819) (2)
Synhimantus laticeps (Rud., 1819) (2)
Spirurata gen. sp. (5)
Diplotriaena falconis (Connal, 1912) (7)
Falco naumanni (Fleisch) (7/7)
* *Cyrnea leptoptera* (Rud., 1819) (3)
C. paraskrjabini Daja, 1968 (1)
Tetrameres sp. (1)
* *Microtetrameres accipiter* Schell, 1953 (2)
Microtetrameres sp. (1)
* *Physaloptera alata alata* (Rud., 1819) (2)
* *Synhimantus laticeps* (Rud., 1819) (1)
Agamospirura sp. (1)
* *Diplotriaena falconis* (Connal, 1912) (1)
Falco vespertinus (L.) (1/1)
Cyrnea paraskrjabini Daja, 1968 (1)
Accipiter gentilis (L.) (1/1)
Cyrnea leptoptera (Rud., 1819)
Accipiter nisus (L.) (1/1) (10/9)
Capillaria falconis (Goeze, 1782) (1)
Capillaria sp. (1)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)
Microtetrameres inermis (Linstow, 1879) (1)
Cyrnea leptoptera (Rud., 1819) (8)
Physaloptera alata alata (Rud., 1819) (6)

Agamospirura sp. (1)
Nematoda gen. sp. (1)
Circus pygargus (L.) (2/1)
Porrocaecum spirale (Rud., 1795) (1)
Milvus korschun (*Gm.*) (12/11)
* *Capillaria falconis* (Goeze, 1782 (1)
Capillaria sp. (1)
Thominx contorta (Creplin, 1839) (1)
Controcaecum microcephalum (Rud., 1809) (3)
C. milviensis Karokhin, 1937 (1)
Controcaecum sp. (3)
Porrocaecum angusticole (Molin, 1860) (5)
* *P. depressum* (Zeder, 1800) (3)
Cyrnea leptoptera (Rud., 1819) (4)
Physaloptera alata alata (Rud., 1819) (2)
* *Aprocta orbitalis* (Linstow, 1901) (1)
Aquila heliaca (Sav.) (1/1)
Capillaria sp. (1)
* *Cyrnea paraskrjabini* Daja, 1968 (1)
Aquila rapax Temminck (2)
* *Cyrnea leptoptera* (Rud., 1819) (2)
Aquila clanga (Pall.) (1/1)
* *Controcaecum circi* Oschmarin, 1952 (1)
Aquila pennata (Gm.) (12/7)
Capillaria sp. (1)
Cyrnea leptoptera (Rud., 1819) (3)
C. paraskrjabini Daja, 1968 (2)
Physaloptera alata alata (Rud., 1819) (1)
* *Thelaziella aquillina* (Baylis, 1934) (1)
Gnathostoma sp. (larvae) (1)
Buteo buteo (L.) (5/3)
Capillaria sp. (1)
Thominx contorta (Creplin, 1839) (1)
Controcaecum circi Oschmarin, 1952 (2)
Porrocaecum spirale (Rud., 1795) (1)
Buteo hemilasius Temm. et. Schleg. (1/1)
Porrocaecum angusticolle (Molin, 1860) (1)
Tetrameres sp. (1)

XIII. Отряд *Strigiformes* — совы

Bubo bubo (L.) (1/1)
Porrocaecum spirale (Rud., 1795) (1)
Asio otus (L.) (3/2)
Capillaria sp. (1)
Porrocaecum depressum (Zeder, 1800) (1)
* *Physaloptera alata alata* (Rud., 1819) (1)
Aegolius funereus (L.) (3/1)
* *Porrocaecum semiteres* (Zeder, 1800) (1)
P. spirale (Rud., 1795) (1)
Glaucidium passerinum (L.) (4/1)
Microtetrameres sp. (1)
Surnia ulula (L.) (10/7)
Porrocaecum spirale (Rud., 1795) (7)
Microtetrameres sp. (1)
Strix nebulosa Forst. (1/1)
Porrocaecum depressum (Zeder, 1800) (1)
Strix aluco L. (4/2)
Porrocaecum depressum (Zeder, 1800) (1)
P. spirale (Rud., 1795) (1)
Microtetrameres bubo Schell, 1953 (2)
Nematoda sp. (1)

XIV. Отряд *Caprimulgiformes* — козодои

Caprimulgus europaeus L. (5/3)
Subulura suctoria (Molin, 1860) (3)
Diplotriaena sp. (1)

XV. Отряд *Upupiformes* — удоды

Upupa epops L. (12/7)
Porrocaecum sp. (larvae) (1)
Cyrnea sp. (2)
Sicarius dipterum (Popowa, 1927) (5)
Oxyspirura sp. (1)

XVI. Отряд *Micropodiformes* — стрижи

Apus apus (L.) (9/2)
Tetrameres sp. (1)
Spirurata egn. sp. (larvae) (1)
Apus pacificus (Lath.) (13/3)
Spirurata gen. sp. (larvae) (3)

XVII. Отряд *Piciformes* — дятлы

Picoides tridactylus (L.) (27/1)
* *Amidostomum acutum* (Lundahl, 1848) (1)
Dendrocopos major (L). (42/1)
Spirurata gen. sp. (larvae) (1)
Jynx torquilla L. (30/2)
Vagrifilaria sp. (1)
Nematoda sp. (1)

XVIII Отряд *Passertiformes* — воробьиные

Corvus corax L. (6/4)
Acuaria anthuris (Dujardin, 1845) (1)
Oxyspirura sygmoidea (Molin, 1860) (1)
Diplotriaena tricuspis (Fedtschenko, 1874) (1)
Nematoda gen. sp. (1)
Corvus corone L. (4/2)
Tetrameres sp. (1)
* *Dispharynx nasuta* (Rud., 1819) (1)
Corvus monedula L. (66/41)
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800) (1)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (9)
Acuaria anthuris (Dujardin, 1845) (3)

Oxyspirura sygmoidea (Molin, 1860) (20)
Ornithofilaria sp. (1)
Diplotriaena tricuspis (Fedtschenko, 1874) (4)
Spirurata gen. sp. (6)
Garrulus glandarius (L.) (29/19)
Porrocaecum clerci (Skrjabin, 1926) (1)
P. ensicaudatum (Zeder, 1800) (3)
Microtetrameres sp. (3)
Acuaria anthuris (Dujardin, 1845) (3)
A. cordata (Mueller, 1897) (3)
* *A. subula* (Dujardin, 1845) (1)
* *Streptocara crassicauda* (Creplin, 1829) (1)
Diplotriaena tricuspis (Fedtschenko, 1874) (2)
Diplotriaena sp. (1)
Nematoda sp. (1)
Nucifraga caryocatactes (L.) (33/4)
Capillaria sp. (1)
Porrocaecum clerci (Skrjabin, 1926) (2)
* *Ornithofilaria rotundicephala* Oschmarin, 1950 (1)
Pyrrhocorax pyrrhocorax (L.) (2/2)
Acuaria anthuris (Dujardin, 1845) (2)
Diplotriaena graculi (Maplestone, 1931) (1)
Sturnus vulgaris L. (19/11)
Acuaria anthuris (Dujardin, 1845) (7)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (1)
* *Diplotriaena nochti* Hoeppli et Hsü, 1929 (1)
Nematoda sp. (2)
Coccothraustes coccothraustes (L.) (9/1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (1)
Passer domesticus (L.) (101/6)
Acuaria subula (Dujardin, 1845) (2)
Oxyspirura petrowi Skrjabin, 1929 (3)
Oxyspirura sp. (1)
Emberiza leucocephalos Gm. (156/64)
Tetrameres sp. (1)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
Microtetrameres sp. (7)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (39)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (3)
Diplotriaena ozouxi (Railliet et Henry, 1909) (17)
* *D. tridens* (Molin, 1858) (2)
Nematoda sp. (1)
Emberiza aureola Pall. (93/11)
Microtetrameres inermis (Linstow, 1879) (4)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (2)
Spirurata gen. sp. (larvaa) (1)
Diplotriaena ozouxi (Railliet et Henry, 1909) (5)
Emberiza hortulana L. (30/10)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
Microtetrameres sp. (1)
Geopetitia sp. (1)
* *Acuaria subula* (Dujardin, 1845) (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (4)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (4)
Emberiza fucata Pall. (20/5)
Microtetrameres sp. (1)
* *Diplotriaena ozouxi* (Railliet et Henry, 1909) (5)
Alauda arvensis L. (23/14)
* *Oxyspirura petrowi* Skrjabin, 1929 (1)
Diplotriaena alaudae (Zeder, 1803) (12)
D. unguiculata (Rud., 1819) (1)
Calandrella cinerea (Gm.) (67/25)
Microtetrameres sp. (4)
* *Acuaria anthuris* (Dujardin, 1845) (2)
* *A. subula* (Dujardin, 1845) (1)
* *Oxyspirura petrowi* Skrjabin, 1929 (2)
* *Diplotriaena alaudae* (Zeder, 1803) (14)
Nematoda sp. (2)
Eremophila alpestris (L.) (35/20)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
Microtetrameres sp. (2)
* *Acuaria anthuris* (Dujardin, 1845) (8)
* *A. cordata* (Mueller, 1897) (1)
* *A. subula* (Dujardin, 1845) (2)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (1)
* *O. petrowi* Skrjabin, 1929 (1)
* *Diplotriaena alaudae* (Zeder, 1803) (4)
Nematoda sp. (2)
Motacilla alba L. (72/15)
Cyrnea sp. (1)
Microtetrameres inermis (Linstow, 1879) (4)
Microtetrameres sp. (4)
* *Acuaria cordata* (Mueller, 1897) (1)
* *A. subula* (Dujardin, 1845) (1)
Streptocara sp. (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (2)
Oxyspirura sp. (1)
Spirurata gen. sp. (2)
Diplotriaena ozouxi (Railliet et Henry, 1909) (2)
Motacilla cinerea Tunst. (8/2)
Oxyspirura petrowi Skrjabin, 1929 (2)
Anthus richardi Vieill. (34/20)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)
* *P. semiteres* (Zeder, 1800) (1)
Tetrameres sp. (1)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
Microtetrameres sp. (3)
Acuaria sp. (1)

* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (3)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (1)
Spirurata gen. sp. (1)
* *Aprocta cylindrica* Linstow, 1883 (11)
* *Diplotriaena ozouxi* (Railliet et Henry, 1909) (4)

Anthus trivialis (L.) (118/19)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (4)
Microtetrameres sp. (2)
Dispharynx nasuta (Rud., 1819) (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (6)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (2)
Oxyspirura sp. (1)
Spirurata gen. sp. (2)
* *Aprocta cylindrica* Linstow, 1883 (1)
* *Diplotriaena ozouxi* (Railliet et Henry, 1909) (1)
Paronchocerca sp. (1)
Nematoda sp. (1)

Anthus hodgsoni Richm. (8/4)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (3)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (1)

Anthus sp. (1/1)
Microtetrameres sp. (1)

Parus major L. (19/1)
* *Diplotriaena obtusa* (Rud., 1819) (1)

Lanius cristatus L. (54/34)
Porrocaecum sp. (3)
* *Cyrnea eurycerca* Sourat, 1914 (2)
Microtetrameres asymmetrica Oschmarin, 1956 (2)
* *Acuaria anthuris* (Dujardin, 1845) (1)
A. cordata (Mueller, 1897) (6)
A. subula (Dujardin, 1845) (1)
* *Dispharynx nasuta* (Rud., 1819) (5)
Stellobronema acuariana Gushanskaja, 1937 (3)
Viguiera euryoptera (Rud., 1819) (5)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (3)
O. petrowi Skrjabin, 1929 (3)
Oxyspirura sp. (1)
Cramispirura longispicula Larchenko, 1973 (1)
Agamospirura sp. (2)
Diplotriaena henryi Blanc, 1919 (12)
Hamatospiculum cylindrica (Zeder, 1803) (12)

Muscicapa striata (Pall.) (99/21)
Capillaria sp. (1)
Microtetrameres sp. (4)
* *Acuaria subula* (Dujardin, 1845) (1)
Acuaria sp. (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (10)
* *O. tsingchengensis* Hsü, 1932 (2)
Cramispirura baskakowi Skrjabin, 1929 (2)
* *Aprocta cylindrica* Linstow, 1883 (2)
* *Diplotriaena ozouxi* (Railliet et Henry, 1909) (1)
Nematoda sp. (1)

Muscicapa parva Bechst. (11/4)
* *Geopetitia pari* Chabaud, 1951 (1)
* *Aprocta cylindrica* Linstow, 1883 (3)

Phylloscopus inornatus (Blyth.) (10/1)
* *Cramispirura popowi* Skrjabin, 1929 (1)

Phylloscopus fuscatus (Blyth.) (23/4)
* *Acuaria cordata* (Mueller, 1897) (1)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (2)
* *Aprocta cylindrica* Linstow, 1883 (1)

Sylvia communis Lath. (5/1)
Oxyspirura petrowi Skrjabin, 1929 (1)

Sylvia curruca (L.) (11/4
Capillaria sp. (2)
Spirurata gen. sp. (2)
Nematoda sp. (1)

Turdus dauma (Lath.) 1/1
* *Thominx contorta* (Creplin, 1839) (1)
* *Porrocaecum semiteres* (Zeder, 1800) (1)
Spirurata gen. sp. (1)

Turdus pilaria L. (50/25)
Syngamus merulae Baylis, 1926 (2)
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800) (17)
* *P. semiteres* (Zeder, 1800) (1)
Oxyspirura peipingensis Hsü, 1932 (5)
* *O. petrowi* Skrjabin, 1929 (1)
Diplotriaena henryi Blanc, 1919 (5)
Agamospirura sp. (1)
Nematoda sp. (1)

Turdus viscivorus (L.) (47/23)
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800) (10)
* *P. semiteres* (Zeder, 1800) (2)
Microtetrameres sp. (2)
Oxyspirura peipingensis Hsü, 1932 (2)
Spirurata gen. sp. (3)
* *Ornithofilaria mavis* (Leiper, 1909) (1)
Diplotriaena henryi Blanc, 1919 (8)

Turdus cricetorum Turton (8/5)
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800) (4)
* *Oxyspirura petrowi* Skrjabin, 1929 (1)

Turdus ruficollis Pall. (65/37)
Porrocaecum ensicaudatum (Zeder, 1800) (17)
Porrocaecum sp. (1)
Tetrameres sp. (1)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (1)
Microtetrameres sp. (4)
Acuaria sp. (1)

Oxyspirura peipingensis Hsü, 1932 (4)
* *O. tsingchengensis* Hsü, 1932 (1)

Agamospirura sp. (1)
* *Ornithofilaria mavis* (Leiper, 1909) (1)
Diplotriaena henryi Blanc, 1919 (5)

Oenanthe oenanthe (L.) (2/1)
Cyrnea sp. (1)

Oenanthe hispanica (L.) (15/9)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)
Tetrameres sp. (1)
* *Microtetrameres inermis* (Linstow, 1879) (2)
Microtetrameres sp. (1)
Acuaria subula (Dujardin, 1845) (2)
Acuaria sp. (1)
Oxyspirura peipingensis Hsü, 1932 (1)
Diplotriaena isabellina Koroliowa, 1926 (4)
Hamatospiculum sp. (1)
Nematoda sp. (1)

Oenanthe isabellina (Temm.) (4/3)
Microtetrameres sp. (1)
Acuaria subula (Dujardin, 1845) (1)
Acuaria sp. (1)
Diplotriaena isabellina Koroliowa, 1926 (1)

Saxicola torquata (L.) (23/6)
* *Porrocaecum semiteres* (Zeder, 1800) (1)
Oxyspirura petrowi Skrjabin, 1929 (1)
Aprocta cylindrica Linstow, 1883 (3)
* *Diplotriaena isabellina* Koroliowa, 1926 (1)

Phoenicurus phoenicurus (L.) (42/9)
* *Porrocaecum ensicaudatum* (Zeder, 1800) (1)
* *Tetrameres fissispina* (Diesing, 1861) (2)
Microtetrameres sp. (3)
* *Oxyspirura peipingensis* Hsü, 1932 (2)
* *O. tsingchengensis* Hsü, 1932 (1)
Diplotriaena sp. (1)

Luscinia calliope (Pall.) (1/1)
Nematoda sp. (1)

Luscinia svecica (L.) (14/8)
Microtetrameres sp. (1)
Aprocta cylindrica Linstow, 1883 (8)

Riparia riparia (L.) (29/7)
Microtetrameres sp. (1)
Acuaria sp. (1)
Diplotriaena obtusa (Rud., 1802) (4)
Agamospirura sp. (2)

Delichon urbica (L.) (35/6)
Microtetrameres inermis (Linstow, 1899) (2)
Diplotriaena obtusa (Rud., 1802) (4)

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко С. К. 1963. Нематоды диких куриных птиц Тувы. Материалы науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтол., ч. 1, с. 46—47.
Дементьев Г. П. и др. 1951—1954. Птицы Советского Союза, т. 1—6. М., «Наука».
Ларченко Т. Т. 1973. Оксиспирурины (*Spirurata*: *Thelazioidea*), обнаруженные у птиц Тувы. Описание нового вида *Cramispirura longispicula*.— Труды ГЕЛАН, 23.
Сергеева Т. П. 1969. К фауне нематод чайковых птиц СССР.— Труды ГЕЛАН, 20, с. 146—155.
Сонин М. Д. 1959. Филярии птиц верховьев р. Енисея (Тувинская автономная область).— Helminthologia, 1, № 1—4, с. 75—83.
Сонин М. Д., Спасский А. А. 1958. Нематоды рода *Diplotriaena* от птиц Тувы. Работа экспедиций ГЕЛАН (1945—1957). М., Изд-во АН СССР, с. 151—163.
Спасский А. А., Новашкин В. М., Богоявленский Ю. К., Сонин М. Д. 1958. Работа 306-й Союзной гельминтологической экспедиции 1956—1957 гг. в Тувинской Автономной области. Работа экспедиций Гельминтол. лабор. АН СССР (1945—1957). М., Изд-во АН СССР, с. 73—103.
Спасский А. А., Сонин М. Д. 1957. Новая филярия — *Ornithoflaria tuvensis* sp. nov.— из подкожной клетчатки куриных птиц.— Зоол. журн., 36, с. 1150—1158.

К БИОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРЕМАТОД ПОДОТРЯДА *CYATHOCOTYLATA*

В. Е. СУДАРИКОВ

Публикуемая работа является частичным итогом исследований морфобиологических особенностей трематод отряда *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Полевые работы проведены на базе Астраханского государственного заповедника им. В. И. Ленина, главным образом на Дамчикском участке и в прилегающих к нему районах юго-западной части дельты Волги. Камеральная обработка материалов производилась в Гельминтологической лаборатории АН СССР (Москва) и в Лаборатории паразитологии Астраханского заповедника при повседневной помощи и содействии ее заведующего, старшего научного сотрудника В. И. Заблоцкого. За представленную возможность проведения исследований и обеспечение всех необходимых условий работы мы приносим нашу искреннюю благодарность дирекции Астраханского заповедника и отдельным сотрудникам, помощью которых мы широко пользовались.

Проведение массовых гельминтологических обследований позволило выявить у животных дельты Волги богатую по сравнению с животными других районов СССР фауну метацеркариев стригедид и в их числе представителей подотряда *Cyathocotylata*. С целью изучения видовой принадлежности метацеркариев и их дальнейшего развития была поставлена серия экспериментов.

Полученных в итоге экспериментального заражения птиц половозрелых трематод фиксировали 80-процентным этиловым спиртом и окрашивали квасцовым, борным или уксуснокислым кармином. Окрашенные экземпляры заключали в бальзам, обезвоживание проводили спиртами возрастающей крепости до 95°, просветление — в диметилфталате.

Согласно существующим правилам, описание метацеркарий и имагинальных форм мы даем по одному экземпляру, а затем приводим границы колебаний размеров отдельных органов.

ПОДОТРЯД *CYATHOCOTYLATA* SUDARIKOV, 1959

СЕМЕЙСТВО *CYATHOCOTYLIDAE* POCHE, 1925

Род *Cyathocotyle* Mühling, 1896

Cyathocotyle bithyniae Sudarikov, 1973

Рис. 1

Метацеркарии этого вида трематод были обнаружены в тканях мантии моллюска *Bithynia tentaculata*. Моллюски вместе с раковиной были скормлены домашним уткам.

1. Утенку месячного возраста скормлено 24 экз. битиний с северной оконечности о-ва Большой Зюдев. Предварительное обследование показало заражение каждого четвертого моллюска с интенсивностью до 7 цист. Утенок вскрыт через 3 суток. Трематод не найдено.

2. Утке двухмесячного возраста было скормлено 800 экз. битиний, собранных у восточной границы Астраханского заповедника, вблизи устий рек Средняя и Левая Мартышка. Экстенсивность заражения моллюсков равнялась 8% с интенсивностью 1—8 экз. Утка вскрыта через 3 суток. В слепых кишках найдено 3 зрелых и 18 незрелых экземпляров трематод

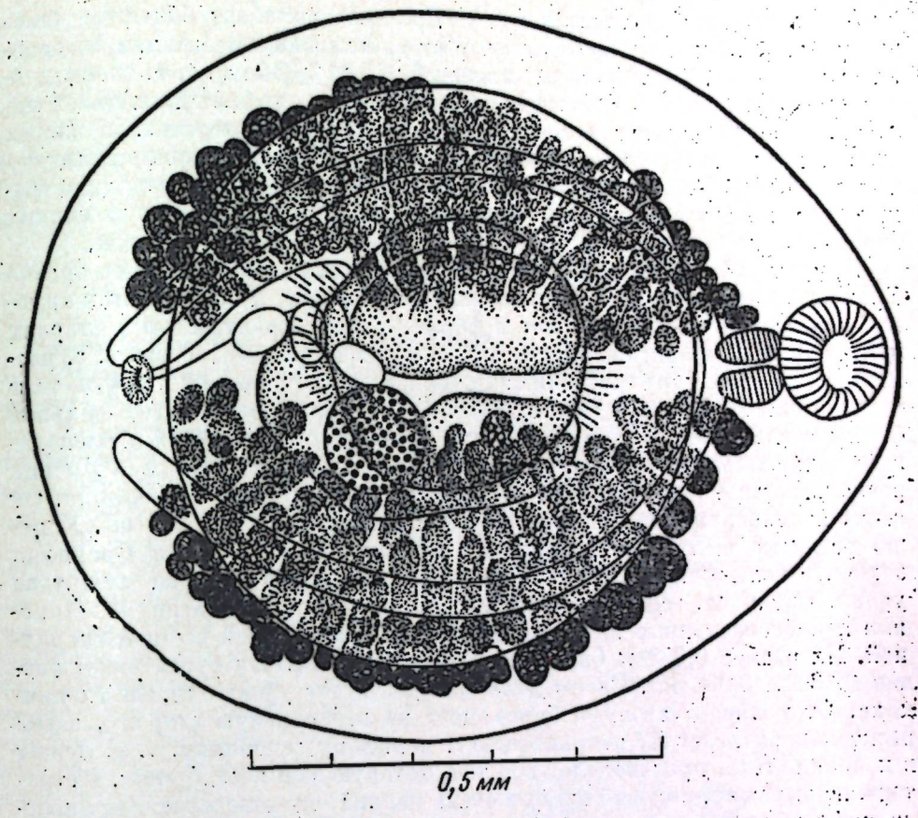


Рис. 1. *Cyathocotyle bithyniae* Sudarikov, 1973 из слепой кишки домашней утки (экспериментальное заражение)

рода *Cyathocotyle*, которые оказались новым видом. В остальных отделах кишечника найдено 7 незрелых трематод семейства *Echinostomatidae*.

3. Утке трехмесячного возраста скормлено 670 экз. битиний из того же района. Вскрыта через 3,5 суток. В слепых кишках найден 1 экз. нового вида и 7 незрелых *Notocotylus* sp.

В итоге эксперимента установлено, что метацеркарии из мантий битиний принадлежат новому виду рода *Cyathocotyle*. Их развитие в мариту продолжается 3—3,5 суток. В среднем приживаемость этого вида у уток была около 10% и с возрастом птицы уменьшалась.

О п и с а н и е (по экземпляру, фиксированному 80° спиртом). Окраска уксуснокислым кармином, просветление в диметилфталате, заключение в бальзам).

Тело овальных или яйцевидных очертаний. Передний край тела суженный, задний широко закруглен. Каудальный отросток слабо выражен. Вентральная впадина развита слабо и видна лишь при втянутом органе Брандеса. Длина тела 1,037 мм, при максимальной ширине 0,842 мм на уровне середины органа Брандеса. Ротовая присоска занимает субтерминальное положение и имеет размер 0,114 × 0,120 мм. Префаринкс не заметен. Относительно крупный шаровидный фаринкс диаметром 0,096 мм примыкает ко дну ротовой присоски. Пищевод отсутствует. Кишечные стволы широкими дугами огибают орган Брандеса и оканчиваются слепо вблизи заднего конца тела. Брюшная присоска отсутствует.

Очень крупный овальный орган Брандеса занимает бо́льшую часть вентральной поверхности тела, почти от уровня кишечной вилки до уровня полового атриума. Он имеет размер 0,671 × 0,634 мм, т. е. своим диаметром значительно превосходит половину длины тела. Орган имеет полость, в которую ведет широко открытое округлое отверстие. У живых экземпляров стенки органа подвижны и способны вворачиваться внутрь или выворачиваться наружу, что обеспечивает прочную фиксацию трематоды к слизистой кишечника хозяина. Железы органа состоят из мелких одиночных клеток, расположенных радиально в толще его стенок.

Крупные гонады занимают центральное положение дорсальнее органа Брандеса. Семенники неравные по величине и форме. Один семенник крупный, сильно вытянут и изогнут в форме буквы С вогнутостью в сторону центра тела. Его протяженность 0,415 мм при ширине 0,146 мм, т. е. размеры этого семенника составляют приблизительно половину ширины тела и более одной трети его длины. Второй семенник продолговато-овальной формы с гладкими краями, более или менее симметричный. Он располагается параллельно первому и имеет размер 0,305 × 0,177 мм. Яичник располагается в средней трети тела вентральнее крупного семенника. Он имеет неправильно шаровидную форму и размер 0,150 × 0,155 мм. Хорошо развитые желточники окружают венцом гонады и орган Брандеса, заходя в основание стенок последнего. Их передняя граница лежит на уровне фаринкса, задняя спускается до уровня полового атриума. Крупные немногочисленные яйца желтоватого цвета с тонкой нежной скорлупой. Их размер 0,099 × 0,081 мм. Узкая трубковидная бурса имеет размер 0,330 × 0,036 мм. Своим дном она достигает уровня середины яичника. От полового атриума бурса идет на вентральную сторону, затем резко поворачивает по направлению к меньшему семеннику, т. е. лежит в половине тела, противоположной той, которую занимает яичник. Метратерм не выражен, половой атриум очень мелкий, его отверстие открывается субдорсально.

Вариации размеров тела и органов (по 4 экз., в мм):

Длина тела	1,013—1,220
Ширина тела	0,830—0,952
Ротовая присоска	0,108—0,129×0,111—0,135
Фаринкс	0,090—0,105
Орган Брандеса	0,671—0,732×634—0,756
Передний семенник	0,329—0,415×0,134—0,171
Задний семенник	0,268—0,427×0,122—0,122—0,171
Яичник	0,150—0,183×0,141—0,165
Бурса цирруса	0,330
Яйца	0,099×0,078—0,081

Хозяин. Домашняя утка (*Anas platyrhynchos dom.*) (эксперим.).
Локализация. Слепые кишки.
Дополнительный хозяин. Моллюск (*Bithynia tentaculata*).
Место обнаружения. Дельта Волги.
Промежуточный и естественный дефинитивный хозяева не обнаружены.
Типовой экземпляр хранится в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Новый вид отличается отсутствием брюшной присоски. Присоска отсутствует и у его метацеркария, поэтому виды с брюшной присоской не могут быть идентифицированы с новым видом. Среди видов рода *Cyathocotyle* брюшная присоска отсутствует или не описана у *C. bushiensis* Khan, 1962, *C. fulicae* Ginecinskaja, 1952, *C. lutzi* (Faust et Tang, 1938), *C. melanittae* Yamaguti, 1934 и *C. teganuma* Ischii, 1935. У видов *C. lutzi* и *C. tegemuma* яичник расположен далеко кпереди от семенников, лежащих в задней половине тела. Семенники этих видов сходны по величине и форме. У нового вида яичник занимает среднее положение на уровне семенников, которые различны и по форме и по величине. У видов *C. bushiensis*, *C. fulicae* и *C. melanittae* яичник, как и у нового вида, расположен в средней трети тела, но все эти виды, кроме нового, обладают семенниками, сходными по величине и форме, чем и отличаются от *C. bithyniae*. Имеются различия также и в форме тела, размерах отдельных органов и их топографии, что позволяет считать найденных нами трематод новым видом.

Cyathocotyle opaca (Wiśniewski, 1934) Vojtek, 1971

Рис. 2

Долгое время этот вид был известен на стадии метацеркария, описанного Вишневским в 1934 г. под названием *Prohemistomulum opaca* из паренхимы пиявки *Herpobdella octoculata* с территории Польши. Мы нашли этот вид метацеркария у пиявок дельты Волги и в эксперименте получили его мариту. Ранее марита была выращена чехословацкими учеными Войтеком, Оправиловой и Войтковой (Vojtek, Opravilova, Vojtkova, 1967), ими же доказана принадлежность вида роду *Cyathocotyle* (Vojtek, 1971).

Условия и результаты опытов следующие.

1. Утенку в возрасте 3 недель скормлено 13 цист вместе с тканями пиявок *Herpobdella octoculata*. Вскрыт на пятые сутки. В задней трети прямой кишки четыре зрелые трематоды *Cyathocotyle opaca*, в тонких отделах четыре незрелые *Apatemon gracilis*. Пиявки взяты с листьев кувшинок.

2. Утенку в возрасте 2 недель скормлено 12 цист (см. опыт 1-й). Вскрыт через 3 суток. В толстой кишке 4 экз. *Cyathocotyle opaca* с единичными яйцами в матке.

3. Птенцу лысухи (*Fulica atra*) в возрасте около 3 недель скормлено 22 цисты (см. опыт 1-й). Вскрыт через 4 суток. Циатокотилид не найдено.

4. Птенцу лысухи того же возраста скормлено 18 цист. Вскрыт через 3 суток. Циатокотилид на найдено.

5. Меченому птенцу — пуховику серой вороны в гнезде задано с куском рыбы 16 цист. Вскрыт через 3 суток. В прямой кишке найдено 2 экз. *Cyathocotyle opaca*, один из них с яйцами.

6. Цыпленку в возрасте 18 суток скормлено 12 цист. Вскрыт на пятые сутки. Трематод не найдено.

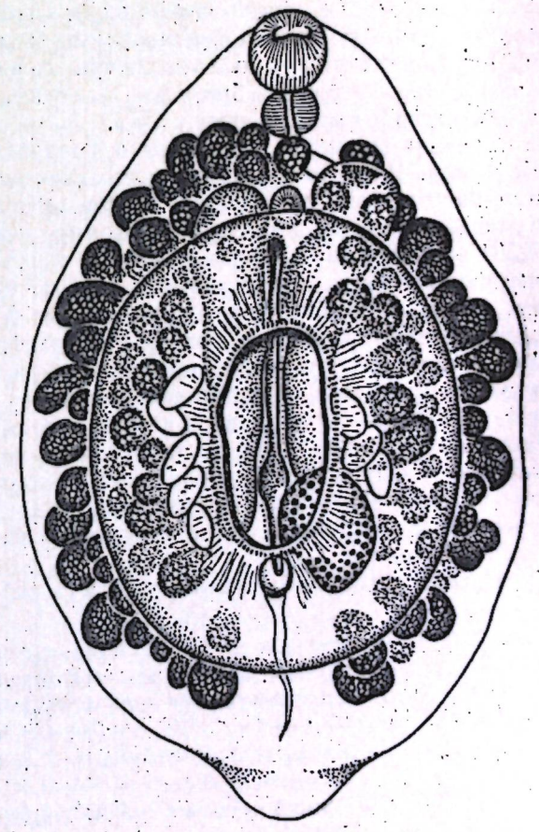


Рис. 2. *Cyathocotyle opaca* (Wisniewski, 1934) из прямой кишки домашней утки (экспериментальное заражение)

7. Утке двумесячного возраста скормлено 22 цисты. Вскрыта через 4 суток. Циатокотилид не найдено.

8. Утке двухмесячного возраста задано 127 цист внутри плавательного пузыря линя (*Tinca tinca*). Птица вскрыта на пятые сутки. Циатокотилид не найдено.

Описание (по заделанному в бальзам экземпляру. Окраска уксуснокислым кармином, просветление в диметилфталате).

Тело продолговато-овальной формы со слегка заостренным передним и закругленным задним краями. Вентральная впадина развита слабо. Имеется небольшой субдорсальный каудальный отросток, на вершине которого открывается отверстие полового атриума. Длина тела 1,275 мм, максимальная ширина 0,820 мм на уровне границы между второй и последней третями тела. Ротовая присоска занимает субтерминальное положение на выступе переднего конца тела и имеет размер 0,117 × 0,112 мм. Префаринкс очень короткий или отсутствует. Относительно крупный фаринкс размером 0,090 × 0,084 мм. Пищевод короткий, кишечные стволы идут почти параллельно латеральным краям тела, огибая орган Брандеса, и слепо оканчиваются вблизи заднего края тела. Брюшная присоска размером 0,048 × 0,072 мм.

Крупный продолговато-овальный орган Брандеса занимает бо́льшую часть вентральной поверхности тела. Его размеры непостоянны. Орган снабжен объемистой полостью, которая у дорсальной стенки тела имеет вид щели. В полость ведет крупное овальное отверстие. Края отверстия подвижны. Орган может очень сильно выворачиваться наружу, что позволяет трематоде плотно фиксироваться к слизистой кишечника, которая прочно защемляется щелью органа при его выворачивании. Передний край органа закрывает собой брюшную присоску, которая поэтому бывает плохо видна на тотальных препаратах.

Семенники сильно вытянуты и располагаются вдоль щели органа Брандеса. Их края имеют неправильные очертания или складки. Передние концы часто расширены, задние сужены, что придает семенникам булавовидную или клиновидную форму. Левый семенник имеет размеры 0,581 × 0,159 мм, а правый — 0,558 × 0,152 мм. Яичник неправильно шаровидной формы располагается у каудального конца правого семенника, вентральнее последнего. Его размеры 0,205 × 0,169 мм. Мощно развитые желточники заполняют все пространство вокруг гонад. Они состоят из крупных фолликулов и простираются от уровня фаринкса почти до заднего края тела. Фолликулы прилегают к вентральной поверхности тела и частично проникают в стенки органа Брандеса. Сравнительно небольшая бурса цирруса отходит от неглубокого полового атриума, направляется в вентральном направлении и делает крутой изгиб. Своим дном она может достигать уровня яичника и плохо бывает видна на тотальных препаратах. Крупные многочисленные яйца имеют размер 0,101 × × 0,067 мм.

Вариации размеров тела и органов (в мм)

Длина тела	0,944—1,275
Ширина тела	0,744—0,820
Ротовая присоска	0,111—0,120×0,133—0,120
Фаринкс	0,090—0,108×0,084—0,102
Брюшная присоска	0,048—0,072×0,084—0,120
Орган Брандеса	0,556×0,400
Правый семенник	0,556—0,667×0,100—0,111
Левый семенник	0,611—0,667×0,089—0,111
Яичник	0,133—0,162×0,133—0,167
Яйца	0,096—0,108×0,066—0,072

Хозяин. Домашняя утка (*Anas platyrhynchos dom.*) (экспер.), серая ворона (*Corvus cornix*) (экспер.).

Локализация. Прямая кишка.

Место обнаружения: дельта Волги.

Промежуточный хозяин. Моллюск (*Bithynia tentaculata*).

Дополнительный хозяин. Пиявки (*Herpobdella octoculata* — облигатный, *H. lineata*, *Glossophonia complanata*, *Helobdella stagnalis*, *Hemiclepsis marginata*, *Protoclepsis tesselata* — факультативные). Цисты локализуются в паренхиме тела.

Церкарии этого вида были найдены нами у естественно зараженной битинии. Церкарий принадлежит к группе «Tetis» и по своему строению близок церкарию *Holostephanus dubinini* Vojtek et Vojtkova, 1968.

Описание церкария (измерения даны по экземпляру, окрашенному уксуснокислым кармином без предварительной фиксации. Просветляющая среда — глицерин).

Тело овальных очертаний, размерами 0,150×0,090 мм. Сильно выступающий терминальный орган грушевидной формы, причем расширен его передний край. Размеры органа 0,045 × 0,030 мм. Вокруг ротового отверстия 11—12 рядов относительно крупных крючковидных шипов, размеры которых постепенно уменьшаются. За ними идут очень мелкие шипики, покрывающие все тело. В толще терминального органа имеются железистые клетки, которые окрашиваются витальными красителями. Префаринкс очень короткий, его длина 0,003 мм. Хорошо развитый овальный мышечный фаринкс имеет размер 0,018 × 0,021 мм. Длина пищевода 0,006 мм. Почти прямые кишечные стволы имеют протяженность 0,057 мм. Брюшная присоска отсутствует.

Хвостовой ствол значительно длиннее тела и имеет размер 0,299 × × 0,042 мм. Вдоль его оси располагаются 13 крупных каудальных телец, по краям — щетинковидные сенсиллы. Фурки без плавательных мембран. Их длина превышает длину тела и равна 0,174 мм. Терминальные концы фурок несут небольшие тупые отростки.

Железистый аппарат церкария представлен двумя парными группами желез проникновения. Наружная группа состоит из пяти клеток и располагается вблизи заднего края терминального органа. Внутренняя группа находится вблизи фаринкса и содержит не менее 15 клеток. Экскреторная система отвечает формуле $2\,[(2+2)+(2+2)]=16$. Отходящая от экскреторного пузыря пара субмедианных сосудов очень короткая. Едва достигнув середины длины кишечника, они сливаются в непарный короткий медианный сосуд, который не доходит до кишечной фурки примерно на треть длины кишечника. Латеральные сосуды также не достигают уровня кишечной фурки. Экскреторные сосуды внутри хвостовых фурок открываются наружу вблизи дистального конца.

В эксперименте церкарии очень активно проникали в тело пиявок *Herpobdella octoculata*. Они чутко реагировали на колебания воды, вызванные движениями пиявок, и устремлялись к последним. Церкарии прочно прикреплялись к телу пиявок вентральной поверхностью, внедрялись терминальным органом в покровы и отбрасывали хвост. Через короткое время церкарий исчезал в глубине ткани. Пиявки очень бурно реагировали на внедрение церкариев. Они выделяли вокруг тела толстый слой слизи, который затем счищали вместе с церкариями. К 18-му дню в теле пиявок сформировались цисты с незрелыми метацеркариями, к 25-му дню метацеркарии внешне не отличались от зрелых метацеркариев, найденных у спонтанно зараженных пиявок. При интенсивном заражении пиявки погибали до достижения метацеркариями зрелости. В эксперименте интенсивность заражения пиявок доходила до 82 экз.

Естественный хозяин трематод этого вида не выявлен. Вишневский (1934) и Дюбуа (Dubois, 1938) предполагали, что метацеркарии из пиявок принадлежат трематодам *Cyathocotyle prussica*. Это предположение не подтвердилось. Не подтвердилось и наше предположение о том, что *P. opaca* является метацеркарием трематод *Cyathocotyle fulicae*, паразитирующих у лысухи.

Род *Holostephanus* Szidat, 1936

Holostephanus cobitidis Opravilova, 1968

Рис. 3

Этот вид трематод описан Оправиловой (1968) по экземплярам, выращенным в эксперименте у птиц. Заражение проводилось метацеркариями от щиповки (*Cobitis taenia*) из окрестности г. Комарно (Чехословакия). По строению и размерам органов этот вид близок к *Cyathocotyle oviformis* Szidat, 1936, но отличается главным образом тем, что топография элементов половой системы одного вида является зеркальным отображением расположения тех же органов другого вида. Например яичник *H. cobitidis* лежит в правой половине тела, бурса цирруса — в левой, а у *C. oviformis*, наоборот. Следует указать, что в популяции видов иногда встречаются особи с «зеркальным» расположением гонад (situs inversus).

Оправилова изучила весь жизненный цикл *H. cobitidis*. Нами церкарии этого вида найдены у *Bithynia tentaculata* в дельте Волги.

Условия и результаты экспериментов следующие.

1. Утенку в возрасте 7 недель скормлено шесть щиповок. При предварительном обследовании в них найдены единичные цисты циатокотилид-

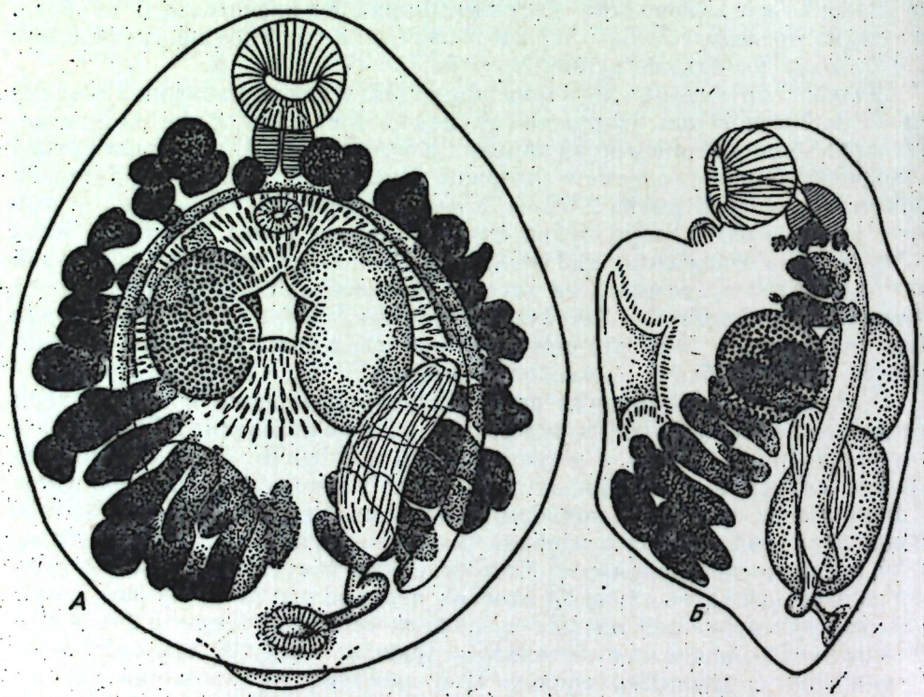


Рис. 3. *Holostephanus cobitidis* Opravilova, 1968 из тонких кишок домашней утки (экспериментальное заражение)

А — вентрально; *Б* — латерально

Через сутки скормлено еще 16 рыб. Утенок вскрыт через 4 суток. В задней четверти тонких кишок и в прямой кишке найдено соответственно три и шесть зрелых трематод *H. cobitidis*. Кроме того, во второй и третьей четвертях тонкого отдела кишечника найдено 8 и 6 экз. *Paracoenogonimus ovatus*, из которых 10 были зрелыми.

2. Утке в возрасте 3,5 месяцев скормлено 11 бычков-цуциков с северной окопечности о-ва Большой Зюдев с цистами в мышцах (до 7 цист в рыбе). Утка вскрыта на четвертые сутки. В последней четверти тонкого отдела кишечника найдено шесть зрелых *H. cobitidis*.

Описание метацеркария (по заключенному в бальзам экземпляру от щиповки. Окраска уксуснокислым кармином без предварительной фиксации, просветление — в диметилфталате).

Тело овальных или грушевидных очертаний, со слегка суженным передним концом. Вентральная впадина не выражена, дорсальная сторона слегка выпуклая, каудальный отросток слабо развит. Поверхность тела, включая ротовую присоску и орган Брандеса, покрыта плотно сидящими шипиками. Длина тела 0,767 мм. Максимальной ширины — 0,534 мм — оно достигает на уровне яичника. Ротовая присоска занимает субтерминальное положение и имеет 0,102 мм в диаметре. Ее отверстие обращено прямо вперед. Префаринкс очень короткий или отсутствует. Почти шаровидный фаринкс заметно меньше ротовой присоски, его размер 0,066 × × 0,60 мм. Небольшая слаборазвитая брюшная присоска лежит у переднего края органа Брандеса. Ее диаметр 0,067 мм. Кишечные стволы отходят непосредственно от фаринкса, идут крутой дугой, огибая область расположения гонад и органа Брандеса, и оканчиваются слепо на уровне полового атриума.

Крупный округлый орган Брандеса занимает бо́льшую часть вентральной поверхности тела, далеко выступая вперед над ее поверхностью. Орган снабжен полостью, в которую ведет широко открытое отверстие. У живых экземпляров края отверстия подвижны, а форма его непостоянна. Семенники сходны по форме и мало отличаются по величине. Передний семенник продолговато-овальный, размером 0,186 × 0,120 мм. Он занимает субмедианное положение в средней трети тела. Задний семенник имеет размеры 0,192 × 0,132 мм. Он лежит субмедианно, но у экземпляра от щиповки находится в задней четверти тела, а у экземпляров от бычков сдвинут кпереди. Крупный округлый яичник имеет размер 0,120 × × 0,108 мм. Он лежит в правой половине тела и занимает субмедианное положение в средней его трети. Положение яичника более постоянно, чем локализация семенников. Желточники хорошо развиты. Плотным венцом они окружают область расположения гонад и основание органа Брандеса, проникая в заднюю стенку последнего. Желточные фолликулы крупные, вытянутые в дорсовентральном направлении. Они расположены вблизи вентральной поверхности. По направлению к хвостовому концу размеры фолликулов возрастают. Бурса цирруса булавовидной формы с удлиненной трубковидной проксимальной частью. Протяженность бурсы 0,30 мм. Своим дном она достигает уровня яичника и располагается в противоположной от яичника стороне тела. Бурса трубковидной частью берет начало от полового атриума, направляется в вентральную сторону, затем круто поворачивает кпереди, располагаясь вентральнее семенников. Заключенный внутри бурсы семенной пузырек разделен на две неравные части. Яйца крупные, тонкостенные, размером 0,084—0,090 × 0,054—0,060 мм. Отверстие атриума открывается дорсально.

Вариации размеров тела и органов (в мм):

Длина тела	0,767—0,889
Ширина тела	0,534—0,724
Ротовая присоска	0,102—0,111×0,102—0,111

Фаринкс	0,066—0,078×0,060—0,072
Брюшная присоска	0,067—0,072×0,067—0,078
Орган Брандеса	0,270—0,370
Передний семенник	0,186×0,120
Задний семенник	0,150—0,270×0,108—0,192
Яичник	0,120×0,108
Бурса цирруса	0,300
Яйца	0,084—0,090×0,054—0,060

Хозяин. Домашняя утка (*Anas platyrhynchos dom*). (эксперим.).

Локализация. Последняя четверть тонкого отдела кишечника, прямая кишка.

Дополнительные хозяева. Рыбы — щиповка (*Cobitis taenia*), бычок-цуцик (*Protherorhinus marmoratus*), бычок-песочник (*Gobius fluviatilis*), бычок-головач (*G. kessleri*).

Место обнаружения. Дельта Волги.

Начальная часть жизненного цикла, в том числе морфология церкария и промежуточный хозяин, изучены Оправиловой (1968). Круг естественных дефинитивных хозяев не выявлен.

Holostephanus dubius (Szidat, 1936) Mehra, 1943

Рис. 4

Вид *H. dubius* был описан Шидатом (Szidat, 1936) по зрелым экземплярам от крачек Куршского залива Балтийского моря. Эрасмус (Erasmus, 1962) считает его синонимом вида *H. luhei* Szidat, 1936. Выращенные нами в эксперименте половозрелые экземпляры трематод по сочетанию признаков стоят ближе к *H. dubius*, чем к *H. luhei*, что пока не позволяет считать эти виды идентичными.

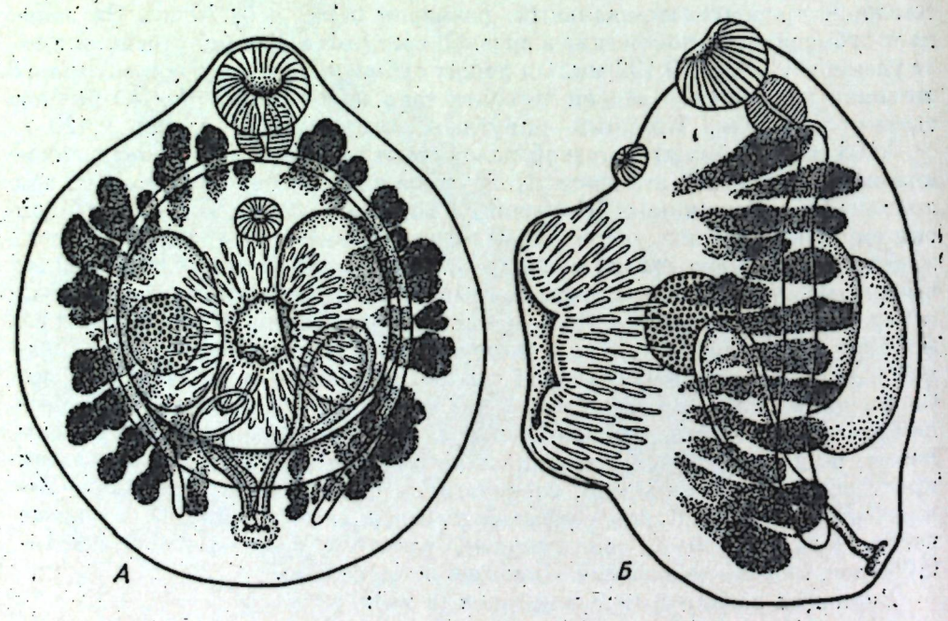


Рис. 4. *Holostephanus dubius* (Szidat, 1936) из тонких кишок домашней утки (экспериментальное заражение)

А — вентрально; *Б* — латерально

Метацеркарии этого вида найдены нами у малой южной колюшки и иглы-рыбы. Половозрелая форма получена у домашних уток. Условия опытов следующие.

Утке в возрасте 9 недель скормлено 170 колюшек, пойманных у северной оконечности о-ва Большой Зюдев. При предварительном обследовании у рыб найдены цисты циатокотилид. Утка вскрыта через 3 суток. При вскрытии в последней четверти тонких кишок и в прямой кишке найдено соответственно 3 и 16 зрелых и в слепых —1 незрелый экземпляр трематод, морфологически близких к *H. dubius*.

Описание метацеркария (по заключенному в бальзам экземпляру от малой южной колюшки. Фиксация 80-процентным спиртом, окраска уксуснокислым кармином, просветление в диметилфталате).

Тело округлых очертаний. Передний его конец образует небольшой тупой выступ, занятый ротовой присоской. Каудальный отросток слабо выражен. Имеется неглубокая вентральная впадина. Длина тела 0,708 мм, при максимальной ширине в экваториальной части 0,647 мм. Субтерминальная ротовая присоска имеет размер 0,090 × 0,114 мм. Префаринкс не заметен. Небольшой шаровидный фаринкс имеет диаметр 0,069 мм, пищевод отсутствует. Кишечные стволы отходят непосредственно от фаринкса, огибают орган Брандеса и оканчиваются слепо вблизи заднего конца тела. Брюшная присоска маленькая, ее диаметр 0,063 мм.

Округлый орган Брандеса размером 0,366 × 0,342 мм занимает приблизительно центральное положение. Он имеет центральную полость, в которую ведет округлое отверстие непостоянного диаметра. Оба семенника крупные, овальные. Семенник, расположенный на той же стороне тела, что и бурса цирруса, имеет размер 0,281 × 0,195 мм. Второй семенник размером 0,281 × 0,195 мм лежит в другой половине тела. Яичник находится в средней трети тела и имеет размер 0,122 × 0,098 мм. Бурса цирруса булавовидной формы своим дном достигает или почти достигает уровня середины тела. Желточники состоят из отдельных крупных фолликулов, которые рыхлым венцом окружают область гонад, проникая в стенку органа Брандеса. Фолликулы заполняют почти все периферическое пространство у вентральной поверхности тела, от уровня фаринкса до заднего конца тела.

Яйца крупные (0,099—0,111 × 0,072 мм), с тонкой податливой оболочкой.

Вариации размеров тела и органов (в мм):

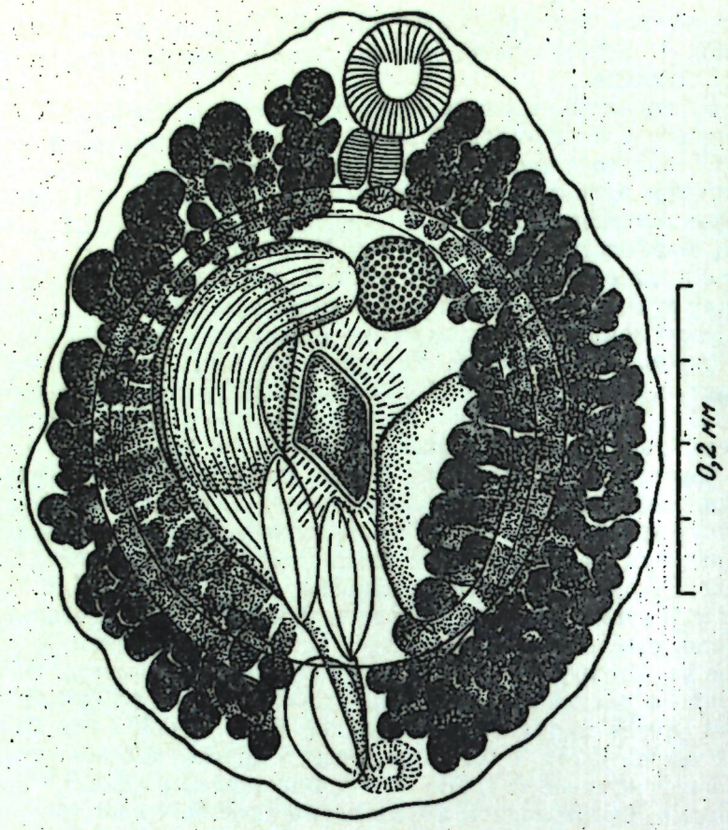
Длина тела	0,655—0,778
Ширина тела	0,533—0,678
Ротовая присоска	0,096—0,114
Фаринкс	0,060—0,069
Брюшная присоска	0,056—0,063
Орган Брандеса	0,322—0,366×0,322—0,342
Передний семенник	0,232—0,278×0,171—0,189
Задний семенник	0,232—0,281×0,156—0,195
Бурса цирруса	0,344
Яйца	0,094—0,111×0,072—0,076

Хозяин. Домашняя утка (*Anas platyrinchos dom*). (эксперим.).

Локализация. Последняя четверть тонких кишок, прямая кишка.

Дополнительные хозяева. Малая южная колюшка (*Pungitius platygaster*), пухлощекая игла-рыба (*Syngnathus nigrolineatus*).

Место обнаружения. Дельта Волги.



Фис. 5. *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) из кишечника домашней утки (экспериментальное заражение)

Holostephanus volgensis (Sudarikov, 1962) Vojtkova, 1966

Рис. 5

Метацеркарии этого вида трематод были описаны нами (1962) от головастиков озерной лягушки волжской авандельты. Это был первый случай обнаружения у амфибий трематод рода *Cyathocotyle*.

Впоследствии такие метацеркарии были найдены у головастиков в Чехословакии Войтковой, которая изучила жизненный цикл этих трематод и показала их принадлежность к *Holostephanus*. (Первоначально она отнесла этих трематод к виду *C. prussica*, но позднее отказалась от этого взгляда.) (Vojtkova, 1966).

Описание (по экземпляру, окрашенному уксуснокислым кармином, просветленному в диметилфталате и заключенному в бальзам).

Тело грушевидных или овальных очертаний. Передний его конец несколько сужен и образует небольшой выступ, на котором расположена ротовая присоска. Каудальный отросток слабо развит. Вентральная впадина не выражена, дорсальная поверхность слегка выпуклая. Длина тела 0,610 мм, максимальная ширина на уровне его середины 0,549 мм. Субтерминально расположенная ротовая присоска занимает весь суженный участок переднего края тела. Ее размер 0,066 × 0,081 мм. Префаринкс не заметен. Хорошо развитый, почти шаровидный фаринкс имеет размер 0,057 × 0,051 мм. Пищевод очень короткий или отсутствует. Кишечные

стволы отходят от фаринкса, огибают область расположения гонад и основание органа Брандеса и слепо оканчиваются вблизи заднего конца тела. Брюшная присоска своими размерами превышает фаринкс. Она расположена на уровне кишечной фурки и имеет размер 0,063 × 0,060 мм.

Очень крупный орган Брандеса занимает почти всю вентральную поверхность тела, сильно возвышаясь над ее уровнем. У прижатых стеклом экземпляров ширина органа может превышать ширину тела. Орган имеет размер 0,427 × 0,451 мм. Гонады занимают вторую и третью четверти длины тела. Семенники, сходные по форме, продолговато-овальные, с гладкими краями. Передний лежит субмедианно в левой половине тела. Его размер 0,134 × 0,098 мм. Задний семенник располагается в правой половине тела и имеет размер 0,195 × 0,122 мм. Расположение семенников относительно друг друга непостоянно и может меняться от диагонального до почти параллельного. Шаровидный яичник диаметром 0,110 мм расположен в передней половине тела над задним семенником. Очень крупная булавовидная бурса цирруса лежит в левой половине тела, вентральнее переднего семенника, т. е. на стороне, противоположной той, где расположен яичник. Дно бурсы поднимается до уровня переднего края яичника. Трубковидная проксимальная часть бурсы часто изогнута. Желточники образованы крупными фолликулами, венцом окружающими область расположения гонад. Их передняя граница лежит на уровне фаринкса, задняя спускается почти до заднего края тела. Половой атриум открывается субтерминально. Крупные тонкостенные яйца немногочисленны, их размер 0,101 × 0,067 мм.

Вариации размеров тела и органов (в мм):

Длина тела	0,549—0,723
Ширина тела	0,500—0,661
Ротовая присоска	0,066—0,095×0,072—0,101
Фаринкс	0,050—0,067×0,067—0,067
Брюшная присоска	0,063—0,067
Орган Брандеса	0,392—0,616×0,430—0,617
Передний семенник	0,134—0,235×0,140—0,168
Задний семенник	0,185—0,294×0,122—0,207
Яичник	0,112—0,129×0,129—0,157
Бурса цирруса	0,426—0,550
Яйца	0,101—0,112×0,067—0,087

Хозяин. Домашняя утка (*Anas platyrhynchos dom.*).

Локализация. Кишечник.

Дополнительный хозяин. Головастики озерной лягушки (*Rana ridibunda*).

Место обнаружения. Дельта и авандельда Волги.

ЛИТЕРАТУРА

Сударикова В. Е. 1962. Фауна мезоцеркариев и метацеркариев трематод отряда *Strigeidida* (La Rue, 1926) амфибий и рептилий дельты Волги.— Труды Астраханск. гос. заповедника, вып. 6. Астрахань, с. 181—196.

Dubois G. 1938. Monographie des *Strigeida* (Trematoda).— Mém. Soc. neuchât. sci. natur., 6, p. 1—535.

Khan D. 1962. Studies on larval *Trematodes* in fecting frishwater snails in London (U. K.) and some adjoining ureas group and the life history of *Cercaria bushiensis* n. sp. (*Cyathocotyle bushiensis* n. sp.)— J. Helminthol, 36, N 1—2, p. 67—94.

Opravilova V. 1968. Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Holostephanus cobitidis* sp. n. (*Trematoda*: *Cyathocotylidae*).— Vesth. Ceskoslovensk. Společn. zool., 32, N 1, S. 46—65.

Szidat L. 1936. Parasiten Seeschwalben I. Über drei neue Cyathocotyliden aus dem Darm von *Sterna hirundo L.* und *Sterna paradisea*. L.— Ztschr. Parasitenk., 8, S. 265—316.

Vojotek J. 1971. Beitrag zur Kenntnis des Enwicklungszyklus von *Cyathocotyle opaca* (Wisniewski, 1934) n comb. (*Trematoda*: *Cyathocotylidae*).— Ztschr. Parasitenk., 36, N 1, S 51—60.

Vojtek J., Oprávilova V., Vojtkova L. 1967. The importance of Leeches in the life cycle of the order *Strigeidida* (*Trematoda*).— Folia parasitol., 14, p. 107—119.

Vojtkova L. 1966. Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) comb. (*Trematoda*).— Folia parasitol., 14, N 2, p. 107—119.

Wiśniewski L. W. 1934. *Prihemistomulum opacum* sp. n. eine Larvalform der *Cyathocotylidae* (*Trematoda*).— Bull. Akad. polon. sci et lettres, ser. B, p. 269—286.

ЗНАЧЕНИЕ СТРОЕНИЯ ПИЩЕВОДА В КЛАССИФИКАЦИИ НЕМАТОД НАДСЕМЕЙСТВА *NEOTYLENCHOIDEA*

Н. И. СУМЕНКОВА

Нематоды надсемейства *Neotylenchoidea* представляют немалый интерес для фитогельминтологов, поскольку они широко распространены в различных почвах, в ризосфере и тканях большого круга растений и, хотя практически не содержат в своем составе фитогельминтов специфичного патогенного эффекта, тесно связаны с растениями и являются спутниками и участниками ряда заболеваний. Микофагия, свойственная некоторым из них, указывает на их связь с растениями через грибы и определенное участие в микозах.

Как известно, эта группа нематод была выделена Торном в 1941 г. (Thorne, 1941), который в составе сем. *Tylenchidae* обосновал тогда три подсемейства (*Neotylenchinae*, *Paurodontinae* и *Nothotylenchinae*) для видов нематод, не имеющих миофибрилл и склеротизации внутренних стенок в метакорпальной части пищевода. В 1949 г. Торн (1949) объединил нематод этих трех подсемейств в составе сем. *Neotylenchidae*, в ранге которого эта группа нематод просуществовала до 1969 г., подвергаясь в течение этих 20 лет ряду ревизий и перестроек (Скарбилович, 1959; Khan, 1964; Massey, 1967; Nickle, 1968, и др.).

В 1969 г. сем. *Neotylenchidae* было возведено в ранг надсемейства (Jairajpuri et Siddigi, 1969), в состав которого в качестве семейств были включены не только бывшие подсемейства неотиленхид (*Neotylenchidae*, *Paurodontidae*, *Nothotylenchidae*, *Ecphyadophoridae*), но также сем. *Sphaerulariidae*, представленное в основном паразитами насекомых.

В настоящее время трудно судить, насколько эта перестройка оправдана, поскольку отсутствуют определенные доказательства в пользу естественности и монолитности этой группы. Больше того, до сих пор единственным диагностическим признаком этой группы нематод служит отсутствие миофибрилл, бульбуса и кутикулизированной выстилки в метакорпальной части пищевода. Все остальные признаки неотиленхоидей весьма вариабильны и широко распространены у других представителей отряда *Tylenchida*. При этом ряд признаков сближает их с типичными формами *Tylenchoidea* (Orley, 1880) Chitwood et Chitwood, 1937 (шестилучевая головная капсула, расположение эктоферментативных желез внутри тканей пищевода, наличие трубчатой или сферической сперматеки, иррегулярной или регулярной преутеральной железы и задней матки в половой трубке самок; аданальная бурса самцов). Таковы представители сем. *Nothotylenchidae* (род *Nothotylenchus* весьма близок к роду *Ditylenchus*, род *Boleodorus* — к роду *Psilenchus*, род *Sakia* — к роду *Tylenchus*). Наряду с этим неотиленхоидеа обладают признаками, которые сближают их с типичными представителями *Hoplolaimoidea* (Filipjev, 1934) Paramonov, 1967 (расположение эктоферментативных желез вне тканей пищевода, наличие сферической сперматеки, регулярной преутеральной железы, полная редукция задней половой трубки самок, пелодерная бурса самцов и т. д.).

В связи с этим для обоснования естественности неотиленхоидеа необходимо дать причинное объяснение возникновения безбульбусного пищевода, т. е. понять, какой специализацией, каким особым способом питания это явление вызвано. В настоящее время не вызывает сомнения тот факт, что неотиленхоидеа не являются узкоспециализированной группой. В их экологии ясно намечены два направления: с одной стороны, приспособление к ризосфере и к растительным тканям (может быть, не вполне здоровым), а с другой — приспособление к древесине, к условиям ходов короедов и в последующем к паразитизму в насекомых. Среди первых форм известны сапробионты, микогельминты, фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта, но практически отсутствуют фитопаразиты специфичного патогенного эффекта. Все это говорит о том, что в настоящее время у нас нет возможности рассматривать отсутствие склеротизации и бульбуса в пищеводе как вторичный признак, т. е. как редукцию его, вызванную какой-то специализацией. А следовательно, надо полагать: 1) либо отсутствие мышечного бульбуса и кутикулярной выстилки в метакорпусе является изначальным, первичным признаком в этой группе нематод, который обусловлен каким-то широко распространенным в древности способом питания (может быть, очень примитивным, а может быть, и самой микофагией), и тогда неотиленхоидеа — естественная группа нематод; 2) либо «процесс иммобилизации функций метакорпального бульбуса» (Парамонов, 1970) по каким-то своеобразным причинам происходил параллельно в эволюции разных групп тиленхид, а неотиленхоидеа, объединяемые только по признаку отсутствия метакорпального бульбуса и весьма сходные с другими тиленхидами по ряду свойств, являются сборной искусственной группой нематод.

К сожалению, в настоящее время из-за недостатка данных по биологии, экологии, питанию и даже морфологии этих нематод нет убедительных доказательств ни той, ни другой гипотезы. Все это делает необходимым пока придерживаться общепринятого взгляда на неотиленхоидеа, т. е. условно считать эту группу естественной и рассматривать ее на уровне надсемейства.

В пользу этой точки зрения могут служить некоторые данные по биологии неотиленхид, полученные в последние годы (Bedding, 1967, 1968; Laumond, 1970). Эти авторы установили диморфизм у свободноживущих и паразитических поколений самок *Deladenus* и тем самым доказали несомненную родственность семейств *Neotylenchidae* и *Sphaerulariidae*. Кроме того, в настоящее время многие исследователи придают большое значение строению пищеводов в систематике тиленхид. Так, при разделении подотр. *Tylenchina* на надсемейства в качестве основного диагностического признака служит характер строения метакорпальной части пищевода: *Tylenchoidea* — метакорпальный бульбус умеренно развит, кутикулярная пластинка в нем имеется (Siddiqi, 1971); *Criconematoidea* — метакорпальный бульбус чрезвычайно сильно развит, слит с прокорпусом, кутикулярная выстилка имеется (Geraert, 1966); *Neotylenchoidea* — метакорпальный бульбус не развит, кутикулярной выстилки нет (Jairajpuri, Siddiqi, 1969).

В настоящей работе мы делаем попытку рассмотреть классификацию неотиленхоидеа с позиций строения пищевода.

Современная система неотиленхоидеа в основном была сконструирована и обоснована еще в 1941 г. Торном, причем в основу классификации этой группы нематод Торн положил строение опорного скелета головной

капсулы. До сих пор виды с восьмилучевой головной капсулой причисляются к сем. *Neotylenchidae*, а с шестилучевой — к семействам *Nothotylenchidae* и *Paurodontidae*. Герарт (Geraert, 1965) высказал сомнение относительно большой таксономической значимости такого признака, как контур головной капсулы. Изучая структуру головной капсулы у ряда видов тилэнхид, и в том числе у *Hexatylus viviparus* и *Stictylus* sp., он обнаружил, что очертания головы у этих нематод в большинстве случаев имеют гексагональный характер, лишь иногда приобретая черты восьми- или четырехугольника, причем эта форма обусловлена обычно размером и расположением папилл и амфид.

Проанализировав первоописания и рисунки всех известных видов неотиленхоидеа (кроме сем. *Sphaerulariidae*), мы пришли к заключению, что строение головной капсулы не всегда может быть использовано при диагностике этих нематод по следующим причинам.

Из 118 известных видов апикальный конец головы описан только у 43, а изображен на рисунках только у 20 видов, причем эти описания относятся в основном не к структуре головной капсулы, а к числу и форме вокруг ротового отверстия.

Голова у видов семейств *Nothotylenchidae* и *Paurodontidae* не всегда построена по гексагональному типу. Так, виды *Paurodontus gracilis* Thorne, 1941; *Paurodontus densus* Thorne, 1941; *Paurodontoides linfordi* (Hechler, 1962) Jairajpuri et Siddiqi, 1969; *Stictylus asymmetricus* Thorne, 1941; *S. pini* (Fuchs, 1929) Rühm, 1956; *S. macrocephalus* Anderson et Das, 1967 обладают не шести-, а восьмилучевой головной капсулой. Боковые губы у многих видов этих семейств редуцированы (ряд представителей родов *Paurodontus*, *Stictylus*, *Boleodorus*, *Thada*), так что симметрия головы имеет не радиальный, а билатеральный характер.

Билатеральная симметрия головы наблюдается и у видов сем. *Neotylenchidae*, у которых часто восемь секторов головной капсулы неодинаково развиты. Чаще редуцируются боковые секторы [*Deladenus durus* (Cobb, 1922) Thorne, 1941; *Deladenus obesus* Thorne, 1941, виды рода *Neotylenchus*, описанные Торном: *N. acutus* Thorne, 1941, *N. arcutus* Thorne, 1941, *N. latus* Thorne 1935], но иногда наблюдается редукция дорсального и вентрального секторов головы [*Neotylenchus intermedius* (Christie, 1938) Thorne, 1941]. У видов рода *Hexatylus*, согласно Торну (Thorne, 1941), иногда октогональный скелет головной капсулы бывает поделен на 12 почти равных секторов, т. е. приобретает черты гексагональности.

Наряду с билатеральной структурой головного конца во всех трех семействах встречаются виды, обладающие одинаковым развитием и строго радиальным расположением губ и секторов головной капсулы (*Deladenus siricidicola* Bedding, 1968; *D. wilsoni* Bedding, 1968; *Bealius bisulcus* Massey et Hinds, 1970; *Sakia costori* Khan, Mathur, Nand, Prasad, 1968).

Все эти факты показывают, что симметрия головной капсулы — признак весьма варьирующий у видов разных групп неотиленхоидеа, причем, независимо от окто- или гексагонального контура головы, симметрия может иметь радиальный или билатеральный характер. Мы полагаем, что контур головной капсулы в системе неотиленхоидеа, безусловно, может иметь диагностическую значимость, но только на родовом или даже видовом уровне, а при выделении более крупных единиц необходимо учитывать признаки большей таксономической экстраполяции.

На наш взгляд, в системе неотиленхоидеа таким признаком может служить строение кардиальной части пищевода. Анализ описаний и рисунков показал, что у представителей неотиленхоидеа можно выделить три типа строения кардиальной части пищевода.

I тип. Пищевод соединяется с кишечником в метакорпальной части или место соединения нечетко обозначено. Эктоферментативные железы лежат вне ткани пищевода и в виде свободных долей налегают на кишечник, причем степень развитости дорсальной и субвентральных желез может быть различной. Нередко дорсальная железа гипертрофирована, а субвентральные редуцированы (у видов рода *Deladenus*).

II тип. Пищевод соединяется с кишечником в кардиальной части с помощью небольшого и не всегда заметного кардия. Эктоферментативные железы включены в ткань пищевода в кардиальном бульбусе.

III тип. Пищевод соединяется с кишечником в кардиальной части с помощью большого стеблевидного, вдающегося в среднюю кишку кардия. Эктоферментативные железы включены в ткань пищевода в кардиальном бульбусе.

Видам, обладающим одним из описанных типов пищевода, свойствен еще ряд скоррелированных признаков, на основании которых можно строить классификацию неотиленхоидеа.

Так, большинству видов с I типом пищевода свойственна полная атрофия задней половой трубки самки и в связи с этим сильное смещение вульвы к хвостовому концу ($V = 90\%$), отсутствие задней матки и укорочение расстояния «вульва — анус». Эти формы обладают, как правило, довольно коротким (часто тупым) хвостом, самцы имеют пелодерную или почти пелодерную бурсу, головки стилета у них круглые или раздвоенные, в головной капсуле чаще восемь секторов, бульбусовидного вздутия в метакорпусе нет. Это преимущественно сапробиотические формы, обитатели ходов насекомых, паразиты насекомых и реже обитатели почвы и растительных тканей. Этой характеристике вполне соответствуют представители сем. *Neotylenchidae*.

Формам, обладающим II типом пищевода, свойствен ряд других признаков. Задняя половая трубка самок у них, как правило, не совсем атрофирована, а представлена задней маткой той или иной степени разновидности. Вульва не сильно смещена к хвостовому концу, а располагается ближе к середине тела ($V \approx 60—70\%$), расстояние «вульва — анус» довольно значительное. Эти формы обладают, как правило, хорошо развитой сперматекой, трубчатой (у видов рода *Nothotylenchus*) или сферической (у видов родов *Boleodorus*, *Sakia*), вытянутым хвостом, маленькой аданальной бурсой. Контур головной капсулы у многих видов гексагональный, головки стилета круглые или оттянутые (каплевидные), в области метакорпуса нередко наблюдается небольшое расширение пищевода. Обитают они преимущественно в почве и в тканях растений. Этой характеристике соответствуют представители сем. *Nothotylenchidae*.

Формы, обладающие III типом пищевода, не имеют столь четкой скоррелированности признаков, как две предыдущие группы. Более того, им свойственны признаки как I, так и II групп неотиленхоидей. Среди них имеются формы с полной атрофией задней половой трубки самок (так же, как у типичных *Neotylenchidae*), у которых вульва смещена к хвостовому концу, расстояние «вульва— анус» укорочено, задняя матка отсутствует, хвосты довольно короткие, бурса пелодерная, метакорпальное вздутие пищевода отсутствует (виды рода *Stictylus*). И наряду с ними встречаются формы с незаконченной редукцией задней половой трубки самок (как у *Nothotylenchidae*), с удлиненными оттянутыми хвостами, с маленькой аданальной бурсой самцов, с некоторым расширением пищевода в области метакорпуса (виды рода *Paurodontus*). Головки стилета у этих нематод круглые, каплевидные, асимметричные, головная капсула поделена на шесть или восемь секторов. Обитают они преимущественно в ходах короедов, реже в почве и растениях. Таковы представители сем. *Paurodontidae*.

Двойственность в строении половой системы самок, в форме и размерах наружных половых органов самцов, в структуре головной капсулы

и головок стилета у пауродонтид показывает, что в данной группе нематод все эти признаки таксономически значимы, но не для категории семейства, а на более низком уровне (подсемейства, рода, вида).

В связи с этим мы хотели бы остановиться на положении нематод подсем. *Halenchinae* Jairajpuri et Siddiqi, 1969 и сем. *Ecphyadophoridae* Skarbilovich, 1959 в системе неотиленхоидей.

Нематоды подсем. *Halenchinae*, обитающие в галлах на талломах ряда морских водорослей, до настоящего времени входили в состав сем. *Nothotylenchidae*. Они действительно близки к представителям этого семейства по шестилучевой головной капсуле, строению половой системы самок, аданальной бурсе самцов и т. д., но по строению пищевода (соединение пищевода с кишечником в области метакорпуса и свободное расположение пищеводных желез в полости тела), который очень хорошо описан (Coles, 1958), они, несомненно, родственны представителям *Neotylenchidae*. Учитывая большую таксономическую значимость структуры пищевода в надсем. *Neotylenchoidea*, мы считаем необходимым подсем. *Halenchinae* перевести из сем. *Nothotylenchidae* в сем. *Neotylenchidae*.

Семейство *Ecphyadophoridae*, обоснованное в 1959 г. Т. С. Скарбилович и принятое в этом ранге Джайраджпури, Сиддики (Jairajpuri, Siddiqi, 1969), мы так же, как Годи (Goodey, 1963), Парамонов (1970) и ряд других авторов, пока склонны рассматривать на уровне подсемейства, несмотря на их необычно тонкое тело и своеобразные спикулы и бурсу самцов. Это подсемейство мы считаем необходимым включить в состав сем. *Neotylenchidae*, поскольку представители его, согласно Корбету (Corbett, 1964), обладают свободно расположенными в полости тела эктоферментативными железами, т. е. I типом строения кардинальной части пищевода, хотя место соединения пищевода с кишечником у них еще не вполне изучено (возможно, из-за чрезвычайной узости тела).

Таким образом, система *Neotylenchoidea* в настоящее время нам представляется в следующем виде.

Надсем. *Neotylenchoidea* (Thorne, 1941) Jairajpuri et Sioldiqi, 1969.
- Сем. *Neotylenchidae* (Thorne, 1941) Thorne, 1949.
  - Подсем. *Neotylenchinae* Thorne, 1941
  - Подсем. *Halenchinae* Jairajpuri et Siddiqi, 1959
  - Подсем. *Ecphyadophorinae* Skarbilovich, 1959
- Сем. *Paurodontidae* (Thorne, 1941) Massey, 1967
  - Подсем. *Paurodontinae* Thorne, 1941
  - Подсем. *Misticiinae* Massey, 1967.
- Сем. *Nothotylenchidae* (Thorne, 1941) Jairajpuri et Siddiqi, 1969
  - Подсем. *Nothotylenchinae* Thorne, 1941
  - Подсем. *Boleodorinae* Khan, 1964
- Сем. *Sphaerulariidae* Lubbock, 1861

ЛИТЕРАТУРА

Парамонов А. А. 1970. Основы фитогельминтологии, т. 3. М., «Наука», с. 224—225.

Скарбилович Т. С. 1959. О структуре систематики нематод отряда *Tylenchida*. Thorne, 1949.— Acta parasitol. polon. 7, N 14, с. 117—132.

Bedding R. A. 1967. Parasitic and free-living cycles in entomogenous nematodes of the genus *Deladenus*.— Nature, 214, p. 174—175.

Bedding R. A. 1968. *Deladenus wilsoni* n. sp. and *D. sirtcidtcola* n. sp. (*Neotylenchidae*), entomophagous-mycetophagous nematodes parasitic in siricid woodwasps.— Nematologica, 14, N 4, p. 515—525.

Coles J. W. 1958. Nematodes parasitic on sea weeds of the genera *Ascophyllum* and *Fucus*.— J. Marino Biol. Assoc. U. K., 37, N 1, p. 145—155.

Corbet D. C. M. 1964. Central african nematodes. I. *Ecphyadophora quadralata* n. sp. and two species of *Ecphyadophoroides* n. gen. (*Nematoda*: *Neotylenchidae*).— Nematologica, 10, N 1, p. 121—130.

Geraert E. 1965. The head structures of some *Tylenchs* with special attention to the amphidial apertures.— Nematologica, 11, N 1, p. 131—136.

Geraert E. 1966. The systematic position of the families *Tylenchulidae and Criconematidae*— Nematologica, 12, N 3, p. 362—368.

Goodey T. 1963. Soil and freshwater nematodes. London, p. 123—125.

Jairajpuri M. S., Siddiqi M. R. 1969. *Paurodontoides* n. gen. (*Paurodontidae*) with outline classification of *Neotylenchoidea* n. rank.—Nematodologica, 15, N 2, p. 287 288.

Khan E. 1964. *Boleodorus mirus*. n. sp. (*Tylenchida*: *Boleodortnae* n. sub. fam.) from Kufri, Simla (H. P.), India, with a key to the species of the genus *Boleodorus* Thorne, 1941.— Zool. Anz., 173, N 5, p. 336—341.

Laumond C. 1970. Heterogonie et adaptations morphologiques chez un Sphaerulariidae (*Nematoda*) parasite de *Baris caerulescens*.— C. r. Acad. sci., D, 271, N 17, p. 1575—1577.

Massey C. L. 1967. Nematodes associated with free-infesting insects: *Paurodontidae* new family and *Mistictinae* new subfamily with a description of one new genes and four nes species.— Canad. J. Zool., 45, N 5, p. 779—786.

Nickle W. R. 1968. Observation on *Hexatylus viviparus* and *Neotylenchus abulbosus* (*Neotylenchidae*: *Nematoda*).—Proc. Helminthol. Soc. Wash., 35, N 2, p. 154—160.

Siddiqi M. R. 1971. Structure of the oesophagus in the classification of the superfamily *Tylenchoidea* (*Nematoda*).— Indian J. Nematology, 1, N 1, p. 25—43.

Thorne G. 1941. Some nematodes of the family *Tylenchidae* which do not possess a valvular median esophageal bulb.— Great Basin Naturalist, 2, N 2, p. 37—85.

Thorne G. 1949. On the classification of the *Tylenchida*, new order (*Nematoda*, *Phasmidia*).— Proc. Helminthol. Soc. Wasch., 16, N 1, p. 37—73.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О НЕМАТОДАХ РОДОВ *COTTOCOMEPHORONEMA* И *COMEPHORONEMA* — ПАРАЗИТАХ НАЛИМА

В. Я. ТРОФИМЕНКО

Налим (*Lota lota*) — единственный представитель семейства тресковых (*Gadidae*; *Lotinae*), широко распространенный в пресных водах северного полушария. Фауна нематод налима довольно разнообразна и суммарно по всему ареалу включает около 15 видов. Большинство из них встречается у него спорадически, будучи обычными паразитами других рыб, и только три вида регистрируются у налима очень часто: *Ichthyobronema gnedini* Sudarikov et Ryjikov, 1952 (= *I. conoura*) Linstow, 1885 (Gnedina et Savina, 1930) и *Cottocomephoronema problematica* Layman, 1933 — в палеарктике и *Cottocomephoronema hamulatum* (Moulton, 1931) — в неарктике.

Род *Ichthyobronema* Gnedina et Savina, 1930 был обоснован на виде, ошибочно идентифицированном с *Filaria conoura* Linstow, 1885. Это обстоятельство послужило причиной дальнейших недоразумений, в результате которых в настоящее время не представляется возможным рассматривать нематод, описанных М. П. Гнединой и Н. Д. Савиной (1930), иначе, как species inquirenda.

Тем не менее под названием *I. conoura* (Linstow, 1885) (Gnedina et Savina, 1930) а позже *I. gnedini* Sudarikov et Ryjikov, 1952 неоднократно регистрировались нематоды, паразитирующие у налима в огромных количествах, с экстенсивностью до 100% и интенсивностью до 600 экз. на рыбу (Бауер, 1948 а, б; Бауер, Грезе, 1948; Петрушевский, Мосевич, Шупаков, 1948; Титова, 1965, и др.) Другие исследователи (Трофименко, 1962; 1969; Ройтман, 1963; Спасский, Ройтман, Трофименко, 1965) вАзи-

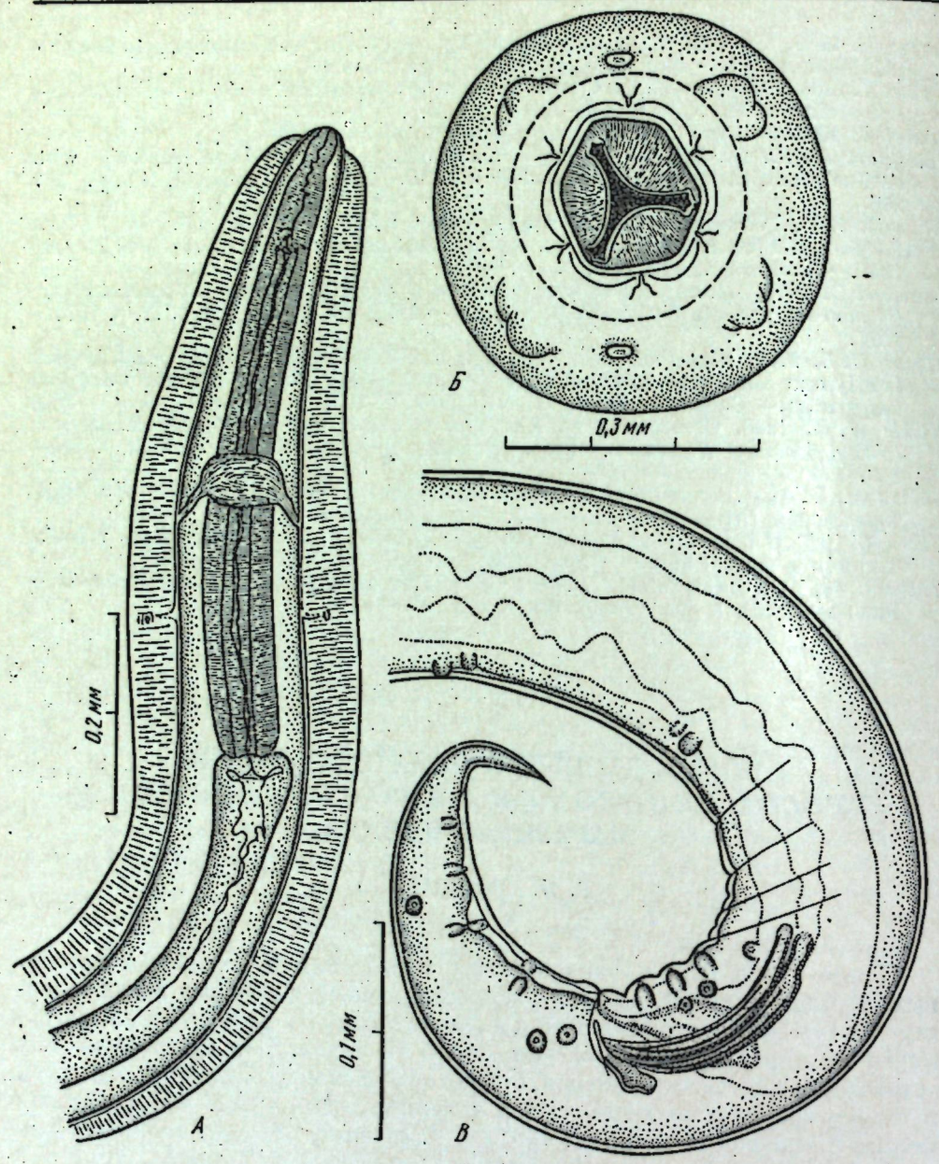


Рис. 1. *Cottocomephoronema problematica* Layman, 1933 (ориг.)
А — передний конец тела; *Б* — головной конец апикально; *В* — задний конец самца (общий вид)

атской части СССР регистрируют у налима только *Cottocomephoronema problematica* с такой же высокой экстенсивностью и интенсивностью инвазии.

Просмотрев большой материал по нематодам налима из рек Анадыря, Пенжины, Колымы, Яны, оз. Кета (бассейн р. Пясины), верхнего и нижнего Енисея, оз. Байкал, бассейна Оби, Онежского озера, мы ни разу не обнаружили в этом материале нематод с диагностическими признаками рода *Ichthyobronema* в понимании авторов рода [1]. В связи с этим мы пришли

[1] Ямагути (Yamaguti, 1961) дополнил родовой диагноз Гиединой и Савиной данными описания Линстова и отнес род *Ichthyobronema* к сем. *Rhabdochonidae*. Такая перестройка едва ли правильна, так как форма, описанная Гиединой и Савиной, существенно отличается от рабдохонид.

к выводу о том, что нематоды *I. gnedini* (= *I. conoura* sensu Gnedina et Savina, 1930) если и встречаются в пресных водах Евразии, то чрезвычайно редко. Во всяком случае нет ни одной несомненной находки этих нематод после их первоописания.

Подавляющее большинство просмотренных нами нематод налима соответствовало в целом диагнозу *Cottocomephoronema problematica* Layman, 1933. Вместе с тем при более пристальном изучении морфологии этих нематод мы заметили ряд интересных морфологических деталей, не отмеченных в существующих описаниях, самым полным из которых, несомненно, является описание В. А. Ройтмана (1963). В связи с этим представляется целесообразным внести в описание вида следующие дополнения и уточнения.

1. Ротовое отверстие неправильной шестиугольной, почти округлой формы, губ нет (рис. 1). Имеется два круга головных рецепторов. Наружный состоит из четырех крупных сосочков, сидящих на еще более крупных возвышениях (бугорках), и пары амфид. Внутренний круг образован шестью мелкими сосочками, расположенными у самого края рта. Ротовое отверстие ведет в очень короткую ротовую полость, переходящую затем в трехлучевой просвет округлого на поперечном срезе пищевода.

В мышечной ткани дорсального сектора пищевода лежит крупная, компактная, округлая на поперечном срезе, железа, немного не доходящая до переднего конца пищевода и открывающаяся в ротовую полость, по-видимому, несколькими короткими протоками.

В латеровентральных секторах пищевода также имеются железистые включения, открывающиеся несколько меньшим числом протоков в ротовую полость, но они не собраны в компактные образования и распределяются преимущественно по периферии пищевода.

2. При описании хвостового конца самца Ройтман допустил неточность в характеристике числа и расположения постклоакальных сосочков, которых имеется не три пары, а шесть пар. Две из них — первая и четвертая, считая от клоаки,— расположены латерально, а остальные четыре — субвентрально (у Ройтмана не описаны первая, третья и четвертая пары сосочков).

В преклоакальной области кроме пяти пар сосочков имеется еще один, непарный, расположенный медианно у самой клоаки. Существование этого сосочка отмечают также Моравец и Эргенс (Moravec, Ergens, 1970).

3. При изучении отпрепарированных спикул выяснилось, что они имеют иное строение, чем это представлялось до сих пор. Обе спикулы имеют одинаковое, весьма своеобразное строение. Каждая из них состоит из двух, вложенных одна в другую трубок (рис. 2). Наружная трубка сужена на концах, но дистальный конец сужен сильнее и косо усечен. Толщина стенок примерно одинакова на всем протяжении этой трубки и уменьшается только на дистальном конце. Внутренняя трубка может выдвигаться из наружной, вследствие чего длина спикулы в целом может меняться. Проксимальный конец внутренней трубки несколько расширен, а дистальный — плавно заострен. Стенки же ее, тонкие в проксимальной части, у середины резко утолщаются, в результате чего широкий просвет превращается в очень тонкий канал, открывающийся на заостренном дистальном конце.

Рулек представляет собой сильно склеротизированную пластинку с двумя направляющими желобками на вентральной поверхности, разделенными осевым утолщением. Он снабжен парой прозрачных, по, по-видимому, плотных крыльев. Обе спикулы заключены в тонкие прозрачные чехлы, прикрепленные к крыльям рулька.

4. Следует отметить также, что на вентральной стороне тела самца в его преклоакальной области имеются диагональные пучки мышц, осо-

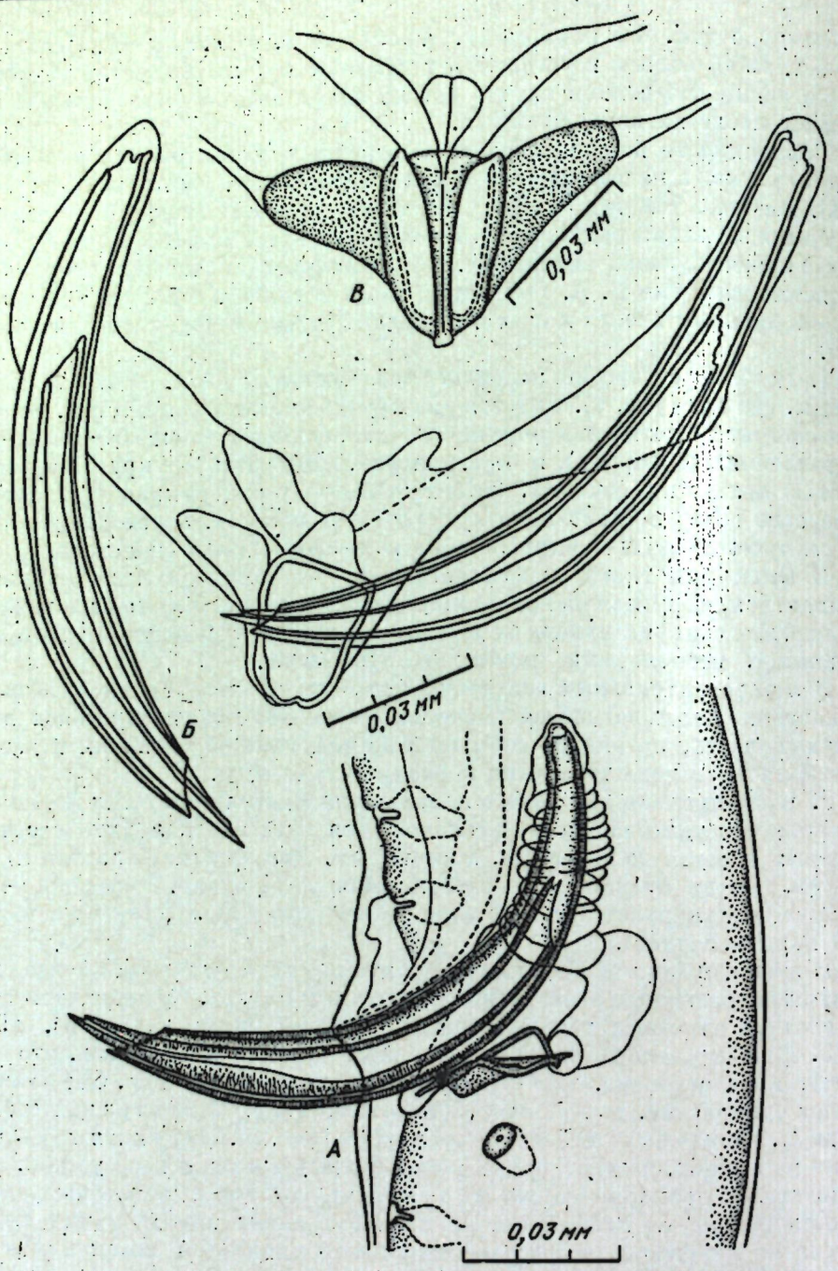


Рис. 2. *Cottocomephoronema problematica* Layman, 1933 (ориг.)

А — рулек и спикула в теле самца; *Б* — отпрепарированный спикулярный аппарат; *В* — рулек (вентрально)

бенно хорошо видимые в поляризованном свете. Остальные морфологические признаки вида достаточно полно описаны Ройтманом и повторять их здесь нет необходимости.

При изучении коллекций нематод налима из низовьев Енисея, оз. Кета (верховье бассейна Пясины) и Онежского озера мы обнаружили в них большое количество нематод рода *Comephoronema* Layman, 1933, отне-

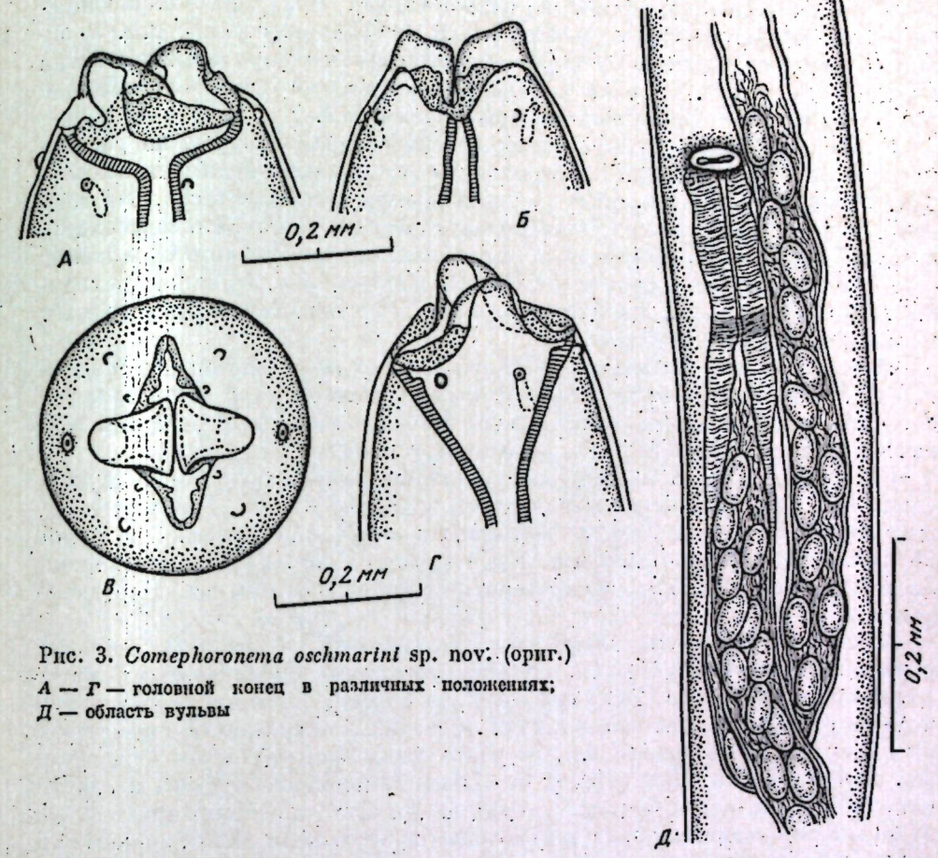


Рис. 3. *Comephoronema oschmarini* sp. nov. (ориг.)

А — Г — головной конец в различных положениях; *Д* — область вульвы

сенного нами (Трофименко, 1967) к сем. *Ascarophididae* (Yamaguti, 1961). Нематоды эти по ряду признаков отличались от типового вида рода *C. werestschagini* Layman, 1933. Описание таких же нематод от налима из оз. Байкал мы нашли в диссертации П. Г. Ошмарина (1946), который выделил их в самостоятельный вид *C. obscura*. Однако это описание не было опубликовано, а в работе 1965 г. Ошмарин, усомнившись, вероятно, в самостоятельности этого вида, обозначает нематод из желудков байкальских налимов как *C. werestschagini* Layman, 1933 (в цитируемой публикации приводятся только списки гельминтов с указанием хозяев и мест обнаружения).

Убедившись на большом материале в исключительной стабильности признаков, по которым комефоронемы из налима отличаются от *C. werestschagini*, мы пришли к выводу, что эти нематоды должны быть отнесены к самостоятельному виду, который в честь П. Г. Ошмарина, впервые обратившего внимание на особенности этих нематод, назван *Comephoronema oschmarini* sp. nov. Типовые экземпляры хранятся в музее Лаборатории гельминтологии АН СССР.

Описание (по экземплярам от налима из оз. Кета). Тонкие, стройные нематоды. Тело плавно суживается к обоим концам, но передний тоньше заднего. Кутикула с четкой поперечной исчерченностью, особенно хорошо видимой на переднем конце. Головной конец, рассматриваемый латерально, конически заострен, а в дорсовентральном положении имеет двухвершинное строение (рис. 3, *А — Г*). Такие очертания голове придают две довольно крупные латеральные губы. Ротовое отверстие

овальное. По краю оно окаймлено кутикулярной складкой, суживающейся в направлении от губ к дорсальному и вентральному углам рта. У основания этой складки, по краю рта, располагаются четыре мелких сосочка внутреннего круга. Столько же, но более крупных сосочков внешнего круга расположено несколько дальше от края рта.

Ротовое отверстие ведет в гладкую, склеротизированную, не расчлененную на отделы стому. В латеральном положении она имеет бокаловидные очертания. В дорсовентральном аспекте цилиндрическая на всем протяжении стома плавно суживается к переднему концу, сливаясь здесь с контурами губ. На поперечных оптических срезах стенки стомы имеют в ее начале очертания цифры 8, затем (ниже) — овала, плавно переходящего, при уменьшении, в почти идеальный круг, ограничивающий просвет цилиндрической части стомы.

Нервное кольцо охватывает мышечный отдел пищевода в его передней трети. Несколько впереди нервного кольца имеется пара цервикальных сосочков, расположенных латерально, а позади него, на небольшом возвышении, помещается экскреторная пора. Самцы меньше самок.

Самец. Длина тела 10,5 мм, максимальная ширина 0,103 мм. Длина стомы 0,17 мм, ширина ее цилиндрической части 0,012 мм. Длина мышечного отдела пищевода 0,30 мм при ширине 0,021 мм. Железистый отдел значительно длиннее — 2,03 мм. Его ширина 0,056 мм. Нервное кольцо на расстоянии 0,25 мм, а экскреторная пора — 0,31 мм от переднего конца.

Хвостовой конец спирально закручен (рис. 4). Он несет хорошо выраженные хвостовые крылья, орнаментированные бородавчатыми кутикулярными бляшками. Половых сосочков 12 пар, в том числе шесть пар пре- и столько же постклоакальных. Сосочки располагаются симметрично и константно. Преклоакальные образуют с каждой стороны три группы, каждая из которых состоит из одного длинностебельчатого и одного коротконостебельчатого сосочка. Первые доходят до края крыльев, а вторые оканчиваются на их вентральной поверхности. Постклоакальные сосочки располагаются поодиночке, кроме двух последних пар, которые тесно сближены.

Кроме описанных 12 пар сосочков на вентральной поверхности хвоста (но не на крыльях), у самого его кончика, имеется пара очень мелких сидячих сосочков.

Кутикулярные гребни на преклоакальном участке тела простираются вперед несколько дальше, чем хвостовые крылья.

Саблевидная бо́льшая спикула имеет длину 0,3 мм. Меньшая спикула более массивная, ее длина 0,108 мм. Семяизвергательный канал открывается в клоаку рядом с кишкой и непосредственной связи со спикулами не имеет.

Самка. Длина тела 15,1 мм, максимальная ширина 0,174 мм. Длина стомы 0,103 мм, ширина ее цилиндрической части 0,012 мм. Мышечный отдел пищевода 0,526 мм длиной при ширине 0,031 мм. Длина железистого отдела 3,18 мм при ширине 0,046 мм. Нервное кольцо удалено от переднего конца на 0,213 мм, а экскреторная пора—на 0,316 мм. Хвост короткий, тупой, с небольшой бляшкой на конце.

Вульва расположена постэкваториально, в 5,81 мм от заднего конца. Вагина направлена назад. Собственно вагина (vagina vera) с толстыми мускулистыми стенками и узким просветом. Матка амфидельфная. Ближайшие к вагине яйца содержат личинку, тогда как в периферических участках матки можно видеть яйца на разных стадиях развития.

Яйца овальные, довольно крупные, 0,056—0,062 × 0,024—0,026 мм, с тонкими оболочками. Зрелые яйца несут многочисленные тонкие филаменты, располагающиеся не только на полюсах яйца, но и по всей его

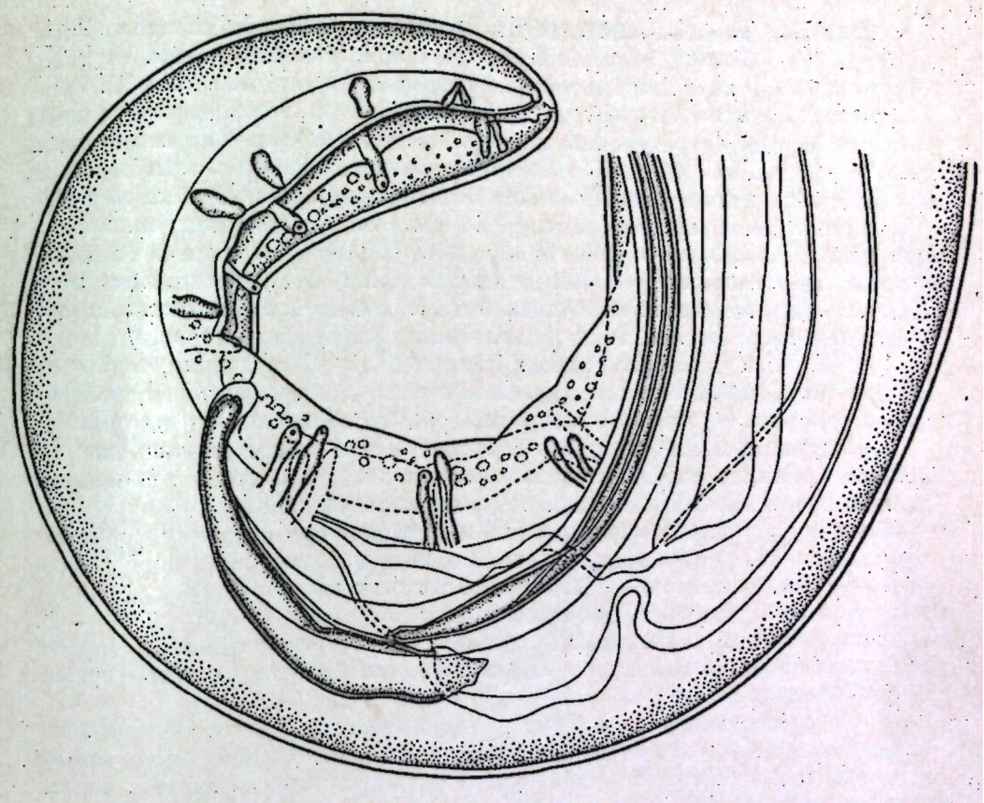


Рис. 4. *Comephoronema oschmarini* sp. nov. (ориг.) Хвостовой конец самца

экваториальной зоне. Филаменты, переплетаясь, способствуют образованию конгломератов яиц (до 60—80 в каждом), выделить одно яйцо из которых довольно сложно. Нередко мы находили такие комки яиц в желудках и кишечниках налима.

Хозяин. Налим (*Lota lota*).

Локализация. Желудок, реже кишечник.

Места обнаружения. СССР — оз. Байкал, оз. Кета (бассейн р. Пясины), р. Пелядка (низовье Енисея), Онежское озеро.

Экстенсивность инвазии хозяина до 100%, интенсивность до 200 экз. на рыбу.

От типичного вида рода — *C. werestschagini* Layman, 1933 — описываемые нематоды отличаются меньшим числом преклоакальных сосочков, положение которых отличается высокой стабильностью, паразитированием у другого хозяина, значительно бо́льшими размерами и рядом других признаков.

Оба рода, к которым относятся описанные выше нематоды, были обоснованы Э. М. Ляйманом (1963) на материалах от эндемичных рыб Байкала и долгое время считались байкальскими эндемиками. Однако, как показали дальнейшие исследования, гораздо более обычным хозяином нематод обоих родов является налим, а не байкальские бычки. Ареалы обоих родов оказались чрезвычайно широкими. Род *Cottocomephoronema* распространен циркумполярно, образует викарирующие виды в неарктике и палеарктике, распространение которых целиком укладывается в ареал налима. Что же касается нематод рода *Comephoronema*, то их рас-

пространение изучено пока еще не достаточно. Можно предполагать, однако, что оно несколько у́же, чем ареалы коттокомефоронем, но тоже ограничено ареалом налима. Циклы развития *C. problematica* и *C. oschmarini* пока неизвестны. Исходя из особенностей экологии дефинитивного хозяина и распространения хозяина и нематод, наиболее вероятным является предположение, что промежуточными хозяевами *C. problematica* должны быть водные личинки насекомых, скорее всего, *Diptera* или *Ephemeroptera*. Инвазионные личинки *C. problematica* (инцистированные в печени или свободные в кишечнике) были обнаружены нами в большом количестве у «мирных» рыб (гольяны, сибирский елец, плотва, подкаменщики, гольцы *Noemacheilus*, колюшки и др.) в бассейне Колымы, Енисея, Онежском озере и т. д. Такие же личинки обнаружены Моравцем и Эргенсом (1970) в рыбах Монголии. Являются ли рыбы дополнительными или резервуарными хозяевами, решить пока трудно, но весьма вероятно, что именно они — основные доноры инвазионного начала для налима.

Проведенные нами летом 1972 г. эксперименты по прямому заражению колюшки и окуня свободно плавающими личинками коттокомефоронемы, дважды перелинявшими в воде, не увенчались успехом.

Если же заражение «мирных» рыб происходит при поедании промежуточных хозяев, то ими должны быть какие-то массовые виды водных беспозвоночных, непременно бентические, так как все перечисленные рыбы являются по преимуществу бентофагами.

В наибольшей степени этим требованиям отвечают личинки *Diptera* и *Ephemeroptera*, в меньшей — *Oligochaeta*, если учесть характер ареала *C problematica*

В распространении *C. oschmarini*, по нынешним представлениям, наблюдается любопытная особенность: пока эти нематоды встречены только в местах трансгрессий ареалов налима и гляциальных реликтов, таких, как *Pontoporeia*, *Pallasea* и т. п. Это позволяет предположить, что именно такие формы могут оказаться промежуточными хозяевами этих нематод. Это же обстоятельство дает основание полагать, что ареал *Comephoronema oschmarini* должен быть у́же, чем распространение *Cottocomephoronema problematica*.

Показанная выше сопряженность распространения налима и обоих рассматриваемых видов нематод свидетельствует о том, что в своем становлении оба эти вида связаны именно с налимом, а не с эндемичными байкальскими видами рыб, к паразитированию у которых представители родов *Comephoronema* и *Cottocomephoronema* перешли, вероятно, в результате экологических контактов этих рыб с налимом. Нематоды рода *Comephoronema* близки к представителям рода *Ascarophis* Beneden, 1871 (см. также Трофименко, 1967), паразитирующим в северном полушарии преимущественно у тресковых. Это обстоятельство, а также отмеченная выше особенность распространения *C. oschmarini*, позволяют предполагать, что эти нематоды, как и налим, и упоминавшиеся амфиподы, являются компонентами генеративно морской арктической фауны, приспособившийся к жизни в пресных водах, вероятно, под влиянием неоднократных оледенений и морских трансгрессий четвертичного периода.

Что же касается *Cottocomephoronema problematica*, то в этом случае мы не знаем никаких близких к ней форм, которые паразитировали бы у тресковых или каких-либо других морских рыб. Наибольшее морфологическое сходство *C. problematica* обнаруживает с нематодами сем. *Quimperiidae* Baylis, 1930, паразитирующими только у пресноводных рыб, преимущественно сомовых (*Bagridae*, *Sisoridae*, *Schilbeidae*), и главным образом в тропиках и субтропиках. Исключение составляет род *Paraquimperia* Baylis, 1934, представители которого паразитируют у мигрирующих рыб — угрей — и не только в тропиках, но и в бореальной зоне.

Изучив любезно предоставленные нам Ф. Моравцем, которому мы очень признательны, экземпляры *P. tenerrima* (Linstow, 1879) от угрей из Чехословакии, наряду с различиями, мы обнаружили много общего между этим видом и *C. problematica*. Сходное, но не одинаковое строение головного конца, пищевода, женских половых органов, одинаковое строение яиц, поразительное сходство в строении столь своеобразного копулятивного аппарата самцов свидетельствуют о несомненном родстве этих форм. Вполне вероятным представляется поэтому происхождение *C. problematica* и параквимперий от общего предка. Вместе с тем имеющиеся между *Paraquimperia* и *Cottocomephoronema* различия свидетельствуют о последующем изолированном развитии этих форм. Их современный морфоэкологический облик складывался параллельно с эволюцией их хозяев — угрей для *Paraquimperia* и налима для *Cottocomephoronema*.

Таким образом, коренная, исконная нематодофауна налима представлена в настоящее время тремя видами нематод. Наиболее массовым и широко распространенным из них является *Cottocomephoronema problematica* Layman, 1933, паразитирующий у налима практически повсеместно в палеарктике. В неарктике этот вид заменен другим представителем того же рода — *C. hamulatum* (Moulton, 1931). Оба эти вида являются, по-видимому, генеративно пресноводными и представляют собой результат трансформации квимперендных предковых форм в результате длительной сопряженной эволюции с рыбами рода *Lota*. Третий вид — *Comephoronema oschmarini* sp. nov., известный пока только из вод палеарктики, обнаруживает много общих черт с нематодами рода *Ascarophis* Beneden, 1871 и является, по-видимому, генеративно морской формой, вселившейся в пресные воды вместе с налимом и обособившейся от аскарофиоидного предка также в результате сопряженной эволюции с рыбами рода *Lota*.

ЛИТЕРАТУРА

Бауер О. Н. 1948а. Паразиты рыб реки Енисея.— Изв. ВНИОРХ, 27, с. 97—156.
Бауер О. Н. 1948б. Паразиты рыб реки Лены.— Изв. ВНИОРХ, 27, с. 157—176.
Бауер О. Н., Грезе В. Н. 1948. Паразиты рыб озера Таймыр.— Изв. ВНИОРХ, 27, с. 186—194.
Гнедина М. П., Савина Н. Д. 1930. К фауне паразитических червей рыб бассейна Северной Двины. Сборник работ 32 и 38-й СГЭ на территории Сев.-Двинской губ. в 1926 и 1927 гг., с. 87—105.
Лайман Э. М. 1963. Болезни рыб. М., Сельхозгиз, с. 203—269.
Ошмарин П. Г. 1965. К фауне гельминтов промысловых животных Бурятии. В сб. «Паразитические черви домашних и диких животных». Владивосток, с. 209—212.
Петрушевский Г. К., Мосевич М. В., Щупаков И. Г. 1948. Фауна паразитов рыб Оби и Иртыша.— Изв. ВНИОРХ, 27, с. 67—96.
Ройтман В. А. 1963. Нематоды рыб бассейна р. Зеи.—Труды ГЕЛАН, 13, с. 253—300.
Спасский А. А., Ройтман В. А., Трофименко В. Я. 1965. Гельминтофауна рыб Тувинской АССР (по материалам 308 СГЭ 1956—1957 гг.). В сб. «Материалы к научной конференции ВОГ», ч. II, с. 231—236.
Судариков В. Е., Рыжиков К. М. 1952. Обоснование нового семейства нематод от пресноводных рыб (*Spirurata*, *Haplonematidae* nov. fam.).— Труды ГЕЛАН, 6, с. 152—157.
Титова С. Д. 1965. Паразиты рыб западной Сибири. Изд-во Томск. ун-та, с. 1—172.
Трофименко В. Я. 1963. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки.— Труды ГЕЛАН, 12, с. 232—262.
Трофименко В. Я. 1967. Перестройка системы семейства *Rhabdochonidae* Skrjabin, 1946 на основе анализа его филогении. В сборнике работ по гельминтофауне рыб и птиц. М., Изд. ВИНИТИ, с. 77—95.
Трофименко В. Я. 1969. К вопросу о генезисе гельминтофауны пресноводных рыб азиатской субарктики.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6а, 912—918.
Moravec F., Ergens R. 1970. Nematodes from fishes and Cyclostomes of Mongolia.— Folia parasitol. (Praha), 17 p. 217—232.
Yamaguti S. 1961. Systema Helminthum, v. III. Nematodes of vertebrates, pt. I. N. Y.— London, Interscience Publ., p. 1—679.

К ИЗУЧЕНИЮ ВЛИЯНИЯ ЙОДИСТОГО КАЛИЯ НА ПОЛОВУЮ ПРОДУКТИВНОСТЬ ГАЛЛОВОЙ НЕМАТОДЫ *MELOIDOGYNE INCOGNITA*

Е. С. ТУРЛЫГИНА, К. Ф. ШПАКОВСКАЯ

Известно, что йод в жизни животных и растений играет очень большую роль. В тех районах, где в почве наблюдается пониженное содержание йода, а соответственно и пониженное содержание его в растениях, люди и животные значительно больше страдают эндемическим зобом. Наоборот, при нормальной и повышенной дозах йода в кормах и пище, процент заболеваемости указанной выше болезнью падает. Кроме этого, установлено, что при внесении в почву йодистых микроудобрений погибают фитонематоды, проволочники, возбудители грибковых и вирусных заболеваний (Лаврентьев, 1967), что также снижает процент заболеваемости гельминтозами и протозоонозами.

Йод относится к микроэлементам, значение которых очень велико в жизни растений. В частности, в их присутствии лучше идет поглощение основных элементов минеральных удобрений — калия, азота и фосфора. Установлено, что йодистые микроудобрения увеличивают урожай пшеницы, гороха, огурцов, земляники, картофеля и других культур. Овощные культуры больше аккумулируют йод, чем зернобобовые, но избыточное количество йода в них несколько снижает урожай, тогда как у мало восприимчивых зернобобовых урожай не изменяется (Дарканбаев, Ниретина, 1966; Терентьева, 1964).

Изучение роли йода в растениях показало, что он входит в состав ферментов, гормонов, участвует в ряде биохимических процессов. Вегетативная масса растений использует от 2 до 14% применяемого элемента, а корень — от 0,2 до 2,5%; низкие концентрации растворов лучше усваиваются растениями, чем высокие; больше микроэлемента накапливается во влажный и холодный периоды, чем в сухой и теплый (Пейве, 1956; Терентьева, 1962).

При действии йода изменяются и некоторые физиологические процессы. Например, возрастает сухой и сырой вес зеленой массы растений; повышается в листьях содержание каротина; повышается продуктивность растений; возрастает общее поглощение света; но ферментативная активность (каталазы, пероксидазы) в тканях листа и стебля почти не изменяется. С другой стороны, при действии йода снижается интенсивность дыхания листьев и стеблей растений (Ефимов, 1960, 1963).

Положительное действие йодистых удобрений на растение, с одной стороны, и пестицидные свойства йода — с другой, послужили основанием рассматривать йод как одно из возможных средств борьбы с возбудителями заболевания растений.

Йод уже на протяжении многих лет используется в ветеринарии как антигельминтик при лечении диктикаулеза овец (цит. по Антипину и др., 1959). А в 1950 г. была опубликована работа Стениланд (Staniland, 1950), в которой автор впервые сообщает о применении йода в борьбе с нематодами растений. Различные концентрации водного раствора йода автор использовал в борьбе с *Aphelenchoides ritzema-bosi* и *Anguillina dipsaci*, а также обрабатывая семена клевера и лука, зараженные нематодами. По сообщению того автора (1963), положительные результаты были получены при использовании йода в борьбе с нематодами рода *Xiphinema* на землянике. Как в первом, так и во втором случае работа с нематодами проводилась in vitro и in vivo. Применяемые Стениланд концентрации йода нефитотоксичны, не вызывают задержки роста и развития растений, а хорошие результаты в борьбе с нематодами дают основание считать йод перспективным средством борьбы с фитонематодами.

Поскольку в последние годы большое внимание уделяется микроэлементам как средствам борьбы с возбудителями болезней растений, мы в борьбе с галловой нематодой — *Meloidogyne incognita*,— поражающей культуру тепличных огурцов, применяли различные концентрации йодистого калия. При этом показателем действия указанного вещества была величина половой продуктивности нематод и галлообразование. Мы не ставили себе целью полное уничтожение нематод при обработке мелоидогинозных растений йодистым калием — задача крайне трудная при наличии такой цепи: почва — растение — нематоды. Основной задачей было ослабить паразитов с тем, чтобы можно было продлить жизнь растений и получить от него весь урожай.

Методика. Работа проводилась в тепличных условиях в вегетационных сосудах. Проросшие семена тепличных огурцов высевали в незараженную почву и после того, как растения достигали фазы трех настоящих листьев, проводили заражение их галловой нематодой. Через 6—10 дней после заражения проводили полив растений 0,15; 0,2 и 0,3-процентными растворами йодистого калия. Продолжительность каждого опыта 37—40 дней; повторность трехкратная. Контролем служили зараженные растения огурцов, выращенные в тех же условиях, но ничем не обработанные. По окончанию опыта подсчитывали количество галлов на 1 см корня, измеряли величину галлов, отмечали наличие или отсутствие яйцевых мешков у самок галловой нематоды и подсчитывали количество яиц в яйцевых мешках и половых трубках нематод. Полученный цифровой материал обрабатывался статистически. Разница достоверности результатов определялась по критерию Стьюдента.

Результаты. Анализ экспериментальных данных показал, что лучшие результаты были получены при обработке растений 0,2-процентным раствором йодистого калия. Обработанные указанной концентрацией растения имели меньшее количество галлов на 1 см корня (в 1,4 раза), а самки галловой нематоды из корней этих растений отличались пониженной плодовитостью (в 3,4 раза) по сравнению с контролем. Наблюдалось уменьшение в самках и числа синхронных яиц, что также является показателем снижения плодовитости. Размеры галлов в среднем оставались теми же, что и в контроле.

Другие концентрации йодистого калия дали худшие результаты: 0,3-процентная концентрация оказалась фитотоксичной и поэтому непригодной для обработки растений, а при обработке растений 0,15-процентной концентрацией плодовитость самок нематод снижалась лишь в 2,3 раза (табл. 1).

Уменьшение плодовитости самок галловых нематод при обработке мелоидогинозных растений йодом заставило нас заняться выяснением при-

Таблица 1

Влияние йодистого калия на галлообразование и половую продуктивность самок нематод

Концентрация раствора KI, %	Число галлов на 1 см корней	Размер галлов, мм	Наличие самок	Число яиц в половой трубке	Число яиц в мешке
0,3	Растения погибли				
0,2	1,1	1,5×1,6	+	7	46,7
0,15	0,9	1,7×2,03	+	10	68
Контроль	1,6	1,3×1,6	+	13	160

Примечание. p (плодовитость при 0,2%) = 0,15.

чин этого явления. Мы изучали накопление йода в корнях растений огурцов при обработке им последних.

Как и в первом случае, работа проводилась на мелиондогинозных огурцах в условиях теплицы. Растения обрабатывали 0,2-процентным раствором йодистого калия из расчета 100 см³ на 1 кг почвы. Йод определяли в больных корешках через 1, 6, 24 и 72 часа после обработки. Контролем служили необработанные корни здоровых и зараженных растений. Определение йода проводили по методу Шенигера. Цифровой материал обрабатывался статистически.

В результате проведенных экспериментов нами установлено, что в корнях зараженных растений по сравнению с незараженными йод накапливается больше, и особенно через 6 и 24 часа после обработки растений. Через 72 часа количество йода в зараженных растениях уменьшается, оставаясь несколько больше, чем в корнях незараженных растений (табл. 2).

Таблица 2

Количество йода в зараженных и здоровых корнях огурцов при обработке 0,2-процентным раствором йодистого калия (в %)

Корни	Необработанные	Обработанные йодистым калием			
		Интервал определения, часы			
		1	6	24	72
Зараженные	0,17	0,28	0,49	0,85	0,38
Незараженные	0,26	0,29	0,39	0,15	0,36

Примечание. При определении количества йода в зараженных растениях через 6 часов $p = 0{,}15$; через 24 часа $p = 0{,}01$. Для всех других определений $p = 0{,}2$.

Наблюдаемые колебания в количестве йода в корнях можно объяснить тем, что у корней растений на протяжении суток и более длительного времени наблюдается определенная ритмичность всасывания и выделения веществ, поступающих из почвы. Но большинство поступивших в растение химических веществ удаляется из него в течение нескольких дней (Гунар и др., 1957; Петербургский, 1968; Леопольд, 1968). Однако тот факт, что количество йода в корнях зараженных растений больше, чем в здоровых, говорит о том, что это может быть причиной, воздействующей на нематод и снижающей плодовитость последних. Уменьшение числа выделяемых самками яиц, в свою очередь, должно повести к снижению общей популяции нематод и уменьшению инвазионного начала в почве.

Воздействие йода на нематод может идти разными путями. Прежде всего он может непосредственно влиять на нематод, находящихся еще в почве, результатом чего должно быть уменьшение числа образовавшихся галлов. Подобную картину мы как раз и наблюдали при сравнении числа галлов на корнях опытных и контрольных растений. Помимо этого, йод может действовать на нематод через растение, поскольку, как указывалось выше, он участвует в ряде биохимических процессов, протекающих в растении, и тем самым может нарушать трофические связи нематод с растением.

Механизм действия йода на фитонематод нами не изучался. Имеются некоторые данные по влиянию йода на зоогельминтов. Так, например, было показано, что йод проникает через кутикулу нематод (в различном количестве и различные сроки развития нематод), а также участвует в подавлении активности ферментных систем, катализирующих дыхание гельминтов (Полякова, 1965; Спектор, 1965; Павлов, 1967). Возможно, что и в случае фитогельминтов происходят аналогичные явления.

ЛИТЕРАТУРА

Антипин Д. Н., Ершов В. С., Золотарев И. А., Саляев В. А. 1959. Паразитология и инвазионные болезни сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, с. 3—491.

Гунар И. И. и др. 1957. Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней.— Изв. ТСХА, вып. 4, с. 181—206.

Дарканбаев Т. Б., Ниретина Н. В. 1966. Влияние различных условий йодных подкормок на накопление йода в растительных продуктах. В кн. «Биология и география». Сборник научных статей, вып. 3. Алма-Ата, с. 38—42.

Ефимов М. В. 1960. К вопросу о роли йода в растениях.— Труды Бурятск. с.-х. ин-та, вып. 15, с. 283—289.

Ефимов М. В. 1963. О действии йода на растения в условиях Бурятии. В кн. «Физиология питания, роста и устойчивости растений в Сибири и на Дальнем Востоке» (Труды конф., 1960 г.). М., Изд-во АН СССР, с. 174—177.

Лаврентьев А. И. 1967. Результаты и перспективы использования йода в паразитологии. Проблемы паразитологии. Тезисы V научн. конф. Укр. республ. научн. об-ва паразитологов. Киев, изд-во «Наукова думка», с. 528—531.

Леопольд А. 1968. Рост и развитие растений. М., изд-во «Мир», с. 5—494.

Павлов А. В. 1967. К вопросу об особенностях проницаемости кутикулы *Ascaridia galli* в зависимости от возраста паразита. Проблемы паразитологии. Тезисы докл. V научн. конф. Укр. республ. науч. об-ва паразитологов, с. 54—55.

Пейве Я. В. 1956. Проблема применения микроэлементов в сельском хозяйстве СССР. В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине». Рига.

Петербургский А. В. 1968. Поглощение питательных веществ растениями через корни.— Изв. ТСХА, вып. 1, с. 69—83.

Полякова О. И. 1965. Влияние растворов йода и дитразина на ферменты *Dictyocaulus filaria*.— Helminthologia, 6, с. 265—270.

Спектор Е. Б. 1965. Действие йода, дитразина и дитиазанина на дыхательный обмен нематоды *Dictyocaulus filaria*.— Helminthologia, 6, с. 165—171.

Терентьева М. В. 1963. Влияние внекорневой подкормки овощных растений солями йода и кобальта на накопление этих элементов в овощах. В сб. «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», с. 153—154.

Терентьева М. В. 1964. Усвоение йода и кобальта овощными растениями из растворов разной концентрации. Теоретические основы регулирования минерального питания растений. Тезисы к совещ. 1964 г. М., «Наука», с. 155.

Staniland L. 1950. Notes on the use of jodine and chlorophenol against certain plant nematodes.— J. Helminthol., 24, N 1/2, p. 91—99.

Staniland L. 1963. Jodine dip for control of *Xiphinema* on strawberriles.— Plant Pathol., 12, N 2, p. 91.

О РОЛИ НЕКОТОРЫХ ДВУКРЫЛЫХ КАК ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ХОЗЯЕВ НЕМАТОД ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ МНР

Г. Я. ЧУВАТИНА-ШМЫТОВА, Л. А. ХРОМОВА

В настоящее время на территории Монгольской Народной Республики работает Совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР. Гельминтологические исследования проводились в 1971 г. нами и студентами Монгольского государственного педагогического института Баярой и Чимидом. В настоящем сообщении приводятся результаты исследований двукрылых с целью выявления их роли как промежуточных хозяев нематод, паразитирующих у домашних животных.

Известно, что двукрылые являются переносчиками таких заболеваний сельскохозяйственных животных, как онхоцеркоз, стефанофилариоз, сетариоз, телязиоз, парабронематоз и других гельминтозов, наносящих большой экономический ущерб животноводству. До наших исследований из перечисленных выше инвазий в МНР зарегистрированы парабронематоз у жвачных животных, вызванный нематодой *Parabronema skrjabini*

(Шумакович, 1934, 1936; Ивашкин, 1955; Чойжо У., 1959), телязиоз крупного рогатого скота и яков, возбудителями которого в степной и пустынной зонах МНР являются *Thelazia gulosa* и *Th. skrjabini* (Ивашкин, 1955), сетариоз лошадей (Ивашкин, 1955) и сетариоз крупного рогатого скота (Карамендин, 1963).

Нами при обследовании глаз убойных животных (8 коров, 3 лошади и 22 овцы) в лесостепной зоне МНР в глазах трех коров найдены от 3 до 22 экз. телязий в одном глазу, причем в двух случаях возбудителями телязиоза оказались *Th. gulosa*, в одном — отмечено одновременное паразитирование двух видов телязий — *Th. gulosa* и *Th. skrjabini*. *Th. lacrymalis* обнаружены в глазах двух лошадей при интенсивности 6 и 97 экз. в одном глазу. У овец телязии не обнаружены. Мы не имели возможности обследовать глаза яков на наличие телязий, однако обнаружение личинок телязий в мухах и наличие у 50% животных таких клинических признаков телязиоза, как конъюнктивито-кератиты, потеря зрения на один или оба глаза свидетельствуют о широком распространении этого заболевания также среди яков.

Впервые в МНР нами зарегистрирован стефанофиляриоз крупного рогатого скота. При клиническом осмотре 120 голов крупного рогатого скота поражения кожи в области живота и внутренней поверхности ушных раковин отмечены у 32 животных (26,6%). При скарификации поражений ушных раковин прижизненно и исследовании проб кож, взятых в области живота убойных животных, были обнаружены личиночные формы и половозрелые *Stephanofilaria stilesi*. Методом прижизненной диагностики при микроскопическом исследовании кусочков кожи, взятых у крупного рогатого скота в области пупка, найдены микроонхоцерки длиной 0,20—0,22 мм и шириной 0,005 мм, видовую принадлежность которых установить не удалось. Таким образом, впервые в МНР зарегистрирован онхоцеркоз крупного рогатого скота.

Сведения по изучению в МНР какой-либо группы насекомых (и вообще беспозвоночных) как промежуточных хозяев гельминтов животных ограничиваются работой В. М. Ивашкина (1955). Этим автором установлен промежуточный хозяин *Thelazia gulosa* — муха *Musca amica*.

Материал и методика. Работа проводилась в Архангайском аймаке (сомон Тэвшруулэх) лесостепной зоны МНР. В период полевых работ, который продолжался с 7 июня по 4 сентября 1971 г., было вскрыто 57 786 экз. двукрылых, принадлежащих к шести семействам: *Muscidae* — 47 851 экз., *Anthomyidae* — 2724 экз., *Culicidae* — 241 экз., *Simuliidae* — 5339 экз., *Sepsidae* — 612 экз., *Tabanidae* — 18 экз.

Исследованию подвергались двукрылые, отловленные с крупного рогатого скота, яков, лошадей или с навоза этих животных как на фермах, так и прилегающих к ним пастбищах. В зависимости от задачи исследование насекомых проводилось либо по методу Бермана-Орлова, либо компрессорно. В некоторых случаях для уточнения локализации личинок в организме насекомого просматривались отдельно голова, грудь, брюшко последнего. Определение видовой принадлежности насекомых, в которых найдены личинки нематод, проведено профессором А. А. Штакельбергом, за что мы искренне благодарны ему.

Результаты исследования двукрылых на зараженность их личинками нематод на трех различных по своим почвенно-растительным характеристикам пастбищах отображено в табл. 1—3. Необходимо отметить, что пастбища лесостепи МНР даже на ограниченной территории представляют собой контрастные почвенно-растительные комплексы. Здесь имеются как типично степные, так и луговые пастбища, а в широких долинах легко прослеживается постепенный переход от естественных луговых пастбищ до степных. Для насекомых, в которых обнаружены личинки, в таб-

Таблица 1

Спонтанная зараженность двукрылых личинками нематод (пастбище степного типа)

Насекомое	Вскрыто, экз.	Заражено, экз.	%	Интенсивность, экз.	Личинки нематоды
Musca tempestiva	511	—	—	—	
Musca sp.	15	2	13,33	1—11	*Thelazia* sp., *Th. gulosa*
Lyperosia titillans	1527	3	0,2	1—2	*Parabronema skrjabini*
		2	0,137	1—2	*Stephanofilaria stilesi*
Haematobia stimulans	59	—	—	—	
Hydrotaea sp.	1928	—	—	—	
Paregle sp.	3429	5	0,143	1—3	*Parabronema skrjabini*
Итого двукрылых	7469	12	0,160		

Таблица 2

Спонтанная зараженность двукрылых личинками нематод (пастбище лугового типа)

Насекомое	Вскрыто, экз.	Заражено, экз.	%	Интенсивность, экз.	Личинки нематоды
Musca amica	16	2	2	—	
Musca tempestiva	443	—	—	—	
Lyperosia titillans	1 345	—	—	—	
Haematobia stimulans	3 863	1	0,026	1	*Setaria*
Hydrotaea sp.	13 765	1	0,007	1	*Thelazia* sp.
Morellia sp.	10	—	—	—	
Итого двукрылых	19 442	2	0,010		

Таблица 3

Спонтанная зараженность двукрылых личинками нематод (пастбище лугово-степного типа)

Насекомое	Вскрыто, экз.	Заражено, экз.	%	Интенсивность, экз.	Личинки нематоды
Musca amica	292	10	3,424	1—15	*Thelasia gulosa*, *Thelazia* sp.
Musca tempestiva	3 785	3	0,079	1—2	*Thelazia* sp., *Th. gulosa*
Musca sp.	15	2	13,33	2—5	*Thelazia* sp., *Th. gulosa*
Lyperosia titillans	13 982	24	0,171	1—4	*Stephanofilaria stilesi*
		1	0,007	2	*Parabronema skrjabini*
Haematobia stimulans	1 395	—	—	—	
Hydrotaea sp.	4 639	2	0,043	1	*Thelazia* sp.
Morellia sp.	261	—	—	—	
Paregle sp.	295	—	—	—	
Итого двукрылых	24 664	42	0,130	—	

лицах указаны родовое или видовое названия. В таблицу не включены представители семейств *Culicidae*, *Simuliidae*, *Sepsidae*, *Tabanidae*, в которых личинки нематод не были найдены.

Как видно из таблиц, из общего числа исследованных двукрылых личинки нематод найдены в 56 экз. насекомых, относящихся к семействам *Muscidae* (роды *Musca*, *Lyperosia*, *Hydrotaea*, *Haematobia*) и *Anthomyidae* (род *Paregle*). Из перечисленных родов мух липерозии и гематобии являются кровососами, остальные питаются на млекопитающих, подсасывая разные выделения его тела: слизь, слезные истечения, пот, струпья в местах повреждения кожи, кровь. Установившиеся прочные пищевые связи насекомых обеспечивают постоянный контакт их с млекопитающими, особенно с домашними животными.

Анализируя полученные данные, можно отметить примерно одинаковую степень зараженности мух личинками паразитических нематод домашних животных на пастбищах лугово-степного и степного типа (0, 130 и 0,160%). Здесь отмечена и наибольшая интенсивность инвазии (до 11 личинок на степных пастбищах и до 15 личинок в одной мухе — на лугово-степных). Напротив, на пастбищах с типично луговой растительностью степень инвазирования мух примерно в 10 раз ниже. Причина столь незначительной зараженности мусцид на луговых пастбищах заключается, вероятно, в термическом режиме почвы, воздуха, который резко отличается от воздуха на степных пастбищах. Так, по данным климатологов, проводивших свои наблюдения параллельно с нашими, дневная температура почвы на луговом участке может быть на 10° ниже, чем на степном, а ночью в июле дважды отмечались заморозки. Разница температуры воздуха на этих участках примерно такая же. Известно, что промежуточные хозяева гельминтов домашних животных (двукрылые) и во время питания на животных и в период, когда они не имеют контакта с прокормителями, постоянно подвергаются влиянию внешней среды. Это относится как к видам более термофильным, так и видам менее термофильным. Наши наблюдения (периодические, а также непрерывные в течение 7 дней), проведенные на луговых естественных пастбищах, показали явное преобладание на них мух родов *Hydrotaea*, *Haematobia*. Количество этих мух, особенно рода *Hydrotaea*, не поддавалось учету, причем период массового нападения их на животных весьма длителен: июль, август. Напротив, для степных пастбищ они нетипичны. Однако здесь многочисленны мухи рода *Paregle* и *Lyperosia*. Отмеченные особенности распространения промежуточных хозяев на двух различных по своим природным характеристикам пастбищах будут иметь важное значение и при дальнейшем изучении возможных переносчиков инвазий в лесостепной зоне МНР.

Результаты гельминтологических исследований двукрылых на степных и луговых пастбищах позволили также уловить разницу и в составе личинок гельминтов в этих насекомых.

На степном пастбище в *Musca* sp. найдены личинки телязий, в *Lyperosia titillans* — личинки *Stephanofilaria stilesi* и *Parabronema skrjabini*. На луговом пастбище в мухах *Haematobia stimulans* обнаружены личинки *Setaria*, а в мухах рода *Hydrotaea* — *Thelazia* sp. Однако то обстоятельство, что на степном пастбище найдены промежуточные хозяева возбудителей одних заболеваний, а на луговом эти промежуточные хозяева не установлены, не может являться каким-то постоянным показателем отсутствия тех же инвазий на луговом пастбище по следующим соображениям. Несмотря на явное численное преимущество одних мух на степном пастбище, а других — на луговом, важно то, что и те и другие мухи встречаются на обоих типах пастбищ и потому не исключено, что при дополнительных исследованиях круг промежуточных хозяев гельминтов расширится. Кроме того, нельзя не учитывать, что двукрылые, в частности мусциды, имеют потенциальные возможности перелетать на дальние расстояния и переносить таким образом инвазию в благополучные по гельминтозам хозяйства. На данной территории лесостепи, где проводились исследования, такие миграции двукрылых вполне возможны. Это тем более реально в связи с частыми перегонами животных с одних пастбищ на другие.

Если на степных и луговых пастбищах мы имели возможность отметить некоторые различия в составе как самих мусцид, так и личинок гельминтов, обнаруженных в них, то обследованные нами лугово-степные пастбища не позволяют нам выявить доминирующие группы мух. Здесь многочисленны почти все виды мух, а промежуточные хозяева заражены личинками нематод наиболее интенсивно.

Ниже мы приводим описание личинок, найденных в мухах семейства *Muscidae* и *Anthomyidae*, по собственным данным.

Parabronema skrjabini

В. М. Ивашкин (1956) расшифровал жизненный цикл *Parabronema skrjabini*. Он установил, что промежуточным хозяином этого паразита является пастбищная муха-жигалка — *Lyperosia titillans*. *L. titillans* является почти постоянным эктопаразитом и покидает животное лишь на время откладки яиц. Мы также неоднократно обнаруживали парабронематозных личинок в этих мухах. Однако, как показали наши исследования, развитие личинок *P. skrjabini* может идти и в мухах рода *Paregle*, имеющих лижущий ротовой аппарат.

Мухи рода *Paregle* имеют широкий ареал. Развитие этих мух (как и мух рода *Lyperosia*) происходит в навозе домашних животных, чем и создается почти неограниченная возможность контактирования личинок этих мух с яйцами парабронем. Но в отличие от *Lyperosia titillans*, мухи рода *Paregle* питаются растительными соками (Штакельберг, 1956), и они не встречаются на животных. Приданцева, изучавшая фауну мух Тувы, также отмечает, что личинки мух рода *Paregle* развиваются в навозе, имаго не связаны питанием непосредственно с животным.

Если принять во внимание, что заражение крупного рогатого скота парабронематозом происходит посредством заглатывания личинок, то, вероятно, мухи рода *Paregle*, а не *Lyperosia* играют основную роль в передаче парабронематозной инвазии. Как уже отмечалось, жизненный цикл пареглей связан с растениями, где они питаются и спариваются, и с навозом домашних

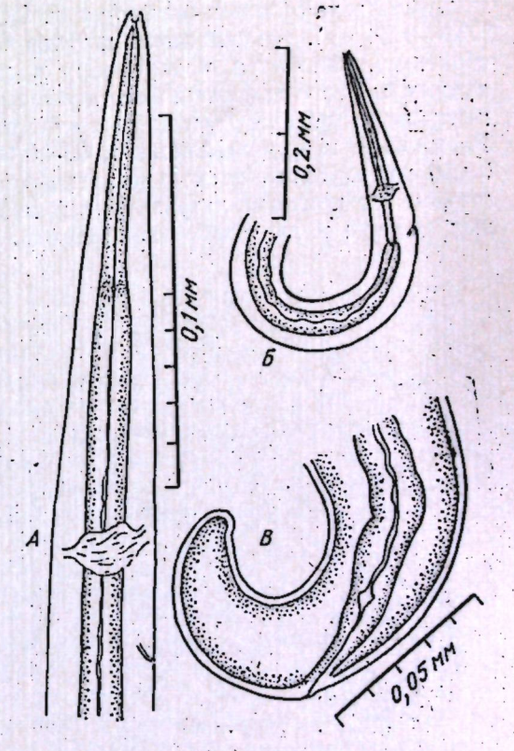


Рис. 1. *Parabronema skrjabini* — инвазионная личинка из мухи *Paregle* sp.
А, *Б* — передний конец; *В* — хвостовой конец

животных, где происходит откладка яиц и развитие этих мух до имаго. Немаловажной особенностью, на наш взгляд, является и то, что паразиты при отлове их с навоза (и растений) не улетают, а остаются на месте. Такое состояние временного оцепенения благоприятствует поеданию их животными на пастбище.

Описание инвазионной личинки *Parabronema skrjabini* из мух рода *Pavgde*. Длина тела 1.80—2.03 мм, ширина 0.04—0.05 мм (рис. 1). Ширина тела личинки на протяжении большей части его длины одинакова. Сужение головного конца начинается позади нервного кольца, хвостового — над анусом.

Ротовое отверстие ограничено остро заканчивающимися дорсовентральными возвышениями, отстоящими друг от друга на расстоянии 0.003 мм. Ротовое отверстие ведет в стому. Пищевод занимает одну треть длины тела. Четкой границы между железистой и мышечной частями пищевода нет. Кишечник занимает около двух третей длины тела, впадает в хорошо выраженный ректум, окруженный двумя субвентральными и одной дорсальной железами. Нервное кольцо окружает пищевод на расстоянии 0.120—0.132 мм от головного конца. Экскреторное отверстие удалено от головного конца на 0.160—0.176 мм. Половой зачаток расположен вентрально между стенкой тела и кишечником на расстоянии 0.30—1.13 мм от хвостового конца. Хвостовой конец 0.050—0.085 мм длиной, тупой, слегка

Thelazia gulosa

Измерено 30 инвазионных личинок *Th. gulosa* (рис. 2, 3).

Длина тела личинок варьирует от 1.892 до 3.003 мм (в среднем — 2.32—3.32 мм), максимальная ширина 0.08—0.10 мм. Тело личинок постепенно суживается к головному и хвостовому концам. Кутикула у головного конца слабо выражена, она начинается на уровне основания ротовой капсулы и продолжается по всему телу личинки вплоть до конца хвоста. Расстояние между кольцами 0.005—0.007 мм. Ротовая капсула 0.010—0.012 мм глубиной, несколько расширена и склерозирована по своим боковым стенкам. Имеются два латеральных и четыре субмедианных папиллярных сосочка и две слабо выраженных амфиды. Пищевод 0.20—0.25 мм

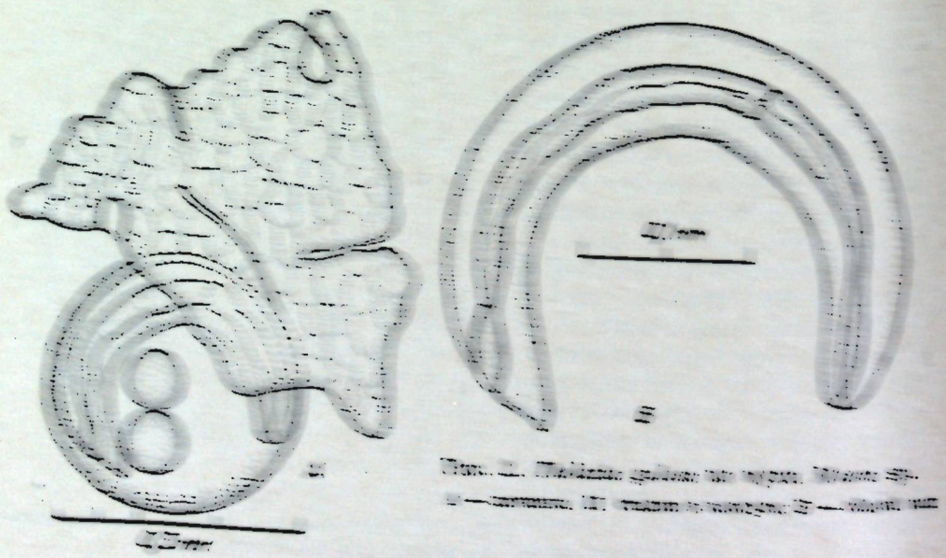


Рис. 2. *Thelazia gulosa* из мухи *Musca sp.*
А — личинка, *Б* — хвост личинки, *В* — конец ее

длиной и 0,07—0,09 мм шириной (у основания), цилиндрической формы или несколько расширен в задней части. У некоторых экземпляров хорошо заметны две пищеводные железы, открывающиеся в верхней части пищевода. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,14—0,17 мм от головного конца. Пищевод переходит в кишечник, заканчивающийся анальным отверстием на расстоянии 0,06—0,09 мм от вершины хвостового конца тела. Ректальная везикула 0,10—0,17 мм длиной, резко суживается в проксимальной и дистальной своей части.

Описание инвазионной личинки *Thelazia* sp. (рис.4). Длина тела 2,049—2,665 мм, ширина 0,068—0,079 мм, почти одинаковая на протяжении большей части длины тела. Сужение тела к головному концу начинается у основания нервного кольца; к хвостовому — над ректальной везикулой.

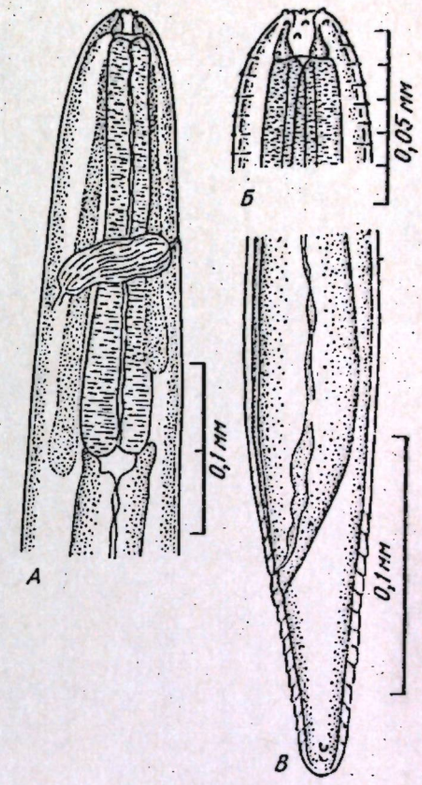


Рис. 3. *Thelazia gulosa*—инвазионная личинка из мухи *Musca tempestiva*
А — передний конец; *Б* — головной конец; *В* — хвостовой конец

Поперечная исчерченность кутикулы слабо выражена. Ротовая капсула 0,010—0,012 мм шириной у ротового отверстия и 0,010—0,008 мм — у начала пищевода. Глубина капсулы 0,012—0,014 мм. Пищевод 0,19—0,20 мм длиной переходит в кишечник, задняя часть которого образует ректальную везикулу. Длина везикулы 0,11—0,13 мм, ширина везикулы у основания в средней части и при переходе в анус составляет соответственно 0,022, 0,032, 0,018 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,12—0,14 мм от головного конца. Длина хвоста 0,06—0,08 мм. На вершине хвоста хорошо выражен кутикулярный шип, который при вентральном положении личинки имеет слегка изогнутую форму.

Описываемые личинки имеют наибольшее сходство с *Thelazia gulosa*. Однако такие отличительные признаки, как слабая исчерченность кутикулы, своеобразная форма ректальной везикулы и наличие кутикулярного шипа на вершине хвоста, не дают оснований отнести личинок к *Thelazia gulosa*.

Stephanofilaria stilesi

Как известно, промежуточным хозяином *S. stilesi* является *Lyperosia titillans* (Ивашкин и др., 1963). Нами в МНР инвазионные личинки *S. stilesi* также обнаружены в мухах *L. titillans*. При этом следует отметить, что первые инвазионные личинки *S. stilesi* были найдены 10 июня. Учитывая, что развитие личинок в организме промежуточных хозяев протекает около 30 дней, можно полагать, что лёт липерозий в сезон исследования начался не позднее 10-х чисел мая. В июле — начале августа, когда наблюдается массовый лёт мух *Lyperosia titillans*, происходит

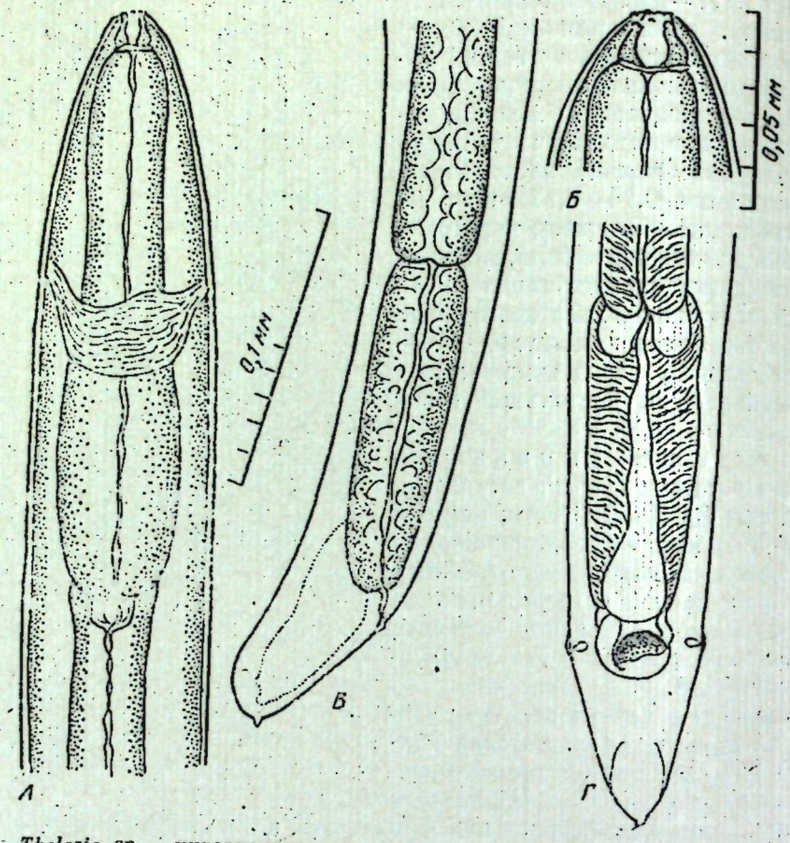


Рис. 4. *Thelazia* sp.— инвазионная личинка из мухи *Hydrotaea* sp.
А — передний конец; *Б* — головной конец; *В* — хвостовой конец, латерально; *Г* — хвостовой конец, вентрально

заражение животных стефанофиляриозом. В этот период года чаще наблюдается острая форма заболевания, обусловленная паразитированием личиночных форм гельминтов.

Описание инвазионной личинки *Stephanofilaria stilesi* (рис. 5). Тело личинки нежное, тонкое. Исчерченность кутикулы не выражена. Длина тела 0,59—0,78 мм, ширина 0,033—0,050 мм, одинаковая на протяжении большей части длины тела. Сужение головного конца начинается у основания пищевода, хвостового — несколько выше ануса. Хвост округлый, тупой, у большинства личинок гладкий. Однако встречаются экземпляры, имеющие несколько зазубренный хвостовой конец. На головном конце несколько слабозаметных и один хорошо выраженный зубчик. Пищевод 0,047—0,090 мм длиной, почти цилиндрический или слегка расширен в своей задней части. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,020—0,050 мм от головного конца. Кишечник прямой, задняя его часть окружена ректальной муфтой. У живых личинок муфта хорошо выражена. Хвост 0,010—0,015 мм длиной.

Setaria cervi

Инвазионная личинка *Setaria cervi* обнаружена нами в мухе-жигалке — *Haematobia stimulans*. Эта личинка по морфологическим признакам идентична с личинкой, описанной А. Н. Осиповым (1966) как *Setaria altaica* и В. А. Шоль и Н. И. Дробищенко (1971) как *Setaria cervi*.

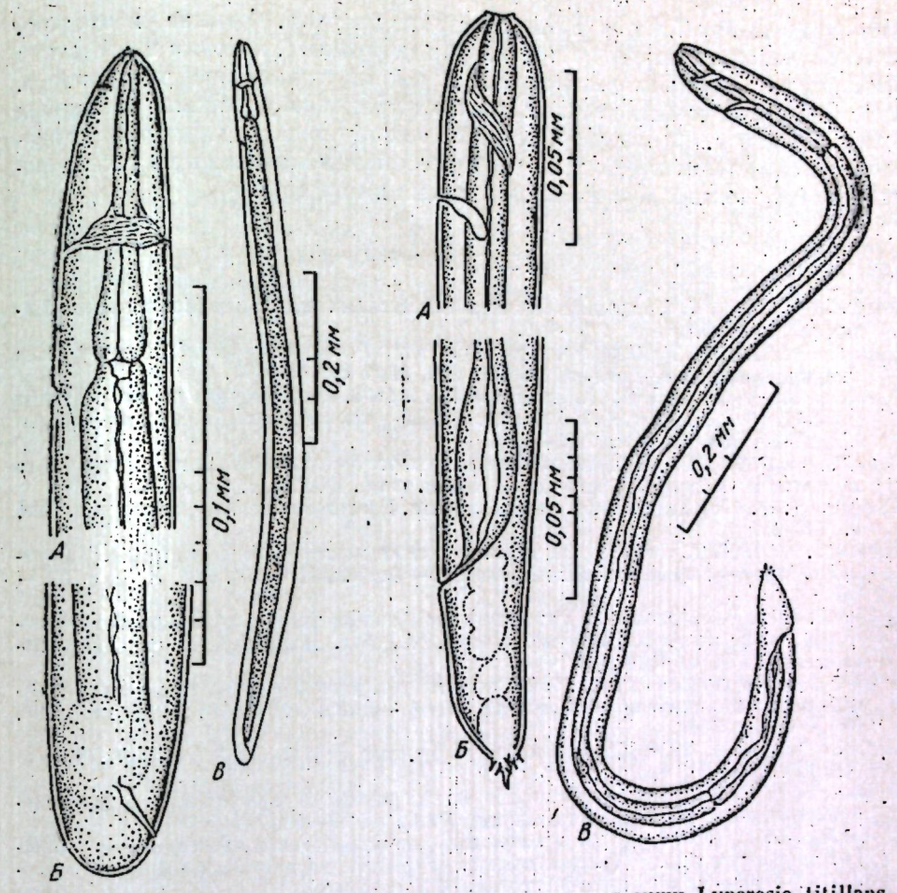


Рис. 5. *Stephanofilaria stilesi* — инвазионная личинка из мухи Lyperosia titillans
А — головной конец; *Б* — хвостовой конец; *В* — общий вид

Рис. 6. *Setaria cervi* — инвазионная личинка из мухи Haematobia stimulans
А — головной конец; *Б* — хвостовой конец; *В* — общий вид

Описание инвазионной личинки (рис. 6). Длина тела 1,60 мм, ширина 0,03 мм; она одинакова на уровне нервного кольца, переднего и заднего отделов пищевода и задней части кишечника. Исчерченность кутикулы не выражена. Ротовое отверстие ведет в небольшую глотку и двойной пищевод. Длина первого отдела пищевода 0,20 мм, второго — 1,0 мм. Кишечник 0,25 мм длиной открывается анусом, расположенным на расстоянии 0,05 мм от вершины хвостового конца. Нервное кольцо и экскреторное отверстие удалены соответственно на расстояние 0,05—0,07 мм от головного конца. На хвостовом конце расположены сосочки: один терминальный сосочек длиной 0,003 и 10 более мелких сосочков у его основания.

На основании полученных данных следует отметить прежде всего важную роль двукрылых семейств *Muscidae* и *Anthomyidae* в передаче нематозов домашних животных. Впервые в МНР зарегистрированы в качестве промежуточных хозяев стефанофилярий — *Lyperosia titillans*, телязий — *Hydrotaea* sp., *Musca* sp., *Musca tempestiva*, сетарий—*Haematobia stimulans* и парабронем—*L. titillans* и *Paregle* sp. Мухи рода *Hydrotaea* как промежуточные хозяева телязий и мухи рода *Paregle* как промежуточ-

ные хозяева парабронем нами отмечены впервые. Вполне возможно, что при дополнительных исследованиях двукрылых, которые в лесостепи МНР имеют довольно разнообразный состав и высокую численность, круг известных промежуточных хозяев гельминтов домашних животных будет расширен. Кроме того, наличие онхоцеркоза у крупного рогатого скота свидетельствует о том, что в лесостепи немаловажную роль в передаче этой инвазии должны играть мошки и мокрецы.

ЛИТЕРАТУРА

Ивашкин В. М. 1955. Гельминты сельскохозяйственных животных Монгольской Народной Республики, с. 177—185.

Ивашкин В. М. 1956. Расшифровка цикла развития *Parabronema skrjabini* — паразита сычуга животных.— Докл. АН СССР, 107, № 5, с. 773—775.

Ивашкин В. М., Хромова Л. А., Шмытова Г. Я. 1963. Расшифровка цикла развития нематоды *Stephanofilaria stilesi Chitwood*, 1934 — паразита кожи жвачных.— Докл. АН СССР, 153, № 5, с. 1223—1224.

Карамендин О. С. 1963. К гельминтофауне крупного рогатого скота, импортируемого из Китая и Монголии.— Материалы Научн. конф. ВОГ, 1, с. 123—124.

Крастин И. И. 1957. Телязиозы и их возбудители. Благовещенск, Амурское кн. изд-во, с. 60—91.

Осипов А. Н. 1966. К расшифровке цикла развития нематоды *Setaria altaica* (Rajewskaya, 1928) — паразита пантовых оленей.— Докл. АН СССР, 168, № 1, с. 247—248.

Чойжо У. 1959. Выступление на Международной конференции в Алма-Ате. IV Междунар. конф. по паразитарным болезням. М., Изд. Министерства сельского хозяйства СССР, с. 139—140.

Шоль В. А., Дробищенко Н. Н. 1961. Развитие возбудителя сетариоза маралов в организме мухи-жигалки (*Haematobia stimulans*).—Докл. АН СССР, серия биол., 199, № 2, с. 503—504.

Штакельберг А. А. 1956. Синантропные двукрылые фауны СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР, с. 54, 108, 130.

Шумакович Е. Е. 1934. Первые итоги работ по ветеринарной паразитологии в Монгольской Республике.— Сов. ветеринария, № 6, с. 58—60.

Шумакович Е. Е. 1936. Глистные инвазии и другие паразитарные заболевания домашних животных в МНР (данные трехлетней работы по ветеринарной паразитологии в МНР).— Современная Монголия, № 2, с. 82—92.

Шумакович Е. Е. 1936. Глистные инвазии и другие паразитарные заболевания домашних животных в МНР (окончание).—Современная Монголия, № 3, с. 131—144.

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ СЕНСОРНОГО АППАРАТА У ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД ПОДОТРЯДА *STRIGEATA*

А. А. ШИГИН

За последние годы все большее число исследователей, занимающихся вопросами морфологии, систематики и филогении трематод, указывают на необходимость изучения сенсорного аппарата церкарий, справедливо полагая, что использование его для указанных целей расширяет возможности анализа и делает выводы более убедительными. Несмотря на то, что в сравнительном аспекте сенсорный аппарат церкарий начал изучаться сравнительно недавно (Wagner, 1961; Lie, 1968; Richard, 1968, 1971; Пустовар, 1970; Шигин, 1973), полученные при этом результаты позволяют говорить о перспективности его использования для решения практических задач систематики и филогении трематод. Уже сейчас есть основания полагать, что каждое семейство трематод характеризуется определенным, только ему свойственным общим планом хетотаксии (Wagner, 1961; Lie, 1968; Richard, 1971), а детальное изучение сенсорного аппарата у церкарий нескольких видов родов *Echinostoma* (Lie, 1968), *Schistosoma* (Richard, 1968) и *Diplostomum* (Шигин, 1973) позволило выявить такие особенности топографии и количества сенсилл в некоторых комплексах и группах, которые сделали возможным четко дифференцировать даже виды одного рода.

Учитывая сказанное, мы поставили своей целью изучение таксономического значения сенсорного аппарата у церкарий трематод подотряда *Strigeata*. Первая часть результатов этих исследований была посвящена выявлению видовых различий в сенсорном аппарате церкарий рода *Diplostomum* (Шигин, 1973). Основная задача настоящего исследования сводится к выявлению таксономического значения сенсорного аппарата церкарий применительно к таксонам надвидового ранга. Этой задаче был подчинен и выбор объектов изучения: каждый вид изученных церкарий является представителем отдельного рода; все они вместе входят в состав двух семейств подотр. *Strigeata* — *Strigeidae* и *Diplostomatidae*.

Материал и методика

В сравнительном аспекте изучен сенсорный аппарат церкарий следующих видов трематод.

Семейство *Diplostomatidae* (Poirier, 1886).

Подсемейство *Diplostomatinae* Monticelli, 1888.

1. *Diplostomum spathaceum* (Rud., 1819) от *Limnaea stagnalis*, *Galba palustris* и *Radix auricularia* из головного пруда рыбхоза «Сходня» Московской обл. и из дельты Волги (сборы 1964—1972 гг.).

2. *Ornithodiplostomum scardinii* (Schulman, 1952) от *Physa fontinalis* из дельты Волги (сборы 1964 г.).

3. *Posthodiplostomum brevicaudatum* (Nordmann, 1832) от *Planorbis planorbis* из дельты Волги (сборы 1972 г.).

4. *Tylodelphys clavata* (Nordmann, 1832) от *R. auricularia* из дельты Волги (сборы 1964 г.).

Семейство *Strigeidae* Railliet, 1919

Подсемейство *Strigeinae* Railliet, 1919

5. *Apharyngostrigea* sp. от *G. palustris* из дельты Волги (сборы 1972 г.).

Подсемейство *Codonocephalinae* Sudarikov, 1959.

6. *Codonocephalus urnigerum* (Rud., 1819) от *L. stagnalis* и *G. palustris* из дельты Волги (сборы 1964 и 1972 гг.).

Подсемейство *Cotylurinae* Sudarikov, 1959.

7. *Apatemon gracilis minor* (Jamaguti, 1933) от *L. stagnalis* из дельты Волги (сборы 1964, 1972 гг.).

8. *Cotylurus cornutus* (Rud., 1808) от *L. stagnalis* из головного пруда рыбхоза «Сходня» Московской обл. (сборы 1970 г.).

Кроме того, при характеристике сенсорного аппарата и анализе его таксономического значения использованы данные по *Hysteromorpha triloba* (Rud., 1819) из сем. *Diplostomatidae*, заимствованные из работы Е. А. Клочковой (см. настоящий сборник).

Выявление сенсилл осуществлялось методом импрегнации 0,5—1,0-процентным раствором азотнокислого серебра в описанной нами модификации (Шигин, 1973). Изучение сенсорного аппарата проводилось по постоянным (бальзамным) и временным (в среде диметилфталата) препаратам.

Для решения поставленных задач использовался не весь сенсорный аппарат церкарий, а только отдельные «ключевые» комплексы и группы его, характеризующиеся наибольшим постоянством числа и характера расположения сенсилл у видов одного рода и наиболее доступные для

практического изучения. К их числу мы причисляем: ацетабулярный комплекс, включающий сенсиллы брюшной присоски; латеральный комплекс хвостового ствола и фуркальный комплекс, состоящий из нескольких групп сенсилл, расположенных на фурках хвоста.

Краткая характеристика сенсорного аппарата церкарий некоторых видов *Diplostomatidae* и *Strigeidae*

СЕМЕЙСТВО *DIPLOSTOMATIDAE*

Diplostomum spathaceum (Rud., 1819)

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *А*) представлен девятью сенсиллами, образующими два круга: внутренний из трех и наружный из шести сенсилл. Сенсиллы данного комплекса расположены тремя четко обозначенными группами по три сенсиллы в каждой: одну медианную, занимающую заднюю часть присоски, и две латеральных, расположенных в переднебоковых секторах ее.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *А*) четко разделен на две группы. Передняя группа состоит из двух пар сенсилл, а задняя образована восьмью попарно сближенными сенсиллами, сконцентрированными в последней трети длины хвостового ствола. Сенсиллы передней пары задней группы обычно располагаются одна за другой вдоль продольной оси ствола, а сенсиллы задней пары — поперек ее; две средних пары могут занимать такое же положение, как первая и последняя, но чаще промежуточное между ними положение, располагаясь наискосок к продольной оси хвостового ствола.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *А*) включает 20 сенсилл, образующих четыре группы. Первую или проксимальную группу формируют две пары сенсилл, расположенных у основания фурки на значительном удалении от экскреторной поры. Во второй, поральной группе тоже две пары сенсилл; расположены они в непосредственной близости от экскреторной поры, чаще всего одна впереди, а другая позади нее. Нередки, однако, случаи, когда одна или обе сенсиллы передней пары этой группы несколько смещаются назад за уровень расположения экскреторной поры. Третью, преддистальную группу также составляют четыре сенсиллы, занимающие промежуточное положение между поральной и дистальной группами; расположены они по углам трапеции, широкое основание которой обращено в сторону конца фурки. Четвертая, дистальная группа состоит из восьми попарно сближенных сенсилл, образующих два почти параллельных ряда в концевой части фурки.

Hysteromorpha triloba (Rud., 1819)

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *Б*), как и у предыдущего вида, образован девятью сенсиллами с таким же расположением их во внутреннем (три сенсиллы) и наружном (шесть сенсилл) круге. Сенсиллы внутреннего круга настолько сближены, что почти соприкасаются друг с другом. Они также образуют три группы по три сенсиллы в каждой, но расположение этих групп несколько иное, чем у *D. spathaceum*: медианная группа занимает не заднюю, а переднюю часть присоски, а латеральные группы располагаются в заднебоковых секторах ее.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *Б*) состоит из двух четко обособленных групп: передней и задней. По количеству сенсилл в группах и их общей топографии данный вид не отличается от предыдущего. Разница между ними состоит лишь в том, что у *H. triloba* обычно все сенсиллы задней группы комплекса расположены двумя параллель-

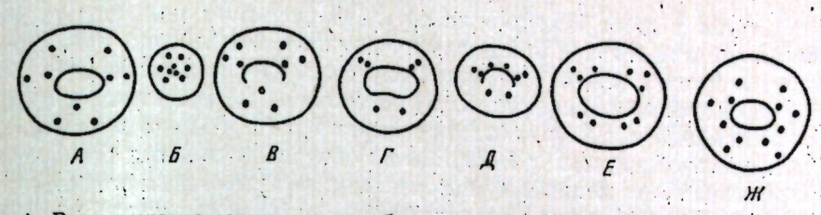


Рис. 1. Расположение сенсилл в ацетабулярном комплексе у церкарий

А — D. spathaceum; *Б — H. triloba*; *В — T. clavata*; *Г — A. g. minor*; *Д — Apharyngostrigea* sp.; *Е — C. urnigerum*; *Ж — C. cornutus*

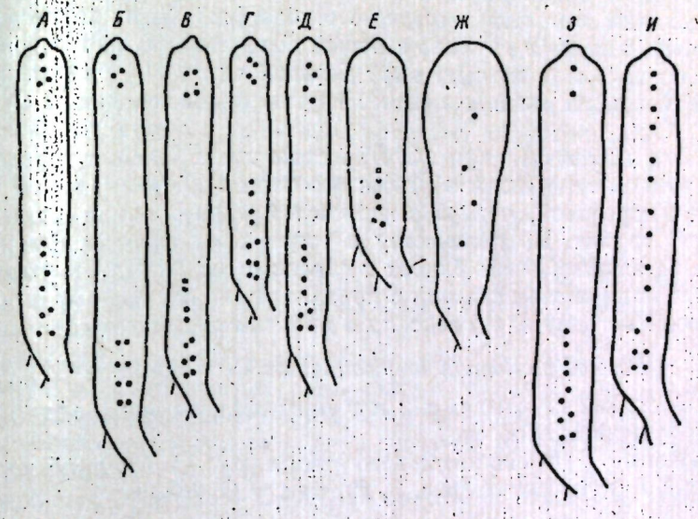


Рис. 2. Расположение сенсилл в латеральном комплексе хвостового ствола у церкарий

А — D. spathaceum; *Б — H. triloba*; *В — O. scardinii*; *Г — P. brevicaudatum*; *Д — T. clavata*; *Е — A. g. minor*; *Ж — Apharyngostrigea* sp.; *З — C. urnigerum*; *И — C. cornutus*

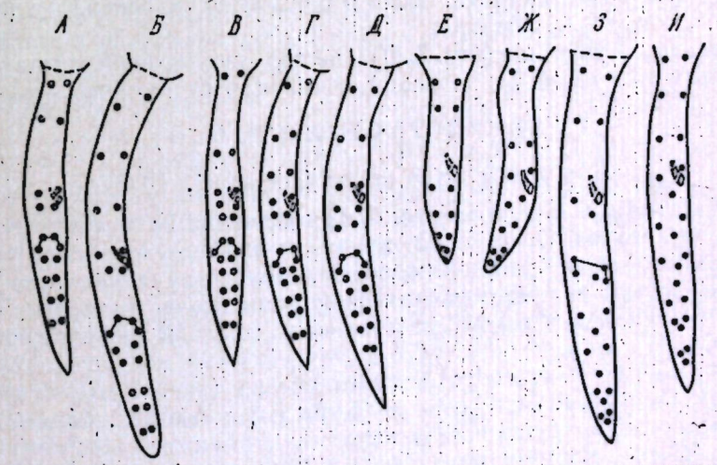


Рис. 3. Расположение сенсилл в фуркальном комплексе (штрихами соединены сенсиллы преддистальной группы)

Обозначения см. на рис. 2

ными рядами и лишь иногда одна из двух передних пар смещается и ориентируется наискосок или вдоль продольной оси ствола; у *D. spathaceum* такого рода смещение передних пар сенсилл закономерно.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *Б*) образован 24 сенсиллами и состоит из таких же, как и у *D. spathaceum*, четырех групп. Однако в дистальной и проксимальной группах у *H. triloba* на одну пару сенсилл больше, чем у *D. spathaceum*. По количеству и характеру расположения сенсилл в поральной и преддистальной группах указанные виды церкарий не различаются.

Ornithodiplostomum scardinii (Schulman, 1952)

Ацетабулярный комплекс отсутствует в связи с отсутствием у церкарий этого вида брюшной присоски.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *В*) четко разделен на переднюю и заднюю группы: в передней группе две пары сенсилл, в задней пять пар, т. е. на одну пару больше, чем у *D. spathaceum* и *T. clavata*. Топография сенсилл в задней группе такая же, как у *D. spathaceum*.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *В*) состоит из 24 сенсилл, расположенных по группам следующим образом: две пары в проксимальной группе, три пары в поральной, четыре сенсиллы в преддистальной и пять пар в дистальной группе. По количеству и топографии сенсилл фуркальный комплекс *O. scardinii* очень близок к таковому *H. triloba*, но отличается от него меньшим числом сенсилл в поральной (на одну пару) и бóльшим числом (тоже на одну пару) сенсилл в проксимальной группе.

Posthodiplostomum brevicaudatum (Nordmann, 1832)

Ацетабулярный комплекс, как и у предыдущего вида, отсутствует в связи с отсутствием присоски.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *Г*) такой же, как у *O. scardinii*, а фуркальный (рис. 3, *Г*), как у *H. triloba*.

Tylodelphys clavata (Nordmann, 1832)

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *В*) включает девять сенсилл, расположенных по такой же схеме, как у *D. spathaceum*.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *Д*) четко поделен на переднюю и заднюю части, число и расположение сенсилл в которых такое же, как у *D. spathaceum*.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *Д*) и по количеству сенсилл и по их расположению идентичен фуркальному комплексу *O. scardinii*.

СЕМЕЙСТВО *STRIGEIDAE*

Apatemon gracilis minor (Jamaguti, 1933)

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *Г*) состоит всего из шести сенсилл, четыре из которых образуют внутренний и две наружный круг. Расположение сенсилл на брюшной присоске довольно изменчиво, но в большинстве случаев они образуют четыре группы по две в переднебоковых (из двух сенсилл каждая) и в заднебоковых (по одной сенсилле) секторах присоски.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *Е*) представлен только задней группой, включающей три пары сенсилл, бóльшая часть из которых расположена в один ряд.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *Е*) очень простой и образован только двумя группами: проксимальной, включающей две пары сенсилл, и дистальной, состоящей из четырех сенсилл, образующих два постепенно сближающихся к вершине фурки ряда.

Apharyngostrigea sp.

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *Д*) объединяет восемь сенсилл, расположенных в два круга: шесть сенсилл во внутреннем и две в наружном. По характеру расположения сенсилл в данном комплексе этот вид похож на предыдущий, но отличается от него двумя дополнительными сенсиллами внутреннего круга.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *Ж*) включает всего четыре сенсиллы, довольно равномерно расположенные вдоль боковой поверхности ствола.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *Ж*) состоит из 14 сенсилл, образующих три группы: проксимальную из двух пар, поральную из одной пары и дистальную из четырех пар. Сенсиллы дистальной группы располагаются несколько асимметрично: по заднему краю фурки они слегка смещены к концу фурки, в результате чего одна из сенсилл предпоследней пары оказывается в непосредственной близости от сильно сближенных сенсилл последней пары. В целом фуркальный комплекс данного вида очень похож на этот же комплекс предыдущего вида и отличается от него только наличием поральный группы, состоящей из одной пары сенсилл.

Codonocephalus urnigerum (Rud., 1819)

Ацетабулярный комплекс (рис. 1, *Е*) состоит из 10 сенсилл, из которых восемь образуют внутренний и две наружный круг. В комплексе различаются четыре группы сенсилл: по две группы из трех сенсилл каждая в передней и по две группы из двух сенсилл каждая в задней части присоски.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *З*) четко разделен на две группы: переднюю из двух сенсилл и заднюю из 10 сенсилл. Сенсиллы задней группы сконцентрированы в задней трети хвостового ствола и расположены так же, как сенсиллы этой группы у *O. scardinii* и *P. brevicaudatum*.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *З*) включает 23 сенсиллы, образующие четыре группы. Проксимальная группа представлена двумя, а поральная одной парой сенсилл. Преддистальная группа имеется, чем данный вид отличается от других *Strigeidae* и сближается с *Diplostomatidae*. Как и у последних, она образована двумя парами сенсилл. Остальные 13 сенсилл образуют дистальную группу; они располагаются тремя сходящимися к концу фурки рядами по четыре сенсиллы в боковых рядах и пять сенсилл в медианном ряду. Первая сенсилла медианного ряда обычно находится на уровне сенсилл преддистальной группы и отличается от них медианным положением.

Cotylurus cornutus (Rud., 1808)

В ацетабулярном комплексе (рис. 1, *Ж*) 12 сенсилл; расположены они двумя кругами по шесть сенсилл в каждом. Четко очерченных групп сенсиллы этого комплекса не образуют.

Латеральный комплекс хвостового ствола (рис. 2, *И*) состоит из 16 сенсилл, довольно равномерно размещенных вдоль боковой стороны хвостового ствола. Бóльшая часть из них образует один продольный ряд и только две-три последние пары принимают обычное для сенсилл задней группы комплекса двухрядное положение.

Фуркальный комплекс (рис. 3, *И*) включает 24 сенсиллы, образующих три группы. Проксимальная группа представлена тремя парами сенсилл, поральная только одной; дистальная группа объединяет 16 сенсилл, расположенных, как у предыдущего вида, в три ряда: по пять сенсилл в боковых и шесть сенсилл в медианном ряду.

Оценка таксономической значимости сенсорного аппарата у церкарий подотряда *Strigeata*

Таксономическая ценность признака, как известно, определяется его способностью выявлять родство организмов. Для практических целей систематики наиболее пригодны так называемые надежные, или ключевые признаки, «которые легко заметить, которые отличаются малой изменчивостью, хорошо сохраняются при фиксации материала и могут служить удобными этикетками для таксонов...» (Майр, 1971, с. 147).

Сенсорный аппарат церкарий, выявленный методом импрегнации азотнокислым серебром, вполне отвечает всем требованиям ключевых признаков (Wagner, 1961; Richard, 1971; Шигин, 1973, и др.). Важной предпосылкой к тому служит то обстоятельство, что сенсорный аппарат — составной элемент нервной системы, системы, несомненно, консервативной и потому наиболее пригодной для выявления филогенетического родства, особенно таксонов высоких рангов. Вместе с тем надо иметь в виду, что сенсорный аппарат церкарий представляет собой периферическую часть этой системы, находящуюся под сильным влиянием факторов внешней среды, а следовательно, и в большей мере подверженной адаптивным изменениям под воздействием этих факторов. К сожалению, этот вопрос, несмотря на его теоретическую и практическую значимость, не нашел пока должного освещения в литературе.

Исходя из особенностей формирования сенсорного аппарата церкарий и самых общих представлений о его функциональном назначении, можно предполагать существование связи между структурой сенсорного аппарата церкарий и кругом промежуточных и дополнительных хозяев, а также с особенностями поведения церкарий в воде.

Процесс формирования сенсорного аппарата происходит на последних этапах развития церкарий в спороцистах и заканчивается к моменту их выхода из моллюска. Поэтому не исключена возможность, что организм моллюска оказывает определенное влияние на сенсорный аппарат церкарий. Выявить это влияние можно сравнением сенсорного аппарата разных видов церкарий, развивающихся в одних видах моллюсков, а также сравнением сенсорного аппарата церкарий одного вида от разных видов моллюсков.

При сопоставлении сенсорного аппарата различных видов церкарий, развивающихся в прудовиках (виды родов *Diplostomum*, *T. clavata*, *A. g. minor*, *Apharyngostrigea* sp., *C. urnigerum* и *C. cornutus*), не удается выявить такие особенности его, которые были бы общими для всей этой группы видов. Сенсорный аппарат перечисленных видов включает почти все модификации комплексов и групп сенсилл, выявленные нами у церкарий подотр. *Strigeata*. Отсутствуют такие общие особенности сенсорного аппарата и у церкарий, развивающихся в моллюсках сем. *Planorbidae*, к числу которых относятся *O. scardinii* и *P. brevicaudatus*. Хотя для этих двух видов и характерен совершенно одинаковый фуркальный комплекс сенсилл, он не является специфической особенностью только названных видов и в такой же мере свойствен *T. clavata* и *O. scardinii*, промежуточными хозяевами которых являются представители других семейств моллюсков, соответственно *Limnaeidae* и *Physidae*.

Не удалось обнаружить существенных различий и в сенсорном аппарате церкарий одного вида, но полученных от разных видов моллюсков. Подобного рода попытки предприняты на примере церкарий *D. spathaceum* и *C. urnigerum*, но в обоих случаях получен отрицательный результат.

Таким образом, имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет сделать вывод, что промежуточный хозяин не оказывает заметного влияния на сенсорный аппарат развивающихся в них церкарий.

Для дальнейшего развития вышедшие из моллюска церкарии должны проникнуть в определенного дополнительного хозяина и совершить в нем, порой, очень сложную миграцию. Несомненно, что сенсорный аппарат выполняет при этом немаловажную роль. Казалось бы, что структура сенсорного аппарата церкарий должна каким-то образом коррелировать-ся с такими особенностями биологии паразита, как круг его дополнительных хозяев и локализация в определенных органах и тканях хозяина.

В качестве дополнительного хозяина изученные виды трематод используют рыб (виды рода *Diplostomum*: *H. triloba*, *O. scardinii*, *P. brevicaudatum*, *T. clavata* и *Apharyngostrigea* sp.), амфибий (*C. urnigerum*), моллюсков (*C. cornutus*) и пиявок (*A. g. minor*).

Сравнение сенсорного аппарата церкарий, развивающихся с участием рыб, показывает, что у большинства видов он действительно имеет много общих черт. У всех церкарий, относящихся к сем. *Diplostomatidae*, очень сходный латеральный комплекс хвостового ствола и фуркальный комплекс; по ацетабулярному комплексу они четко делятся на две группы: группу видов, лишенных этого комплекса (*O. scardinii* и *P. brevicaudatum*), и группу видов, у которых ацетабулярный комплекс образован девятью сенсиллами с почти одинаковой топографией их на присоске. Однако нам представляется преждевременным делать из сказанного вывод о влиянии дополнительного хозяина на сенсорный аппарат церкарий. Дело в том, что указанные виды трематод объединяет не только то, что они развиваются с участием определенной группы хозяев, в данном случае рыб, но и то, что все они являются представителями одного подсемейства. В этом случае с неменьшим основанием можно говорить о сходстве сенсорного аппарата церкарий, обусловленном их филогенетическим родством, а не общностью дополнительных хозяев. Это предположение станет более убедительным, если сравнить сенсорный аппарат перечисленных *Diplostomatidae* с сенсорным аппаратом *Apharyngostrigea* sp., также развивающегося через рыб, но относящегося к другому семейству — *Strigeidae*. Сенсорный аппарат этого вида настолько самобытен и отличен от сенсорного аппарата других видов этой группы, что никаких аналогий здесь проводить не предоставляется возможным (см. таблицу).

Сенсорный аппарат *C. urnigerum*, развивающегося с участием земноводных в качестве дополнительного хозяина, имеет некоторые черты сходства с сенсорным аппаратом группы видов сем. *Diplostomatidae*, развивающихся через рыб. Сходство это касается задней группы латерального комплекса хвостового ствола и наличия преддистальной группы фуркального комплекса, состоящей из четырех сенсилл. Однако ацетабулярный комплекс и дистальная группа фуркального комплекса четко отличают его от *Diplostomatidae* и сближают по дистальной группе фуркального комплекса с *C. cornutus*, развивающегося через моллюсков; а по ацетабулярному комплексу — с *A. g. minor* и *Apharyngostrigea* sp., развивающихся соответственно через пиявок и рыб.

Таким образом, четко выраженной связи между структурой сенсорного аппарата церкарий и кругом дополнительных хозяев, в которых происходит их дальнейшее развитие, установить не удалось.

На примере группы видов, использующих в качестве дополнительных хозяев рыб, предоставляется возможность выявить связь сенсорного аппарата с локализацией паразита в определенных органах и тканях хозяина. Среди этой группы видов имеются паразиты глаза (виды рода *Diplostomum*, *T. clavata* и *P. brevicaudatum*), головного мозга (*O. scardinii*) и мускулатуры тела (*H. triloba*). При сравнении этих видов в указанном плане основное внимание должно быть обращено на ацетабулярный комплекс, поскольку хвост церкарии в момент ее внедрения в рыбу отбрасывается.

Сравнительная характеристика сенсорного аппарата церкарий некоторых родов подотр. *Strigeata* *

Strigeata	Комплексы сенсилл		
	ацетабулярный	латеральный хвостового ствола	фуркальный
Diplostomatidae			
Diplostomum	3+6=9	4+8=12	4+4+4+8=20
Hysteromorpha	3+6=9	4+8=12	6+4+4+10=24
Ornithodiplostomum	отсутствует	4+10=14	4+6+4+10=24
Posthodiplostomum	отсутствует	4+10=14	6+4+4+10=24
Tylodelphys	3+6=9	4+8=12	4+6+4+10=24
Strigeidae			
Apatemon	4+2=6	0+6=6	4+0+0+8=12
Apharyngostrigea	6+2=8	4	4+2+0+8=14
Codonocephalus	8+2=10	2+10=12	4+2+4+13=23
Cotylurus	6+6=12	16	6+2+0+18=24

* Цифрами обозначено число сенсилл: в ацетабулярном комплексе — во внутреннем и наружном круге, в латеральном комплексе хвостового ствола — в передней и задней группе, в фуркальном комплексе — в проксимальной, поральной, преддистальной и дистальной группе; суммой обозначено общее число сенсилл в комплексе.

Паразиты глаза объединяют виды, характеризующиеся как наличием (виды рода *Diplostomum* и *T. clavata*), так и отсутствием (*P. brevicaudatum*) ацетабулярного комплекса, и в этом отношении оказываются сходными, с одной стороны, с паразитом головного мозга (*O. scardinii*), а с другой — с паразитом мускулатуры (*H. triloba*). Следовательно, и локализация паразита в дополнительном хозяине не отражается существенным образом на сенсорном аппарате церкарий.

Не удается установить зависимости сенсорного аппарата и от особенностей образа жизни церкарий в свободном состоянии, в частности от их активности и фото- и геотаксиса. Большинство из изученных видов церкарий, благодаря свойственному им положительному фототаксису и в большей или меньшей степени выраженному отрицательному геотаксису, обычно выделяются из моллюска в одни и тем же, преимущественно утренние и дневные часы суток и держатся в поверхностных слоях воды. Эти во многом сходные черты поведения церкарий не согласуются с тем широким разнообразием модификаций сенсорного аппарата, которым характеризуются изученные виды церкарий.

Резюмируя сказанное о влиянии экологических факторов на сенсорный аппарат церкарий, приходится констатировать, что ни один из них не оказывает существенного влияния на структуру сенсорного аппарата и топографию сенсилл в отдельных комплексах и группах его. Правильнее допустить, что основные причины, обусловившие, с одной стороны, довольно высокую стабильность сенсорного аппарата у отдельных видов церкарий, а с другой — четкую обособленность и самобытность этого аппарата у таксонов надвидового ранга, кроются в филогенезе всей группы *Strigeidida* и ее отдельных таксонов. Если это положение правильное, то сходство сенсорного аппарата у различных церкарий должно явиться и показателем степени их филогенетического родства. В этой связи особого внимания заслуживает сравнительный анализ сенсорного аппарата церкарий, относящихся к различным таксонам данной группы трематод (см. таблицу).

При сравнении сенсорного аппарата церкарий сем. *Diplostomatidae* обращает на себя внимание большое сходство его у представителей различных родов. Это сходство проявляется:

1) в четком делении латерального комплекса хвостового ствола на переднюю и заднюю группы, каждая из которых характеризуется довольно постоянным числом сенсилл: две пары в передней и четыре-пять пар в задней группе;

2) у всех видов сем. *Diplostomatidae* фуркальный комплекс образован четырьмя группами с одинаковым количеством сенсилл в преддистальной группе (четыре сенсиллы) и довольно постоянным числом их в проксимальной (две-три пары), поральной (две-три пары) и дистальной (четыре-пять пар) группах;

3) по ацетабулярному комплексу церкарии этого семейства четко делятся на две группы: группу видов, совсем лишенную этого комплекса (*O. scardinii* и *P. brevicaudatum*), и группу видов, у которых этот комплекс имеется и представлен девятью сенсиллами (остальные виды).

Анализ родовых различий в сенсорном аппарате церкарий внутри групп показывает, что эти различия касаются только количества и топографии сенсилл в фуркальном комплексе и не затрагивают латерального комплекса хвостового ствола. В то же время между собой виды этих групп различаются не только наличием или отсутствием ацетабулярного комплекса, но и по латеральному комплексу хвостового ствола: в задней группе этого комплекса у видов, лишенных брюшной присоски, сенсилл на одну пару больше, чем у видов, имеющих ее. Кстати, эта особенность характерна и для *Cercaria* Richard, 1971 от *Bulinus globosus*, принадлежащей, по мнению автора, либо к роду *Posthodiplostomum*, либо к *Uvulifer* (Richard, 1971).

Весьма показательно, что отмеченные различия в сенсорном аппарате этих двух групп трематод коррелируются со столь же существенными различиями между ними и по другим признакам. У метацеркарий и марит родов *Ornithodiplostomum* и *Posthodiplostomum* отсутствуют псевдоприсоски, тогда как у представителей родов *Diplostomum*, *Tylodelphys* и *Hysteromorpha* они имеются; церкарии первых лишены брюшной присоски и имеют три пары желез проникновения, в то время как у вторых присоска имеется, а желез проникновения только две пары.

Из сказанного видно, что различия между этими двумя группами родов оказываются значительно более существенными чем те, которыми отличаются роды внутри каждой из этих групп трематод. Это позволяет ставить вопрос о целесообразности обоснования в составе сем. *Diplostomatidae*, кроме двух имеющихся подсемейств *Diplostomatidae* и *Crassiphialinae*, еще одного нового подсемейства, в состав которого следует ввести роды *Ornithodiplostomum* и *Posthodiplostomum*, а возможно, и некоторые другие. Вопрос требует проведения специальных исследований, что в задачу данной статьи не входило. В этой связи нам хотелось бы только отметить, что при решении поставленного вопроса немаловажную роль сыграет изучение сенсорного аппарата у представителей других родов сем. *Diplostomatidae*.

У церкарий сем. *Strigeidae* выявить общие черты сенсорного аппарата оказалось значительно труднее. Все они четко отличаются от *Diplostomatidae* и числом и топографией сенсилл во всех рассмотренных комплексах и не менее четко друг от друга.

Ацетабулярный комплекс сенсилл у *Strigeidae*, в отличие от этого комплекса у *Diplostomatidae*, представлен четным числом сенсилл, причем бóльшая часть из них располагается во внутреннем, а не в наружном, как у *Diplostomatidae*, круге.

Латеральный комплекс хвостового ствола у церкарий *Strigeidae* демонстрирует чрезвычайное разнообразие и числа составляющих его сенсилл и особенностей их топографии. У одних видов наблюдается четко выраженное обеднение этого комплекса сенсиллами, которое сопровождается тенденцией к более равномерному распределению их по длине хвостового ствола (*A. g. minor* и *Apharyngostrigea* sp.); у других, наоборот отмечается увеличение числа сенсилл в комплексе, которое также связано с отсутствием деления его на группы (*C. cornutus*). Среди *Strigeidae* по данному комплексу совершенно особое место занимает *C. urnigerum*. У этого вида латеральный комплекс хвостового ствола, как и у *Diplostomatidae*, четко поделен на переднюю и заднюю группы, а задняя группа и по количеству и по топографии сенсилл оказывается идентичной с этой же группой сенсилл у церкарий *O. scardinii* и *P. brevicaudatum*.

Фуркальный комплекс сенсилл у церкарий сем. *Strigeidae* характеризуется отсутствием (за исключением *C. urnigerum*) преддистальной группы, столь характерной для *Diplostomatidae*, и явно выраженной тенденцией уменьшения числа сенсилл в поральной группе. В дистальной группе этого комплекса у некоторых видов, наоборот, наблюдается увеличение числа сенсилл и, что особенно характерно, трехрядное расположение их (*C. urnigerum*, *C. cornutus*).

Рассматривая в целом сенсорный аппарат церкарий изученных видов *Strigeidae*, можно отметить следующие две основные особенности его. Во-первых, он четко отличается от сенсорного аппарата представителей *Diplostomatidae*. Отличия эти, притом весьма существенные, имеются во всех рассмотренных комплексах и касаются как числа сенсилл, так и их расположения в комплексах и группах. Общим для сенсорного аппарата церкарий этих двух семейств является только одно: наличие двух-трех пар сенсилл в проксимальной группе фуркального комплекса (см. таблицу). Во-вторых, родовые различия в сенсорном аппарате церкарий *Strigeidae* выражены значительно ярче, чем у *Diplostomatidae*. Это должно свидетельствовать о меньшей степени родства между изученными родами сем. *Strigeidae*, чем, например, между родами *Diplostomum*, *Tylodelphys* и *Hysteromorpha* сем. *Diplostomatidae*. В таком случае их таксономический ранг должен быть более высоким. Высказанное положение вполне согласуется с современной системой трематод отряда *Strigeidida*, разработанной В. Е. Судариковым (1959). Этот автор на основании изучения и анализа морфологических и биологических особенностей сем. *Strigeidae* счел необходимым обосновать в составе этого семейства, наряду с ранее выделенным подсем. *Strigeinae*, три новых подсемейства: *Cotylurinae*, *Codonocephalinae* и *Pseudoapatemoninae*. Согласно этой системе трематод, изученные нами виды церкарий распределяются по трем разным подсемействам: *Strigeinae*, *Cotylurinae* и *Codonocephalinae*. Этим и следует объяснить отмеченный выше более высокий уровень различий между родами сем. *Strigeidae*: в данном случае к родовым особенностям сенсорного аппарата добавляются подсемейственные, чего нет у *Diplostomatidae*, поскольку все изученные нами виды этого семейства относятся к одному подсемейству.

Таким образом, особенности строения сенсорного аппарата церкарий *Strigeidae* подтверждают правильность обоснования в составе этого семейства указанных подсемейств.

В этом же плане заслуживает внимания и вопрос о систематическом положении рода *Apatemon*. В настоящее время он включен вместе с родом *Cotylurus* и некоторыми другими в состав подсем. *Cotylurinae*. Однако по сенсорному аппарату церкарии *A. g. minor* слишком сильно отличаются от церкарий типичного вида рода *Cotylurus*, чтобы находиться с ним в одном подсемействе. Сенсорный аппарат церкарий *A. g. minor* сильно

обеднен и содержит во всех трех рассмотренных комплексах всего 24 сенсиллы, тогда как у *C. cornutus* их насчитывается 52. Мало общего между этими видами и в топографии сенсилл в каждом комплексе (см. рис. 1—3). Наряду с этим нельзя не заметить очень большое сходство в сенсорном аппарате *A. g. minor* и *Apharyngostrigea* sp. В связи с этим нам представляется более правильным перевести род *Apatemon* из подсем. *Cotylurinae* в подсем. *Strigeinae*.

Подводя итог сказанному о таксономической значимости сенсорного аппарата церкарий подотр. *Strigeata*, можно сделать следующий основной вывод: сенсорный аппарат церкарий имеет большую таксономическую ценность, поскольку он позволяет выявлять филогенетические связи таксонов, различать все таксоны от вида до семейства включительно, методически легко выявляется и сохраняется на фиксированном материале; дальнейшее изучение его окажется, несомненно, полезным как для целей систематики, так и филогении этой группы трематод.

В заключение приведем определительную таблицу родов стригеат на основании особенностей сенсорного аппарата церкарий.

Определительная таблица некоторых родов трематод подотр. *Strigeata* по сенсорному аппарату церкарий

1(4). Ацетабулярный комплекс сенсилл и брюшная присоска отсутствуют — 2
2(3). В проксимальной группе фуркального комплекса две пары сенсилл . . . . . род *Ornithodiplostomum*.
3(2). В проксимальной группе фуркального комплекса три пары сенсилл . . . . . род *Posthodiplostomum*
4(1). Ацетабулярный комплекс сенсилл имеется . . . . . — 5
5(10). В ацетабулярном комплексе девять сенсилл; расположены они тремя группами по три сенсиллы в каждой . . . . . — 6
6(7). Фуркальный комплекс образован 20 сенсиллами; в дистальной группе его четыре пары сенсилл . . . . . род *Diplostomum*
7(6). В фуркальном комплексе 24 сенсиллы; дистальная группа комплекса включает пять пар сенсиллл . . . . . — 8
8(9). В проксимальной группе фуркального комплекса две пары сенсилл. . . . . род *Tylodelphys*.
9(8). В проксимальной группе фуркального комплекса три пары сенсилл . . . . . род *Hysteromorpha*
10(5). Число и расположение сенсилл в ацетабулярном комплексе иное . . — 11
11(12). В ацетабулярном комплексе восемь сенсилл, по четыре сенсиллы с каждой стороны; в фуркальном комплексе 14 сенсилл. . . . . род *Apharyngostrigea* . . . . . — 13
12(11). Число сенсилл в ацетабулярном и фуркальном комплексе иное . .
13(14). Латеральный комплекс хвостового ствола образован 16 сенсиллами, распределенными довольно равномерно по всей длине ствола; четкого деления комплекса на переднюю и заднюю группы нет. . . . . род *Cotylurus* . . . . . .
14(13). В латеральном комплексе хвостового ствола менее 16 сенсилл; комплекс либо разделен на две группы, либо представлен только задней группой . . . . . — 15
15(16). В задней группе латерального комплекса хвостого ствола три пары сенсилл; сенсиллы дистальной группы фуркального комплекса расположены в два ряда . . . . . род *Apatemon*
16(15). В задней группе латерального комплекса хвостого ствола пять пар сенсилл: сенсиллы дистальной группы фуркального комплекса положены в три ряда . . . . . род *Codonocephalus*

ЛИТЕРАТУРА

Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М., Изд-во «Мир», с. 1—454.
Пустовар Н. С. 1970. К вопросу видовой дифференциации личинок трематод семейства *Echinostomatidae*.— Паразитология, 4, № 2, с. 116—121.
Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, В кн.: *К. И. Скрябин.* Трематоды животных и человека, т. 16, М., Изд-во АН СССР, с. 219—631.

Шигин А. А. 1973. Сенсорный аппарат церкарий рода *Diplostomum* (*Trematoda*: *Diplostomatidae*) и его таксономическая значимость.— Труды ГЕЛАН, 23, «Вопросы экологии и таксономии гельминтов», с. 186—195.

Lie K. J. 1968. Studies on *Echinostomatidae* (*Trematoda*) in Malaya. XIII. Integumentary papillae on six species of echinostome cercariae.—J. Parasitol., 52, N 6, p. 1041—1048.

Richard J. 1968. La chétotaxie des cercaires de Schistosomes.— C. r. Acad. sci., 266, p. 1856—1859.

Richard J. 1971. La chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique.— Mem. Mus. nat. hist. natur., 67, p. 1—179.

Wagner A. 1961. Papillae on three species of schistosome cercariae.— J. Parasitol., 47, p. 617—618.

ОБ УЧАСТИИ ВЕТВИСТОУСЫХ РАКООБРАЗНЫХ (*CLADOCERA*) В ЭЛИМИНАЦИИ ЦЕРКАРИЙ РОДА *DIPLOSTOMUM* (*DIPLOSTOMATIDAE*)

А. А. ШИГИН, Т. В. ГОРОВАЯ

Изучение плодовитости трематод рода *Diplostomum* (Шигин, 1965; Шигин, Шигина, 1966) показало, что эта группа гельминтов характеризуется исключительно высокой потенциальной способностью размножения, особенно на партеногенетических стадиях развития. Так, суточная продукция одного моллюска может достигать 100 тыс. и более церкарий, а за всю жизнь зараженный моллюск может произвести до 13,5 млн. церкарий *D. spathaceum*. Поскольку плодовитость организма служит мерилом его суммарной элиминации на всех этапах онтогенеза, а высокая плодовитость является результатом и в то же время показателем столь же высокой общей элиминации (Шмальгаузен, 1969), логично допустить, что в процессе развития указанных трематод от яйца до мариты они подвергаются сильному элиминационному воздействию факторов среды. Особенно сильному воздействию должны подвергаться церкарии, в массе продуцируемые зараженными моллюсками.

Анализ факторов, способных вызвать высокую элиминацию церкарий, позволил предположить, что ведущую роль в этом процессе выполняют биотические факторы. В пользу этого свидетельствуют следующие обстоятельства.

1. Наиболее массовая эмиссия церкарий из моллюсков происходит при таких условиях абиотической среды (температура, освещенность, гидрохимический режим и т. п.), которые являются оптимальными для нормальной жизнедеятельности церкарий.

2. После выхода из моллюска церкарии становятся свободноживущими организмами и, естественно, вступают во взаимодействие с другими компонентами биоценоза. По своим размерам и особенностям поведения они во многом напоминают мелких планктонных ракообразных, которые, будучи кормовыми объектами для многих водных организмов, характеризуются высокой общей элиминацией, вызываемой в первую очередь биотическими факторами среды.

3. Высокая продукция церкарий зараженными моллюсками и нередко довольно высокая плотность последних (до нескольких экземпляров на 1 м^2), казалось бы, должны обеспечить высокую концентрацию церкарий в воде. Однако этого, как правило, не бывает. Достаточно отметить, что гидробиологи-планктонологи очень редко регистрируют в своих пробах церкарий трематод, хотя применяемые ими орудия и методики сбора и обработки планктона позволяют отлавливать и учитывать их. Очень показательны в этом отношении и опыты Стичинской-Юревич по содержанию рыб в садках, установленных непосредственно в зоне обитания промежуточных хозяев трематод *D. spathaceum* в естественном очаге диплостомоза; средняя зараженность подопытных рыб в этих опытах за двое суток возросла не более чем на 15,6 экз. (Styczynska-Jurewicz, 1959). Складывается впечатление, что вышедшие из моллюска церкарии очень быстро, значительно быстрее естественного срока их жизни, исчезают из биоценоза. Естественно предположить, что основными причинами их исчезновения служит, с одной стороны, внедрение церкарий в своих хозяев, а с другой — уничтожение их естественными врагами.

Исходя из сказанного и приняв в качестве рабочей гипотезы положение о том, что в элиминации церкарий из биотопа значительная, если не ведущая, роль принадлежит биоценозу, мы поставили своей задачей выявление роли отдельных компонентов водных биоценозов в элиминации церкарий *D. spathaceum*. Особое внимание при этом было обращено на планктонных ракообразных как наиболее постоянных и массовых компонентов этих биоценозов.

В настоящей работе приводятся результаты экспериментального изучения элиминационных свойств одного из представителей ветвистоусых ракообразных — моины (*Moina macrocopa*) — и дается самая общая оценка роли этих ракообразных в регуляции численности церкарий рода *Diplostomum*.

Материал и методика

Материалом для данного сообщения послужили результаты 16 экспериментов, в которых изучали способности *M. macrocopa* к элиминации церкарий *D. spathaceum*.

Рачков для опытов приобретали в зоомагазине в три срока: 30 августа, 8 и 27 сентября. До включения в опыт их содержали в лаборатории при комнатной температуре (17—19°) в дехлорированной водопроводной воде. На протяжении первых 3—4 суток основная масса рачков держалась в толще воды; в последующие дни происходила прогрессирующая с каждым днем гибель рачков, которой предшествовало их оседание на дно сосуда. Для опытов брали только активных рачков из толщи воды.

Бóльшая часть опытов проведена на моинах, приобретенных 30 августа (опыты 1—10) и 8 сентября (опыты 11—15). Церкарий получали от обыкновенных прудовиков *Limnaea stagnalis*, собранных в головном пруду рыбхоза «Сходня» Московской обл.

Принципиальная схема проведения опытов во всех экспериментах была одинаковой: в стеклянный сосуд со 150 мл воды помещали свежевыделенных церкарий и намеченное количество моин; через определенные промежутки времени из него брали пробы воды объемом 5 мл, проводили подсчет живых церкарий в них и пересчетом на весь объем воды в сосуде определяли общее количество церкарий. Для каждого опыта ставили контроль, при постановке которого соблюдали те же условия, что и в опыте, за исключением одного: в контрольном сосуде рачки отсутствовали. Элиминационные свойства моин определяли по изменению количества церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным.

При описании опытов и анализе их результатов используются следующие обозначения:

C — количество церкарий в опыте и контроле;

C_e — количество элиминированных церкарий, определяемое вычитанием числа церкарий в опыте из их числа в контроле;

n — количество рачков в опыте;

C/n — среднее число церкарий в опыте, приходящихся на одного рачка;

C_e/nt — индекс элиминации; среднее число церкарий, элиминированных одним рачком за 1 час;

t — продолжительность опыта (в часах);

T — время содержания рачков в лаборатории до их поступления в опыт (в сутках).

Описание опытов

Опыт 1

Дата проведения: 31 августа 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 900, C/n — 3,3, t — 4, T — 1.
Результаты опыта: численность церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным снизилась: за 1 час — на 54,4% (с 3150 до 1440), за 2 часа — на 85,5% (с 3090 до 540), за 3 часа — на 91,1% (с 2950 до 210) и за 4 часа — на 99,0% (с 3000 до 30).
C_e — 2970; C_e/nt — 0,83.

Опыт 2

Дата проведения: 31 августа 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 1600, C/n — 1,9, t — 3, T — 1.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным численность церкарий снизилась: за 1 час —на 68,0% (с 3000 до 960), за 2 часа — на 94,3% (с 3150 до 180), за 3 часа — на 98,1% (с 3050 до 60).
C_e — 2990; C_e/nt — 0,60.

Опыт 3

Дата проведения: 1 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 500, C/n — 6,0, t — 7, T — 2.
Результаты опыта: число церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным уменьшилось: за 1 час — на 6,2% (с 2850 до 2670), за 3 часа — на 21,1% (с 2940 до 2310), за 5 час. — на 48,5% (с 3090 до 1590) и за 7 час. — на 68,1% (с 2820 до 900).
C_e — 1920; C_e/nt — 0,55.

Опыт 4

Дата проведения: 1 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 300, C/n — 10,0, t — 7, T — 2.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным численность церкарий сократилась: за 1 час — на 4,5% (с 3090 до 2950), за 3 часа — на 17,5% (с 2910 до 2400), за 5 час. — на 42,0% (с 3150 до 1830) и за 7 час. — на 57,9% (с 2850 до 1200).
C_e — 1650; C_e/nt — 0,79.

Опыт 5

Дата проведения: 5 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 2000, C/n — 1,5, t — 6, T — 6.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным наблюдалось следующее снижение численности церкарий: за 1 час — на 14,3% (с 3150 до 2700), за 3 часа — на 45,7% (с 2960 до 1620), за 5 час. — на 60,9% (с 2910 до 1140) и за 6 час. — на 63,1% (с 2850 до 1050).
C_e — 1800; C_e/nt — 0,15.

Опыт 6

Дата проведения: 5 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 3000, n — 200, C/n — 15, t — 6, T — 6.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным наблюдалось следующее снижение численности церкарий: за 1 час — на 7,1% (с 2910 до 2700), за 3 часа — на 15,1% (с 2850 до 2420), за 5 час. — на 32,1% (с 2850 до 1950) и за 6 час. — на 44,7% (с 2820 до 1560).
C_e — 1260; C_e/nt — 1,05.

Опыт 7

Дата проведения: 6 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 1500, n — 500, C/n — 3,0, t — 6, T — 7.
Результаты опыта: снижение численности церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным составило: за 1 час — 16,0% (с 1500 до 1260), за 3 часа — 51,7% (с 1530 до 750), за 5 час. — 54,8% (с 1410 до 610) и за 6 час. — 61,1% (с 1440 до 560).
C_e — 880, C_e/nt — 0,29.

Опыт 8

Дата проведения: 6 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 1000, n — 500, C/n —2,0, t — 6, T — 7.
Результаты опыта: за время опыта численность церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным снижалась следующим образом: за 1 час — на 8,2% (с 990 до 810), за 3 часа — на 35,6% (с 930 до 600), за 5 час. — на 43,6% (с 900 до 510) и за 6 час. — на 50,0% (с 900 до 450).
C_e — 450; C_e/nt — 0,15.

Опыт 9

Дата проведения: 7 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 9000, n — 500, C/n — 18,0, t — 5, T — 8.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным численность церкарий упала: за 1 час — на 9,2% (с 9000 до 8175), за 3 часа — на 10,0% (с 9080 до 8180) и за 5 час.— тоже на 10,0% (с 8920 до 8020).
C_e — 900; C_e/nt — 0,36.

Опыт 10

Дата проведения: 7 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 500, n — 500, C/n — 1,0, t — 5, T — 8.
Результаты опыта: как и в предыдущем опыте, снижение численности церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным оказалось незначительным и составило: за 1 час. — 6,2% (с 480 до 450), за 3 часа — 11,8% (с 510 до 450) и за 5 час. — 10,0% (с 500 до 450).
C_e — 50; C_e/nt — 0,02.

Опыт 11

Дата проведения: 11 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 9000, n — 1000, C/n — 9,0, t — 6, T — 3.
Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным наблюдалось снижение числа церкарий: за 1 час — на 8,5% (с 9125 до 8400), за 3 часа — на 17,7% (с 9300 до 7650), за 5 час. — на 20,9% (с 9000 до 7130) и за 6 час. — на 32,8% (с 9160 до 6170).
C_e — 2990; C_e/nt — 0,50.

Опыт 12

Дата проведения: 11 сентября 1972 г.
Условия опыта: C — 500, n — 1000, C/n — 0,5, t — 6, T — 3.

Результаты опыта: снижение численности церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным составило: за 1 час — 22,2% (с 540 до 420), за 3 часа —13,4% (с 450 до 390), за 5 час. — 13,4% (с 450 до 390) и за 6 час. — 33,4% (с 540 до 360).

C_e — 180; C_e/nt — 0,03.

Опыт 13

Дата проведения: 12 сентября 1972 г.

Условия опыта: C — 3000, n — 1000, C/n — 3,0, t — 6, T — 4.

Результаты опыта: численность церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным снизилась: за 1 час — на 2,0% (с 2970 до 2910), за 3 часа — на 22,1% (с 2850 до 2220), за 5 час. — на 36,7% (с 2820 до 1800) и за 6 час. — на 42,0% (с 3000 до 1740).

C_e — 1260; C_e/nt — 0,21.

Опыт 14

Дата проведения: 13 сентября 1972 г.

Условия опыта: C — 3000, n — 6400, C/n — 0,5, t — 6, T — 5.

Результаты опыта: наблюдалось следующее снижение численности церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным: за 1 час — на 4,5% (с 2880 до 2770), за 3 часа — на 30,9% (с 3010 до 2090), за 5 час. — на 35,7% (с 2850 до 1630) и за 6 час. — на 48,1% (с 2750 до 1430).

C_e — 1320; C_e/nt — 0,04.

Опыт 15

Дата проведения: 13 сентября 1972 г.

Условия опыта: C — 1500, n — 6400, C/n — 0,2, t — 6, T — 5.

Результаты опыта: наблюдалось следующее снижение численности церкарий в опытном сосуде по сравнению с контрольным: за 1 час — на 43,1% (с 1530 до 870), за 3 часа — на 48,0% (с 1500 до 780), за 5 час. — на 52,8% (с 1460 до 690) и за 6 час. — на 74,4% (с 1530 до 390).

C_e — 1140; C_e/nt — 0,03.

Опыт 16

Дата проведения: 28 сентября 1972 г.

Условия опыта: C — 500, n — 500, C/n — 1,0, t — 5, T — 1.

Результаты опыта: в опытном сосуде по сравнению с контрольным наблюдалось следующее снижение численности церкарий: за 1 час — на 26,1% (с 540 до 420), за 3 часа — на 46,7% (с 450 до 240), за 5 час. — на 73,1% (с 450 до 120).

C_e — 330; C_e/nt — 0,13.

Обсуждение материала

Результаты проведенных опытов наглядно показали, что при совместном содержании рачков *M. macrocopa* и церкарий *D. spathaceum* численность церкарий резко сокращалась, в то время как в контрольных сосудах, где рачки отсутствовали, она оставалась практически неизменной. Это дает основание считать, что использованные в экспериментах рачки обладают определенными элиминационными свойствами по отношению к церкариям и могут участвовать в регуляции их численности в естественных биотопах. Установление этого факта, естественно, требует изыскания соответствующего критерия, с помощью которого можно было бы оценить элиминационные свойства рачков и определить влияние отдельных факторов среды на проявление этих свойств в конкретных условиях эксперимента. В качестве такого критерия нами использован индекс элиминации, под которым мы подразумеваем среднее число церкарий, элиминируемых одним рачком за один час.

В наших опытах величина индекса элиминации оказалась весьма вариабельной и колебалась в пределах от 0,02 до 1,05. Такая высокая изменчивость этого показателя свидетельствует о том, что на проявление элиминационных свойств рачков определенный отпечаток накладывают изменяемые условия опытов, а именно продолжительность опыта, концентрация рачков и церкарий в опытных сосудах и активность рачков, определяемая сроком их содержания в лаборатории до момента использования в опыте.

Имеющийся в нашем распоряжении материал, ввиду его ограниченности, не позволяет с достаточной полнотой и достоверностью оценить количественную сторону воздействия каждого из перечисленных факторов на процесс элиминации церкарий моинами. Однако принципиальный ответ на этот вопрос они позволяют дать.

Наиболее очевидным фактором, влияющим на интенсивность элиминации, следует признать длительность контакта элиминатора (рачка) и элиминируемого объекта (церкарий). Как явствует из описания экспериментов, почти во всех опытных сосудах наблюдалась четко выраженная зависимость увеличения числа элиминированных церкарий от длительности опыта. Слабо выраженной эта зависимость оказалась только в двух опытах (опыты 9 и 10), в которых использовалась самая «старая» культура рачков и в которых общая элиминация церкарий оказалась очень низкой.

Об этом же говорят и цифровые данные о росте общего числа элиминированных церкарий по мере удлинения срока наблюдений в опытах. Так, за первый час во всех опытах было элиминировано 8800 церкарий, за 3 часа их число возросло до 14900, а за 5 час. — до 18910. Здесь уместно заметить также, что хотя с удлинением срока опыта общая сумма элиминированных церкарий возрастает, средний прирост их за каждый последующий час, наоборот, постепенно падает. Если за первый час во всех опытах было элиминировано 8800 церкарий, то за второй и третий часы это число сократилось в среднем до 3050, а за четвертый и пятый — до 2005.

Вторым фактором, оказывающим сильное влияние на проявление элиминационных свойств *M. macrocopa*, следует признать физиологическое состояние рачков, их активность. Как уже отмечалось, до поступления в опыт рачки некоторое время (до 8 суток) содержались в лаборатории в условиях малопригодных для их нормального существования. В связи с этим их жизненная активность постепенно падала, а смертность прогрессивно увеличивалась. Разумеется, это не могло не отразиться на их элиминационных способностях. Анализ результатов опытов показал, что рачки из только что приобретенных культур характеризуются более высоким индексом элиминации, чем рачки из «старых» культур, длительное время содержащихся в лаборатории. Так, средний «возраст» культур, рачки из которых обеспечили наиболее высокий индекс элиминации (более 0,5), составил 2,4 суток, тогда как в остальных опытах, где этот индекс был более низким, средний «возраст» культур оказался вдвое большим и составил 5 суток. Не менее показательно в этом плане и сравнение интенсивности элиминационного процесса рачками из самых «молодых» однодневных (опыты 1,2 и 16) и самых «старых», восьмидневных (опыты 9 и 10) культур. Первые за время опыта элиминировали от 73,1 до 99,0% данных им церкарий, вторые — всего лишь 10,0%. В остальных опытах, в которых использовались рачки, содержащиеся в лаборатории от 2 до 7 суток, снижение численности церкарий в опытных сосудах по сравнению с контрольными составило от 20,9 до 60,9%; все они по этому пока-

зателю заняли промежуточное положение между опытами с самыми «молодыми» и самыми «старыми» культурами моин.

Для понимания роли планктонных организмов в элиминации церкарий не только в опытах, но и в естественных условиях особо важен вопрос о влиянии на интенсивность элиминации концентрации рачков и церкарий, а также соотношение числа тех и других. В своих экспериментах мы стремились создать более высокую, чем в естественных условиях, плотность рачков и церкарий, полагая, что в этих условиях элиминационные свойства моин проявятся полнее и легче будут выявлены. Вместе с тем и на этом, специально завышенном уровне плотности мы стремились изменять концентрации рачков и церкарий, а также их соотношений с тем, чтобы выявить общие тенденции воздействия этих факторов на ход элиминационного процесса.

В самых общих чертах влияние указанных факторов на процесс элиминации церкарий сводится к существованию прямой зависимости интенсивности элиминации от концентрации церкарий и соотношения числа церкарий к числу рачков и обратной зависимости ее от концентрации рачков (табл. 1, 2 и 3).

Таблица 1

Влияние концентрации церкарий *D. spathaceum* на элиминацию их моинами *M. macrocopa*

Условия опыта	Номера опытов								
	9	3	7	8	16	10	11	13	12
Число моин в опыте	500					1000			
Концентрация церкарий, экз. в 1 мл	60	20	10	6,7	3,3	3,3	60	20	3,3
Индекс элиминации	0,36	0,55	0,29	0,15	0,13	0,02	0,50	0,21	0,03
Время содержания моин в лаборатории, сутки	8	2	7	7	1	8	3	4	3

Таблица 2

Влияние концентрации моин *M. macrocopa* на элиминацию ими церкарий *D. spathaceum*

(при концентрации церкарий 20 экз. в 1 мл)

Условия опыта	Номера опыта							
	6	4	3	1	13	2	5	14
Концентрация моин, экз. в 1 мл	1,3	2,0	3,3	6,0	6,7	10,7	13,3	42,7
Индекс элиминации	1,05	0,79	0,55	0,83	0,21	0,60	0,15	0,04
Время содержания моин в лаборатории, сутки	6	2	2	1	3	1	6	5

Таблица 3

Зависимость индекса элиминации (ИЭ) от соотношения численности церкарий и моин (С/п) в опыте

Зависимость	Номера опытов			
	10, 12, 14, 15, 16	1, 2, 5, 8, 7, 13	3, 11	4, 6, 9
С/п	0,2—1,0	1,5—3,3	6—9	10—18
ИЭ	0,05	0,37	0,57	0,73

Из указанных зависимостей особого внимания заслуживает последняя, позволяющая полагать, что использованные нами концентрации рачков были неоправданно завышены и не позволили полностью раскрыть элиминационные свойства моин в отношении церкарий *D. spathaceum*. В наших опытах максимальная величина индекса элиминации оказалась равной 1,05 и наблюдалась в опыте 6. В этом опыте концентрация рачков была наименьшей из всех опытов (1,3 рачка на 1 мл воды) и вплотную приближалась к максимальным концентрациям ветвистоусых ракообразных, нередко состоящих почти исключительно из моин, наблюдаемых в биоценозах озер и водохранилищ (Жадин, Герд, 1961). Поэтому не исключена возможность, что при более низких концентрациях рачков, таких, которые более свойственны естественным биоценозам, элиминационные способности моин раскроются полнее, а их индекс элиминации окажется выше того максимального, который наблюдался в наших опытах. Этому может способствовать и более высокая в естественных условиях, чем в опытах, активность рачков.

В заключение нам хотелось бы предпринять попытку определения элиминационного потенциала рачкового планктона естественных биоценозов применительно к церкариям рода *Diplostomum*. Мы понимаем, что перенос экспериментальных данных на естественные условия нередко приводит к большим ошибкам в оценке явлений и в прогнозах. И тем не менее мы вынуждены прибегнуть к этому, поскольку пока нет других возможностей для оценки научной и практической значимости изучаемого явления и определения задач дальнейших исследований.

Нам представляется, что не будет преувеличением принять за основу, что в течение суток одна моина способна элиминировать до 10 церкарий *D. spathaceum*. Эта цифра определена исходя из среднего показателя индекса элиминации, наблюдаемого в наших опытах, в которых, как было показано выше, далеко не все условия для проявления элиминационных свойств моин были лучшими по сравнению с условиями в естественных водоемах. Приняв это, мы должны будем определить элиминационный потенциал любого объема воды цифрой, на порядок более высокой, чем численность рачков в нем. Известно, что численность рачков в 1 м³ может достигать нескольких сот тысяч и даже миллиона (Жадин, Герд, 1961). Следовательно, находящиеся в нем рачки способны за сутки элиминировать миллионы и даже десятки миллионов церкарий, т. е. суточную продукцию нескольких десятков крупных моллюков. Если при этом учесть, что даже в крупных очагах диплостомоза плотность зараженных моллюсков редко превышает одного на 1 м², то станет очевидным, сколь велики потенциальные возможности рачкового планктона в ограничении численности церкарий рода *Diplostomum* — возбудителей опасного и широко распространенного заболевания рыб.

Исходя из сказанного, можно уже сейчас с достаточным основанием утверждать, что изучение элиминационных свойств ракообразных, равно как и других компонентов водных биоценозов,— это важная и в теоретическом и в практическом отношении задача, решение которой может наметить принципиально новые меры профилактики трематодозов водных животных посредством такого изменения структуры биоценоза, при котором профилактический эффект мероприятий будет сочетаться с повышением общей биологической продуктивности водоема.

ЛИТЕРАТУРА

Жадин В. И., Герд С. В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М., с. 1—599.

Шигин А. А. 1965. К вопросу о плодовитости гельминтов. Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток, с. 329—333.

Шигин А. А., Шигина Н. Г. 1966. О характере зависимости между размером моллюска и числом продуцируемых им церкариев *Diplostomum spathaceum* (Rud., 1819). Материалы к научной конференции Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., с. 327—330.

Шмальгаузен И. И. 1969. Проблемы дарвинизма. Л., «Наука», с. 1—493.

Styczynska-Jurewicz E. 1959. Expansion of cercariae of *Diplostomum spathaceum* Rud. 1819, a common parasite of fishes, in the littoral zone of the lake.— Polsk. arch. hydrobiol., 6, N XIX, p. 105—116.

ИЗУЧЕНИЕ ОТДАЛЕННОГО ДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ЭМБРИОНАЛЬНОЕ И ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ ОКСИУРАТ И ИЗМЕНЕНИЙ ИХ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ПРИ ОБЛУЧЕНИИ В РЯДЕ ПОКОЛЕНИЙ

Н. П. ШИХОБАЛОВА, Л. С. КОРСАК-ПАРУЖИНСКАЯ

Многочисленными работами советских и зарубежных авторов показано, что ионизирующее облучение яиц гельминтов оказывает задерживающее, а нередко, и пагубное влияние на эмбриональное и постэмбриональное развитие паразитов. Показано также, что ионизирующее облучение может оказывать не только непосредственное, но и отдаленное) воздействие на развитие гельминтов в ряде последующих поколений. О таком влиянии на нематод говорит, в частности, В. А. Бритов (1965, наблюдавший за жизнеспособностью трихинелл, развивавшихся из облученных личинок. Он не приводит деталей своих наблюдений, но отмечает, что только в четвертом поколении репродуктивная способность трихинелл восстановилась полностью. Проведенными нами исследованиями показано, что однократное радиоактивное облучение оказывает отдаленное воздействие на развитие паразитических нематод в ряде последующих поколений. Исследования проведены на нематодах различных систематических групп (*Ascaridia galli*, *Trichocephalus muris*, *Syngamus trachea*) (Шихобалова, Паружинская, 1968а, 1969, 1973).

Несомненный интерес представляет также вопрос о возможности создания радиоустойчивых расс гельминтов в результате повторных облучений. Этот вопрос на трихинеллах был рассмотрен Гульдом с соавторами (Gould a. oth., 1955), а также Эликэта (Alicata, 1956). Эти исследователи, изучавшие возможность использования ионизирующей радиации в целях обезвреживания свиных туш, пораженных трихинеллами, пришли к заключению, что повторные облучения (в ряде поколений) не повышают резистентности личинок трихинелл.

Наши исследования показали, что повторное облучение в ряде поколений приводит к изменению радиочувствительности нематод, но в сторону ее повышения. Такие данные нами получены при облучении яиц аскаридий, власоглавов, сингамусов (Шихобалова, Паружинская, 1968б, 1969, 1973). Мы полагаем, что сведения об особенностях радиочувствительности отдельных видов гельминтов и их реакции на повторные облучения будут ценным материалом при решении вопросов о возможности использования радиации для обезвреживания объектов внешней среды (сточные воды и их осадок). Трудно допустить, что в результате однократного облучения можно будет достигнуть гибели всех яиц гельминтов. Часть яиц, безусловно, сохранит жизнеспособность, и, попав в благоприятные условия, паразиты смогут завершить эмбриональное, а затем в определенном проценте и постэмбриональное развитие. Однако судьба новых генераций гельминтов, развившихся после однократного облучения, еще не достаточно изучена. Изучая действие ионизирующей радиации на паразитические нематоды различных систематических групп, мы сочли целесообразным провести ряд наблюдений и на представителях оксиурат.

Данная работа посвящена исследованиям судьбы оксиурат, развивающихся после облучения яиц в последующих поколениях, и исследованию вопроса об изменении радиорезистентности в результате повторных облучений. Исследования проводились на *Ganguleterakis spumosa* (Schneider, 1866), паразите грызунов, и *Heterakis gallinarum* (Schrank, 1788), паразите птиц.

Работ, посвященных действию ионизирующей радиации на яйца оксиурат, очень мало. Остлинд и Хансен (Ostlind, Hansen, 1966), изучавшие действие рентгеновских лучей на яйца *Heterakis gallinarum*, пришли к заключению, что облучение несегментированных яиц дозами, достигшими 64 000 р, вызывает задержку в развитии, а дозой 120 000 р их полностью губит. Нами (Шихобалова, Паружинская, 1971) проведено изучение ионизирующего облучения яиц *Heterakis gallinarum* и *Ganguleterakis spumosa* на их эмбриональное и постэмбриональное развитие. В итоге мы пришли к заключению, что яйца *G. spumosa* обладают несколько более высокой радиочувствительностью, чем яйца *Heterakis gallinarum*. После облучения дозой в 40 000 р яйца *G. spumosa* достигали инвазионной стадии в 57,5% (в среднем), а яйца *H. gallinarum* — в 71,1% (по отношению к контролю, после облучения дозой в 80 000 р практически все яйца *G. spumosa* в наших экспериментах погибали, не достигнув инвазионной стадии, в то время как в яйцах *H. gallinarum* у 28,3% завершалось эмбриональное развитие). Облучение яиц на стадии инвазионной личинки также выявило более высокую радиочувствительность *G. spumosa*. При заражении личинками, облученными дозами в 30 000 р и большими, ни в одном опыте гангулетеракисов в мышах обнаружено не было, в то время как гетеракисы в цыплятах, хотя и в небольшом количестве, были найдены и после заражения их личинками, облученными дозой в 40 000 и даже 60 000 р.

Материал и методика

Яйца *Heterakis gallinarum* выделялись из самок паразитов, извлеченных из кишечников искусственно зараженных цыплят. Яйца *Ganguleterakis spumosa* выделялись из самок паразитов, развившихся в искусственно инвазированных мышах. Затем они отмывались и помещались в маленькие чашечки Петри из плексиглаза под слой воды 1,5—2 мм. Облучение яиц производилось в секторе источников излучений и дозиметрии при институте Общей генетики АН СССР лучами Рентгена от аппарата РУП-200-20-5. Облучение яиц производилось однократно. После облучения яйца *H. gallinarum* содержались в воде в чашках Петри с добавлением нескольких капель жидкости Барбагалло, а яйца *Ganguleterakis spumosa* в 1-процентном растворе соляной кислоты при температуре 26°. Просмотр яиц проводился два раза в неделю (по 200 яиц). В опытах, в которых облучению подвергались яйца с законченным эмбриональным развитием, заражение животных проводилось в день облучения. При заражении цыплят (25—30-дневного возраста) им вводилось per os по 250 инвазионных яиц гетеракисов, а при заражении мышей (трехнедельных) по 150 инвазионных яиц гангулетеракисов. В каждой экспериментальной группе было по 15—20 животных. Контрольные группы заражались яйца-

ми, не подвергавшимися облучению. Вскрывали животных на 20-й день (по 5 экз. из каждой группы), чтобы выявить интенсивность инвазии юными формами, и на 50—60-й день (по 10 экз.), т. е. в период, когда все паразиты достигают половозрелого состояния. Наблюдения за эмбриональным и постэмбриональным развитием проводились в четырех последовательных поколениях.

Изучение отдаленного действия ионизирующей радиации на развитие оксиурат

Ganguleterakis spumosa

Результаты изучения отдаленных последствий облучения яиц гангулетеракисов представлены в табл. 1 и на рис. 1 и 2 (в среднем по двум опытам).

Влияние ионизирующего облучения особенно резко проявляется во втором поколении (рис. 1).

До инвазионной стадии во втором поколении развилось только 34,3% (по отношению к контролю), причем наблюдалось замедленное развитие облученных яиц. На восьмой день процент яиц, содержащих морулу, был равен 63,5%, бластулу — 17% и гаструлу — 19,5%; в контроле морулу содержали 37% яиц, бластулу — 0 и гаструлу — 63%. В третьем поколении задержка в развитии яиц была менее выраженной, а в четвертом ее практически не было.

Наблюдения за постэмбриональным развитием показали, что жизнеспособность паразитов во втором и третьем поколениях оказалась значительно пониженной. Среднее число ювенильных форм, развившихся из яиц, выделенных из самок гангулетеракисов во втором и третьем поколениях, судя по вскрытиям, проведенным на 20-й день, оказалось значительно меньшим, чем в контроле.

Таблица 1

Влияние ионизирующего облучения яиц (лучи Рентгена) на развитие *Ganguleterakis spumosa* в последующих поколениях

Группа	I поколение			II поколение		
	Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
	Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине		Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине	
		20-й день	60-й день		20-й день	60-й день
Облучение яиц, не приступивших к делению (доза 30 000 р)						
Опыт	49,2	36,3±3,4	20,7±2,6 ♀:♂=2,3:1	23	15,2±2,8	10,5±2,4 ♀:♂=1,7:1
Контроль	71,7	60,6±3,3	53,1±2,2 ♀:♂=1:1	67	57±3,2	46,6±3,5 ♀:♂=1,2:1
Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 2000 р)						
Опыт			16,1±3,3 ♀:♂=2,7:1	18,6		12,4±2,2 ♀:♂=1,5:1
Контроль			24,6±5,6 ♀:♂=1,2:1	79		33,5±3,1 ♀:♂=1:1

В четвертом поколении различий не установлено, что говорит об отсутствии влияния ионизирующей радиации на эмбриональное развитие (см. табл. 1).

Число половозрелых гангулетеракисов, обнаруженных на 55—60-й день после заражения, было также значительно меньшим, чем в контроле.

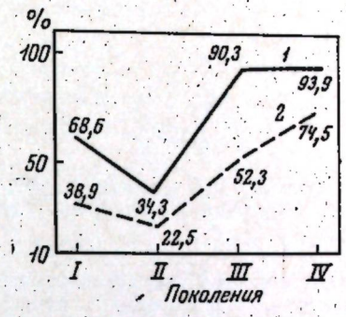


Рис. 1. Отдаленное действие ионизирующей радиации на развитие *Ganguleterakis spumosa* после облучения яиц на стадии одного бластомера дозой в 30 000 р

1 — эмбриональное развитие, % к контролю;
2 — постэмбриональное развитие, % к контролю

Во втором поколении до половозрелого состояния у экспериментальных мышей развилось 22,5% паразитов, в третьем — 52,3% (по отношению к контролю). Однако в четвертом поколении процент взрослых паразитов сравнялся с контролем (см. рис. 1). Соотношения между числом развившихся самцов и самок гангулетеракисов показывают, что у экспериментальных животных процент самок оказывается несколько большим, чем у контрольных. Это наблюдение также подтверждает факт отдаленного воздействия ионизирующей радиации.

После облучения дозой в 2000 р яиц с завершенным эмбриональным развитием во втором поколении до инвазионной стадии яйца развились в значительно меньшем проценте, чем в контроле. По отношению к контролю во втором поколении развилось 22,3% яиц, в третьем — 81,8% и в четвертом — 91,1% (рис. 2). Одновременно наблюдалось также

III поколение			IV поколение		
Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине		Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине	
	20-й день	60-й день		20-й день	60-й день
Облучение яиц, не приступивших к делению (доза 30 000 р)					
63,5	31,3±6,2	17,8±3,6 ♀:♂=1,5:1	61,5	46,6±3,3	28,2±2,5 ♀:♂=1,5:1
70,3	47,8±4,2	34±2,5 ♀:♂=1:1	65,5	45,8±4,9	38±2,6 ♀:♂=1,3:1
Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 2000 р)					
71		52,4±3,8 ♀:♂=1,4:1	71,7		58,1±2,8 ♀:♂=1,3:1
86,7		64,3±2,7 ♀:♂=1,3:1	78,7		66,1±2,2 ♀:♂=1,2:1

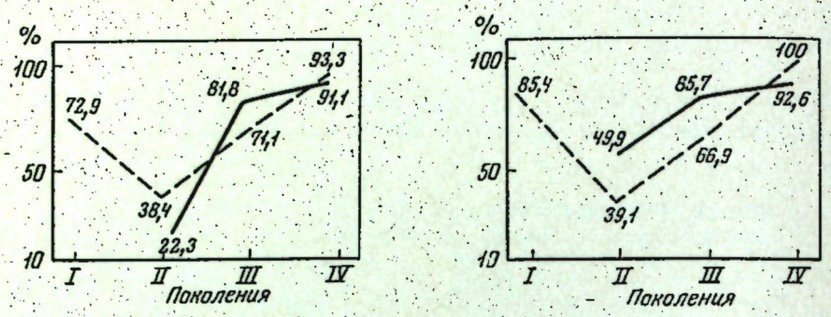


Рис. 2. Отдаленное действие ионизирующей радиации на развитие *Ganguleterakis spumosa* после облучения яиц на стадии инвазионной личинки дозой в 2000 р

Обозначения см. на рис. 1

Рис. 3. Отдаленное действие ионизирующей радиации на развитие *Heterakis gallinarum* после облучения яиц на стадии инвазионной личинки дозой в 2000 р

Обозначение см. на рис. 1

ослабление инвазионной способности личинок. Во втором поколении у экспериментальных животных развилось в среднем 38,4% паразитов, в третьем — 71,1% (по отношению к контролю). В четвертом поколении отличий в жизнеспособности указанных нематод (по сравнению с контролем) практически не наблюдалось (см. рис. 2). Эти данные говорят о том, что отдаленные последствия ионизирующего облучения проявляются и в процессе постэмбрионального развития гангулетеракисов.

Heterakis gallinarum

Облучению подвергались яйца, находившиеся на стадии инвазионной личинки, дозой в 2000 р. Средние данные по двум опытам приведены в табл. 2 и на рис. 3.

Облучение яиц гетеракисов с завершенным эмбриональным развитием оказывает довольно сильное влияние на развитие паразитов в последующих поколениях. Влияние на эмбриональное развитие особенно резко проявлялось во втором поколении, было значительно менее выраженным в третьем поколении, и в четвертом различий в развитии не наблюдалось. Постэмбриональное развитие было также нарушенным. Вскрытия, проведенные на 20-й день, показали, что во втором поколении среднее число юных паразитов у экспериментальных цыплят было значительно меньшим во втором и третьем поколениях и сравнялось в четвертом. До половозрелого состояния во втором поколении гетеракисы развились в среднем в 39,1% (по отношению к контролю), в третьем — в 66,9%, а в четвертом различий в числе развившихся паразитов практически не было.

Таблица 2

Влияние ионизирующего облучения яиц (лучи Рентгена) на развитие *Heterakis gallinarum* в последующих поколениях

Группа	I поколение		II поколение		
	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине		Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине	
	20-й день	60-й день		20-й день	60-й день
Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 2000 р)					
Опыт	28,1±9,1	36,4±4,3 ♀:♂=1,2:1	37,5	14,6±2,6	13,2±2,2 ♀:♂=1:1
Контроль	50,7±7,7	42,7±4,3 ♀:♂=0,8:1	75,2	48,2±5,1	20,9±5,8 ♀:♂=1,1:1
60	82,5±23,5	39,6±7,9 ♀:♂=1,1:1	62,5	66,2±4,8	72,8±6,5 ♀:♂=1,1:1
70	129±11,5	57,2±10,5 ♀:♂=1:1	67,5	64,2±3,1	60,4±8,8 ♀:♂=1:1

Изучение изменений в радиочувствительности оксиурат в результате облучения яиц в ряде последовательных поколений

Облучению подвергались яйца гангулетеракисов и гетеракисов на стадии одного бластомера и инвазионной личинки.

Ganguleterakis spumosa

Результаты исследований представлены в табл. 3 и на рис. 4.

В результате повторных облучений яиц радиочувствительность гангулетеракисов повышается, что проявляется как в период эмбрионального, так и постэмбрионального развития. Наблюдения за эмбриональным развитием паразитов после четырехкратного облучения яиц на стадии одного бластомера показали, что после первого облучения до инвазионной стадии яйца достигли в среднем в 49,2% (68,6% к контролю 1, не облучавшемуся), после облучения во втором поколении — в 15% (33% к контролю 2, облучавшемуся однократно одновременно со вторым облучением) и в третьем — в 4,5% (10,8% к контрою 3, облучавшемуся однократно одновременно с третьим облучением). После четвертого облучения яйца гангулетеракисов совсем не развились (рис. 4).

Облучение в ряде поколений яиц, содержащих инвазионную личинку, также приводит к повышению радиочувствительности. Наблюдения показали, что яйца гангулетеракисов, полученные из самок, развившихся из яиц, развившихся первый раз, развились до инвазионной стадии в 28,5% (при 80% в контроле), а яйца самок, развившихся из яиц, облучавшихся в двух поколениях, — в 8,5% (при 73,7% в контроле). В яйцах, полученных из самок, развившихся из яиц, облучавшихся в трех поколениях, эмбриональное развитие не было завершено.

Повышение радиочувствительности проявлялось и в процессе постэмбрионального развития.

III поколение			IV поколение		
Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие		Эмбриональное развитие	Постэмбриональное развитие	
Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине		Средний процент яиц, достигших инвазионной стадии	Среднее число паразитов, развившихся в хозяине	
	20-й день	60-й день		20-й день	60-й день

Таблица 3

Изменения в постэмбриональном развитии *Ganguleterakis spumosa* после облучения яиц в ряде последовательных поколений
(по результатам вскрытия мышей на 60-й день после заражения)

Группа	I поколение					II поколение				
	Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂	Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂
Результаты облучения яиц, не приступивших										
Э	+	26,3±2,7	17,7	8,4	2,1 : 1	+	9,7±2,1	6,9	3	2,4 : 1
К1	—	48,1±2,1	24	24,1	1 : 1	—	66,1±3,5	34	32,1	1 : 1
К2	—					+	39,3±2,9	28,2	11,1	2,4 : 1
К3										
Результаты облучения яиц на стадии										
Э	+	49,6±3,2	35,8	13,8	2,6 : 1	+	27,5±3,2	24,4	3,1	7,9 : 1
К1	—	53,8±2,3	28,8	25	1,2 : 1	—	58,2±2,4	33,4	24,8	1,3 : 1
К2						+	47,6±3,9	38,2	9,4	4 : 1
К3										

Вскрытия как на 20, так и на 60-й день после заражения показали, что повторные облучения яиц снижают число паразитов, развившихся в организме хозяина. Вскрытия мышей на 20-й день после заражения выявили значительно меньшее количество гангулетеракисов у мышей, получавших яйца, облучавшиеся в ряде поколений. У мышей, получавших яйца, облучавшиеся на одном бластомере один раз (в первом поколении), на 20-й день было обнаружено по 33,5 ± 4,6 паразитов; у мышей, получавших яйца, развившиеся после второго облучения,— по 15,3 ± 1,4 паразита (что составило 36,3% по отношению к контролю 2, подвергавшемуся однократному облучению одновременно со вторым облучением яиц экспериментальной культуры). У мышей, зараженных яйцами, облучавшимися в третьем поколении, обнаружено по 1,5 ± 0,6 экз. (что составило 6,7% к контролю 3). Аналогичные изменения наблюдались в числе паразитов, развившихся к 20-му дню после облучения яиц на стадии инвазионной личинки. У мышей, получавших яйца от самок, развившихся из облученных яиц в первом поколении, оказалось по 19 ± 5,8 паразитов, во втором — по 24,3±4,5 (73% к контролю 2), в третьем — по 10,6 ± 5,0 паразитов (24,4% к контролю 3).

Рис. 4. Изменение в эмбриональном развитии яиц *Ganguleterakis spumosa*, облученных на стадии одного бластомера в четырех последовательных поколениях дозой в 30 000 р (приведены проценты яиц, развивающихся до инвазионной стадии)

1 — яйца экспериментальные, подвергавшиеся облучению в каждом поколении; *2* — контроль (I) — яйца не облучались; *3* — контроль (II, III, IV) — яйца, облучавшиеся однократно, одновременно с соответствующим облучением экспериментальных яиц

Облучение	III поколение Всего	♀	♂	♀ : ♂
к делению (доза 30 000 р)				
+	1,9±0,2	1	0,9	1,7 : 1
—	45,6±4	25,6	20	1,2 : 1
+	18±4,3	12,5	5,5	2,2 : 1
инвазионной личинки (доза 2000 р)				
+	3,3±0,6	3	0,1	30 : 1
—	41,0±4,3	23,4	17,6	1,3 : 1
+	28,3±3,7	20,3	8	2,6 : 1

Результаты вскрытия мышей на 60-й день также показали, что повторное облучение яиц вызывает повышение радиочувствительности гангулетеракисов (см. табл. 3).

Процент паразитов, развившихся во втором поколении до половозрелой стадии, после заражения яйцами, облученными на одном бластомере, выразился в 24,6 по отношению к контролю 2, облучавшемуся однократно, а в третьем поколении — в 10,6 по отношению к контролю 3. Аналогичные изменения были и при заражении мышей яйцами, облучавшимися на стадии инвазионной личинки.

Heterakis gallinarum

Радиочувствительность гетеракисов как в результате облучения яиц на стадии зиготы, так и облучения на стадии инвазионной личинки неизменно повышается. Наблюдения за эмбриональным развитием (рис. 5) показывают, что в среднем (по двум опытам) до инвазионной стадии после первого облучения на стадии одного бластомера яйца достигают в 49,8%, при втором — в 36,6% (73,2% к контролю 2), при третьем — в 21,5% (43,9% к контролю 3), а в четвертом всего лишь — в 2,8% (5,8% к контролю 4).

Рис. 5. Изменения в эмбриональном развитии *Heterakis gallinarum* в результате облучения яиц на стадии одного бластомера в ряде последующих поколений дозой в 30 000 р (приведены проценты яиц, развившихся до инвазионной стадии)

1 — яйца экспериментальные, подвергавшиеся облучению в каждом поколении; *2* — контроль (I)— необлучавшиеся яйца; *3* — контроль (II, III, IV)—яйца облучались однократно с соответствующим облучением экспериментальных яиц

Повторное облучение яиц, содержащих инвазионную личинку, также приводит к повышению радиочувствительности. Яйца гетеракисов, полу-

Таблица 4

Изменения в постэмбриональном развитии *Heterakis gallinarum* после облучения яиц в ряде последовательных поколений
(по результатам вскрытия цыплят на 60-й день после заражения)

Группа	I поколение					II поколение				
	Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂	Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂
Облучение яиц, не приступивших к делению (доза 30 000 р)										
Э	—	52,4±6,8	30,7	21,7	1,4 : 1	+	29,6±5,5	21,3	8,3	2,3 : 1
К1	+	68,3±6,8	36,1	32,2	1,1 : 1	—	63,9±1,2	33,2	30,7	1 : 1
К2						+	57,7±7,2	36,5	21,2	1,7 : 1
К3										
К4										
Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 2000 р)										
Э	+	37,8±3,8	22,4	14,4	1,4 : 1	+	9,5±1,4	6,3	3,2	1,9 : 1
К1	—	28,5±2,2	14,3	14,2	1 : 1	—	21,9±2,7	11,6	10,3	1,1 : 1
К2						+	11,5±2,8	7,3	4,2	1,7 : 1
К3										
К4										

ченные от самок, развившихся из яиц, облученных первый раз, развились до инвазионной стадии в 29% (при 74,5% в контроле), а из яиц, облучавшихся в двух поколениях,— в 24,5% (при 72% в контроле), после облучения в трех поколениях — в 15% (при 74% в контроле).

Повышение радиочувствительности в результате повторных облучений наблюдалось и в постэмбриональном периоде развития гетеракисов. Результаты вскрытия цыплят на 20-й день после заражения показали, что число развившихся ювенильных форм значительно снизилось после облучения яиц на стадии одного бластомера. В первом поколении развилось в среднем по 70,2 ± 13,7 паразитов, во втором — по 37,6 ± 9,7 в третьем — по 22,5 ± 5,5 паразитов. По отношению к соответствующему контролю во втором поколении оказалось 70 ± 3,9 паразитов, а в третьем — 37,9 ± 8,3. Результаты вскрытия на 60-й день представлены в табл. 4. Число гетеракисов, развившихся до половозрелого состояния в первом поколении после облучения яиц на стадии одного бластомера, было в среднем 52,4± 6,8, во втором — 29,6 ± 5,5 (45,8% к контролю 2), в третьем — 11,5 ± 2,4 (30,4% к контролю 3), и наконец, в четвертом — всего лишь 3,6 ± 0,7 (26,5% к контролю 4). Результаты облучения яиц на стадии инвазионной личинки оказались аналогичными. После первого облучения в среднем развилось по 37,8 ± 3,8 экз. на одного цыпленка, после второго — 9,5 ± 1,4 (56,7% к контролю 2), после третьего по 3,5 ± 1,2 экз. (21,8% к контролю 3) и после четвертого по 1,7 ± 0,5 экз. (13% к контролю 4).

Сопоставляя число гетеракисов, развившихся у экспериментальных птиц во втором, третьем и четвертом поколениях, с числом паразитов у контрольных цыплят, получавших яйца, облученные только один раз, можно заключить, что радиочувствительность с каждым последующим облучением гетеракисов резко повышается, о чем свидетельствует наблюдаемое повышение числа самок по сравнению с числом самцов, соотношение которых явно меняется в сторону повышения процента самок.

Подводя итоги, можно сделать вывод, что при облучении в ряде поколений яиц оксиурат (*Ganguleterakis spumosa* и *Heterakis gallinarum*) происходит повышение их радиочувствительности, которая проявляется как

III поколение					IV поколение				
Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂	Облучение	Всего	♀	♂	♀ : ♂
Облучение яиц, не приступивших к делению (доза 30 000 р)									
+	11,5±2,4	8,5	3	2,8 : 1	+	3,6±0,07	3	0,6	5 : 1
—	31,7±4,7	16,5	15,2	1,1 : 1	—	17,3±4	9,3	8	1,1 : 1
+	31,3±4,9	20,3	11	1,9 : 1					
					+	12,5±2,8	9,2	3,3	2,7 : 1
Облучение яиц на стадии инвазионной личинки (доза 2000 р)									
+	3,5±1,2	2,4	1,1	2,2 : 1	+	1,7±0,5	1,1	0,6	1,8 : 1
—	28,6±2,9	15,7	12,9	1,2 : 1	—	18,2±3,8	9,9	8,5	1,2 : 1
+	16±1,7	10,3	5,7	1,8 : 1					
					+	11,5±2,5	7,5	4	1,9 : 1

в период эмбрионального, так и постэмбрионального развития. При этом, судя по проведенным наблюдениям, гангулетеракисы проявляют несколько бо́льшую радиочувствительность, чем гетеракисы, поскольку у них отмечаются менее резкие изменения в развитии после повторного облучения яиц как в эмбриональном, так и в постэмбриональном периодах.

Однократное воздействие ионизирующей радиации (лучи Рентгена) оказывает отрицательное действие на развитие оксиурат *Heterakis gallinarum* и *Ganguleterakis spumosa* в ряде последующих поколений. В эмбриональном периоде наблюдается задержка в развитии и гибель яиц на разных стадиях развития, а в постэмбриональном меньший процент паразитов достигает половозрелого состояния и оказывается способным к репродукции. Действие радиации оказывается более резким на самцов, чем на самок. Отдаленное действие ионизирующей радиации постепенно исчезает и в четвертом поколении практически не отмечается.

Облучение яиц и личинок в ряде последующих поколений резко повышает радиочувствительность оксиурат. С каждым последующим облучением прогрессивно уменьшается процент яиц, достигающих инвазионной стадии, а развившиеся личинки оказываются менее жизнеспособными. В результате повторных облучений яиц паразиты в меньшем проценте достигают половозрелого состояния в организме хозяина и тем самым оказываются мало способными к репродуктивной функции; особенно сильно реагируют самцы. Указанные данные о радиочувствительности оксиурат в основном совпадают с полученными ранее данными при изучении отдаленного действия ионизирующей радиации на развитие нематод различных систематических групп: аскаридат (*Ascaridia galli*), трихоцефалят (*Trichocephalus muris*) и стронгилят (*Syngamus trachea*).

ЛИТЕРАТУРА

Бритов В. А. 1965. Действие рентгеновских лучей на различные стадии трихинелл. Материалы к научной конференции Всесоюз. о-ва гельминтологов. Декабрь, 1965, ч. IV, с. 23—30.

Шихобалова Н. П. Паружинская Л. С. 1968а. Изменения радиочувствительности яиц аскаридий (*Ascaridia galli*) в результате облучения в ряде поколений. Сборник ра-

бот «Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними». М, с. 358—362.

Шихобалова И. П., Паружинская Л. С. 1968б. Изучение отдаленного влияния ионизирующего излучения на развитие гельминтов (на примере *Ascaridia galli*, *Trichocephalus muris*).— Труды ГЕЛАН, 19, с 218—227.

Шихобалова И. П., Паружинская Л. С., 1969. Изменение радиочувствительности власоглавов *Trichocephalus muris* в результате облучения яиц в ряде последовательных поколений.— Труды ГЕЛАН, 20, с. 191—194.

Шихобалова И. П., Паружинская Л. С. 1971. Изучение действия ионизирующей радиации (лучи Рентгена) на яйца оксиурат (*Heterakis gallinarum*, *Ganguleterakis spumosa*). Вопросы биологии, физиологии, биохимии гельминтов животных и растений.— Труды ГЕЛАН, 21, с. 125—132.

Шихобалова И. П., Паружинская-Корсак Л. С. 1973. Отдаленное действие ионизирующей радиации на сингамусов *Syngamus trachea Montagu*.— Труды ГЕЛАН, 23, с. 196—203.

Alicata J. E. 1956. Observation on the possibility of developing a strain of *Trichinella spiralis* resistant to Radiation.— J. Parasitol., 42, N 6, p. 656 (Research notes).

Gould S. E., Gomberg H. I., Bethell, F. H., Villela J. B., Hertz C. S. 1955. Studies on *Trichinella spiralis*. Amer. J. Patholl., 31, N 5, p. 933—963.

Ostlind D. A., Hansen M. F. 1966. Effect of X-ary dosages on development of *Heterakis gallinarum*.— Exper. Parasitol., 18, N 1, p. 41—48.

РОЛЬ ОБРАЗОВАНИЯ МОЧЕВИНЫ И АКТИВНОСТИ ФЕРМЕНТА УРЕАЗЫ У НЕМАТОД РАЗЛИЧНЫХ КЛАССОВ ПОЗВОНОЧНЫХ В ПРОЦЕССЕ АДАПТАЦИИ К ХОЗЯИНУ

О. А. ШИШОВА-КАСАТОЧКИНА, Л. И. СОХИНА, Т. Г. АБРАМОВА

В предыдущих исследованиях (Шишова-Касаточкина, Дубовская, 1969; Дубовская, 1973; Дрюченко, Бердыева, 1973) было показано, что интенсивность обмена у гельминтов, например поглощение белков у цестод, поглощение аминокислот у нематод, активность протеолитических ферментов, адаптирована к интенсивности обмена хозяина. Интенсивность исследованных процессов обмена изменяется в ряду: у гельминтов птиц > гельминтов млекопитающих > гельминтов рыб.

Исследование белкового обмена в сравнительном плане у гельминтов от хозяев, принадлежащих к различным классам позвоночных (млекопитающие, птицы, рыбы), представляет интерес, поскольку своеобразие и интенсивность обмена веществ хозяев оказывает влияние на процессы обмена гельминтов.

Целью дальнейшей работы являлось выяснение вопроса о зависимости качественной специфики белкового обмена гельминтов от обмена хозяина. В этом отношении представляет интерес исследование процессов уреогенеза и пуриколиза, и в частности активности фермента уреазы у нематод от различных классов позвоночных. Проводилось также определение количества мочевины и аммиака в тканях и исследовалось торможение активности уреазы под влиянием тканей нематод от хозяев различных классов позвоночных (млекопитающие, птицы, рыбы).

Кишечные нематоды в основном лишены полного набора ферментов уреогенеза. По мнению ряда исследователей, большинство нематод практически не образуют мочевину и экскретируют ее в незначительных количествах. Однако это положение спорно и данные по этому вопросу противоречивы. По поводу образования мочевины у гельминтов существуют различные точки зрения. Разноречивость данных в отношении экскреции мочевины можно объяснить присутствием у ряда гельминтов активной уреазы, которая расщепляет мочевину с образованием аммиака. У других гельминтов, которые содержат в тканях мочевину и экскретируют ее, возможно присутствие ингибиторов уреазы (цестоды рыб).

Известно, что уреаза является важным звеном в круговороте азота в природе. Фермент уреаза, вероятно, играет значительную роль в жизнедеятельности гельминтов, поскольку наблюдается пластичность азотистого обмена. Известно, что выделение мочевины и аммиака зависит от условий среды. У некоторых цестод, например тетрафиллид, обнаружено значительное количество мочевины в тканях, которая так же, как и у хозяина (акуловые рыбы), играет роль в реализации функции осморегуляции. Однако у цестод отряда *Trypanorhyncha* от тех же хозяев мочевина не принимает участия в процессах осморегуляции. В этом случае количество свободной мочевины у исследованных видов цестод значительно ниже и она метаболизируется этими цестодами под влиянием уреазы (Simmons, 1961; Smyth, 1969). Причины этого до сих пор неясны. Нематоды рыб в этом плане не изучены.

Методы исследования

Для определения активности фермента уреазы и ингибирования ферментативного процесса использовали экстракты и гомогенаты различных тканей аскаридат. Половозрелые живые нематоды были получены из кишечника свиней, трески и кур. Промыты несколько раз теплым физиологическим раствором, просушены фильтровальной бумагой. У *Ascaris suum* отделяли полостную жидкость, кожно-мускульный мешок, кишечник и половую систему. В опытах на нематодах от рыб и птиц использовались гомогенаты целых гельминтов, которые обладали максимальной активностью фермента.

В одной серии опытов выделение ферментов проводили измельчением тканей на холоде и экстрагированием их водой. Для опытов использовали центрифугат. В ряде опытов использовали гомогенат тканей. Для определения уреазной активности экстракты или гомогенаты тканей инкубировали в течение 30 мин. и 3 час. при 37° в фосфатном буфере pH = 7,6, добавляя в качестве субстрата 1 мл 0,01 М мочевину (0,6 мг мочевины в пробе). Активность уреазы определяли методом Конвея измерением образующегося в результате ферментативной реакции аммиака. В описанных методиках принято, что уреаза наиболее активна при pH = 7,0, однако, как показали Дж. Самнер и Г. Сомерс (1946), значения оптимума pH могут изменяться в зависимости от характера и концентрации применяемого буферного раствора, а также от концентрации субстрата — мочевины. При использовании более разведенных растворов мочевины (менее 0,1%) оптимальное значение pH = 7,0 смещается в щелочную сторону.

В наших опытах максимальная активность фермента уреазы была при pH = 7,6/0,463 мг (средняя из 10 опытов) азота расщепленной мочевины за 3 часа инкубации; при pH = 7,0 реакция протекает менее интенсивно — 0,3 мг азота (средняя из 6 опытов).

Концентрацию белка в экстрактах определяли по методу Лоури.

В каждой серии опытов определялись аммиак и мочевина.

Результаты исследования приведены в миллиграммах азота мочевины и аммиака на 500 мг ткани.

Результаты исследования

1. Определение активности фермента уреазы, ингибитора фермента, количества мочевины и аммиака в тканях *Ascaris suum*.

Наши результаты в отношении активности фермента уреазы в различных тканях аскарид от свиней показали, что наивысшая активность

Таблица 1

Активность фермента уреазы в различных тканях аскарид и тканей целой аскариды *

Замороженная ткань целой аскариды		Замороженная ткань кишечника			Полостная жидкость	Половая система		Кожно-мускульный мешок	
500 мг		500 мг		1 г.		500 мг	1 г	500 мг	1 г
30 мин.	3 часа	30 мин.	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа
0,0315	0,057	0,084	0,1405	0,404	0,017	0,022	0,066	0,033	0,065

* Данные приведены в миллиграммах азота расщепленной мочевины за 30 мин. и 3 часа инкубации замороженных тканей в присутствии субстрата 0,01 М мочевины. Даны средние данные из 10 опытов, $p < 0,02$.

фермента обнаружена в кишечнике. В значительно меньшей степени она обнаружена в кожно-мускульном мешке и половой системе (табл. 1). Полостная жидкость практически лишена уреазной активности. Активность уреазы в тканях аскарид изменяется параллельно с содержанием белка в экстрактах тканей.

Чтобы иметь сравнительный материал, нами исследовалась ткань целой аскариды на содержание аммиака, мочевины, а также активность фермента уреазы, поскольку у гельминтов рыб и птиц кишечник для исследования не отделялся.

Ингибирующего действия на активность уреазы не обнаружено ни в одной исследованной ткани аскарид. Отсутствие торможения наиболее отчетливо проявилось при использовании гомогената из целого гельминта (табл. 2).

Таблица 2

Ингибирование уреазной активности в присутствии отдельных тканей *Ascaris suum* и гомогенатов тела *Ascaridia galli* и *Contracaecum aduncum*

Активность крист. уреазы *1	Ингибирование ферментативной активности в присутствии тканей нематод						Активность крист. уреазы *2
	Аскариды				Аскаридии	Контрацекум	
	Кишечник	Полостная жидкость	Половая система	Кожно-мускульный мешок	Ткань целой нематоды		
Время инкубации							
30 мин.	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа	3 часа	30 мин.	3 часа	3 часа	30 мин.	3 часа
0,298 *1	0,463 *1	0,444 *1	0,44 *1	0,453 *1	0,45 *1	0,291 *2	0,336 *2	0,584 *2	0,297 *2	0,37 *2

* Данные приведены в миллиграммах азота расщепленной мочевины за 30 мин. и 3 часа инкубации, при 37°; состав исследуемой смеси: 50 мг кристаллической уреазы + 1 мл 0,01 М мочевины в фосфатном буферном растворе pH = 7,6 + 500 мг ткани нематод. Даны средние данные из 10—15 опытов.

*1 — уреаза марки Gee Lawson, England.

*2 — уреаза Олайнской фабрики, г. Рига.

На рис. 1 представлены данные по определению уреазной активности в тканях аскарид за 30 мин. и 3 часа. Необходимо отметить, что активность изучаемого фермента не очень высока. Активность фермента в кишечнике выше, чем в целой аскариде.

Как выяснилось, определение мочевины и аммиака целесообразно проводить в свежезамороженной ткани без предварительной инкубации в буферном растворе. При инкубации гельминтов наблюдается расщепление мочевины с образованием аммиака. После суточной и особенно двухсуточной инкубации аммиак и мочевина вымываются в среду и судить об истинном содержании этих компонентов в тканях не представляется возможным.

В тканях целой аскариды (рис. 2) обнаружено низкое содержание мочевины (около 0,03 мг азота). Однако мочевина всегда присутствует. Максимальное ее количество определяется в кишечнике.

Содержание аммиака и мочевины в замороженных тканях аскарид близко к значению количеств этих компонентов в тканях аскарид, исследованных в тот же день после извлечения из кишечника.

2. Исследование активности фермента уреазы, содержания аммиака и мочевины в тканях *Contracaecum aduncum*.

Активность фермента уреазы, выраженная в миллиграммах азота расщепленной мочевины, у *Contracaecum aduncum* от трески в пять раз выше, чем у *Ascaris suum*. Данные представлены на рис. 1. Ингибирующего действия ткани нематод рыб на уреазную активность не оказывают.

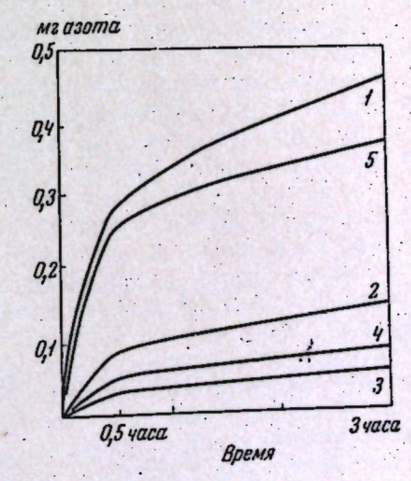


Рис. 1. Активность фермента уреазы в тканях нематод в мг азота расщепленной мочевины (по вертикали)

1 — чистый кристаллический фермент; *2* — ткань кишечника аскариды; *3* — ткань целой аскариды; *4* — ткань аскаридии; *5* — ткань контрацекума

Наоборот, в присутствии тканей нематод активность уреазы увеличивается (см. табл. 2).

Увеличение активности фермента уреазы можно объяснить рядом причин. Активность может увеличиваться, во-первых, за счет суммирования активности чистого кристаллического фермента и уреазы, содержащейся в тканях нематод рыб. Во-вторых, это увеличение может наблюдаться за счет большого количества субстрат-мочевины, содержащейся в тканях гельминтов рыб. В-третьих, возможно, за счет специфической активации уреазы компонентами, присутствующими в тканях этих нематод. Первая возможность маловероятна, поскольку максимальная активность фермента наблюдается уже при 20 мг кристаллического препарата уреазы (в опытах применялось 50 мг). Однако ткани нематод рыб весьма активны в отношении уреазы. Для выяснения второй возможности нами определялось содержание мочевины и аммиака в свежей и замороженной тканях нематод рыб. Результаты показали, что ткани нематод рыб значительно богаче мочевиной (в шесть раз) и аммиаком (в восемь раз), чем ткани нематод млекопитающих (см. рис. 2). При этом при инкубации как в буферном растворе, так и в растворах белков наблюдается вымывание мо-

чевины и аммиака в среду и значительное расщепление мочевины под влиянием собственной уреазы гельминтов рыб. Таким образом исключается полностью возможность специфической активации фермента уреазы тканями нематод рыб. Увеличение активности можно объяснить в основном присутствием большого количества мочевины в тканях нематод

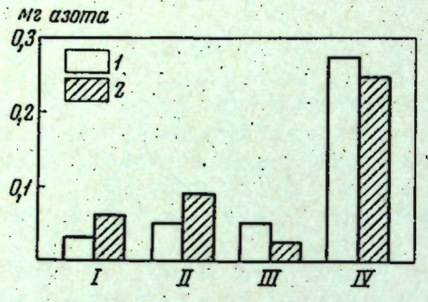


Рис. 2. Содержание мочевины аммиака в тканях нематод
1 — мочевина; *2* — аммиак; ткани нематод от: *I* — птиц; *II*, *III* — млекопитающих (*II* — кишечник; *III*—все ткани); *IV*— рыб

рыб и частично большей активностью фермента уреазы у этих гельминтов по сравнению с его активностью у нематод от млекопитающих. Поскольку фермент уреаза (в опытах по ингибированию) имеется в избытке, определяющим фактором является повышение количества субстрат-мочевины, содержащейся в тканях гельминтов рыб.

3. Исследование активности фермента уреазы и содержания аммиака и мочевины в тканях *Ascaridia galli*.

Результаты исследования активности уреазы у аскаридий приведены на рис. 1. Как видно из рисунка, уреазная активность у аскаридий невысока (за 30 мин. — 0,054, за 3 часа — 0,085 мг азота на 500 мг ткани), но несколько выше, чем у аскарид.

Однако наши опыты показали, что содержание мочевины (0,03 мг на 500 мг ткани) в тканях аскаридий еще ниже, чем у аскарид; аммиак преобладает над мочевиной (0,06 мг азота на 500 мг ткани) (см. рис. 2).

Известно, что конечные продукты белкового обмена у птиц отличаются по химической природе от таковых у млекопитающих. В частности, у птиц мочевая кислота является конечным продуктом белка и пуринов. Поэтому количество мочевины в организме птиц незначительно. Малые концентрации мочевины в тканях характерны для нематод птиц.

Ткани аскаридий, возможно, обладают ингибиторами уреазы, поскольку добавление 500 мг ткани к инкубируемой смеси несколько тормозит активность уреазы (см. табл. 2).

Обсуждение результатов

Полученные нами результаты представляют интерес с точки зрения изучения взаимоотношений паразита и хозяина. Ранее в работах сотрудников Лаборатории гельминтологии (Шишова-Касаточкина, Дубовская, 1969; Дубовская, 1973) было показано, что интенсивность обмена гельминтов изменяется параллельно с интенсивностью обмена хозяина.

Несмотря на сохранение у нематод млекопитающих обмена, характерного для беспозвоночных (продуцирование аммиака, наличие фермента уреазы, низкий уреогенез), обмен хозяина оказывает влияние на обмен веществ у гельминтов. Наши результаты показали, что нематоды рыб продуцируют и накапливают мочевину в значительно больших количествах по сравнению с нематодами птиц и млекопитающих. В последнем случае мочевина, по-видимому, не играет значительной роли в процессах осморегуляции (см. статью Бердыевой, Шишовой-Касаточкиной в этом сборнике). У млекопитающих мочевина (конечный продукт белкового

обмена) выводится из организма и не является необходимым веществом для жизнедеятельности организма. У нематод млекопитающих, и особенно птиц, обнаружено незначительное количество мочевины в тканях и соответственно низкая активность фермента уреазы.

По данным Т. Г. Бердыевой и О. А. Шишовой-Касаточкиной, ряд аминокислот (аспарагиновая кислота, тирозин, фенилаланин, валин, лейцин с изолейцином) синтезируется в значительном количестве и накапливается в полостной жидкости аскарид, находящихся в условиях осмотического стресса. Вероятно, у нематод от млекопитающих в первую очередь аминокислоты обеспечивают функцию осморегуляции, у нематод же морских рыб эту функцию, по-видимому, осуществляет мочевина так же, как у их хозяев.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что некоторые процессы в обмене веществ (уреогенез — продуцирование мочевины, активность ферментов), специфичные для хозяина, сказываются на аналогичном виде обмена у нематод.

ЛИТЕРАТУРА

Дубовская А. Я. 1973. Исследование протеолитической активности у некоторых видов цестод.— Паразитология, 7, № 2, с. 154—159.

Самнер Дж., Сомерс Г. Ф. 1948. Химия ферментов и методы их исследования. М., ИЛ, с. 26, 27, 31—34.

Шишова-Касаточкина О. А., Дубовская А. Я. 1969. Сравнительное исследование потребления белков различной биологической ценности у *Ascaris suum* и *Bothriocephalus scorpii*. Материалы 7-й Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных. Самарканд, с. 113—114.

Simmons J. E. Jr. 1961. Urease activity in tryparorhynch *Cestodes*.—Biol. Bull. Marine Biol. Lab. Woods Hole, 121, p. 535—546.

Smyth J. D. 1969. The physiology of *Cestodes*. Edinburgh, Oliver Boyd, p. 225.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АЦЕТИЛХОЛИНОПОДОБНОГО ВЕЩЕСТВА У НЕМАТОДЫ *ASCARIDIA GALLI*

Б. А. ШИШОВ, Т. А. МАЛЮТИНА

В связи с изучением у нематод системы ацетилхолин — холинэстераза в литературе опубликован сравнительно большой материал о холинэстеразной активности у многих представителей круглых червей. Показано, что локализация фермента связана главным образом с нервными и мышечными структурами. Ацетилхолин обнаружен пока лишь у *Ascaris suum*, *Ascaris lumbricoides* [1], *Dirofilaria repens*, *Litomosoides carini* (Mellanby, 1955; Кротов, 1957).

В данной работе изложена часть результатов нашего исследования ацетилхолин — холинэстеразы у *Ascaridia galli*, касающаяся определения ацетилхолиноподобного вещества в перфузате из полости кожно-первномышечного мешка нематоды.

[1] Нематоды собраны из кишечника свиней.

Метод

Опыты проводили на аскаридиях, которые находились в лабораторных условиях не более 3 дней. Ацетилхолиноподобное вещество определяли в перфузатах из полости тела нематод. Для этого отбирали наиболее крупных червей длиной 5—6 см и препарировали их следующим образом. Аскаридию надрезали на расстоянии приблизительно 2—3 мм от головного и хвостового концов тела, удаляли внутренние органы и промывали полость тела от полостной жидкости раствором Кларка. Затем в разрез на хвостовом конце вставляли стеклянную канюлю и через нее заполняли полость тела раствором Кларка. В ряде случаев к раствору Кларка добавляли антихолинэстеразные вещества — эзерин или фосфакол. После этого разрез на головном конце зажимали серфином и канюлю с препаратом прикрепляли к штативу. Головной конец гельминта соединяли с писчиком для кимографической регистрации. Нематоду снаружи обкапывали теплым раствором Рингера (38—39°). Нематоды, сократившиеся в результате препарирования, постепенно расслабляются и приходят к более или менее стабильному состоянию приблизительно через 20—30 мин.

При обработке ткани гельминта антихолинэстеразными веществами экспозиция в эзерине ($1 \cdot 10^{-5}$ М) продолжалась около 45 мин., а в фосфаколе ($5{,}5 \cdot 10^{-6}$ М) — 7 мин. Более длительное действие веществ приводило к гибели червя.

В части опытов для стимуляции выделения ацетилхолина гельминтов раздражали электрическим током. Кратковременные раздражения повторяли до появления тетанического сокращения мускулатуры. После этого снимали серфин, зажимающий разрез на головном конце нематоды, и собирали в пробирку две-три капли жидкости, вытекающей из полости тела гельминта.

У нематод, не подвергавшихся раздражению, перфузат собирали таким же образом через 50—60 мин. после препарирования. Перфузаты от двух-трех нематод сливали вместе и тестировали их в неразбавленном виде или разводили в два-три раза. До начала испытания перфузаты хранили в холодильнике.

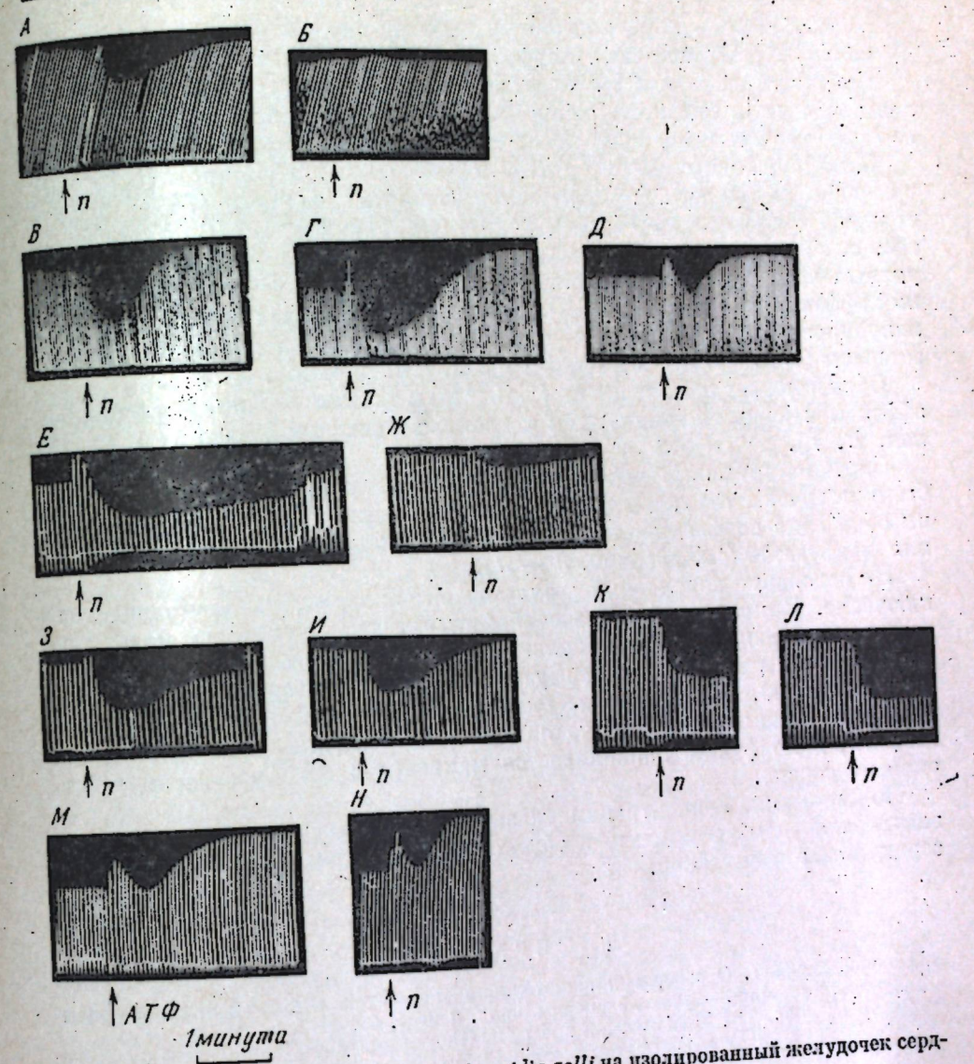
Тест-объектом служил изолированный желудочек сердца лягушки, сокращения которого провоцировали электростимуляцией с частотой одного удара в 5 сек.

Результаты

Перфузаты оказывали разнообразные эффекты на сокращения желудочка сердца. Одним из проявляемых эффектов действия было уменьшение амплитуды сокращений с постепенным самопроизвольным восстановлением ее (см. рисунок, *А*). В ряде случаев для восстановления амплитуды требовалось дополнительное отмывание сердца раствором Кларка. Наиболее часто это наблюдалось в опытах, где сердце было предварительно обработано антихолинэстеразными препаратами. Перфузаты с тормозными свойствами оказывали на сердце действие, подобное ацетилхолину $1 \cdot 10^{-8}$ — $1 \cdot 10^{-7}$ М.

Другим проявлением эффектов перфузатов было то, что в первый момент появлялась стимуляция амплитуды, затем амплитуда уменьшалась и вновь следовало увеличение амплитуды сокращений (см. рисунок, *В*). Под влиянием этих перфузатов во многих случаях, наряду с провоцированными ритмическими сокращениями, появлялись дополнительные, аритмичные.

Третья группа перфузатов вызывала на сердце эффект, подобный действию АТФ (см. рисунок, *М*).



Действие перфузатов из полости тела *Ascaridia galli* на изолированный желудочек сердца лягушки

А, *Б* — тормозной эффект перфузатов и его блокирование после обработки сердца атропином ($1 \cdot 10^{-6}$ М) в течение 60 мин.; *В*, *Г* — смешанный эффект перфузатов и усиление тормозного эффекта (*Г*) после 40-минутной обработки сердца эзерином ($1 \cdot 10^{-5}$ М); *Д* — АТФ-подобный эффект от перфузата со смешанными свойствами после атропинизации сердца; *Е*, *Ж* — действие перфузата до и после (*Ж*) обработки его холинэстеразой (10^{-4} г/мл), время обработки — 10 минут; *З*, *И* — сохранение тормозного действия перфузата после обработки его холинэстеразой; *К*, *Л* — тормозной эффект перфузата и его проявление (*Л*) после атропинизации сердца; *М* — действие фармакологического препарата АТФ ($1 \cdot 10^{-5}$ М) на сердце; *Н* — АТФ-подобный эффект перфузата, время — 1 мин.

Часть перфузатов не оказывала почти никакого влияния на амплитуду сокращений. Однако в большинстве этих экспериментов оказалось, что чувствительность сердца к ацетилхолину была несколько ниже, чем в опытах, где удавалось наблюдать тормозный эффект перфузатов.

В количественном отношении эффекты перфузатов распределены следующим образом:

на перфузаты с тормозными и смешанными свойствами приходятся 33% от числа проведенных опытов (131);

на перфузаты с АТФ-подобными свойствами — 48%;
на долю неэффективных перфузатов — 19% опытов.

Предполагая, что эффекты перфузатов первых двух групп обусловлены тем, что в них присутствует вещество, аналогичное ацетилхолину, с этими перфузатами были проведены следующие опыты.

Перфузаты испытаны на сердцах, обработанных атропином ($1 \cdot 10^{-5}$ М) в течение 40—60 мин. Атропинизация во многих случаях (74%) предотвращала тормозный эффект перфузатов (см. рисунок, *А*, *Б*). У перфузатов, оказывающих фазовое действие (вторая группа), на фоне атропина уменьшалось тормозное влияние и становился более четким АТФ-подобный эффект (см. рисунок, *Г*, *Д*). Аналогичные результаты получены при инкубировании перфузатов с фармакологическим препаратом холинэстеразы ($1 \cdot 10^{-4}$ г/мл) в течение 10 мин. (см. рисунок, *Е*, *Ж*).

Обработка сердца эзерином ($1 \cdot 10^{-5}$ М) в течение 40 мин. увеличивала эффекты как ацетилхолина, так и испытываемых перфузатов (см. рисунок, *В*, *Г*).

Однако в указанных опытах, наряду с положительными результатами, были получены отрицательные данные, т. е. когда ни атропинизация, ни обработка перфузатов холинэстеразой не изменяли тормозного влияния перфузатов (см. рисунок, *З* — *Л*).

На основании полученных результатов можно сделать следующее заключение. В кожно-нервно-мышечной стенке тела нематоды находится вещество, близкое по фармакологическим свойствам к ацетилхолину. Наряду с этим веществом в перфузат может выделяться другое вещество (или вещества), которое также оказывает тормозной эффект, подобный действию ацетилхолина, но не является ацетилхолином. Помимо этих веществ, в перфузате накапливается макроэрг с АТФ-подобным действием на сердце.

По-видимому, концентрации указанных веществ в перфузатах могут значительно изменяться, что и обусловливает разнообразие действий на сердце испытанных проб.

ЛИТЕРАТУРА

Кротов А. И. 1957. О содержании ацетилхолиноподобных веществ и холинэстеразы в тканях аскарид.— Бюлл. эксперим. биол. и мед., 43, № 2, с. 95—97.

Mellanby H. 1955. The identification and estimation of acetylcholine in three parasitic nematodes (*Ascaris lumbricoides*, *Litomosoides carini*, and the *Microfilariae* of *Dirofilaria repens*).— Parasitology, 45, N 3—4, p. 287—294.

РЕАКЦИЯ СОМАТИЧЕСКОЙ МУСКУЛАТУРЫ НЕМАТОДЫ *ASCARIDIA GALLI* НА ХОЛИНЕРГИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА

Б. А. ШИШОВ, Т. А. МАЛЮТИНА

К настоящему времени в литературе накоплено относительно много данных о реакции нервной и мышечной тканей свиной аскариды на различные фармакологические вещества. Другие представители нематод в этом направлении почти не изучены. В отличие от аскариды, у аскаридии не обнаружена реакция на такие вещества, как ацетилхолин, тубокурарин, атропин (Guevara Pozo, Cabrerizo Portero, 1963). Однако данные о том, что в кожно-нервно-мышечной стенке тела *Ascaridia galli* содержится

ацетилхолин или подобное ему вещество, а также данные о наличии в нервных и мышечных элементах аскаридии фермента холинэстеразы, который гидролизует ацетилхолин (Резник, 1970; Шишов, Чупров, 1971; Шишов, Малютина, см. статью настоящего сборника), говорят о том, что у аскаридии могут быть холинергические структуры. В связи с изучением этого вопроса в представленной работе проведено исследование реакции нервно-мышечной ткани стенки тела *A. galli* на ряд холинергических веществ.

Метод

Опыты проводили на самцах и самках аскаридий, которых после извлечения из кишечника кур содержали в растворе Рингера для теплокровных животных при температуре 38—39° не более 3 дней. Для экспериментов отбирали наиболее крупные экземпляры размером 4—6 см. Поскольку кутикуле нематод свойственна избирательная проницаемость по отношению к различным веществам, в опытах применено два методических приема для изучения действия фармакологических веществ на нервно-мышечную ткань аскаридии.

В первом случае гельминта надрезали в хвостовом и головном участках на расстоянии 2—3 мм от концов тела и удаляли внутренние органы. В разрез у хвостового конца вставляли стеклянную канюлю, через которую перфузировали полость тела нематод раствором Рингера. В ходе эксперимента раствор Рингера заменяли тем или иным испытуемым раствором. Препараты отмывали раствором Рингера.

Канюлю с фиксированной на ней нематодой закрепляли в штативе. Головной конец червя соединяли при помощи крючка и нити с писчиком для кимографической регистрации движения гельминта.

Снаружи нематоду обкапывали теплым раствором Рингера (38°). За время подготовительных операций, как правило, происходило сильное сокращение червей. Поэтому эксперименты с испытанием веществ начинали через 30—50 мин. после препарирования, т. е. когда аскаридии расслаблялись и уровень записи становился постоянным.

Другая часть экспериментов выполнена на нематодах, у которых стенку тела разрезали вдоль одного из латерального валиков. Хвостовой конец разрезанного гельминта прикрепляли нитью к основанию стеклянной подставки. Головной конец соединяли нитью с писчиком, закрепленным на вершине подставки. Писчик уравновешивался так, чтобы нематода была слабо растянута в вертикальном положении. Сокращения червя, как и в предыдущем случае, регистрировали на кимографе. Подставку с фиксированной нематодой помещали в стаканчик с раствором Рингера (38—39°).

В связи с тем, что нематоды, как правило, сокращаются при смене растворов, исследуемые фармакологические вещества добавляли в стаканчик с раствором Рингера, где находился препарат гельминта, в концентрированном виде, затем растворы осторожно перемешивали. При отмывании препарат быстро переносили в стаканчик с новой порцией раствора Рингера.

Результаты

нематод, через полость тела которых протекал раствор Рингера, в ряде случаев появлялись слабые ритмические сокращения. Опыты, проведенные на перфузированных препаратах аскаридий, показали, что они обладают относительно высокой чувствительностью к ацетилхолину. Пороговые концентрации ацетилхолина, вызывающие сокращение, были в пределах $5 \cdot 10^{-9}$ — $1 \cdot 10^{-8}$ М. Различные препараты по-разному реагировали на действие этих концентраций ацетилхолина. У одних реакция

развивалась в виде относительно медленного и слабого сокращения, другие отвечали быстрым и сильным сокращениям мускулатуры (рис. 1, *А*, *Б*). Эффекты действия ацетилхолина в концентрациях $5 \cdot 10^{-9}$ — $1 \cdot 10^{-6}$ М могут быть сняты при отмывании препарата раствором Рингера. Увеличение концентраций от $1 \cdot 10^{-5}$ М до $5 \cdot 10^{-3}$ М приводит к возникновению устойчивой контрактуры. При последовательном действии возрастающих концентраций ацетилхолина, как правило, происходит увеличение сокращений мускулатуры нематоды. Однако дополнительные сокращения не всегда возникают при действии ацетилхолина в концентрациях $5 \cdot 10^{-8}$ — $5 \cdot 10^{-5}$ М. В ряде случаев эти концентрации вызывают значительное расслабление сокращенных нематод. Реакция на ацетилхолин $5 \cdot 10^{-5}$ М часто проявляется в виде трехфазного ответа, т. е. в этом случае начавшееся сокращение сменяется более или менее сильным расслаблением, а затем снова наступает сокращение (рис. 1, *В*). Следует подчеркнуть, что расслабление при действии ацетилхолина $5 \cdot 10^{-8}$ М отмечено только у сокращенных препаратов. Под влиянием этой концентрации на препаратах, не подвергавшихся предварительной обработке ацетилхолином, возникает только сократительная реакция. Ацетилхолин $5 \cdot 10^{-5}$ М, добавленный к препаратам, также не подвергавшимся предварительной обработке другими концентрациями ацетилхолина, вызывает как сократительную реакцию мускулатуры, так и фазовый эффект.

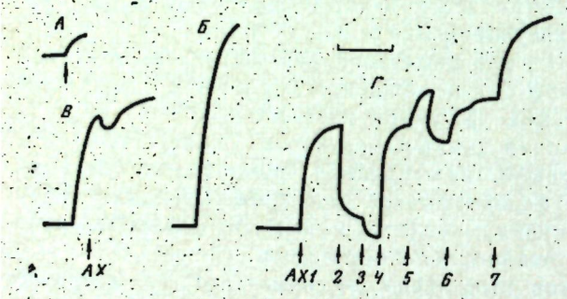


Рис. 1. Реакция аскаридии на ацетилхолин, перфузируемый через полость тела нематоды

А, *Б* — действие ацетилхолина в концентрации $5 \cdot 10^{-5}$; *В* — действие ацетилхолина в концентрации $5 \cdot 10^{-3}$; *Г* — (1—7) эффекты последовательного увеличения концентрации ацетилхолина ($5 \cdot 10^{-9}$, $5 \cdot 10^{-8}$, $1 \cdot 10^{-7}$, $5 \cdot 10^{-6}$, $5 \cdot 10^{-5}$, $1 \cdot 10^{-4}$, $1 \cdot 10^{-3}$). Концентрация веществ в молях. Стрелки — моменты введения ацетилхолина

Таким образом, результаты, полученные в экспериментах с перфузией через полость тела нематод ацетилхолина, показали, что аскаридии обладают чувствительностью к ацетилхолину. Перфузия холинолитиков — тубокурарина и атропина — вызывает более или менее значительное расслабление гельминта.

По ходу опытов выяснилось, что при данном методе работы нематоды весьма чувствительны к различным изменениям условий эксперимента. В частности, при перфузии жидкостей в полости тела могут образовываться мелкие пузырьки воздуха, что ведет к замедлению или прекращению протекания растворов. Поэтому последующие эксперименты проведены на нематодах, которых разрезали вдоль одного из латеральных валиков.

Чувствительность разрезанных нематод к ацетилхолину снизилась, но ответные реакции стали более стабильными. В этом случае пороговые концентрации оказались в пределах $1 \cdot 10^{-6}$ — $1 \cdot 10^{-5}$ М (рис. 2, *А*). Препараты аскаридий относительно легко отмывались от ацетилхолина в концентрациях $1 \cdot 10^{-6}$ — $1 \cdot 10^{-4}$ М.

В отличие от перфузированных нематод, разрезанные гельминты реагировали на ацетилхолин только сокращением. Расслабление не возникало и при действии тубокурарина и атропина.

Одна из причин некоторых различий в реакции на ацетилхолин, тубокурарин и атропин перфузированных и разрезанных нематод может быть связана с тем, что при продольном разрезе тела гельминта наруша-

ется целостность ряда структур. В частности, при препаровке, и особенно при фиксации аскаридий, очевидно, происходит разрушение ганглиозных элементов. Поэтому можно предположить, что отсутствие эффекта расслабления при действии ацетилхолина на разрезанных нематод обусловлено нарушением функций каких-то нервных структур, которые под влиянием ацетилхолина вызывают расслабление соматической мускулатуры. Расслабление мускулатуры, возникающее при действии холинолитиков на перфузируемых нематод, по-видимому, связано с тем, что в данном случае блокируется деятельность нервных структур, которые регулируют тонус соматических мышц.

На разрезанных аскаридиях, помимо ацетилхолина, испытано действие Н-холиномиметика — никотина. Это вещество в концентрациях $1 \cdot 10^{-5}$ — $5 \cdot 10^{-5}$ М вызывает эффект, сходный с эффектом ацетилхолина той же концентрации.

Из веществ с преимущественным действием на М-холинореактивные структуры испытаны ареколин и пилокарпин. Под влиянием ареколина ($1 \cdot 10^{-4}$ — $1 \cdot 10^{-3}$ М) происходит более медленное и слабое сокращение мускулатуры гельминта по сравнению с ответом на ацетилхолин (рис. 2, *Е*). Пилокарпин в концентрациях вплоть до $1 \cdot 10^{-2}$ М не вызывает сократительной реакции червя.

Холинолитики (тубокурарин, диплацин, атропин) в концентрациях

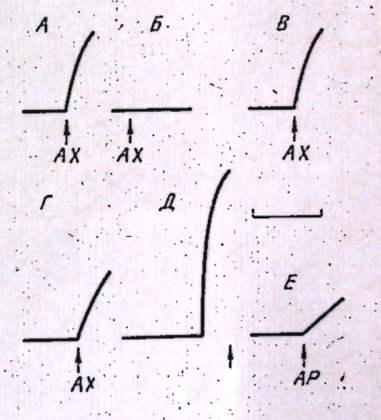


Рис. 2. Реакция аскаридии, разрезанной вдоль латерального валика, на холинергические вещества

А, *Б* — действие ацетилхолина ($1 \cdot 10^{-5}$) до (*А*) и после (*Б*) 15-минутной обработки препарата тубокурарином ($1 \cdot 10^{-4}$); *В* — восстановление эффекта ацетилхолина после 30-минутного отмывания от тубокурарина; *Г*, *Д* — действие ацетилхолина ($1 \cdot 10^{-5}$) до (*Г*) и после (*Д*) 25-й минутной обработки препарата эзерином ($1 \cdot 10^{-5}$); *Е* — действие ареколина ($1 \cdot 10^{-4}$). Концентрация веществ в молях. Стрелки — моменты добавления веществ.

$1 \cdot 10^{-5}$ — $1 \cdot 10^{-4}$ М блокируют эффект действия ацетилхолина ($1 \cdot 10^{-6}$ — $1 \cdot 10^{-4}$М) (рис. 2, *А*—*В*), а также никотина ($1 \cdot 10^{-5}$ — $5 \cdot 10^{-5}$ М) и ареколина ($1 \cdot 10^{-4}$М).

Обработка тканей нематоды эзерином ($1 \cdot 10^{-5}$ М) в течение 25—30 мин. повышает чувствительность аскаридии к ацетилхолину. В этом случае сокращение мускулатуры при действии ацетилхолина значительно усиливается (рис. 2, *Г*, *Д*).

Такая же закономерность наблюдается на перфузируемых препаратах после обработки их раствором фосфакола ($5{,}5 \cdot 10^{-6}$ М) в течение 10 мин.

Таким образом, результаты наших экспериментов, в отличие от литературных данных (Guevara Pozo, Cabrerizo Portero, 1963), показали, что мускулатура *Ascaridia galli* реагирует на холинергические вещества. При этом выявлено существенное различие в действии никотина и мускарипомиметиков (ареколин, пилокарпин). Подобных различий в эффективности М-холинолитика — атропина и Н-холинолитиков — тубокурарина и диплацина — не обнаружено.

Полученные данные о сократительной реакции аскаридии на ацетилхолин, блокирование этого эффекта холинолитиками и усиление его антихолинэстеразными веществами вместе с данными о содержании ацетил-

холина или ацетилхолиноподобного вещества и локализации фермента, холинэстеразы в нервно-мышечной ткани аскаридии говорят в пользу того, что деятельность нервной и мышечной систем *Ascaridia galli* осуществляется с участием холинергического механизма.

ЛИТЕРАТУРА

Резник Г. К. 1970. О гистохимическом исследовании неспецифической эстеразы и холинэстеразы у *Ascarilla galli*. Материалы 4-й научно-координ. конф. по проблемам паразитологии в прибалтийских республиках, Рига, изд-во «Зинатне», с. 123—126.

Шишов В. А., Чупров А. К. 1971. К изучению холинэстеразной активности в нервной и мышечной ткани *Ascaridia galli* (Schrank, 1788) Freeborn, 1923.— Труды ГЕЛАН, 21, с. 133—140.

Guevara Pozo, Cabrertzo Portero. 1963. Estodas sobre de farmos antihelminticos por registro. 1. *Ascaridia galli* como animal reaktivo.— Rov. iber. parasitol., 23, N 1—2, p. 3—26.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

А. Х. Ахмеров. Новые виды диплозоонов от рыб реки Амура 5

Г. Т. Бердыева, О. А. Шишова-Касаточкина. Роль аминокислот в осуществлении функции осморегуляции у *Ascaris suum* 19

С. Л. Блинова, Б. С. Василите. Изучение индивидуальной и географической изменчивости нематоды *Parasitorhabditis sexdentati* (*Rhabditidae*) — паразита короеда *Ips sexdentatus* 25

В. Г. Гагарин. Два новых вида рода *Nothotylenchus* (*Nothotylenchidae*: *Nematoda*) и описание самцов *Tylocephalus auriculatus* и *Chronogaster typicus* 30

Н. И. Жучкова. К исследованию локализации биогенных аминов в нервной ткани *Ascaris suum* и *Ascaridia galli* 36

В. М. Ивашкин, В. И. Голованов. К биологии *Onchocerca gutturosa* — возбудителя онхоцеркоза крупного рогатого скота 40

Е. М. Карманова. К познанию жизненного цикла трематод *Echinochasmus coaxatus* и *E. beleocephalus* (*Echinostomatidae*) 46

Е. М. Карманова. К обоснованию рода трематод *Schiginella* n. gen. (*Echinostomatidae*) — паразита большой поганки *Podiceps cristatus* 53

Е. А. Клочкова. Сенсорный аппарат церкарии *Hysteromorpha triloba* (*Diplostomatidae*) 56

Д. П. Козлов. Роль птиц в распространении аноплоцефалятозной инвазии 62

Л. А. Кошкина. К вопросу о механизме влияния иммунитета хозяина на проницаемость покровных тканей *Ascaridia galli* 64

Т. А. Краснолобова, Т. Л. Илюшина, З. И. Рыбакова. Новые данные о цикле развития трематоды *Plagiorchis multiglandularis* (*Plagiorchidae*) 70

Т. А. Краснолобова, Т. Л. Илюшина, З. И. Рыбакова. Экспериментальное изучение изменчивости трематоды *Prosthogonimus ovatus* (*Prosthogonimidae*) . . 73

Т. Т. Ларченко, М. Д. Сонин. Нематоды дроф (семейства *Otididae*) Тувинской АССР 76

З. К. Леутская, И. Г. Герасимова. Исследование холестеринэстеразной активности в тканях *Ascaris suum* 83

В. В. Ломакин. Эколого-фаунистический анализ нематод рыб Каспийского моря 86

Н. А. Мажуга. Исследование конечных продуктов белкового обмена при содержании нематод млекопитающих и рыб в растворах различных белков . . . 96

В. Ф. Мищенко. Жизненный цикл и онтогенез трематоды *Linstowiella viviparae* (*Prohemistomatidae*) 102

Н. В. Опушко. О строении половых путей *Camallanus lacustris* 112

Н. В. Опушко. Гистологическое строение генитальных органов самок *Syngamus trachea* на различных этапах постэмбрионального развития 114

А. В. Павлов, Т. Т. Чеснокова. Изучение изменений активности неспецифических эстераз и холинэстераз у аскаридий в зависимости от иммунного состояния организма хозяина 119

Л. В. Павлюк. Сравнительная количественно-качественная характеристика фитонематод крестовника ромболистного, горицвета весеннего, валерианы лекарственной 126

Т. В. Покровская. Переописание вида *Diplogastrellus mikuschi* (*Nematoda: Diplogasteridae*) 130

Е. И. Протасова. К систематике цестод отряда *Pseudophyllidea*, паразитирующих у рыб 133

А. С. Рыковский. Формирование гельминтофауны диких копытных в условиях культурного ландшафта Европейской части СССР 144

М. К. Семенова. Развитие нематоды *Contracaecum microcephalum* (*Anisakidae*) в дефинитивном хозяине 153

О. В. Слободянюк. Биологические особенности нематод рода *Parastorhabditis* (*Rhabditidae*) 160

М. Д. Сонин. Paronchocerca schelupovi — новый вид нематоды от коростеля и ревизия рода *Paronchocerca* (*Oswaldofilariidae*) 168

М. Д. Сонин, Т. Т. Ларченко. Нематоды птиц Тувинской АССР 173

В. Е. Судариков. К биологии некоторых видов трематод подотряда *Cyathocotylata* 182

Н. П. Суменкова. Значение строения пищевода в классификации нематод надсемейства *Neotylenchoidea* 194

В. Я. Трофименко. Новые данные о нематодах родов *Cottocomephoronema* и *Comephoronema* — паразитах налима 199

Е. С. Турлыгина. К. Ф. Шпаковская. К изучению влияния йодистого калия на половую продуктивность галловой нематоды *Meloidogyne incognita* 208

Г. Я. Чуватина-Шмытова, Л. А. Хромова. О роли некоторых двукрылых как промежуточных хозяев нематод домашних животных МНР 211

А. А. Шигин. О таксономическом значении сенсорного аппарата у церкарий трематод подотряда *Strigeata* 220

А. А. Шигин, Т. В. Горовая. Об участии ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (*Diplostomatidae*) 232

Н. П. Шихобалова, Л. С. Корсак-Паружинская. Изучение отдаленного действия понизирующего облучения на эмбриональное и постэмбриональное развитие окспурат и изменений их радиочувствительности при облучении в ряде поколений 240

О. А. Шишова-Касаточкина, Л. И Сохина, Т. Г. Абрамова. Роль образования мочевины и активности фермента уреазы у нематод различных классов позвоночных в процессе адаптации к хозяину 250

Б. А. Шишов, Т. А. Малютина. Определение ацетилхолиноподобного вещества у нематоды *Ascaridia galli* 255

Б. А. Шишов, Т. А. Малютина. Реакция соматической мускулатуры нематоды *Ascaridia galli* на холинергические вещества 258

УДК 576 895 122

Новые виды диплозоонов от рыб реки Амура. А х м е р о в А. Х. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 5.

Приводятся рисунки и описания шести новых видов диплозоонов и трех не выделенных в самостоятельные виды из-за ограниченности материала. Обосновывается новый подрод *Diplozoon* (*Paradiplozoon*), характеризующийся отсутствием задней чашевидной присоски. Библ. 9 назв., рис. 10.

УДК 576 895 132

Роль аминокислот в осуществлении функции осморегуляции у *Ascaris suum*, Б е р д ы е в а Г. Т., Ш и ш о в а - К а с а т о ч к и н а О. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 19.

Авторами изучалась роль аминокислот полостной жидкости свиной аскариды в функции осморегуляции. При перемещении аскарид в среде различной точности (дистиллированная вода, изотонический раствор, гипертонический раствор) наблюдалось значительное увеличение концентрации ряда аминокислот полостной жидкости аскариды при содержании гельминтов в гипертонической среде. Это свидетельствует об участии аминокислот полостной жидкости аскарид в осуществлении функций осморегуляции.

Проведенное исследование влияния витамина B_{12} на образование аминокислот показало отсутствие влияния этого витамина на содержание аминокислот полостной жидкости аскарид.

УДК 576 895 132

Изучение индивидуальной и географической изменчивости нематоды *Parasitorhabditis sexdentati* (*Rhabditidae*) — паразита короеда *Ips sexdentatus*. Б л и н о в а С. Л., В о с и л и т е Б. С. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 25.

Проведено изучение индивидуальной и географической изменчивости нематоды Parasitorhabditis sexdentati. Наиболее константными признаками для самок являются длина стомы, пищевода в *V* %, для самцов — стомы, пищевода и хвоста.

Для характеристики основных пропорций тела предлагается вычислять линии органической корреляции, показывающие общую направленность двумя изменяющимися величинами. Библ. 7 назв.

УДК 632 651

Два новых вида рода *Nothotylenchus* (*Nothotylenchidae: Nematoda*) и описание самцов *Tylocephalus auriculatus* и *Chronogaster typicus*. Г а г а р и н В. Г. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 30.

При изучении нематод водных растений в почве среди корней гигрофитов (осоки, тростника и водяного риса), растущих на берегу Учинского водохранилища (Московская обл.), были обнаружены два новых для науки вида нематод и неизвестные ранее самцы двух видов нематод. Приводятся описания, дифференциальный диагноз и рисунки *Nothotylenchus utschini* sp., n., *Nothotylenchus paramonovi* sp. n. и описания и рисунки самцов *Tylocephalus auriculatus* (Butschli, 1873) и *Chronogaster typicus* (de Man, 1921). Рис. 4.

УДК 576 895 132: 591 88 05

К исследованию локализации биогенных аминов в нервной ткани *Ascaris suum* и *Ascaridia galli*. Ж у ч к о в а Н. И. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории, т. 24, 1974, стр. 36.

Гистохимическим методом с применением водного формальдегида выявляли биогенные амины у аскариды и аскаридии. Катехоламины обнаружены в нейронах хвостового отдела и волокнах, иннервирующих генитальные сосочки самцов, в головных папиллярных нервах, отдельных волокнах окологлоточного нервного кольца самок и самцов, а также в нервных волокнах в области расположения анального ганглия самцов. Библ. 9 назв. Рис. 1.

УДК 576 895 121

К биологии *Onchocerca gutturosa* — возбудителя онхоцеркоза крупного рогатого скота. И в а ш к и н В. М., Г о л о в а н о в В. И. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 40.

В условиях Узбекской ССР мошки *Odagmia ornata* и *Friesia alajensis* зарегистрированы как промежуточные хозяева *O. gutturosa*. Степень инвазированности *O. ornata* личинками онхоцерк в разные месяцы года варьировала в пределах от 1,49 до 12,8, а *F. alajensis* — от 0,29 до 11,63%. При экспериментальном заражении указанных видов мошек микрофилярии онхоцерками инвазионные личинки *O. gutturosa* в них обнаруживались на 8—14-й день. Срок развития паразита в организме дефинитивного хозяина равен 7 месяцам. Библ. 33 назв.

УДК 576 895 12

К познанию жизненного цикла трематод *Echinochasmus coaxatus* и *E. beleocephalus* (*Echinostomatidae*). К а р м а н о в а Е. М. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 46.

Приведены результаты расшифровки цикла развития *E. coaxatus* от большой поганки и *E. beleocephalus* от цапель дельты Волги. Жизненный цикл *E. coaxatus* ранее не был расшифрован. Промежуточным хозяином указанных видов трематод установлен моллюск *Bithynia tentaculata*. Дается описание мирацидия, церкарии, метацеркарии, указаны сроки развития. Рис. 4.

УДК 576 895 122

К обоснованию рода трематод *Schiginella n. gen. (Echinostomatidae)* — паразита большой поганки *Podiceps cristatus*. Кармакова Е. М. В сб. «Экология и география гельминтов», Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, [стр. 53.

Дано обоснование к выделению вида *Echinochasmus (Episthmius) schigini* (Schigin, 1956) — паразита *Podiceps cristatus* — в самостоятельный род *Schiginella* n. gen. с типичным видом *Sch. colymbi* (Schigin, 1956) [синоним — *Episthmium colymbi* Schigin, 1956, *Echinochasmus (Episthmium colymbi, Echinochasmus (Episthmium) schigini.*] Основанием для выделения рода являются различия в расположении желточников у половозрелых трематод и в строении церкария по сравнению с таковыми видов рода *Echinochasmus* из подродов *Echinochasmus*, и *Episthmium*.

УДК 576 895 122

Сенсорный аппарат церкарии *Hysteromorpha triloba (Diplostomatidae)*. Ключкова Е. А.В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, «Наука», 1974, стр. 56.

Изучен и описан сенсорный аппарат церкарии *H. triloba* и дана сравнительная характеристика его с сенсорным аппаратом видов рода *Diplostomum* и *Tylodelphs clavata*. Изучена изменчивость числа и топографии сенсилл в отдельных комплексах и группах. Показано, что наибольшей стабильностью характеризуется вентральный и дорсальный комплексы тела, ацетабулярный комплекс, латеральный комплекс хвостового ствола и проксимальная и дистальная группы фуркального комплекса. Библ. 13 назв. Рис. 1.

УДК 576 895 121

Роль птиц в распространении аноплоцефалятозной инвазии. Козлов Д. П. В сб. «Экология и география гельминтов», Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 62.

В работе приведены результаты опытов по скармливанию птицам (воробей, галка, голубь) зрелых члеников цестод (подотр. *Anoplocephalata*), паразитирующих у овец и крупного рогатого скота. Установлено, что капсулы *T. giar* и яйца *M. benedeni* проходят через пищеварительный тракт птиц, сохраняя при этом жизнеспособность (эмбриональные крючья онкосфер остаются подвижными). В связи с этим птицам отводится большое значение в эпизоотологии аноплоцефалятозов. Библ. 5 назв.

УДК 576 895 132

К вопросу о механизме влияния иммунитета хозяина на проницаемость покровных тканей *Ascaridia galli*. Кошкина Л. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 64.

Изучалось влияние иммунитета хозяина на изменение активности АТФазы, фермента гиподермы аскаридий, как возможного регулятора проницаемости покровных тканей нематод. Показано, что с увеличением напряженности иммунитета у хозяина увеличивается активность вышеуказанного фермента у аскаридий. Увеличение активности АТФазы и связанное с ним увеличение проницаемости покровных тканей аскаридий рассматривается как процесс адаптации паразитов к изменяющимся условиям среды. Библ. 37 назв.

УДК 576 895 122

Новые данные о цикле развития трематоды *Plagiorchis multiglandularis (Plagiorchidae)*. Краснолобова Т. А., Илюшина Т. Л., Рыбакова З. И. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 70.

Развитие *Plagiorchis multiglandularis* в Западной Сибири происходит через промежуточного хозяина — моллюска *Limnaea stagnalis*, дополнительного — ручейника *Limnophilus rhombicus* и окончательных — птиц и млекопитающих. Библ. 3 назв. Рис. 1.

УДК 576 895 122

Экспериментальное изучение изменчивости трематоды *Prosthogonimus ovatus (Prosthogonimidae)*. Краснолобова Т. А., Илюшина Т. Л., Рыбакова З. И. В сб. «Экология и географич гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории, т. 24, 1974, стр. 73.

Степень развития половой системы *Prosthogonimus ovatus* зависит от паразитирования трематоды в различных дефинитивных хозяевах. Следовательно, эта морфологическая особенность не может быть использована при подразделении трематод рода *Prosthogonimus* на подроды. Библ. 6 назв. Рис. 1.

УДК 576 895 132

Нематоды дроф (семейства *Otididae*) Тувинской АССР. Ларченко Т. Т., Сонин М. Д. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 01974, стр. 76.

В 1956—1957 гг. на территории Тувы было обследовано четыре дрофы (*Otis tarda*) и три вихляя (*O. undulata*). У дроф обнаружено два вида нематод *Subulura halli* (впервые в СССР) и *Histoicephalus laticaudatus*; а у вихляя — пять — *S. suctoria*, *Harterlia rotundata*, *Acuaria anthuris* (впервые у данного дефинитивного хозяина), *His. skrjabini* и *Petrovitlaria mongolica* (впервые у вихляя и впервые в СССР). Вид *His. skrjabini* описывается как новый. Табл. 5. Библ. 11 назв. Рис. 3.

УДК 576 895 132

Исследование холестеринэстеразной активности в тканях *Ascaris suum*. Леутская З. К., Герасимова Н. Г. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 83.

Проведено исследование активности холестеринэстеразы (фермента, расщепляющего эфиры холестерина с освобождением его активной формы) в тканях *Ascaris suum*. Полученные данные показали, что кишечник свиной аскариды обладает холестеринэстеразной активностью. Кожно-мышечная ткань такой активностью не обладает, а в полостной жидкости активность холестеринэстеразы уловить не удалось из-за активной убыли холестерола. Последний факт дал основание предположить, что именно в полостной жидкости происходит либо потребление холестерина для синтетических процессов, либо его разрушение. Табл. 1, библ. 11 назв.

УДК 576 895 132

Эколого-фаунистический анализ нематод рыб Каспийского моря. Ломакин В. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 86.

В статье излагаются результаты изучения нематодофауны рыб 14 семейств из Каспийского моря. Анализ проведен по семействам рыб, при этом учитывались степень и характер специфичности паразитов, слагающих нематодофауну рыб каждого семейства; зависимость нематодофауны от трофики рыб; характер условий (абиотических и биотических), обусловивших становление связей нематод с их хозяевами и степень соответствия экологии нематод и их хозяев, а также распределение нематод по различным районам акватории Каспийского моря. Библ. 15 назв.

УДК 576 895 132

Исследование конечных продуктов белкового обмена при содержании нематод млекопитающих и рыб в растворах различных белков. Мажуга И. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 96.

Целью настоящей работы являлось выяснение аминокислотного «пула» полостной жидкости при различном поглощении белков у *Ascaris suum*, исследование поглощения белков различной структуры нематодами рыб, а также исследование конечных продуктов белкового обмена у нематод млекопитающих и рыб при содержании их в тех же белках. Экспериментальные данные показали, что концентрация некоторых аминокислот в свободном «пуле» полостной жидкости *Ascaris suum* пропорциональна поглощенному белку. Нематоды исследованных рыб потребляют нативный белок, что свидетельствует о наличии у них денатурирующего белок фактора. Экскреция конечных продуктов обмена белка (аммиак, мочевина) увеличивается при поглощении белка. Табл. 2. Рис. 2 + хроматограмма 1. Библ. 12 назв.

УДК 576 895 122

Жизненный цикл и онтогенез трематоды *Linstowiella viviparae (Prohemistomatidae)*. Мищенко В. Ф. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 102.

Расшифрован жизненный цикл трематоды *Linstowiella viviparae*. В качестве дефинитивных хозяев выявлены хохлатая чернеть, серебристая чайка, домашняя утка; функции промежуточного и дополнительного хозяев приурочены к одному виду моллюска *Viviparus viviparus*. Изучены морфология и некоторые биологические особенности всех стадий онтогенеза трематоды, эмбриогенез, морфогенез, метацеркария. Для сравнения изучена топография сенсилл церкарии *Paracoenogonimus ovatus*. На основании нового фактического материала решается вопрос о правомочности и самостоятельности рода *Linstowiella* и вида *L. viviparae*. Библ. 11 назв., рис. 7.

УДК 576 895 132

О строении половых путей *Camallanus lacustris*. Онушко Н. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 112.

Изучение гистологического строения генитальных органов живородящих нематод *Camallanus lacustris* показало, что для них характерно отсутствие рахиса в гонадах и симпластическое строение эпителия в стенках яичника, яйцевода и матки. В яйцемете и в вагине нематод эпителий состоит из клеток.

УДК 576 895 132

Гистологическое строение генитальных органов самок *Syngamus trachea* на различных этапах постэмбрионального развития. Онушко Н. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР. т. 24, 1974, стр. 114.

Изучение гистологического строения половой системы самок *Syngamus trachea* в процессе постэмбрионального развития (от ювенильных до взрослых форм) показало, что структура отделов имеет специфические особенности, характерные для определенного возраста паразитов. Установлено, что на 13—15-е сутки после заражения, т. е. в период полового созревания гельминтов, в эпителии стенок всех отделов генитальной системы самок *Syngamus trachea* наблюдаются интенсивные процессы перестройки и роста. Библ. 3 назв.

УДК 576 895 132

Изучение изменений активности неспецифических эстераз и холинэстераз у аскаридит в зависимости от иммунного состояния организма хозяина. Павлов А. В., Чеснокова Т. Т. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР т. 24, 1974, стр. 119.

Изучалось изменение активности неспецифических эстераз (НЭ) и холинэстераз (ХЭ) у *Ascaridia galli* в зависимости от иммунного состояния организма хозяина. Различная степень напряженности иммунитета достигалась введением в организм зараженных цыплят антигена, приготовленного из тела паразита. Активность НЭ в гомогенатах тела аскаридий определялась с помощью колориметрического метода, разработанного С. Д. и И. С. Балаховскими (1958), а активность ХЭ с помощью метода Хестрина. Кроме того, при определении активности как НЭ, так и ХЭ использовался метод нейтрализации (Балаховские, 1953). Исследования показали, что активность НЭ с изменением напряженности иммунитета хозяина не изменяется, а активность ХЭ во всех экспериментах увеличивалась в 1,6—1,8 раза по сравнению с контролем. Библ. 37 назв.

УДК 632 651

Сравнительная количественно-качественная характеристика фитонематод крестовника ромболистного, горицвета весеннего, валерианы лекарственной. Павлюк Л. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 126.

Показано, что растению-хозяину принадлежит ведущая роль в формировании нематодных комплексов. Закономерности динамики фауны и видовой состав нематод для каждого вида растений имеют свои особенности, связанные со спецификой самого растения: его биологией, биохимией, морфологией. Выявлены специфичные и общие доминирующие виды нематод крестовника, горицвета и валерианы. Показано, что корневая система и ризосфера валерианы заселяются нематодами в меньшей степени (как по численности особей, так и по числу видов) по сравнению с таковыми крестовника и горицвета. Библ. 18 назв.

УДК 632 651

Переописание вида *Diplogastrellus mikuschi (Nematoda: Diplogasteridae)* Покровская Т. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории. АН СССР, т. 24, 1974, стр. 130.

Дается более подробное описание вида *Diplogastrellus mikuschi* (Fuchs, 1938) по сравнению с первоисточником. Приводятся новые данные о строении стомы и о числе и расположении хвостовых папилл у самцов. Библ. 3 назв.

УДК 576 895 121

К систематике цестод отряда *Pseudophyllidea*, паразитирующих у рыб. Протасова Е. Н. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 133.

На основе изучения морфологии цестод отряда *Pseudophillidea* Carus, 1863 от различных групп хозяев (рептилии, рыбы, птицы, млекопитающие) на оригинальном материале и по литературным данным высказывается предположение о филогенетической обособленности псевдофиллидей, паразитирующих у рыб и связанных с ними в своем становлении; предлагается новая система этой группы псевдофиллидей; приводятся обоснования надсемейства *Bothriocephaloidae*, n. superfam. (с семействами: *Bothriocephalidae*, *Parabothriocephalidae*, *Triaenophoridae*, *Ancystrocephalidae* n. fam) и *Amphicotyloidea* (с семействами *Amphicotylidae*, *Echinophalidae*, *Ptychobothriidae*). Даны диагнозы и состав всех таксонов от надсемейств до подсемейств. Библ. 10 назв., рис. 1.

УДК 576 895 10

Формирование гельминтофауны диких копытных в условиях культурного ландшафта Европейской части СССР. Рыковский А. С. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 144.

Подавляющее большинство видов гельминтов диких копытных — облигатные паразиты домашнего скота. Заражение диких животных происходит в связи с общими пастбищами и водопоями. Состав гельминтофауны копытных различен в разных частях ареала хозяев. Отмечается наличие территориальных гельминтофаунистических комплексов, где большинство видов копытных как диких, так и домашних, поражено одними и теми же видами гельминтов. Хозяйственная деятельность человека определяет формирование гельминтофаунистических комплексов, которые в условиях культурного ландшафта имеют антропогенное происхождение. Профилактика гельминтозов диких копытных должна строиться в первую очередь на основе нарушения контактов с домашним скотом. Лишь в отношении облигатных паразитов диких жвачных целесообразно применять специальные меры. Библ. 44 назв.

УДК 576 895 132

Развитие нематоды *Contracaecum microcephalum (Anisakidae)* в дефинитивном хозяине. Семенова М. К. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 153.

Экспериментально изучено развитие *C. microcephalum* в дефинитивном хозяине. Выявлено, что для дефинитивного хозяина инвазионной является личинка III стадии; указываются размеры инвазионных личинок. В дефинитивном хозяине эта нематода проходит две стадии развития: IV личиночную и V имагинальную. Описывается морфология личинок III и IV стадий и ювенильных форм. Табл. I, библ. 11 назв., рис. 4.

УДК 632 651

Биологические особенности нематод рода *Parasitorhabditis (Rhabditidae)* Слободянюк О. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 160.

По литературным и собственным данным приводится биологическая характеристика нематод рода *Parasitorhabditis*, принадлежащих к трем экологическим группам: 1) кишечные паразиты, 2) паразиты мальпигиевых сосудов, 3) полостные паразиты. Табл. 1, библ. 12 назв., рис. 5.

УДК 576 895 132

Paronchocerca schelupovi* — новый вид нематоды от коростеля и ревизия рода *Paronchocerca (Oswaldofilariidae). Сонин М. Д. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 168.

Описывается новый вид *P. schelupovi* по паразиту из полости тела коростеля, добытого в Тувинской АССР. Даны рисунок и дифференциальный диагноз. Проведена ревизия рода *Paranchocerca*. Принимается точка зрения Шабо и Болла (1964) о сведении в синонимы рода *Paronchocerca*, рода *Pseudaproctoides* Sonin, 1961. В синоним данного рода сводятся также роды *Bhalfilaria* Bhalerao et Rao, 1944, *Francolinema* Jairajpuri et Siddiqi, 1970 и *Nicanoria* Freitas, Vicente et Pinto, 1970. Виды *P. rousseloti* Chabaud et Blocca, 1951, *P. thapari* Deshmukh, 1969, и *P. francolina* (Jairajpuri et Siddiqi, 1970) вводятся в синонимы вида *P. badamii* (Bhalerao et Rao, 1944). Вид *P. alii* Deshmukh, 1969 переводится в состав рода *Cardiofilaria* Strom, 1937. 1 рис. Библ. 14 назв.

УДК 576 895 132

Нематоды птиц Тувинской АССР. Сонин М. Д., Ларченко Т. Т. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 173.

Приводятся результаты обработки коллекции нематод от птиц Тувы. Всего было вскрыто 3078 экз. птиц 188 видов 21 отряда. Нематодами инвазировано 39,8% обследованных птиц 125 видов. Зарегистрировано 105 видов нематод. Шесть из обнаруженных видов были описаны как новые (*Ornithofilaria tuvensis*, *Diplotriaena perdicis*, *Sarconema pseudolabiata*, *Cramispirura longispicula*, *Hisliocephalus skrjabini*, *Paronchocerca schlupovi*). Семь видов впервые регистрируются на территории СССР, а для 65 видов нематод отмечены новые дефинитивные хозяева. Библ. 8 назв.

УДК 576 895 122

К биологии некоторых видов трематод подотряда *Cyathocotylata.* Судариков В. Е. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 182.

Приведено описание пяти видов трематод сем. *Cyathocotylidae*, полученных экспериментально при заражении метацеркариями домашних уток. Метацеркарии были найдены у различных животных дельты Волги. Метацеркарии из мантии моллюска *Bithynia tentaculata* развились в *Cyathocotyle bithyniae* (Sudarikov, 1973), метацеркарии из паренхимы пиявок *Herpobdella octoculata*—в *C. opaca* (Wisniewski), 1934) Эксперименты позволили установить, что метацеркарии рыб *Cobitis taenia* и бычков принадлежат виду *Holostephanus cobitidis Oprarilova*, 1968, от *Pungitius platygaster* и *Syngnathus nigrolineatus* — виду *H. dubius* (Szidat, 1936), от амфибии *Rana ridibunda* — виду *H. volgensis* (Sudarikov, 1962). Библ. 7 назв. Рис. 5.

УДК 632 651

Значение строения пищевода в классификации нематод надсемейства *Neotylenchoidae.* Суменкова Н. И. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 194.

В процессе эколого-морфологического анализа нематод надсем. *Neotylenchoidea* установлено, что основной морфологический признак — структура головной капсулы,— используемый для классификации этой группы нематод, весьма вариабилен и не может иметь диагностического значения на уровне семейств. У видов неотиленхоидеа выявлено три четких типа строения кардиальной части пищевода, каждый из которых соответствует одному из известных семейств (*Neotylenchidae*, *Notholylenchidae*, *Paurodontidae*) и скоррелирован с рядом своеобразных признаков строения половой системы самок и самцов у этих групп нематод. Обсуждаются возможности ревизии системы неотиленхоидей с учетом строения кардиальной части пищевода этих нематод. Предлагается, в частности, нематод подсем. *Halenchinae* и подсем. *Fephyadophorinae* включить в состав сем. *Neotylenchideae* на основании однотипного строения пищевода. Библ. 17 назв.

УДК 576 895 132

Новые данные о нематодах родов *Cottocomephoronema* и *Comephoronema* — паразитах налима. Трофименко В. Я. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 199.

В статье содержатся новые данные о морфологии нематод *Cottocomephoronema problematica Layman*, 1933, описан новый вид *Comephoronema oschmarini* sp. nov., обсуждаются особенности ареалов обоих видов и высказаны предположения об их происхождении и характере жизненных циклов. Вид *Ichthyobronema conoura* sensu Gnedina et Savina, 1930 (= *I. gnedini* Sudarikov et Ryjikov, 1952) рассматривается как spec'es inquirenda. Библ. 15 назв., рис. 4.

УДК 632 651

К изучению влияния йодистого калия на половую продуктивность галловой нематоды *Meloidogyne incognita*. Турлыгина Е. С., Шпаковская Е. Ф. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР», т. 24, 1974 стр. 208.

Изучение влияния йодистого калия на галлообразование и половую продуктивность галловой нематоды показало, что обработка мелоидогинозных растений огурцов 0,2-процентным раствором йодистого калия уменьшает количество галлов на 1 см корня в 1,4 раза и плодовитость самок в 3,4 раза. Причиной этого явления, по нашему мнению, является накопление йода в корнях обрабатываемых растений. Библ. 16 назв.

УДК 576 895 13

О роли некоторых двукрылых как промежуточных хозяев нематод домашних животных МНР. Чуватина-Шмытова Г. Я., Хромова Л. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории, т. 24, 1974, стр. 211.

В работе приводятся результаты исследования двукрылых лесостепной зоны МНР на наличие в них личинок нематод. Дан список промежуточных хозяев нематод и степень зараженности их личинками телязий, стефанофиларий, парабронем, сетарий. Впервые мухи рода *Hydrotaea* регистрируются как промежуточные хозяева телязий, а мухи рода *Paregle* — как промежуточные хозяева парабронем. Делается попытка проанализировать различия в степени зараженности двукрылых личинками нематод на различных «типах» пастбищ: степном, луговом и лугово-степном. Дается оригинальное описание инвазионных личинок указанных паразитов. Библ. 12 назв.

УДК 576 895 122

О таксономическом значении сенсорного аппарата у церкарий трематод подотряда *Strigeata*. Шигин А. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 220.

В сравнительном аспекте изучены ключевые комплексы сенсорного аппарата церкарий представителей девяти родов семейств *Diplostomatidae* и *Strigeidae* и рассмотрено значение этого аппарата для систематики и таксономии данной группы трематод. Показано, что сенсорный аппарат церкарий имеет большую таксономическую значимость для таксонов надвидового ранга. На основании особенностей сенсорного аппарата церкарий составлена определительная таблица родов. Библ. 9 назв., рис. 3.

УДК 576 895 122

Об участии ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*) в элиминации церкарий рода *Diplostomum* (*Diplostomatidae*). Шигин А. А., Горовая Т. В. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 232.

На основании экспериментальных исследований установлено, что ветвистоусые ракообразные *Moina macrocopa* участвуют в элиминации церкарий *Q. spathaceum*. Показано, что элиминационные свойства рачков меняются в зависимости от продолжительности опыта, концентрации церкарий и рачков в опытных сосудах и общей активности рачков. Предпринята попытка определения элиминационного потенциала рачкового планктона, на основании чего сделан вывод, что рачковый планктон является важным естественным фактором регуляции численности церкарий в водоеме. Библ. 4 назв.

УДК 576 895 13

Изучение отдаленного действия ионизирующего облучения на эмбриональное и постэмбриональное развитие оксиурат и изменений их радиочувствительности при облучении в ряде поколений. Шихобалова Н. П., Корсак-Паружинская Л. С. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 240.

1. Однократное воздействие ионизирующей радиации (лучи Рентгена) на яйца оксиурат (*Heterakis gallinarum* и *Ganguleterakis spumosa*), находящихся как на стадии одного бластомера (доза 30 000), так и на стадии инвазионной личинки (доза 2000), оказывает отрицательное действие на развитие паразитов в ряде последующих поколений (до четвертого). В эмбриональном периоде наблюдается задержка в развитии и гибель некоторой части яиц на разных стадиях развития, а в постэмбриональном — меньший процент паразитов достигает половозрелого состояния и оказывается способным к репродукции.

2. Облучение яиц как до первого деления дробления, так и с завершенным эмбриональным развитием в ряде последовательных поколений резко повышает радиочувствительность указанных оксиурат. С каждым последующим облучением прогрессивно уменьшается процент яиц, достигших инвазионной стадии, а развившиеся личинки оказываются менее жизнеспособными, в результате чего меньший процент паразитов достигает половозрелого состояния в организме хозяина. Полученные данные должны быть учтены при рассмотрении вопроса о возможности использования ионизирующей радиации в целях профилактики гельминтозов и расчете доз, необходимых для воздействия на яйца гельминтов во внешней среде (сточные воды, их осадки и др.) Библ. 9 назв., рис. 5, табл. 4.

УДК 576 895 132

Роль образования мочевины и активности фермента уреазы у нематод различных классов позвоночных в процессе адаптации к хозяину. Шишова-Касаточкина О. А., Сохина Л. И., Абрамова Т. Г. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 250.

Цель настоящей работы — исследование наличия фермента уреазы в тканях нематод от хозяев с различным типом обмена в сопоставлении с уреогенезом. Также было проведено исследование торможения активности уреазы под влиянием тканей нематод от хозяев различных классов позвоночных (млекопитающие, птицы, рыбы). Экспериментальные данные показали, что некоторые виды обмена веществ (уреогенез — продуцирование мочевины, активность ферментов), специфичные для хозяев, сказываются на аналогичном виде обмена у нематод. Табл. 2, библ. 7 назв., рис. 2.

УДК 576 895 132: 591 182 05]

Определение ацетилхолиноподобного вещества у нематоды *Ascaridia galli*. Шишов Б. А., Малютина Т. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 255.

При тестировании на желудочке сердца лягушки раствора Кларка, перфузированного через полость тела аскаридии, обнаружено, что перфузаты могут оказывать разнообразные эффекты. Часть перфузатов вызывает, аналогично ацетилхолину, уменьшение амплитуды сокращений сердца. Другие перфузаты оказывают трехфазный эффект, подобной эффекту действия на сердце АТФ. Тормозной эффект в ряде случаев усиливается при эзеринизации сердца, но он не проявляется на атропинизированном сердце и тогда, когда перфузат обработан холинэстеразой. В то же время в других случаях ни атропинизация, ни обработка перфузата холинэстеразой не изменяют или лишь частично уменьшают тормозный эффект. На основании этих данных сделан вывод о том, что при перфузии полости кожно-нервно-мышечного мешка аскаридии в перфузат выделяются: 1) ацетилхолин или близкое к нему по фармакологическим свойствам вещество; 2) вещество (или вещества), которое также оказывает на сердце тормозное влияние, но не является ацетилхолином; 3) макроэрг, обладающий действием на сердце, подобным АТФ. Многие перфузаты, по-видимому, содержат смесь, указанных веществ, так как эффекты их действия носят более сложный фазовый характер. Библ. 2 назв., рис. 1.

УДК 576 895 132: 591 182 05: 591 175 05

Реакция соматической мускулатуры нематоды *Ascaridia galli* на холинергические вещества. Шишов Б. А., Малютина Т. А. В сб. «Экология и география гельминтов». Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР, т. 24, 1974, стр. 258.

Эксперименты проведены на аскаридиях, у которых осуществлялась перфузия полости тела, а также на нематодах, разрезанных вдоль одного из латеральных валиков. Обнаружено, что аскаридии реагируют на ацетилхолин, никотин, в меньшей степени на ареколин и не чувствительны к пилокарпину. Обработка тканей антихолин-эстеразными веществами (эзерин, фосфакол) приводит к усилению реакции на ацетилхолин, а под влиянием холинолитиков (тубокурарин, диплацин, атропин) происходит блокирование ответов на холиномиметики. Библ. 3 назв., рис. 2.

Экология и география гельминтов
Труды Лаборатории гельминтологии. Том 24

Утверждено к печати
Лабораторией гельминтологии
Академии наук СССР

Редактор издательства *В. Х. Марусич*
Художественный редактор *С. А. Литвак*
Технический редактор *И. Н. Жмуркина*

Сдано в набор 22/X 1973 г. Подписано к печати 10/I 1974 г.
Формат 70×108¹/₁₆ Бумага № 1 Усл. печ. л. 23,8 Уч.-изд. л. 24,1
Тираж 1200 Т-01910 Тип. зак. 3109
Цена 1 р. 69 к.

Издательство «Наука»
103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
115	28 св.	по Кроссману с генциановым	по Кроссману и генциановым
209	Заголовок табл. 1	газообразование	галлообразование