АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

14

2.3

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Академик
КОНСТАНТИН ИВАНОВИЧ
СКРЯБИН

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ
Том XIV

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЯ

21.XII.1

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1964

УДК 576.895.1

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

Н. П. Шихобалова (ответств. редактор),
В. М. Вадимов, В. М. Ивашкин, А. В. Павлов,
А. А. Парамонов, К. М. Рыжиков

п44219
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

Посвящаем нашему дорогому учителю
Константину Ивановичу
Скрябину

Авторы

ПРЕДИСЛОВИЕ

Выпуск тома Трудов Гельминтологической лаборатории АН СССР, носящего название «Экспериментальная и экологическая гельминтология», совпадает с знаменательной датой в жизни Лаборатории — 20-летием ее существования.

Этой дате посвящена первая статья тома. Огромные задачи и перспективы развития открылись перед небольшим учреждением, организованным в 1942 г. в системе Академии наук СССР по инициативе академика К. И. Скрябина. К этому времени советская гельминтология за четверть века своего существования накопила огромный материал в области изучения фауны, экологии, биологии гельминтов, который представлял большую ценность, но оставался разрозненным и необобщенным. Пользоваться работами, опубликованными в различных журналах и сборниках, издававшихся в различных республиках, при отсутствии каких-либо справочных изданий было исключительно трудно.

Гельминтологическая лаборатория Академии наук СССР взяла на себя труд систематизации и обобщения гельминтологических работ, посвященных изучению морфологии, биологии, филогении и системы отдельных таксономических групп гельминтов. К настоящему времени лабораторией опубликовано: 21 том монографии акад. К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека», 12 томов серии «Основы нематодологии», 3 тома серии «Основы цестодологии». Выпущен также ряд монографий по гельминтофауне отдельных групп животных.

Большую работу проводит Лаборатория по изучению гельминтофауны домашних и диких животных в отдельных зонах Советского Союза, ранее не подвергавшихся обследованию.

В последние годы особое внимание обращено на изучение гельминтофауны Дальнего Востока и Советского Севера. Деятельность всех союзных гельминтологических экспедиций, проводившихся в СССР учениками акад. К. И. Скрябина, обобщена в томе II книги «Строительство советской гельминтологической науки и практики», публикуемой ГЕЛАН.

Начав с изучения фауны, морфологии и системы гельминтов и обобщения ранее накопленных материалов, ГЕЛАН быстро включила в сферу своей деятельности изучение биологии гельминтов и расшифровку циклов их развития. За этими работами последовали исследования по изучению иммунитета при гельминтозах, биохимии и физиологии гельминтов, а также возможностей использования биофизических методов в борьбе с гельминтозами.

С 1952 г. началось изучение теоретических основ борьбы с гельминтозами сельскохозяйственных растений.

Вот тот огромный диапазон теоретических исследований, который характеризует деятельность Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Настоящий том посвящен в основном вопросам экспериментальной и экологической гельминтологии.

В нем приведены результаты исследований по расшифровке циклов развития гельминтов человека, домашних, диких и хозяйственно-полезных (домашних и диких) животных: *Nanophyetes schikhobalovi* — паразита человека и плотоядных; *Ascarops strongylina* — паразита свиней; *Spirocerca lupi* — паразита собак, *Taenia intermedia* — паразита пушных зверей и др.

В томе опубликованы статьи, обобщающие современные сведения по биологии гельминтов отдельных таксономических групп: нематод подотряда *Camallanata* и трематод отряда *Strigeidida*. Приведена обобщающая работа по вопросам проницаемости кутикулы нематод. Знания в этой области необходимы прежде всего при разработке вопросов направленного воздействия на гельминтов, находящихся в разных органах и тканях хозяина. Актуален также обзор работ, посвященных роли некоторых медиаторов нервного возбуждения в деятельности нервной системы гельминтов. Приведена обзорная работа, освещающая современное состояние вопроса об активной иммунизации животных живыми личинками гельминтов, инактивированными действием понизирующей радиации. Этим вопросам в мировой литературе уделяется за последнее время большое внимание.

Определенное место в данном томе отведено работам, являющимся результатом тонкого морфологического и гистологического изучения тканей гельминтов. Таковы работы по сравнительному гистологическому строению покровных тканей некоторых стронгилят дыхательного аппарата и пищеварительного тракта домашних животных, а также работа, освещающая особенности фиксаторного аппарата моногеней — дактилогирид.

Наконец, в данном томе приведен ряд весьма актуальных работ по теории и практике борьбы с фитогельминтозами. Например, «Эколого-таксономическая дифференцировка *Aphelenchoididae*», «Сукцессия фитонематод различных экологических групп в процессе мелойдогиноза» и др.

Среди чисто экспериментальных работ приведены и работы, посвященные описанию новых видов гельминтов. Опубликование их имеет, несомненно, актуальное значение, поскольку вносит новое в познание гельминтов, основанное на углубленном анализе данных о видовом составе отдельных таксономических групп гельминтов. Своевременная публикация этих работ несомненно имеет большое значение для приоритета советской гельминтологии.

Вторая дата, которую коллектив ГЕЛАН отмечает выпуском этого тома,— 85-летие академика К. И. Скрябина, которому и посвящается данная книга.

Деятельность Лаборатории неразрывно связана с деятельностью самого Константина Ивановича. Его целеустремленность, любовь к избранной специальности, горение и энтузиазм в научной работе, направляемой им на решение наиболее актуальных вопросов, отвечающих запросам нашей Родины, являются примером для всех сотрудников ГЕЛАН.

Посвящая К. И. Скрябину настоящий том, все сотрудники и аспиранты ГЕЛАН желают ему большого здоровья и обещают под его руководством с честью выполнить те задачи, которые поставлены перед Лабораторией в целях охраны здоровья населения и повышения производительности сельскохозяйственных животных и растений.

Профессор *Н. П. Шихобалова*

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

К. И. СКРЯБИН, Н. П. ШИХОБАЛОВА

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР ЗА 20 ЛЕТ

12 августа 1942 г. в системе Академии наук СССР при Зоологическом институте Отделения биологических наук была организована Гельминтологическая лаборатория.

В 1943 г. лаборатория стала самостоятельным учреждением, войдя в качестве структурной единицы в состав учреждений Отделения биологических наук АН СССР. В это время штат лаборатории состоял из четырех человек: зав. лабораторией — акад. К. И. Скрябин, ст. научный сотрудник — Н. П. Шихобалова (с 1 января 1944 г.), художник — Т. Н. Тимофеева, ст. лаборант — К. Ф. Шпаковская (с 15 ноября 1945 г.).

В 1945 г. в лаборатории появились первые докторанты — А. А. Спасский и А. А. Мозговой, а в 1947 г.— первый аспирант — К. М. Рыжиков. Вот тот небольшой коллектив, который начал работу по вопросам общей гельминтологии в системе АН СССР.

Скажем несколько слов о том периоде в развитии советской гельминтологической науки и практики, в котором выявилась необходимость создания Гельминтологической лаборатории в системе АН СССР.

В процессе своего развития гельминтологическая наука в нашей стране прошла через ряд трудностей.

До Великой Октябрьской социалистической революции гельминтологии как самостоятельной науки не существовало. Родилась она в 1917 г. на базе первой в нашей стране кафедры паразитологии Ветеринарного института в Новочеркасске и получила основное развитие на базе Государственного института экспериментальной ветеринарии в Москве (ныне Всесоюзный институт гельминтологии им. акад. К. И. Скрябина — ВИГИС).

В 1921 г. в Московском тропическом институте (ныне Институт медицинской паразитологии и тропических болезней им. Е. И. Марцыновского) был организован Гельминтологический отдел — первая в СССР оформленная специализированная научно-исследовательская ячейка по медицинской гельминтологии.

На базе Всесоюзного института гельминтологии и Московского тропического института и проходили в основном в течение первого десятилетия все фазы развития советской гельминтологической науки.

Вполне естественно, что в первые годы своего развития гельминтология не имела возможности сразу продемонстрировать свою практическую значимость для медицины и ветеринарии. Необходимо было собирать и накоплять фактический материал о серьезной роли гельминтов в патологии человека и животных. Но уже в конце 30-х годов широкие круги врачей-практиков стали постепенно понимать и здраво оценивать значение гельминтологии. В результате наступил момент «признания гельминтологии» как скромной, но конкретной дисциплины, постепенно приобретшей в медицине и ветеринарии суверенитет.

В гельминтологических научно-исследовательских институтах ветеринарного и медицинского профилей проблемы практики начали превалировать, а иногда и оттеснять задачи теоретического изучения, что являлось вполне естественным ходом развития этой научно-прикладной дисциплины. Крен на разработку практических вопросов гельминтологии ознаменовал собой новый этап в развитии этой науки. Роль гельминтов в патологии человека и животных стала выкристаллизовываться настолько рельефно, что возникла необходимость организации массовых и плановых оздоровительных мероприятий в целях ослабления вреда, наносимого гельминтозами.

Медицинскую и ветеринарную практику пришлось усиленно подкреплять разработкой глубоких теоретических проблем. Необходимо было мобилизовать биологическую науку на службу гельминтологии. И хотя ветеринарные и медицинские учреждения не переставали разрабатывать биолого-гельминтологические проблемы, все же потребовалось привлечь специализированные силы для разработки вопросов физиологии, биохимии и биофизики гельминтов, для изучения фармакодинамики, иммунитета и ряда других теоретических проблем. Стало очевидным, что настал момент, когда Академия наук СССР в лице ее Биологического отделения не имела права стоять в стороне от прогрессивно развивавшейся гельминтологической науки, тесно связанной с задачами социалистического строительства.

Таковы общие условия, на фоне которых в 1942 г. была создана маленькая гельминтологическая лаборатория, взявшая на себя разработку весьма актуальных проблем, имеющих как теоретическое, так и практическое значение.

ОСНОВНЫЕ ЗАДАЧИ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ АН СССР

Основные задачи ГЕЛАН, которые были поставлены с первых лет ее существования и которые дополнялись и выкристаллизовывались в дальнейшем, следующие.

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

РОСТ И ПОДГОТОВКА КАДРОВ

Рост штатного состава лаборатории по годам и число аспирантов демонстрируют следующие цифры.

Для более четкого планирования и проверки исполнения тем различных направлений, для концентрирования научных сил на решение наибо-

Год	Число		Год	Число	
	сотрудников	аспирантов		сотрудников	аспирантов
1942	4	—	1953	17	17
1943	4	—	1954	17	17
1944	4	2	1955	20	22
1945	4	2	1956	27	20
1946	5	2	1957	28	17
1947	5	3	1958	35	14
1948	7	3	1959	43	9
1949	9	10	1960	49	9
1950	11	12	1961	50	9
1951	11	15	1962	56	9
1952	14	19	1963	63	10

лее важных вопросов гельминтологической теории и практики в 1962 г. в лаборатории были созданы четыре кабинета.

1. Кабинет фауны, морфологии, систематики (зав.— акад. К. И. Скрябин, зам.— д-р биол. наук К. М. Рыжиков). Число сотрудников 19.
2. Кабинет экологии и биологии гельминтов (зав.— проф. А. А. Мозговой, зам.— д-р вет. наук В. М. Ивашкин). Число сотрудников 18.
3. Кабинет биохимии, физиологии и иммунитета при гельминтозах и биохимических методов воздействия на гельминтов (зав.— проф. Н. П. Шихобалова, зам.— проф. В. М. Вадимов). Число сотрудников 11.

Этот кабинет на данном этапе представляет собой несколько громоздкое сочетание отдельных хотя и органически между собой связанных актуальных направлений экспериментальной гельминтологии. Несомненно, что в дальнейшем при развитии этих направлений они будут выделены в самостоятельные структурные единицы.

4. Кабинет фитогельминтологии (зав.— проф. А. А. Парамонов, зам.— ст. науч. сотр. Е. С. Турлыгина). Число сотрудников 12.

В лаборатории за 20 лет прошли подготовку 12 докторантов и 46 аспирантов, 10 из которых еще продолжают аспирантуру.

Из лиц, проходивших аспирантуру, 14 человек были оставлены в качестве штатных сотрудников лаборатории — К. М. Рыжиков, А. В. Павлов, Е. М. Карманова, В. Л. Контримавичус, Е. С. Турлыгина, П. С. Крылов, Г. Я. Шмытова, М. Д. Сонин, Т. А. Краснолобова, С. Л. Лазаревская, И. А. Милова-Барановская, С. Г. Мюге, Т. В. Покровская, В. А. Ройтман.

Из числа сотрудников лаборатории, не бывших в докторантуре или аспирантуре, к настоящему времени защитили диссертации на степень доктора наук трое — Н. П. Шихобалова, В. М. Ивашкин, В. Е. Судариков; на степень кандидата наук — двое — В. Е. Судариков и Б. А. Шишов. Ряд молодых научных сотрудников заканчивают свои работы и готовят их для представления в качестве кандидатских диссертаций — Д. П. Козлов, Л. В. Филимонова, В. И. Фрезе. Всего сотрудниками, докторантами и аспирантами было защищено 33 кандидатских диссертации и 14 докторских.

Приводим их перечень.

На степень доктора наук

Асадов С. М. 1960. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее экологический анализ.

Быховская-Павловская И. Е. 1955. Трематоды птиц фауны СССР. (Эколого-географический обзор.)

Делямуре С. Л. 1953. Гельминтофауна морских млекопитающих.
Ивашкин В. М. 1962. Проблема парабронематозов животных и перестройка системы спирурат на основе анализа их онтогенеза.
Каденации А. Н. 1956. Гельминтофауна млекопитающих Крыма и опыт оздоровления домашних животных от основных гельминтозов.
Касимов Г. Б. 1952. Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц отряда куриных.
Логачев Е. Д. 1956. Микроморфология и эволюция тканей плоских червей (*Plathelminthes*).
Мозговой А. А. 1949. Аскаридаты животных.
Ошмарин П. Г. 1961. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края.
Попова Т. И. 1953. Нематоды — *Strongylotdea* — домашних и диких животных, а также человека.
Рыжиков. К. М. 1963. Изучение фауны, систематики и биологии гельминтов домашних и охотничье-промысловых птиц и исследования по вопросам резервуарного паразитизма у гельминтов.
Спасский А. А. 1949. Ленточные гельминты — аноплоцефалиты домашних и диких животных.
Сударикова В. Е. 1963. Трематоды отряда *Strigeididae* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 (морфология, биология, систематика).
Шихобалова Н. П. 1947. Трихоцефалез человека (эпидемиология и иммунитет).

На степень кандидата наук

Абласов Н. А. 1953. Гельминтофауна домашних и диких водоплавающих птиц Киргизии.
Алтаев А. Х. 1953. Гельминтофауна овец и коз Дагестана и наблюдения по биологии *Trichostrongylus skrjabini.*
Белоус Е. В. 1953. Паразитические черви пресноводных позвоночных Приморского края.
Боргаренко Л. Ф. 1961. Гельминтофауна домашних и охотничье-промысловых птиц Таджикистана.
Бржеский В. В. 1964. Морфо-биологическая характеристика возбудителей цистицеркоза оленей и некоторые вопросы эпизоотологии вызываемых ими заболеваний.
Головин О. В. 1954. Гнатостоматиды и особенности их биологии.
Доценко Т. К. 1952. Паразитические черви домашних птиц Приморского края и биология *Chellospirura hamulosa* (Diesing, 1851).
Карманова Е. М. 1955. Биолого-морфологическое изучение *Histrichis tricolor* и разработка некоторых вопросов гистрихоза уток.
Касьянов И. С. 1952. Биология трематоды *Skrjabinotrema ovis.*
Контримавичус В. Л. 1955. Гельминтофауна зайцев СССР и опыт ее эколого-географического анализа.
Краснолобова Т. А. 1961. Биология простогонимин — возбудителей заболевания домашних птиц.
Крылов П. С. 1962. Экологический анализ фауны нематод картофеля.
Куприянова-Шахматова Р. А. 1962. Личинки трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья и экспериментальное изучение их биологии.
Магомедбеков У. А. 1953. Биология нематод *Trichocephalus skrjabini* и изучение некоторых вопросов эпизоотологии трихоцефалеза овец.
Мамаев Ю. Л. 1959. Гельминтофауна боровой и болотной дичи Восточной Сибири.
Морозов Ю. Ф. 1955. К познанию гельминтофауны трызунов и насекомоядных СССР и опыт ее эколого-географического анализа.
Мюге С. Г. 1957. Эволюция физиологических адаптаций фитонематод к питанию.
Павлов А. В. 1955. Биология *Hepaticola hepatica* и особенности эпизоотологии вызываемого ею заболевания у пушных зверей.
Ройтман В. А. 1963. Гельминтофауна рыб бассейна р. Зеи и ее эколого-географическая характеристика.
Рыжиков К. М. 1948. Морфолого-биологические особенности спигамид и опыт перестройки их систематики.
Рыковский А. С. 1956. Гельминтофауна лося и опыт ее экологического анализа.
Саидов Ю. С. 1953. Гельминтофауна рыб и рыбоядных птиц Дагестана.
Сонин М. Д. 1963. Филярии птиц СССР.
Спасская Л. П. 1952. Гельминтофауна птиц Барабинской степи.
Судакова И. М. 1958. Нематоды луков, некоторых овощных культур и сопровождающих их сорняков Всесоюзной Грибовской овощной селекционной опытной станции.

Судариков В. Е. 1949. Фауна гельминтов позвоночных Среднего Поволжья.
Токобаев М. М. 1958. Гельминтофауна грызунов Киргизии и опыт ее эколого-географического анализа.
Турлыгина Е. С. 1957. Влияние биотических и абиотических факторов на размножение некоторых нематод.
Уртнасаны Чойжо. 1957. Паразитические черви лошадей Монгольской Народной Республики.
Хуан Шен-и. 1961. Гельминтофауна домашних и охотничье-промысловых птиц нижнего Амура.
Шишов Б. А. 1964. О механизме и регуляции двигательной активности аскарид.
Шмытова Г. Я. 1963. Биология *Ascarops strongylina* (Rudolphi, 1819) и вопросы эпизоотологии аскаропсоза свиней.
Юнь Лянь. 1963. Гельминтофауна грызунов и насекомоядных южных районов Сибири и Дальнего Востока.

Подготовили диссертации к защите бывшие аспиранты ГЕЛАН: С. Л. Лазаревская, Н. С. Назарова, Н. И. Суменкова и В. И. Шахматова.

ОСНОВНЫЕ ИТОГИ 20-ЛЕТНЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ГЕЛАН ПО ОТДЕЛЬНЫМ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИМ НАПРАВЛЕНИЯМ

ИЗУЧЕНИЕ ГЕЛЬМИНТОВ В МОРФОЛОГИЧЕСКОМ, ЗООГЕОГРАФИЧЕСКОМ, ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОМ И ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ОТНОШЕНИЯХ

Исследования в этом направлении проводятся путем экспедиционных выездов, а также работы на базе лаборатории.

Экспедиции

Гельминтологической лабораторией в общей сложности проведено 18 гельминтологических экспедиций (получивших номера союзных гельминтологических экспедиций — СГЭ) в различные зоны СССР. Наиболее крупные экспедиции работали в центральных районах Якутской АССР (в течение четырех лет), в Тувинской АССР, Коми АССР (в течение двух лет), в Киргизии, Туркмении, бассейне Амура и на Байкале, Камчатке, Чукотке.

Чрезвычайно интересные исследования провела в 1946 г. 260-я СГЭ, работавшая в основном на судне «Алеут» Тихоокеанской флотилии. Эта экспедиция под руководством докторанта лаборатории П. Г. Ошмарина изучала гельминтов китообразных, причем был собран материал по шести разным видам этих животных (финвал, сейвал, горбач, бутылконос, кашалот и малый полосатик).

Экспедиция в Якутии наряду с общефаунистической работой занималась выявлением роли гельминтов в периодическом колебании численности одного из ценнейших местных промысловых животных — зайца, а также изучением связи между инвазией зайцев легочными нематодами и некоторыми инфекционными болезнями этих животных. Одновременно велись исследования по биологии возбудителей протостронгилезов зайцев.

Тувинская экспедиция, исследуя гельминтофауну животных, изучала биологию возбудителя парабронематоза жвачных, эпизоотологию и пути профилактики этого заболевания.

В течение трех лет (1958—1960) в бассейне р. Амур 314-я СГЭ проводила исследования в трех основных направлениях: изучение гельминтофауны диких, преимущественно охотничье-промысловых, и домашних животных; выявление очагов наиболее опасных для человека и животных

Список гельминтологических экспедиций ГЕЛАН

№ п/п	№ СГЭ	Год	Место работы	Руководитель	Основные задачи
1	250	1945	Южная Киргизия	Е. М. Матевосян	Изучение гельминтофауны диких и домашних позвоночных в отдаленных и слабо исследованных районах. Вскрыто 640 различных животных: рыб — 33; амфибий — 17; рептилий — 21; птиц — 549; млекопитающих —20.
2	257	1946	Оз. Чаны (Новосибирская обл.)	А. А. Мозговой	Гельминтологическое исследование позвоночных оз. Чаны Новосибирской обл. и прилегающей к нему территории, а также — перелетных птиц. Всего вскрыто 1126 животных: рыб — 49; птиц — 799; амфибий — 35; рептилий — 9; млекопитающих — 234.
3	260	1946	Тихий океан, китобойная матка «Алеут»	П. Г. Ошмарин	Изучение гельминтофауны морских млекопитающих, в первую очередь китов, и других промысловых животных. Всего вскрыто: рыб — 90; птиц — 172; млекопитающих — 5. Кроме того, парциально обследованы киты 6 видов.
4	264	1947	Госзаповедник «Беловежская пуща»	А. А. Мозговой	Обследование охотничье-промысловых животных. Всего вскрыто: 1610 животных: рыб — 29; амфибий — 48; рептилий — 70; птиц — 670; млекопитающих — 793.
5	265	1947	Р. Печора	В. П. Подъяпольская	Общее гельминтофаунистическое обследование территории Коми АССР и гельминтологическое обследование населения республики, выяснение источников и причин высокой инвазии, лечение больных. Всего вскрыто 1211 животных: рыб — 200; амфибий 21; рептилий — 3; птиц — 961; млекопитающих — 26. Обследовано 1495 человек.
6	268	1948	Западная Грузия	К. М. Рыжиков	Изучение биологии *Syngamus skrjabinomorpha* и выяснение пути распространения паразита. Всего вскрыто 677 животных: амфибий — 10; рептилий —11; птиц — 558; млекопитающих — 98.
7	270	1948	Приморский край	С. Б. Садоков	Изучение гельминтофауны диких животных Дальнего Востока. Всего вскрыто 804 животных: рыб — 17; рептилий— 30; птиц — 558; млекопитающих — 199.

Продолжение

№ п/п	№ СГЭ	Год	Место работы	Руководитель	Основные задачи
8	272	1949	Оз. Байкал	К. М. Рыжиков	Изучение гельминтофауны диких животных Дальнего Востока. Всего вскрыто 1826 животных: рыб — 593; амфибий — 16; рептилий — 28; птиц — 1036; млекопитающих — 153.
9	273	1949	Кустанайская обл.	В. Г. Гагарин	Изучение гельминтофауны водоплавающих птиц. Всего вскрыто 201 животное: рыб — 27; птиц — 170; млекопитающих — 4.
10	283	1952—1953	Аму-Дарья и бассейн р. Мургаб	А. А. Мозговой	Гельминтологические исследования домашних животных Туркмении и выявление патогенных гельминтозов; гельминтофаунистические исследования позвоночных Кара-Кумов в бассейне р. Аму-Дарьи и Мургаба. Было исследовано ветеринарным отрядом 1173 головы крупного рогатого скота и 1113 голов овец. Биологическим отрядом вскрыто 857 животных: рыб — 73; амфибий — 110; рептилий — 69; птиц — 433; млекопитающих — 147.
11	290	1953—1956	Якутская АССР	А. А. Мозговой	Гельминтофаунистическое исследование главных групп охотничье-промысловых животных республики и установление наиболее патогенных гельминтов. Всего вскрыто 6506 животных: рыб — 1501; амфибий — 113; рептилий — 23; птиц — 2823; млекопитающих — 2046.
12	302	1957	Устье р. Лены	А. А. Мозговой	Изучение гельминтов диких животных. Всего вскрыто 1125 животных: круглоротых — 2; рыб — 328; птиц — 673; млекопитающих — 122.
13	306	1956—1957	Тувинская АССР	А. А. Спасский	Изучение гельминтофауны диких и домашних животных Тувы и сезонной динамики основных гельминтозов домашних животных области, в частности парабронематоза. Всего вскрыто 3525 диких животных: рыб — 700; амфибий— 100; рептилий — 28; птиц — 2452; млекопитающих — 245; домашних животных вскрыто 81 экз.: коз — 6; верблюдов — 6; крупного рогатого скота — 8 голов; собак — 7; марал —1; овец — 54. Просмотрено на парабронематоз 420 сычугов:

Окончание

№ п/п	№ СГЭ	Год	Место работы	Руководитель	Основные задачи
					овец — 257; коз — 35; крупного рогатого скота — 138; просмотрено на телязиоз 176 глаз крупного рогатого скота; сделано 200 неполных вскрытий.
14	314	1958—1959	Р. Амур	К. М. Рыжиков	Изучение гельминтофауны диких, преимущественно-охотничье-промысловых, и домашних животных. Выявление очагов наиболее опасных для человека и животных гельминтозов. Всего вскрыто 13 708 животных: рыб — 6221; птиц — 4071; млекопитающих — 3416.
15	317	1959—1961	Камчатка	А. А. Спасский	Изучение фауны паразитических червей диких и домашних наземных и водных позвоночных, а также выявление патогенных гельминтов, приносящих вред народному хозяйству и здоровью человека. Всего вскрыто 5868 животных: рыб — 1395; амфибий — 43; птиц — 3525; млекопитающих — 905.
16	318	1961—1962	Чукотка	А. А. Спасский и Ю. К. Богоявленский	Общее гельминтофаунистическое обследование позвоночных животных территории Чукотки. Всего вскрыто 2999 животных: рыб — 407; птиц — 2045; млекопитающих — 547.
17	319	1961—1962	Карелия	А. А. Мозговой	Изучение гельминтофауны хозяйственно-полезных животных, расшифровка биологических циклов некоторых патогенных гельминтов пушных зверей. Всего вскрыто 4649 животных: рыб — 976; амфибий — 61; рептилий — 35; птиц — 1808; млекопитающих — 1816, в том числе 150 домашних животных.
18	315	1959	Астраханский госзаповедник. Экспедиция проводилась совместно с Астраханским госзаповедником	В. Е. Сударников	Изучение фауны гельминтов диких животных. Распространение гельминтов, круг дефинитивных и промежуточных хозяев, а также изучение биологии гельминтов, путей заражения ими животных и человека, динамики инвазии в конкретных экологических условиях. Вскрыто 6470 позвоночных животных: рыб — 1233; амфибий — 67; рептилий — 166; птиц — 200; млекопитающих 4804. Вскрыто беспозвоночных — 67 524 экз.

гельминтозов; расшифровка биологических циклов возбудителей отдельных гельминтозов. Экспедицией обнаружены очаги и получены данные о распространении в районах бассейна Амура таких патогенных гельминтозов человека и животных, как трихинеллез, парагонимоз, диоктофимоз, соболефимоз и телязиоз. Одновременно получены очень ценные данные по биологии некоторых гельминтов — трематоды *Nanophyetes schikhobalovi* (работа проводилась Л. В. Филимоновой) и нематоды *Thelazia callipaeda* (работа проводилась Д. П. Козловым).

В 1959—1962 гг. экспедиционные исследования велись на Камчатке, а в 1961—1963 гг.— на Чукотке.

В итоге исследований, проведенных экспедициями ГЕЛАН на Дальнем Востоке, получен весьма ценный фаунистический материал, выявлены природные очаги опасных заболеваний человека и домашних животных (трихинеллез, альвеококкоз, парагонимоз и др.), получены ценные гельминтогеографические данные. Результаты изучения гельминтофауны Дальнего Востока диких и домашних животных опубликованы в т. XIII Трудов Гельминтологической лаборатории (1963).

Как видно из этого небольшого общего обзора, Гельминтологическая лаборатория АН СССР в экспедиционной деятельности уделяет основное внимание изучению гельминтофауны хозяйственно-полезных и диких животных в районах, запланированных для хозяйственного освоения и не изученных в гельминтологическом отношении. В частности, гельминтологически далеко не изученным оставался Советский Север. Экспедиции ГЕЛАН восполняют этот пробел. В общем плане изучения гельминтофауны Советского Севера в 1963 г. ГЕЛАН направлена экспедиция в бассейн р. Енисей, а в дальнейшем планируется изучение гельминтофауны низовьев других крупных рек, впадающих в Северный Ледовитый океан.

Суммирование и анализ результатов экспедиционных исследований даст более ясное представление о зональном распространении гельминтов, гельминтогеографии и взаимовлиянии гельминтофауны домашних и диких животных. Эти данные представят ценный материал при выборе районов для хозяйственного освоения (птицеводства, рыбоводства, разведения пушных зверей и др.) в зонах Советского Севера. Ниже приводится перечень экспедиций Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Экспедиции ГЕЛАН произвели в общей сложности гельминтологические обследования свыше 52 тыс. животных методом полных гельминтологических вскрытий, по К. И. Скрябину, в том числе млекопитающих около 15 тыс., птиц — около 23 тыс., рыб — около 14 тыс. Разработка этого материала обогатила морфологию, систематику, экологию и зоогеографию гельминтов большим, новым, интересным фактическим материалом, который изложен в многочисленных работах, опубликованных Гельминтологической лабораторией.

Отчеты о работе первых 13 экспедиций опубликованы ГЕЛАН отдельным изданием «Работа экспедиций Гельминтологической лаборатории АН СССР (1945—1957)», 1958 г. под редакцией акад. К. И. Скрябина; отчеты о работе последующих экспедиций печатаются в Трудах ГЕЛАН (т. XIII, 1963).

В результате изучения коллекций гельминтов описано много новых родов и видов, перечень которых приведен ниже.

НОВЫЕ РОДЫ И ВИДЫ, ОПИСАННЫЕ СОТРУДНИКАМИ ГЕЛАН

НОВЫЙ РОД МОНОГЕНЕЙ

СЕМЕЙСТВО *TETRAONCHIDAE*

Salmonchus Spassky et Roytman, 1958.

НОВЫЕ РОДЫ ТРЕМАТОД

СЕМЕЙСТВО *ACCACOELIIDAE*

Caballeriana Skrjabin et Guschanskaja, 1959.

Guschanskiana Skrjabin, 1959.

СЕМЕЙСТВО *CAMPULIDAE*

Oschmarinella Skrjabin, 1947.

СЕМЕЙСТВО *CEPHALOGONIMIDAE*

Paracephalogonimus Skrjabin, 1950.

СЕМЕЙСТВО *DICROCOELIIDAE*

Stromitrema Skrjabin et Evranova, 1944.

СЕМЕЙСТВО *DINURIDAE*

Pseudostomachicola Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

Uterovesicularis Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

СЕМЕЙСТВО *DIPLODISCIDAE*

Amurotrema Achmerov, 1959.

СЕМЕЙСТВО *DIPLOSTOMATIDAE*

Scolopacitrema Sudarikov et Rykovsky, 1958.

СЕМЕЙСТВО *ECHINOSTOMATIDAE*

Baschkirovitrema Skrjabin, 1944.

Dietziella Skrjabin et Baschkirova, 1956.

Echinodollfusia Skrjabin et Baschkirova, 1956.

Multispinotrema Skrjabin et Baschkirova, 1956.

Saakotrema Skrjabin et Baschkirova, 1956.

Sobolevistoma Sudarikov, 1950.

СЕМЕЙСТВО *FELLODISTOMATIDAE*

Markevitschiella Skrjabin et Koval, 1957.

СЕМЕЙСТВО *HALIPEGIDAE*

Tangiopsis Skrjabin et Guschanskaja, 1955.

СЕМЕЙСТВО *HAPLOPORIDAE*

Skrjabinolecithum Belouss, 1954.

Wlassenkotrema Skrjabin, 1956.

СЕМЕЙСТВО *HAPLOSPLANCHNIDAE*

Schikhobalotrema Skrjabin et Guschanskaja, 1955.

СЕМЕЙСТВО *HEMIURIDAE*

Chauhanurus Skrjabin et Guschanskaja, 1955.

Metahemiurus Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

СЕМЕЙСТВО *HIRUDINELLIDAE*

Uroproctinella Skrjabin et Guschanskaja, 1956.

СЕМЕЙСТВО *LECITHASTERIDAE*

Johniophillum Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

СЕМЕЙСТВО *LECITHOCHIRIIDAE*

Separogermiductus Skrjabin et Guschanskaja, 1955.

СЕМЕЙСТВО *OCHETOSOMATIDAE*

Bhaleropharynx Skrjabin et Antipin. 1958.

СЕМЕЙСТВО *OPECOELIDAE*

Crowcrocaecum Skrjabin et Koval, 1958.

Spinoplagioporus Skrjabin et Koval, 1958.

СЕМЕЙСТВО *OPISTORCHIDAE*

Erschoviorchis Skrjabin, 1945.

Evranorchis Skrjabin, 1944.

Plotnikovia Skrjabin, 1945.

Tubangorchis Skrjabin, 1943.

СЕМЕЙСТВО *ORCHIPEDIDAE*

Nammorchipedium Skrjabin, 1947.

СЕМЕЙСТВО *PHILOPHTHALMIDAE*

Tubolecithalmus Skrjabin, 1947.

СЕМЕЙСТВО *PLAGIORCHIDAE*

Skrjabinoeces Sudarikov, 1950.

СЕМЕЙСТВО *PRONEMISTOMATIDAE*

Gelanocotyle Sudarikov, 1961.

Serpentostephanus Sudarikov, 1961.

Tangiella Sudarikov, 1961.

СЕМЕЙСТВО *PRONOCEPHALIDAE*

Ruicephalus Skrjabin, 1955.

СЕМЕЙСТВО *STEGANODERMATIDAE*

Manteroderma Skrjabin, 1957.

СЕМЕЙСТВО *STRIGEIDAE*

Australapatemon Sudarikov, 1959.

Cardiocephaloides Sudarikov, 1959.

Chabaustrigea Sudarikov, 1959.

Cotylurostrigea Sudarikov, 1961.

НОВЫЕ РОДЫ ЦЕСТОД

ОТРЯД *PSEUDOPHYLLIDEA*

СЕМЕЙСТВО *AMPHICOTYLIDAE*

Fissurobothrium Roytman (in lit).

СЕМЕЙСТВО *CYATHOCEPHALIDAE*

Schyzocotyle Achmerov, 1960.

ОТРЯД *CYCLOPHYLLIDEA*

СЕМЕЙСТВО *ANOPLOCEPHALIDAE*

Aprostatandrya (Kirschenblatt, 1938) Spassky, 1951.
Flabelloskrjabinia Spassky, 1951.
Mosgovoyia Spassky, 1951.

СЕМЕЙСТВО *DILEPIDIDAE*

Dilepidoides Spassky et Spasskaja, 1954.

СЕМЕЙСТВО *HYMENOLEPIDIDAE*

Amphipetrovia Spassky et Spasskaja, 1954.
Anatinella Spassky et Spasskaja, 1954.
Armadolepis Spassky, 1954.
Armadoskrjabinia Spassky et Spasskaja, 1954.
Australiolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Bisaccanthes Spassky et Spasskaja, 1954.
Coronacanthus Spassky, 1954.
Cryptocotylepis Skrjabin et Mathevossian, 1948.
Dubininolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Echinolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Flamingolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Gvosdevilepis Spassky, 1954.
Hilmylepis Skrjabin et Mathevossian, 1942.
Hybridolepis Spassky, 1959.
Limnolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Mathevolepis Spassky, 1948.
Metacapsifer Spassky, 1951.
Myotolepis Spassky, 1954.
Nadejdolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Octacanthus Spassky et Spasskaja, 1954.
Orlovilepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Oschmarinolepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Passerilepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Pseudodiorchis Skrjabin et Mathevossian, 1948.
Rodentolepis Spassky, 1954.
Sobolevicanthus Spassky et Spasskaja, 1954.
Soricinia Spassky et Spasskaja, 1954.
Staphylepis Spassky et Oschmarin, 1954.
Tschertkovilepis Spassky et Spasskaja, 1954.
Vampirolepis Spassky, 1954.
Variolepis Spassky et Spasskaja, 1954.

СЕМЕЙСТВО *LINSTOVUDAE*

Cycloskrjabinia Spassky, 1954.
Oschmarenia Spassky, 1951.
Pericapsifer Spassky, 1951.
Semenoviella Spassky, 1951.
Sobolevina Spassky. 1951.

НОВЫЕ РОДЫ НЕМАТОД

ПОДОТРЯД *OXYURATA*

Ansiruptodera Skrjabin et Schikhobalova, 1947.
Avilandros Skrjabin et Schikhobalova, 1961.
Bellaplectana Skrjabin, Schikhobalova et Lagodovskaja, 1961.
Evaginuris Skrjabin et Schikhobalova, 1951.
Heterobulura Skrjabin et Schikhobalova, 1948.
Labiobulura Skrjabin et Schikhobalova, 1948.
Lobatorobius Skrjabin et Schikhobalova, 1951.
Nematoxinema Skrjabin et Schikhobalova, 1947.

Odontorobius Skrjabin et Schikhobalova, 1951.
Odontoterakis Skrjabin et Schikhobalova, 1947.
Sexansodera Skrjabin et Schikhobalova, 1947.
Spauligodon Skrjabin, Schikhobalova et Lagodovskaja, 1960.
Spinaspidodera Skrjabin et Schikhobalova, 1947.
Sterliadochona Skrjabin, 1946.
Syphaciuris Skrjabin et Schikhobalova, 1951.

ПОДОТРЯД *STRONGYLATA*

Bidentostomum Urtnasany Tschoijo, 1957.
Heligmodentostoma Skrjabin et Schulz, 1952.
Mammomonogamus Ryjikov, 1948.
Mustelivingylus Romanov et Kontrimavitschus, 1962.
Otophocaenurus Skrjabin, 1942.
Paracanthocheilonema Urtnasany Tschoijo, 1957.
Prohalocercus Skrjabin, 1942.
Skrjabinodentus Tschoijo, 1957.
Tridentoinfundibulum Urtnasany Tschoijo, 1957.

ПОДОТРЯД *SPIRURATA*

Okapinema Ivaschkin, 1960.
Prosungulonema Roytman, 1963.
Salvelinema Trofimenko, 1962.
Sinicaspirura Skrjabin et Sobolev, 1961.
Skrjabinobronema Guschanskaja, 1950.
Sterliadochona Skrjabin, 1946.
Viktorocara Guschanskaja, 1950.

ПОДОТРЯД *FILARIATA*

Alcefilaria Oschmarin et Belouss, 1950.
Anenteronema Oschmarin, 1949.
Cystofilaria Skrjabin et Schikhobalova, 1948.
Mönningofilaria Skrjabin et Schikhobalova, 1948.
Lemdanella Sonin, 1963.
Pseudaproctoides Sonin, 1961.
Pseudlemdana Sonin et Schumilo, 1964.

ПОДОТРЯД *ASCARIDATA*

Metangusticaecum Mosgovoy, 1951.
Metanisakis Mosgovoy, 1951.
Plicatolabia Mosgovoy, 1950.
Pseudoterranova Mosgovoy, 1950.
Ryjikovascaris Mosgovoy, 1951.

НОВЫЕ ВИДЫ МОНОГЕНЕЙ

СЕМЕЙСТВО *DACTYLOGYRIDAE*

Dactylogyrus ersinensi Spassky et Roytman, 1960 — от османа.

СЕМЕЙСТВО *TETRAONCHIDAE*

Salmonchus gvosdevi Spassky et Roytman, 1958 — от ленка; *S. skrjabini* Spassky et Roytman, 1958 — от тайменя.

НОВЫЕ ВИДЫ ТРЕМАТОД

СЕМЕЙСТВО *ALLOCREADIIDAE*

Allocreadium gobii Roytman, 1961 — от обыкновенного пескаря; *A. maculati* Achmerov, 1963 — от коня пятнистого; *Neoallocreadium elongatum* Achmerov, 1960 — от монгольского краснопера; *N. erythroculteris* Achme-

П 44219
Центральная научная

rov, 1960 — от верхогляда; *N. hemibarbi* Roytman, 1961 — от коня-губаря; *N. hypophthalmichtydis* Achmerov, 1960 — от толстолоба; *N. pseudaspii* Achmerov, 1960 — от красноперого жереха.

СЕМЕЙСТВО *CAMPULIDAE*

Leucasiella mironovi Krotov et Delamure, 1952 — от белухи; *Oschmarinella sobolevi* Skrjabin, 1947 — от кита.

СЕМЕЙСТВО *CYATHOCOTYLIDAE*

Duboisia skrjabini Sudarikov et Oschmarin, 1956 — от голубого зимородка.

СЕМЕЙСТВО *DICROCOELIIDAE*

Corrigia viktori Guschanskaja, 1952 — от перепела; *Dicrocoelium orientalis* Sudarikov et Ryjikov, 1950 — от кабарги; *Dutztrema sturni* Skrjabin et Evranova, 1952 — от скворца; *Skrjabinus popovi* Kassimov, 1952 — от горной индейки.

СЕМЕЙСТВО *DIDYMOZOIDAE*

Atalostrophion biovarium Skrjabin, 1955 — от *Katsuvnus vagans* (рыба).

СЕМЕЙСТВО *DIPLODISCIDAE*

Amurotrema dombrovskajae Achmerov, 1959 — от белого амура.

СЕМЕЙСТВО *DIPLOSTOMATIDAE*

Scolopacitrema cubrensis Sudarikov et Rykovsky, 1958 — от вальдшнепа.

СЕМЕЙСТВО *ECHINOSTOMATIDAE*

Echinochasmus colymbi Oschmarin, 1950 — от поганки; *E. ryjikovi* Kozlov, 1963 — от лисицы и енотовидной собаки; *Echinoparyphium oschmarini* Chuan, 1962 — от рябчика; *Euparyphium sobolevi* Ryjikov, in lit.— от морской чернети; *Sobolevistoma graciosa* Sudarikov, 1950 — от скопы; *Baschkirovitrema skrjabini* Krasnolobova et Sergeeva (in lit.) — от чайки.

СЕМЕЙСТВО *EUCOTYLIDAE*

Eucotyle popovi Skrjabin et Evranova, 1942 — от кряквы; *Tanaizia integerriorcha* Saidov, 1956 — от крачек.

СЕМЕЙСТВО *FELLIDISTOMATIDAE*

Lintonium laymani Skrjabin et Koval, 1957 — от *Gantherinus modestus*.

СЕМЕЙСТВО *GALACTOSOMATIDAE*

Galactosomum agrachanensis Saidov, 1956 — от белощекой крачки; *G. tuvensis* Sergeeva et Krasnolobova, 1963 — от обыкновенной крачки.

СЕМЕЙСТВО *GORGODERIDAE*

Phyllodistomum sphaerogenitalis Roytman, 1961 — от коня-губаря, пестрого коня.

СЕМЕЙСТВО *GYMNOPHALLIDAE*

Gymnophallus minor Ryjikov, 1963 — от гаги обыкновенной.

СЕМЕЙСТВО *HALIPEGIDAE*

Genolinea lintoni Skrjabin et Guschanskaja, 1955 — от чавычи.

СЕМЕЙСТВО *HEMIURIDAE*

Parahemiurus dogielli Skrjabin et Guschanskaja, 1954 — от *Peristedion imberbe*.

СЕМЕЙСТВО *LECITHODENDRIIDAE*

Eumegacetes komarovi Skrjabin, 1947 — от ласточки; *Ornithodendrium imanensis* Oschmarin et Dozenko, 1950 — от вороны и иволги.

СЕМЕЙСТВО *MICROPHALLIDAE*

Levinsoniella belopolskoi Chuan, 1962 — от шилохвости и чирка-свистунка; *Microphallus calidris* Belopolskaja et Ryjikov, 1963 — от большого песочника; *Numeniotrema bracteolata* Belopolskaja et Ryjikov, 1963 — от среднего и дальневосточного кроншнепов; *N. uteriposta* Belopolskaja et Ryjikov, 1963 — от среднего кроншнепа.

СЕМЕЙСТВО *OPECOELIDAE*

Plagioporus glomeratus Roytman, 1961 — от обыкновенного и колючего горчаков, гольяна Чекановского, гольяна Лаговского, ленка, харпуса.

СЕМЕЙСТВО *OPISTORCHIDAE*

Amphimerus arcticus Kontrimavitschus et Bachmetjeva, 1960 — от гагары, *Erschoviorchis lintoni* Skrjabin, 1945 — от гагары и кряквы; *Euamphimerus sibiricus* Kontrimavitschus et Bachmetjeva, 1960 — от гагары; *Opistorchis altaevi* Saidov, 1956 — от рыжей цапли.

СЕМЕЙСТВО *PHILOPHTHALMIDAE*

Cloacitrema deltoidea Mamaev, 1959 — от пепельного улита; *Philophthalmus offlexorius* Mamaev, 1959 — от пепельного улита.

СЕМЕЙСТВО *PLAGIORCHIDAE*

Plagiorchis myoxocephalus Achmerov, 1960 — от плоскоголовой широколобки; *P. nyrokae* Ryjikov et Timofeeva, 1962 — от морской чернети; *P. oscineus* Sudarikov, 1950 — от камышевки; *P. ovoidalis* Mamaev, 1959 — от бекаса обыкновенного и бекаса азиатского; *Prosthogonimus macroskrjabini* Mosgovoy et Mischenina, 1958 — от домашней курицы; *Skrjabinoeces volgensis* Sudarikov, 1950 — от лягушки; *S. breviansa* Sudarikov, 1950 — от лягушки.

СЕМЕЙСТВО *PSILOSTOMATIDAE*

Psilotrema borealis Ryjikov, 1963 — от белолобого гуся и гуся пискульки.

СЕМЕЙСТВО *RENICOLIDAE*

Renicola pollaris Kontrimavitschus et Bachmetjeva, 1960 — от гагар; *R. vidica* Oschmarin, 1950 — от баклана.

СЕМЕЙСТВО *SANGUINICOLIDAE*

Sanguinicola skrjabini Achmerov, 1960 — от толстолоба.

СЕМЕЙСТВО *SCHISTHOSOMATIDAE*

Pseudobilharziella tatianae Spasskaja, 1953 — от пастушка.

СЕМЕЙСТВО *STRIGEIDAE*

Pseuapatemon tiaratus Mamaev, 1959 — от азиатского бекаса.

НОВЫЕ ВИДЫ СКРЕБНЕЙ

Neoechinorhynchus carassii Roytman, 1961 — от серебристого карася; *N. simansularis* Roytman, 1961 — от чебака, амурского сома, амурской щуки; *Onicola skrjabini* Morosov, 1951 — от волка; *Bolbosoma bobrovoi* Krotov et Delamure, 1951 — от морского котика.

НОВЫЕ ВИДЫ ЦЕСТОД

ОТРЯД *PSEUDOPHYLLIDEA*

Fissurobothrium unicum Roytman (in lit.) — от обыкновенного пескаря; *Schyzocotyle fluviatilis* Achmerov, 1960 — от краснопера.

ОТРЯД *TETRAPHYLLIDEA*

Gangesia oligonchis Roytman et Frese (in lit.) — от касатки-скрипуна; *G. polyonchis* Roytman et Frese (in lit.) — от амурского сома.

ОТРЯД *CYCLOPHYLLIDEA*

Anomotaenia ancora Mamaev, 1959 — от азиатского бекаса; *Anonchotaenia oschmarini* Spassky, 1946 — от сорокопута; *Aploparaksis diagonalis* Spassky et Bobova, 1961 — от пепельного улита; *Ap. octacantha* Spasskaja, 1950 — от песочника; *Ap. orientalis* Spassky et Bobova, 1961 — от бекаса; *Ap. oschmarini* Spassky et Bobova, 1961 — от фифи и пепельного улита; *Ap. skrjabini* Spassky, 1946 — от сойки; *Ap. skrjabinissima* Spasskaja, 1950 — от кулика фифи; *Biuterina sobolevi* Sudarikov, 1950 — от чекана; *Dicranotaenia deglandi* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от горбоносого турпана; *D. evansi* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от кроликов; *D. spasskyi* Sudarikov, 1950 — от сизоворонки; *D. vigisi* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от *Rhynchaea capensis*; *Dilepis sobolevi* Spassky, 1946 — от соловья; *Diorchis* (*Nudiorchis*) *oschmarini* Sudarikov, 1950 — от лысухи; *D.* (*Diorchis*) *sobolevi* Spasskaja, 1950 — от лысухи; *Drepanidotaenia pseudoinflata* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от лысухи; *Hymenolepis aleuti* Oschmarin, 1950 — от чайки; *H. anseris* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от домашнего гуся; *H. cavoarmatus* Sudarikov, 1950 — от дрозда;

H. furhmanni Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от поганки; *H. fulicocola* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от лысухи; *H. hilmyi* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от цесарки; *H. otidis* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от *Houbara macqueenii*; *H. pseudofusa* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от чайки; *H. rangooni* Skrjabin et Mathevossian, 1942 — от кряквы; *H. semenovi* Spassky, 1946 — от чечевицы; *Lateriporus aecophalus* Oschmarin, 1950 — от каменушки; *L. mathevossianae* Ryjikov et Gubanov, 1962 — от горбоносого турпана; *Mathevolepis petrotschenkoni* Spassky, 1948 — от землеройки; *Mathevotaenia skrjabini* Spassky, 1949 — от ушастого ежа; *Microsomacanthus melanittae* Ryjikov, 1962 — от горбоносого турпана; *Mosgovoyia viscaciae* Spassky, 1951 — от вискачи; *Paranoplocephala ryjikovi* Spassky, 1950 — от сурков; *Paruterina induncula* Spassky, 1946 — от стрижа; *Sobolevicanthus glodium* Spassky et Bobova, 1962 — от морской черепети; *Vigisolepis barboscolex* Spassky, 1949 — от землеройки; *Wardium nyroca* Ryjikov et Gubanov, 1959 — от морянки.

НОВЫЕ ВИДЫ НЕМАТОД

ПОДОТРЯД *OXYURATA*

Aplectana (sensu lato) *waltoni* Skrjabin et Schikhobalova, 1951 — от жабы; *Citellina alatau* Spassky, Ryjikov et Sudarikov, 1950 — от сурка Мензбира; *Enterobius apapillus* Skrjabin et Schikhobalova, 1951 — от белки; *Ganguleterakis spalaxi* Koslov et Jangolenko (in lit.) — от слепыша; *Mehdiella dubinini* Skrjabin et Schikhobalova, 1951 — от черепахи; *Oxysomatium waltoni* Skrjabin et Schikhobalova, 1951 — от жабы.

ПОДОТРЯД *STRONGYLATA*

Amidostomum orientale Ryjikov et Pavlov, 1959 — от гусиных птиц; *Halocercus* (*Posthalocercus*) *kleinenbergi* Delamure, 1951 — от дельфина; *H.* (*Posthalocercus*) *ponticus* Delamure, 1946 — от дельфина; *Molinostrongylus vespertilionis* Morosov et Spassky, 1962 — от нетопыря; *Mustelivingylus skrjabini* Romanov et Kontrimavitshus, 1962 — от куньих; *Nematodirus petrovi* Ivaschkin, 1956 — от зайца-толая; *Oswaldocrucia goezei* Skrjabin et Schulz, 1952 — от обыкновенной жабы; *O. iwanitzki* Sudarikov, 1951 — от зеленой жабы; *Otophocaenurus oserskoi* Skrjabin, 1942 — от белухи; *Paramidostomum skrjabini* Ryjikov et Romanova, 1958 — от краснозобой и белолобой казарки, от белолобого гуся; *Skrjabingylus ryjikovi* Kontrimavitschus, 1961 — от харзы; *Syngamus anterogonimus* Ryjikov, 1949 — от длинноногого песочника; *S. citelli* Ryjikov, 1956 — от суслика.

ПОДОТРЯД *SPIRURATA*

Ancyracanthopsis petrovi Guschanskaja, 1950 — от кроншнепа; *Ascarophis malmae* Achmerov, 1959 — от мальмы; *Chevreuxia cincli* Ryjikov, 1962 — от оляпки; *Haplonema orthocephalum* Dogiel et Achmerov, 1959 — от ленка; *Microtetrameres pelecani* Skrjabin, 1949 — от розового пеликана; *Parabronema pecariae* Ivaschkin, 1960 — от пекари; *Rhabdochona gnedini* Skrjabin, 1946 — от лопатоноса и усача; *R. sinipercae* Dogiel et Achmerov, 1959 — от китайского окуня; *Rictularia bajcalensis* Spassky, Ryjikov et Sudarikov, 1952 — от домовой и полевой мыши; *Ric. sibirensis* Morosov, 1959 — от

красной полевки; *Rusginiella arctica* Ryjikov, 1960 — от гаги-гребенушки; *Rus. skrjabini* Chuan, 1961 — от черныша и большого улита; *Salvelinema cristata* Trofimenko, 1962 — от мальмы; *Skrjabinobronema schikhobalovi* Guschanskaja, 1950 — от кроншнепа; *Skrjabinocara schikhobalovi* Guschanskaja, 1950 — от баклана; *S. skrjabini* Guschanskaja, 1950 — от баклана; *S. timofeevi* Guschanskaja, 1950 — от баклана; *S. viktori* Guschanskaja, 1950 — от баклана; *Sterliadochona ssavini* Skrjabin, 1946 — от стерляди; *Streptocara somaterinae* Ryjikov, 1960 — от гаги гребенушки; *Tetrameres cygni* Ryjikov et Kozlov, 1960 — от тундряного лебедя; *T. puchovi* Guschanskaja, 1949 — от лысухи; *T. ryjikovi* Chuan, 1961 — от гусиных птиц; *T. somateriae* Ryjikov (in lit.) — от гаги обыкновенной; *T. uxorius* Mamaev, 1959 — от кулика перевозчика; *Victorocara scheikini* Guschanskaja, 1950 — от лебедя; *Desmidocercella skrjabini* Guschanskaja, 1950 — от баклана.

ПОДОТРЯД *FILARIATA*

Alcefilaria abramovi Oschmarin et Belouss, 1950 — от лося; *Aproctoides striata* Sonin, 1961 — от черного коршуна; *Chandlerella apusi* Sonin, 1963 — от колючехвостого стрижа; *Diplotriaena anisorama* Spasskaja, 1949 — от дрозда; *D. perdicis* Sonin et Spassky, 1958 — от даурской куропатки; *D. schikhobalovi* Spasskaja, 1949 — от конька; *Dirofilaria ailuri* Ryjikov et Romanova, 1961 — от малой панды; *Dir. fausti* Skrjabin et Schikhobalova, 1948 — от *Zalopus californiensis; Lemdana corvicola* Schikhobalova, 1948 — от сороки и сойки; *Lissonema spongispiculata* Oschmarin, 1950 — от совы; *Ornitofilaria rotundicephala* Oschmarin, 1950 — от сойки; *O. tuvensis* Spassky et Sonin, 1957 — от куриных птиц; *Pseudaprocta sichote-alinensis* Oschmarin et Belouss, 1951 — от черноголовой иволги; *Setaria (Artionema) amurensis* Kadenazii, 1963 — от крупного рогатого скота; *Splendidofilaria verrucosa* Oschmarin, 1950 — от сойки.

ПОДОТРЯД *CAMALLANATA*

Camallanus hypophthalmichthydis Dogiel et Achmerov, 1959 — от толстолобика; *Philometra clavaeceps* Dogiel et Achmerov, 1959 — от красноперки.

ПОДОТРЯД *ASCARIDATA*

Amplicaecum schikhobalovi Mosgovoy, 1950 — от разноцветного полоза и обыкновенного ужа; *Anisakis ivanizkii* Mosgovoy, 1949 — от кашалота; *A. skrjabini* Mosgovoy, 1949 — от кашалота; *A. (Skrjabinisakis) schupakovi* Mosgovoy, 1951 — от каспийского тюленя; *Ascaridia scardafella* Mosgovoy, 1953 — от голубя; *Cloeoascaris simiae* Mosgovoy, 1951 — от обезьяны; *Contracaecum oschmarini* Mosgovoy, 1950 — от кайры; *C. osmanovi* Mosgovoy 1951 — от рыбы звездочет; *C. siniperca* Dogiel et Achmerov, 1959 — от китайского окуня; *C. spasskii* Mosgovoy, 1950 — от поганок; *Dujardinascaris antipini* Mosgovoy, 1950 — от крокодила; *Heterakis kurilensis* Oschmarin, 1950 — от канюги; *Hexametra multicornis* Mosgovoy et Romanova, 1956 — от цепочной гадюки; *Ophidascaris macrospicula* Mosgovoy et Romanova, 1956 — от королевской кобры; *Polydelphis najae* Mosgowoy, 1951 — от кобры; *Porrocaecum laymani* Mosgovoy, 1950 — от ската; *P. skrjabinensis* Mosgovoy, 1949 — от дроздов; *P. tamari* Mosgovoy, 1950 — от сойки; *Terranova* (T.) *petrovi* Mosgovoy, 1950 — от ската.

ПОДОТРЯД *TRICHOCEPHALATA*

Capillaria bajcalensis Ryjikov et Sudarikov, 1953 — от широколобки большеголовой; *Eucoleus schvalovoj* Kontrimavitschus, 1963 — от выдры; *Thominx fulicae* Pavlov et Borgarenko — от лысухи; *T. sadovskajae* Morosov, 1959 — от рыжей полевки.

НОВЫЕ ВИДЫ ЭНТОНЕМАТОД

ОТРЯД *RHABDITIDA*

СЕМЕЙСТВО *DIPLOGASTERIDAE*

Acrostichus minimus Lasarevskaja, 1964 — от серого соснового усача.

СЕМЕЙСТВО *RHABDITIDAE*

Parasitorhabditis acanthocini Lasarevskaja, 1961 — от серого соснового усача; *P. pini* Lasarevskaja, 1961 — от сосновой смолевки.

ОТРЯД *TYLENCHIDA*

СЕМЕЙСТВО *APHELENCHOIDIDAE*

Cryptaphelenchus proximi Lasarevskaja, 1962 — от валежникового короеда; *C. aedili* Lasarevskaja, 1961 — от серого соснового усача; *C. borlossi* Lasarevskaja, 1962 — от валежникового и лиственничного короедов; *Ektaphelenchus larici* Lasarevskaja, 1962 — от валежникового и лиственничного короедов; *E. skrjabini* Lasarevskaja, 1961 — от сосновой смолевки; *Parasitaphelenchus macrohami* Lasarevskaja, 1961 — от серого соснового усача.

НОВЫЕ ВИДЫ ФИТОГЕЛЬМИНТОВ

ОТРЯД *RHABDITIDA*

СЕМЕЙСТВО *CEPHALOBIDAE*

Cervidellus devimucronatus Sumenkova, (in lit.) — из шампиньонного грунта.

СЕМЕЙСТВО *PANAGROLAIMIDAE*

Micronema intermedia Pokrovskaja (in lit.) — из мелоидогенозных галлов на корнях огурцов.

СЕМЕЙСТВО *RHABDITIDAE*

Rhabditis (Mesorhabditis) signifera Baranovskaja, 1958 — из кукурузы, яровой пшеницы.

ОТРЯД *TYLENCHIDA*

СЕМЕЙСТВО *APHELENCHOIDIDAE*

Aphelenchoides clarolineatus Baranovskaja, 1958 — из пырея; *A. scalacaudatus* Sudakova, 1958 — из корней редиса, корней и листьев лука.

СЕМЕЙСТВО *PARAPHELENCHIDAE*

Paraphelenchus tritici Baranovskaja, 1958 — из пшениц озимой и яровой.

Таким образом, описаны 45 новых родов и 61 вид трематод, 42 рода и 42 вида цестод, 43 рода и 102 вида нематод и 4 вида скребней.

ПЕРЕСТРОЙКА СИСТЕМ КРУПНЫХ ТАКСОНОМИЧЕСКИХ ГРУПП ГЕЛЬМИНТОВ И СОЗДАНИЕ МОНОГРАФИЙ

Разработка гельминтофаунистических материалов, собранных ГЕЛАН, ВИГИС и другими научно-исследовательскими учреждениями, в сочетании с анализом советской и мировой литературы позволила приступить к ответственной работе по коренной перестройке систем крупных таксономических групп различных классов гельминтов. Результаты этой работы отображены в многочисленных монографиях, опубликованных ГЕЛАН.

К. И. Скрябиным в 1947 г. был опубликован первый том 24-томной монографии «Трематоды животных и человека».

20-й том монографии вышел из печати в 1963 г. Эта монография обрисовывает все стороны морфологической структуры цикла развития, экологии, географического распространения, патогенной роли (применительной к человеку, а также к домашним и промысловым животным) трематод всех, без исключения, животных нашей планеты. В отношении трематод, имеющих медицинское значение, приводятся материалы по борьбе с вызываемыми ими заболеваниями. Указанная монография по охвату фактического материала, множеству рисунков и полноте библиографии — первая и пока единственная сводная работа по трематодам в мировой литературе. За 12 томов этой монографии К. И. Скрябин в 1957 г. был удостоен звания лауреата Ленинской премии.

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

Второе многотомное монографическое издание посвящено итогам изучения паразитических нематод и носит общее название: «Основы нематодологии».

В 1949 г. был опубликован первый том, а в 1963 г. вышел из печати одиннадцатый том. Структура серии монографий сохраняет принципы основ трематодологии. В монографии на основе собственных материалов, являющихся обобщением изучения сборов многочисленных союзных гельминтологических экспедиций, работавших в различных зонах Советского Союза, и огромной мировой литературы приводится характеристика всех известных науке видов нематод, даны их определительные таблицы, рисунки, критически проанализирована и произведена перестройка системы каждой изученной таксономической группы нематод.

В большинстве монографических работ приводятся все известные сведения о биологии данной группы нематод, а для патогенных форм — все данные об их воздействии на организм хозяина и методах профилактики и борьбы с вызываемыми ими заболеваниями.

Итоги перестройки систем крупных таксономических групп нематод приведены в указанном выше труде «Строительство советской гельминтологической науки и практики (том второй).

Ревизию систем крупных таксономических групп нематод и их филогенетических связей в последние годы произвел В. М. Ивашкин, который в своих заключениях в основном базируется на данных эмбрионального и ранних фаз постэмбрионального развития. Его представления опубликованы в докторской диссертации (1962).

Крупной работой в области нематодологии является также четырехтомный «Определитель паразитических нематод» (1949—1954), в котором дана система этих гельминтов с диагнозами и определительными таблицами таксономических категорий до рода включительно. Определитель сыграл большую роль в интернационализации результатов исследований, проведенных в СССР. В настоящее время вышло справочное издание (Yamaguti, 1960; The Nematodes of vertebrates), в котором учтены данные советских исследователей, приведенные как в определителе паразитических нематод, так и в других монографиях, опубликованных ГЕЛАН.

Третья серия монографий, посвященная основам цестодологии, публикуется значительно медленнее, чем две предыдущие. Первый том был опубликован А. А. Спасским в 1951 г. и посвящен аноплоцефалятам домашних и диких животных. После 12-летнего перерыва, в 1963 г., вышли два тома: один — по гименолепидидам птиц (А. А. Спасский), второй — по дилепидидам домашних и диких животных (этот том публиковался по плану Всесоюзного общества гельминтологов, автор — сотрудник ВИГИС проф. Э. М. Матевосян).

В 1963 г. сдан в печать четвертый том серии «Основы цестодологии. Тениаты человека и животных», автор которого — бывший докторант ГЕЛАН К. И. Абуладзе.

В 1964 г. молодой сотрудник ГЕЛАН В. И. Фрезе закончит монографическую обработку всех данных по цестодам отряда *Protocephalata*.

Огромная работа проведена сотрудниками ГЕЛАН и по обобщению материалов, касающихся изучения фауны гельминтов отдельных групп промысловых и диких животных всех зон земного шара в свете экологии, зоогеографии и филогенетики.

Первые работы в этой серии — работы докторантов ГЕЛАН: С. Л. Делямуре (1955), Г. Б. Касимова (1956) и С. М. Асадова (1960).

В настоящее время сотрудники ГЕЛАН заканчивают следующие крупные обобщающие работы указанного выше направления: А. А. Мозговой — «Гельминты и гельминтозы домашних и диких свиней»; К. М. Рыжиков — «Гельминтофауна гусиных птиц СССР»; В. Л. Контримавичус — «Гельминтофауна куньих СССР» и др.

Параллельно с изданием монографических работ по зоогельминтологии Гельминтологическая лаборатория АН СССР приступила к изданию серии монографий по фитогельминтологии.

А. А. Парамонов с группой своих учеников намечают издание ряда обобщающих работ по вопросам теории и практики борьбы с фитонематодами. Первый том «Основ фитогельминтологии» опубликован А. А. Парамоновым в 1962 г., второй том уже сдан в печать; коллектив авторов работает над третьим томом.

ПЕРЕЧЕНЬ МОНОГРАФИЧЕСКИХ РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИЕЙ

По трематодам:

Серия «Трематоды животных и человека. Основы трематодологии». Автор серии акад. К. И. Скрябин. Монография включает 164 различных семейства, из которых 140 проанализированы либо лично К. И. Скрябиным, либо им

в соавторстве с его учениками, 11— старшим научным сотрудником ГЕЛАН В. Е. Судариковым (в XVI—XIX томах), а 13 семейств описаны научными сотрудниками других учреждений. Из сотрудников ГЕЛАН, помимо К. И. Скрябина и В. Е. Сударикова, в составлении этой серии монографий принимала участие Л. Х. Гушанская, в оформлении рисунков — Т. Н. Тимофеева, а в составлении библиографических справочников — Е. А. Лагодовская.

Приводим распределение семейств трематод по отдельным томам монографии.

Том I, 1947 г.

Семейства: *Atractotrematidae* Yamaguti, 1939; *Bivesiculidae* Yamaguti, 1938; *Cathaemasiidae* Fuhrmann, 1928; *Clinostomatidae* Lühe, 1901; *Collyriclidae* Ward, 1917; *Eucotylidae* Skrjabin, 1924;; *Megaperidae* Manter, 1934; *Mesotretidae* Poche, 1925; *Notoporidae* Yamaguti, 1938; *Ommatobrephidae* Poche, 1925; *Opisthogonoporidae* Yamaguti, 1937; *Orchipedidae* Skrjabin, 1925; *Philophthalmidae* Travassos, 1918; *Psilostomatidae* Odhner, 1913; *Renicolidae* Dollfus, 1939; *Sphincterostomatidae* Yamaguti, 1937; *Stomylotrematidae* Poche, 1925; *Waretrematidae* Srivastava, 1939; *Echinostomatidae* Dietz, 1909.

Том II, 1948 г.

Семейства: *Fasciolidae* Railliet, 1895; *Campulidae* Odhner, 1926; *Brachylaemidae* Stiles et Hassall, 1898; *Rhopaliadae* Looss, 1899; *Rhytidodidae* Odhner, 1926; *Sphaerostomatidae* Thapar et Dayal, 1934; *Lecithodendriidae* Odhner, 1911.

Том III, 1949 г.

Семейства: *Paramphistomatidae* Fischoeder, 1901; *Gastrothylacidae* Stiles et Goldberger, 1910; *Cladorchidae* Soutwell et Kirshner, 1937; *Diplodiscidae* Skrjabin, 1949; *Brumptidae* Skrjabin, 1949; *Gastrodiscidae* Stiles et Goldberger, 1910; *Stephanopharyngidae* Skrjabin, 1949; *Microscaphidiidae* Travassos, 1922; *Gyliauchenidae* Ozaki, 1933; *Metacetabulidae* Freitas et Lent, 1938.

Том IV, 1950 г.

Семейства: *Cephalogonimidae* Nicoll, 1914; *Lissorchidae* Poche, 1925; *Urotrematidae* Poche, 1925; *Opisthorchidae* Braun, 1901; *Pachytrematidae* Baer, 1943; *Ratziidae* Baer, 1943; *Cyclocoelitidae* Kossack, 1911.

Том V, 1951 г.

Семейства: *Spirorchidae* Stunkard, 1921; *Sanguinicolidae* Graff, 1907; *Schistosomatidae* Looss, 1899.

Том VI, 1952 г.

Семейства: *Aspidogastridae* Poche, 1907; *Stichocotylidae* Faust et Tang, 1936; *Heterophyidae* Odhner, 1914; *Galastosomatidae* Morosov, 1950; *Cryptogonimidae* Ciurea, 1933; *Microphallidae* Travassos, 1920.

Том VII, 1952 г.

Семейства: *Cephaloporidae* Travassos, 1934; *Monodhelmidae* (Dollfus, 1937); *Dicrocoeliidae* Odhner, 1911; *Gorgoderidae* Looss, 1901.

Том VIII, 1953 г.

Семейства: *Notocotylidae* Lühe, 1909; *Nudacotylidae* Skrjabin, 1953; *Opisthotrematidae* Poche, 1925; *Rhabdiopoeidae* Poche, 1925; *Gorgoderidae* Looss, 1901.

Том IX, 1954 г.

Семейства: *Opistholebetidae* Fukui, 1929; *Acanthocolpidae* Lühe, 1909; *Hemiuridae* Lühe, 1901; *Dinuridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

Том X, 1955 г.

Семейства: *Pronocephalidae* Looss, 1902; *Megasolenidae* Skrjabin, 1942; *Lecithochirlidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954: *Bathycotylidae* Dollfus, 1932; *Elytrophallidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Haplosplanchnidae* Poche, 1925; *Lampritrematidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Acanthostomatidae* Poche, 1925; *Gymnophallidae* Morosov, 1955.

Том XI, 1955 г.

Семейства: *Didymozoidae* (Monticelli, 1888) Poche, 1907; *Halipegidae* Poche, 1925; *Monorchidae* Odhner, 1911.

Том XII, 1956 г.

Семейства: *Haploporidae* Nicoll, 1914; *Echinostomatidae* Dietz, 1909.

Том XIII, 1957 г.

Семейства: *Zoogonidae* Odhner, 1911; *Steganodermatidae* Dollfus, 1952; *Fellodistomatidae*, Nicoll, 1913; *Ochetosomatidae* Leão, 1945; *Hirudinellidae* Dollfus, 1932; *Ptychogonimidae* Dollfus, 1936; *Sclerodistomatidae* Dollfus, 1932; *Syncoelidae* Dollfus, 1923; *Dinuridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Halipegidae* Poche, 1925; *Hemiuridae* Lühe, 1901; *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithochiriidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954.

Том XIV, 1958 г.

Семейства: *Troglotrematidae* Odhner, 1914; *Achillürbainiidae* Dollfus, 1939; *Nanophyetidae* Dollfus, 1939; *Pholeteridae* Dollfus, 1939; *Plagiorchidae* Lühe, 1901; *Azygiidae* Odhner, 1911; *Liocercidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1956; *Xenoperidae* Poche, 1925; *Hemiuridae* Lühe, 1901; *Dinuridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithochiriidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Halipegidae* Poche, 1925.

Том XV, 1958 г.

Семейства: *Thapariellidae* Srivastava, 1953; *Trematobrienidae* Dollfus, 1950; *Transversotrematidae* Yamaguti, 1953; *Deropristidae* Skrjabin, 1958; *Prosogonotrematidae* Vigueras, 1940; *Maseniidae* Yamaguti, 1953; *Opecoelidae* Ozaki, 1925.

Том XVI, 1959 г.

Семейства: *Faustulidae* Poche, 1925; *Schistorchidae* Yamaguti, 1942; *Callodistomatidae* Poche, 1925; *Monodhelmidae* (Dollfus, 1937) Srivastava, 1939; *Opistholebetidae* Fukui, 1929; *Accacoelidae* Looss, 1912; *Lecithochiriidae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Dinuridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Halipegidae* Poche, 1925; *Mesocoelidae* Dollfus, 1950; *Strigeidae* Railliet, 1919; *Duboisiellidae* Sudarikov, 1959; *Neostrigeidae* Bisseru, 1956.

Том XVII, 1960 г.

Семейства: *Cortrematidae* Yamaguti, 1958; *Heronimidae* Ward, 1917; *Megaperidae* Poche, 1925; *Botulidae* Guiart, 1938; *Aphanhysteridae* Yamaguti, 1958; *Plagiorchidae* Lühe, 1901; *Diplostomatidae* (Poirier. 1886).

Том XVIII, 1960 г.

Семейства: *Cylindrorchidae* Poche, 1925; *Lepocreadiidae* Nicoll, 1935; *Dermadenidae* Yamaguti, 1958; *Diploproctodaeidae* Ozaki, 1928; *Dinuridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Lecithasteridae* Skrjabin et Guschanskaja, 1954; *Aerobiotrematidae* Yamaguti, 1958; *Hemiurudae* Lühe, 1901; *Halipegidae* Poche, 1925; *Opisthogonimidae* Freitas, 1956; *Ommatobrephidae* Poche, 1925; *Alariidae* Tubangui, 1922; *Bolbocephalodidae* Strand, 1935; *Proterodiplostomatidae* (Dubois, 1936); *Ophiodiplostomatidae* Sudarikov, 1960.

Том XIX, 1961 г.

Семейства: *Prosthogonimidae* Nicoll, 1924; *Cyathocotylidae* Poche, 1925; *Prohemistomatidae* Sudarikov, 1961; *Brauninidae* Bosma, 1931.

Том XX, 1962 г.

Семейства: *Liolopidae* Dollfus, 1934; *Auridistomatidae* Stunkard, 1924; *Plagiorchidae* Lühe, 1901; *Bucephalidae* Poche, 1907.

Том XXI, 1963 г.

Семейства: *Brachycoeliidae* Johnston, 1912; *Pachypsolidae* Yamaguti, 1958; *Mesometridae* Poche, 1925; *Orientocreadiidae* Skrjabin et Koval, 1960; *Telorchidae* Stunkard, 1924; *Microphallidae* Travassos, 1920.

По нематодам:

Серия «Основы нематодологии»

Том I. К. М. Рыжиков. 1949. Сингамиды домашних и диких животных.
Том II. А. А. Мозговой. 1953. Аскаридаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Книги первая и вторая.
Том III. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Р. С. Шульц, 1954. Трихостронгилиды животных и человека.
Том IV. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова. 1954. Диктиокаулиды, гелигмозоматиды и оллуланиды животных.
Том V. Т. И. Попова. 1955. Стронгилоидеи животных и человека. Стронгилиды.
Том VI. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, И. В. Орлов. 1957. Трихоцефалиды и капиллярииды животных и человека и вызываемые ими заболевания.
Том VII. Т. И. Попова. 1958. Стронгилоидеи животных и человека. Трихонематиды.
Том VIII. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская. 1960. Оксиураты животных и человека, часть первая.
Том IX. Т. И. Попова. 1960. Стронгилоидеи животных и человека. Клоацииды, стефануриды, диафаноцефалиды.
Том X. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская. 1961. Оксиураты животных и человека. Часть вторая.
Том XI. К. И. Скрябин, А. А. Соболев. 1963. Спирураты животных и человека. Часть первая. Спируроидеи.

В ближайшее время выйдут в свет вторая часть монографии по спируратам и третья часть монографии по оксиуратам.

По цестодам:

Том I. А. А. Спасский. 1951. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных.
Том II. А. А. Спасский. 1963. Гименолепидиды — ленточные гельминты диких и домашних птиц.
Том III. Е. М. Матевосян. 1963. Дилепидоидеа — ленточные гельминты домашних и диких животных (печаталась по плану ВОГ).
Том IV. К. И. Абуладзе (в печати). Тениаты животных и человека.

По группам хозяев:

С. М. Асадов. 1960. Гельминтофауна жвачных животных СССР и ее эколого-географический анализ.

С. Л. Делямуре. 1955. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении.
Г. Б. Касимов 1956. Гельминтофауна охотничье-промысловых птиц отряда куриных.

По фитогельминтологии:

А. А. Парамонов. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1.

Лабораторией издаются Труды, в которых публикуют результаты исследований, проводимых научными сотрудниками. За истекший период выпущено 13 томов и сдан в печать 14-й том.

Труды выпускались в перечисленные ниже годы: т. I — 1948 г.; т. II — 1949 г.; т. III — 1950 г.; т. IV — 1950 г.; т. V — 1951 г.; т. VI — 1952 г.; т. VII — 1954 г.; т. VIII — 1956 г.; т. IX — 1959 г.; т. X — 1960 г.; т. XI — 1961 г.; т. XII — 1962 г.; т. XIII — 1963 г.

За 20-летний период сотрудниками и аспирантами Гельминтологической лаборатории опубликовано в Трудах ГЕЛАН и научных журналах, помимо работ К. И. Скрябина, около 600 статей, посвященных различным вопросам общей гельминтологии. В перечне монографий необходимо указать и на первые монографии сотрудников ГЕЛАН, опубликованные не издательством Академии наук СССР. Таковы следующие.

Скрябин К. И. и Матевосян Е. М. 1945. Ленточные гельминты — гименолепидиды домашних и охотничье-промысловых птиц. М., Сельхозгиз.

Скрябин К. И. 1947. Девастация в борьбе с гельминтозами и другими болезнями человека и животных. Фрунзе, Киргизск. фил. АН СССР.

Скрябин К. И. и Шихобалова Н. П. 1948. Филярии животных и человека. М., Сельхозгиз.

Скрябин К. И. и Шихобалова Н. П. 1949. Паразитические нематоды и вызываемые ими заболевания. Книга первая. Оксиураты. Медгиз.

В перечень основных работ ГЕЛАН следует включить также и книгу Н. П. Шихобаловой (1950) «Вопросы иммунитета при гельминтозах», опубликованную Издательством АН СССР.

В серии научно-популярной литературы, издаваемой АН СССР, опубликованы три книги: Н. П. Шихобаловой (1955) — «Гельминтозы, общие животным и человеку», К. М. Рыжикова (1955) — «Гельминты домашних водоплавающих птиц» и А. А. Парамонова и Ф. И. Брюшковой (1956) — «Стеблевая нематода картофеля и меры борьбы с ней».

ИЗУЧЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

Гельминтологическая лаборатория уделяет большое внимание изучению различных вопросов биологии гельминтов, главным образом расшифровке циклов развития не исследованных в этом отношении гельминтов.

Для многих гельминтов, биология которых была изучена лишь частично, расшифрованы отдельные звенья в цикле развития, не известные науке ранее. Полностью расшифрованы циклы развития следующих гельминтов.

НЕМАТОДЫ

Syngamus skrjabinomorpha Ryjikov, 1949 — Рыжиков, (1949) Шихобалова, Рыжиков, 1956.
S. trachea (Montagu, 1811) — Рыжиков, 1949.
Spirocerca lupi (Rud., 1809) — Назарова, 1960.
Ascarops strongylina (Rud., 1819) — Шмытова, 1959—1962.
Parabronema skrjabini Rassovska 1924 — Ивашкин, 1955.
Cheilospirura hamulosa (Diesing 1851) — Доценко, 1952.
Thelazia callipaeda Railliet et Henry 1910 — Козлов, 1962.
Gnathostoma hispidum Fedtschenko 1875 — Головин, 1956.
Gongylonema problematicum Schulz, 1924 — Ивашкин, 1959.
Stephanofilaria stilesi Chitwood, 1934 — Ивашкин, Хромова, Шмытова, 1963.
Protostrongylus terminalis Passerini, 1884 — Рыжиков, Губанов, Федоров, 1956.

Contracaecum osculatum Rud. 1807 — Рыжиков, Судариков, 1951.
Porracaecum crassum (Deslongchamps, 1824) — Мозговой, 1951.
P. heteroura Creplin, 1829 — Мозговой, Бишаева, 1959.
Hepaticola hepatica (Bancroft, 1893) — Павлов, 1954.
Trichocephalus skrjabini Baskakow, 1924 — Магометбеков, 1953.
Dioctophyme renale Goeze, 1782 — Карманова, 1958—1962.
Hystrichis tricolor Dujardin, 1845 — Карманова, 1955.
Sobolephyme baturini Petrow, 1930 — Карманова, 1963.

ТРЕМАТОДЫ

Prosthogonimus pellucidus (Linstow, 1873) — Краснолобова, 1957, 1962—1963.
P. cuneatus (Rud., 1809) — Краснолобова, 1956, 1961.
Skrjabinotrema ovis Orloff, Erschoff et Badanin, 1934 — Касьянов, 1952.
Nanophyetus schikhobalowi Skrjabin et Podjapolskaja, 1931 — Филимонова, 1960.
Strigea sphaerula (Rud., 1803) Szidat, 1928 — Судариков, 1960.
S. strigis (Schrank, 1788) Abildgaard, 1790 — Судариков, 1960.
Parafasciolopsis fasciolaemorpha Ejsmont, 1932 — Рыковский, 1955.

ЦЕСТОДЫ

Taenia krabbei Moniez, 1879 — Бржеский, 1963.
T. parenchymatosa Puschmenkov, 1945 — Бржеский, 1963.
T. intermedia Rudolphi, 1809 — Шахматова, 1963.
Mosgovoyia pectinata (Goeze, 1781) — Рыжиков, Губанов, Федоров, 1956.

Результаты изучения биологии гельминтов имеют не только практическое значение, поскольку знание биологии возбудителей является научной основой мероприятий по борьбе с гельминтозами, но и представляют несомненную теоретическую ценность.

Мы не приводим результатов исследований по изучению биологии каждого вида, так как краткие сведения о каждом виде опубликованы во втором томе указанного выше издания «Строительство советской гельминтологической науки и практики». То новое, что внесли сотрудники ГЕЛАН в биологию гельминтов в течение первых лет существования лаборатории, вкратце указано в статье К. И. Скрябина, опубликованной в десятом томе Трудов ГЕЛАН.

Расшифровка циклов развития гельминтов служит не только основой при построении профилактических мероприятий по борьбе с вызываемыми ими заболеваниями, но и необходимым материалом для построения филогенетической системы гельминтов и выявлении общих закономерностей их развития.

В итоге изучения биологии гельминтов сотрудниками ГЕЛАН составляются рекомендации по профилактике отдельных гельминтозов, которые публикуются в научных журналах.

В. М. Ивашкиным разработано наставление по борьбе с парабронематозом жвачных, которое включено в инструкции, издаваемые министерством сельского хозяйства, по борьбе с гельминтозами сельскохозяйственных животных.

Помимо изучения циклов развития отдельных гельминтов, ГЕЛАН проведена большая работа по обобщению всех данных и типизации биологии гельминтов отдельных крупных таксономических групп. Такая типизация биологии произведена для нематод подотрядов трихоцефалята (К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, И. В. Орлов, 1957), аскаридатам (А. А. Мозговой, 1953), спируратам (В. М. Ивашкин, 1962).

В. Е. Судариков выделил типы развития стригендид (в печати).

В последние годы (с 1961 года) лаборатория приступила к изучению закономерностей циркуляции гельминтозной инвазии в пресных водоемах в связи с задачами их рационального хозяйственного использования для рыбоводства и птицеводства. С этой целью в 1961—62 гг. проводилось изучение гельминтофауны птиц, рыб и беспозвоночных в дельте Волги, совместно с научными сотрудниками Астраханского заповедника, а также на Рыбинском водохранилище. Самыми распространенными гельминтами птиц и рыб обследованных участков являются трематоды семейств *Echinostomatidae, Diplostomatidae* и *Strigeidae,* а на Рыбинском водохранилище, кроме того, у птиц цестоды сем. *Hymenolepididae.* В эпизоотологии гельминтозов рыб и птиц, вызываемых перечисленными гельминтами, установлена большая роль беспозвоночных животных: моллюсков, олигохет и пиявок. Выявлен широкий круг промежуточных хозяев трематод — паразитов домашних и промысловых птиц; пиявки как дополнительные хозяева эхиностоматид зарегистрированы впервые.

В процессе этих исследований изучаются циклы развития наиболее патогенных видов трематод родов *Diplostomum, Tetracotyle* и вида *Neascus scardini.* Изучавшиеся трематоды, паразитируя на стадии метацеркария в рыбах, являются возбудителями тяжелых гельминтозов рыб.

Установлено (А. А. Шигин), что диплостоматоз (паразитарная катаракта) рыб, нередко являющийся причиной их массовой гибели, представляет собой заболевание, в этиологии которого помимо *D. spataceum* участвуют *D. indistinctum, D. baeri* и другие виды рода *Diplostomum.*

ИЗУЧЕНИЕ ПРОБЛЕМЫ РЕЗЕРВУАРНОГО ПАРАЗИТИЗМА У ГЕЛЬМИНТОВ

Явление резервуарного паразитизма впервые было открыто К. И. Скрябиным и Р. С. Шульцем в 1937 г. Сущность его состоит в том, что некоторые виды гельминтов используют в биологическом цикле животных, в которых не происходит развития паразита, но наблюдается накопление его в инвазионной стадии. Эти животные, названные резервуарными хозяевами, в отличие от промежуточных хозяев, не служат обязательным звеном в цикле развития паразита, однако они играют большую роль в заражении гельминтами окончательных хозяев.

В последующие годы как зарубежными, так и советскими исследователями установлено, что в некоторых случаях при пассаже личинок гельминтов через организм резервуарных хозяев паразит может претерпевать определенные этапы онтогенеза, но достичь половозрелого состояния в теле резервуарного хозяина гельминт не в состоянии.

Из сотрудников ГЕЛАН углубленным изучением явления резервуарного паразитизма занимались К. М. Рыжиков и В. М. Ивашкин. Экспериментальные исследования проводили также Г. А. Шмытова, изучавшая биологию *Ascarops strongylina,* и Н. С. Назарова, занимавшаяся изучением резервуарного паразитизма у *Spirocerca lupi.*

В 1954 г. К. М. Рыжиков и Е. Е. Шумакович предложили классификацию форм резервуарного паразитизма, основанную на общепринятом в настоящее время подразделении гельминтов по их биологическим особенностям на две группы: на биогельминтов и геогельминтов.

У биогельминтов звено резервуарных хозяев располагается между промежуточными (или дополнительными) хозяевами и дефинитивным. Резер-

вуарные хозяева в данном случае принимают инвазию всегда от животных (промежуточных или дополнительных хозяев), поедая их. При резервуарном паразитизме в этой группе гельминтов широко распространено явление пассажа инвазии от одного резервуарного хозяина к другому. Роль резервуарных хозяев выполняют только позвоночные животные.

У геогельминтов звено резервуарных хозяев располагается между внешней средой и дефинитивным хозяином. Резервуарные хозяева в данном случае принимают инвазию всегда непосредственно из внешней среды (с пищей или водой). Среди известных примеров резервуарного паразитизма у этой группы гельминтов не зарегистрировано пассажа инвазии от одного резервуарного хозяина к другому. Роль резервуарных хозяев выполняют в одних случаях позвоночные животные, в других — беспозвоночные.

Исходя из указанных различий в типах развития биогельминтов и геогельминтов, Рыжиков и Шумакович говорят о двух формах проявления резервуарного паразитизма — биогельминтном резервуарном паразитизме и геогельминтном резервуарном паразитизме.

Резервуарных хозяев в циклах развития биогельминтов они предлагают именовать биорецепторными резервуарными хозяевами, в циклах развития геогельминтов — георецепторными резервуарными хозяевами.

В пределах каждой формы резервуарного паразитизма они выделяют уже конкретные типы развития.

У биогельминтов различают следующие типы.

1. Аляриондный тип развития. Резервуарные хозяева «включаются» между дополнительным хозяином и дефинитивным. Примеры: *Alaria alata, Diphyllobothrium crinaceleuropei.*

2. Спироцеркоидный тип развития. Резервуарные хозяева в цикле гельминта занимают место между промежуточным хозяином и дефинитивным. Примеры: *Spirocerca lupi, Aelurestrongylus abatrusus.*

У геогельминтов различают также два типа.

1. Таксокароидный тип развития. Роль резервуарных хозяев выполняют позвоночные животные. Пример: *Toxocara canis.*

2. Сингамоидный тип развития. Роль резервуарных хозяев выполняют беспозвоночные животные. Примеры: *Syngamus trachea, Capillaria putorii.*

По мнению К. М. Рыжикова, единого пути возникновения резервуарного паразитизма у всех групп гельминтов нет. Эти пути разные, они зависят от формы проявления резервуарного паразитизма, от типа биологического развития гельминта и ряда других моментов.

В 1955 г. В. М. Ивашкин, анализируя вопрос о резервуарном паразитизме, пришел к выводу о необходимости подразделения резервуарных хозяев на две группы: к первой он относит резервуарных хозяев, в организме которых личинка никаких морфологических изменений не претерпевает (например, *Ascarops strongylina, Physocephalus sexalatus* и др.), ко второй — резервуарных хозяев, в организме которых личинка претерпевает некоторое развитие (*Gnathostomum hispidum*).

ИЗУЧЕНИЕ ГИСТОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

Изучение морфологии паразитических червей в Лаборатории с 1953 г. было расширено включением специальных тем по гистологическому строению гельминтов. Это направление было начато Е. Д. Логачевым, который в 1953—1955 гг. был докторантом ГЕЛАН. Логачев изучал гистологическое строение покровных, мышечных тканей, а также тканей внутренней среды плоских червей. Результаты исследований оформлены в его докторской диссертации и опубликованы в ряде работ.

С 1955 г. в Лаборатории ведутся планомерные исследования по изучению гистологического строения нематод.

Применяя сравнительно-экологический метод исследования, старший научный сотрудник Ю. К. Богоявленский изучает тонкое строение кожно-мускульного мешка нематод. Он изучил нематод, локализующихся в различных органах и тканях хозяина, т. е. имеющих различную среду обитания. К настоящему времени проведено детальное изучение морфологического строения кутикулы и гиподермы более 30 нематод.

Сравнительно-экологическим методом исследования Богоявленский выяснил некоторые спорные вопросы, касающиеся структуры кутикулы и гиподермы нематод. В частности, был изучен механизм прикрепления соматических мускульных клеток к кутикуле, которая у нематод наряду с защитными функциями выполняет функцию наружного опорного скелета.

Изучение структурных особенностей тканей нематод, обитающих в различных экологических условиях (кишечник, ткани, легкие, почки и т. п.), позволит объяснить в ряде случаев функциональное назначение этих структур. Есть основания полагать, что накопленные данные по гистологии нематод будут полезны и при решении некоторых вопросов их филогении и систематики.

Лаборатория планирует в дальнейшем проведение исследований по изучению гистологии не только кожномускульного мешка, но и пищеварительной системы, половых трубок, а также и нервной системы.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО БИОХИМИИ И ФИЗИОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

Одной из актуальных проблем гельминтологии в настоящее время является изучение биохимических и физиологических процессов в организме гельминтов и пораженных ими хозяев.

Сознательно управлять жизненными процессами гельминтов, подавлять их развитие, не оказывая вредного воздействия на жизнедеятельность организма их хозяев, можно только при познании закономерностей обмена веществ и физиологических функций как хозяина, так и гельминтов на разных стадиях их развития. Изучение этих закономерностей представит ценные данные также и для понимания ряда актуальных вопросов сравнительной и эволюционной физиологии и биохимии.

В Гельминтологической лаборатории исследования по биохимии гельминтов и влиянию гельминтов на обмен веществ в тканях хозяина были начаты в 1954 г. Приступила к этим исследованиям старший научный сотрудник Н. В. Болдырева, которая первые годы работала одна, а затем с лаборанткой Л. С. Пискуновой. Несколько позднее (с 1959 г.) к ним присоединилась молодой специалист З. К. Леутская. В 1962 г. в лаборатории начал работать проф. В. М. Вадимов. Много труда было положено небольшим коллективом на то, чтобы оборудовать биохимическую лабораторию и снабдить ее тем необходимым минимумом аппаратуры, которая позволяет проводить биохимические анализы на должном уровне.

Н. В. Болдыревой за время ее пребывания в ГЕЛАН проделана следующая работа (в качестве объектов для экспериментальных исследований ею были выбраны гельминты цыплят — аскаридии и сингамусы). Было изучено распределение радиоактивного фосфора в тканях цыплят здоровых и инвазированных сингамусами, что позволило установить задержку меченого изотопа в органах инвазированных птиц по сравнению с контрольными; т. е.— нарушение фосфорного обмена у гельминтозных цыплят. Помимо того, Болдырева изучила фосфорные соединения у аскаридий и у пораженных ими цыплят. Удалось выявить

у аскаридий два фосфорно-гуанидиновых соединения, одно из которых — соединение новое, точно еще не расшифрованное. В мышцах цыплят, пораженных аскаридиозом, наблюдаются изменения в содержании ряда фосфорных соединений, характерных для мышечной дистрофии.

С 1959 г. в Лаборатории З. К. Леутская ведет работы витаминологического направления, посвященные выяснению роли витамина А в жизни паразита и во взаимоотношении паразита и хозяина.

С 1962 г. с приходом проф. В. М. Вадимова работы витаминологического направления дополнились исследованиями форм витамина D и кальциевого обмена у животных, пораженных гельминтами.

К настоящему времени получены следующие интересные результаты. На примере *A. suum* установлено, что паразиты нуждаются в каротине (провитамине А) и витамине А. Каротин поступает в кишечник паразита, а затем в кишечной и кожномышечной ткани превращается в витамин А, который накапливается в полостной жидкости паразита.

Работы по изучению роли витамина А в процессе формирования у цыплят иммунитета к *A. galli* показали, что в печени цыплят происходит снижение запаса общего витамина А, витамина А-спирта и витамина А-эфира (запасная форма витамина А). Тем не менее количество витамина А-спирта и А-эфира в митохондриях печени повышается.

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

Все это дает основание считать, что витамин А играет важную роль в процессе синтеза антител.

Указанные работы будут продолжены, с одной стороны, в целях детального выявления роли витамина А в иммунных процессах при аскаридиозе цыплят, с другой — в целях получения теоретических обоснований для применения витамина А как фактора, повышающего резистентность хозяина к гельминтам.

Начатые исследования роли витамина D намечается проводить по пути изучения кальциевого обмена у пораженных и непораженных животных, а также изучения влияния различных дозировок витамина D на течение инвазионного процесса и формирование иммунитета при гельминтозах. Эти вопросы до настоящего времени достаточно углубленно еще не изучались.

ПРОБЛЕМА ФИЗИОЛОГИИ ГЕЛЬМИНТОВ

Одна из актуальных проблем гельминтологии в настоящее время — изучение физиологии паразитических червей и пораженных ими организмов.

С 1956 г. под руководством член-корреспондента АН СССР Х. С. Коштоянца в Гельминтологической лаборатории АН СССР двумя молодыми специалистами — физиологами Б. А. Шишовым и С. П. Александрюк — начато изучение физиологии гельминтов. Исследованиями предусматривалось изучение особенностей регуляции двигательной активности и выяснение механизма передачи нервного возбуждения у гельминтов. К настоящему времени Б. А. Шишовым завершено изучение роли нервных клеток в формировании двигательной активности аскарид. Опыты показали, что деятельность этих клеток находится под периодическим тормозно-регуляторным влиянием головных ганглиев. Быстрая общая регуляция движения паразита в зависимости от изменений условий среды обитания осуществляется при помощи рецепторов. Выявлено также, что, помимо нейрогенной двигательной активности, у аскарид могут проявляться сокращения, не зависящие от активности мотонейронов.

По мнению ряда исследователей, в деятельности нервной системы большинства животных существенную роль играет серотонин (5-окситриптамин), который, как известно, синтезируется энтерохромаффинными клетками слизистой желудочно-кишечного тракта. Опыты Александрюк показали, что действие серотонина на экстерорецепторы аскарид вызывает быстро возникающую стимуляцию ритмики гельминта, тогда как длительное действие этого вещества вызывает расслабление тела паразита за счет прямого влияния его на мускулатуру и нервные окончания, находящиеся в ней.

В тканях и полостной жидкости аскарид, по данным С. П. Александрюк и З. С. Долгун, содержатся заметные количества серотонина, причем больше всего его найдено в местах скопления нервной ткани: в головном конце самок и самцов аскарид, в хвостовом отделе самцов и в брюшном нервном стволе.

Все эти данные позволяют предполагать, что серотонин играет определенную роль в деятельности нервно-мышечной системы аскарид. В литературе существует мнение, что одним из способов локализации нематод в кишечнике животных-хозяев является наличие координированных антиперистальтических сокращений гельминтов. Наблюдения Шишова и Александрюк показали, что особи *Ascaris suum* и *Ascaridia galli*, находясь в кишечнике, медленно перемещаются вдоль него, ориентируясь головным концом навстречу волне перистальтики кишечника. Эти данные, а также результаты опытов с серотонином свидетельствуют о том, что активное передвижение аскарид — результат приспособительной реакции гельминтов на перистальтическую активность кишечника животных-хозяев.

Дальнейшее изучение тонкого механизма регуляции двигательной активности и роли в ней нейрогуморальных веществ будет направлено на получение новых данных, которые помогут целенаправленно отбирать химические вещества для их использования в качестве антгельминтиков.

В связи с этим большой интерес представляют вопросы (которыми лаборатория занимается с 1962 г.) изучения избирательной проницаемости кутикулы нематод для различных веществ. К настоящему времени старшим научным сотрудником А. В. Павловым собран и обобщен литературный материал по проблеме проницаемости кутикулы и вместе с физиологами лаборатории проведены первые эксперименты по изучению роли нервной системы в регуляции процессов проницаемости.

ИЗУЧЕНИЕ ПУТЕЙ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЯЙЦА И ЛИЧИНКИ ГЕЛЬМИНТОВ БИОФИЗИЧЕСКИМИ МЕТОДАМИ

С 1956 г. лаборатория приступила к изучению действия ионизирующей радиации на эмбриональное и постэмбриональное развитие гельминтов. Проводились исследования совместно с Институтом биофизики АН СССР (проф. Я. Л. Шехтман), а первые два года — и с Институтом медицинской паразитологии и гельминтологии Минздрава СССР (ныне Институт медицинской паразитологии и тропических болезней им. Е. И. Марциновского). От этого Института в исследованиях принимала участие проф. З. Г. Василькова.

Исследования по изучению действия ионизирующих излучений на нематод в Лаборатории сначала проводились на личинках трихинелл,

а затем — на яйцах гельминтов разных систематических групп. К настоящему времени в основном изучена радиочувствительность яиц аскаридат *(Ascaris suum, A. lumbricoides, Ascaridia galli, Parascaris equorum)*, трихоцефалят *(Trichocephalus muris)*, стронгилят *(Syngamus skrjabinomorpha)* и оксират *(Heterakis gallinae)*.

ИЗУЧЕНИЕ РАДИОЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ЯИЦ НЕМАТОД

Для исследований были выбраны виды гельминтов, на которых можно в лабораторных условиях проводить наблюдения за действием ионизирующей радиации не только на последующее эмбриональное развитие во внешней среде, но и на постэмбриональное развитие в организме хозяина.

В качестве критериев радиочувствительности учитываются: снижение процента яиц, развивающихся до инвазионной стадии после облучения, замедление в развитии, снижение миграционной способности личинок, развивающихся в облученных яйцах, действие на постэмбриональное развитие паразитов (наблюдения за развитием аскаридий у цыплят и власоглавов у мышей).

Проведенные исследования на настоящем этапе могут быть суммированы следующим образом.

1. Процент погибающих яиц повышается в зависимости от увеличения дозы радиации. После облучения яиц аскарид и аскаридий (на стадии одного бластомера) дозами 40—50 тыс. рентгенов, как правило, лишь единичные достигают инвазионной стадии.

2. Радиочувствительность яиц гельминтов (аскарид, аскаридий и других изменяется в зависимости от стадии эмбриогенеза, на которой производится облучение. Наиболее чувствительны к облучению яйца нематод на стадии морулы, бластулы и ранней гаструлы.

3. Способность к миграции у личинок аскарид, развившихся в облученных яйцах, ослаблена. Наиболее ослабленными оказываются личинки, развившиеся в яйцах, облученных на стадии морулы и бластулы.

4. Облучение яиц влияет на постэмбриональное развитие нематод и в организме дефинитивного хозяина. Процент нематод, развивающихся до половозрелого состояния, уменьшается. Соотношение между числом самцов и самок (аскариды, аскаридии) изменяется в сторону увеличения процента самок (работы проводились в 1958—1963 гг. Шихобаловой, Парушкиной, частично вместе с Васильковой и Шехтман).

Нейфах, Расс (1961) наблюдали первые фазы развития в яйцах свиной аскариды, облученных дозами 150 000—200 000. Аналогичные данные были получены Волынской на яйцах лошадиной аскариды.

ИЗУЧЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ НА ЛИЧИНКИ ТРИХИНЕЛЛ

Результаты исследований по изучению радиочувствительности личинок трихинелл могут быть суммированы следующим образом.

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

С увеличением дозы ионизирующей радиации (в пределах 2000—5000 р) снижается число самок, развивающихся до половозрелого состояния, уменьшается процент самок, содержащих сформированных эмбрионов (увеличивается процент стерильных), и уменьшается среднее число эмбрионов на одну самку. Сокращается также период, в течение которого самки выделяют личинки.

В итоге, с увеличением дозы облучения личинок, вводимых при заражении мышей, уменьшается число мышечных трихинелл. В мышцах животных, получающих личинки, облученные дозой 5000 р, оказывается лишь небольшое число личинок, а у животных, получающих личинки, облученные большей дозой (7000—9000 р), мышечных трихинелл практически вовсе не обнаруживается (в некоторых случаях единичные личинки).

У экспериментальных животных в результате инвазии личинками трихинелл, подвергнутых облучению стерилизующей дозой (по данным указанных авторов — 5000 р), может развиваться явление кишечного трихинеллеза без последующего мышечного.

Результаты указанных исследований послужат необходимым материалом при решении вопроса о возможности и целесообразности использования радиоактивных излучений для дегельминтизации мясных продуктов, пораженных личинками гельминтов, а также и объектов внешней среды, загрязненных яйцами гельминтов.

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

Ученые лаборатории полагают, что в дальнейшем работы по изучению действия ионизирующей радиации на яйца и личинки гельминтов должны быть продолжены и расширены.

В свете этой задачи следует изучить действие ядерных излучений на личинок цестод (цистицерки, эхинококки, ценурусы), а также на личинок некоторых трематод.

Естественно, что для проведения экспериментальных исследований по изучению действия ионизирующей радиации на цистицерков (бычьего и свиного цепней) нужны лабораторные модели.

Мы полагаем, что одной из моделей мог бы служить *Taenia taeniaformis*, личиночная стадия которого — *Cysticercus fasciolaris* — паразитирует у мышей, а взрослая — у кошек. Другой моделью могли бы быть цестоды *Taenia pisiformis*. Ряд экспериментов можно провести и на гименолепидидах грызунов (*Hymenolepis fraterna, H. diminuta*), а также на лабораторных животных (крысы, хомяки), инвазированных эхинококком и альвеококком. Следует подыскать лабораторные модели и для изучения действия ионизирующей радиации на развитие других цестод (лентец широкий) и некоторых трематод (описторхисы), заражение которыми происходит через рыбу.

ИЗУЧЕНИЕ ИММУНИТЕТА ПРИ ГЕЛЬМИНТОЗАХ

Изучение иммунитета при гельминтозах начато в Лаборатории с 1947 г. проф. Н. П. Шихобаловой. Изучался естественный и приобретенный иммунитет при следующих гельминтозах: триходефалезе и трихинеллезе (на лабораторных животных), аскаридиозе, сингамозе и гетеракидозе (на цыплятах).

В процессе изучения течения инвазии при интенсивном и слабом заражении экспериментальных животных было выявлено влияние массивности заражения на формирование популяции гельминтов и течение инвазионного процесса. Чем массивнее первичная инвазия, тем меньший процент гельминтов достигает половозрелого состояния, тем медленнее происходит их развитие, меньше их средний размер и короче средний срок жизни. Чем больше самок гельминтов одновременно развивается в организме хозяина, тем меньше среднее число яиц, откладываемых одной самкой (овуляторная функция самок понижена). Подавленное состояние гельминтов в основном вызывается формирующимся в организме хозяина иммунитетом.

Первичная инвазия вызывает формирование более или менее резко выраженного приобретенного иммунитета, проявляющегося особенно резко при суперинвазии и слабее — при реинвазии. Напряженность приобретенного иммунитета зависит от интенсивности первичного заражения, а также от физиологического состояния как хозяина, так и паразита.

Установлена возрастная резистентность при заражении цыплят аскаридиями и сингамусами. На примере двух видов сингамусов (*Syngamus trachea* и *S. skrjabinomorpha*) показаны явления специфичности приобретенного иммунитета. В результате первичного заражения *S. skrjabinomorpha* у цыплят развивается приобретенный иммунитет, который оказывается резко выраженным при вторичном заражении тем же видом сингамусов и слабо выраженным при заражениях их *S. trachea*. В процессе изучения иммунитета были отмечены интересные явления возможной гибридизации у нематод при инвазии смешанной культурой яиц обоих видов. У цыплят в отдельных случаях обнаружены пары сингамусов, в которых самки были одного вида, а самцы — другого. Однако это лишь отдельные пары среди большого количества паразитов, спарившихся в соответствии с их видовой принадлежностью.

В организме иммунного хозяина, как известно, вырабатываются антитела. Преципитины были найдены в виде микропреципитатов на личинках трихинелл, аскаридий, сингамусов, помещенных в соответствующую антисыворотку. При трихинеллезе экспериментальных животных была подтверждена возможность их искусственной иммунизации антигенами, приготовленными из личиночных форм трихинелл.

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

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

После некоторого перерыва в Лаборатории возобновилось изучение роли витаминов в течении инвазионного процесса при аскаридиозе и роли витамина А в формировании иммунитета. В настоящее время эти исследования проводятся З. К. Леутской, о чем подробнее указано в разделе, посвященном биохимическим исследованиям.

Одновременно начаты исследования по изучению роли витамина D в течении инвазионного процесса при гельминтозах и формировании приобретенного иммунитета (проф. В. М. Вадимов).

Лаборатория с 1963 г. включила в план своих исследований новый вопрос — изучение возможностей активной иммунизации животных личинками нематод, инактивированными действием ионизирующей радиации. Опыты начаты с изучения возможностей иммунизации цыплят облученными личинками аскаридий (Шихобалова, Паружинская).

Шихобаловой произведен анализ литературного (советского и иностранного) и собственного материала по проблеме иммунитета при гельминтозах. В 1947 г. этот материал как отдельная глава был включен в докторскую диссертацию Шихобаловой «Триходефалез. Эпидемиология и иммунитет», а в 1950 г. ею была опубликована книга «Вопросы иммунитета при гельминтозах».

Шихобалова совместно со старшим научным сотрудником Института медицинской паразитологии и паразитарных болезней им. Е. И. Марциновского Е. С. Лейкиной в 1960 г. проанализировала роль иммунитета в эпидемиологии аскаридоза и опубликовала соответствующую статью. В мае 1963 г. те же авторы выступили с докладом на совещании по генезису иммунитета при гельминтозах, организованном ВАСХНИЛ.

В докладе были освещены основные проблемы иммунитета при гельминтозах. Основное внимание авторы обращали на необходимость при изучении вопросов формирования эпидемического (эпизоотического) процесса при гельминтозах учитывать факторы иммунитета. Ряд эпидемиологических показателей может значительно изменяться в зависимости от иммунологического состояния населения.

К числу таких показателей относятся риск заражения в очагах, уровень пораженности, скорость оборота инвазии и др. Касаясь вопросов иммунодиагностики, авторы указывают на возможность использования иммунологических реакций при изучении некоторых вопросов эпидемиологии (эпизоотологии) гельминтозов.

Несомненно, что вопросы иммунитета должны изучаться и в дальнейшем. Особого внимания заслуживают следующие вопросы: 1) углубленные теоретические и экспериментальные исследования по расшифровке природы и механизма иммунитета при гельминтозах; 2) изучение процесса формирования иммунитета при гельминтозах на основе изучения сывороточных антител (с использованием методов электрофореза), биохимических основ реакции антиген-антител и морфологической структуры иммунитета; 3) изучение антигенной структуры гельминтов и выделение наиболее активных антигенов как из тканей, так и из продуктов обмена гельминтов, находящихся на разных стадиях развития; необходимы работы и по культивированию гельминтов in vitro в целях получения продуктов обмена личинок и взрослых паразитов; 4) разработка методов иммунодиагностики и вакцинопрофилактики, при этом должно быть обращено внимание на изучение возможностей вакцинации животных личинками, ослабленными воздействием различных факторов; 5) изучение путей повышения врожденной и приобретенной резистентности к заражению гельминтами.

ИЗУЧЕНИЕ НЕМАТОД НАСЕКОМЫХ

Большой интерес представляет малоизученная группа нематод, специфичных только для насекомых и не связанных в своей биологии с позвоночными животными.

В литературе есть указания о снижении плодовитости и паразитарной кастрации, а также гибели насекомых-вредителей, вызванной паразитированием различных нематод.

Между тем, изучению нематод насекомых уделялось сравнительно мало внимания.

Большая заслуга в изучении гельминтов насекомых из семейства мермитид и популяризации энтомогельминтологии принадлежит П. А. Положенцеву (Воронежский лесотехнический институт) и его ученикам.

Многое сделано по освоению фауны и биологии волосатиков Е. С. Кирьяновой (ВИЗФ).

Большая работа по регистрации и обобщению литературных данных проведена в Гельминтологической лаборатории по оксиуратам (К. И. Скрябин и Н. П. Шихобалова, 1951; К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Е. А. Лагодовская, 1950 и 1961), рабдитидам и тиленхидам (А. А. Парамонов и А. А. Соболев, 1954).

В 1957 г. аспиранту лаборатории С. Л. Лазаревской была предложена тема по изучению фауны нематод, связанных с насекомыми-вредителями сосны Бузулукского бора. В основу работы было положено изучение обитателей одного биотопа — ствола сосны. Объектом изучения были представители различных систематических групп насекомых — короеды, усачи, златки, долгоносики, а также все многообразное население личиночных ходов насекомых-вредителей: хищные жуки (личинки и имаго), личинки хищных мух и паразитических перепончатокрылых, различные клещи.

Исследования выявили значительную очервленность насекомых-вредителей. 20 из 25 обследованных видов насекомых оказались инвазированными. Экстенсивность заражения по определенным видам хозяев колебалась от 13 до 80%. Интенсивность заражения достигала в отдельных случаях 2—3 тыс. нематод в одном насекомом. По-видимому, в ходах насекомых под корой создаются благоприятные условия для развития нематод (незначительные колебания температуры, относительно постоянная влажность).

Иную картину показало вскрытие подкорных клопов (*Aradus cinnamomaeus*), развитие которых происходит на поверхности ствола сосны, открытой солнцу и ветрам. У 80 вскрытых экземпляров не было обнаружено ни одной нематоды; возможно, что эти насекомые вообще не заражены нематодами.

Изучение собранного материала выявило богатую фауну (около 40 видов) нематод из отрядов *Rhabditida* и *Tylenchida*. Восемь видов описаны как новые для науки (см. выше), а подавляющее большинство остальных видов впервые регистрируется в Советском Союзе.

При сборе материала в динамике были получены интересные данные по биологии нематод, в частности, по их развитию. Установлены факты паразитических отношений с насекомыми для нематод, считавшихся ранее сапробионтами (*Panagrolaimus spondyli, Parasitorhabditis proximi*). Выявлены случаи необычной локализации нематод. В пределах родов *Panagrolaimus* и *Parasitorhabditis* прослежены пути становления паразитизма.

Так, изучение биологии нематод рода *Panagrolaimus* показало, что его виды образуют ряд последовательных ступеней от сапробиотических форм к паразитическим.

Проделана большая работа по пересмотру системы семейства *Rhabditidae*, в результате которой выделено новое подсемейство — *Parasitorhabditinae* Lasarevskaja, 1963, представленное обитателями ходов короедов, долгоносиков, усачей и златок.

Задачи, стоящие перед энтомогельминтологией, широки и многообразны. Это — изучение фауны нематод вредных и полезных насекомых и критический анализ существующих классификаций; анализ воздействия нематод на хозяина и выявление нематод, наиболее патогенных для насекомых-вредителей; изучение биологии нематод насекомых и овладение методами их культивирования и использования в биологической борьбе с вредными насекомыми.

Изучение нематод насекомых представляет также большой теоретический интерес, так как дает ключ к выяснению вопроса о путях становления паразитизма и ряда вопросов филогенетического порядка. Особенно интересны в этом отношении рабдитиды — представители отряда, в котором таятся истоки всего подкласса *Secernentea*.

В настоящее время в лаборатории продолжается работа по изучению фауны нематод — вредителей леса — и выявлению видов, патогенных для насекомых. Следует выяснить вопрос о влиянии нематод на популяцию насекомых. Помимо наблюдений в природе, будут поставлены эксперименты в лабораторных условиях. Предполагается провести также гистологическое изучение тканей и органов насекомых, зараженных нематодами.

Наряду с этим серьезное внимание будет уделяться изучению онтогенезов и морфологии энтомонематод и упорядочению системы этой малоизученной группы животных.

РАБОТЫ ГЕЛАН ПО ПРОБЛЕМАМ ФИТОГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

В апреле 1952 г. в Гельминтологическую лабораторию был приглашен профессор доктор биологических наук А. А. Парамонов.

Парамонов считал необходимым развивать экологическое направление в изучении фитонематод. Экологические аспекты были им внесены как в изучение фауны гельминтов растений, так и в работу по изучению их таксономии, морфологии и жизненных функций. Парамонов пришел с уже сложившимися общими концепциями, поэтому первым шагом его деятельности в нашей лаборатории была разработка рабочей схемы, отображающей принципы экологического группирования фитонематод. Это теоретическое исследование легло в основу развития фитогельминтологической тематики ГЕЛАН. Поэтому на нем необходимо остановиться.

Работы И. Н. Филипьева, Е. С. Кирьяновой и А. Т. Тулаганова показали, что органы растений заселяются многообразными нематодами, в числе которых не только типичные фитогельминты — представители отряда *Tylenchida*, но и многочисленные другие группы фитонематод. Естественно, возник вопрос, следует ли изучать только типичных фитогельминтов или все другие группы нематод, оккупирующих органы растений.

Парамонов внес в фитогельминтологию свой опыт в области изучения проблем общей биологии, эволюционной теории и экологии. Он пришел к выводу, что, поскольку нематодное население растений образует динамически развивающийся биоценоз, в котором принимают участие также и другие группы организмов, в частности бактерии и грибы, необходимо полное изучение нематологической фауны растений. Вместе с тем совершенно ясно, что различные группы фитонематод, заселяющих ткани растений, играют в них различную роль и далеко неравнозначно воздействуют

на растение. Отсюда возникла мысль о необходимости группирования фитонематод по формам их отношений к растению.

Этот принцип и был положен в основу первой работы Парамонова, опубликованной в Трудах ГЕЛАН: «Опыт экологической характеристики фитонематод» (Парамонов, 1952).

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

Все эти нематоды были названы фитонематодами. Этот термин применяется, согласно определению Парамонова, к нематодам, происшедшим за счет почвенных представителей этого класса и связанным экологически и жизненными циклами с вегетирующим растением; эти связи факультативны или облигатны; фитонематоды прямо или косвенно используют живые органы растений как источники своего питания, а часто и как среду размножения и обитания; овладев растением, фитонематоды неизбежно изменяют эту среду своей жизни и в этой связи вредят растению либо в качестве паразитов (фитогельминтов), либо как сапробионты.

Это общее определение термина «фитонематоды» подчеркивает, что они многообразны и что формы их связей с растением неоднородны. Анализ форм этих взаимосвязей с растением позволил выделить несколько групп фитонематод: 1) пара-ризобионты — почвенные формы — источник исторического развития фитонематод; 2) эусапробионты, или типичные сапробиотические нематоды, связанные с очагами сапробиотического распада растительных тканей; 3) атипичные сапробионты, или девисапробионты, воздействующие на растительную ткань на определенных фазах ее сапробиотического распада, но вместе с тем способные существовать и питаться в нормально функционирующих растительных тканях; 4) фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта, не антагонизирующие с сапробиосом; 5) фитогельминты специфичного патогенного эффекта — антагонисты сапробиоса, независимо проникающие в растительную ткань и соответственно способные независимо паразитировать в ней, возбуждая особые, специфические нематодные болезни растений — фитогельминтозы.

Парамонов исходит из того, что все эти группы фитонематод биоценологически связаны с растением и что каждая из них играет конкретную роль на различных фазах болезней растений и в их последствиях.

Кроме того, входя в состав биоценологических комплексов, эти группы нематод, очевидно, характеризуются подлежащими изучению формами взаимных связей. Следовательно, все они становятся объектами фитогельминтологии и, естественно, должны быть многосторонне изучены.

Эти идеи легли в основу всей последующей работы ГЕЛАН в области фитогельминтологии и имеют большое значение в развитии различных направлений фитогельминтологических исследований, определив вместе с тем и основные задачи подготовки кадров фитогельминтологов ГЕЛАН, а позднее — и ряда других учреждений.

Основные кадры фитогельминтов ГЕЛАН были созданы в течение 50-х годов путем подготовки через аспирантуру лаборатории.

Тематика работ аспирантов целиком была основана на идеях, положенных в основу упомянутой работы, посвященной изучению экологического группирования фитонематод. Необходимо было углубить работу по таксономии и фаунистике фитонематод, их морфологии, экологии, физиологии и биохимии с тем, чтобы создать конкретные пути к разработке научно-обоснованных методов борьбы с фитогельминтами.

Надо было выяснить, как протекает развитие фауны фитонематод в растительных тканях, установить природу физиологического и биохимического воздействия фитогельминтов на растение, наметить пути к терапии растений против фитогельминтозов; углубить вопросы, связанные с познанием роли отдельных экологических групп фитонематод в развитии нематодных болезней. Привлекали внимание и вопросы происхождения фитогельминтов. Все эти вопросы возникли на почве общих представлений об экологическом группировании фитонематод и сыграли определенную роль в работе по подготовке кадров фитогельминтологов Лаборатории.

Фаунистические исследования были подчинены идее, согласно которой нематодное население растений должно изучаться в его развитии на протяжении всей вегетации. Предполагалось, что изучение фауны фитонематод культурных растений в развитии позволит установить конкретные закономерности динамики фауны; при этом предполагалось, что если прослеживание динамики фауны фитонематод будет сопровождаться параллельной регистрацией изменений биотических и абиотических условий вегетации растений, то сопоставление этих условий с процессами динамики фауны позволит накопить некоторые данные о факторах динамики, т. е. создать условия для выяснения элементов теории прогнозов численности фитонематод. Вместе с тем изучение фауны в динамике позволяло ближе подойти к вопросам экологии отдельных видов фитонематод, поскольку они прослеживаются на протяжении всей вегетации.

Эти идеи и легли в основу фаунистических исследований. Первой работой, выполненной в указанных аспектах, была диссертационная работа И. А. Барановской (1959), посвященная изучению динамики фауны фитонематод культурных злаков Московской области. Растения собирались на конкретном поле каждые 10 дней на протяжении всей вегетации. Были сконструированы регистрационные таблицы динамики фауны, позволившие прослеживать по срокам сборов динамику всего комплекса встреченных фитонематод (синдинамика) и параллельно динамику численности отдельных видов (аутдинамика).

Исследования проводились вблизи метеорологических станций, что давало возможность сопоставлять син- и аутдинамику фауны фитонематод с текущими метеорологическими условиями и соответственно — со сроками и фазами развития растений.

Этот тип фаунистических исследований оказался в высшей степени интересным. Он позволил значительно полнее выявить видовой состав фитонематод исследуемых культур.

Подобные результаты получены и другими исследователями. Так, П. С. Крылов изучил этим методом фауну картофеля Московской области, И. М. Судакова — фауну однолетних и многолетних луков. Этим же методом под общим руководством А. А. Парамонова фауну нематод сельскохозяйственных культур изучали и другие аспиранты: И. Я. Элпава (Грузинская ССР), Г. О. Якович (Латвийская ССР), З. Балбаева, К. Нугманова, Д. Куаншалиева (Казахская ССР), Ю. Шлепетене, З. Скоудите (Литовская ССР).

Исследования позволили установить, что на закономерности динамики фауны нематод влияют: 1) фазы развития растений; 2) вид и сорт растения; 3) состав и гидролитический режим почвы; 4) микозные заболевания растений; 5) количество осадков и температура; 6) вертикальное распределение культур; 7) агротехника. Такое направление фаунистических исследований позволит в результате дальнейшей и более глубокой

его разработки приблизить фаунистику к задачам практики. Поэтому едва ли можно сомневаться в том, что желательно развитие описанного метода фаунистической работы.

Так, И. Я. Элиава показал, что изучение динамики фауны фитонематод тепличных огурцов, пораженных галловой нематодой, позволяет сконструировать общую картину развития галлового нематодоза (мелойдогиноза). Оказалось, что мелойдогиноз закономерно осложняется участием других экологических групп фитонематод, участвующих в процессах разрушения корневой системы растений.

Исследования по динамике фауны привели к мысли, что изучение закономерностей динамики патогенных фитогельминтов может сыграть известную роль в планировании мероприятий по борьбе с ними в ходе самой вегетации. Эта идея привлекла внимание молодых фитогельминтологов, работающих в ГЕЛАН. Поэтому подготовка кадров шла по линии подготовки специалистов как в области фаунистики, так и специалистов, которые могли бы заняться исследованием вопросов борьбы с фитогельминтозами.

В современной фитогельминтологии борьба с фитогельминтами ведется преимущественно в межвегетационные периоды, поскольку большинство наиболее эффективных нематодных препаратов, летально воздействующих на паразитов, в то же время убивает растение.

Если откроется возможность воздействовать на фитогельминтов в ходе самой вегетации, то возникает возможность «двойного удара»: в течение вегетации в растениях и после нее в почве. Эффект, вероятно, оказался бы большим.

Так, изучение динамики фауны стало элементом комплекса исследований по борьбе с фитогельминтами. Если известны факторы спада численности фитонематод, то нанесение им удара в период, когда их численность падает, может дать большой девастирующий эффект. Но для этого надо было найти вещества, которые могли бы подавить фитонематод, не убивая растения. Отсюда родилось второе направление исследований. Оно было связано с выработкой понятия о нематостатических веществах терапевтического действия и, в частности, аналогичных бактериостатическим, подавляющим потенцию размножения фитогельминтов. В литературе есть некоторые указания на возможности использования химпрепаратов этого типа. В исследовании этого вопроса работы велись в двух основных вариантах — in vivo и in vitro. В частности, Е. С. Турлыгиной было показано, что аммиачная селитра оказывает угнетающее действие на половую функцию галловых нематод. Исследования по цитологии яичников этих нематод с очевидностью показали, что число овогониев у фитонематод, обработанных растворами аммиачной селитры, снижается. Обработка растворами аммиачной селитры прикорневой почвы тепличных огурцов, пораженных галловой нематодой, угнетающе действует на половую продукцию этих паразитов, и количество яиц в матках резко снижается. Аналогичные данные были получены в результате воздействия на нематод некоторыми другими «нематостатическими» веществами. Эти вопросы еще далеко не решены, но Е. С. Турлыгина продолжает работу.

Параллельно с описанными работами возникла необходимость изучения реакций растений на фитогельминтов. С одной стороны, представлялось существенно важным выяснить, какова физиология растений, пораженных фитогельминтозами. С другой стороны, больное растение было использовано как «зеркало», позволяющее видеть механизм вредоносного действия фитогельминтов на растения. Эти вопросы решались двумя фитогельминтологами — Е. С. Турлыгиной, изучавшей физиологию больного растения и С. Г. Мюге, который занимался выяснением физиологии питания фитогельминтов. Мюге оказался одним из пионеров в этой области исследований. Он показал, что фитогельминты выделяют ферменты типа амилазы, пектиназы и другие, обеспечивающие питание фитогельминтам за счет гидролиза углеводов, расщепления белков, растворения пектиновых межуточных оболочек растительных клеток и т. д.

В ходе этих исследований Мюге увлекла мысль о необходимости выяснения форм взаимодействий фитогельминта и оккупированного им растения. Оказалось, что растение обладает системами и механизмами, ингибирующими эктоферментативную деятельность фитонематод. Отсюда родилось другое направление в исследованиях, посвященных проблеме терапии растений. Наконец следует отметить, что в качестве ингибиторов жизнедеятельности фитогельминтов использовались ультрафиолетовые лучи и были получены положительные результаты, показавшие вероятность угнетающего действия УФ на галловых нематод (эти исследования еще не завершены).

Фитогельминтологические исследования были направлены также на изучение проблем исторического развития фитонематод в целом и фитогельминтов в частности. Исследования проводил проф. А. А. Парамонов, посвятивший им ряд работ (1956—1962 гг.). Изучению вопросов филогении было придано при этом специфическое эколого-морфологическое направление. Морфологические признаки фитонематод изучаются с точки зрения их адаптивного значения.

В основу была положена установленная Дарвином мысль, что эволюция носит конкретный адаптивный характер. Поэтому исследование направлений развития конкретных адаптаций становится важным фактором изучения филогении. В ходе этих исследований была сделана попытка анализа вопроса о происхождении фитогельминтов, т. е. форм отряда *Tylenchida*. На основе литературных и собственных данных установлено, что для ряда групп тиленхид характерно питание мицелием грибов. Тот факт, что фитогельминты высасывают содержимое гифов, в настоящее время широко используется для культивирования фитогельминтов в искусственных средах. Наблюдения за питанием фитогельминтов за счет мицелия грибов показали, что связи между нематодами и грибами не случайны и что, напротив, они исторически обусловлены.

Парамонов пришел к выводу, что исторические связи между нематодами и грибами должны рассматриваться как русло, по которому осуществлялось развитие фитопаразитизма нематод. Он собрал материал, показавший, что наиболее высокий удельный вес «микофагии» характерен для форм надсемейства *Aphelenchoidea*. В пределах этого надсемейства есть значительное число видов, для которых питание мицелием — один из основных признаков их экологии. Эту группу Парамонов предложил называть группой эктопаразитических микогельминтов. Он считает, что эта «микогельминтозная» историческая фаза была первым шагом к овладению растением. В дальнейшем, на заре развития тиленхид, вслед за проникновением сапрофитных грибов в ткани растений сюда же проникли древние эктопаразитические микогельминты, перешедшие в ходе дальнейшего филогенеза к новой форме существования — фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта, существующих, так же, как и эктопаразитические микогельминты, в среде современных тиленхид. В недрах этой группы вырабатывается группа фитогельминтов специфичного патогенного эффекта.

Согласно воззрениям Парамонова, развитие этой группы было достигнуто тогда, когда эктоферментативная деятельность фитогельминтов достигла уровня, адекватного уровню эктоферментативной активности бактерий и грибов. И если фитогельминты неспецифичного патогенного эф-

фекта нуждаются в эктоферментативной деятельности грибов или бактерий, то фитогельминты специфичного патогенного эффекта становятся формами, не зависимыми от названной группы растений и бактерий. Отсюда и возникают их антагонизм с названными группами организмов и специфичность их воздействия на растительные ткани.

Формирование этой теории привело ее автора к установлению известных корреляций между специфично-патогенной или неспецифично-патогенной природой фитогельминтов, с одной стороны, и их морфологией — с другой. Удалось установить, что в пределах надсемейства *Aphelenchoidea* такие корреляции действительно существуют.

Оказалось, что определенное значение имеют форма и уровни развития стилета, величина индекса длины и ширины тела, форма и размеры хвоста. Эти данные могут быть использованы в карантинной работе как метод ориентировочного определения форм вредоносности соответствующих нематод.

В настоящее время все описанные выше формы исследований в области фитогельминтологии слились в синтез, в котором фаунистика, экологическая морфология, филогения, исследования по физиологии и биохимии фитогельминтов образуют естественный и внутренне связанный комплекс. Этот комплекс может рассматриваться как основа будущего развития работы.

Главной чертой работ фитогельминтологической группы ГЕЛАН, ныне объединенной в фитогельминтологическом кабинете, следует считать стремление, по возможности, во всех перечисленных выше вопросах искать причины явлений. Не случайно поэтому в настоящее время по всем описанным направлениям продолжается работа, в которую вовлекаются новые молодые кадры.

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

Фитогельминтологический кабинет ведет работу по подготовке кадров фитогельминтологов для других учреждений и, прежде всего, для соответствующих институтов и лабораторий республиканских академий наук. Работой по подготовке кадров фитогельминтологов фитогельминтологический кабинет ГЕЛАН связан с Казахской АН, Литовской АН, Латвийской АН, с отдельными институтами другого профиля и других ведомств.

Таким образом, фитогельминтологический кабинет ГЕЛАН за короткое время (1952—1963 гг.) достиг такого уровня развития, который позволяет рассчитывать на дальнейший прогресс в деле разработки обоснованной и разносторонней теории борьбы с фитогельминтами.

НАУЧНЫЕ СВЯЗИ С ЗАРУБЕЖНЫМИ СТРАНАМИ

Научные связи лаборатории со странами народной демократии осуществляются по следующим направлениям.

1. Выезды сотрудников гельминтологической лаборатории на съезды и конференции, а также по специальному приглашению для ознакомления с работами зарубежных учреждений и оказания консультативной помощи. В послевоенное время акад. К. И. Скрябин 27 раз выезжал за границу,

преимущественно в страны народной демократии. Во время своих командировок он выступал с докладами и лекциями, оказывал персональные консультации. В итоге, почти в каждой стране имеются специалисты-гельминтологи, которые считают себя его учениками. Среди них в Болгарской Народной Республике: член-корр. проф. К. Матов, возглавляющий гельминтологическую лабораторию Болгарской академии наук, Е. Димитрова, Д. Аврамова (научные сотрудники Болгарской АН), К. Бачев и др.; в Чехословацкой АН: член-корр. Я. Говорка и проф. Б. Рышавы; в Венгерской АН: д-р Т. Кобулей и многие другие специалисты, работающие в области гельминтологии в зарубежных странах.

Перечень ученых, которые считают себя учениками академика Скрябина, к настоящему времени может быть очень большим, и мы назвали только тех отдельных лиц, которым Скрябин оказывал консультации по их диссертационным работам.

Научные связи с зарубежными странами Скрябин осуществлял в течение многих лет, будучи руководителем делегаций деятелей советской культуры во время месячников дружбы СССР с рядом стран социалистического лагеря. В частности, в 1951 г. он возглавлял делегацию в Германскую Демократическую Республику, в 1952 г.— в Венгрию и Болгарию, а в 1963 г.— в Чехословакию. В этих странах Скрябин выступал с докладами и лекциями на собраниях Академий наук, в университетах, медицинских и ветеринарных институтах, в рабочих клубах и научных обществах, освещая состояние культуры и науки в СССР, а также популяризируя теоретические и практические достижения советской гельминтологии.

Помимо Скрябина, из числа сотрудников ГЕЛАН в страны народной демократии выезжали: Н. П. Шихобалова (Польша, Болгария, Югославия, Румыния); А. А. Спасский и А. В. Павлов (Чехословакия); К. М. Рыжиков (Чехословакия, Польша), Ю. К. Богоявленский, Т. А. Краснолобова, А. Х. Ахмеров, В. Е. Сударников, Е. М. Карманова (ГДР); Е. С. Турлыгина (Венгрия) и др.

В 1961 г. А. А. Спасский и В. Е. Сударников выезжали в Демократическую Республику Вьетнам, где совместно с местными работниками проводили гельминтофаунистическое обследование животных в экспедиционных условиях. В 1963 г. собранный материал подвергался камеральной разработке в ГЕЛАН.

2. Приезд в СССР и, в частности, в Гельминтологическую лабораторию специалистов из зарубежных стран имел различные целевые назначения:

1) ознакомление с направлением исследований в области гельминтологии в СССР и, в частности, в Гельминтологической лаборатории АН СССР и повышение квалификации в отдельных областях гельминтологии; с этой целью приезжали и работали в ГЕЛАН (больший или меньший срок) специалисты-гельминтологи из Польши, Чехословакии, ГДР, Болгарии, Венгрии, Югославии, Англии, Индии, Канады, ОАР;

2) зарубежные специалисты принимали участие в годичных съездах Всесоюзного общества гельминтологов при АН СССР, организуемых ВОГ совместно с гельминтологической лабораторией;

3) приезд иностранных специалистов на длительный срок для прохождения аспирантуры.

3. Участие в работе международных комиссий по борьбе с гельминтозами.

В 1959 г. на съезде паразитологов в Венгрии, по инициативе акад. К. И. Скрябина, было вынесено решение о проведении координиро-

ванных мероприятий (в социалистических странах) по борьбе с тремя гельминтозами:

1) трихинеллез людей и животных; ответственным за организацию Первого международного совещания по проблеме трихинеллеза был избран проф. З. Козар (Польша);

2) фасциолез сельскохозяйственных животных; ответственным за организацию Первого международного совещания был избран акад. А. Котлан (Венгрия);

3) эхинококкоз людей и животных; ответственным за созыв Первого международного совещания был избран акад. К. И. Скрябин.

В 1960 г. в Польше была проведена Первая международная конференция, посвященная проблеме трихинеллеза, в работе которой приняли участие представители АН СССР (академик К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова), а также член-корр. ВАСХНИЛ проф. И. В. Орлов. Конференцией утвержден Интернациональный комитет по борьбе с трихинеллезом. Почетным председателем Комитета единогласно был избран акад. К. И. Скрябин, ученым секретарем — проф. Козар (Польша).

Организационное совещание по вопросам эхинококкоза предполагается провести в 1964 г.

4. В 1957 г. на Первом паразитологическом съезде Чехословацкой академии наук в Праге К. И. Скрябин выступил с предложением организовать издание международного журнала «Helminthologia». Эта идея была принята съездом, который постановил: 1) просить академии наук Чехословакии, Венгрии, Польши, Болгарии, Румынии и СССР принять участие в организации этого журнала и выделить своих представителей в редакционную коллегию; 2) председателем редакционной коллегии журнала избрать акад. К. И. Скрябина; 3) просить Чехословацкую академию наук принять на себя издание первых двух томов этого журнала.

В 1959—1960 гг. Словацкой академией наук (Чехословакия) были изданы первые два тома журнала.

В 1961—1963 гг. журнал издавался в СССР, причем третий том был выпущен в 1961 г., а четвертый — в 1963. В редколлегию международного журнала «Helminthologia» от АН СССР входят проф. Н. П. Шихобалова (ГЕЛАН) и проф. В. С. Ершов (Всесоюзное общество гельминтологов при АН СССР).

Научные связи с капиталистическими странами в основном сводятся к обмену публикациями и к встречам с учеными на сессиях и конференциях.

В 1960 г. по заказу США в Израиле был переведен на английский язык третий том монографии «Основы нематодологии. Трихостронгилиды», опубликованной Лабораторией в 1954 г. (авторы: акад. К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Р. С. Шульц); переведен также первый том монографии «Основы цестодологии. Аноплоцефаляты — ленточные гельминты домашних и диких животных» (автор А. А. Спасский).

Как видно из изложенного, Гельминтологическая лаборатория, зародившись 20 лет назад в системе АН СССР, прошла за указанный период большой путь, позволивший ей охватить, расширить и углубить в своей работе ряд разнообразных теоретико-биологических направлений, тесно связанных с актуальными задачами народного хозяйства.

Отрадно констатировать тот факт, что по примеру ГЕЛАН аналогичные лаборатории функционируют в системе Академии наук большинства союзных республик, а также организованы и успешно развиваются на базе Академий наук ряда социалистических стран — Болгарии, Чехословакии, Польши и Венгрии.

Разрабатывая теоретические проблемы гельминтологии, указанные лаборатории работают не изолированно, а в дружном симбиозе и тесном контакте с медицинскими, ветеринарными и фитогельминтологическими научно-исследовательскими учреждениями, претворяя в жизнь великий ленинский принцип единства теории и практики.

Таким образом, следует признать, что опыт включения самостоятельной лаборатории гельминтологического профиля в биологические учреждения Академии наук СССР и некоторых социалистических стран себя полностью оправдал. Следует пожелать Академиям наук ряда других стран использовать наш опыт и ускорить разработку таких методов, которые позволили бы повысить темпы полного оздоровления человека, полезных животных и культурных растений от наиболее патогенных гельминтов.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

С. П. АЛЕКСАНДРЮК

РОЛЬ НЕКОТОРЫХ МЕДИАТОРОВ НЕРВНОГО ВОЗБУЖДЕНИЯ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ГЕЛЬМИНТОВ

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

До настоящего времени изучение механизма действия антигельминтиков носит в основном эмпирический характер, так как проводится без учета особенностей физиологии нервной системы паразитических червей и специфики нервно-мышечной передачи.

Один из наиболее важных вопросов современной физиологии и биохимии нервной системы — вопрос об участии химических агентов в осуществлении разных видов нервной активности (возбуждение, торможение, распространение и осуществление нервных процессов). Согласно общепринятой концепции, передача нервного возбуждения тесно связана с освобождением в пограничных структурах особых химических веществ, получивших название «передатчиков» (медиаторов) нервного возбуждения. По мнению Х. С. Коштоянца (1950), под химическим компонентом нервного возбуждения следует понимать не отдельные вещества, а энзимохимическую систему, лежащую в основе как образования, выделения в свободной форме и разрушения «медиаторов», так и включения их в цепь тех энзимохимических процессов возбуждаемой клетки, которые лежат в основе функциональной активности этой клетки.

Сравнительные исследования показали, что у различных животных в качестве «медиаторов» нервной системы могут выступать различные химические вещества. Так, «передатчиком» нервного возбуждения у сцифомедуз и актиний служит триптамин (Ross, 1957; Horridge, 1958); у моллюсков — ацетилхолин и серотонин (Welsh, 1954; Коштоянц, 1957); у аннелид — ацетилхолин, тирамин (Moore, Bradway, 1945), адреналин (Фан Тянь-ци, 1959) и гамма-аминомасляная кислота (Верещагин, Сытинский, 1960); у ракообразных — также гамма-аминомасляная кислота (Kuffler, Edwards, 1958) и серотонин (Welsh, 1957).

СИСТЕМА АЦЕТИЛХОЛИН-ХОЛИНЭСТЕРАЗА У ГЕЛЬМИНТОВ

Система ацетилхолин — холинэстераза обнаружена во всех классах животных, начиная с простейших (Bacq, 1935, 1937, 1941, 1947; Коштоянц, 1936; Welsh, 1938; Артемов, 1941; Bülbring, Lourie, Pardoe, 1949; Seaman, 1951).

Так как переход к паразитическому образу жизни привел к резкому изменению в организации и в локомоторных функциях гельминтов, изучение роли ацетилхолина в деятельности нервной системы этих животных представляет особый интерес.

ТРЕМАТОДЫ

...Присутствие в тканях трематод фермента, осуществляющего гидролитическое расщепление ацетилхолина, впервые было продемонстрировано Бакком и Ури (Bacq, Oury, 1937) и Пепуа де Команом и ван Гремберге-ном (Pennoit De Cooman, van Grembergen, 1942) на *Fasciola hepatica*. Авторы высказали предположение, что этим ферментом является холинэстераза.

Бюдинг (Bueding, 1952), используя метод Нахманзона и Ротенберга (Nachmansohn, Rothenberg, 1945), определил холинэстеразную активность в гомогенатах шистозом (*Schistosoma mansoni*) и сумел отделить истинную холинэстеразу, гидролизующую ацетилхолин, от псевдохолинэстеразы. Ацетилхолинэстераза шистозом оказалась подобной по свойствам ацетилхолинэстеразе других животных, а концентрация, в которой она присутствует в тканях гельминтов, была аналогична концентрации этого фермента в центральной нервной системе позвоночных животных. Все это позволило автору прийти к выводу, что ацетилхолин может играть важную физиологическую роль у этих паразитов. Свою гипотезу Бюдинг подкрепляет личным сообщением Нахманзона о том, что ткани шистозом содержат холинацетилазу — фермент, катализирующий синтез ацетилхолина из холина и ацетата в присутствии аденозинтрифосфата и коэнзима А.

Аналогичные опыты были проведены Чансом и Мансуром (Chance, Mansour, 1953) на *Fasciola hepatica*. Так как ткани фасциол гидролизуют ацетил-β-метилхолин, но не расщепляют бензоилхолина, можно предположить, что у этих животных имеется истинная холинэстераза.

Используя гистохимический метод Келле (Koelle, 1951) в модификации Гомори (Gomori, 1952), Пеплер (Pepler, 1958) сумел обнаружить истинную холинэстеразу у очень подвижных мирацидиев *Schistosoma mansoni*. Фермент оказался локализованным вблизи центра личинки, у места, соответствующего анатомически центральной нервной системе мирацидия (Porter, 1938). Пеплер, в отличие от Бюдинга, не нашел псевдохолинэстеразы в личинках этих трематод. Однако, возможно, концентрация ее была так мала, что не демонстрировалась гистохимически.

Значительную холинэстеразную активность в гомогенатах *Schistosoma japonicum* манометрическим методом Аммона (Ammon, 1933) нашли также Шен Май-линг, Ланг Ю-и, Тинг Кванг-шенг (Shen Mai-ling, Liang Yu-i, Ting Kuang-sheng, 1959). Причем оказалось, что гомогенаты, приготовленные из самцов шистозом, гидролизовали в час около 126 μг ацетилхолинбромида на 1 г сырого веса гельминта, тогда как гомогенат, приготовленный из самок, гидролизовал только 1/3 этого количества.

Обнаружив в тканях трематод значительные количества ацетилхолинэстеразы, Чанс и Мансур (Chance, Mansour, 1953) показали присутствие ацетилхолиноподобного вещества и синтез его также в томогенатах тканей *F. hepatica*.

Ацетилхолин в опытах авторов в концентрации 10^{-3}—10^{-4} г/мл вызывал сокращение мускулатуры гельминта с последующим расслаблением и прекращением нормальных ритмических движений. Через 10 мин. двигательная активность восстанавливалась.

Эзерин — ингибитор холинэстеразы — заметно угнетал двигательную активность и, как правило, резко повышал чувствительность к ацетилхолину и величину ацетилхолинового эффекта. В связи с тем, что характер ритмической активности и характер ответов на данные вещества у интактного червя и у червя, лишенного ганглиев, был одним и тем же, авторы приходят к выводу, что периферический нервно-мышечный аппарат

фасциол обладает присущим ему ритмом и что ацетилхолин и эзерин оказывают действие именно на этот аппарат.

Данные, полученные Чансом и Мансуром, свидетельствуют о возможном наличии у трематод холинэргического механизма передачи нервных влияний.

ЦЕСТОДЫ

Впервые Пенуа Де Коман (Pennoit De Cooman, 1940) сумел показать, что гомогенаты, приготовленные из сколексов *Echinococchus granulosus*, обладают заметной холинэстеразной активностью.

Несколько позднее Н. М. Артемов и Р. Н. Лурье (1941), исследуя гомогенаты тканей двух видов ленточных червей — *Taenia crassicolis* и *Dipylidium caninum* — нашли в них значительные количества холинэстеразы, причем у *T. crassicolis* ее оказалось несколько больше, чем у *D. caninum*.

Фермент, осуществляющий гидролиз ацетилхолина, был найден также у *T. pisiformis* и *Cysticercus pisiformis* (Pennoit de Cooman, van Grembergen, 1942).

Методы, используемые всеми этими исследователями, не являлись специфическими, доказывающими присутствие в тканях ацетилхолинэстеразы, так как многие энзимы, например липазы, хорошо расщепляют ацетилхолин. Пилкко (Pylkkö, 1956а) предпринял попытку более детально изучить свойства найденного фермента. Используя в этих целях метод Варбурга в модификации Аугустинссона (Augustinsson, 1944), Пилкко установил, что в гомогенатах тканей *Diphyllobothrium latum, T. saginata* содержится фермент, с большей скоростью расщепляющий ацетилхолин, ацетил-β-метилхолин и имеющий оптимум активности при низких концентрациях субстрата. Все это позволило автору считать данный фермент истинной холинэстеразой.

Помимо этого, Пилкко удалось обнаружить в тканях исследуемых червей холинэстеразу, расщепляющую бензоилхолин, но по свойствам своим несколько отличающуюся от псевдохолинэстеразы.

Предварительные опыты, проведенные нами на плероцеркоидах *Ligula intestinalis*, показали, что гомогенаты тканей этих червей обладают значительной холинэстеразной активностью.

Специфическая ацетилхолинэстераза была найдена также в гомогенатах сколекса эхинококковых пузырей — *Echinococcus granulosus* (Schwabe, Koussa, Acra, 1961).

Наличие у цестод ацетилхолинэстеразы позволило предположить, что в тканях этих гельминтов имеется и ацетилхолин. Действительно, Артемов и Лурье (1941) показали, что экстракты тканей *Taenia crassicolis* и *Dipylidium caninum* вызывают тоническое сокращение эзеринизированной спинной мышцы пиявки. Авторы заключили, что экстракты содержат ацетилхолин, причем, в 1 г ткани *T. crassicolis* имеется приблизительно 1—1,5 μг этого вещества, в 1 г ткани *D. caninum* 2—3 μг. В сколексах ленточных червей ацетилхолина в два — четыре раза больше, чем в стробиле. Эти данные подтверждают тот факт, что образование ацетилхолина действительно связано с деятельностью нервной системы. Исходя из того, что при стоянии в течение нескольких часов активность эзеринизированных экстрактов тканей *D. caninum* заметно возрастала, Артемов и Лурье смогли предположить, что у этих червей, как и у других животных, ацетилхолин присутствует как в свободной, так и в связанной форме.

Авторы специально подчеркивают, что ткани червей (и в первую очередь, вероятно, нервная ткань) способны синтезировать ацетилхолин, несмотря на своеобразие биохимических процессов, протекающих у этих животных. Сопоставляя результаты своих опытов с данными Бакка (Bacq, 1935) и Карайон-Жентиль и Готрелэ (Carayon-Gentil, Gautrelet, 1938), Артемов и Лурье пришли к выводу, что изменение организации и локомоторных функций ленточных червей не отразилось на их способности образовывать ацетилхолин и холинэстеразу. Напротив, содержание ацетилхолина у цестод в 2—3 раза больше, чем у кольчатых червей.

Аналогичные результаты были получены и Пилкко (Pylkkö, 1956б) в опытах на *Diphyllobothrium latum*. Содержание ацетилхолина у этого гельминта оказалось еще выше (от 4,0 до 12,0 μг/г сырого веса).

Основываясь на этих данных, парасимпатикомиметическое действие экстрактов высушенных стробил *Taeniarhynchus saginatus* и *Diphyllobothrium latum* на изолированное сердце (Павловский, Дунаева, 1936) можно, хотя бы частично, объяснить наличием в экстрактах ацетилхолина. К аналогичному выводу приходит Ф. Ф. Талызин (1949), установивший, что экстракты цепня невооруженного и лентеца широкого оказывают стимулирующее влияние на кишечник in vivo и in vitro, причем этот эффект резко усиливается в присутствии эзерина.

Подтверждением тому, что система ацетилхолин — холинэстераза, вероятно, играет важную физиологическую роль у цестод, служат опыты А. И. Кротова (1961), которому удалось показать, что ацетилхолин в концентрации 10^{-3} г/мл вызывает резкое укорочение члеников *Hydatigera taeniaeformis* и *Dipylidium caninum*, которое затем сменяется расслаблением и урежением ритма их сокращений.

НЕМАТОДЫ

Изучение возможной роли ацетилхолина как передатчика нервных влияний у нематод дало наиболее противоречивые результаты.

Впервые Бакк и Ури (Bacq, Oury, 1937) показали, что в стенке тела *Ascaris megalocephala* есть фермент, гидролизующий ацетилхолин. Авторы высказали предположение, что этот фермент — холинэстераза. Болдуин и Мейл (Baldwin, Moyle, 1949), исследуя реакции *Ascaris lumbricoides* из свиней, нашли, что ацетилхолин в концентрации 10^{-6} г/мл вызывает типичную стимуляцию нервно-мышечного препарата аскариды, быстро повышая тонус и соответственно снижая амплитуду сокращения. При концентрации 10^{-5}—10^{-3} г/мл увеличение тонуса так велико, что расслабления часто не происходит. Однако этот эффект обычно не отмывается и почти не изменяется при предварительной обработке эзерином. Все это позволило авторам предположить, что их препарат не содержит истинной холинэстеразы.

Болдуин и Мейл при регистрации двигательной активности кожно-мышечных полос аскарид добавляли к солевой среде хлористо-водородный тиамин в разведении 1 : 1000, вызывающий появление ритмических сокращений. В то же время, из литературы известно, что тиамин, попадая в живую клетку, подвергается там фосфорилированию с образованием кокарбоксилазы (тиаминпирофосфата) (Tauber, 1938; Ochoa, Peters, 1938; Westenbrink, Steyn-Parve, 1947). Этот коэнзим в свою очередь способствует ацетилированию холина (Ikuta Tasashi, 1953). Стимуляцией синтеза ацетилхолина Дейс (Dias, 1947) объясняет появление мышечных сокращений у собаки после аппликации тиамина к коре головного мозга. С другой стороны, в последние годы установлено, что тиамин оказывает специфическое угнетающее действие на холинэстеразу (De, 1955; Розенберг, 1958). Вследствие этого не является неожиданным факт, что Болдуин и Мейл не смогли обнаружить холинэстеразы в препаратах, находящихся в растворе тиамина.

Бюдинг (Bueding, 1952), исследуя биохимически гомогенаты многих паразитических червей, определил истинную холинэстеразу у нематоды *Litomosoides carinii* и в меньшем количестве — у *Ascaris lumbricoides* (из свиней). Наличие этого фермента в тканях гельминтов говорит, по мнению автора, о том, что ацетилхолин может играть определенную роль в физиологии нематод.

Аналогичные результаты были получены также и Мелланби (Mellanby, 1955), которая провела детальное исследование тканей: а) целых взрослых червей *L. carinii*, отдельно самок и самцов; б) «голов» свиных аскарид (*A. lumbricoides*), состоящих из передних 4 мм тела червя, которые включали в себя нервное кольцо с ганглиями; в) полоски дорсальной стенки тела самок аскарид, причем, полоски длиной около 5 см брались непосредственно кпереди от уровня половой поры и состояли из кутикулы, дорсальной мускулатуры и спинного нервного ствола; г) микрофилярий *Dirofilaria repens*.

Экстракты этих препаратов испытывались на дорсальной мышце пиявки по методу Фельдберга и Крейера (Feldberg, Krayer, 1933). Результаты опытов показали, что ткани паразитических нематод содержат небольшие количества ацетилхолиноподобного вещества, скорее всего ацетилхолина. «Голова» аскариды с включенными в нее нервным кольцом и ганглиями содержит почти в 15 раз больше ацетилхолина, чем препараты стенки тела. У самцов *L. carinii* этого вещества больше, чем у самок. Это объясняется тем, что самцы имеют пропорционально больше нервной ткани, чем самки. В связи с тем, что микрофилярии очень подвижны, по аналогии с трипанозомами (Bülbring, all., 1949), с шистозомами (Bueding, 1952), у них можно было ожидать наличия значительных количеств ацетилхолина. Опыты Мелланби подтвердили это предположение. Так, если в тканях из переднего конца аскарид, включающих нервное кольцо, содержится 0,39 μг/г ацетилхолина, то у микрофилярий его было найдено 2,4 μг на 1 г сырого веса ткани. Основываясь на этих данных и сопоставляя их с опытами Бюдинга, Мелланби предполагает, что ацетилхолин должен играть важную физиологическую роль в деятельности нервной системы нематод.

Об этом же говорят и результаты опытов, проведенных Кротовым (1957), показавшим, что ацетилхолин и прозерин действуют не только на чувствительные окончания целых аскарид, но и на кожно-мышечные полосы. При нанесении на губы или на хвостовой конец ацетилхолина в концентрации $1 \cdot 10^{-11}$ г/мл аскариды резко сокращались, ритмические движения их усиливались. Затем тетаническое сокращение сменялось расслаблением и временным прекращением движений. Аналогично влиял и прозерин в разведении выше $1 \cdot 10^{-9}$ г/мл. Низкие концентрации его ($1 \cdot 10^{-15}$ г/мл), как правило, повышали чувствительность к ацетилхолину и величину ацетилхолинового эффекта. Экстракты кожномышечного мешка аскарид после двухчасового пребывания в растворе прозерина ($1 \cdot 10^{-12}$ г/мл) вызывали сокращение спинной мышцы пиявки. Кроме того, при инкубации с ацетилхолином экстракты тканей инактивируют его. Все это позволило автору прийти к выводу, что в тканях аскарид имеются и ацетилхолин и холинэстераза.

Холинэстераза была также найдена гистохимически (Rohde, 1960) у ряда фитонематод: *Trichodorus christeei, Pratylenchus penetrans, Xiphinema americanum, Dorylaimus* sp., *Helicotylenchus nannus*. Наиболее окрашенными областями были различные участки нервной системы, включая нервное кольцо и ганглии, афмиды, фазмиды и сосочки на губах и поверхности тела.

Таким образом, различные авторы на различных объектах показали, что в тканях трематод, цестод и нематод содержится ацетилхолин, либо какое-

то ацетилхолиноподобное вещество; нервная ткань паразитических червей способна синтезировать ацетилхолин, подтверждением чему служит наличие в гомогенатах паразитов холинацетилазы — фермента, катализирующего синтез ацетилхолина; ткани гельминтов содержат истинную холинэстеразу, ответственную за гидролитическое расщепление ацетилхолина в животном организме; наконец, ткани паразитических червей чувствительны к малым дозам ацетилхолина. Все это говорит о том, что система ацетилхолин — холинэстераза играет важную физиологическую роль у гельминтов.

Однако было бы преждевременным на основе этих данных говорить об участии системы ацетилхолин-холинэстераза в нервно-мышечной передаче.

Подобный вывод может основываться лишь на фармакологическом анализе характера сокращения нервно-мышечного препарата гельминтов в ответ на непрямое и прямое раздражение.

АДРЕНАЛИНОПОДОБНЫЕ ВЕЩЕСТВА И ИХ РОЛЬ В ДЕЯТЕЛЬНОСТИ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ ГЕЛЬМИНТОВ

Вопрос о возможной роли адреналиноподобных веществ в деятельности нервной системы паразитических червей в литературе освещен очень слабо. Как уже было показано, система ацетилхолин-холинэстераза обнаруживается у представителей всех классов гельминтов. В системе адреналиноподобных веществ у различных групп животных имеется большая вариабильность. В разных классах обнаруживается одинаковая чувствительность к различным производным тирозина, триптофана и фенилаланина (Коштоянц, 1960).

У многих животных «медиатором» нервной системы может служить адреналин — дериват аминокислоты тирозина. Специальных опытов по изучению роли адреналина в деятельности нервной системы гельминтов не проводилось. Нет сведений и о присутствии в тканях паразитических червей адреналина и моноаминоксидазы — фермента, ответственного за окислительное дезаминирование адреналина, однако есть указания на то, что характер двигательной активности некоторых гельминтов изменяется под влиянием этого катехоламина. Так, Кротов (1961), испытывая действие ряда веществ на двигательную активность члеников цестод *Hydatigera taeniaeformis, Dipylidium caninum* паразитирующих у кошки, установил, что адреналин в разведении $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл несколько усиливал сокращения члеников, а в концентрации $1 \cdot 10^{-4}$ г/мл вел к контрактуре. Эфедрин — ингибитор моноаминоксидазы — оказывал сходное действие, усиливая эффект адреналина. Аналогичные результаты были получены автором и на свиной аскариде. Чувствительность к адреналину у этих животных была гораздо выше (пороговая концентрация — $1 \cdot 10^{-7}$ г/мл). Однако Чанс и Мансур (Chance, Mansour, 1953) показали, что адреналин и норадреналин не влияют на двигательную активность интактной *Fasciola hepatica* и фасциолы, лишенной ганглиев. Это противоречие в результатах может служить доказательством важных физиологических различий, существующих между нематодами, цестодами и трематодами. Но подобный вывод нуждается в дальнейших экспериментальных подтверждениях. Из литературы известно, что у некоторых беспозвоночных животных в качестве «медиатора» нервной системы может быть другое производное тирозина, а именно, тирамин. К сожалению, работ по изучению возможной физиологической роли этого вещества у гельминтов почти нет, за исключением сообщения Чанса и Мансура (1953), которые наблюдали определенное стимуляторное действие термина на двигательную активность *F. hepatica*

Рядом исследователей (Mansour, 1956, 1957, 1959; Chance, Mansour. 1949, 1953; Mansour, Lago, Hawkins, 1957) было установлено, что некоторые производные аминокислоты триптофана оказывают явный стимуляторный эффект на двигательную активность фасциол. Так, триптамин в концентрации $5 \cdot 10^{-4}$ г/мл резко усиливает ритмическую активность интактной печеночной двуустки и нервно-мышечного препарата, лишенного ганглиев. Аналогичное действие оказывал и 5-окситриптофан. Однако пороговая концентрация его — $4 \cdot 10^{-3}$ г/мл и эффект действия наблюдался лишь через 5—10 мин. (Mansour, 1957).

У многих животных в экстрактах различных тканей встречается серотонин (5-окситриптамин) — производное триптофана. В последнее время накопились данные, свидетельствующие о медиаторной роли серотонина у беспозвоночных (Florey, Florey, 1953; Welsh, 1954; Коштоянц 1957; и др.). Впервые Мансур (1956) отметил, что серотонин стимулирует ритмическую активность печеночной двуустки. Позднее Мансур, Лаж и Хавкинс, используя сенсибилизированную, атропинизированную матку крысы (Amin, Crawford, Gaddum, 1954), нашли серотонин в ацетоновых экстрактах тканей этих трематод. Концентрация его оказалась равной 0,06—0,07 μг на 1 г сырого веса.

Как указано выше, серотонин в организме образуется из триптофана, который превращается сначала в 5-окситриптофан, а затем путем декарбоксилирования — в 5-окситриптамин, т. е. в серотонин. Мансур, Лаж и Хавкинс инкубировали гомогенаты фасциол в присутствии 5-окситриптофана в течение часа. Оказалось, что содержание серотонина в реакционной смеси возросло в 100—300 раз. Это означает, что фасциол содержит систему, катализирующую биосинтез серотонина. Отсюда легко понять причину стимуляторного действия триптофана и 5-окситриптофана в опытах Мансура (1957).

Дэвисон (Davison, 1958), Плетчер и Гей (Pletscher, Gey, 1959) считают, что главным метаболитическим путем разрушения серотонина является окислительное дезаминирование его при помощи моноаминоксидазы. Доказано также, что моноаминоксидаза играет более важную роль в разрушении серотонина, чем в разрушении катехинаминов (Axelrod, 1959; Spector, Shore, Brodie, 1960 и др.). Исходя из этих данных, можно было ожидать, что торможение моноаминоксидазы приведет к накоплению серотонина и, тем самым, к появлению серотониноподобного эффекта. Опыты Мансура (1957) действительно показали, что эфедрин в концентрации $1 \cdot 10^{-3}$ г/мл стимулировал ритмические сокращения фасциол. Описанные эффекты одинаково хорошо проявлялись и на нервно-мышечном препарате и на интактном черве. Анализ этих данных позволяет прийти к выводу, что серотонин играет важную физиологическую роль у трематод.

Мансур (1957) исследовал влияние некоторых антагонистов серотонина и показал, что бромдериват лизерговой кислоты угнетал ритмические сокращения фасциол и снимал стимуляторный эффект серотонина. По мнению автора, это вещество занимает место серотонина на рецептивной субстанции и блокирует эффект действия эндогенно освобождающегося передатчика. В то же время такой общепризнанный антагонист серотонина, как диэтиламид лизерговой кислоты (LSD), начиная с концентрации $1 \cdot 10^{-7}$ г/мл, вызывал явное усиление ритмической активности, являясь у трематод синергистом серотонина.

Сравнивая характер ритмической активности интактных фасциол и фасциол, лишенных ганглиев (нервно-мышечный препарат), а также сопоставляя эффекты действия серотонина, его синергистов и антагонистов, Мансур (1957) приходит к заключению, что это вещество служит одним из передатчиков нервного возбуждения в периферических синапсах

(в частности, в нервно-мышечных синапсах) трематод. Однако этот вывод нельзя считать обоснованным без фармакологического анализа характера сокращений нервно-мышечного препарата в ответ на непрямую и прямую стимуляцию. Необходимо, кроме того, провести детальное изучение степени участия различных адреналиноподобных веществ в передаче нервных влияний у цестод и нематод.

Вопрос о роли различных веществ в передаче нервного возбуждения у гельминтов интересовал исследователей в основном с точки зрения проблемы эволюции функций нервной системы. В ряде работ (Pylkkö, 1956; Rohde, 1960; Кротов, 1961; Schwabe, Koussa, Acra, 1961) авторы пытались связать действие антигельминтиков с особенностями химизма передачи нервного возбуждения у паразитических червей.

Нам кажется, что успешное изучение механизма действия известных уже антигельминтиков, как и попытка использовать для этих целей новые фармакологические вещества, может основываться лишь на детальном изучении физиологии нервно-мышечной системы гельминтов.

В то же время, как показал обзор имеющейся в нашем распоряжении литературы, работа в этом направлении еще очень далека от завершения.

ЛИТЕРАТУРА

Артемов Н. М., Лурье Р. Н. 1941. О содержании ацетилхолина и холинэстеразы в тканях ленточных червей.— Изв. АН СССР, 2, стр. 278—282.

Верещагин С. М., Сытинский И. Л. 1960. Действие гамма-аминомасляной кислоты и бета-аланина на двигательную деятельность и биоэлектрическую активность ганглиев аннелид.— Докл. АН СССР, 132, № 5, стр. 1213—1215.

Коштоянц Х. С. 1936. О способе действия ацетилхолина, выявленного новым биологическим индикатором, и о холинэстеразе у беспозвоночных животных.— Бюлл. экспер. биологии и медицины, 2, № 1, стр. 37—40.

Коштоянц Х. С. 1950. Энзимохимическая гипотеза возбуждения.— Физиол. ж. СССР, 36, № 1, стр. 92—96.

Коштоянц Х. С. 1957. Об особенностях нервной регуляции и действия «медиаторов» у моллюсков.— Изв. АН Арм. ССР, серия биол., 10, № 7, стр. 13—15.

Коштоянц Х. С. 1960. К эволюции химической основы функции нервной системы.— Изв. АН Арм. ССР, серия биол., 13, № 11, стр. 3—9.

Кротов А. И. 1957. О содержании ацетилхолиноподобных веществ и холинэстеразы в тканях аскарид.— Бюлл. экспер. биологии и медицины, 43, № 2, стр. 95—97.

Кротов А. И. 1961. Экспериментальная терапия гельминтозов. М.

Павловский Е. Н., Дунаева З. В. 1936. Действие экстракта цепня невооруженного на изолированное сердце кролика.— Труды отдела паразитологии ВИЭМ, 2, стр. 367—380.

Розенберг М. А. 1958. Изучение распределения и роли витамина B_1 при некоторых воздействиях на организм.— В кн. «Материалы XX научной конф. Одесск. фармац. ин-та», стр. 77—79.

Талызин Ф. Ф. 1949. Действие паразитических червей на функции пищеварительного тракта. М., Изд-во АМН СССР.

Труфанов А. В. 1959. Биохимия и физиология витаминов и антивитаминов. М., Сельхозгиз, стр. 71—119.

Фан Тян-ци. 1959. Сравнительный анализ физиологической роли серотонина в деятельности нервной системы. (Канд. дисс.). МГУ.

Amin A. H., Grawford T. B., Gaddum J. H. 1954. The distribution of substance P and 5-hydroxytryptamine in the central nervous system of the dog.— J. Physiol., 126, стр. 596—618.

Ammon R. 1933—1934. Die fermentative Spaltunge des Acetylcholins.— Pflügers Arch. ges. Physiol., 233, стр. 486.

Augustinsson K. B. 1944. Цит. по: Pylkkö, 1956a.

Axelrod J. 1959. The metabolism of catecholamines in vivo and in vitro.— Physiol. Rev., 39, N 4, стр. 751—776.

Bacq Z. M. 1935. Recherches sur la physiologie et la pharmacologie du système nerveux autonome. XVII. Les esters de la choline dans les extraits de tissus des invertébrés.— Arch. intern. Physiol., 42, N 1, стр. 24—42.

Bacq Z. M. 1937. Nouvelles observations sur l'acétylcholine et la cholinestérase chez les invertébrés.— Arch. internat. Physiol., 44, N 2, стр. 174—189.
Bacq Z. M. 1941. De la transmission chimique des excitations nerveuses.— Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 72, стр. 181—203.
Bacq Z. M. 1947. L'acétylcholine et l'adrénaline chez les invertébres.— Biol. Rev., 22, N 1, стр. 73—91.
Bacq Z. M., Oury A. 1937. Note sur la répartition de la cholineestérase chez les êtres vivants.— Bull. Acad. Roy. Med. Belg., 23, стр. 891—893.
Baldwin E., Moyle V. 1949. A contribution to the physiology and pharmacology of *Ascaris lumbricoides* from the pig.— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 4, N 2, стр. 145—152.
Brand T. 1952. Chemical physiology of endoparasitic animals. N. Y., Acad. Press, стр. 47—48.
Bueding E. 1952. Acetylcholinesterase activity of *Schistosoma mansoni*.— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 7, N 4, стр. 563—566.
Bülbring E., Lourie E. M., Pardoe U. 1949. The presence of acetylcholine in *Trypanosoma rhodesiense* and its absence from *Plasmodium gallinaceum*.— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 4, стр. 290.
Carayon-Gentil, Gautrelet J. 1938. Contribution à l'étude de la présence de la choline chez les invertébrés.— Compt. rend. Soc. biol., 127, Paris, стр. 887.
Chance M. P. A., Mansour T. E. 1949. A kymographic study of the action of drugs on the liver fluke (*Fasciola hepatica*).— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 4, стр. 7—13.
Chance M. P. A., Mansour T. E. 1953. Contribution to the pharmacology of movement in liver fluke.— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 8, N 2, стр. 134—138.
Davison A. N. 1958. Physiological role of monoamine oxidase.— Physiol. Revs., 38, N 4, стр. 729—747.
De H. W. 1955. Цит. по Труфанову, 1959.
Dias M. V. 1947. Action of thiamine appliced directly to the cerebral coertex.— Science, 105, N 2721, стр. 211—213.
Feldberg W., Krayer O. 1933. Das Auftreten eines azetylcholinartigen Stoffes im Herzenenblut von Warmblutern bei Reizung der Nervi vagi.— Arch. Exptl. Pathol. Pharmakol., 172, стр. 170.
Florey E., Florey E. 1953. Über die Bedeutung von 5-hydroxytryptamin als nervöser Aktionssubstanz bei Cephalopoden und Dekapoden Crustacean.— Naturwissenschaften, 40, стр. 413—414.
Gomori G. 1952. Microscopic Histochemistry-Principles and practise. Chicago, Univ. of Chicago Press, v. III, стр. 273.
Horridge G. A. 1958. The coordination of the responses of cerianthus (Coelenterata).— J. Exptl. Biol., 35, N 2, стр. 369—382.
Ikuta Tasashi. 1953. Цит. по Труфанову, 1959.
Koelle G. B. 1951. Elimination of enzymatic diffusion artifacts in histochemical localization of cholinesterase and survey of their cellular distribution.— J. Pharmacol. and Exptl. Therap., 103, стр. 153—171.
Kuffler S., Edwars Ch. 1958. Mechanism of GABA action and its relation to synaptic inhibition.— J. Neurophysiol., 21, стр. 589.
Mansour T. E. 1956. Effect of lysergic acid diethylamide, serotonin and related compounds on a parasitc trematode, *Fasciola hepatica*.— Federat Proc., 15, N 1480, стр. 454—455.
Mansour T. E. 1957. The effect of lysergic acid diethylamide, 5-hydroxytryptamine, and related compounds on the liver fluke, *Fasciola hepatica*.— Brit. J. Pharmacol. and Chemotherapy, 12, стр. 406—409.
Mansour T. E. 1959. The effect of serotonin and related compounds on the carbohydrate metabolism of the liver fluke, *Fasciola hepatica*.— J. Pharmacol. and Exptl Therapy, 126, N 3, стр. 212—216.
Mansour T. E., Lago A. D., Hawkins J. L. 1957. Occurrence and possible role of serotonin in *Fasciola hepatica*.— Federat. Proc., 16, N 1367, стр. 319.
Mellanby H. 1955. The identification and estimation of acetylcholine in three parasitic nematodes (*Ascaris lumbricoides*, *Litomosoides carinii* and Microfilariae of *Diroflaria repens*).— Parasitology, 45, N 3—4, стр. 287—294.
Moore, Bradway W. 1945. The significance of action potentials in the isolated nerve cord of the earthworm (*Lumbricus terrestris*).— J. Cellular Compar. Physiol., 25, N 3, стр. 181—195.
Nachmansohn D., Rothenberg M. A. 1945. Studies on cholinesterase. I. On the specificity of the enzyme in nerve tissue.— J. Biol. Chem., 158, стр. 653—666.
Ochoa S., Peters R. A. 1938. Vitamin B_1 and cocarboxylase in animal tissues.— Biochim. J., 32, N 9, стр. 1501—1515.

Pennoit De Cooman E. 1940. Recherches sur le métabolisme des Cestodes.— Ann. Soc. roy. Zool. Belg., 71, стр. 76.
Pennoit De Cooman E., Grembergen G. van. 1942. Vergelijkend anderzeek van het fermentsysteem bij vrijbevende en parasitaire Plathelminthen.— Verhandel Koninvl. vlaamse acad. gemeskunde. Belgie, 4, стр. 6.
Pepler W. Y. 1958. Histochemical demonstration of an acetylcholinesterase in the ova of *Schistosoma mansoni*.— J. Histochem. and Cytochem., 6, N 2, стр. 139—141.
Pletscher A., Gey K. F. 1959. Pharmacological influences on 5-HT metabolism in the brain and monoaminoxidase inhibition in vitro.— Helv. Phys. et pharmacol. acta, 17, стр. 35—39.
Porter A. 1938. The larval trematoda found in certain South African mollusca.— Publs. South. African Inst. Med. Res., 8, стр. 72—73.
Pylkkö O. O. 1956a. Cholinesterase in *Diphyllobothrium latum* and *Taenia saginata*.— Ann. med. exptl. et biol. fenniae, 34, N 3. Helsinki, стр. 328—334.
Pylkkö O. O. 1956b. Studies of the acetylcholine content and cholinesterase activity of the human-pathogenic fish tapeworm (*Diphyllobotrhrium latum*).— Ann. med. exptl. et biol. fenniae, 34, Suppl. 8.
Rohde R. A. 1960. Acetylcholinesterase in plant-parasitic nematodes and an anticholinesterase from Asparagus.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., 27, N 2, стр. 121—123.
Ross D. M. 1957. The action of tryptamine and 5-hydroxytryptamine on muscles of sea anemones.— Experientia, 13, стр. 192.
Schwabe C. W., Koussa M., Acra A. N. 1961. Host-parasite and lationships in echinococcosis. IV. Acetylcholinesterase and permaebility regulation in the hydatid cyst wall.— Compar. Biochem. and Physiol., 2, N 3, стр. 161—172.
Seaman G. R. 1951. Localization of acetylcholinesterase activity in the protozoan *Tetrahymena geleii*.— Proc. Soc. Exptl. Biol. and Med., 76, стр. 169—170.
Shen Mai-ling, Liang Yu-i, Ting Kuang-sheng. 1959. Studies on antibilharzial drugs. XXIV. Effect of several drugs in vitro on the cholinesterase activity and the motility of *Schistosoma japonicum*.— Acta biochim. Sinica, 2, N 2, стр. 85.
Spector S., Shore P. A., Brodie B. B. 1960. Biochemical and pharmacological effects of the monoamine oxidase inhibitors iproniazid, 1-phenyl-2-hydrazinopropane and 1-phenyl-3-hydrazinobutane.— J. Pharmacol. and Exptl Therap., 128, стр. 15—21.
Tauber H. 1938. The interaction of vitamin B, in enzymic reactions.— J. Biol. Chem., 123, N 2, стр. 499—506.
Welsh J. H. 1938. Occurrence of acetylcholine in nervous tissue of crustaceans and its effect on the crab heart.— Nature (London), 142, стр. 151.
Welsh J. H. 1957. Serotonin as a possible neurohumoral agent: evidence obtained in choline and 5-hydroxytryptamine.— Nature (London), 173, стр. 955—958.
Welsh J. H. 1957. Serotonin as a possible neurohumoral agent' evidence obtained in lower animals.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 66, стр. 618—630.
Westenbrink H. G., Steyn-Parve E. P. 1947. Цит. по Труфанову, 1959.

С. П. АЛЕКСАНДРЮК

ВЛИЯНИЕ СЕРОТОНИНА (5-ОКСИТРИПТАМИНА) НА ДВИГАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ *ASCARIS SUUM*

В связи с задачей дегельминтизации животных и человека в литературе все чаще поднимается вопрос о необходимости детального изучения физиологии паразитических червей. Особый интерес поэтому представляют данные о роли медиаторов в регуляции двигательной активности гельминтов.

В нашем распоряжении нет данных о роли серотонина в регуляции двигательной активности нематод за исключением указания Брэдли (Bradley, 1961) на то, что серотонин понижает частоту ритмических сокращений личинки *Phocanema decipiens*. Однако этот вопрос, касающийся в особенности гельминтов кишечника, представляется нам чрезвычайно важным, так как работами ряда исследователей было установлено наличие значительных количеств серотонина в желудочно-кишечном тракте большинства позвоночных животных (Erspamer, 1953; Feldberg, Toh, 1953; Prusoff, 1960; Resnick, Gray, 1961). Серотонин синтезируется в так называемых энтерохромаффинных клетках (клетках Кульчицкого), расположенных в мукозе. Отсюда он диффундирует в кровь (Toh, 1954; Erspamer, Testini, 1959), а также выделяется в просвет кишечника, где играет роль локального гормона, понижая порог возбудимости нервных окончаний, находящихся в мукозе, и, тем самым, модулирующе влияя на перистальтику (Bülbring, Lin, 1957, 1958; Bülbring, 1961).

Принимая во внимание все эти данные, можно полагать, что серотонин способен оказывать определенное влияние и на двигательную активность кишечных гельминтов. Настоящая работа, тема которой предложена Х. С. Коштоянцем, проводилась с целью выяснения роли серотонина в регуляции двигательной активности свиной аскариды *Ascaris suum*.

МЕТОДИКА

В опытах использовали крупных (25—28 см) активных половозрелых самок свиных аскарид.

Прежде всего нами исследовалось влияние серотонина на двигательную активность интактной аскариды. Для этого червя помещали в специальную камеру из плексигласа размером 30×1×2 см. На расстоянии 1,5 см от одного из концов камеры была вклеена перегородка из тонкой эластичной резины с отверстием посередине. У противоположного конца укрепляли блок. Гельминта помещали в камере таким образом, что передний конец его длиной 1 см находился в малом отделении камеры, а края отверстия в резиновой перегородке плотно охватывали тело животного. Непосредственно за перегородкой аскариду фиксировали тонкой энтомологической иглой к пробковой пластинке, приклеенной ко дну большего отделения камеры. Кутикулу на хвостовом конце прокалывали крючком, нить от которого через блок была соединена с рычажком миографа. Такой способ регистрации, предложенный впервые Б. А. Шишовым (1961а), позволяет изучать действие вещества либо на все тело животного, либо на головной конец его.

Для более детального исследования характера действия серотонина на двигательную активность аскарид мы использовали так называемые передние и средние фрагменты тела червя (по Baldwin, 1943). При изготовлении переднего фрагмента накладывали две лигатуры: одну — в выемке у основания губ, другую — на расстоянии 2 см позади нее (рис. 1). Оставшиеся части тела отрезают. Средний фрагмент готовили путем накладывания лигатуры на расстоянии 3 мм впереди генитальной поры. На расстоянии 2,5 см от нее по направлению к головному концу накладывали вторую лигатуру, удаляя оставшиеся части тела. Передние и средние фрагменты помещали в стеклянные сосуды емкостью 20—30 см³. Один конец препаратов прикрепляли к стеклянному крючку у дна сосуда, другой посредством нити соединяли с рычажком миографа.

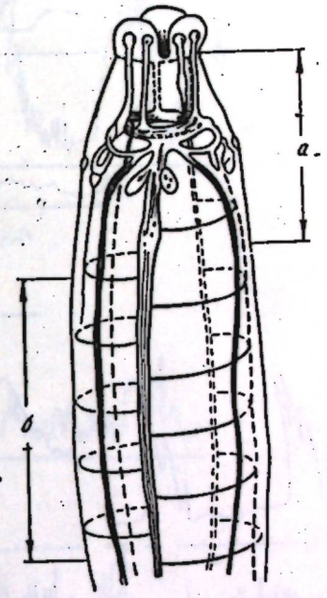


Рис. 1. Схематическое строение нервной системы используемых нами переднего (*а*) и среднего (*б*) фрагментов аскариды

Наконец проводились опыты по изучению влияния серотонина на двигательную активность нервно-мышечных препаратов аскарид, приготовленных по методу Болдуина и Мейл (Baldwin, Moyle, 1947). При этом выделяли дорсальную или вентральную часть мускулатуры стенки тела червя. Прилежащие ткани отделяли продольными разрезами по боковым линиям. Общая длина препарата составляла 2,5 см, причем, брали фрагмент непосредственно впереди генитальной поры. Приготовленные таким образом препараты представляют собой отрезки спинной или брюшной мышцы, содержащие соответственно спинной или брюшной нервные стволы. Двигательную активность нервно-мышечных препаратов регистрировали тем же способом, который был применен для передних и средних фрагментов.

Опыты начинали через 30—40 мин. после изготовления препаратов или после помещения интактной аскариды в камеру. Для содержания гельминтов и во всех последующих экспериментах мы использовали раствор Рингера — Локка, температуру которого поддерживали на постоянном уровне — 37—38°. В некоторых опытах с нервно-мышечными препаратами к солевой среде добавляли хлористо-водородный тиамин — 1 : 1000, вызывающий у аскарид появление ритмичных сокращений (Baldwin, Moyle, 1947). Серотонин в форме серотонин-креатининсульфата готовили на растворе Рингера — Локка и применяли в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$—$1 \cdot 10^{-7}$ г/мл.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

Регистрация двигательной активности интактных аскарид показывает заметное разнообразие в характере движений у различных особей (рис. 2а). Однако можно выявить по крайней мере два типа движений: змеевидные,

волнообразные движения, обусловленные изгибами тела от попеременного сокращения и расслабления соответствующих полос мускулатуры и довольно слабые продольные сокращения всего тела червя. В норме, как правило, наблюдается чередование периодов активности гельминта с периодами относительного покоя. Головной конец находится чаще всего в непрерывном движении.

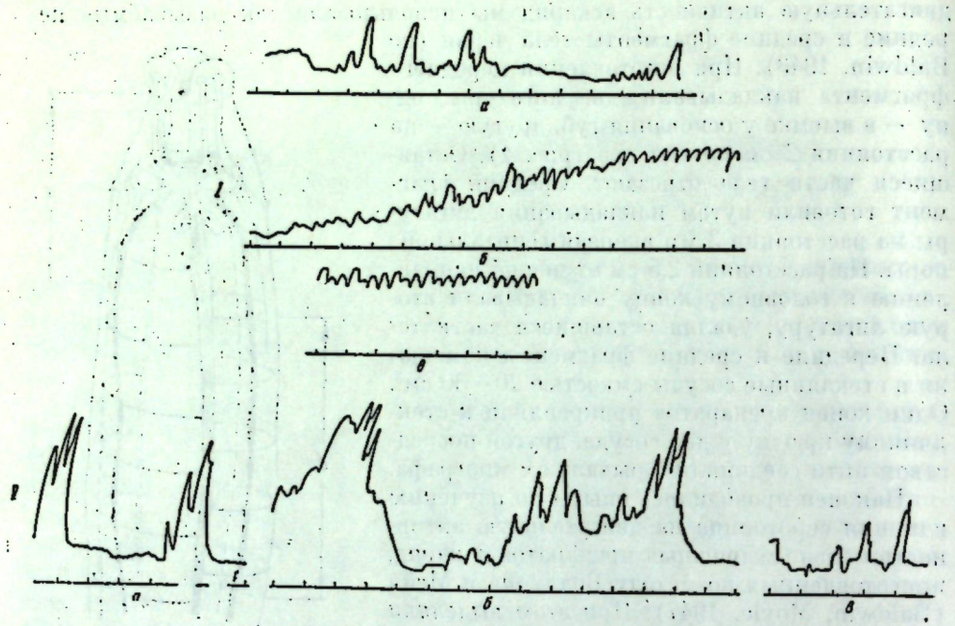


Рис. 2. Аппликация к головному концу целой аскариды серотонина в следующих концентрациях

I — $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл: *а* — двигательная активность в норме; *б* — через 4 мин. после добавления к среде серотонина; *в* — после выключения (путем наложения лигатуры) влияния со стороны головных ганглиев

II — $1 \cdot 10^{-6}$ г/мл: *а* — двигательная активность в норме: *б* — через 8 мин. после аппликации серотонина; *в* — через 30 мин. после аппликации серотонина.

Аппликация серотонина в концентрации $1 \cdot 10^{-5}$ г/мл к головному концу интактной аскариды приводит к повышению тонуса и к учащению сокращений. Как видно из рис. 2, *I*, в норме гельминту было свойственно описанное выше чередование периодов активности с периодами покоя. Через 5 мин. после добавления серотонина наблюдается постепенное повышение тонуса и учащение сокращений, тогда как периоды покоя отсутствуют. При использовании более слабых концентраций испытуемого вещества — $1 \cdot 10^{-6}$—$5 \cdot 10^{-6}$ г/мл — стимуляторное действие его выражается в заметном удлинении периодов активности гельминта (рис. 2, *II*).

Чтобы выяснить, не является ли стимуляторный эффект серотонина результатом действия его на рецепторные образования губ, мы провели серию опытов с выключением рецепции путем накладывания лигатуры на выемку у основания губ. Регистрация двигательной активности показала, что характер ритмических сокращений у аскарид с выключением рецепции не отличается от нормы (рис. 3, *а*, *б*). Как видно из рис. 3, после добавления серотонина в малое отделение камеры значительное усиление сокращений мускулатуры гельминта наблюдается лишь через 15—17 мин. Аналогичные результаты были получены и на передних фрагментах аскарид.

Эти данные позволили предположить, что усиление двигательной активности в описанных выше опытах может быть связано с действием серотонина на головные ганглии аскарид. Для проверки этого предположения мы провели ряд экспериментов на средних фрагментах (рис. 1). Опыты

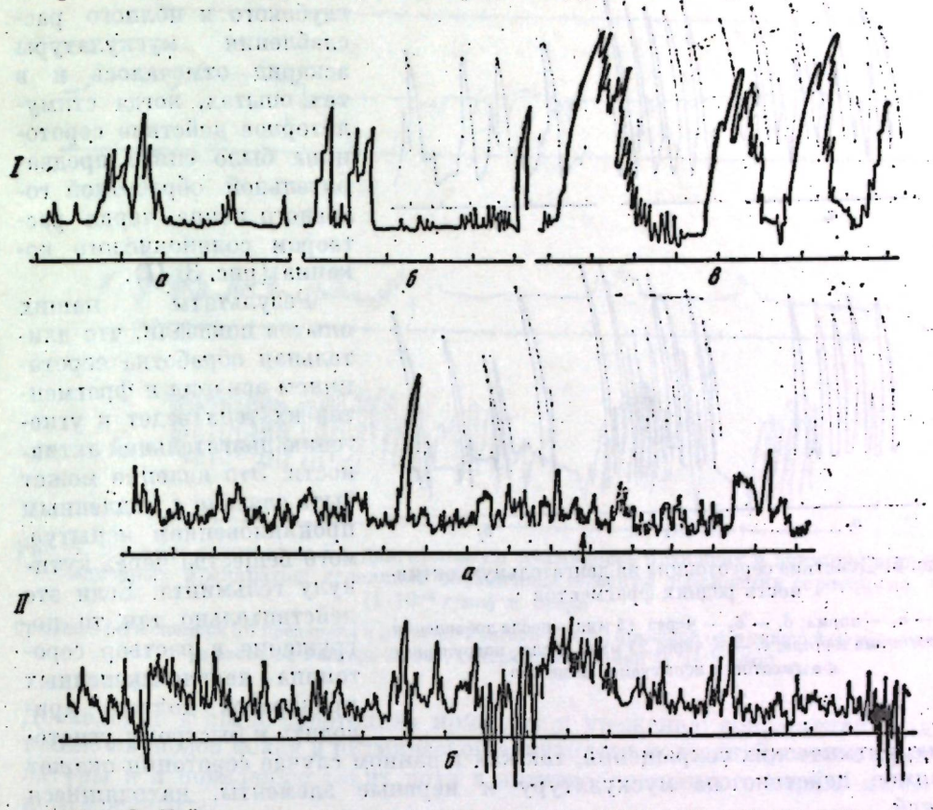


Рис. 3. Действие серотонина на двигательную активность аскарид после выключения у них рецепторных образований головного конца

I — путем накладывания лигатуры на выемку у основания губ: *а* — норма; *б* — через 30 мин. после перевязывания губ; *в* — характер двигательной активности через 20 мин. после аппликации веществ. *II* — ритмические сокращения (*а* и *б*) аскариды после 30-минутной обработки ее головного конца раствором кокаина; стрелкой обозначен момент добавления серотонина

показали, что погружение средних фрагментов тела аскарид в раствор серотонина приводит к двухфазному изменению характера двигательной активности препарата: вслед за некоторой стимуляцией, наступающей через 10—15 мин., следует явное угнетение ритмики. Как видно из рис. 4, *I*, *II*, фрагменту в норме были свойственны регулярные ритмические сокращения с довольно постоянной амплитудой. Добавление к среде серотонина ($1 \cdot 10^{-6}$ г/мл) вызывает через 14—15 мин. некоторое (довольно слабое) усиление и учащение сокращений. Однако через 20—25 мин. сокращения становятся реже и амплитуда их снижается. Во многих случаях бросается в глаза появление периодов покоя и регулярное чередование их с периодами активности, что в норме не наблюдалось у данных препаратов (рис. 4, *II*). В ряде опытов со средними фрагментами, которым в норме была присуща описанная периодика, серотонин вызывал постепенное удлинение периодов покоя, вплоть до полного угнетения ритмики и расслабления препарата

При длительной обработке серотонином целых аскарид также наблюдалось некоторое угнетение ритмической активности (рис. 2, *II в*). Как правило, снижались амплитуда и частота сокращений. Появление регулярных периодов более глубокого и полного расслабления мускулатуры аскарид отмечалось и в тех опытах, когда стимуляторное действие серотонина было снято предварительной обработкой головного конца червя раствором солянокислого кокаина (рис. 3, *II*).

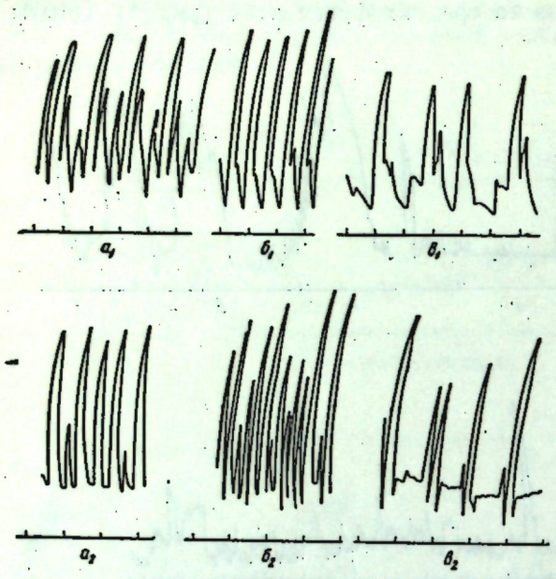


Рис. 4. Действие серсотонина на двигательную активность средних фрагментов

a_1 — a_3 — норма; $б_1$ — $б_2$ — через 15 мин. после добавления серотонина к среде; $в_1$ — $в_2$ через 25 мин. после погружения фрагментов в испытуемое вещество

Результаты наших опытов показали, что длительная обработка серотонином аскарид и фрагментов их тела ведет к угнетению двигательной активности. Это явление может быть связано с медленным проникновением испытуемого вещества через кутикулу гельминта. Если это действительно так, то погружение в раствор серотонина нервно-мышечных препаратов должно приводить к быстрому угнетению ритмических сокращений, так как в данном случае серотонин окажет прямое действие на мускулатуру и нервные элементы, находящиеся в ней.

Опыты, проведенные нами, подтвердили это предположение.

Чаще всего брюшные и спинные нервно-мышечные препараты, помещенные в раствор Рингера — Локка, оставались неподвижными, находясь в стадии тонического сокращения. Добавление к среде слабых концентраций серотонина ($1 \cdot 10^{-6}$—$1 \cdot 10^{-7}$ г/мл) вызывало, как видно на рис. 5*б*, появление периодических кратковременных расслаблений мускулатуры гельминта. В том случае, когда препарат обладал ритмикой в норме, аппликация серотонина приводила к угнетению двигательной активности и к расслаблению препарата (рис. 5 *а*).

Болдуин и Мейл (Baldwin, Moyle, 1947) предложили добавлять к солевой среде при работе с нервно-мышечными препаратами хлористоводородный тиамин в разведении 1 : 1000, который, по мнению этих авторов, необходим для поддержания нормального функционального состояния нервно-мышечного аппарата аскарид. Поэтому в ряде опытов мы изучали действие серотонина на двигательную активность нервно-мышечных препаратов в присутствии тиамина.

На рис. 5 *в, г* представлены кимограммы, характеризующие наиболее часто встречающуюся картину двигательной активности брюшного и спинного препаратов в растворе тиамина. Обращает внимание различие в характере ритмических сокращений: спинная полоска мускулатуры сокращается непрерывно, тогда как для брюшного нервно-мышечного препарата свойственно чередование периодов активности с периодами покоя.

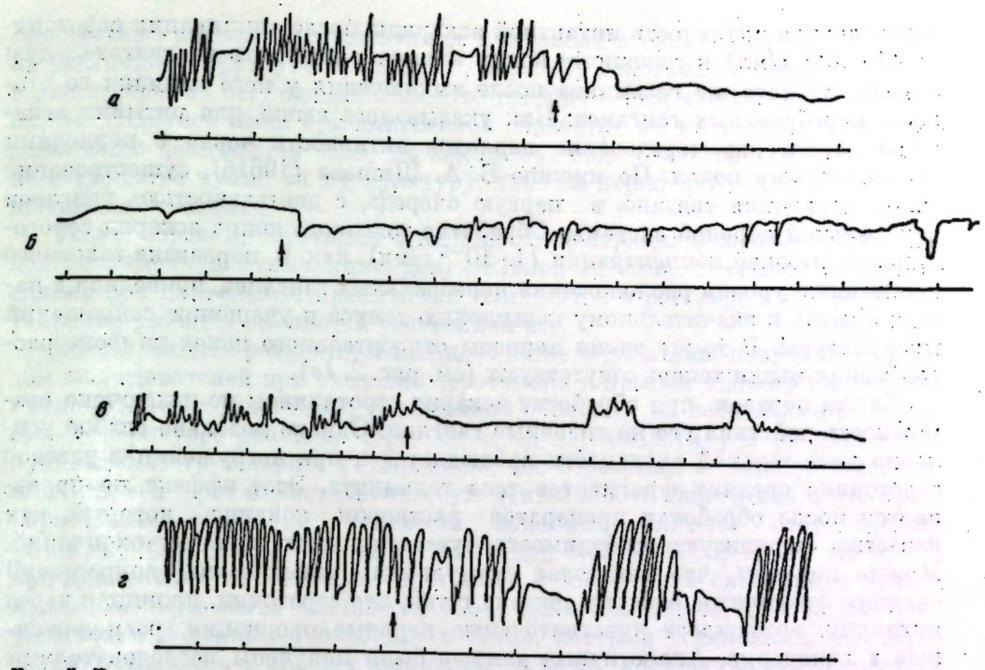


Рис. 5. Влияние серотонина на двигательную активность брюшных и спинных нервно-мышечных препаратов; стрелками обозначены моменты добавления серотонина ($1 \cdot 10^{-6}$ г/мл) к среде

брюшной (*а*) и спинной (*б*) препараты в растворе Рингера-Локка; брюшной (*в*) и спинной (*в*) препараты в растворе Рингера-Локка, содержащем тиамин ($1 \cdot 10^{-3}$ г/мл)

Добавление к среде серотонина приводит к урежению сокращений, удлинению периодов покоя в ритмической активности полоски брюшной мускулатуры и к появлению таких пауз в активности спинного нервно-мышечного препарата.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты проведенных нами экспериментов показали, что обработка головного конца интактных аскарид серотонином в низких концентрациях приводит к усилению двигательной активности гельминтов. Эффект наступает, как правило, спустя 5—7 мин. После выключения рецепции губ, которое достигалось при наложении лигатуры на выемку у основания их, стимуляция ритмики также наблюдалась, однако проявлялась несколько позднее — через 15—17 мин. Наконец погружение в раствор серотонина средних фрагментов приводило лишь к слабому, мало заметному усилению двигательной активности.

На головном конце нематод расположены сенсорные органы — папиллы и амфиды, причем амфиды принято считать хеморецепторами. Данные, полученные нами, дают основание полагать, что стимуляторное действие серотонина, проявляющееся в первые минуты после аппликации вещества, связано с влиянием его именно на эти структуры; выключение рецепции приводит к выпадению начальной фазы усиления двигательной активности. Стимуляторный эффект сохраняется, но наблюдается гораздо позднее. Изменение характера ритмических сокращений в этом случае может быть следствием действия проникшего через кутикулу серотонина прямо на головные ганглии. Об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что

двигательная активность интактной аскариды после аппликации серотонина ($1 \cdot 10^{-5}$ г/мл) к головному концу начинает походить на двигательную активность того же гельминта после выключения у него влияния со стороны церебральных ганглиев. Как указывалось выше, для ритмики аскариды характерно чередование периодов активности червя с периодами относительного покоя. По мнению Б. А. Шишова (1961б), существование такой периодики связано, в первую очередь, с деятельностью ганглиев центральной нервной системы. Обработка головного конца аскарид серотонином в высокой концентрации ($1 \cdot 10^{-5}$ г/мл), как и перевязка головного конца ниже уровня расположения церебральных ганглиев, приводила в наших опытах к значительному повышению тонуса и учащению сокращений мускулатуры. В то же время периоды относительного покоя на фоне расслабления мышц теперь отсутствуют (см. рис. 2, *Iв*).

Таким образом, при обработке аскарид серотонином не исключена возможность действия его на головные ганглии. Однако довольно слабое усиление двигательной активности наблюдается и при погружении в раствор серотонина средних фрагментов тела гельминта. Этот эффект не проявляется после обработки препаратов раствором кокаина, который, как известно, парализует возбудимость чувствительных нервных окончаний. Можно полагать, что некоторая стимуляция ритмических сокращений средних фрагментов аскарид связана с тем, что серотонин, проникая через кутикулу, возбуждает чувствительные нервные окончания, расположенные в гиподерме. Аналогичные данные были получены исследователями на других объектах (Schneider, Yonkman, 1953; Ginzel, Kottegoda, 1954; Paintal, 1954).

Наши эксперименты показали, что длительная обработка серотонином интактных аскарид, а также передних и средних фрагментов их тела приводит через 25—30 мин. к угнетению ритмической активности, которое выражается в уменьшении амплитуды и частоты сокращений и в появлении или удлинении периодов расслабления мускулатуры гельминтов. Можно предполагать, что это связано с проникновением серотонина через кутикулу и действием его на мускулатуру или на какие-то нервные структуры, находящиеся в ней. Однако не исключено и другое толкование данного явления: угнетение ритмики можно объяснить постепенным ухудшением функционального состояния препарата. В нашем распоряжении были данные, свидетельствующие о том, что в нормальных условиях аскариды и фрагменты их тела способны длительно сокращаться без видимых изменений в ритмике. Все же нужны были прямые опыты по действию серотонина на мускулатуру и нервные элементы, находящиеся в ней. Наиболее удобными для решения этого вопроса оказались брюшные и спинные нервно-мышечные препараты.

Как отмечалось выше, двигательная активность препаратов, приготовленных из отрезка брюшной мускулатуры, отличается от двигательной активности соответствующего спинного нервно-мышечного препарата. По мнению Шишова (1962), это связано с тем, что в отрезке брюшного нервного ствола, входящего в состав используемого нами брюшного нервно-мышечного препарата, имеются, как правило, 6—8 ганглиозных клеток, тогда как в соответствующем участке спинного нервного ствола их нет. Свое предположение автор подтверждает опытами, в которых обработка брюшного препарата аскариды растворами ганглиоблокирующих веществ вызывала извращение характера ритмики, свойственной данному фрагменту: она стала походить на двигательную активность спинного нервно-мышечного препарата.

Использование двух видов препаратов давало нам возможность выяснить, не связано ли угнетающее влияние серотонина с действием его на

ганглиозные клетки, расположенные в нервных стволах. Однако, несмотря на различие в структуре препаратов, характер действия на них серотонина в наших опытах был одинаковым. Это говорит о том, что угнетение ритмики, наблюдаемое нами при длительной обработке им интактных аскарид и различных фрагментов тела, по-видимому, есть следствие действия данного вещества прямо на мускулатуру, либо на периферические нервно-мышечные образования.

Таким образом, серотонин в низких концентрациях способен вызывать кратковременную стимуляцию двигательной активности свиной аскариды, однако при длительном пребывании гельминтов в растворе этого вещества усиление ритмики сменяется угнетением ее.

Если сравнить результаты наших опытов с данными, полученными рядом исследователей при введении серотонина в просвет тонкого кишечника млекопитающих животных, то невольно обращает на себя внимание сходство в характере действия серотонина на перистальтику и на двигательную активность аскарид. Установлено, что серотонин в малых концентрациях стимулирует перистальтическую деятельность кишечника и что предварительная обработка слизистой кокаином снимает этот эффект (Bülbring Lin, 1958; Nukuhara, Nakayama, Nanba, 1960). В то же время при длительном пребывании серотонина в кишечнике спонтанная активность его тормозится (Lembeck, 1958; Bülbring, Crema, 1959). Мы уже упоминали о данных Бюльбринг и Лина, которые установили, что серотонин выделяется в просвет кишечника, причем количество его возрастает при повышении внутрикишечного давления. Основываясь на своих данных, Бюльбринг (1961) пришла к выводу о том, что серотонин в желудочно-кишечном тракте играет роль локального гормона. Если это так, то совпадение в характере действия этого вещества на моторику тонкого кишечника млекопитающих животных и на двигательную активность нематод, паразитирующих в кишечнике данных животных, не кажется нам неожиданным. В литературе есть данные о том, что одним из способов предохранения аскарид от смещения при перистальтике кишечника служит наличие координированных антиперистальтических сокращений гельминтов (Савчук, 1955; Шишов, 1961б). Совершенно очевидно, что если серотонин принимает участие в регуляции перистальтики кишечника, то и антиперистальтические движения аскарид должны регулироваться этим веществом.

По нашему мнению, в процессе исторического развития должна была выработаться своеобразная нейрогуморальная зависимость регуляции двигательной активности гельминтов кишечника от регуляции деятельности нервно-мышечной системы гладкой мускулатуры кишечника животных-хозяев. Однако эта гипотеза нуждается в дальнейшей экспериментальной проверке и подтверждении.

ЛИТЕРАТУРА

Савчук Н. А. 1955. К биологии аскарид. Труды Одесск. ун-та, стр. 115—118.

Шишов Б. А. 1961а. К вопросу о регуляции и механизме сократительной активности *Ascaris suum*. Helminthologia, 3, № 1—4, стр. 299—311.

Шишов Б. А. 1961б. Движение аскарид как способ локализации в кишечнике.— Труды Гельминтологической лабор. АН СССР, 11, стр. 353—355.

Шишов Б. А. 1962. О действии ганглиоблокирующих и курареподобных веществ на аскариду. Тезисы Московск. конф. молодых ученых-биологов, стр. 43—44.

Baldwin E. 1943. An in vitro method for the chemotherapeutic investigation of anthelminthic potency.— Parasitology, 35, N 3, стр. 89—111.

Baldwin E., Moyle V. 1947. An isolated nerve-muscle preparation from *Ascaris lumbricoides*.— J. Exptl. Biol., 23, N 3—4, стр. 277—291.

Bradley C. 1961. The effect of certain chemicals on the response to electrical stimulation and the spontaneous rhythmical activity of larvae of *Phocanema decipiens*.— Canad. J. Zool., 39, N 2, стр. 129—136.
Bülbring E. 1961. Motility of the intestine.— Proc. Roy. Soc. Med., 54, N 9, стр. 773—775.
Bülbring E., Crema A. 1959. The action of 5-hydroxytryptophane and reserpine on intestinal peristalsis in anesthetized guinea pig.— J. Physiol. (Engl.), 146, стр. 29—53.
Bülbring W., Lin R. C. 1957. The action of 5-hydroxytryptamine (5-HT) on peristalsis.— J. Physiol. (Engl.), 138.
Bülbring E., Lin R. C. 1958. The effect of intraluminal application of 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxytryptophane on peristalsis; the local production of 5-HT and its release in relation to intraluminal pressure and propulsive activity.— J. Physiol. (Engl.), 140, стр. 381.
Erspamer V. 1953. Über den 5-Hydroxytryptamin (Enteramin) Gehalt des Magen-Darmatractes bei den Wirbeltieren.— Naturwissenschaften, 40, H. 11, стр. 318—319.
Erspamer V., Testini A. 1959. Observations on the release and turnover rate of 5-hydroxytryptamine in the gastrointestinal tract.— J. Pharmacy and pharmacol., 11, N 10, стр. 618—623.
Feldberg W., Toh C. C. 1953. Distribution of 5-hydroxytryptamine (serotonin, enteramine) in the wall of the digestive tract.— J. Physiol. (Engl.), 119, стр. 352—362.
Ginzel K. H., Kottegoda S. R. 1954. The action of 5-hydroxytryptamine and tryptamine on aortic and carotid sinus receptors in the cat.— J. Physiol. (Engl.), 123, стр. 277—288.
Hukuhara T., Nakayama S., Nanba R. 1960. The effects of 5-hydroxytryptamine upon the intestinal motility, especially with respect to the intestinal mucosal intrinsic reflex.— Japan J. Physiol., 10, N 4, стр. 421—426.
Lembeck F. 1958. Die Beeinflussung der Darmmotilität durch Hydroxytryptamin.— Pflügers Arch. ges. Physiol. 265, стр. 567—574.
Mansour T. E. 1956. Effect of lysergic acid diethylamide, serotonin, and related compounds on a parasitic trematode *Fasciola hepatica*.— Federat. Proc., 15, N 1480, стр. 454—455.
Mansour T. E. 1957. The effect of lysergic acid diethylamide, 5-hydroxytryptamine and related compounds on the liver fluke, *Fasciola hepatica*.— Brit., J. Pharmacol. and Chemotherapy, 12, N 4, стр. 406—409.
Mansour T. E. 1959. The effect of serotonin and related compounds on the carbohydrate metabolism of the liver fluke, *Fasciola hepatica*.— J. Pharmacol. and Exptl Therap., 126, N 3, стр. 212—216.
Mansour T. E., Lago A. D., Hawkins J. L. 1957. Occurrence and possible role of serotonin in *Fasciola hepatica*.— Federat. Proc., 16, N 1367, стр. 319.
Paintal A. S. 1954. The response of gastric stretch receptops and certain other abdominal and thoracic vagal receptors to some drugs.— J. Physiol. (Engl.), 126, стр. 271—285.
Prusoff W. H. 1960. 5-Hydroxytryptamine in cytoplasmic particles of small intestine.— Biochem. J., 76.
Resnick R. H., Gray S. J. 1961. Distribution of serotonin in the human gastrointestinal tract: possible physiologic implications.— Gsatroenterology, 40, N 5, стр. 690.
Schneider J. A., Yonkman F. F. 1953. Action of serotonin (5-hydroxytryptamine) on vagal afferent impulses in the cat.— Amer. J. Physiol., 174, N 1, стр. 127—134.
Toh C. C. 1954. Release of 5-hydroxytryptamine (serotonin) from the dog's gastrointestinal tract.— J. Physiol. (Engl.), 126, стр. 248—254.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

А. Х. АХМЕРОВ

К ЭВОЛЮЦИИ СРЕДИННОГО ФИКСАТОРНОГО АППАРАТА МОНОГЕНЕЙ ПОДОТРЯДА *DACTYLOGYRINEA*

Один из ведущих признаков в систематике дактилогирин — количество и качество хитиноидных элементов прикрепительного аппарата. Коснемся только срединных фиксаторных структур. Каждая систематическая группа дактилогирин характеризуется строго определенным количественным и качественным составом срединных хитиноидных прикрепительных структур. Например, род *Dactylogyrus* Diesing, 1850, обладает, помимо общих для всех дактилогирин семи пар краевых крючочков (о которых мы в дальнейшем говорить не будем), еще тремя срединными хитиноидными прикрепительными элементами: двумя срединными крючками и одной непарной (дорсальной) соединительной пластинкой. Как правило, изменение количества хитиноидных элементов прикрепительного аппарата дактилогирин характеризует новую систематическую группу, отличную от других. Так, возникновение второй, вентральной соединительной пластинки у представителей рода *Dactylogyrus* обособляет самостоятельный, заслуживающий безусловного признания род *Neodactylogyrus* Price, 1938, характеризующийся четырьмя срединными хитиноидными структурами. Как известно, род *Neodactylogyrus* признан многими исследователями (Kimpel, 1939; Sproston, 1946; Yin and Sproston, 1948; Jain, 1957а, б; и др.), хотя некоторые авторы (Гусев, 1955; Быховский, 1957; Mizelle, Klucka, 1953) его игнорируют или (Mizelle, Donahue, 1944; Monako, Mizelle, 1955; Ахмеров, 1952) отвергают. С накоплением материала мы свою точку зрения изменили в сторону признания этого рода. Появление вентральной пары срединных крючьев, равных по величине дорсальным, соединенных вентральной пластинкой, обособляет целое подсемейство *Ancyrocephalinae* с шестью хитиноидными структурами срединного прикрепительного аппарата, а появление у дорсальной пары крючков дополнительных пластинок обособляет род *Urocleidus* (s. str.) и т. д. В конечном итоге, количество хитиноидных компонентов срединного прикрепительного аппарата дактилогирин во II ряду достигло 12 у рода *Mizellus* Jain, 1957, имеющего две пары срединных крючков, одну дорсальную соединительную, две вентральные соединительные с одной промежуточной между ними пластинкой, две дополнительные пластинки у вершин дорсальной пары крючков и там же — по одной крючкообразной опорной пластинке. Как можно видеть из приведенных примеров, возникновение или редукция одного какого-либо хитиноидного элемента в прикрепительном аппарате дактилогирин — явление немаловажное в эволюции прикрепительного аппарата этой группы червей. Подобного рода изменения в прикрепительном аппарате моногеней мы относим к категории приспособлений, именуемых идиоадаптациями (Северцов, 1939, 1945). Располагая схемы срединного прикрепительного вооружения дактилогирин в порядке возрастания количества их хитиноидных компонентов (без краевых крючков) от нуля

Увеличение количества хитиноидных структур срединного фиксаторного аппарата моногеноидей подотряда *Dactylogyrinea*

I ряд	II ряд	III ряд	IV ряд	Количество хитиноидных структур фиксаторного аппарата		
				срединных	краевых	общее
Acolpenteron				0	14	14
Гипотетическая форма				1	14	15
Calceostomella				2	14	16
Dactylogyrus (s. l.)				3	14	17
Neodactylogyrus (s. l.) Гипотетическая форма (1)*	Гипотетическая форма (1)	*Protancyrocephalus*		4	14	18
Jainus	*Linguadactyla* Гипотетическая форма (1)	*Amphibdella*	*Tetraonchus* Гипотетическая форма (1)	5	14(16) **	19(2)
Skrjabinonchus	*Ancylodiscoides* (s. s.) *Haplocleidus* Гипотетическая форма (2)	*Ancyrocephalus*		6	14	20
	Гипотетическая форма (4)	Гипотетическая форма (1)	*Salmonchus*	7	14(16) **	21(2)
	Paranchylodiscoides Гипотетическая форма (2)	*Urocleidus* (s. s.) Гипотетическая форма (1)		8	14	22
	Bychowskyella *Subancylodiscoides* Гипотетическая форма (3)	Гипотетическая форма (1)		9	14	23
	Silonditrema	Гипотетическая форма (1)		10	14	24
	Гипотетическая форма (1)	Гипотетическая форма (1)		11	14	25
	Mizelleus	Гипотетическая форма (1)		12	14	26

* В скобках указано количество гипотетических форм.
** У родов *Salmonchus* и *Tetraonchus* по 16 краевых крючочков.

(род *Acolpenteron*) до 12 (род *Mizelleus*), мы на основе собственного материала и литературных данных получили ступенчатые параллельные морфологические ряды последовательно возрастающих, адаптивных хитиноидных структур срединного фиксаторного аппарата. Количество хитиноидных фиксаторных структур для каждой узловой схемы указано на рис. 1. Полученную схему следует рассматривать как пример ступенчатого адаптивного параллелизма. Наша общая схема состоит из трех основных вертикальных параллельных рядов, состоящих из отдельных узловых (по существу родовых) схем срединного хитиноидного фиксаторного вооружения, расположенных последовательно в порядке возрастания числа образующих их хитиноидных срединных структур. В первом ряду расположены схемы с 0—1—2 срединными крючками равных размеров, 0—2 дополнительными и 0—1—2 соединительными пластинками. В этом ряду всего восемь схем, из них одна из более высоко организованного семейства *Calceostomatidae* и семь схем из семейства *Dactylogyridae* с пятью известными и двумя гипотетически допустимыми схемами вооружения. Наличие в природе начальных (*Linguadactyla, Protancyrocephalus*), промежуточных (*Neodactylogyrus, Ancylodiscoides, Ancyrocephalus* и др.) и конечных (*Skrjabinonchus, Mizelleus, Urocleidus, Salmonchus*) форм позволяет предполагать возможность возникновения логически допустимых переходных гипотетических форм, вытекающих из существующих в природе. К этому же ряду относится еще одна схема, рисунка которой мы не приводим. Это — гипотетический предок дактилогирид (по Быховскому, 1957) с 24 краевыми крючочками без срединных. Во II ряду расположены 22 схемы, из которых восемь известных и 14 гипотетически допустимых. Схемы II ряда характеризуются двумя неравными парами срединных крючков, из которых одна пара дорсальных крючков крупная, пара вентральных крючков мелких размеров, 0—1 дорсальная, 0—1—2 вентральные соединительные пластинки, 0—2 дополнительные пластинки.

Все схемы II ряда укладываются в рамки семейства *Dactylogyridae*. В III ряду расположены 11 схем, из которых пять принадлежат известным родам (из подсемейства *Ancyrocephalinae* четыре схемы и одна из сем. *Tetraonchidae*) и шесть схем гипотетически допустимые. В этом ряду расположены схемы вооружения с четырьмя срединными крючками равной или почти равной величины и со срединным вооружением, состоящим из 4—12 хитиноидных структур. Сюда входят, помимо двух пар срединных крючков, еще 0—1—2—3 соединительные и 0—2 дополнительные пластинки. Наконец в IV ряду помещены три схемы, из них одна с двумя парами неравных срединных крючков и одной соединительной пластинкой. Это — гипотетически допустимая схема. Вторая схема с пятью хитиноидными структурами относится к известному роду *Tetraonchus* Diesing, 1898. Третья схема с семью хитиноидными структурами принадлежит роду *Salmonchus* Spassky et Roytman, 1958.

Схемы IV ряда к нашей общей схеме не имеют непосредственного отношения и приводятся нами в качестве примера, дополняющего и подтверждающего принцип, отраженный в I, II и III рядах.

Приводимые нами узловые схемы вертикальных рядов в большинстве своем являются схемами количественного родового порядка, дающими начало горизонтальным рядам видов и родов за счет изменения формы и размеров хитиноидных прикрепительных структур и копулятивного аппарата, т. е. за счет качественных изменений. Приводимые гипотетически возможные схемы (в схеме обозначены сокращенно «г. ф.») либо существуют, но еще не найдены, либо, сыграв в процессе эволюции роль переходных, неустойчивых, не поддержанных естественным отбором форм,— дивергировали. Возможно, также, что некоторые гипотетические формы вымерли

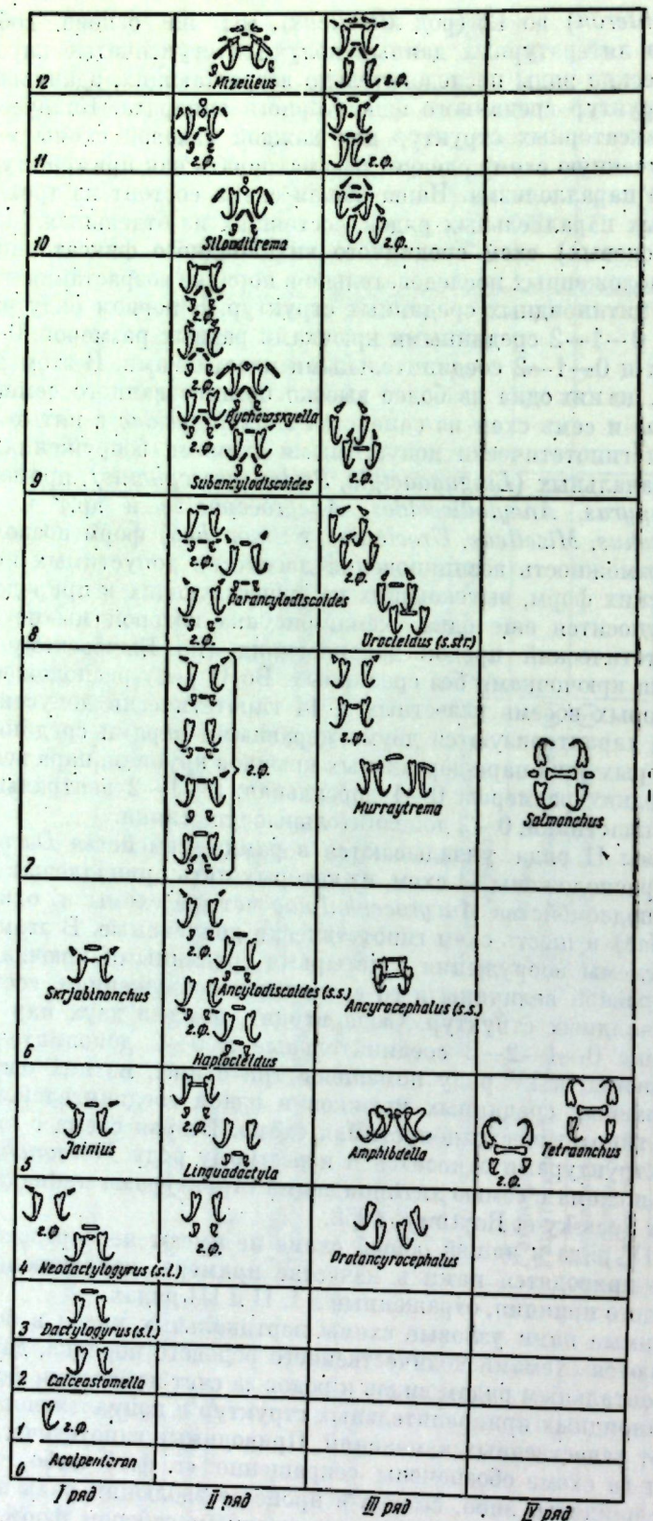


Рис. 1. Схема срединного хитиноидного фиксаторного аппарата моногеней некоторых семейств подотряда *Dactylogyrinea*

вместе со своими хозяевами. Большой интерес представляет каузальная сторона вопроса о причинах, вызвавших качественные и количественные изменения в хитиноидных фиксаторных структурах дактилогирин.

Поскольку этот вопрос представляет собой отдельную тему, разрабатывать которую мы не ставили своей целью в настоящей статье, мы ограничимся лишь высказыванием предположения, что один из ведущих факторов, вызвавших изменения в срединных фиксаторных хитиноидных структурах дактилогирин,— экологический фактор в сочетании с морфологическими особенностями жаберного аппарата хозяев (рыб).

Принцип, положенный в основу нашей схемы, по чисто морфологическим признакам, без анализа филогенетических связей облегчает обособление систематических групп дактилогирин и позволяет логически предугадать гипотетические, либо уже вымершие, либо существующие, но еще не найденные формы. О подобного рода попытках дать ступенчатые адаптивные параллельные ряды с известными и гипотетически возможными видами миксоспоридий, развивающихся по установленному Догелем (1954) принципу олигомеризации гомологичных органов, нами уже сообщалось в печати (Ахмеров, 1960).

Исходя из принципа количественного и качественного состава компонентов прикрепительного аппарата, мы считаем логичным выделение подсемейства *Neodactylogyrinae* subfam. nov., которое объединит формы с четырьмя (два срединных крючка и две соединительные пластинки — дорсальная и вентральная) и с шестью срединными хитиноидными прикрепительными структурами (те же два крючка, две соединительные и две дополнительные пластинки у вершин срединных крючков), помимо обычных семи пар краевых крючков. К первым относятся роды: *Neodactylogyrus* Price, 1938, *Falciunguis* Achmerow, 1952, *Gussevianus* gen. nov; ко вторым — пока единственный род *Skrjabinonchus* gen. nov.

В подсемействе *Dactylogyrinae* Bychowsky, 1933, остаются роды с тремя хитиноидными прикрепительными структурами (*Dactylogyrus* Diesing, 1850, *Paradactylogyrus* Thapar, 1948, описанный в Индии (Thapar, 1948) и *Dogielus* Bychowsky, 1936), описанный из р. Чу (Быховский, 1936) и без срединных прикрепительных структур (*Acolpenteron* Fischthal et Allison, 1940, и недавно выделенный (Быховский, Гусев, 1955) род *Pseudacolpenteron* Bychowsky et Gussev, 1955). Самостоятельность двух последних родов вызывает сомнение. В гельминтологической практике известны случаи уродства, как, например, монорхизм у акантоцефал рода Paracanthocephalus от рыб р. Амур (Ахмеров, Домбровская-Ахмерова, 1941; Ахмеров, 1959). Возникает мысль о том, не являются ли представители этих родов моногеней уродствами? В пользу подобного предположения говорит тот факт, что *Pseudacolpenteron ignotus* (Gussev, 1955) и *Neodactylogyris triaxonis* (Achmerow, 1952) comb. nov. имеют копулятивный аппарат одинаковой формы, паразитируют у одного и того же хозяина в одном и том же водоеме и даже имеют и одинаковую локализацию — жабры. Разница между этими двумя родами и видами заключается в том, что P. ignotus совершенно лишен срединных прикрепительных элементов, имея лишь 14 краевых крючочков, и встречается чрезвычайно редко — всего 4 экз. на 3 из 40 исследованных рыб. Так же редко встречаются и монорхи среди скребней. Из-за отсутствия сведений по развитию этих двух родов — *Acolpenteron* и *Pseudoacolpenteron* — мы воздерживаемся от окончательных выводов об их самостоятельности и условно оставляем в подсемействе *Dactylogyrinae* Bychowsky, 1936, хотя, если это не уродство, то эти два рода следовало бы выделить в самостоятельное семейство.

Перейдем к рассмотрению рода *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937. Этот род в нашем понимании в настоящее время сборный, поскольку он

включает формы с различным числом хитиноидных срединных фиксаторных структур. По существу род *Ancylodiscoides* (s. s.) Yamaguti, 1937, должен включать только один типичный вид — *A. parasiluri* Yamaguti, 1937 (с шестью срединными хитиноидными структурами). В дальнейшем к этому роду механически были причислены формы с большим количеством срединных хитиноидных структур, в результате чего образовался сборный род *Ancylodiscoides* (s. l.) с 29 видами, включающий формы с шестью, восемью и девятью хитиноидными структурами срединного фиксаторного аппарата. Согласно с принципом, лежащим в основе нашей схемы, следует из современного рода *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937 (s. l.), вывести все включенные в него формы с восемью хитиноидными срединными фиксаторными структурами и обосновать самостоятельный род *Parancylodiscoides* g. n. характерный для сомов семейства *Siluridae*. Далее, из того же рода *Ancylodiscoides* (s. l.) следует вывести все формы с девятью хитиноидными срединными фиксаторными структурами и обосновать самостоятельный род *Subancylodiscoides* gen. nov. специфичный для семейства *Bagridae*. Таким образом, в род, который мы называем *Subancylodiscoides*, переводятся виды с девятью срединными хитиноидными фиксаторными структурами, включающими два крупных срединных дорсальных крючка с одной соединительной пластинкой и двумя дополнительными пластинками на вершинах срединных крючков, два небольших срединных вентральных крючка с двумя соединительными пластинками: *S. strelkowi* (Achmerow, 1952) comb. nov., *S. rimsky-korsakowi* (Achmerow, 1952) comb. nov., *S. gigi* (Yamaguti, 1942) comb. nov.

Перейдем к краткому изложению диагнозов выделенных нами новых родов и подсемейств.

ПОДСЕМЕЙСТВО *NEODACTYLOGYRINAE* Achmerow, SUBFAM. NOV.

Диагноз. *Dactylogyridae*. Хитиноидное вооружение прикрепительного диска содержит 18—20 структур: краевое вооружение содержит семь пар краевых крючочков, срединное вооружение состоит из четырех-шести хитиноидных структур: два срединных крючка, две соединительные (вентральная и дорсальная) пластинки, а у некоторых родов еще две дополнительные пластинки у вершин срединных крючков. Кишечные стволы без боковых выростов, сливаются на заднем конце. Семенник одиночный. Вагинальный проток открывается большей частью на боку тела, реже на брюшной стороне, еще реже отсутствует. Подавляющее большинство видов паразитирует на *Cypriniformes*.

Типичный род: *Neodactylogyrus* Price, 1937. Другие роды: *Falciunguis* Achmerow. 1952, *Gussevianus* Achmerow, gen. nov. *Skrjabinonchus* Achmerow, gen. nov.

Род *Skrjabinonchus* Achmerow, gen. nov.

Диагноз. *Neodactylogyrinae*. Прикрепительное вооружение состоит из 20 хитиноидных структур: краевое вооружение — из семи пар обычных краевых крючочков, срединное — из двух срединных крючков, двух соединительных (вентральной и дорсальной) пластинок и двух дополнительных пластинок у вершины срединных крючков. Паразиты пресноводных карповых рыб.

Типичный вид: *S. lamellatus* (Achmerow, 1952) comb. nov.— с жабер амурского белого амура *Ctenopharyngodon idella*. Другие виды: *S. lewanweii* (Gussev, 1962) comb. nov. с жабер *Opsariichthys uncirostris* и *S. tichsiukangi* (Gussev, 1962) comb. nov. с жабер *Plagiognathops macrolepis* (оба из р. Ляо-хэ).

Род *Gussevianus* Achmerow, gen. nov.

Диагноз. *Neodactylogyrinae*. Прикрепительное вооружение состоит из 18 хитиноидных структур: краевое вооружение — из семи пар относительно крупных краевых крючочков; срединное — из двух срединных крючков с характерным треугольным выступом на месте перехода основной части в острие и двух соединительных пластинок (дорсальной и трехлучевой вентральной).

От близкого рода *Neodactylogyrus* Price, 1938, отличается наличием треугольного выступа на изгибе крючка и его локализацией.

Паразиты пресноводных рыб р. Амур.

Типичный и единственный вид: *G. pterocleidus* (Gussev, 1955) comb. nov. (приводится как пример качественных изменений родового порядка).

Далее следуют роды из подсемейств *Dactylogyrinae* Bychowsky, 1933, и недавно обоснованного Гусевым (1961) *Ancylodiscoidinae* Gussev, 1961.

Род *Jainius* Achmerow, gen. nov.

Диагноз. *Dactylogyrinae*. Прикрепительное вооружение состоит из 19 хитиноидных структур: краевое вооружение — из семи пар краевых крючочков, срединное — из двух срединных крючков, одной дорсальной соединительной пластинки и двух дополнительных пластинок у вершин крючков. Копулятивный аппарат спиралевидной формы. Паразит индийских пресноводных рыб.

Типичный вид, описанный Джейном (Jain, 1962) — *J. seenghali* (Jain, 1962) comb. nov., другой вид — *J. ritius* (Jain, 1962) comb. nov.

В работе Джейна (Jain, 1957a) был описан *Dactylogyrus multispiralis*, фиксаторный аппарат которого точно совпадает с нашей схемой гипотетически допустимого рода, в связи с чем, вместо гипотетической формы, в схему было введено родовое название *Jainia*. В дальнейшем анализ показал, что *D. multispiralis* Jain, 1957, очень похож на описанного Джейном (Jain, 1961) *Urocleidus polispiralis* Jain, 1961, с оторванными вентральными крючками, что могло случиться при снятии червя с жабер. Это обстоятельство вынудило закрыть основанный нами, но еще не опубликованный, род *Jainia* и перевести его в гипотетическую форму. Выход в свет статьи Джейна (Jain, 1962) с описанием двух новых видов дактилогирусов, строение фиксаторного аппарата которых точно совпадало со схемой, дало нам возможность восстановить основанный нами род, дав ему название Jainius. Следует заметить, что у индийских форм моногеней наблюдается явно выраженная тенденция к увеличению и изменению формы вентральной пластинки (у рода *Neodactylogyrus*) и образование полиспиральной формы копулятивного аппарата (у родов *Ancylodiscoides, Urocleidus* и частично *Dactylogyrus*).

Род *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937, emend.

Диагноз рода: *Ancylodiscoidinae*. Головных лопастей и глазных пятен по две пары. Прикрепительный диск резко отграничен от тела; фиксаторное вооружение диска включает 20 хитиноидных структур, из них: краевое вооружение состоит из семи пар мелких крючков эмбрионального типа, срединное вооружение — из шести структур, включающих пару крупных дорсальных крючков с одной дорсальной соединительной пластинкой и пару вентральных крючков меньшего размера с одной соединительной вентральной пластинкой, состоящей из двух сросшихся частей

Дорсальная пара крючков имеет характерное строение, отличное от других форм,— они короткие, с широкой основной частью, без наружных отростков, с трудно отличимыми внутренними отростками и без дополнительных пластинок у вершин крючков. Желточники хорошо развиты, имеют характерное строение: начинаются на уровне конца «глаза», следуют вдоль пищевода непарным тяжем и расходятся на правое и левое латеральные поля лишь около разветвления кишечника. Копулятивный аппарат состоит из копулятивной трубки и губернакулюма — кишечник двуветвистый, ветви соединяются на заднем конце тела. Паразит жабер сомов Дальнего Востока.

Типичный и единственный вид: *A. parasiluri* Yamaguti, 1937. Характерным для рода признаком является отсутствие дополнительных пластинок у вершин дорсальной пары крючьев.

Род *Parancylodiscoides* Achmerow, gen. nov.

Синоним: *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937, part.

Диагноз. *Ancylodiscoidinae* Gussev, 1961. Прикрепительное вооружение состоит из 22 хитиноидных элементов, из них краевое вооружение включает 14 краевых крючков, срединное — восемь структур: два дорсальных крючка с одной соединительной пластинкой и двумя дополнительными пластинками на вершинах, два вентральных крючка и одна вентральная соединительная пластинка.

Типичный вид: *P. asoti* (Yamaguti, 1937) comb. nov. с дальневосточных сомов *Parasilurus asotus* и *Silurus soldatovi* (Япония, Амур, Сунгари). Сюда относятся еще 25 видов из подсемейства *Ancylodiscoidinae* Gussev, 1961, срединное хитиноидное фиксаторное вооружение которых состоит из восьми структур.

Род *Subancylodiscoides* Achmerow, gen. nov.

Синоним: *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937, part.

Диагноз: *Ancylodiscoidinae*. Прикрепительное вооружение состоит из 23 хитиноидных элементов, из них краевое вооружение включает 14 краевых крючков, срединное — девять хитиноидных элементов: два крупных дорсальных крючка, одну крупную дорсальную соединительную пластинку, два относительно небольших вентральных крючка, две небольшие вентральные соединительные пластинки и две короткие дополнительные пластинки на вершинах дорсальных крючков.

Паразиты пресноводных *Bagridae* Дальнего Востока.

Типичный вид: *S. rimsky-korsakowi* (Achmerow, 1952) comb. nov.

Другие виды: *S. strelkovi* (Achmerow, 1952) comb. nov. и *S. gigi* (Yamaguti, 1942) comb. nov.

Основное отличие рода *Subancylodiscoides* от рода *Parancylodiscoides* заключается в большем количестве хитиноидных прикрепительных структур (у рода *Subancylodiscoides* две вентральные соединительные пластинки, у рода *Parancylodiscoides* одна).

Как можно видеть из общей схемы (см. рис. 1), эволюция срединных хитиноидных структур фиксаторного аппарата дактилогирин шла как по вертикали, так и по горизонтали. Развитие по вертикали всегда идет по пути количественных изменений за счет появления новых структур и образует схемы не ниже родового порядка; каждая схема может дать начало горизонтальному ряду качественных изменений. Развитие по горизонтали всегда носит качественный характер с образованием схем видового и родового порядков и проходит по двум направлениям:

1) изменения за счет формы крючьев и размеров их отдельных частей (отростков, основной части, острия) и за счет изменения формы и размеров соединительных пластинок;

2) изменения за счет уменьшения разницы в размерах дорсальной и вентральной пар крючьев.

Примеры количественных изменений наглядно отображены в вертикальных рядах схем вооружения и пояснений не требуют. Что касается примеров с качественными изменениями в пределах какого-либо одного отдельного переходного (или узлового) рода из схем вертикального ряда, то можно взять либо род *Dactylogyrus*, либо еще более многочисленный род *Neodactylogyrus* (s. l.), у которых можно построить ряды качественных изменений по форме и размерам срединных крючков, дорсальной и вентральной соединительных пластинок и краевых крючочков, т. е. изменений видового и даже родового порядков. Видимо, уже назрела необходимость ревизии рода *Dactylogyrus* и особенно *Neodactylogyrus* (s. l.) с точки зрения разделения их на группы (роды или подроды) по форме срединных крючков. Эта мысль была высказана впервые нами в 1941 г. в кандидатской диссертации. Тогда нами были выделены четыре типа крючков: «наноидный» — типа *D. nanus* «маллеоидный» — типа *D. malleus*, «сфирноидный» — типа *D. sphyrna* и «анхоратоидный» — типа *D. anchoratus*. Позже подобную мысль высказал А. В. Гусев (1955).

Такие же качественные изменения обнаруживаются и в роде *Ancylodiscoides* (s. l.), в последнее время значительно обогатившемся видами в результате исследования А. В. Гусевым и Ю. А. Стрелковым (1960) моногеней амурских сомов.

Как можно видеть из таблицы схем, в эволюции срединного хитиноидного фиксаторного аппарата дактилогирин количественный фактор имеет большое систематическое значение. Появление каждого нового хитиноидного элемента есть результат длительного процесса приспособления червя к особенностям строения жаберных лепестков и тычинок рыбы и к условиям водного режима. Жаберные лепестки рыб также непрерывно варьируют, приспосабливаясь к условиям часто меняющегося водного режима.

Таким образом, возникают два непрерывно варьирующих вариационных ряда: вариационный ряд внутривидовой изменчивости срединного хитиноидного фиксаторного аппарата дактилогирин, применяющегося к морфологическим особенностям жаберного аппарата рыб, и вариационный ряд жаберного аппарата рыб, применяющийся к требованиям водной среды. Все моногеней, форма фиксаторного аппарата которых отвечает требованиям естественного отбора, остались и продолжают развитие, а все остальные, не поддержанные естественным отбором, погибают.

Появлению того или иного хитиноидного элемента в срединном хитиноидном фиксаторном комплексе дактилогирин предшествуют длительные физиологические и биохимические процессы. На прикрепительном диске в местах, испытывающих повышенное напряжение, первоначально возникают мышечные уплотнения, постепенно переходящие в хитиноидное образование. Эти процессы возникновения вентральной пластинки хорошо видны на примере некоторых видов рода *Neodactylogyrus*. У рода *Skrjabinonchus* таким же образом возникли дополнительные пластинки. Зависимость и соответствие вариационного ряда фиксаторного аппарата дактилогирин от вариационного рода жаберного аппарата рыб можно кратко сформулировать так: адаптивные образования фиксаторного аппарата дактилогирин являются функцией требований морфо-экологического комплекса. Если провести упрощенную аналогию, то можно уподобить адаптивные приспособления перчатке, а морфо-экологический комплекс — руке. К экологическому комплексу мы относим температуру, солевой и газовый

состав воды, скорость ее течения, количество механических взвесей и т. п. К морфологическому комплексу — особенности строения жаберного аппарата рыб. В конечном итоге вариационный ряд фиксаторных структур дактилогирид зависит от вариационного ряда жаберного аппарата рыб, а последний зависит от сложного, непрерывно меняющегося комплекса экологических факторов. В таком сложном аспекте происходит возникновение хитиноидных фиксаторных структур дактилогирид. Так возникают узловые схемы количественного порядка, дающие начало родам, а от них появляются адаптивные качественные изменения, дающие начало видам. Все эти процессы протекают под непрерывным контролем естественного отбора. Если рассматривать нашу схему с подобных позиций, то отчетливо выступит значение количественного фактора в эволюции хитиноидного срединного фиксаторного аппарата дактилогирин и станет понятным преобладание гипотетически допустимых форм над реально существующими формами фиксаторных хитиноидных структур у этой группы гельминтов.

ВЫВОДЫ

1. В эволюции срединного хитиноидного фиксаторного аппарата дактилогирин количественные изменения имеют большое значение. Появление или редукция каждой отдельной хитиноидной структуры в срединном фиксаторном аппарате дактилогирин образует новую, узловую, переходную группу родового порядка, дающую начало качественным изменениям видового характера.

2. Узловые родовые схемы хитиноидного срединного фиксаторного аппарата дактилогирин, расположенные в порядке увеличения количества их структур, образуют вертикальные параллельные ступенчатые морфологические ряды, служа примером адаптивного морфологического параллелизма на основе полимеризации гомологичных органов. Каждая переходная родовая схема вертикального ряда дает начало горизонтальному ряду схем качественного, видового или родового порядка.

3. Количественные и качественные изменения срединного хитиноидного фиксаторного аппарата дактилогирин носят адаптивный характер и вызваны особенностями строения жаберного аппарата рыб в сочетании с рядом факторов экологического порядка.

4. Количественные (узловые, родовые) и качественные (видовые) изменения срединного хитиноидного фиксаторного аппарата дактилогирин протекают под непрерывным контролем естественного отбора.

5. На основе принципа количественных различий числа хитиноидных срединных фиксаторных структур дактилогирин выделено самостоятельное подсемейство *Neodactylogyrinae* subfam. nov. с четырьмя родами (из которых *Gussevianus* nov. gen. и *Skrjabinonchus* nov. gen. новые).

Род *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937 (s. l.) разделен на три рода: *Ancylodiscoides* Yamaguti, 1937 (s. s.), *Parancylodiscoides* gen. nov. и *Subancydiscoides* gen. nov. Наряду с известными, реально существующими родами даны гипотетически допустимые, либо вымершие, либо не обнаруженные узловые родовые схемы хитиноидного срединного фиксаторного аппарата дактилогирин. Выделен новый род *Jainius* с пятью структурами.

ЛИТЕРАТУРА

Ахмеров А. Х. 1941. Ленточные черви, сосальщики и скребни рыб р. Амура и их практическое значение (Дисс.). Л., Гос. пед. ин-т им. Герцена.

Ахмеров А. Х. 1952. Новые виды моногенетических сосальщиков рыб реки Амура.— Паразитол. сборник ЗИН АН СССР, 14, стр. 181—212.

Ахмеров А. Х. 1960. Миксоспоридии рыб бассейна р. Амура.— Рыбное хоз. внутренних водоемов, Латв.ССР, Рига, стр. 239—308.

Ахмеров А. Х., Домбровская-Ахмерова О. С. 1941. Новые *Acanthocephala* из рыб р. Амура.— Докл. АН СССР, 31, № 5, стр. 517—520.

Быховский Б. Е. 1936. Моногенетические сосальщики рыб р. Чу.— Труды Киргиз. комплексной экспедиции АН СССР, 3, № 1, стр. 245—275.

Быховский Б. Е., Гусев А. В. 1955. Материалы к познанию моногенетических сосальщиков с примитивным прикрепительным вооружением.— Труды Зоол. Ин-та АН СССР, 21, стр. 110—118.

Гусев А. В. 1955. Моногенетические сосальщики рыб системы р. Амура.— Труды Зоол. ин-та АН СССР, 19, стр. 172—398.

Гусев А. В. 1961. Новое подсемейство моногенетических сосальщиков (Monogenoidea).— Докл. АН СССР, 139, № 6, стр. 1480—1482.

Гусев А. В., Стрелков Ю. А. 1960. *Ancylodiscoides* (Monogenoidea) дальневосточных сомов (*Silurus* и *Parasilurus*).— Труды ЗИН АН СССР, 28, стр. 197—255. Материалы по паразитам дальневосточных морей.

Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., стр. 1—367.

Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.— Л., стр. 1—610.

Северцов А. Н. 1945. Общие вопросы эволюции. Собр соч., т. 3. М.— Л.

Jain S. L. 1957a. Monogenea of Indian fresh water fishes *Dactylogyrus multispiralis* n. sp. (subfam. *Dactylogyrinae*) from the gills filaments of *Silondia silondia* (Ham.) from Lucknow.— Indian Proc. of the Nat. Ac. of Sci. India, 27, sect. B, pt. 1, стр. 6—30.

Jain S. L. 1957b. Monogenea of Indian fresh water fishes VI. Three new trematodes belonging to the genus *Neodactylogyrus* Price, 1938 (fam. *Dactylogyridae*) from fresh water fishes of Lucknow, India.— Proc. Acad. Natur. Sci., 28, ser. B, pt. 1, стр. 53—63.

Jain S. L. 1961. Three new species of *Urocleidus* Müeller, 1934, with a proposal of its synonymy with *Haplocleidus* Müeller, 1937.— Ann. zool., 131, N 10, стр. 135—148. Agra.

Jain S. L. 1962. Monogenea of Indian fresh water fishes XI. Three new trematodes belonging to the genus *Dactylogyrus* Diesing, 1850.— Proc. of the first All-India Congr. of Zool. 1959, pt. 2, Scient. papers, стр. 432—439.

Kimpel H G. 1939. Studies on the taxonomy of the genus *Neodactylogyrus* with descriptions of a new species and the immunity of fresh water fishes to gills trematodes (*Gyrodactyloidea*). Privat publication (Цит. по Jain, 1957a).

Mizelle J. D., Donahue S. M. 1944. Studies on monogenetic trematodes, XI. *Dactylogyridae* from Algonquin Park fishes.— Amer. Midl. and Naturalist, 31, N 3, стр. 600—624.

Mizelle J. D., Klucka A. L. 1953. Studies on monogenetic trematodes, XIV. *Dactylogyridae* from Wisconsin fishes.— Amer. Midl. and Naturalist, 49, N 3, стр. 720—730.

Monako L. H., Mizelle J. D. 1955. Studies on monogenetic trematodes, XVII. The genus *Dactylogyrus*.— Amer. Midl. and Naturalist, 53, N 2, стр. 455—471.

Price E. M. 1938. A new species of *Dactylogyrus* with the proposal of a new genus.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., N 5, стр. 48—49.

Sproston N. 1946. A synopsis of the monogenetic trematodes.— Trans. Zool. Soc. London, 25, N 4, стр. 185—600.

Thapar G. S. 1948. A new monogenetic trematodes from the gills of an Indian fish *Catla catla* from Lucknow.— Indian. J. Helminthol., 1, N 1, стр. 1—10.

Yamaguti S. 1937. Studies on the helminth fauna of Japan. Fourteen new ectoparasitic trematodes of fishes. Publ. author. Tokyo, стр. 11—28.

Yin Wen-Yng, Sproston N. G. 1948. Studies on the monogenetic trematodes of China.— Sinensia, 19, N 1—6, стр. 55—85.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Ю. К. БОГОЯВЛЕНСКИЙ

СРАВНИТЕЛЬНО-ГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ ПНЕВМОГЕЛЬМИНТОВ ПОДОТРЯДА *STRONGYLATA* И НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ОБ ИХ ФИЛОГЕНИИ

В настоящей работе мы поставили перед собой задачу изучить и описать тонкое строение кутикулы и гиподермы нематоды подотряда *Strongylata — Syngamus skrjabinomorpha,* паразитирующей в трахеях домашних кур и гусей. Микроскопическое строение тканей *S. skrjabinomorpha* до настоящего времени никем не изучалось.

Кроме того, мы хотели сравнить структуру покровных тканей изучаемого гельминта с таковой паразитов бронхов и трахей крупного рогатого скота (*Dictyocaulus viviparus*) и свиней (*Metastrongylus elongatus, M. pudendotectus* и *M. salmi.*). Одновременно мы решили затронуть вопрос о филогенетических взаимоотношениях сравниваемых паразитов.

Изучалось более 20 половозрелых экземпляров *S. skrjabinomorpha.* Известно, что у взрослых паразитов, относящихся к семейству *Syngamidae,* самец и самка находятся перманентно в спаренном состоянии. При этом самец прочно прикрепляется бурсой к вульве самки и отходит от ее тела в виде «стебелька». У представителей этого семейства самки намного крупнее самцов. Так, длина тела изучаемых нами самок *S. skrjabinomorpha* достигала 18—20 мм, а длина самцов не превышала 4 мм.

Для исследования использовалась неоднократно описанная нами (Богоявленский, 1959, 1960, 1962) методика. Парафиновые срезы толщиной 6—7 μ окрашивались, по Маллори, гемалаун-эозином, гемалаун-эозин-оранжем, по Матису, и железным гематоксилином, по Гейденгайну.

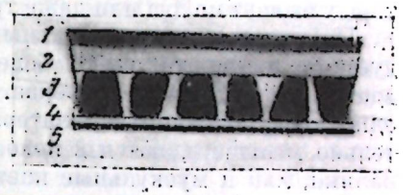
КУТИКУЛА

Вызывает удивление тот факт, что кутикула самцов и самок, несмотря на столь большое различие в их величине (самки в четыре раза длиннее и вдвое толще самцов), имеет приблизительно одинаковую толщину, колеблющуюся от 1,2 до 1,5 μ. Половой диморфизм паразитов не влияет также и на структуру кутикулы, которая у *S. skrjabinomorpha* состоит из четырех слоев и базальной мембраны.

Наружную часть кутикулы *S. skrjabinomorpha* составляет корковый слой. На продольных срезах видно, что с периферической стороны его поверхность, вследствие наружной кольчатости кутикулы, неровная. На поперечных срезах корковый слой обычно имеет различную толщину, что связано с местом среза по отношению к наружным кольцам кутикулы червя. В тех случаях, когда срез проходит в углублении между кольцами, естественно, корковый слой выглядит наиболее тонким (0,15—0,20 μ),

а на вершине каждого кольца его толщина достигает максимума (0,30—0,35 μ). При изучении не очень тонких скошенных срезов создается ложное впечатление о прерывистости коркового слоя. Однако на основании просмотра большого числа препаратов у нас создалось вполне определенное мнение о том, что эта иллюзорная прерывистость образуется в том случае, когда срез проходит через два соседних кольца кутикулы. При окраске, по Маллори, и железным гематоксилином корковый слой выглядит наиболее интенсивно окрашенным.

С корковым слоем граничит сравнительно толстый (около 0,4 μ) гомогенный (см. рис.). Структура последнего вполне соответствует его названию. Никаких канальцев или фибрилл в нем, как и в гомогенном слое кутикулы изученных нами (Богоявленский, 1963) пневмогельминтов млекопитающих, мы не обнаружили.



Схематическое изображение кутикулы *Syngamus skrjabinomorpha* при поперечном разрезе паразита

1 — корковый слой; *2* — гомогенный; *3* — слой продольных тяжей; *4* — базальный; *5* — базальная мембрана

К внутренней стороне гомогенного слоя у *S. skrjabinomorpha* примыкает наиболее толстый (0,5—0,6 μ) слой кутикулы — слой продольных тяжей. Однако, в отличие от аналогичного слоя кутикулы пневмогельминтов млекопитающих, исследуемый слой имеет некоторые специфичные черты строения, заключающиеся в том, что продольные тяжи его в своем сечении представляют не овалы, как у пневмогельминтов, а своеобразные неправильные трапеции. Эти тяжи так же интенсивно окрашиваются, как и корковый слой.

Если в кутикуле у пневмогельминтов млекопитающих к слою продольных тяжей непосредственно примыкает базальная мембрана, то у исследуемого паразита можно отметить наличие очень тонкого (0,05—0,09 μ) промежуточного базального слоя. Иногда на тонких поперечных срезах удается различить в базальном слое незначительную исчерченность, которая, по-видимому, обусловливается прохождением опорных мускульных фибрилл.

Базальная мембрана, толщина которой не превышает 0,02 μ, всеми применяемыми нами методами, окрашивается темнее базального слоя.

Наибольшего развития кутикула достигает в переднем конце паразита, где ее толщина достигает как у самок, так и у самцов 2,0 μ. Это утолщение кутикулы достигается главным образом за счет увеличения толщины слоя продольных тяжей.

ГИПОДЕРМА

Гиподерма у *Syngamus skrjabinomorpha,* как и у большинства фазмидиевых нематод, представлена тонкой (0,3—0,5 μ) субкутикулой, расположенной между кутикулой и слоем соматической мускулатуры, и четырьмя продольными утолщениями этой субкутикулы — продольными валиками или линиями.

Субкутикула и продольные валики состоят из синцитиальной ткани, пронизанной фибриллами, содержащей большое количество вакуолей. Ядра обнаружены в продольных валиках. В отличие от пневмогельминтов млекопитающих и большинства других фазмидиевых нематод, у *S. skrjabinomorpha* они располагаются не только в латеральных, но и в медиальных валиках и только у самцов. У последних чаще встречаются гигантские

ядра овальной формы, относительно богатые хроматином, с хорошо окрашивающимся ядрышком. Продольная ось этих ядер достигает 15 μ, в то время как ширина самих валиков составляет 24—28 μ. Наряду с гигантскими ядрами в медиальных валиках исследуемого гельминта встречаются также небольшие округлые ядра с длинной осью, равной 3—4 μ. Эти ядра попадаются значительно реже и, как правило, на каждом поперечном срезе их можно встретить не более одного.

Для латеральных валиков *S. skrjabinomorpha* также характерны крупные овальные ядра. Мелких ядер мы в них не встречали. Латеральные валики, как и медиальные, вообще содержат небольшое количество ядер, так что далеко не на всех поперечных срезах они видны, хотя на некоторых бывает по два или даже три ядра.

По сравнению с продольными валиками аскаридат таковые у исследуемого гельминта имеют более широкое основание и намного меньше вдаются в полость тела червя. Форма их у особей различного пола не одинакова. У самок как латеральные, так и медиальные валики значительно меньше вдаются в полость тела червя, чем у самцов. Продольные валики, как и мускульные клетки, не выступают у самок больше чем на 6—7 μ, иначе говоря, кожномускульный мешок у них развит чрезвычайно слабо. Исключение составляет передний конец паразита, где продольные линии становятся более массивными. Но и здесь латеральные и медиальные валики вдаются в полость тела примерно на одно и то же расстояние.

У самцов в передней части тела медиальные валики выступают в полость тела более чем на 30 μ, а в средней и задней — на 14—15 μ. Они не имеют в своем основании утоньшения типа ножки, как это бывает у аскаридат. Латеральные валики самцов *S. skrjabinomorpha* не вдаются в полость глубже, чем плазматические части мускульных клеток, достигая 12 μ. Толщина кожномускульного мешка их также равна 12—14 μ.

Нами и ранее отмечалась прямая зависимость между толщиной кутикулы и толщиной слоя соматической мускулатуры. В свою очередь, можно также констатировать связь между степенью развития мускульного слоя и величиной продольных линий. Для гельминтов, имеющих хорошо развитый слой соматической мускулатуры, характерны мощные, глубоко вдающиеся в полость тела продольные валики, а для паразитов с плохо развитой мускулатурой типичны незначительно выступающие валики. Естественно, что паразитам, которым приходится в зависимости от различных причин, обусловленных их образом жизни, претерпевать сильные нагрузки, свойствен более развитый кожномускульный мешок. У *S. skrjabinomorpha* самец намного короче и тоньше самки. У перманентно спаренных особей к стенке трахеи одновременно прикрепляются передними концами самка и самец; при этом последний служит дополнительной опорой. Таким образом, на долю самца приходится значительно большая нагрузка, чем на самку. Это обстоятельство, по-видимому, дает возможность объяснить столь не соответствующее размерам сильное развитие кутикулы, продольных линий и всего кожномускульного мешка у самцов исследуемых гельминтов по сравнению с самками.

Субкутикулярный слой у *S. skrjabinomorpha* еще более тонкий (0,5 μ), чем у изученных метастронгилид. В нем можно наблюдать относительно редкие, различно ориентированные фибриллы, однако какого-либо разделения его на зоны по характеру этих фибрилл, как мы делали у большинства других нематод, четко провести нельзя.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 1941 г. К. И. Скрябиным была опубликована работа «О филогенетической взаимосвязи нематод подкласса *Phasmidia*», в которой автор подробно останавливается на вопросе, касающемся филогенеза представителей надсемейства подотряда *Strongylata*. В приведенной работе автор разбирает систематические и филогенетические отношения таксономических групп, покровные ткани представителей которых нами изучались.

Прежде всего обратим внимание на систематические и филогенетические взаимоотношения между двумя семействами — *Dictyocaulidae* (представитель — *Dictyocaulus viviparus*) и *Metastrongylidae* (представители — *Metastrongylus elongatus, M. pudendotectus* и *M. salmi*). На основании всестороннего анализа К. И. Скрябин предложил исключить подсемейство *Dictyocaulinae* из надсемейства *Metastrongyloidea* и считать его за самостоятельное семейство надсемейства *Trichostrongyloidea*. Следовательно, по системе Скрябина, *Dictyocaulus viviparus* и представители рода *Metastrongylus* принадлежат соответственно различным надсемействам. Сравнивая микроскопическое строение покровных тканей этих паразитов, мы пришли к выводу, что все изученные нами нематоды рода *Metastrongylus* и *D. viviparus* имеют почти одинаковое строение кутикулы и гиподермы (у *D. viviparus* кутикула и субкутикула немного толще, чем у исследованных представителей метастронгилид).

Отсутствие существенных отличий в строении покровных тканей у видов, принадлежащих к различным надсемействам, на наш взгляд, еще не говорит о систематической близости этих видов и против выделения их в два надсемейства. Очевидно, в данном случае общность строения кожномускульного мешка зависит, в первую очередь, от общности экологических факторов, а именно от адаптации паразитов к местам обитания. Такое объяснение не противоречит утверждению Скрябина о том, что «*Metastrongyloidea* составляют самостоятельную ветвь того ствола, который объединял *Prostrongylata* с *Trichostrongyloidea*» (Скрябин, 1941, стр. 333).

Не менее интересен анализ систематических и филогенетических взаимоотношений между метастронгилидами и сингамидами, описанию строения покровных тканей представителя которых (*S. skrjabinomorpha*) посвящена настоящая работа. Как известно, семейство *Syngamidae* входит в надсемейство *Strongyloidea*. Скрябин считает, что предками надсемейства *Strongyloidea* были нематоды надсемейства *Metastrongyloidea*, а семейство *Syngamidae* рассматривает как связующее звено между ними. Для доказательства близкой связи сингамид с метастронгилидами Скрябин указывает на следующие общие для них признаки. «Прежде всего они (т. е. сингамиды — *Ю. Б.*), подобно метастронгилидам, являются пневмогельминтами. Больше того, в своем биологическом цикле они используют в качестве добавочного хозяина дождевых червей и моллюсков, как это обязательно для истинных метастронгилид. Однако сингамиды используют указанных добавочных хозяев не облигатно, как метастронгилиды, а лишь факультативно» (Скрябин, 1941, стр. 333).

Гипотеза Скрябина о том, что нематоды надсемейства *Stongyloidea* произошли от нематод надсемейства *Metastrongyloidea* рядом исследователей была подвергнута сомнению. Так, например, Доуэрти (Dougherty, 1949) наиболее примитивными формами в подотряде *Strongylata* считает сингамид, принадлежащих к надсемейству *Stongyloidea*.

Р. С. Шульц (1951) предполагает, что метастронгилоидеи произошли от трихостронгилоидей, не связывая первых со стронгилоидеями.

Своеобразного мнения придерживается Т. И. Попова (1958), которая, с одной стороны, как и Р. С. Шульц, утверждает, что надсемейство *Stron-*

gyloidea происходит непосредственно от примитивных стронгилят *(Prostrongylata)*, а с другой,— поддерживает взгляд Скрябина о филогенетической близости между семейством *Syngamidae,* принадлежащим к надсемейству *Strongyloidea,* и метастронгилоидеями.

Точку зрения Скрябина отстаивает К. М. Рыжиков (1949), который на основании изучения сингамид получил новые дополнительные данные. При этом он считает, что наиболее древние из сингамид — виды рода *Mammomonogamus.* Для доказательства он приводит ряд аргументов. На некоторых из них мы кратко остановимся. Так, маммомоногамусы, как и метастронгилиды, паразитируют только у млекопитающих. Кроме того, у маммомоногамусов и у метастронгилид имеется ряд общих морфологических признаков, которые отсутствуют у других сингамид. Для обеих групп характерно наличие цервикальных сосочков, а также сходная форма яйца и строение его оболочки.

Однако между разбираемыми группами есть некоторые различия, основным из которых Рыжиков считает приобретение маммомоногамусами способности находиться в состоянии перманентной копуляции. Автор вполне логично связывает такую копуляцию у сингамид с переходом паразитов из тканей легких и бронхов — мест локализации метастронгилид — в просвет трахей, ларинкса и носовой полости — мест локализации маммомоногамусов. Естественно, что в трахее и носовой полости гельминтам надо более основательно прикрепляться к стенкам органа, иначе они могут быть выброшены из организма сильной струей воздуха при кашле и чихании хозяина. Перманентную копуляцию самки и самца Рыжиков считает приспособлением паразитов для их фиксации в местах локализации. Самец, прочно удерживая бурсой тело самки и прикрепляясь другой стороной при помощи ротовой капсулы к поверхности органа хозяина, дополнительно укрепляет в организме хозяина самку, тело которой крупнее и подвержено большей опасности удаления.

Наши данные, касающиеся микроскопического строения кутикулы и гиподермы *Syngamus skrjabinomorpha,* вполне подтверждают концепцию Рыжикова о значении перманентного спаривания паразитов. Действительно, кажущееся на первый взгляд странным чрезмерное развитие кутикулы и гиподермы у сингамусов самцов находит естественное объяснение, если мы будем связывать это явление как с биологией целого организма, так и с функцией отдельных его структур.

Сравнительно-морфологические исследования кутикулы и гиподермы нематод надсемейства *Metastrongyloidea — Metastrongylus elongatus, M. pudendotectus, M. salmi,* являющихся паразитами бронхов свиней, и тех же тканей представителя надсемейства *Strongyloidea — Syngamus skrjabinomorpha* — паразита трахей кур и гусей — приводят к выводу о том, что покровные ткани всех этих видов построены очень сходно. Представители обоих надсемейств имеют кутикулу со слоями одинаковыми и по структуре и по расположению, за исключением базального слоя. Гиподерма их также не имеет существенных различий. Столь сходное строение кутикулы и гиподермы представителей надсемейств *Metastrongyloidea* и *Strongyloidea* говорит о близких родственных отношениях между этими надсемействами. В филогенетической близости надсемейств *Metastrongyloidea* и *Strongyloidea* сомневаться не приходится. Об этом свидетельствуют многие факты, приведенные Рыжиковым, а также наши данные по гистологической структуре их покровов. Однако может возникнуть вопрос о том, в каком направлении шла эволюция. Виды ли надсемейства *Metastrongyloidea* были предками паразитов надсемейства *Strongyloidea,* или наоборот? В настоящее время можно считать доказанным (Скрябин, 1941), что аскаридаты, спирураты и филяриаты возникли позднее, чем стронгиляты.

Сравнительно-гистологический анализ покровных тканей нематод подотрядов *Ascaridata, Spirurata* и *Filariata,* изученных нами (Богоявленский, 1959, 1960, 1961, 1962а—в), и пневмогельминтов подотряда *Strongylata* показывает, что изучаемый представитель сингамид (*Syngamus skrjabinomorpha*) стоит ближе к этим перечисленным подотрядам, чем к описанным видам метастронгилид. Это заключение мы позволяем себе сделать на основании следующих фактов.

1. Кутикула нематод, относящихся к подотрядам *Ascaridata, Spirurata* и *Filariata,* состоит из пяти слоев и более. Кутикула у *Syngamus skrjabinomorpha* также содержит пять слоев (считая базальную мембрану), в то время как у метастронгилид она имеет только четыре слоя.

2. У *S. skrjabinomorpha,* как и у аскаридат, спируратов и филяриат, кутикула значительно толще таковой у метастронгилид. Более толстая кутикула у сингамид развивается, по-видимому, как приспособление в связи с переходом этой группы к паразитированию в трахеях и так же, как и перманентное спаривание особей обоего пола, связано с освоением новых условий существования.

3. Для кутикулы изучаемого представителя сингамид характерно наличие базального слоя, отсутствующего у метастронгилид, но почти всегда имеющегося в кутикуле аскаридат, спируратов и филяриат.

4. Гиподерма у *Syngamus skrjabinomorpha* содержит не один, как у метастронгилид, а два типа ядер — гигантские овальной формы, с продольной осью 12—15 μ и мелкие округлые, с продольной осью 3—4 μ. Как правило, в гиподерме аскаридат, спируратов и филяриат обычно содержатся два типа ядер и более.

Изложенные факты дают основание полагать, что сингамиды представляют собой в филогенетическом отношении более молодую группу, чем метастронгилиды. А так как сингамиды относятся к надсемейству *Strongyloidea,* то, по всей вероятности, паразиты данного надсемейства произошли от форм надсемейства *Metastrongyloidea.*

Таким образом, изучение тонкой морфологии покровных тканей наряду с биологическими и анатомическими данными, приведенными К. М. Рыжиковым, говорят в пользу точки зрения К. И. Скрябина о том, что виды надсемейства *Metastrongyloidea* были предками видов надсемейства *Strongyloidea.*

ВЫВОДЫ

1. У *Syngamus skrjabinomorpha* самцы и самки имеют одинаковой толщины кутикулу, состоящую из четырех слоев и базальной мембраны.

2. Гиподерма *S. skrjabinomorpha* представлена четырьмя валиками и субкутикулой.

3. Медиальные валики самцов *S. skrjabinomorpha* содержат крупные и мелкие ядра. В медиальных валиках самок ядер вообще не обнаружено.

4. Латеральные валики изучаемых паразитов обоего пола содержат только крупные ядра.

5. Сравнительно-гистологический анализ покровных тканей представителя надсемейства *Strongyloidea — S. skrjabinomorpha* — и представителей надсемейства *Metastrongyloidea* позволяет подтвердить существующее мнение о тесной филогенетической связи между этими надсемействами.

6. Наши гистологические данные наряду с биологическими и анатомическими данными, приведенными К. М. Рыжиковым, говорят в пользу точки зрения Скрябина о том, что формы надсемейства *Metastrongyloidea* были предками форм представителей надсемейства *Strongyloidea.*

ЛИТЕРАТУРА

Богоявленский Ю. К. 1959. Тонкое строение гиподермы некоторых представителей аскаридат.— Acta parasitologica Lithuanica, 2, стр. 83—95.
Богоявленский Ю. К. 1960. Строение кутикулы некоторых представителей аскаридат.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 10, стр. 58—67.
Богоявленский Ю. К. 1961. Сравнительно-гистологическое исследование строения кутикулы представителей разных групп спирурат. Helminthologia, 3, стр. 38—46.
Богоявленский Ю. К. 1962а. К вопросу о строении кутикулы и гиподермы *Spirocerca lupi* (Rudolphi 1809).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 11, стр. 32—37.
Богоявленский Ю. К. 1962б. Тонкая структура гиподермы разных видов спирурат.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 12, стр. 14—18.
Богоявленский Ю. К. 1962в. Гистологическое строение кутикулы и гиподермы нематоды *Setaria equina* (Abildgaard, 1789).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 12, стр. 9—13.
Богоявленский Ю. К. 1963. К вопросу о строении кутикулы и гиподермы ряда нематод подотряда *Strongylata*, паразитирующих в трахеях и бронхах млекопитающих.— Helminthologia, 4, № 1—4.
Попова Т. И. 1958. К вопросу о филогенетических взаимоотношениях нематод надсемейства *Strongyloidea* Weinland, 1958. Работы по гельминтологии к 80-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР, стр. 279—284.
Рыжиков К. М. 1949. Сингамиды домашних и диких животных. Основы нематодологии, т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, стр. 27—34.
Скрябин К. И. 1941. О филогенетической взаимосвязи нематод подкласса *Phasmidia*.— Зоол. ж. 20, вып. 3, стр. 327—340.
Шульц Р. С. 1951. Филогенез нематод подотряда стронгилят и перестройка системы *Metastrongyloidea*.— Докл. АН СССР, 80, № 2, стр. 293—296.
Dougherty E. C. 1949. The phylogeny of the Nematode family *Metastrongylidae* Leiper (1908). A correlation of hist and symbiote evolution.— Parasitolog, 39, N 3—4, стр. 222—234.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Ю. К. БОГОЯВЛЕНСКИЙ

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ГИСТОЛОГИЧЕСКОМ СТРОЕНИИ ПОКРОВНЫХ ТКАНЕЙ НЕКОТОРЫХ НЕМАТОД ПОДОТРЯДА *STRONGYLATA*

Настоящая работа посвящена описанию микроскопического строения кутикулы и гиподермы трех видов нематод подотряда *Strongylata*, паразитирующих в желудочно-кишечном тракте птиц и млекопитающих — *Amidostomum anseris* (Zeder, 1800), Railliet et Henry, 1909, *Epomidiostomum orispinum* (Molin, 1861) Scurat, 1918 и *Ostertagia (O.) ostertagia* (Stiles, 1892) Ransom, 1907. Представители первых двух видов были взяты из-под кутикулы мышечного желудка белолобого гуся (*Anser albifrons*). Изучались 12 экз. *A. anseris* и 14 экз. *E. orispinum*.

Исследуемые представители *O. ostertagia* в числе 10 экз. были взяты из сычуга крупного рогатого скота.

Все изучаемые гельминты представлены в равном количестве половозрелыми экземплярами обоего пола.

Целесообразность данной работы диктуется следующими обстоятельствами: во-первых, отсутствием литературных данных о микроскопическом строении покровных тканей исследуемых видов гельминтов, во-вторых, на основании изучения тонкой морфологии кутикулы и гиподермы этих видов мы хотим затронуть вопрос о систематическом положении некоторых из них.

Так, существуют различные точки зрения в отношении положения рода *Amidostomum*, к которому относятся представители одного из изученных нами видов — *A. anseris*. Травассос (Travassos, 1937) относил этот род к надсемейству *Trichostrongyloidea*, а группа авторов определителя паразитических нематод — К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова, Р. С. Шульц, Т. И. Попова, С. Н. Боев и С. Л. Делямуре считали его принадлежащим к надсемейству *Strongyloidea*.

При описании строения покровов *O. ostertagia* мы позволили себе сравнить их с теми же тканями других, ранее описанных нами нематод надсемейства *Trichostrongyloidea*, паразитирующих в различных органах и тканях крупного рогатого скота, надеясь, тем самым, выяснить зависимость структурных особенностей кутикулы и гиподермы исследуемого паразита от среды его обитания.

Структурные особенности кутикулы и гиподермы *A. anseris* и *E. orispinum* для краткости изложения мы будем описывать одновременно.

При изготовлении препаратов мы использовали многократно описанную нами (Богоявленский, 1960, 1961, и др.) методику. Материал фиксировался в жидкости Ценкера с уксусной кислотой и в 10%-ном формалине. Поперечные, продольные и косые срезы толщиной в 5—6 μ окрашивание. Поперечные, продольные и косые срезы толщиной в 5—6 μ окрашивались гемалаун-эозином, железным гематоксилином, по Гейденгайну, гематоксилином, по Караччи, с эозином, орсеином и по Маллори.

AMIDOSTOMUM ANSERIS И *EPOMIDIOSTOMUM ORISPINUM*

КУТИКУЛА

Кутикула обеих изучаемых форм состоит из одних и тех же слоев, расположенных в одном и том же порядке. Незначительная разница заключается только в ее толщине. У *E. orispinum* она не превышает у самцов 5 μ, а у самок 6 μ, в то время как самцы *A. anseris* имеют кутикулу, равную 9—10 μ, а самки — 10—11 μ.

Периферическую часть кутикулы составляет темно-окрашивающийся тонкий плотный слой, который, по аналогии с другими нематодами, мы именуем наружным корковым (рис. 1). Его толщина приблизительно одинакова у обоих видов и не превышает 0,2 μ.

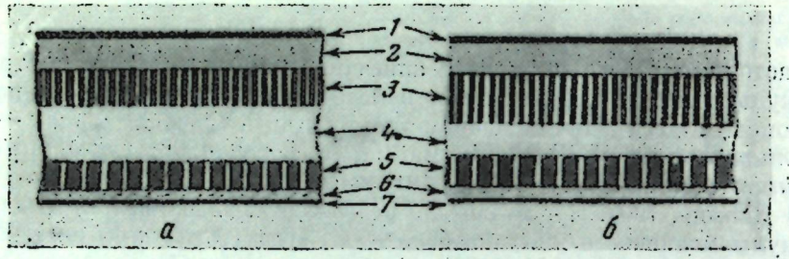


Рис. 1. Схематическое изображение кутикулы *Amidostomum anseris* и *Epomidiostomum orispinum* при поперечном разрезе паразита

а — A. anseris; б — E. orispinum: 1 — наружный корковый слой; *2* — внутренний корковый; *3* — наружный пластинчатый; *4* — гомогенный; *5* — внутренний пластинчатый; *6* — базальный; *7* — базальная мембрана

Кнутри от него располагается более светлый, однородно красящийся внутренний корковый слой. У обоих видов его толщина колеблется от 2,5 до 3,0 μ. При тщательном наблюдении иногда удается в этом слое заметить тончайшие фибриллярные образования в виде крупнопетлистой сетки.

К внутренней стороне его примыкает наружный пластинчатый слой. На поперечных срезах он представлен вытянутыми темными пластинками, обычно неправильной формы. Эти пластинки, по-видимому, выполняющие ту же функцию, что и волокна волокнистого слоя аскаридат, у исследуемых гельминтов располагаются в радиальной плоскости паразита. Толщина наружного пластинчатого слоя у *E. orispinum*, несмотря на то, что кутикула у этого вида тоньше, чем у *A. anseris*, превышает таковую у последнего. У *A. anseris* она колеблется от 2 до 2,5 μ, а у *E. orispinum* иногда достигает 3,5 μ.

Между наружным пластинчатым слоем, находящимся ближе к субкутикуле, и внутренним пластинчатым слоем в кутикуле изучаемых видов лежит гомогенный (матриксовый) слой. Он вполне однороден и по интенсивности окраски подобен внутреннему корковому слою. Однако при окраске по Маллори, он принимает более фиолетовый оттенок, чем внутренний корковый слой. У *A. anseris* гомогенный слой наиболее мощный. Его толщина 3—4,5 μ. В кутикуле *E. orispinum* гомогенный слой значительно тоньше — не превышает 2 μ.

Внутренний пластинчатый слой структурно не отличается от наружного. У обоих видов толщина его сильно варьирует, однако обычно он бывает тоньше наружного пластинчатого. Пластинки его также имеют неправильную форму и на поперечных срезах выглядят более широкими, чем таковые в наружном волокнистом слое.

Между указанным внутренним пластинчатым слоем и базальной, или пограничной, мембраной в кутикуле *A. anseris* и *E. orispinum* располагается базальный слой. Его толщина у обоих видов приблизительно одинакова — 0,9—1,2 μ. При окраске по Маллори и гемалаун-эозином он выглядит, как и внутренний корковый слой. Базальный слой пронизывает густая мелкопетлистая сеть тонких волоконец, которые, по всей вероятности, являются опорными фибриллами мускульных клеток.

Базальная мембрана у обоих видов окрашивается интенсивнее прочих слоев кутикулы. Толщина ее не превышает 0,1 μ. Поперечной исчерченности в базальной мембране мы не заметили. Отсутствие видимой исчерченности базальной мембраны ни коим образом не говорит о том, что через нее в базальный слой не проходят опорные фибриллы мускульных клеток. На основании большого фактического материала у нас создалось вполне определенное мнение, что именно в базальном слое кутикулы нематод происходит закрепление опорных фибрилл мускульных клеток (Богоявленский, 1961).

В данном случае опорные мускульные фибриллы, несомненно, проходят через базальную мембрану, но ввиду того, что они окрашиваются приблизительно так же, как базальная мембрана, то при незначительной толщине последней эти фибриллы становятся незаметными.

ГИПОДЕРМА

Гиподерма обоих исследованных видов нематод построена также одинаково. Как для *A. anseris*, так и для *E. orispinum* характерна тонкая (1, 2 μ) светло-окрашивающаяся субкутикула, пронизанная различно ориентированными фибриллами. В каждом участке субкутикулы можно видеть приблизительно равное количество продольных, косых и радиальных фибрилл.

Ядер в субкутикуле обнаружено не было. Латеральные валики у обоих видов имеют широкое основание и, как правило, не вдаются в полость тела больше, чем на 15 μ. Ядра лежат только в латеральных валиках. Обычно на поперечных срезах видно одно ядро, реже — два. Ядра имеют округлую форму, иногда овальную. Наибольшая ось таких ядер равняется 10—12 μ. Они сравнительно богаты хроматином и содержат одно ядрышко.

Фибриллярный скелет латеральных валиков устроен следующим образом. Выходящие из субкутикулы фибриллы, переплетаясь между собой, распадаются в валике на два пучка, один из которых проходит по периферии валика, а другой тянется параллельно кутикуле (на поперечных срезах), от которой, в свою очередь, отходят также к периферии валика более мелкие пучки фибрилл.

Медиальные валики выступают в полость тела паразита на 25—30 μ. Они, как и таковые у аскаридат (Богоявленский, 1959), на поперечных срезах представляются сидящими как бы на тонких ножках, расширяясь по мере удаления от кутикулы. Ядер они не содержат.

Между многочисленными фибриллами, выходящими из субкутикулы и более или менее равномерно распределяющимися в ткани валиков, лежат разного калибра вакуоли.

OSTERTAGIA OSTERTAGIA

КУТИКУЛА

У самцов и самок *O. ostertagia* кутикула не отличается по толщине, которая в различных участках тела гельминта одинакова и не превышает 1,2 μ.

Периферическую часть кутикулы составляет темноокрашивающийся всеми использованными нами методами окраски корковый слой (рис. 2). Он вполне однороден, и какого-либо подразделения его на два слоя, как это наблюдается у аскаридат, здесь провести нельзя. Его толщина колеблется от 0,15 до 0,25 μ.

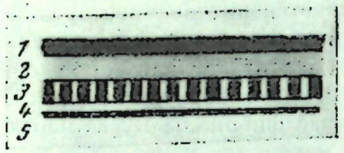


Рис. 2. Схематическое изображение кутикулы *Ostertagia ostertagia* при поперечном разрезе паразита

1 — корковый слой; *2* — гомогенный; *3* — пластинчатый; *4* — базальный; *5* — базальная мембрана

С корковым слоем граничит светлый, наиболее широкий (0,3—0,4 μ) гомогенный слой. В нем также нет ни канальцев, ни волокон. По-видимому, пронизывающие кутикулу образования, описываемые Толдтом (Toldt, 1899) как канальцы, а Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1904) — как фибриллы, характерны только для кишечных форм нематод, в частности для аскаридат.

Поверхностные слои кутикулы нематод, паразитирующие не в просвете кишечника, обычно не содержат ни канальцев, ни волокон.

Кнутри от гомогенного слоя лежит характерный также почти для всех фазмидиевых нематод пластинчатый или волокнистый слой, выполняющий, надо полагать, ту же функцию, что и слой продольных тяжей у *Dictyocaulus viviparus* (Богоявленский, 1962—1963) и некоторых других нематод.

На поперечных срезах эти пластинки выглядят прямоугольными, а на продольных напоминают волокна. Окрашиваются они более интенсивно, чем гомогенный слой, но значительно светлее коркового. Толщина пластинчатого слоя 0,25—0,30 μ. К внутренней стороне пластинчатого слоя примыкает сравнительно тонкий (0,15—0,20 μ) базальный. При окраске по Маллори он принимает тот же оттенок, что и гомогенный, но из-за наличия тонкой сети фибрилл кажется более темным. Базальная мембрана хорошо заметна как на продольных, так и на поперечных срезах. По отношению ко всей кутикуле у данного вида она очень толстая (0,1 μ) и интенсивно окрашивается гематоксилином. Заметной исчерченности не содержит.

Таким образом, кутикула *O. ostertagia* состоит из пяти слоев: 1) коркового, 2) гомогенного, 3) пластинчатого, 4) базального и 5) базальной мембраны.

ГИПОДЕРМА

Гиподерма *O. ostertagia* имеет типичное для всех фазмидиевых нематод строение. Она включает в себя субкутикулу и четыре продольных валика. Все гиподермальные образования состоят из синцитиальной ткани, содержащей многочисленные разнокалиберные вакуоли, пронизанной сетью фибрилл.

Ядра в гиподерме у *O. ostertagia* располагаются только в латеральных валиках. Все ядра приблизительно одинакового размера, обычно овальной или округлой формы. Их наибольшая ось составляет 4—5 μ.

В отличие от других изучаемых нами нематод подотряда *Strongylata*, гиподермальные ядра залегают в ткани латеральных валиков не одиночно, а группами — по 6—12 ядер. На поперечных срезах видны группы из 4—5, а на продольных удается наблюдать группы из 10—12 ядер. При окраске гематоксилином, по Караччи, ядра окрашиваются в фиолетовый цвет и очень рельефно выделяются на фоне розовой плазмы валика. Каждое ядро содержит одно ядрышко, окрашивающееся по Маллори, и гематоксилином, по Караччи, с эозином в красный цвет.

Тонкая субкутикула (0,3—0,4 μ) пронизана различно ориентированными фибриллами.

Латеральные валики у *O. ostertagia* глубже вдаются в полость тела гельминта, чем плазматические мешки мускульных клеток. Они имеют широкое основание и по мере углубления в полость слегка суживаются.

Медиальные валики имеют более узкое основание и хотя глубже мускульных клеток вдаются в полость, но уступают в этом отношении латеральным. Латеральные валики выступают в полость на 28—30 μ, в то время как медиальные — только на 20—22 μ. В латеральных валиках, выходящие из субкутикулы фибриллы делятся на два пучка, один из которых направляется по периферии валиков, как бы создавая фибриллярный чехол, а второй пучок образует в основании валиков мелкопетлистую сеть, хорошо красящуюся, по Маллори.

В латеральных валиках основная масса фибрилл идет по их периферии. Как и у аскаридат, медиальные валики более вакуолизированы, чем латеральные.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Если при сравнении кутикулы у *Amidostomum anseris* и у *Epomidiostomum orispinum* мы при полном структурном сходстве все же констатировали незначительные различия в ее толщине, то в строении гиподермы этих видов мы не обнаружили никакой разницы.

Столь сходное строение покровных тканей нематод обычно бывает у видов, принадлежащих к одному роду (Богоявленский, 1963). Конечно, среда обитания играет важную роль в формировании ряда морфологических признаков как у беспозвоночных животных, так и у позвоночных, что более ярко, по-видимому, проявляется у гельминтов. Однако трудно представить, чтобы гельминты, столь далеко отстоящие друг от друга в систематическом отношении и не имеющие прямой филогенетической связи, могли обладать столь сходным строением покровных тканей. Вполне понятно, что для систематических построений, в частности для перестройки существующих взглядов на положение изучаемых видов нематод в подотряде *Strongylata*, недостаточно только одних данных, касающихся микроскопической структуры покровных тканей. В то же время даже эти данные дают основание предполагать, что виды родов *Amidostomum* и *Epomidiostomum* состоят в более близких систематических взаимоотношениях, чем это принимается теми авторами, которые отнесли их в различные надсемейства.

В заключение мы проведем сравнительный анализ структуры кутикулы и гиподермы *O. ostertagia* с одноименными тканями ранее изученных нами стронгилят надсемейства *Trichostrongyloidea* — *Mecistocirrus digitatus* и *Dictyocaulus viviparus*. Позволим напомнить, что кутикула *M. digitatus* включает семь слоев: 1) наружный корковый, 2) внутренний корковый, 3) наружный пластинчатый, 4) гомогенный, 5) внутренний пластинчатый, 6) базальный и 7) базальную мембрану. Толщина кутикулы 6,5 μ. Кутикула *D. viviparus* состоит только из четырех слоев: 1) коркового, 2) гомогенного, 3) продольных тяжей и 4) базальной

мембраны. Ее толщина 0,8—1,2 μ. На основании приведенных данных можно сказать, что кутикула *O. ostertagia* чрезвычайно сходна с таковой *D. viviparus* как по числу и характеру составляющих ее слоев, так и по толщине. Мы уже указывали, что пластинчатый слой кутикулы *O. ostertagia* и слой продольных тяжей кутикулы *D. viviparus*, по-видимому, гомологичны.

На первый взгляд кажется странным, что кутикула *O. ostertagia* по строению столь значительно отличается от кутикулы *M. digitatus*. Странно также не только то, что оба вида относятся к надсемейству *Trichostrongyloidea*, но и то, что они оба паразитируют в сычуге крупного рогатого скота. Однако надо полагать, что в данном случае доминирующее влияние на структуру кутикулы оказало то обстоятельство, что *O. ostertagia* обитает в толще слизистой сычуга, а *M. digitatus* — в просвете сычуга. Другими словами, *O. ostertagia* является как бы тканевым паразитом, а *M. digitatus* — полостным паразитом пищеварительного тракта.

Гиподерма *O. ostertagia* имеет много общих черт строения с таковой у *D. viviparus* и *M. digitatus*.

Для этих видов характерны более или менее сходная форма латеральных и медиальных валиков и тонкая безъядерная субкутикула. Латеральные валики их содержат один *(D. viviparus* и *O. ostertagia)* или два *(M. digitatus)* типа крупных ядер.

Однако гиподерма каждого из перечисленных видов трихостронгилоидей обладает структурными чертами, типичными только для данного вида. Каких-либо структурных особенностей, свойственных только трихостронгилоидеям, мы не обнаружили.

ЛИТЕРАТУРА

Богоявленский Ю. К. 1959. Тонкое строение гиподермы некоторых представителей аскаридат — Acta parasitologica Lithuanica, 2, стр. 83—95.

Богоявленский Ю. К. 1960. Строение кутикулы некоторых представителей аскаридат.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 10, стр. 58—67.

Богоявленский Ю. К. 1961. Сравнительно-гистологическое исследование строения кутикулы представителей разных групп спирурат.— Helminthologia, 3, стр. 38—46.

Богоявленский Ю. К. 1962—1963. К вопросу о строении кутикулы и гиподермы ряда нематод подотряда *Strongylata*, паразитирующих в трахеях и бронхах млекопитающих.— Helminthologia, 4, стр. 89—93.

Богоявленский Ю. К., Балатина Г. М. 1962. Микроскопическое исследование кутикулы и гиподермы нематоды *Mecistocirrus digitatus* (Linstow, 1906) Railliet et Henry, 1912.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 12, XII, стр. 19—21.

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Шульц Р. С., Попова Т. И., Боев С. Н., Делямуре С. Л. 1952. Определитель паразитических нематод, т. 3, М., Изд-во АН СССР, стр. 108—118.

Goldschmidt R. 1904. Histologische Untersuchungen an Nematoden.— Zool. Z. 11, стр. 378—380.

Toldt K. 1899. Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* Cloquet nebst Bemerkungen über die Subcuticula desselben Tieres.— Arb. Zool. Inst. 11, Wien, стр. 289—326.

Travassos L. 1937. Revisao da familia *Trichostrongylidae* Leiper, 1912, Monogr. Inst. O. Cruz, 1—512.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

К. Б. ВОЛЫНСКАЯ

РАДИАЦИОННОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ФУНКЦИИ ЯДЕР ЯИЦ *PARASCARIS EQUORUM*

Ионизирующая радиация, по современным представлениям, может рассматриваться при известных условиях как агент, поражающий преимущественно ядро. Это происходит не только вследствие большей радиочувствительности дезоксирибонуклеопротеидов ядра, но, главным образом, из-за роли ядерных структур в клетке. Доза радиации, вызывающая гибель или остановку развития зародыша путем поражения цитоплазмы, значительно превышает дозу, вызывающую внешне аналогичный эффект при поражении ядра (Borstel, Rodgers, 1958; Астауров, 1947; Нейфах, 1959). Тем самым представляется возможным найти дозу радиации, которая бы практически полностью инактивировала ядра, не вызывая значительных повреждений цитоплазмы.

Действие такой дозы можно использовать как своеобразный инструмент для исследования морфогенетической функции ядер в развитии. Развитие зародыша после действия такой дозы продолжается только до той стадии, до которой цитоплазма его клеток оказывается подготовленной предыдущей деятельностью ядра. Сравнивая результаты облучений на различных стадиях, можно получить сведения о периодах морфогенетической функции ядер и о тех стадиях развития, которые в эти периоды предопределяются.

Метод исследования морфогенетической функции ядер был разработан А. А. Нейфахом (1959) и применен к раннему эмбриональному развитию нематод (Нейфах и Расс, 1960).

Нейфах и Расс установили, что морфогенетическая функция ядер яиц у свиной аскариды *Ascaris suum* начинается после первого деления дробления на стадии двух бластомеров. В раннем эмбриональном развитии свиной аскариды наблюдаются три периода, которые характеризуются определенным состоянием ядра. Развитие яиц свиной аскариды, по данным этих авторов, продолжается после инактивации ядер в первом периоде до стадии 2—16 бластомеров (никогда не превышая 16 бластомеров). Второй период характеризуется определенной зависимостью от момента облучения. Эта зависимость выражена очень слабо, но яйца, облученные даже в самом начале второго периода, никогда не останавливаются в развитии ранее чем на ранней моруле. После стадии бластулы начинается третий период развития, когда ядра обнаруживают активную морфологическую функцию. Зародыши, облученные на стадии ранней гаструлы, развиваются до личинки (рис. 1) (По Нейфаху и Рассу, 1960).

Ордината этого графика — стадии нормального развития, на которых производилось облучение. Для прямой «моменты облучения» на абсциссе также отложены облучаемые стадии. Экспериментальной кривой «остановка развития» на абсциссе соответствуют стадии, на которых остано-

вилось развитие облученных зародышей. Тогда расстояние по горизонтали от прямой «моменты облучения» до кривой «остановка развития» соответствует развитию облученного зародыша.

В 1960 г. нами производились опыты по радиационному исследованию морфогенетической функции ядер яиц лошадиной аскариды *Parascaris equorum*. Культуру яиц *P. equorum* получали из отрезка матки длиной 1 см, прилегающего к вульве. Яйца для каждого опыта брали от одной самки. Наблюдения за развитием облученных яиц проводили в зависимости от опыта ежедневно или через день. Каждый раз просматривали по 200 яиц. Культуру наблюдали в течение 7—10 дней. Облучение производили рентгеновыми лучами на аппарате РУП-1. Условия облучения: 200 kr, 15—30 А, без фильтра, мощность дозы 6—8 kr/мин, расстояние 7,5 см.

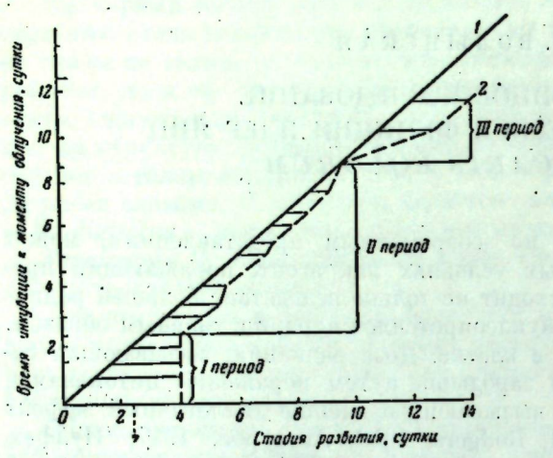


Рис. 1. Зависимость стадии остановки развития от момента облучения для *Ascaris suum* (по Нейфаху и Расс, 1950)

1 — линия моментов облучения; *2* — линия остановки развития

Проведены две серии опытов. В первой серии выясняли дозу, необходимую для поражения ядра. Яйца *P. equorum* на разных стадиях развития облучали различными дозами рентгеновых лучей — от 25 до 200 kr. Результаты наблюдений показали, что для лошадиной аскариды предельная доза инактивации, затрагивающая только ядро,— 120—125 kr. Эта доза была определена нахождением плато кривой дозовой зависимости стадии остановки развития от дозы радиации (по Нейфаху, 1959). На рис. 2 показана зависимость стадии остановки развития зародышей после облучения разными дозами яиц на стадиях зиготы, двух бластомеров и ранней морулы (табл. 1—3). Кривая зависимости во всех случаях образует в левой части резкое снижение, которое при дозах 75—100 kr сменяется на плато, т. е. на участок кривой, на котором не обнаруживается зависимости эффекта облучения от дозы. После 150 kr можно обнаружить увеличение эффекта радиации. Данное плато соответствует дозам, инактивирующим ядра и относительно мало поражающим цитоплазму. Поэтому в качестве инактивирующей была принята доза 120 kr (середина плато), эффект которой зависит не от изменений радиочувствительности в ходе развития (плато в этой области доз образовывали все облучаемые стадии), а только от самой стадии, т. е. от способности зародыша развиваться без ядерного контроля.

Для построения данной кривой мы брали предельную стадию развития, даже если до этой стадии доходило небольшое количество облученных яиц.

Во второй серии опытов устанавливали стадии остановки развития яиц *P. equorum* при облучении их дозой 120 kr на различных стадиях развития от зиготы до бластулы (рис. 3; обозначение то же, что и на рис. 1). Рядом последовательных облучений установлено, что инактивация ядер на стадиях развития от зиготы до начала третьего деления дробления

(8 бластомеров) приводит к остановке развития большинства зародышей на ранней моруле. Это показывает, что до стадии восьми бластомеров остановка развития на ранней моруле происходит независимо от стадии дробления (в пределах этого периода) за счет «материала, уже наработанного» ядром до первого деления.

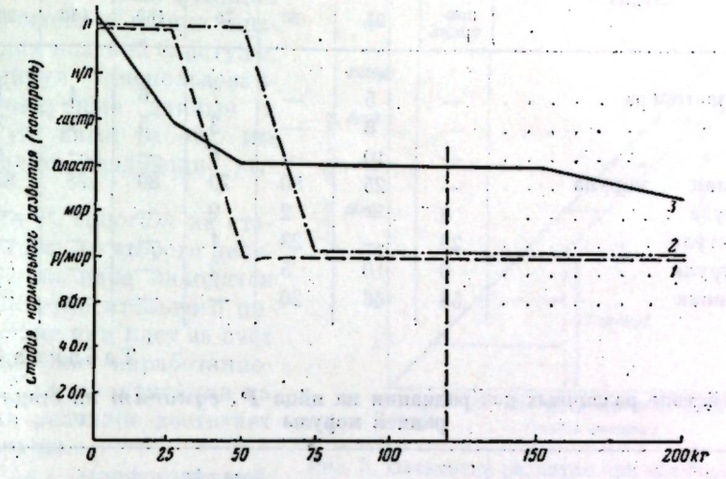


Рис. 2. Кривая установления плато дозовой зависимости стадии остановки развития от дозы радиации

1 — облучение на стадии одного бластомера; *2* — на стадии двух бластомеров; *3* — на стадии ранней морулы

Таким образом, начало морфогенетической функции ядер у яиц *P. equorum* начинается перед третьим делением дробления. Поэтому инактивация ядер после третьего деления сдвигает остановку развития яйца на более поздние стадии, которые, в свою очередь, зависят от запаса вновь «наработанного ядерного материала» к моменту облучения. Переход ко второму периоду выявлен достаточно резко. Зародыши, облученные после стадии восьми бластомеров, останавливаются в развитии в зависимости

Таблица 1

Действие различных доз радиации на яйца *P. equorum* на стадии зиготы

Стадия	Доза, kr						
	контроль	25	50	75	100	150	200
Зигота	1	6	15	49	45	45	46
2 бластомера	4	9	17	10	16	12	9
4 »	5	11	14	16	13	10	15
8 »	5	8	20	18	16	18	20
Ранняя морула	7	40	25	7	11	15	10
Морула	7	3	5	—	—	—	—
Бластула	10	13	—	—	—	—	—
Гаструла	5	—	—	—	—	—	—
Личинка	56	10	—	—	—	—	—

Таблица 2

Действие различных доз радиации на яйца *P. equorum* на стадии двух бластомеров

Стадия	Доза, kr						
	контроль	25	50	75	100	150	200
2 бластомера	—	5	—	7	6	1	1
4 »	—	6	—	3	5	1	3
8 »	—	10	—	8	—	—	8
Ранняя морула	—	25	50	70	89	98	88
Морула	8	—	2	9	—	—	—
Бластула	28	—	23	1	—	—	—
Гаструла	6	10	5	2	—	—	—
Личинка	58	46	20	—	—	—	—

Таблица 3

Действие различных доз радиации на яйца *P. equorum* на стадии ранней морулы

Стадия	Доза, kr						
	контроль	25	50	75	100	150	200
Морула	—	40	56	56	84	98	Ранняя морула 14 Морула 86
Бластула	—	53	44	44	16	2	—
Гаструла	1	7	—	—	—	—	—
Личинка	99	—	—	—	—	—	—

от момента облучения на последовательных стадиях — от ранней морулы и до поздней бластулы. Такая непрерывная зависимость остановки развития от момента облучения показывает активную функцию ядра в этом периоде. Если в первый период развитие идет за счет «уже наработанного материала», то второй период характерен активной функцией ядер.

Наблюдениями установлено, что облучение на стадии ранней морулы приводит к остановке развития на стадии морулы; облучение на стадии морулы — к остановке развития на стадии бластулы; облучение на стадии бластулы — к остановке на стадии гаструлы.

Следовательно, морфогенетическая функция ядер яиц *P. equorum* характеризуется на исследованных нами стадиях (от зиготы до поздней бластулы) двумя периодами. Первый период — от зиготы до начала третьего деления дробления, когда развитие яиц происходит без участия ядра. Ядро находится в состоянии покоя. Второй период, начинающийся после третьего деления, характерен активным участием ядра в развитии зародыша и длится до стадии поздней бластулы.

Для ядер яиц *A. suum* (по Нейфаху и Рассу) также можно отметить различные периоды морфогенетической функции ядра. В отличие от *P. equorum*, у *A. suum* наблюдаются не два, а три периода различного морфогенетического состояния ядра. Первый — период ядерного покоя —

у *A. suum* наступает раньше, чем у *P. equorum*, — до стадии двух бластомеров. Второй период продолжается от стадии двух бластомеров до стадии бластулы — активность ядра при этом очень незначительна. Третий период, начинающийся после стадии бластулы, характерен активной морфогенетической функцией ядра.

Морфогенетическая функция ядер прослежена в наших опытах до стадии поздней бластулы.

Анализируя использованные литературные данные и проделанную нами работу, мы можем сделать следующие выводы.

1. У яиц *P. equorum* на стадиях от зиготы до второго деления дробления ядра находятся в состоянии относительного покоя и развитие яиц идет за счет «материала, уже наработанного» ядром. При инактивации на этой стадии развитие достигает ранней морулы.

2. Начало морфогенетической функции ядер яиц *P. equorum* начинается перед третьим делением дробления, со стадии восьми бластомеров, и приводит к остановке развития не позднее чем на следующей стадии.

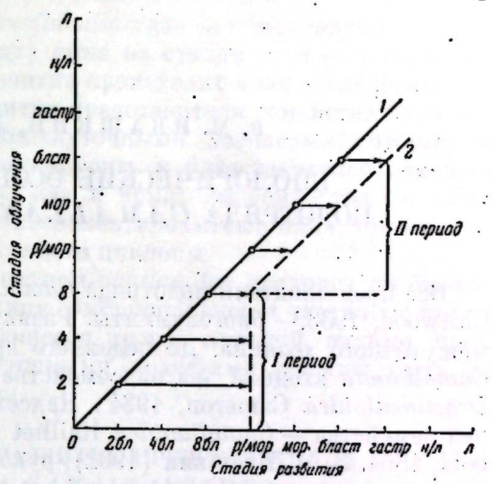


Рис. 3. Остановка развития при облучении яиц *Parascaris equorum* в разные сроки развития дозой 120 kr и схема ядерно-плазматических отношений (по Нейфаху и Волынской, из Нейфаха, 1961)

1 — линия моментов облучения; *2* — линия остановки развития

3. Начало морфогенетической активности ядер яиц *P. equorum* (четыре — восемь бластомеров) происходит на более поздней стадии, чем у *A. suum* (два — четыре бластомера).

Автор выражает свою искреннюю благодарность Н. П. Шихобаловой и А. А. Нейфаху за помощь и руководство в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Астауров Б. Л. 1947. Прямое доказательство ядерной природы биологического эффекта Х-лучей и независимости конечных последствий рентгенизации от первичных изменений цитоплазмы.— Ж. общей биологии, 8, № 6, стр. 421—441.

Нейфах А. А. 1959. Использование метода радиационной инактивации ядер для исследования их функции в раннем развитии рыб.— Ж. общей биологии, 20, № 3, стр. 202—213.

Нейфах А. и Расс И. Т. 1960. Радиационное определение морфогенетической активности ядер в эмбриональном развитии.— Докл. АН СССР, 135, № 6, стр. 1557—1560.

Borstel R. C., Rogers R. W. 1958. Radiation.— Res. Soc. 8, стр. 248—253.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

В. М. ИВАШКИН, Л. А. ХРОМОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕМАТОД ПОДОТРЯДА *CAMALLANATA* CHITWOOD, 1936

Все представители подотряда *Camallanata*, входящего в отряд *Spirurida* Chitwood, 1933,— биогельминты. Развитие их происходит с участием промежуточного хозяина. До недавнего времени (Соболев, 1952) в подотряд *Camallanata* входили два надсемейства — *Camallanoidea* Travassos, 1920 и *Dracunculoidea* Cameron, 1934. Надсемейство *Camallanoidea* объединяет два семейства — *Camallanidae* Railliet et Henry, 1915 и *Cucullanidae* Cobbold, 1864. В. М. Ивашкин (1962), руководствуясь различиями онтогенетического развития представителей указанных семейств, вывел семейство *Cucullanidae* из надсемейства *Camallanoidea* и возвел его в ранг самостоятельного надсемейства *Cucullanoidea* Ivaschkin, 1962.

Поскольку представители семейства *Gnathostomatidae* Railliet, 1895 подотряда *Spirurata* Railliet, 1914 в биологическом отношении (яйцекладущие; эмбриональное и частичное постэмбриональное развитие, заканчивающееся первой линькой, проходит во внешней среде) резко отличаются от всех других спирурат и тяготеют к нематодам семейства *Cucullanidae*, Ивашкин счел необходимым вывести это семейство из подотряда *Spirurata* и включить его в надсемейство *Cucullanoidea* подотряда *Camallanata* Chitwood, 1936. Надсемейство *Cucullanoidea* мы склонны рассматривать как рано выделившуюся ветвь подотряда *Camallanata* и представляющую переходную группу от *Ascaridida* к *Spirurida*. Таким образом, в настоящее время в подотряде *Camallanata* мы числим три надсемейства: *Camallinoidea* Travassos, 1920, *Cucullanoidea* Ivaschkin, 1962 и *Dracunculoidea* Cameron, 1934.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА *CUCULLANOIDEA*

По развитию *Cucullanidae* имеется лишь сообщение Вюлкера (Wülker, 1930), который указывает, что такие ракообразные, как *Cumacea* и *Decapoda*, могут быть промежуточными хозяевами *Cucullanellus minutus* (паразит кишечника камбал и бычков). Янишевская (Janiszewsca, 1938) сообщила о нахождении личинок *C. minutus* в паразитарных узелках стенки кишечника речной камбалы (*Pleuronectes flesus*). Этих личинок автор считала самой молодой стадией развития *C. minutus* в камбале. Личинки регистрировались с конца июля до конца апреля. Весной происходит линька личинки (видимо, первая линька в дефинитивном хозяине). Следующая личиночная стадия менее продолжительна — уже в июне появляются взрослые экземпляры. При скармливании личинок и яиц *C. minutus* ракообразным — *Idotea baltica*, *I. viridis*, *Mysis* sp., *Crangon vulgaris*, *Gammarus* sp.,— которые наиболее часто встречаются в пище камбалы, Янишевская получила отрицательные результаты. Автор допускает возможность развития паразита и без промежуточного хозяина, когда рыба заглатывает личинок или личинки активно проникают в рыбу.

Мы считаем, что точка зрения автора о моноксенном развитии кукулланусов ошибочна.

Все представители семейства *Cucullanidae* — яйцекладущие. Самки выделяют во внешнюю среду (воду) яйца на стадии двух — четырех шаров дробления. Эмбриональное развитие происходит в воде, следовательно, по характеру эмбрионального развития представители семейства *Cucullanidae* близки к биоаскаридатам, промежуточными хозяевами которых являются кольчатые черви. С другой стороны, у представителей семейства *Gnathostomatidae*, которые так же, как и нематоды семейства *Cucullanidae*, выделяют во внешнюю среду несегментированные яйца, промежуточные хозяева — ракообразные, в частности циклопы.

Можно предположить, что развитие *Cucullanidae* проходит по биоаскаридному или гнатостоматидному типу. Эмбриональное и частичное постэмбриональное развитие, заканчивающееся первой линькой, видимо, проходит во внешней среде, а промежуточными хозяевами должны быть или ракообразные, или кольчатые черви.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА *CAMALLANOIDEA*

Литературные данные, освещающие биологию *Camallanoidea*, ограничены и касаются только представителей двух родов — *Camallanus* Railliet et Henry, 1915 и *Procamallanus* Baylis, 1923.

Развитие *C. lacustris* (Zoega, 1776) изучал И. И. Мечников (Mecznikow, 1866). Две личинки этого вида на разных стадиях развития он обнаружил в циклопе (*Cyclops* sp.). Лейкарт (Leuckart, 1876) считает, что в развитии *C. lacustris* участвует промежуточный хозяин — циклоп, и описывает личинок на разных стадиях онтогенетического развития. Линстов (Linstow, 1909) обнаружил личинок нематод, которых определил как *C. lacustris* в циклопе и водяном ослике (*Asellus aquaticus*), а Лейпер (Leiper, 1910) — в *Cyclops* sp.

В последнее время цикл развития этого паразита был детально изучен двумя исследователями: Р. А. Куприяновой (1954) и Кампана-Руже (Campana-Rouget, 1961). *Camallanus lacustris* — паразит кишечника пресноводных рыб. Самки живородящие, личинки выделяются вместе с фекалиями рыб в воду. Куприянова установила, что личинки, выделенные из половозрелой самки в воду, остаются живыми при температуре 9—10° в течение 11—12 дней. Промежуточные хозяева *C. lacustris* — циклопы *Mesocyclops leuckarti* и *Acanthocyclops viridis*. Первую линьку личинок в циклопе при температуре 19—21° Куприянова наблюдала через 24—48 час. Старая кутикула после линьки плотно прилегает к новой и поэтому плохо заметна. Полинявшие личинки по общему строению похожи на извлеченных из самок, только хвостовой конец становится более округлым. Длина их 0,445—0,446 мм, максимальная ширина 0,014—0,015 мм. Вторую линьку личинки проходят через 5—6 дней. На головном конце появляется ясно выраженная хитиновая капсула. Пищеварительный канал делится на пищевод (мышечный и железистый) и кишечник. Длина личинок 0,496—0,520 мм, максимальная ширина 0,017 мм. Куприяновой установлено, что в цикле развития *C. lacustris* принимает участие дополнительный хозяин, роль которого могут выполнять мальки рыб. Дополнительный хозяин может выпадать из цикла, и, возможно, он является хозяином резервуарным. Кампана-Руже не упоминает исследований Куприяновой, а работы Лейкарта считает образцом изучения цикла развития,

необыкновенно точным в отношении как биологических, так и морфологических деталей. Французский гельминтолог повторно изучала развитие этого паразита в промежуточном хозяине, уделяя особое внимание строению головных структур, что важно для филогении этой группы. По ее данным, промежуточными хозяевами *C. lacustris* служат циклопы *Acanthocyclops viridis и Macrocyclops* sp. Личинки, вышедшие из самки, прикрепляются хвостовым концом к субстрату и не погибают в течение 3 дней при температуре 20—24°. Первую линьку в промежуточном хозяине Кампана-Руже отмечала через 4—5 дней. У личинок II стадии намечается ротовая капсула на расстоянии 0,75 мм от переднего конца тела, видно нервное кольцо, намечается разделение пищевода на железистый и мышечный отделы. Длина личинок 0,700 мм, ширина 0,038 мм. Вторая линька происходит на 8—10-й день. У личинок III стадии появляется хорошо выраженная ротовая капсула, пищевод разделен на две части — железистую и мышечную. Длина личинок до 0,880 мм, ширина 0,049 мм, нервное кольцо на расстоянии 0,095 мм от переднего конца, анус на расстоянии 0,075 мм от заднего конца. Хвост имеет форму усеченного конуса с тремя хорошо видными зубцами. Через 4—5 дней после второй линьки личинки свертываются в спираль, но не инкапсулируются. Развитие в циклопе более не продолжается, но личинки остаются живыми до тех пор, пока жив хозяин.

Куприянова одновременно с *C. lacustris* изучала биологию *C. truncatus*, который развивается в тех же промежуточных хозяевах и в те же сроки.

В 1935 г. Ли (Li) установил, что развитие *Procamallanus fulvidraconis* проходит в полости тела циклопов. Первая линька при комнатной температуре наблюдалась на 8—9-й день после заражения; дальнейшего развития в циклопе не наблюдалось.

По данным Перейра с соавторами (Pereira, Dias, Azevedo, 1936), *Procamallanus cearensis* развивается в *Diaptomus cearensis*, локализируясь в общей полости. Авторы непосредственно не наблюдали линьки личинок в промежуточном хозяине, но на основании различий морфологических признаков считают, что они претерпевают первую линьку в промежуточном хозяине примерно через 3 дня. Длина личинок после линьки 0,66—0,77 мм, ширина 0,03—0,04 мм. Ротовая капсула имеет такую же организацию, как у взрослых паразитов. Пищевод разделен на мышечный (длиной 0,14 мм) и железистый (длиной 0,12—0,13 мм) отделы. Анус расположен на расстоянии 0,073 мм от заднего конца. Хвост короткий, заканчивается тремя или четырьмя зубчиками. Эти личинки инвазионны для второго промежуточного хозяина — малька рыбы, в котором паразит проходит вторую линьку, но далее третьей стадии развитие не идет. Авторы считают возможным заражение дефинитивного хозяина непосредственно при поедании ракообразных, т. е. цикл развития паразита может проходить без второго промежуточного хозяина. Хотя они полагают, что в ракообразном происходит только одна линька, в действительности, вероятно, бывают две линьки, но первую из них трудно наблюдать, потому что она совершается вскоре после попадания личинки в промежуточного хозяина, а различия между личинками I и II стадии очень незначительны.

Развитие *Camallanus sweeti* — паразита кишечника пресноводной рыбы *Ophicaphalus gachua* — подробно изучил Мурти (Moorthy, 1938). Промежуточным хозяином *C. sweeti* установлен циклоп *Mesocyclops leuckarti*. Первая линька личинки наблюдается через 24—36 час., вторая — через 5—7 дней. Окончательный хозяин может заражаться этим паразитом, непосредственно поедая циклопов, но автор считает, что в естественных условиях заражения окончательного хозяина не происходит без вмешательства второго промежуточного хозяина.

Из приведенных циклов развития видно, что у всех *Camallanoidea* личинка первой стадии во внешней среде растет, в промежуточном хозяине подвергается незначительному созреванию. Первая линька происходит вскоре после попадания в ракообразное — у *Camallanus lacustris* и *C. truncatus* — через 24—48 час., у *C. sweeti* — сразу после попадания в общую полость циклопа. Вероятно, некоторые исследователи (Pereira, Dias, Azevedo, 1936; Li, 1935) пропустили первую линьку и ошибочно считали, что развитие камалланусов в ракообразном останавливается на второй личиночной стадии. Личинка II стадии, по их мнению, является инвазионной, однако описание этих личинок соответствует описанию личинок III стадии, приведенному в работе Мурти (Moorthy, 1938). Сформировавшиеся после второй линьки личинки III стадии (инвазионные) из промежуточного хозяина попадают непосредственно в организм дефинитивного хозяина или могут попасть в резервуарного хозяина (мальков рыб), а затем вместе с ним — в дефинитивного.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ НАДСЕМЕЙСТВА *DRACUNCULOIDEA*

В надсемейство *Dracunculoidea* входят только живородящие формы, причем, поскольку у взрослых самок, как правило, вульва облитерирована, выход личинок происходит через разрыв матки и кутикулы в тот момент, когда самка попадает из организма хозяина в воду и испытывает разность осмотического давления. Личинки дракункулоидей до попадания в промежуточного хозяина некоторое время могут находиться в воде и сохранять инвазионные свойства.

Дракункулоидеи одни из первых привлекли внимание исследователей, изучавших биологию нематод. А. П. Федченко (1870), Ферли и Линстон (Fairly, Linston, 1924), Л. М. Исаев (1934а,б), Крейг и Фауст (Craig, Faust, 1937) установили, что *Dracunculus medinensis* развивается в циклопе в течение 12—15 дней, а Менсон (Manson, 1893) и Лейпер (Leiper, 1907) указывают более длительные сроки (до 5—6 недель). Исаев наблюдал две линьки *D. medinensis* в ракообразном, а Крейг и Фауст утверждают, что личинка этой нематоды развивается в полости тела циклопа с одной, а возможно, и двумя линьками.

В 1938 г. Мурти (Moorthy) дает детальное описание цикла развития *D. medinensis*. Личинки развиваются в полости циклопов: *Mesocyclops leuckarti* и *M. hyalinus*; первая линька наблюдается на 5—7-й день, вторая — на 8—12-й день после заражения при температуре 32—39°, а при температуре 12—21° — на 8—10 и 13—36-й день соответственно. При этом вторая линька происходила раньше, чем сбрасывалась кутикула от первой линьки. Онабамиро (Onabamiro, 1951) в качестве промежуточного хозяина *D. medinensis* зарегистрировал *Thermocyclops niserianus*.

Депорт (Desportes, 1938) установил, что циклоп *Mesocyclops fuscus* — промежуточный хозяин *Dracunculus oesophaga* и первая линька личинки паразита происходит через 10 часов. после заражения циклопа.

Брэкет (Brackett, 1938) описывает новый вид нематоды от змей — *Dracunculus ophidensis* — и устанавливает, что циклоп — *Cyclops viridis* — промежуточный хозяин этой нематоды. В циклопе личинка линяет на 12—15-й день после заражения, и личинка II стадии становится инвазионной для позвоночного хозяина (по-видимому, первая линька автором пропущена). Сравнивая высокий процент заражения змей и относительно слабое заражение циклопов *D. ophidensis*, автор высказал предположение о существовании какого-то животного, «накапливающего инвазию».

Экспериментально установлено, что головастики могут выполнять роль хозяина-переносчика и личинки паразита живут в нем некоторое время, не проявляя признаков дальнейшего развития.

Шабо и Кампана (Chabaud, Campana, 1949) описали нового представителя семейства *Dracunculidae* от птиц — *Avioserpens galliardi*. Промежуточным хозяином этой нематоды оказался циклоп, в котором через 12 час. после заражения наблюдалась линька. Видимо, авторы наблюдали первую линьку *A. galliardi*, но пропустили вторую. По их данным, на 15-й день циклоп содержал эмбриона второй стадии, на заднем конце которого были зубчики (последние характерны для личинок III стадии).

Цикл развития *Philometra sanguinea* Rudolphi, 1819, паразитирующей в коже плавников и в полости тела карасей и желтощека, изучали Нибелин (Nybelin, 1931) и Вержбицкий (Wierzbicki, 1960). Первым установлено, что промежуточными хозяевами указанной нематоды служат *Cyclops strenuus, Leptocyclops agilis, Pachycyclops* sp. Вержбицкий проследил, что в мае-июне, когда температура воды в водоемах достигает определенных пределов, половозрелые самки *Ph. sanguinea* покидают плавники карасей и попадают в воду. В воде происходит некоторый рост свободноживущих личинок. Так, по данным автора, в первый день после выхода из самок они имели 0,37—0,40 мм в длину и 0,001—0,013 мм в ширину, а через 5 дней длина тела была равна 0,41—0,42 мм, а ширина — 0,013—0,016 мм. По-видимому, есть основание считать, что и у представителей рода *Dracunculus* вышедшие из самок личинки способны несколько увеличиваться в размере. В промежуточном хозяине личинки из кишечника проникают в полость тела, где после 4 дней пребывания становятся инвазионными. Несмотря на то, что личинки могут жить в циклопах до 2 месяцев, их инвазионные свойства сохраняются только в течение 8—10 дней. Инвазионные личинки вместе с циклопом попадают в кишечник карася, мигрируют под брюшину, в область почек, плавательного пузыря и гонад, где происходит их рост и развитие до половозрелой стадии. После спаривания оплодотворенные самки покидают полость тела и внедряются в плавники, где остаются на некоторое время. Весной или в начале лета, как уже указывалось, самки, содержащие громадное количество личинок, из плавников выходят в воду. Следовательно, цикл развития *Ph. sanguinea* продолжается в течение года. Однако экспериментальными исследованиями автора установлено, что при более высокой температуре окружающей среды он может быть сокращен.

К настоящему времени более или менее полно изучены 14 циклов развития нематод подотряда *Camallanata*. У изученных видов не отмечено строгой специфичности ни к промежуточному хозяину, ни к месту локализации в нем. Свое развитие до личинки III стадии паразиты проходят в общей полости низших ракообразных — циклопов и диаптомусов, т. е. в среде, мало отличающейся от внешней. В связи с этим интересно отметить небольшую зависимость развития личинок от температуры. Так, *Dracunculus medinensis* развивается в течение 12 дней при 32—38° и 16 дней при 13—21° (Moorthy, 1938), хотя обычно у спирурид развитие личинки протекает быстрее при содержании переносчика в более высоких температурах.

Для всех камалланат характерно наличие свободноживущей стадии в онтогенезе. При этом у представителей надсемейства *Cucullanoidea* во внешней среде происходит эмбриональное и частичное постэмбриональное развитие паразитов, у представителей *Camallanoidea* происходит относительно значительный рост личинок во внешней среде, и, наконец, у *Dracunculoidea* (по-видимому, у всех) наблюдается только незначительный рост личинок во внешней среде.

Вопросы резервуарного паразитизма у представителей подотряда *Camallanata* изучены очень слабо. Мы считаем, что у камалланат как наиболее примитивных спирурид должен быть выражен резервуарный паразитизм II типа (по Ивашкину, 1961), т. е. личинка в резервуарном хозяине растет, но не претерпевает качественных изменений, не совершает линьки. Видимо, именно такой тип резервуарного паразитизма можно видеть у *Procamallanus cearensis*, у которого Перейра и соавторы (1936) наблюдали рост личинок в мальках рыб, не являвшихся дефинитивными хозяевами этого паразита; они считают, что мальки должны входить в жизненный цикл *P. cearensis* в качестве «лишнего промежуточного хозяина» хотя и существенного для «концентрации паразитов». Резервуарный паразитизм отмечен Куприяновой для *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*. Брэкет (Bracket, 1938) указывает, что головастики могут быть использованы в качестве экспериментальных «хозяев-переносчиков» *Dracunculus ophidensis*. Развития личинок в головастиках не наблюдалось.

На основании изложенного мы считаем, что в биологии камалланат следует различать три типа развития: кукулланидный (яйцекладущие, эмбриональное и частичное постэмбриональное развитие происходит во внешней среде); камалланидный (живородящие, во внешней среде личинки растут, но развития их не происходит); дракункулидный (живородящие, во внешней среде рост личинок очень незначительный).

ЛИТЕРАТУРА

Ивашкин В. М. 1961. Биологические особенности спирурат.— Труды Гельминтол. лабор., 11, стр. 59—91.

Ивашкин В. М. 1962. Проблема парабронематозов животных и перестройка системы спирурат на основе анализа их онтогенеза (Докт. дисс.). М.

Исаев Л. М. 1934а. О способе проникновения личинок риштыы (*Dracunculus medinensis*) в циклопов.— Мед. паразитология и паразитарные болезни, 3, вып. 3, стр. 212—230.

Исаев Л. М. 1934б. Экспериментальная риштыа у собак.— Мед. паразитология и паразитарные болезни, 3, вып. 3, стр. 231—238.

Куприянова Р. А. 1954. К биологии нематод рыб *Camallanus lacustris* и *C. truncatus*.— Докл. АН СССР, 97, № 2, стр. 373—376.

Соболев А. А. 1952. Филогенетические отношения и система камалланат.— Труды Гельминтол. лабор., 4, стр. 296—301.

Соболев А. А. 1962. К экспериментальному подтверждению результатов исследования онтогенеза и филогенеза камалланид. Материалы VII научной конф. Дальневост. гос. ун-та. Владивосток, стр. 270—274.

Федченко А. П. 1870. О строении и размножении риштыы.— Изв. Импер. об-ва любителей естествознания, антропологии. М., 8, № 1, стр. 71—78.

Brackett S. 1938. Description and life history of the nematode *Dracunculus ophidensis* n. sp. with a redescription of the genus.— J. Parasitol., 24, N 3, стр. 353—361.

Campana-Rouget Y. 1961. Remarques sur le cycle evolutif de *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) et la phylogenie des *Camallanidae*.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 36, N 3, стр. 425—434.

Chabaud A. G., Campana Y., 1949. *Avioserpens galliardi* n. sp. parasite de l'Aigrette *Egretta garzetta* L.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 24, стр. 67—76 (N 1).

Craig C. F., Faust E. C. 1937. Clinical Parasitology. Philadelphia, p. 329—332.

Desportes 1938. *Filaria oesophagea* Polonio, 1859, parasite de la couleuvre d'Italie, est un *Dracunculus* très voisin de la Filaria de Medine.— Ann. parasitol. humaine et comparee, 26, N 3, стр. 305—326.

Fairley N. H., Linston W. G. 1924. Studies in the transmission of *Dracunculus medinensis*. Indian J. Med. Res., 12, N 2—3, стр. 93—103.

Janiszewsca J. 1938. Studien über die Entwicklung und die Lebenweise der parasitischen Würmer in der Flunder (*Pleuronectes flesus* L.).— Ser. B., Sci., Nat., 14, стр. 20—45. Mem. Acad. Polon. Sci. Lettr.

Leiper R. T. 1907. The etiology and prophylaxis of dracontiasis.— Brit. Med. J., 1, стр. 129—132.

Leiper R. T. 1910. Exhibition of a specimen of *Cyclops* containing a living embrion of *Cucullanus elegans*.— Proc. Zool. Soc. London, 2, стр. 387.

Leuckart R. 1876. Die Menschliches Parasiten und die von ihnen herrürenden Krankheiten, v. II. Leipzig, стр. 109—115.
Li H. C., 1935. The taxsonomy and early development of *Procamallanus fulvidraconis* n. sp.— J. Parasitol., 21, N 2, стр. 103—113.
Linstow O. 1909. Parasitische Nematoden. In Brauer's «Die Süsswasserfauna Deutschlands», H. 15. Jena, стр. 47—92.
Manson P. 1893. Guinea-worm. Davidsons hygiena and diseases of worm climates, стр. 947—961.
Mecznicow I. I. 1866. Entgegnung auf die Erwiderung des Herrn Prof. Leucart in Gissen, in Betreff der Frage über die Nematodenentwiclung. Göttingen.
Moorthy V. N. 1938a. Observations on the life history of *Camamallanus sweeti*.— J. Parasitol., 24, N 4, c p. 323—342.
Moorthy V. N. 1938b. Observations on the development of *Dracunculus medinensis* larvae in cyclops.— Amer. J. Hyg., 27, N 2, стр. 437—462.
Nybelin O. 1931. Zur Entwicklungsgeschichte von «*Filaria*» *sanguinea* Rudolphi nebst Bemerkungen über verwandte Arten, insbesondere über den Medinawurm. Jena, стр. 121.
Onabamiro S. D. 1951. The transmission of *Dracunculus medinensis* by *Thermocyclops nigerianus*, as observed in a village in south-west Nigeria.— Ann. Trop. Med. and Parasitol., 45, N 1, стр. 1—10.
Pereira C., Dias M. V., Azevedo P. 1936. Biologia do Nematoide *Procamallanus cearensis* n. sp. Arch. Inst. Biol. Brasil., art. 17, стр. 209—226.
Thomas L. J., 1929. *Philometra nodulosa* n. sp. with notes on the life history. J. Parasitol., 25, N 3, стр. 193—199.
Wierzbicki K. 1960. Philometrosis of crucian carp.— Acta parasitol. Polon., 8, jasc. 10, стр. 181—195.
Wülker G. 1930. Über Nematoden aus Nordseetieren I.— Zool. Anz., 87, стр. 293—302.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Д. П. КОЗЛОВ, Н. И. ОВСЮКОВА,
Ж. П. РАДКЕВИЧ

НОВЫЙ ВИД НЕМАТОД ПЕСЦОВ И ЛИСИЦ — *CYLICOSPIRURA SKRJABINI* (*SPIRURATA*)

Описываемые в настоящей статье нематоды были обнаружены у песцов и лисиц, добытых в северных районах Сибири (в устье р. Оби и на Чукотке).

Cylicospirura skrjabini Kozlov,
Owsjukova et Radkewitch, sp. nov.

Хозяева: белый песец — *Alopex lagopus*, лисица — *Vulpes vulpes*.

Локализация: в опухолевидных образованиях, расположенных по большой кривизне желудка. Полость каждого такого образования через небольшое отверстие сообщается с просветом желудка. При сильном сдавливании опухоли через отверстие выходит гнойная жидкость, содержащая яйца паразитов, а иногда и самих паразитов. Максимальное количество опухолей на одном желудке — четыре. На других органах подобных опухолевидных образований найдено не было. В трех случаях нематоды были обнаружены непосредственно в полости желудка (вероятно, они выползли из опухоли после смерти животного).

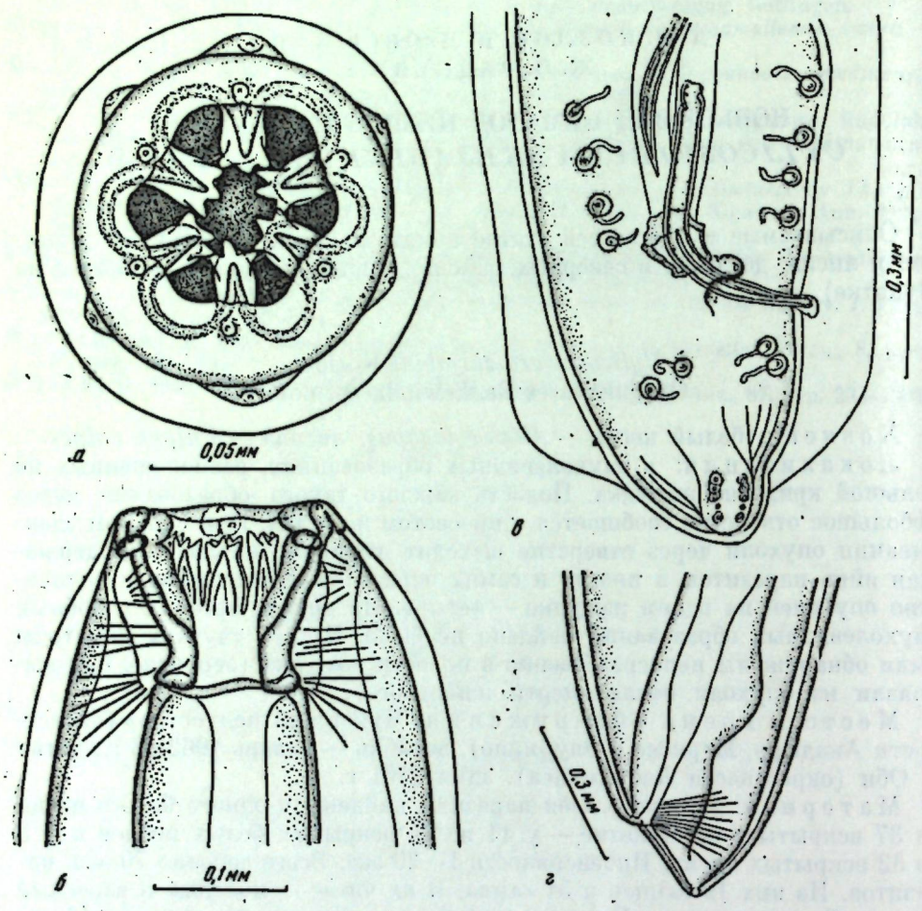
Место и время обнаружения: Чукотский полуостров (окрестности Анадыря, Марково и Энурмино), декабрь — январь 1962/63 г.; устье р. Оби (окрестности Лабытнанги), зима 1961 г.

Материал: в устье р. Оби паразиты найдены у одного белого песца из 37 вскрытых; на Чукотке — у 11 из 74 вскрытых белых песцов и у 3 из 32 вскрытых лисиц. Интенсивность 1—20 экз. Всего собрано 70 экз. паразитов. Из них 19 самцов и 51 самка. В их числе — молодые и взрослые формы. Отметим, что на Чукотке, помимо песцов и лисиц, вскрыты 43 домашние собаки, 56 серебристо-черных лисиц и 38 голубых песцов (со звероферм). Ни у одного из этих животных паразитов описываемого вида найдено не было.

Описание вида. Сравнительно крупные нематоды, утончающиеся к головному и хвостовому концам. Тело паразитов свернуто в виде спирали. Хвостовой конец самцов резко закручен. Самки крупнее самцов. Кутикула у обоих полов имеет едва заметную поперечную и глубокую продольную исчерченность. Ротовое отверстие открывается терминально (рис., *а*). Ротовая капсула имеет форму усеченного конуса (рис., *б*). Внутри ротовой капсулы находятся шесть хитинизированных продолговатых пластинок, расположенных радиально. На свободном конце каждой пластинки имеются по три небольших зубчика. Основания этих пластинок, постепенно расширяясь, сливаются с внутренней поверхностью ротовой капсулы. Вокруг ротового отверстия — 10 головных сосочков, расположенных в два ряда. Первый ряд состоит из 6 мелких сосочков, лежащих

вблизи ротового отверстия. Второй ряд состоит из 4 крупных сосочков, расположенных несколько позади первого ряда. Кроме того, есть пара амфид, лежащих во втором ряду сосочков.

Самец. Длина тела 21,00 мм; ширина на уровне нервного кольца 0,22 мм, на уровне клоаки — 0,23 мм. Максимальная ширина тела (в средней части) — 0,54 мм. Ротовая капсула 0,10 мм длины и 0,092 мм



Cylicospirura skrjabini n. sp.

а — головной конец апикально; *б* — головной конец латерально; *в* — хвостовой конец самца; *г* — хвостовой конец самки

ширины. Пищевод состоит из двух отделов: короткого мышечного и длинного железистого. Мышечный пищевод 0,64 мм длины, 0,10 мм ширины. Железистый пищевод 2,30 мм длины, 0,19 мм ширины. Отношение длины мышечного отдела пищевода к железистому составляет 1 : 3,6. Расстояние от клоаки до кончика хвоста равно 0,33 мм. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,38 мм от головного конца. Спикулы резко неравной длины. Длина большой спикулы 2,20 мм, ширина (в средней части) 0,03 мм. Дистальный конец — острый, причем заостряется он постепенно. Длина малой спикулы 0,052 мм, ширина (в средней части) 0,31 мм. Дистальный конец ее имеет едва заметное раздвоение и тупо заканчивается. Проксимальные концы обеих спикул утолщены, косо срезаны. Губернакулум имеется. Вентральная поверхность кутикулы заднего отдела самца имеет продольные параллельные гребни, зазубренные по свободному краю. Вокруг клоаки и на кончике хвоста кутикула гладкая. По бокам хвоста тянутся латеральные крылья, поддерживающие половые стебельчатые сосочки. Всего стебельчатых сосочков шесть пар: четыре пары преанальных и две постанальных. Отверстие клоаки ограничено двумя губами — передней и задней. На передней губе клоаки имеется один непарный сидячий сосочек. Кроме того, на вершине хвоста расположены 10 мелких сидячих сосочков (рис., *в*).

Самка. Длина тела 33,00 мм. Ширина в области нервного кольца 0,27 мм, в области ануса 0,20 мм. Максимальная ширина (в средней части) 0,69 мм. Глубина ротовой капсулы 0,12 мм, ширина 0,10 мм. Длина мышечного отдела пищевода 0,66 мм, железистого 2,7 мм. Отношение длины мышечного отдела пищевода к железистому составляет 1 : 4. Нервное кольцо расположено на расстоянии 0,38 мм от головного конца. Анальное отверстие находится на расстоянии 0,15 мм от кончика хвоста. Хвост заканчивается тупо, кутикула на хвостовом конце имеет грубую поперечную исчерченность. Отверстие вульвы открывается несколько позади железистого отдела пищевода. Яйца эллиптической формы, с гладкой прозрачной оболочкой. Паразиты выделяют яйца со сформированной личинкой, свернутой в два оборота. Размер яиц 0,40 × 0,025 мм.

Морфологическая изменчивость. Приведем колебания общих размеров тела и отдельных органов при измерении 10 экз. самцов и 10 экз. самок.

Самец. Длина тела варьирует от 15,5 до 26,00 мм. Длина мышечного пищевода 0,50—0,65 мм, железистого — 2,30—2,80 мм. Длина большой спикулы 2,09—2,35 мм, малой спикулы 0,51—0,58 мм.

Самка. Длина тела 25,00—36,00 мм. Длина мышечного пищевода 0,51—0,66 мм, железистого 2,50—2,95 мм. При измерении 50 яиц от 10 самок оказалось, что длина их варьирует от 0,34 до 0,042 мм, ширина — от 0,022 до 0,028 мм.

Дифференциальный диагноз. В опухолях на желудке у плотоядных животных могут паразитировать представители трех родов нематод — *Spirocerca* Railliet et Henry, 1910, *Cyathospirura* Baylis, 1934 и *Cylicospirura* Vevers, 1922, относящихся к подсемейству *Spirocercinae* Chitwood and Wehr, 1932. Описываемый вид мы отнесли к роду *Cylicospirura*. От нематод рода *Spirocerca* представители этого рода отличаются наличием в ротовой капсуле зубов, а от представителей рода *Cyathospirura* — отсутствием боковых крыльев и формой ротовой капсулы. Род *Cylicospirura* включает лишь один вид — *C. subaequalis* Molin, 1869, нематоды которого были обнаружены в опухолях пищевода у лисиц и диких кошек в Индии (по Петрову, 1941). От *C. subaequalis* описываемый вид отличается следующими признаками.

1. У *C. subaequalis* хитиновые пластинки в ротовой капсуле имеют на свободных концах по два зубчика, а у *C. skrjabini* — по три.

2. У *C. subaequalis* общая длина пищевода относится к длине тела, как 1 : 4 у самцов и 1 : 3 у самки, а у *C. skrjabini* как 1 : 7 у самца и 1 : 10 у самки.

3. У *C. subaequalis* самец и самка имеют почти одинаковую длину (самец — 22,5 мм, самка — 19,5—22,0 мм); у *C. skrjabini* размеры самца и самки резко разнятся (самец — 21,0 мм, самка — 33,0 мм).

Нематод подсемейства *Spirocercinae* у диких плотоядных в северных районах нашей страны находили и ранее.

А. Д. Лужков и В. В. Федоров (1961) в коллекции гельминтов из опухолей желудков песцов Ямала нашли нематод *Spirocerca lupi* у 11 из

118 вскрытых. Авторы отмечают, что найденные нематоды более мелких размеров по сравнению со *S. lupi* от собак и рассматривают это явление как результат адаптации паразита к условиям обитания в новом окончательном хозяине. Мы предполагаем, что указанными авторами при определении нематод была допущена ошибка. Вероятно, они имели дело с описываемым нами видом. В приведенной ими таблице, где даются морфологические признаки *S. lupi* от собак и *S. lupi* от песцов, видны не только различия в общих размерах тела, но и ряд других существенных отличительных признаков.

1. Длина тела найденных ими нематод от песцов в два раза меньше, чем длина тела нематод от собак.

2. При этом нематоды как от песцов, так и от собак имеют одинаковую длину мышечного пищевода.

3. Отношение длины мышечного отдела пищевода к железистому составляет 1 : 5 для нематод от песца и 1 : 10 — для нематод от собак.

4. При такой же разнице в длине тела самцы нематод от песца имеют почти такой же длины спикулы, как и самцы нематод от собак (Самец *S. lupi* от собаки длиною 30 мм имеет большую спикулу 2,45 мм, малую — 0,61 мм длины. Самец нематоды от песца при длине тела 17,0 мм имеет большую спикулу 2,19 мм, малую — 0,51 мм длины. Из таблицы взяты размеры минимального значения).

5. Яйца нематод от песца имеют больший размер (0,032—0,042 × × 0,021—0,029 мм), чем яйца нематод от собаки (0,036—0,039 × 0,014— — 0,018 мм).

О строении головного конца обнаруженных нематод авторы не упоминают.

По всем указанным морфологическим признакам нематоды, найденные А. Д. Лужковым и В. В. Федоровым у песцов, относятся к виду *C. skrjabini*.

Факт обнаружения нового вида — *C. skrjabini* у плотоядных крайнего севера интересен в зоогеографическом отношении.

Вероятно, допустив ошибку в определении нематод, Лужков и Федоров (1961) неправильно объясняют явление проникновения *S. lupi* на север, где отсутствуют промежуточные хозяева этого паразита — жуки-копрофаги. Авторы высказывают предположение о проникновении *S. lupi* из южных районов на север при помощи резервуарных хозяев, главным образом перелетных птиц из отрядов *Lariformes* и *Passeriformes*. В принципе мы согласны с тем, что такой путь проникновения возможен. Однако, как видно из их же статьи, экстенсивность спироцеркоза на Ямале составляет 9,3% (довольно частый паразит). Несомненно, на Ямале не было бы такой высокой зараженности песцов спироцеркозом, если бы заражение шло только через резервуарных хозяев.

В свете новых данных это предположение мы считаем неверным. *S. lupi*, вероятно, — южная форма, а *C. skrjabini* — северная, развитие которой идет, несомненно, с участием промежуточных хозяев, распространенных на севере.

ЛИТЕРАТУРА

Лужков А. Д., Федоров В. В. 1961. К изучению спироцеркоза белых песцов, вызываемого нематодой *Spirocerca lupi* (Rud.).— Сборник работ Ленинградск. вет. ин-та, вып. 23, Л., стр. 145—153.

Петров А. М. 1941. Глистные болезни пушных зверей. М., Изд. «Международная книга».

Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Соболев А. А. 1949. Спирураты и филяриаты. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Л. А. КОШКИНА

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ЯИЦ ГЕЛЬМИНТОВ МЕТОДОМ ЛЮМИНЕСЦЕНТНОЙ МИКРОСКОПИИ

В зарубежной и отечественной литературе за последние 15 лет появились работы по применению метода люминесцентной микроскопии для изучения яиц гельминтов и определения их жизнеспособности. Исследователи использовали как первичную, так и вторичную флуоресценцию яиц. Ранкель (Rankel, 1947), используя вторичную флуоресценцию, наблюдал желто-зеленое свечение яиц оксиурат при обработке их 1%-ным раствором ауролина и 20%-ным раствором акридина оранжевого или 1%-ным раствором берберин-сульфата и зеленое свечение яиц аскарид после 15-минутной обработки их в подкисленном спирте и окраски 1%-ным раствором берберин-сульфата при подогреве. Автор утверждает, что яйца гельминтов не обладают первичной флуоресценцией. Напротив, Мохман (Mochman, 1954, 1956) отметил первичную флуоресценцию желто-зеленого цвета у яиц оксиурат и аскарид в ультрафиолетовых лучах.

Указанные авторы исследовали только характер свечения яиц и не занимались вопросом определения жизнеспособности яиц гельминтов методом люминесцентной микроскопии. Наши отечественные исследователи В. В. Аникина (1959а, б) и Л. Д. Романова (1960) использовали свечение яиц гельминтов в целях определения их жизнеспособности. Аникина использовала вторичную флуоресценцию яиц некоторых гельминтов человека (*Hymenolepis nana, H. fraterna, H. diminuta, Taeniarhynchus saginatus, Ascaris lumbricoides, Toxascaris leonina*) в сине-фиолетовых лучах для определения их жизнеспособности. Для окраски яиц гельминтов ею были применены следующие флуорохромы: акридин оранжевый, трипофлавин, риванол, берберин-сульфат, примулин, акрихин.

Оказалось, что наилучшим красителем для определения жизнеспособности яиц гельминтов является акридин оранжевый. Аникина отмечает, что для каждого вида яиц гельминтов необходимы свои условия для лучшей их окраски; при этом следует указать на ряд закономерностей: цвет люминесценции изменяется от продолжительности окраски и от концентрации флуорохрома. Так, при употреблении акридина оранжевого флуоресценция объекта изменяется от светло-зеленого до ярко-оранжевого цвета. Автор наблюдал различное свечение у живых и мертвых яиц гельминтов. У живых яиц указанных выше гельминтов отмечается свечение оболочек (характерное для каждого вида), середина яйца флуоресцирует тусклым однотонным темно-зеленым цветом. У мертвых яиц отчетливо видно свечение оболочки, зародыша и «межуточного вещества», т. е. происходит обособление зародыша. Автор считает, что обособление зародыша — признак мертвого яйца.

Л. Д. Романова (1960) использовала первичную флуоресценцию яиц аскариды, остриц и карликового цепня в ультрафиолетовых лучах для определения их жизнеспособности. При этом у живых яиц аскариды и

острицы на предличиночной стадии установлено зелено-желтое свечение. Интенсивность свечения яиц остриц оказалась значительно слабее. Мертвые яйца аскариды на этой стадии развития дают свечение оболочки намного ярче зародышевой массы, которая на фоне ярко-зеленого свечения оболочки видна как сплошная темно-зеленая масса. Мертвые яйца остриц обладают неравномерным свечением зелено-желтого цвета оболочки и зародышевой массы. Яйца с личинкой у указанных гельминтов имеют следующее свечение: у живых ярко светится оболочка, личинка представлена темно-зеленой массой; у мертвых — и оболочка, и личинка светятся ярко-зеленым цветом.

У живых яиц карликового цепня онкосфера имеет темно-зеленое свечение, оболочка — салатового оттенка; мертвые или не обладают первичной флуоресценцией, или дают блеклое свечение желто-зеленого цвета.

Однако Аникина и Романова пользовались люминесцентным методом определения жизнеспособности яиц гельминтов незначительного числа видов, в основном яиц гельминтов человека. Цель нашей работы заключалась в использовании этого метода для определения жизнеспособности яиц гельминтов различных систематических групп и большого круга хозяев.

Исходя из возможности определения жизнеспособности яиц гельминтов при помощи люминесцентной микроскопии, мы в нашей работе поставили перед собой ряд задач: 1) изучить методы «окраски» при флуоресцентной микроскопии; 2) изучить свечение яиц гельминтов на разных стадиях эмбрионального развития; 3) сравнить результаты обычной микроскопии и флуоресцентной при просмотре культуры яиц в процессе развития; 4) изучить возможность определения жизнеспособности яиц после действия на них двух внешних факторов: высокой температуры и высушивания.

Для определения жизнеспособности яиц гельминтов была использована вторичная флуоресценция. В качестве флуорохромов применялись примулин и акридин оранжевый (немецкий grübler, H4). Первый был взят потому, что благодаря ему можно отчетливо различать живые и мертвые микроорганизмы (Медведева, 1951; Мейсель с соавторами, 1961). Наблюдение велось при помощи люминесцентного микроскопа МЛ-1 (фильтры: жидкий $CuSO_4$ — окулярный — T2H) и светового микроскопа АУ-12.

Опыты проводились на яйцах гельминтов: *Ascaris suum*, *Ascaridia galli*, *Parascaris equorum*, *Syngamus skrjabinomorpha*, *Trichocephalus muris*, *Dioctophyme renale*.

1. МЕТОДЫ ОКРАСКИ ПРИ ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ МИКРОСКОПИИ

Так как в литературе есть указания на то, что живые яйца светятся одинаково (за исключением свечения оболочки), для разработки методов окраски яиц гельминтов при флуоресцентной микроскопии мы употребляли заведомо мертвые культуры яиц. Яйца указанных гельминтов были взяты из маток паразитов; кроме того, яйца *T. muris* отмывались от фекалий. Культуры этих яиц были подвергнуты высушиванию при совершенно одинаковых условиях, после чего они просматривались при помощи обычной и люминесцентной микроскопии.

В первом случае отмечались 100%-ная деформация бластомеров (сморщивание) и остановка в развитии; при люминесцентной микроскопии происходило свечение, характерное для мертвых яиц — свечение оболочки, зародыша и «межуточного вещества». В контрольных культурах шло дальнейшее развитие яиц и при просмотре их в люминесцентном

Таблица 1

Условия окраски яиц гельминтов и цвет их люминесценции

Яйца гельминтов	Флуорохром	Концентрация флуорохрома	Время окраски, мин.	Цвет люминесценции мертвых яиц	Цвет люминесценции живых яиц
Ascaris suum	Акридин оранжевый	1 : 25 000	30	Оболочка оранжевая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка оранжевая, середина яйца оливковая
	Примулин	1 : 100 000	10	Оболочка ярко-зеленая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка и середина яйца оливковые
Ascaridia galli	Акридин оранжевый	1 : 50 000	30	Оболочка оранжевая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш желто-зеленый	Оболочка оранжевая, середина яйца оливковая
	Примулин	1 : 100 000	10	Оболочка ярко-зеленая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка ярко-зеленая, середина яйца оливковая
Parascaris equorum	Акридин оранжевый	1 : 25 000	30	Оболочка оранжевая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш желтый	Оболочка оранжевая, середина яйца оливковая
	Примулин	1 : 100 000	10	Оболочка ярко-зеленая, «межуточное вещество» зеленое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка ярко-зеленая, середина яйца зеленая
Syngamus skrjabinomorpha	Акридин оранжевый	1 : 100 000	30	Оболочка оранжевая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка оранжевая, середина яйца оливковая
	Примулин	1 : 100 000	10	Оболочка светло-зеленая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш светло-зеленый	Оболочка светло-зеленая, середина яйца оливковая

Окончание

Яйца гельминтов	Флуорохром	Концентрация флуорохрома	Время окраски, мин.	Цвет люминесценции мертвых яиц	Цвет люминесценции живых яиц
Trichocephalus muris (пигментированные)	Акридин оранжевый	1 : 100 000	60	Оболочка вишнево-коричневая, «межуточное вещество» оранжевое, зародыш оливковый	Оболочка вишнево-коричневая, в середине яйца нет свечения
	Примулин	1 : 100 000	—	Нет свечения	
Dioctophyme renale	Акридин оранжевый	1 : 25 000	30	Оболочка оранжевая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш оранжевый	Оболочка оранжевая, середина яйца оливковая
	Примулин	1 : 100 000	10	Оболочка ярко-зеленая, «межуточное вещество» оливковое, зародыш ярко-зеленый	Оболочка ярко-зеленая, середина яйца оливковая

микроскопе было видно свечение, характерное для живых яиц. Препараты готовились из мертвых культур. Для окраски было взято два флуорохрома: акридин оранжевый и примулин.

Готовились водные растворы этих красок: акридин оранжевый в концентрациях 1 : 25 000; 1 : 50 000; 1 : 100 000; 1 : 200 000; примулин — 1 : 100 000; 1 : 200 000.

Препараты, приготовленные из каждой культуры, окрашивались флуорохромами во всех разведениях последовательно. Окрашивание проводилось в течение 10, 30 и 60 мин. Оказалось, что цвет люминесценции при окраске яиц акридином оранжевым изменяется с увеличением времени окраски при одной концентрации флуорохрома, а также при изменении концентрации флуорохрома. При применении примулина цвет люминесценции зависит только от концентрации флуорохрома, а не от времени окраски. Наилучшими условиями окраски яйца нужно считать такие, при которых ясно видно свечение составных частей яйца (табл. 1).

Нужно отметить, что пигментированные яйца с трудом окрашиваются флуорохромами, так как пигмент, находящийся в оболочке яйца, гасит вторичную флуоресценцию, поэтому не видно свечения оболочки; свечение зародыша едва заметно. Это видно на примере яиц *T. muris* — пигментированных. Яйца *T. muris*, взятые из матки, т. е. непигментированные, легко окрашиваются и примулином, и акридином оранжевым.

Подводя итоги, можно отметить, что характер свечения яиц гельминтов зависит от времени окраски и от концентрации флуорохрома и что для получения лучшего свечения необходимы свои условия окраски для яиц каждого вида гельминтов.

2. ИЗУЧЕНИЕ СВЕЧЕНИЯ ЯИЦ ГЕЛЬМИНТОВ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ЭМБРИОГЕНЕЗА

Для определения свечения яиц гельминтов на разных стадиях эмбриогенеза были взяты яйца из маток паразитов *Ascaris suum, Ascaridia galli, Parascaris equorum, Syngamus skrjabinomorpha.* Культуры яиц содержались при температуре 20°. Для просмотра выбрали следующие стадии эмбриогенеза яиц гельминтов 2—4 бластомера, бластулу, гаструлу, личинку.

Из культур яиц, доведенных до определенной стадии развития, готовились препараты, которые окрашивались водным раствором примулина в концентрации 1 : 100 000 в течение 20 мин. Просматривалось по 1000 яиц в каждом случае.

Оказалось, что у всех живых яиц на всех стадиях развития цвет люминесценции оливковый. Разница наблюдается только в свечении оболочек: у яиц *A. galli, P. equorum, S. skrjabinomorpha* цвет люминесценции оболочки ярко-зеленый, у яиц *Ascaris suum* — оливковый.

У всех мертвых яиц ясно виден ярко-зеленый зародыш, «межуточное» вещество оливкового цвета, оболочка ярко-зеленая.

Таким образом, у яиц гельминтов, взятых на различных стадиях эмбрионального развития, разницы в свечении не наблюдается.

3. СРАВНЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ОБЫЧНОЙ И ФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ МИКРОСКОПИИ ПРИ ПРОСМОТРЕ КУЛЬТУРЫ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ

Для сравнения результатов обычной и флуоресцентной микроскопии при просмотре культуры в процессе развития были взяты яйца гельминтов: *A. suum, P. equorum* и *S. skrjabinomorpha.* Яйца *A. suum* и *P. equorum* брались из маток гельминтов, яйца *S. skrjabinomorpha* отмывались из фекалий. Культуры яиц содержались при температуре при 20°. Яйца просматривались через 5 дней при помощи обычной и флуоресцентной микроскопии. Для флуоресцентной микроскопии они окрашивались акридином оранжевым или примулином, как указывалось выше. При обычной микроскопии подсчитывалось процентное содержание развивающихся и дегенерирующих яиц в пробе из 200 яиц, при флуоресцентной микроскопии — процентное количество живых и мертвых яиц также в пробе из 200 яиц (табл. 2).

Как видно из таблицы, данные обычной и флуоресцентной микроскопии практически равны. Кроме этого, для сравнения результатов обычной микроскопии и флуоресцентной была подготовлена смешанная культура яиц *P. equorum* (смешали две партии яиц гельминтов: одну развивающуюся партию яиц и другую, убитую температурой 70°). Непосредственно после действия температуры яйца были просмотрены при помощи обычной и флуоресцентной микроскопии. Обычная микроскопия показала, что у яиц в пробе из 200 штук были деформированы зародыши; флуоресцентная микроскопия дала те же результаты, т. е. 200 яиц имели свечение, характерное для мертвых. Убитая культура яиц была оставлена на сутки при температуре 20°. При просмотре опытной культуры яиц через 24 часа после действия на нее температурой 70° мы получили те же результаты. Таким образом, для смешанной культуры была взята заведомо мертвая партия яиц. Из смешанной культуры приготовлялись препараты, окрашенные акридином оранжевым. Один и тот же препарат просматривался при помощи обычной и флуоресцентной микроскопии. При обычной микроскопии подсчитывалось процентное количество яиц, нахо-

Таблица 2

Сравнение результатов нормальной микроскопии и флуоресцентной при просмотре культуры в процессе развития (в %)

Яйца гельминтов	Флуорохром	1-й день наблюдения				5-й день наблюдения				10-й день наблюдения			
		Микроскопия											
		нормальная		флуоресцентная		нормальная		флуоресцентная		нормальная		флуоресцентная	
		живые яйца	мертвые	живые	мертвые	живые	мертвые	живые	мертвые	живые	мертвые	живые	мертвые
Ascaris suum	Примулин (1 : 100 000)	87	13	91	9	76	24	78	22	76	24	77,5	22,5
Parascaris equorum	То же	93,5	6,5	93	7	80	20	84	16	81	19	82	18
Syngamus skrjabinomorpha	Акридин оранжевый (1 : 25 000)	90	10	91,5	8,5	88,5	11,5	91,5	8,5	89	11	90	10

дящихся на разных стадиях развития, и количество деформированных. При флуоресцентной микроскопии подсчитывалось количество яиц, имеющих свечение, характерное для живых или мертвых. Пробы из смешанной культуры брались шесть раз. Всего просмотрено 465 яиц.

Количество обнаруженных мертвых яиц (267) полностью совпало как при обычной микроскопии, так и при флуоресцентной.

4. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТИ ЯИЦ ПОСЛЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ НА НИХ ВНЕШНИХ ФАКТОРОВ

Из литературных данных известно, что высушивание и высокая температура губительно действуют на яйца гельминтов. В нашей работе мы хотели определить жизнеспособность яиц гельминтов после действия на них указанных факторов. Высушиванию и высокой температуре подвергались яйца гельминтов: *Ascaris suum, Ascaridia galli, Parascaris equorum, Syngamus skrjabinomorpha, Trichocephalus muris, Dioctophyme renale.* Яйца *S. skrjabinomorpha* были отмыты из фекалий, яйца остальных гельминтов взяты из самок гельминтов.

Определение жизнеспособности яиц после действия на них высокой температуры

К началу проведения опыта яйца гельминтов *A. suum, A. galli* и *P. equorum* находились на стадии зиготы. Яйца *T. muris* (непигментированные) — на стадии несливших ся пронуклеусов, яйца *D. renale* — на стадии двух бластомеров, яйца *S. skrjabinomorpha* — на стадии четырех бластомеров. Каждая из культур яиц гельминтов была разделена на группы, которые помещались в плоскодонные сосуды объемом 1 мл и заливались водой, нагретой до температуры опыта (табл. 3). I группа яиц находилась в воде в течение 5мин., II — 15 мин., III — 30 мин. и IV группа — контроль — при температуре 20°.

Таблица 3

Определение жизнеспособности яиц * гельминтов при помощи флуоресцентной микроскопии после их прогревания (в %)

Яйца гельминтов	Температура °С опыта	Флуорохром	Непосредственно после прогревания				Через 24 часа после прогревания				Через 48 час. после прогревания			
			время нагревания, мин.			контроль	время нагревания, мин.			контроль	время нагревания, мин.			контроль
			5	15	30		5	15	30		5	15	30	
Ascaris suum	60	Примулин (1 : 100 000)	ж—91	ж—93	ж—92	ж—90	ж—60	ж—45	ж—55	ж—93	ж—100	ж—100	ж—100	ж—91
Ascaridia galli	65	То же	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100	м—100	м—100	м—100	м—100				
Ascaridia galli	80	Акридин оранжевый (1 : 50 000)	ж—95	ж—95	ж—95	ж—95	м—100	м—100	м—100	м—100				
Parascaris equorum	70	То же	м—100	м—100	м—100	м—99,5	м—100	м—100	м—100	м—100				
Syngamus skrjabinomorpha	80	Примулин (1 : 100 000)	ж—21 м—79	м—100	м—100	м—98	м—100	м—100	м—100	м—100	Яйца не просматривались			
Trichocephalus muris (непигментированные)	100	Акридин оранжевый (1 : 10 000)	м—100	м—100	м—100	м—100	м—100	м—100	м—100	м—100				
Dioctophyme renale	70	Акридин оранжевый (1 : 25 000)	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100	ж—100				

* ж — живые яйца; м — мертвые.

Культуры яиц гельминтов (опытные и контрольные) просматривались непосредственно после опыта и через 24 часа, а яйца *Ascaris suum* — и через 48 час. Для флуоресцентной микроскопии яйца гельминтов окрашивались примулином или акридином оранжевым. Количество жизнеспособных и мертвых яиц определялось в пробе из 200 яиц (см. табл. 3).

После воздействия температуры (в указанных в табл. 3 пределах) на яйца (кроме яиц *P. equorum*) их зародыш не был деформирован. Яйца *A. galli, D. renale* и *T. muris* непосредственно после опыта имели свечение, характерное для живых яиц, т. е. наблюдалось только свечение оболочки. Яйца *S. skrjabinomorpha*, отработанные температурой 80° в течение 5 мин., имели свечение, характерное для живых яиц, а отработанные температурой 80° в течение 15 и 30 мин., имели свечение, характерное для мертвых яиц. У яиц *A. suum* всех опытных групп наблюдался небольшой процент яиц, имеющих свечение, характерное для мертвых яиц.

Для яиц *P. equorum* после опыта характерно свечение, свойственное мертвым яйцам.

Через 24 часа после нагревания яйца *A. galli, D. renale, S. skrjabinomorpha* и *T. muris* имели свечение, свойственное мертвым яйцам, однако следов дегенерации у зародышей по-прежнему не наблюдалось. Среди подопытных яиц *A. suum* большинство имело свечение, характерное для мертвых яиц, однако следов дегенерации в зародышах также не наблюдалось. В это время в контрольных культурах шло дальнейшее развитие и их яйца имели свечение, характерное для живых яиц.

Через 48 час. после нагревания все яйца *A. suum* имели свечение, свойственное мертвым яйцам. Следовательно, яйца, не имеющие следов дегенерации после нагревания, непосредственно после опыта обладают свечением, характерным для живых, и лишь через 24 и 48 час. после нагревания начинают светиться, как мертвые.

Яйца *P. equorum* с деформированными непосредственно после нагревания зародышами сразу имеют свечение, характерное для мертвых яиц.

Определение жизнеспособности яиц после высушивания

К моменту опыта яйца *Ascaris suum, Parascaris equorum* и *Syngamus. skrjabinomorpha* находились на личиночной стадии развития, яйца *Ascaridia galli* — на стадии 16—32 бластомеров, яйца *Dioctophyme renale* — на стадии двух бластомеров, яйца *Trichocephalus muris* — на стадии несливших пронуклеусов. Культуры яиц указанных гельминтов помещались в плоскодонные сосуды объемом 1 мм³ в виде тонкого слоя и заливались водой так, что слой яиц был слегка прикрыт. Сосуды оставались открытыми при температуре 20° в течение 24 час. Вода обычно испарялась через 3—4 часа с начала проведения опыта. После 24-часового подсушивания яйца гельминтов заливались водой, имеющей комнатную температуру, и оставались в ней еще на 24 часа.

После 24-часового увлажнения культуры яиц просматривались при помощи обычной и флуоресцентной микроскопии. Для флуоресцентной микроскопии препараты окрашивались примулином или акридином оранжевым, как указывалось выше (табл. 4).

Обычная микроскопия показала, что после 24-часового подсушивания яйца гельминтов *A. suum, P. equorum, S. skrjabinomorpha, D. renale, T. muris* были мертвыми, так как имели деформированные зародыши.

После 24-часового увлажнения никаких изменений в опытных культурах яиц не наблюдалось: зародыш по-прежнему во всех яйцах был деформирован. Контрольные культуры яиц *A. suum, P. equorum* и *S. skrjabinomorpha* имели живые личинки, у яиц *D. renale* и *T. muris* шло дальнейшее развитие зародыша.

Таблица 4

Определение жизнеспособности яиц* гельминтов при помощи флуоресцентной микроскопии после высушивания (в %)

Яйца гельминтов	Флуорохром	После 24-часового высушивания при комнатной температуре		Контроль	
		Микроскопия			
		нормальная	флуоресцентная	нормальная	флуоресцентная
Ascaris suum	Примулин (1 : 100 000)	Деформированная личинка — 100	м—100	Личинка живая — 89,5	ж—88 м—12
Parascaris equorum	То же	То же	м—100	Личинка живая — 97,5	ж—92 м— 8
Syngamus skrjabinomorpha	»	»	м—100	Личинка живая — 94	ж—96 м—4
Trichocephalus muris	Акридин оранжевый (1 : 100.000)	Деформированный зародыш на стадии несливших пронуклеусов — 100	м—100	Зародыш на стадии слившихся пронуклеусов — 100	ж—100
Dioctophymerenale	Примулин (1 : 100 000)	Деформированный зародыш на стадии двух бластомеров — 100	м—100	Зародыш на стадии двух бластомеров — 100	ж—100

* ж — живые яйца; м — мертвые.

Флуоресцентная микроскопия показала, что опытные культуры яиц упомянутых гельминтов после увлажнения имели свечение, характерное для мертвых яиц; контрольные культуры яиц имели свечение, свойственное живым яйцам.

Следовательно, яйца, имеющие деформированный зародыш после высушивания, обладают свечением, свойственным мертвым яйцам.

ВЫВОДЫ

1. При помощи флуоресцентной микроскопии можно выявлять жизнеспособность яиц гельминтов.
2. Для каждого вида яиц гельминтов необходимы свои условия окраски для получения лучшего их свечения. Характер свечения яиц зависит от времени окраски и концентрации флуорохрома.
3. Основной признак мертвого яйца — обособленное свечение зародыша. Яйца гельминтов, имеющие недеформированный зародыш в результате действия на них неблагоприятных условий, вначале обладают свечением, характерным для живых яиц, через день-два приобретают свечение, характерное для мертвого яйца.

Автор выражает искреннюю благодарность проф. Н. П. Шихобаловой и старшему научному сотруднику Института микробиологии АН СССР Г. А. Медведевой за советы и помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Аникина В. В. 1959а. Определение жизнеспособности яиц гельминтов методом люминесцентной микроскопии.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 9, стр. 17—19.

Аникина В. В. 1959б. Определение жизнеспособности яиц гельминтов методом люминесцентной микроскопии.— Труды Крымск. мед. ин-та, 27, стр. 195—198.

Медведева Г. А. 1951. Различия живых и мертвых микроорганизмов люминесцентным методом.— Вести. АН СССР, № 9, стр. 88—89.

Мейсель М. Н., Медведева Г. А., Алексеева В. М. 1961. О выявлении живых, поврежденных и мертвых микроорганизмов.— Микробиол. 30, вып. 5, стр. 855—862.

Романова Л. Д. 1960. Определение жизнеспособности некоторых гельминтов методом люминесцентной микроскопии.— В сборнике научных трудов Харьковск. гос. мед. ин-та, вып. 53, стр. 219—221.

Mochman H. 1954. Zum fluoreszenzmikroskopischen Nachweis von Wurmeiern.— Zbl. Bakteriol. Grig., 161, Heft. 6, стр. 416—418.

Mochman H. 1956. Über Fluorescenzerscheinungen von Helmintheneiern.— Zbl. Bakteriol., Ref., 166, Heft 9, 12, стр. 243.

Rankel W. 1947. Zur fluoreszenzmikroskopischen Nachweis von Wurmeiern.— Zbl. Bakteriol., Orig., 152, Heft 2. стр. 152—154.

Т. А. КРАСНОЛОБОВА, Т. П. СЕРГЕЕВА

НОВЫЙ ВИД ТРЕМАТОДЫ ОТ ЧАЕК — *BASCHKIROVITREMA SKRJABINI* NOV. SP. *(TREMATODA, ECHINOSTOMATIDAE)*

В настоящей работе приводится описание нового вида трематод — *Baschkirovitrema skrjabini* nov. sp., обнаруженного нами в материалах 306-й Союзной гельминтологической экспедиции, работавшей на территории Тувинской автономной республики в 1956—1957 гг.

Baschkirovitrema skrjabini Krasnolobowa et Sergeewa, nov. sp.

Хозяин: *Larus ridibundus* — обыкновенная чайка.

Локализация: тонкий отдел кишечника.

Место и время обнаружения: Тува, 24 апреля 1956 г.

В материале 4 экз. паразитов, которые найдены у одной чайки из 34 исследованных.

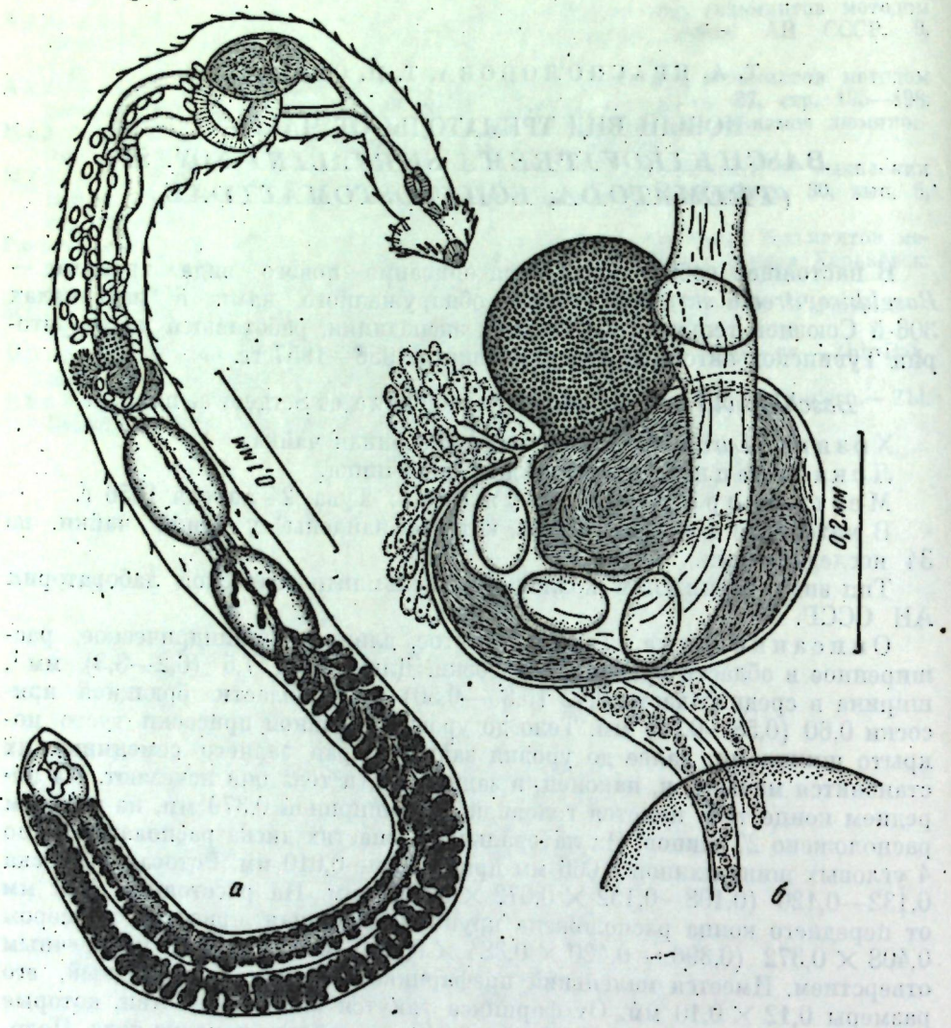
Тип вида хранится в коллекциях Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Описание вида. Тело вытянутое, длинное, цилиндрическое, расширенное в области брюшной присоски. Длина тела 7,5 (6,2—8,3) мм[1], ширина в средней части 0,42 (0,36—0,50) мм, в области брюшной присоски 0,60 (0,58—0,61) мм. Тело до уровня брюшной присоски густо покрыто шипиками; далее до уровня заднего края заднего семенника их становится меньше, и, наконец, в задней части тела они исчезают. На переднем конце тела имеется головной диск шириной 0,370 мм, на котором расположено 27 шипов. На латеральных лопастях диска располагается по 4 угловых шипа длиной 0,066 мм при ширине 0,010 мм. Ротовая присоска 0,132—0,120 (0,108—0,132 × 0,072 × 0,120) мм. На расстоянии 1,23 мм от переднего конца расположена крупная брюшная присоска размером 0,408 × 0,372 (0,396 — 0,420 × 0,384 × 0,408) мм с узким поперечным отверстием. Имеется маленький префаринкс. Фаринкс бочковидный, его размеры 0,12 × 0,10 мм. От фаринкса тянутся кишечные ветви, которые заканчиваются слепо на расстоянии 0,048 мм от заднего конца тела. Половое отверстие находится впереди брюшной присоски. Дорсально и позади брюшной присоски расположена крупная яйцевидная половая бурса, задний край которой не заходит за уровень брюшной присоски. Размеры ее 0,48 × 0,22 мм. В середине тела располагаются два крупных яйцевидных семенника: передний размером 0,54 × 0,36 (0,48 — 0,60 × 0,24 — 0,36) мм и задний — 0,52 × 0,32 (0,48 — 0,58 × 0,26 — 0,34) мм. Расстояние между ними 0,108 мм. Впереди семенников лежит округлый яичник размером 0,18 × 0,14 (0,14 — 0,18 × 0,12 — 0,18) мм, позади которого находится тельце Мелиса. Пространство между яичником и брюшной присоской

[1] В скобках дана изменчивость.

занято маткой с немногочисленными коричневыми яйцами, размеры которых 0,08 × 0,04 (0,06 — 0,08 × 0,036 — 0,042) мм. Желточники, расположенные рядами, начинаются позади заднего семенника и заполняют всю заднюю часть тела паразита.

Дифференциальный диагноз. Описываемый нами вид относится к роду *Baschkirovitrema* Skrjabin, 1944 (сем. *Echinostomatidae*).



Baschkirovitrema skrjabini n. sp.
а — общий вид; *б* — детали строения половой системы

Этот род включает один вид — *B. incrassatum* (Diesing, 1850) Skrjabin, 1944, описанный по материалу от бразильской выдры — *Lutra brasiliensis* (= *L. solitaria*). От указанного вида *B. skrjabini* отличается следующими основными признаками:

1) протяженностью желточников (у *B. incrassatum* они начинаются между семенниками или на уровне переднего семенника, у всех 4 экз. нового вида — позади заднего семенника; 2) размерами яиц (у *B. skrjabini* — 0,08 × 0,04 мм, у *B. incrassatum* — 0,104 × 0,073 мм); 3) размерами брюшной присоски (у нового вида она в три раза меньше, чем у *B. incrassatum*). Помимо указанных морфологических отличий, новый вид отличается от сравниваемого экологическими признаками: представители нового вида найдены у птиц, тогда как *B. incrassatum* паразитирует у млекопитающих.

Морфологические различия этих видов, паразитирование их у представителей различных классов животных, а также географическая удаленность мест обнаружения гельминтов позволили нам обосновать в роде *Baschkirovitrema* новый вид — *B. skrjabini*.

Факт обнаружения видов одного рода у животных различных классов следует объяснить сходным питанием хозяев.

ЛИТЕРАТУРА

Скрябин К. И. 1956. Трематоды животных и человека, т. XII, стр. 264—271. М., Изд-во АН СССР.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

С. Л. ЛАЗАРЕВСКАЯ

ACROSTICHUS MINIMUS N. SP. *(DIPLOGASTEROIDIDAE)* — НОВАЯ НЕМАТОДА СЕРОГО СОСНОВОГО УСАЧА

В Бузулукском бору Оренбургской области в ходах серого соснового усача — *Acanthocinus aedilis* — на сосне *Pinus silvestris* были обнаружены нематоды из рода *Acrostichus*, при изучении оказавшиеся представителями нового вида.

Нематоды рода *Acrostichus* впервые регистрируются у данного хозяина и на территории Советского Союза.

Acrostichus minimus Lasarevskaja, sp. n.

Мелкие нематоды с резко выраженной продольной исчерченностью кутикулы (рис., *в*, *д*). Головной конец конически суживающийся. Головная капсула отделена от тела едва заметным перехватом. Стома рабдитоидная, анизотропно-анизоморфная, 7—8 × 3 μ у самцов, 8—10 × 3 μ у самок. Под иммерсией хорошо видны границы хейлостомы, про-, мезо-, мета- и телостомы; корпус пищевода охватывает ее на уровне метастомы, образуя с дорсальной стороны метателостомный бугор, дорсальный зуб выступает вперед в протостому. Субвентральные зубчики более мелкие и располагаются ниже, в метастоме (рис., *а*, *б*).

Пищевод — типичный диплогастероидный с мощным мускулистым корпусом, широким перешейком и хорошо различимым железистым бульбусом. Метакорпальный бульбус с удлиненным мощно кутикуляризированным просветом. Кишечник у наших экземпляров лишь слегка расширялся в средней части тела, не образуя мешка ни за пищеводом, ни перед короткой прямой кишкой.

Самка: $L = 405$ (365—430) μ; $a = 13{,}5$ (13,2—22,5); $b = 5{,}2$ (5,1—6,2); $c = 4{,}8$ (2,6—4,8); $V\% = 52\%$ (40,5—52%). Тело зрелой самки веретеновидное, сильно расширенное в средней части, где располагаются яичники, и резко суживающееся к концам. Хвост тонкий, плавно переходящий в нить. Яичники парные, обращенные, их загнутые концы перекрещиваются в области вульвы. Общая длина половых трубок составляет 58—66,5% всей длины тела и 84—88% — длины туловища (без хвоста). Губы вульвы слабо выпуклые. Короткая вагина ведет в почковидную сперматеку (размером 18 × 9). Объемистые матки занимают почти всю необращенную часть половых трубок, расположение овоцитов в яичниках однорядное.

Самец: $L = 390$ (290—441) μ; $a = 17{,}7$ (15,2—19,2); $b = 4{,}4$ (4,4—5,6); $c = 3{,}5$ (3,4—6,2). Туловище самца цилиндрическое, слегка суживающееся к концам. Хвост двураздельный, с длинным нитевидным терминусом. Семенник обращенный, не доходит до пищевода. Длина его равна половине длине тела и 70% длины туловища (без хвоста). Загибающаяся часть короткая, 11—12% общей длины семенника. Спикулы 23—25 μ длины, тонкие, дуговидно изогнутые, с хорошо выраженными головками

и оттянутыми в виде коготка дистальными концами. Рулек прилегающий, длиною 18—21 μ, т. е. несколько больше половины длины спикул. Две пары папилл лежат преанально, одна — постанально. Терминально, перед началом нитевидного терминуса находится сильно редуцированная бурсальная структура с тремя парами папилл. Там же субдорсально видна еще одна пара крупных папилл.

Личинка II стадии (рис., *и*, *к*): $n = 1$; $L = 250$ μ; $a = 14{,}7$; $b = 4{,}4$; $c = 3{,}1$. Тело веретеновидное, с длинным хвостом, плавно переходящим в нить. Стома свободная, сформирована, как у взрослых особей. Длина ее 6 μ, диаметр 2 μ. Хорошо виден один дорсальный и два субвентральных зубчика. Корпус пищевода развит слабее, чем у взрослых форм, длина его только в 1,2 раза превышает длину кардиальной части, в то время как у взрослых это соотношение равно 1,5—1,7. Разница в диаметрах метакорпального и кардиального бульбуса также заметно меньше, чем у взрослых. Все это является отражением в онтогенезе филогенетического процесса интенсификации функции мускулистого корпуса пищевода диплогастерид и может быть иллюстрацией перехода от рабдитоидного пищевода с примерно равными корпусом и кардиальной частью (или даже превалированием последней) к диплогастероидному, с концентрацией мышечной функции в объемистом корпусе пищевода. Средняя кишка широкая, мешковидная, задняя — короткая, узкая. Овальный половой зачаток достигает 38 μ.

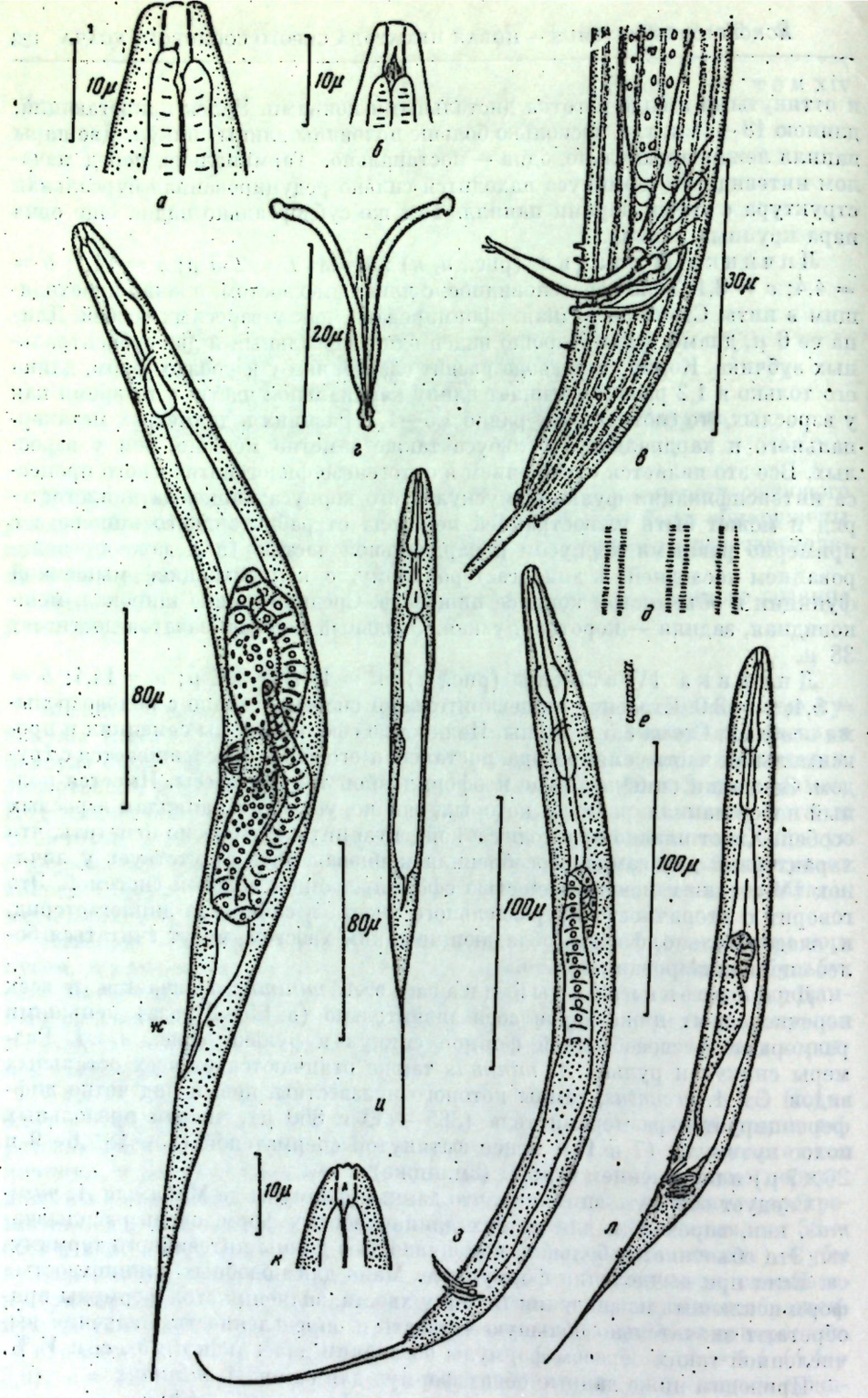
Личинка IV стадии (рис., *л*): $n = 1$; $L = 302$ μ; $a = 14{,}4$; $b = 5{,}1$; $c = 3{,}0$. Строение пищеварительной системы сходно с половозрелыми особями. Стома 6,5 μ длины. Полностью сформированы семенник и проксимальная часть семяпровода, дистальная его часть прослеживается с трудом. Закладки спикул в виде неоформленной темной массы. Имеется полный набор папилл, размеры которых, однако, уступают папиллам взрослых особей. Хвост плавно переходит в концевую нить. Интересно отметить, что характерная для самца обособленная концевая нить отсутствует у личинок IV стадии с почти полностью сформированной половой системой. Это говорит о вторичности двураздельного хвоста в семействе диплогастерид, и, следовательно, формы, обладающие таким хвостом, могут считаться более специализированными.

Дифференциальный диагноз. *A. minimus* отличается от всех перечисленных ниже видов рода значительно (в 1,5—2 раза) меньшими размерами и своеобразной формой спикул и рулька (рис., *в*, *г*). Размеры спикул и рулька *A. minimus* также отличаются от всех остальных видов. От *A. arcuatus*, самцы которого неизвестны, новый вид четко дифференцируется размерами тела (365—430 и 850 μ), числом продольных полос кутикулы (7 и 11), менее вытянутой сперматекой (13—18×6—9 и 26×7 μ) и положением вульвы (см. ниже).

Следует обратить внимание, что данные формулы де Мана для *A. minimus*, как, впрочем, и для других длиннохвостых форм, очень расплывчаты. Это объясняется большой изменчивостью длины нитевидного терминуса. Если при вычислении формулы де Мана для подобных длиннохвостых форм исключить из значения L длину хвоста, значения этой формулы приобретают значительно бо́льшую четкость и определенность. Значения вычисленной таким образом формулы обозначим далее, как d_1, b_1, c_1 и $V_1\%$.

Приводим ниже данные обеих формул для самок *A. minimus*

L	= 356—430 μ	L_1	= 365—430 μ
a	= 13,2—22,5	a_1	= 10,7—14,0
b	= 5,1—6,2	b_1	= 3,6—4,1
c	= 2,6—48	c_1	= 1,6—3,8
$V\%$	= 40,5—52	$V_1\%$	= 64—66.



Acrostichus minimus

а — голова самца латерально; *б* — голова самца вентрально; *в* — хвостовой конец самца латерально; *г* — спикулы и рулек вентрально; *д* — продольная исчерченность кутикулы под большим увеличением (схема); *е* — образец кольчатости кутикулы; *ж* — самка; *з* — самец; *и* — личинка II стадии; *к* — голова личинки II стадии; *л* — личинка III стадии

Мы рассчитали значение амплитуды колебаний показателей формулы де Мана в ее основной и модифицированной форме в процентном отношении к среднему значению каждого показателя и получили следующие результаты:

Индекс	a	a_1	b	b_1	c	c_1	$V\%$	$V\%$
Амплитуда колебаний, % . . .	52	26,8	19,5	12	60	80	25	3,1

Таким образом, с модифицированием формулы де Мана амплитуда значений a сокращается в два раза (с 52 до 26,8%), значений b — в полтора раза, $V\%$ — в восемь раз! Возрастание амплитуды значений c наглядно показывает изменчивость длины хвоста самок *A. minimus*. Этот признак не может быть использован для диагностирования вида. Индекс $V_1\%$ определяет положение вульвы с большой точностью и может с успехом применяться для дифференциальной диагностики длиннохвостых форм.

Полезный результат может дать и использование индексов a_1 и b_1. Так, значения индексов a, b, c и $V\%$ для самок *A. minimus* и *A. arcuatus* в связи с большой амплитудой колебаний, допускаемой этой формулой, совпадают. Использование индексов a_1, b_1, c_1 и $V_1\%$ выявляет различия в положении вульвы (64—66 для *A. minimus* и 59 — для *A. arcuatus*) и относительной толщине этих форм (a_1 равно соответственно 10,7—14 и 15,1).

Значения индексов a_1, b_1, c_1 и $V_1\%$ легко могут быть вычислены из применяемых обычно индексов формулы де Мана.

Характер биологических связей между *A. minimus* и серым сосновым усачом в настоящее время неясен. Специфичность других нематод рода *Acrostichus* к определенному хозяину также не исследовалась, однако необходимо отметить биологические различия сравниваемых видов и географический фактор. *A. minimus* найден в ходах усача в лесостепной зоне Европы (СССР), в то время как *A. arcuatus* и другие виды, описанные Масси, обитают в ходах короедов Северной Америки (США).

Род *Acrostichus* Rahm, 1928 с его единственным видом и типом *A. toledoi* Гудей в 1955 г. и Рюм (Rühm, 1956) синонимизирует с родом *Diplogaster* M. Schultze, 1857. Масси (Massey, 1962) восстанавливает этот род, включает в него еще четыре вида, входившие до этого в род *Diplogaster*, и четыре новых вида и дает следующий измененный диагноз рода.

«Кутикула с сильно выраженной продольной и умеренно тонкой поперечной исчерченностью. Голова обычно суживается кпереди от переднего конца шейки. Длина стомы 10—15 μ, намного превышает ее диаметр. Мезо-, мета- и телорабдионы иногда сливаются, образуя дробильный аппарат (glottoid apparate) с дорсальным и субвентральными онхами в количестве от 2 до 4. Пищевод типично диплогастеропдный. Яичники парные, обращенные, их загибающиеся концы встречаются или даже пересекаются в области вульвы. У самок имеется широкая почковидная сперматека. Спикулы парные, дуговидно-изогнутые, с головками. Рулек массивный, форма его варьирует. Число хвостовых папилл различно. Хвосты обоих полов нитевидно утончены» (стр. 67).

Таким образом, род *Acrostichus* отличается от рода *Diplogaster* следующими дифференциальными признаками: длина стомы намного превышает ее диаметр; продольная исчерченность кутикулы сильно выражена; рульки массивные, различной формы, хвосты самцов и самок длинные, нитевидные.

По Масси в род *Acrostichus* входят следующие виды:

Вид	Место обнаружения
A. toledoi Rahm, 1928	Цветки банана. Бразилия
A. ponderosus Massey, 1962	Ходы короеда *Ips ponderosus* на сосне *Pinus ponderosa*. США.
A. taedus Massey, 1962	Ходы короеда *Dendroctonus terebrans* на сосне *P. taeda*. США.
A. arcuatus Massey, 1962	Ходы короеда *D. terebrans* на сосне *P. taeda*. США.
A. concolor Massey, 1962	Ходы короеда *Scolytus ventralis* на пихте *Abies concolor*. США.
A. lineatus (Fuchs, 1915)	Под элитрами и в ходах большого соснового долгоносика *Hylobius abietis* на сосне. Германия.
A. consobrinus (De Man, 1920)	Древесные слизетечения и гниющая труха из ходов насекомых на сосне. Голландия.
A. consobrinus var. *austriacus* (Fuchs, 1938)	Под элитрами *Rhisophagus bipustulatus* (жук-блестянка, обитает в ходах короедов) и в ходах различных усачей на хвойных и лиственных деревьях. Германия.
A. nudicapitatus (Steiner, 1914)	Ходы усача на пихте *Abies alba* и ходы короеда *Dryocetes autographus* в пне дуба. Также компост и грунтовые воды. Германия, США.
A. occidentalis (Steiner, 1932)	Ходы короеда *Dendroctonus monticolae* на сосне. США.

Таким образом, большинство видов рода является сапроксилобионтами и обитает в ходах короедов, усачей и долгоносиков.

Состав рода *Acrostichus*, по всей вероятности, дожен быть пересмотрен. Принадлежность к данному роду *A. lineatus, A. nudicapitatus, A. consobrinus* и *A. consobrinus* var. *austriacus* представляется нам весьма спорной. Стома этих видов относительно широкая — ее длина превышает ширину только в два раза, в то время как у остальных видов длина стомы превышает ее ширину в три-четыре раза. Есть ряд других признаков, не характерных для рода *Acrostichus:* наличие головных щетинок и ребер хейлостомы у *A. nudicapitatus, A. consobrinus* и *A. consobrinus* var. *austriacus*. Последние две формы существенно различаются между собой по таким важным признакам, как положение амфид (на губах и по бокам головы), вооружение стомы (три неподвижных бугорка и подвижный зуб), а также форма и размеры спикул и рулька. Вайнгэртнер (Weingärtner, 1955) справедливо считает *A. consobrinus* var. *austriacus* самостоятельным видом и называет его *Diplogaster austriacus*. Мейл (Meyl, 1961) относит эти формы к разным родам: *A. consobrinus* — к роду *Diplogastrellus*, а *A. consobrinus* var. *austriacus* — к роду *Diplogasteritus*. К роду *Diplogasteritus* Мейл относит также виды *A. nudicapitatus* и *A. occidentalis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приводится описание нового вида нематод *A. minimus* и эколого-морфологический обзор нематод рода *Acrostichus*.

Изучение личиночного формообразования *A. minimus* дает наглядный пример отражения в онтогенезе этой формы происходившего в филогенезе

диплогастерид процесса интенсификации функции мускулистого корпуса пищевода (Парамонов, 1952). Строение личинки IV стадии позволяет сделать заключение о вторичности двураздельного хвоста самцов в семействе диплогастерид. Мы полагаем, что этот признак может быть использован при изучении филогенетических связей диплогастерид.

Для изучения и сравнения длиннохвостых форм, подобных представителям рода *Acrostichus*, предполагается модификация формулы де Мана, где из значения L (длина тела) исключается длина хвоста нематоды. Применение модифицированной формулы a_1, b_1, c_1 и V_1% значительно сокращает амплитуду значений этих индексов (за исключением c_1) и облегчает диагносцирование этих форм.

ЛИТЕРАТУРА

Парамонов А. А. 1952. Опыт экологической классификации фитонематод.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 6, стр. 338—369.

Goodey T. 1951. Soil and freshwater Nematodes. (A monograph). London N — Y.

Fuchs G. 1915. Die Naturgeschichte der Nematoden und einiger anderer Parasiten; I des *Ips typographus* L.; des *Hylobius abietis* L.— Zool. Jahrb. (Syst.), 38, стр. 109—222.

Fuchs G. 1938. Neue parasitische und halbparasitische Nematoden bei Borkenkäfer und einige andere Nematoden.— Zool. Jahrb. (Syst.), 71, стр. 123—190.

Massey C. L. 1962. New species of *Diplogasteridae* (Nematoda) associated with bark beetles in the United States.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., 29, N 1, стр. 67—75.

Meyl A. 1961. Die freilebende Erd- und Süsswassernematoden (Fadenwürmer). Die Tierwelt Mitteleuropas, Bd. I. Lief. 5a. Leipzig.

Rahm G. 1928. Nematodes parasites e semiparasitas das plantas culturaes do Brasil.— Arch. Inst. biol. Defesa Agric. et Anim., 1, стр. 239—252.

Rühm W. 1956. Die Nematoden der Ipiden. Parasitol. Schriftenreihe, Heft 6. Jena.

Steiner G. 1914. Freilebende Nematoden aus der Schweiz.— Arch. Hydrobiol., 9, стр. 420—438.

Steiner G. 1932. Some nemic parasites and associates of the mountain pine beetle (*Dendroctonus monicolae* Hopk).— J. Agric. Res., 45, N 7, стр. 437—444.

Weingärtner I. 1955. Versuch einer Neuordnung der Gattung *Diplogaster* M. Schultze 1857.— Zool. Jahrb (Syst.), 83, стр. 248—317.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

З. К. ЛЕУТСКАЯ

ЭЛЕКТРОФОРЕТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БЕЛКОВ СЫВОРОТКИ КРОВИ ЦЫПЛЯТ ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ИММУНИТЕТА К *ASCARIDIA GALLI*

Исследуя вопрос о роли витамина А в повышении резистентности цыплят к *A. galli*, мы на основании проведенной нами работы (Леутская, 1963), высказали предположение, что витамин А принимает участие в процессе выработки иммунитета у цыплят. Основанием для этого предположения послужило то, что в процессе иммунизации у цыплят наблюдаются резкие изменения состояния витамина А: в печени происходит снижение запаса общего витамина А и его фракций (витамин А-спирт и А-эфир), тогда как в митохондриях печени, наоборот, идет одновременное повышение содержания витамина А-спирта и А-эфира.

Эти изменения в состоянии витамина А сопровождаются выработкой антител, которые мы обнаруживали по реакции кольцепреципитации.

Антитела, как правило, связывают с γ-глобулинами, хотя при некоторых заболеваниях они обнаруживаются в других фракциях. У животных при некоторых гельминтозах происходит увеличение фракции γ-глобулинов, в то время как фракции других глобулинов при разных паразитах меняются по-разному (Stauber, 1959; Ross, 1961; Kagan and Goodchild, 1961).

В отношении *A. galli* по этому вопросу в литературе мы не встретили никаких данных. Поэтому продолжением нашей дальнейшей работы явились исследования электрофоретического распределения белков сыворотки крови у цыплят при формировании иммунитета к *A. galli*.

Чтобы иметь представление о количественном изменении белка в этих тканях, попутно велись определения количества азота печени и сыворотки крови.

Полуторамесячных цыплят с начальным весом 190 *г* иммунизировали двумя путями: антигеном, полученным из *A. galli* при помощи экстракции в физиологическом растворе, и кашицей из растертых в физиологическом растворе аскаридий. Иммунизацию антигеном проводили инъекциями 1 мл 10%-ного раствора антигена в физиологическом растворе через каждые два дня на третий в течение 35 дней. Контролем для них служили цыплята, получавшие через каждые два дня инъекции физиологического раствора, и обычные контрольные цыплята. Вторую группу цыплят иммунизировали дачей per os по 0,5 мл кашицы из аскаридий в такой же последовательности, как и в случае с жидким антигеном.

За три дня до начала иммунизации все цыплята (включая и контрольных) получили по 100 000 м. е. витамина А для создания у них определенного запаса витамина. У подготовленных таким образом цыплят мы исследовали соотношение белковых фракций сыворотки крови методом электрофореза на бумаге (Гурвич, 1955) и уровень общего азота в печени и сыворотке крови методом Кьельдаля. Разгонка сыворотки проводилась в веронал-мединаловом буфере при pH 8,6 с силой тока 2,5—3 ма в течение 16 час. Окраска производилась бромфеноловым синим (Горкина, 1955).

В табл. 1 приведены результаты электрофоретических исследований сыворотки цыплят, иммунизированных антигеном и кашицей из *A. galli*, с учетом поправки на введение физиологического раствора.

Таблица 1

Данные электрофоретического анализа сыворотки цыплят, иммунизированных антигеном и кашицей из *A. galli* (в %)

Фракции сыворотки	Контроль	Иммунизация	
		антигеном *	кашицей
Альбумин	53,3	33,9	38,9
Глобулин:			
α_1	16,8	17,9	8,8
α_2	10,0	8,4	12,6
β	12,5	23,0	16,2
γ	7,1	16,1	22,9
А/Г	1,07	0,77	0,53

* Данные приводятся с учетом поправки на инъекции физиологического раствора.

Как видно из данных таблицы, при иммунизации цыплят указанными выше методами происходит уменьшение количества альбумина и увеличение фракций β- и γ-глобулинов (на 91 и 130%, соответственно) и значительное снижение альбумино-глобулинового индекса.

Витамин А в организме связан с альбуминами и, вероятно, является их стабилизатором. Поэтому наблюдаемое в наших опытах значительное уменьшение содержания альбумина в сыворотке крови иммунизированных цыплят, помимо других причин, может быть связано с резким уменьшением в их печени количества витамина А.

Повышение содержания γ-глобулинов можно считать естественным, если принять, что образованные при иммунизации антитела относятся к этой фракции.

Содержание β-глобулинов тоже увеличивается. Следует отметить, что β-глобулины считаются носителями липидов, однако при некоторых заболеваниях антитела обнаружены и в этой фракции.

Обнаруженные нами количественные изменения содержания азота в печени и в сыворотке вполне подтверждают данные электрофоретического исследования сыворотки. Сывороточный альбумин синтезируется в паренхиме печени и его снижение, наблюдаемое в сыворотке (см. табл. 1), не может не отразиться на общем количестве белка в печени. Это, в свою очередь, послужило причиной снижения содержания общего азота печени (табл. 2).

γ-глобулины, а возможно, и β-глобулины, синтезируются в ретикулоэндотелиальной системе и их увеличение не должно было дать увеличения количества белков в печени. Наоборот, прирост антитела должен был повысить количество белков в сыворотке.

Таким образом, у цыплят при формировании иммунитета к аскаридозу одновременно с изменениями содержания витамина А наблюдаются:

Таблица 2

Содержание общего азота в печени и в сыворотке цыплят, иммунизированных антигеном и кашицей из *A. galli* (в *мг/г*)

Ткань	Контроль	Иммунизация	
		антигеном*	кашицей
Печень	29,7	23,7	23,8
Сыворотка	21,1	26,4	22,9

* Данные приводятся с учетом поправки на инъекции физиологического раствора.

1) перегруппировка белковых фракций крови, причем со значительным увеличением фракции γ-глобулинов; 2) снижение альбумино-глобулинового индекса; 3) уменьшение общего азота печени и увеличение (на 25%) общего азота сыворотки.

ЛИТЕРАТУРА

Гурвич А. Е. 1955. Изучение сывороточных белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге.— Лабор. дело, вып. 3, № 3.

Горкина В. З. 1955. Изучение сывороточных белков методом электрофореза на фильтровальной бумаге.— Вопросы мед. химии, вып. 1, стр. 456.

Леутская З. К. 1963. Изучение роли витамина А в процессе образования антител при иммунизации цыплят антигеном из *A. galli*.— Докл. АН СССР (в печати).

Kagan I. G., Goodchild Ch. G. 1961. Paper electrophoresis of sera from man and experimental animals infected with various helminths.— J. Parasitol., 47, N 3, стр. 373—377.

Ross J. G. 1961. Association of Detectable antibodies produced by *Haemonchus* spp. Infections in Cattle, with Serum globulin Fractions.— Nature, 190, N 4780, стр. 1019—1020.

Stauber L. A. 1959. Application of electrophoretic techniques in the field of parasitic diseases.— Exptl Parasitol., 3, N 6, стр. 544—568.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Н. С. НАЗАРОВА

МИГРАЦИЯ НЕМАТОДЫ *SPIROCERCA LUPI* В ОРГАНИЗМЕ ДЕФИНИТИВНОГО ХОЗЯИНА

Нематода *Spirocerca lupi* (Rudolphi, 1809), относящаяся к подотряду *Spirurata* Railliet, 1914, паразитирует в организме хищных животных: собак, волков, лисиц, шакалов, леопардов, ягуаров и др. Во время своего развития в организме окончательного хозяина она проделывает сложную миграцию.

Изучением путей миграции этого паразита в организме окончательного хозяина занимались Фауст (Faust, 1927, 1928), Фауст и Хиеда (Faust, Hiyoda, 1929), Ху и Хэпли (Hu, Hoeppli, 1935, 1936, 1937). Однако данные указанных исследователей противоречивы. Фауст считает, что личинки *S. lupi* в организме кошек и собак мигрируют из желудка к стенке дуги аорты и верхнегрудной ее части гематогенным путем; Ху и Хэпли утверждают, что личинки *S. lupi* проделывают указанный путь миграции внутри стенок артерий в направлении против тока крови.

Изучая биологию *S. lupi*, мы в числе других вопросов выясняли также пути ее миграции в организме собак.

В данной работе излагаются результаты наших исследований.

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Опыты проводились на 11 собаках в возрасте от 1,5 до 2,5 месяца. Инвазионные личинки паразита для заражения собак мы получали из промежуточных хозяев — жуков-копрофагов. Личинки скармливались собакам с мясным фаршем.

Подопытные животные содержались до и после заражения в условиях, исключающих естественную инвазию спироцеркозом. Экспериментальные животные вскрывались в разные сроки со времени заражения, в пределах от 6 час. до 152 дней.

У собак, обследованных в короткие сроки после начала опыта (от 6 час. до 21 дня), все внутренние органы промывались, и в осадках со смыва отыскивались личинки паразита. Кровеносные сосуды и лимфатические протоки перевязывались, кровь и лимфа из них промывалась водопроводной водой, осадок также исследовался на наличие личинок. Стенки сосудов перед исследованием помещались на 24—36 час. в 1,5—2%-ный раствор пепсина при температуре 35—38°. Этим достигалось частичное переваривание тканей, что облегчало обнаружение мигрирующих личинок в стенках сосудов при помощи компрессория; при этом часть личинок выделялась в раствор.

У подопытных животных с большими сроками после заражения исследовались стенки сосудов и внутренние органы на наличие в них узелков или опухолей, содержащих паразитов.

ОПИСАНИЕ ЭКСПЕРИМЕНТОВ

Ниже мы приводим описание проведенных нами опытов по заражению собак личинками паразита и результатов наших наблюдений над миграцией нематоды.

Опыт I. Опыт проводился с целью выяснения сроков внедрения личинок паразита в стенку желудка собак и установления первоначальных путей миграции личинок.

Для опыта взяты четыре собаки в возрасте 1,5 месяца. 2 августа 1956 г. им было скормлено по 50 инвазионных личинок *S. lupi*, выделенных из спонтанно зараженных жуков-копрофагов (*Scarabeus sacer* L.). Жуки собирались в степной части Крымской области (Красноперекопский р-н).

Первая собака была вскрыта через 6 час., вторая — через 12 час., третья — через сутки и четвертая — через двое суток после скармливания им личинок паразита.

У собаки, вскрытой через 6 час., большая часть обнаруженных личинок найдена в слизистой и подслизистой стенке желудка, несколько личинок были выделены из содержимого желудка.

На слизистой оболочке желудка, главным образом по большой кривизне, в нескольких местах отмечены точечные кровоизлияния, являющиеся, видимо, результатом внедрения личинок.

У собаки, вскрытой через 12 час. после заражения, личинки паразита найдены в мышечном, подслизистом и слизистом слоях стенки желудка. На слизистой оболочке желудка отмечены точечные кровоизлияния и небольшие — с просяное зерно — язвочки.

У собаки, вскрытой через сутки после заражения, большинство личинок обнаружено в мышечном и подслизистом слоях желудка. Личинки находились вблизи стенок артерий. При разрезе стенки желудка макроскопически были видны абсцессы продолговатой формы, желтого цвета, которые появились, вероятно, в результате миграции личинок. На слизистой оболочке желудка найдено несколько небольших язвочек.

У собаки, вскрытой через двое суток после заражения, основное количество обнаруженных личинок было найдено в непосредственной близости к стенкам мелких артерий желудка. По одной личинке у этого животного обнаружено в просветах портальной вены и грудного лимфатического протока. В глубоких слоях стенки желудка также обнаружено большое количество продолговатых абсцессов.

Из проведенного опыта видно, что личинки *S. lupi* после того, как они попадут в просвет желудка, начинают внедряться в стенку этого органа и мигрируют по тканям в различных направлениях, приближаясь к исходу вторых суток к стенкам мелких артерий желудка.

Опыт II. Мы выяснили путь миграции паразита в организме собак в более поздние сроки после заражения.

Для опыта использовались также четыре собаки в возрасте двух месяцев. Опыт начат 11 августа 1956 г. Собакам было скормлено по 50 инвазионных личинок паразита, выделенных из экспериментально зараженных жуков-копрофагов (*Scarabeus sacer* L., *Geotrupes stercorarius* Scriba, *Copris lunaris* L.).

Подопытные животные вскрыты через 4, 7, 14 и 21 день после их заражения.

У собаки, вскрытой через 4 дня после заражения, большинство личинок обнаружено в стенках желудочно-сальниковой и коронарной артерий желудка и лишь небольшое количество — в стенке желудка.

Макроскопически у этой собаки отмечены в некоторых местах стенки желудка продолговатые абсцессы. Стенки артерий, где найдены личинки, были утолщены, а на интиме и адвентиции отмечались точечные и полосчатые кровоизлияния.

У собаки, вскрытой через семь дней после заражения, мигрирующие личинки найдены в стенке чревной артерии, часть их — в стенке нижнегрудной части аорты.

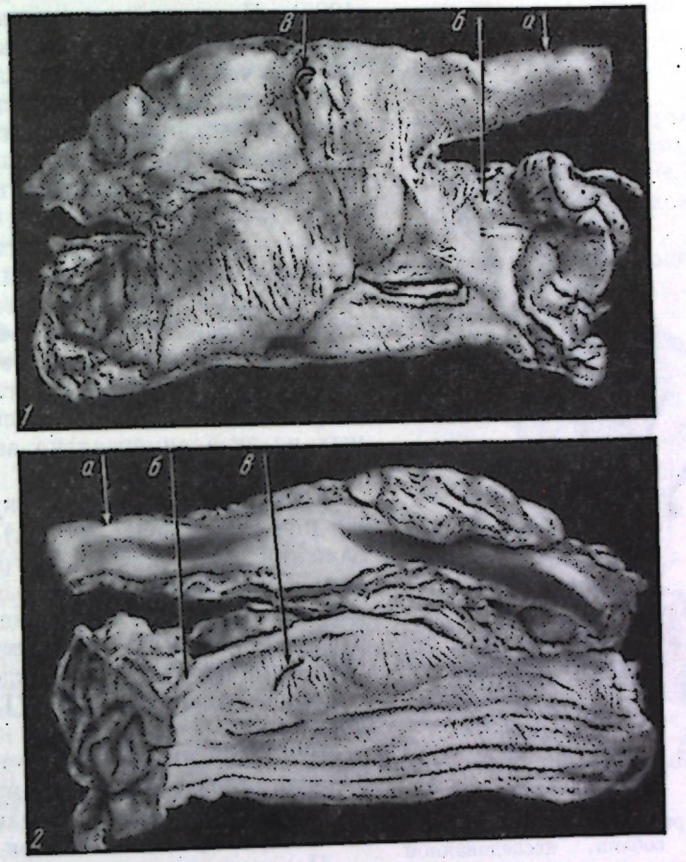


Рис. 1. Верхнегрудная часть аорты и пищевода собаки, исследованной через 102 дня после заражения *Spirocerca lupi*

1 — отрезок части аорты и пищевода, которые соединились посредством интерстициальной соединительной ткани в момент миграции *S. lupi* из стенки аорты в стенку пищевода; *2* — продольный разрез через стенки аорты и пищевода в момент миграции *S. lupi* из стенки аорты в стенку пищевода

а — стенка аорты; *б* — стенка пищевода; *в* — мигрирующий гельминт

У собаки, исследованной на 14-й день после заражения, личинки паразита были выделены из стенок верхнебрюшной и нижнегрудной частей аорты, одна личинка найдена в стенке чревной артерии.

У собаки, вскрытой через 21 день после заражения, личинки обнаружены в стенке верхнегрудной части аорты.

У трех исследованных собак в местах обнаружения личинок отмечено геморрагическое воспаление с точечными и полосчатыми кровоизлияниями на интиме и адвентиции артерий, по которым мигрировали личинки. Стенки артерий в местах миграции личинок были утолщены и их адвентиция имела неровную поверхность.

Опыт показывает, что личинки из стенки желудка мигрируют внутри стенок его мелких артерий, затем продвигаются по стенкам желудочно-сальниковой, коронарной чревной артерий и далее мигрируют в грудную часть аорты.

Таким образом, результаты наших опытов согласуются с данными Ху и Хэпили. (Hu, Hoeppli, 1936) и расходятся с данными Фауста (Faust, 1927). Последний утверждал, что личинки *S. lupi* в организме кошек и собак из стенки желудка попадают в венозный ток крови и через портальную вену, печень, правое сердце, легкие — в артериальный ток крови, где активно прикрепляются к интиме верхнегрудного отдела аорты.

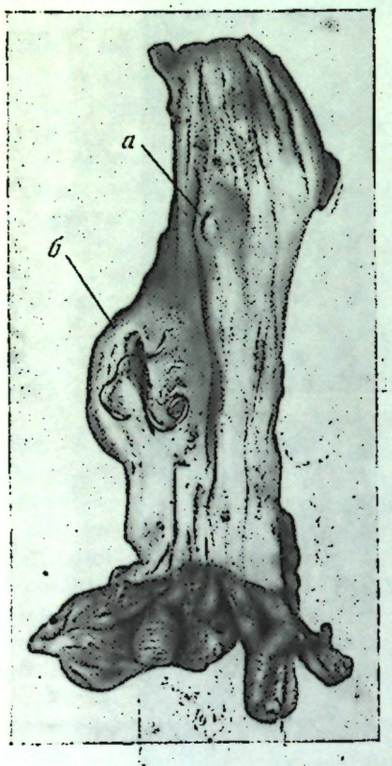


Рис. 2. Продольный разрез стенки пищевода собаки, исследованной через 152 дня после заражения, на котором видны две спироцеркозные опухоли (*а* и *б*)

Опыт III. Мы пытались выяснить дальнейший путь миграции паразитов в организме дефинитивного хозяина. Опыт проводился на трех собаках. Первая (двухмесячного возраста) была заражена 21 сентября 1957 г. Ей было скормлено 50 личинок *S. lupi*, выделенных из экспериментально зараженных жуков-копрофагов.

Подопытное животное вскрыли через 60 дней (19 ноября 1957 г.) после заражения. На стенке верхнегрудного отдела аорты обнаружили гроздеобразное разращение адвентиции вследствие образования здесь 17 отдельных узелков. При разрезе узелков в каждом из них нашли по одной личинке (IV стадии) паразита.

Двум другим собакам в возрасте 2,5 месяца было также скормлено по 50 инвазионных личинок паразита. Заражение проведено 24 сентября 1957 г.

Подопытных животных вскрыли через 102 и 152 дня после заражения.

У собаки, вскрытой через 102 дня после заражения, обнаружили разрастание стенок аорты и пищевода, в результате чего образовалась толстая неправильной формы масса, которая занимала около $^1/_3$ объема левой плевральной полости (рис. 1). Поверхность образования была покрыта сильно разросшейся интерстициальной соединительной тканью. На разрезе этого образования видны ходы и продолговатые абсцессы, по которым мигрировали паразиты из стенки аорты к стенке пищевода. Найденные нематоды оказались молодыми, неполовозрелыми экземплярами (V стадия).

У собаки, вскрытой на 152-й день после заражения, найдены две опухоли, расположенные в грудной части пищевода (рис. 2), одна размером 3,0 × 3,5 см, другая — 1,5 × 1,6 см. В опухолях обнаружены 18 половозрелых гельминтов (8 самцов и 10 самок). Обе опухоли имели фистулезные отверстия в просвет пищевода, из которых вместе с гноевидными массами выделялись инвазионные яйца *S. lupi*.

Таким образом, миграция *S. lupi* в организме дефинитивного хозяина заканчивается в стенке пищевода, которая и является типичным местом локализации взрослых паразитов.

Известно, однако, что во время миграции могут быть различные отклонения и взрослый паразит может локализоваться в других органах: в стенке желудка, легких, лимфатических узлах, подкожной клетчатке.

ВЫВОДЫ

1. Личинки *S. lupi*, попав в просвет желудка вместе с кормом, внедряются в его стенку, мигрируя затем в различных направлениях по тканям стенки. К концу вторых суток большинство личинок скопляется около мелких артерий стенки желудка.

2. На четвертый день личинки *S. lupi* проникают в стенки артерий желудка и мигрируют по стенкам сосудов в направлении к грудному отделу аорты. Этот путь миграции совершается в течение приблизительно трех недель. В грудном отделе аорты в течение 2,5—3,0 месяцев паразит развивается до пятой стадии.

3. Процесс миграции паразита из стенки аорты в стенку пищевода наблюдается на 102-й день. Переход паразита в пищевод происходит через сильно разросшуюся интерстициальную соединительную ткань.

4. Миграция *S. lupi* заканчивается чаще всего в стенке пищевода, где образуются опухоли, в фистулезных ходах которых и располагаются паразиты.

ЛИТЕРАТУРА

Faust E. C. 1927. Migration route of *Spirocerca sanguinolenta* in its difinitive host.— Proc. Soc. Exptl Biol. and Med., 25, N 3, стр. 192—195.

Faust E. C. 1928. The life of *Spirocerca sanquinolenta* a naturae nematode parasite of the dog.— Science, n. s., 68, стр. 407—409.

Faust E. C., Hiyeda K. 1929. Artic lesions in dogs caused by infection with *Spirocerca sanguinolenta*.— Arch. Pathol., 7, стр. 253—272.

Hu C. H., Hoeppli R. I. C. 1935. Route of migration of *Spirocerca sanguinolenta* in experimentally infected dogs.— Proc. Soc. Exptl Biol. and Med., 32, N 9, стр. 1393—1394.

Hu C. H., Hoeppli R. I. C. 1936. The migration route of *Spirocerca sanguinolenta* in experimentally infected dogs.— Chinese Med. J., Suppl., 50, стр. 293—311.

Hu C. H., Hoeppli R. I. C. 1937. Further study on the migration route of *Spirocerca sanguinolenta* in experimentally infected dogs.— Chinese Med. J., 51, N 4, стр. 489—495.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

А. В. ПАВЛОВ

К ВОПРОСУ О ПРОНИЦАЕМОСТИ КУТИКУЛЫ НЕМАТОД

(предварительный обзор)

Одна из увлекательнейших и актуальнейших проблем современной биологии — проблема клеточной проницаемости, рассматривающая вопросы, связанные с закономерностями поступления веществ из окружающей среды в клетку и выделения из последней продуктов внутриклеточного метаболизма. Эта проблема имеет непосредственное отношение к обмену веществ и представляет собой часть общебиологической проблемы — взаимосвязи организма со средой.

Для гельминтологической науки и практики эта проблема также имеет большое значение, поскольку знание свойств проницаемости покровных тканей гельминтов в какой-то мере будет способствовать не только выяснению взаимоотношений в системе паразит — хозяин, но и решению задачи научно обоснованного подхода к выбору определенных химических веществ, могущих служить в качестве антгельминтиков.

Проницаемость — общее свойство оболочек клеток живых организмов. У ряда беспозвоночных животных, особенно у обитающих в ожиженных средах, либо в тканях других организмов, свойствами проницаемости обладают не только клетки органов, но и структуры, составляющие внешние покровы этих животных.

Основная функция кутикулы нематод — защитная. При этом имеется в виду, что кутикула нематод предохраняет их не только от механического воздействия, обладая в определенной степени прочностью и эластичностью, но и от химических воздействий благодаря своей проницаемости.

Проницаемость кутикулы имеет большое значение в обеспечении относительного постоянства внутренней среды паразита при сравнительно низкой его организации. Кроме того, свойства проницаемости внешних покровов беспозвоночных, в частности кутикулы нематод, позволяют организму осуществлять обмен веществ с внешней средой не только с участием пищеварительной и выделительной систем, но и непосредственно через кутикулу. Это положение четко иллюстрируется следующим примером, взятым из работы А. А. Парамонова (1962). Он отмечает, что ренетта — не единственный орган экскреции и осморегуляции у афазмидиевых нематод. Поскольку кутикула свободноживущих афазмидиевых нематод в силу чрезвычайно примитивного строения выделительной системы сравнительно легко проницаема для солевых растворов, осморегуляция у них осуществляется через последнюю и лишь частично через ренетту. Видимо, этими же свойствами, но в значительно меньшей степени должна обладать кутикула фазмидиевых. Имеющиеся различия в степени проницаемости кутикулы фазмидиевых и афазмидиевых Парамонов связывает с морфологией и степенью интенсификации функции осморегуляторно-выделительного аппарата этих двух групп нематод.

Проницаемость как одно из качеств кутикулы изменчива в онто- и филогенезе. Эта изменчивость находится, надо полагать, в прямой зависимости от морфологии кутикулы, которая может быть и построена по единому для всех нематод плану, но имеет большие различия как количественного, так и качественного порядка у различных экологических и систематических групп нематод. Поэтому, начиная обзор имеющихся к настоящему времени сведений по проблеме проницаемости кутикулы нематод, мы считаем целесообразным начать его с очень краткого изложения данных по ее морфологии. Однако настоящая работа не претендует на полноту представленных в ней литературных источников, поскольку основной задачей мы считаем определение основных направлений в разработке этой очень интересной и перспективной проблемы.

Приспособление к паразитическому образу жизни вызывает у многих червей значительные изменения в морфологии и функции отдельных органов и тканей, в том числе и покровных, по сравнению со свободноживущими формами той же группы животных. Особенно наглядно это проявляется у представителей *Acanthocephala* и *Cestoda*. Большая часть тела этих животных располагается в просвете кишечника хозяина, питаясь осмотическим путем. Поэтому представители указанных групп животного мира имеют сравнительно тонкий и относительно легко проницаемый кожный покров. Многие же кишечные формы нематод, обитая в тех же самых условиях, что и названные выше группы животных, имеют тем не менее очень сложную по строению кутикулу.

Кутикула нематод, вследствие ее очевидной опорной функции и значения как барьера для нематоцидных веществ и энзиматических тестов, явилась объектом многих исследований. Она изучалась как с целью выявления особенностей морфологического строения, так и химических особенностей составляющих ее слоев. Наиболее детально в этом отношении изучена кутикула *Ascaris lumbricoides*. Работами ряда авторов (Van Bömel, 1895; Goldschmidt, 1904; Chitwood, 1936; Chitwood B. et Chitwood M., 1950; Богоявленский, 1960) показано, что кутикула *A. lumbricoides*, которая, между прочим, используется как своеобразный эталон при сравнительных описаниях, состоит из следующих слоев: наружный корковый; внутренний корковый; фибриллярный; гомогенный; ленточный; наружный волокнистый; средний волокнистый; внутренний волокнистый; базальный, базальная мембрана (по Богоявленскому, 1960). Кутикула других изученных нематод построена по тому же плану, что и кутикула *A. lumbricoides*, но имеет различия в количестве составляющих ее слоев и в порядке их расположения. Имеющиеся различия в количестве и расположении слоев кутикулы нематод находятся, видимо, в прямой зависимости от экологических особенностей паразита и от особенностей физиологии хозяина. В этом нетрудно убедиться, если сравнить строение кутикулы некоторых стронгилят, паразитирующих в кишечном тракте животных, с одной стороны, и легких — с другой. Так, например, паразит трахеи и бронхов жвачных — *Dictyocaulus viviparus* — имеет кутикулу, состоящую всего из четырех слоев, в то время как кутикула нематоды *Oesophagostomum columbianum*, паразитирующей в толстом кишечнике жвачных, состоит из восьми слоев (Богоявленский, 1962, 1963). На строении кутикулы названных видов гельминтов в данном случае сказались, по всей вероятности, особенности места обитания. Кишечный тракт животных характеризуется часто меняющимися условиями среды, находящейся в зависимости от характера пищи хозяина, наличием постоянных механических раздражителей в виде пищевых масс, перистальтических движений кишечника и почти полным отсутствием кислорода, а в толстом отделе еще и наличием богатой микрофлоры. Все вместе взятое и обусловило такую организацию наруж-

ного покрова у кишечных форм нематод, которая обеспечивает им нормальную жизнедеятельность.

Условия существования паразитов в органах дыхания животных значительно отличаются от таковых в пищеварительном тракте. В органах дыхания отсутствуют сильные механические раздражители, но они обильно снабжаются кислородом. В связи с этим у легочных форм стронгилят по сравнению с кишечными формами наблюдаются значительные изменения в строении кутикулы. У них отсутствуют внутренний корковый слой, выполняющий, видимо, вместе с наружным корковым слоем защитную функцию от механических воздействий и химических реагентов; наружный и внутренний пластинчатые слои, участвующие, видимо, вместе с другими слоями в нейтрализации действия различных энзиматических тестов; и, наконец, базальный слой, основной функцией которого, надо полагать, является опорная функция, связанная с тем, что в этом слое прикрепляется основная масса опорных фибрилл мускульных волокон. У легочных форм нематод мышечная система сравнительно менее развита, чем у кишечных.

Особенности физиологии хозяина, без сомнения, оказывают определенное влияние на структуру кутикулы даже в пределах одних и тех же эколого-систематических групп нематод. Например, кутикула *Delafondia vulgaris* — паразита толстого отдела кишечника лошади — и кутикула *Oesophagostomum columbianum* — паразита толстого отдела кишечника жвачных — имеют одно и то же количество слоев, равное восьми. Однако качественный состав слоев кутикулы обоих видов значительно отличается друг от друга. По данным Ю. К. Богоявленского (1963), кутикула паразита жвачных примерно в десять раз тоньше кутикулы паразита лошадей. Первая составляет 3—4 μ толщины, а вторая имеет толщину, равную 40 μ. Это объясняется видимо тем, что грубых частиц корма, травмирующих кутикулу, в толстом отделе кишечника лошади больше, чем у жвачных, так как у лошадей в связи с отсутствием преджелудков слепая кишка является основным местом, где происходит расщепление клетчатки. Кроме того, у *D. vulgaris* имеются мощно развитые наружный и внутренний палочковидные слои, которые отсутствуют у *O. columbianum*. Эти слои, так же как и пластинчатые слои у ряда других нематод, по всей вероятности, участвуют не только в предохранении паразита от механических раздражителей, но и принимают на себя защитную функцию от воздействия энзимов и химических реагентов. Поэтому наличие названных слоев у *D. vulgaris* объясняется тем, что в слепой кишке лошади имеется та же микрофлора (бактерии и инфузории), что и в рубце жвачных, и что в этом же отделе кишечника происходят интенсивные бродильные процессы с образованием большого количества летучих жирных кислот и газов, требующих определенной защиты от них со стороны гельминта.

Вероятно, строение кутикулы будет изменяться с возрастом паразита, а для некоторых форм гельминтов и в зависимости от места локализации и период миграционного развития.

Таким образом, исследования названных выше авторов, занимавшихся изучением морфологии кутикулы, показали, что она построена по единому для всех нематод плану, но имеет отличия как количественного, так и качественного порядка. Наличие в составе кутикулы морфологически различных слоев определяется, видимо, прежде всего их функцией, которая сказалась и на химической природе каждого слоя кутикулы. Какова же химическая природа отдельных слоев кутикулы?

Наиболее детально химическая природа составных частей кутикулы изучена на примере *A. lumbricoides*. Впервые Грубе (Grube, 1850 по Novelli, 1961) определил кутикулу аскарид как хитин. В дальнейшем мнение

о природе кутикулы разделилось. Ряд авторов (Kouri e Basnuevo, 1949; Aron, Grasse, 1949; Vernoni, 1954 по Novelli, 1961) поддерживают точку зрения Грубе о хитиновой природе кутикулы, другие же (Hymon, 1951; D'Ancona, 1953 по Novelli, 1961) считают, что кутикула не содержит хитина, но состоит из особого рода фибриллозного коллагена вместе с другими белками.

Некоторые химические особенности кутикулы на примере *Parascaris equorum* были изучены Сукачевым (Sukatscheff, 1899). Он показал, что кутикула данного вида полностью растворяется в 35%-ном горячем растворе КОН, а в пепсине при 40° растворяются все слои, кроме коркового.

Об устойчивости отдельных компонентов кутикулы аскарид по отношению к различным химическим веществам имеются сведения в работе Рейхарда (Reichard, 1902). Ему удалось установить, что все слои кутикулы, кроме коркового, растворимы в очень горячей воде, достигающей температуры не ниже 140°, а в желудочном и панкреатическом соках — при 40°. Корковый слой в опытах Рейхарда растворялся лишь в очень горячем 1%-ном растворе КОН и в концентрированной соляной кислоте при длительной экспозиции.

В опытах Читвуда (Chitwood, 1936) кутикула *A. lumbricoides* оказалась нерастворимой в спирте, эфире, хлороформе, сульфате аммония и в ледяной уксусной кислоте; при кипячении в воде в течение 10—12 час. частично растворялся лишь гомогенный и волокнистый слои. При обработке кутикулы *A. lumbricoides* трипсином, активированным энтерокиназой, Читвуду удалось разделить ее на две части. При этом полностью переваривался матричный слой (по Богоявленскому соответствует гомогенному слою). Дальнейшая обработка в трипсине, приготовленном по Файрхильду, позволила получить переваривание других слоев — коркового и фибриллярного, но фиброзный слой (по Богоявленскому соответствует волокнистым слоям) остался без изменений. Эти наблюдения о различном отношении кутикулы к энзиматическим тестам, проведенные Читвудом, указывают на то, что кутикула аскариды состоит, по крайней мере, из трех веществ: одно в корковом и фибриллярном слоях, второе в матричном слое и третье в фиброзном слое. Читвуд выделил отдельные белки, составляющие кутикулу. На основании этих исследований он пришел к выводу, что кутикула аскарид состоит из пяти фракций: 1) содержащая альбумины (они составляют 25% от общего веса кутикулы); 2) содержащая мукоидное вещество, по всей вероятности, гликопротеин (ни альбумины, ни гликопротеин не были автором идентифицированы ни с одной из морфологических структур кутикулы); 3) содержащая фиброзное вещество (оно составляет около 35% от общего веса кутикулы), для которого им был предложен термин матрицин, соответствующий матричному (по Богоявленскому — гомогенному) слою; 4) содержащая вещество — производное коллагена (оно составляет 29% от общего веса кутикулы), для которого автором предложен термин аскарожелатин, а для негидролизованной формы — аскароколлаген, оно соответствует внутреннему корковому, волокнистому и фибриллярному слоям; 5) являющаяся кератином (2,2% от общего веса кутикулы) и соответствующая наружному корковому слою.

О наличии кератина в составе кутикулы аскарид сообщают Флюри (Flury, 1912) и Новелли (Novelli, 1961). Новелли на основании гистохимического изучения кутикулы *A. lumbricoides* пришел к выводу, что она состоит, по крайней мере, из трех основных компонентов: коллагеновое вещество; соединение, дающее положительные реакции на хитин и кератин; белковое вещество неустановленной природы, обладающее выраженным сродством к основным красителям.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что наиболее устойчивыми по отношению к различным физико-химическим агентам слоями кутикулы являются корковые слои, которые, по-видимому, играют важную роль в ее барьерной функции. Надо полагать, что при помощи корковых слоев, благодаря наличию в них кератина, осуществляется главная защита паразита от переваривающего действия ферментов. Х. С. Коштоянц (1950) придает большое значение наличию кератина в наружном слое кутикулы паразитических червей (у свободноживущих нематод кератин отсутствует или имеется ничтожное количество его) и совершенно справедливо полагает, что присутствием кератина и объясняется устойчивость кутикулы против переваривающего действия пепсина и трипсина. При этом большое значение придается и ингибиторам кишечных ферментов, выделенных из ряда паразитических червей млекопитающих.

Выше отмечалось, что полупроницаемые свойства кутикулы обеспечивают относительное постоянство внутренней среды нематод. В связи с этим высказываются предположения о том, что полостная жидкость, ее состав и создаваемый ею тургор влияют на жизненно важные функции нематод и, в частности, на обменные процессы и двигательную активность. В свою очередь, двигательная активность связана не только с захватом пищи (особенно для свободноживущих форм), передвижением пищи по кишечнику (Парамонов, 1962), транспортом продуктов обмена, но и с обеспечением локализации ряда гельминтов в организме хозяина (Ошмарин, 1959). Следовательно, можно считать, что проницаемость кутикулы — важное звено не только в обеспечении функциональной целостности самого организма нематоды, но и во взаимосвязи гельминта и хозяина.

Двигательная активность нематод находится в прямой зависимости от внутриполостного тургора, обусловленного количественным и качественным содержанием ионов и воды как в полости тела паразита, так и в окружающей его среде. Таким образом, свойство проницаемости кутикулы находит свое отражение в характере двигательной активности гельминтов. Это подтверждается данными А. И. Кротова (1956), который установил, что увеличение концентрации ионов калия и натрия в окружающей аскариду среде приводит к укорочению тела и учащению сокращений червя, а ионы лития, кальция, магния, марганца вызывают противоположный эффект. Однако в указанной работе не обсуждается возможный механизм наблюдаемого эффекта. Можно предположить, что изменения движений аскарид могут быть связаны не только с проникновением веществ в полость тела, но и с раздражающим их действием на экстерорецепторы. Установлено также, что полостная жидкость *A. lumbricoides* и *P. equorum* в отношении анионов и катионов подобна окружающей их среде, т. е. содержимому кишечника их хозяев, и что содержание ионов натрия и калия в ней изменчиво, но не зависит от внешней среды (Hobson и др., 1952). Содержание ионов кальция, магния и хлора постоянно, причем хлора всегда меньше, чем в окружающей паразита среде. Хобсон с соавторами установили также, что концентрация ионов, находящихся в полостной жидкости, мало изменяется при очень частых изменениях концентрации в кишечнике хозяев. Ими же установлено, что осмотическое давление полостной жидкости аскарид во всех опытах намного ниже, чем осмотическое давление содержимого кишечника хозяина, причем круг вариаций изменений давления полостной жидкости меньше, чем содержимого кишечника. Объяснить такие различия в осмотическом давлении между полостной жидкостью и содержимым кишечника, по мнению авторов, можно либо предположением о полной водонепроницаемости кутикулы, либо признанием существования некоторого активного осморегуляторного механизма. Однако последующие наблюдения, проведенные Хобсоном с соавторами за интактными аскаридами, аскаридами, у которых были перевязаны передний и задний концы тела, и за изолированной кутикулой (цилиндр из кутикулы), а также наблюдения других авторов (Schopfer, 1925; Panikkar et Sproston, 1941) убедили их в необходимости высказать предположение о том, что кутикула аскарид действительно водопроницаема и что паразит, видимо, обладает механизмом осморегуляции.

Известно, что ионный состав содержимого кишечника хозяина находится в зависимости от характера его питания. Поэтому кишечные формы нематод обитают в постоянно меняющейся среде. Быстрая приспособляемость нематод к изменяющейся среде связана, видимо, с регуляцией воды и солей, и проницаемость кутикулы поэтому играет значительную роль. Исследования Шопфера (Schopfer, 1932) и Хобсона с соавторами (1952) окончательно доказали, что *A. lumbricoides* и *P. equorum* пойкилоосмотичны и что возможность существования нематод в кишечном тракте хозяина обеспечивается свойствами проницаемости кутикулы к воде и некоторым солям.

Шопфер нашел, что зрелые самки *P. equorum* увеличивают вес в гипотоническом солевом растворе и теряют его в гипертонических растворах. В гипотонических растворах осмотическое давление полостной жидкости уменьшается (в норме оно равно 60—80 *мм* рт. ст.), а в гипертонических растворах осмотическое давление повышается. Это обстоятельство побудило автора прийти к заключению о том, что *Parascaris* и родственные кишечные нематоды приспосабливаются к постоянно меняющейся внешней среде осмотически получением или потерей воды.

Таким образом, можно считать окончательно установленным, что кутикула нематод является полупроницаемой мембраной, способной избирательно пропускать через себя соединения относительно простого строения и, в частности, ионы неорганических веществ и воду.

Как же ведет себя кутикула по отношению к более сложным веществам и почему кутикула не подвергается перевариванию энзимами? На эти вопросы в литературе нет исчерпывающих ответов. Имеющиеся сведения лишь частично проливают свет на поставленные вопросы. Совершенно неизученными остаются вопросы, связанные с раскрытием особенностей проницаемости кутикулы нематод в их онтогенезе, с особенностями экологии и ролью отдельных слоев кутикулы в качестве соответствующих барьеров проницаемости.

Мюллер (Mueller, 1929) показал, что изолированная кутикула *A. lumbricoides* относительно свободно проницаема для йодистого калия и мочевины и совершенно непроницаема для глюкозы. Однако исследования Везерли, Хансена и Мозера (Weatherly, Hansen, Moser, 1963), изучавших проницаемость кутикулы *Ascaridia galli* по отношению к аланину и глюкозе, меченных по C^{14}, показали, что глюкозы в тканях названных паразитов абсорбируется в 2,6 раза больше, чем аланина. Полученные данные находятся в противоречии с данными Хобсона (1948), который отмечал, что скорость проницаемости веществ через кутикулу уменьшается с увеличением их молекулярного веса. Везерли с соавторами считают, что это положение Хобсона не может быть отнесено к *A. galli*, ибо в противном случае в их опытах аланина в тканях аскаридий должно быть больше, чем глюкозы. Подмеченные особенности проникновения глюкозы и аланина через кутикулу *A. galli* могут быть объяснены, по мнению авторов, наличием в организме аскаридий особого отборочного механизма, контролирующего проникновение этих веществ.

Гидрофобные антельминтики, такие, как гексил-резорцинол, относительно свободно проникают через кутикулярный барьер (Trim, 1944). Александр и Трим (Alexander and Trim, 1946) нашли, что естественно

встречающиеся поверхностно-активные вещества, как, например, натриевая соль холевой кислоты, натриевая соль таурогликохолевой кислоты и синтетическое поверхностно-активное вещество — цетил-триметил-аммоний бромид, сами незначительно абсорбируемые кутикулой аскариды, намного ускоряли кутикулярную абсорбцию гексил-резорцинола. Введение в гексил-резорцинол поверхностно-активного вещества вызывает уменьшение поверхностного натяжения и тем самым ускоряет проникновение лекарственного вещества через кутикулу. Трим (1949) показал, что l-никотин проникает через кутикулу значительно медленнее, чем гексил-резорцинол, как в чистом виде, так и в смеси с поверхностно-активными веществами. Хлороформ довольно легко проникает через кутикулу аскарид, и на его проницаемость не влияют протеины и липоиды, входящие в состав кутикулы. На скорость проникновения названных веществ через кутикулу, по мнению Трима, влияет степень диссоциации их метил-пироллидиновых групп. Это согласуется с мнением А. А. Скворцова (1949), который отмечает зависимость скорости проникновения инсектицидных веществ через кутикулу насекомых от величины молекулы и от явления абсорбции. Трим считает, что самые наружные слои кутикулы являются, вероятно, главным барьером для проницаемости. Кроме того, он придает большое значение липоидной оболочке, находящейся на поверхности кутикулы, которая оказывает определенное влияние на проницаемость некоторых химических веществ. По устному сообщению чехословацких исследователей П. Лештяна и Г. Брежны, барьерными свойствами обладают также и внутренние слои кутикулы.

На проницаемость кутикулы нематод могут оказывать влияние не только физические факторы (температура, кислотность среды и др.), но и физиологическое состояние организма хозяина и, в частности, иммунитет. Джексон (Jackson,1959) и Соулсби (Soulsby, 1961) в связи с этим высказали предположение, что в иммунном хозяине антитела могут проникать через кутикулу, потому что иммунный механизм, вероятно, оказывает какое-то влияние на нее, увеличивая проницаемость. Роль одного из таких механизмов, как полагает Соулсби, берут на себя белые кровяные клетки и, в частности, эозинофилы. Предполагают, что продукты метаболизма (секреты и экскреты) гельминтов являются функциональными антигенами. В связи с обнаружением в кутикуле *A. lumbricoides* (Lee, 1961) энзима эстеразы считается, что она представляет из себя метаболитически активную структуру. Следовательно, можно предположить, что и продукты обмена кутикулы могут быть также функциональными антигенами, имеющими возможность вместе с продуктами обмена организма в целом проникать через нее и откладываться в виде преципитатов. Это подтверждается наблюдениями Таффса и Воллера (Taffs and Voller, 1962), которые отмечают, что накопление преципитата на поверхности кутикулы личинок третьей стадии *Ascaris suum* (помимо того, они накапливаются и в области естественных отверстий) указывает на то, что антиген может проходить через нее наружу.

Помимо физиологических и химических методов, при помощи которых определялась проницаемость кутикулы отдельных видов нематод, были использованы еще и методы биофизики. В 1950 г. Лэзерус и Роджерс (Lazarus et Rogers) наложением лигатуры на головной и хвостовой концы самцов *Ascaridia galli* установили проницаемость кутикулы этого вида для фенотиазина, меченного по сере. Оказалось, что лигатура, предупреждающая поступление антельминтика через кишечник и половые органы, не повлияла заметно на поглощение яда гельминтами. Эти же авторы (Rogers, Lazarus, 1949), применяя метод радиоавтографии, установили путь поступления и локализации меченого фосфора в теле *A. lumbricoides*. Они делали срезы через тело аскарид после того, как гельминты были выдержаны in vitro при 37° в солевом растворе, к которому добавлялся фосфор в виде неорганической соли (2 микюри в 10 мл). Роджерс и Лэзерус получали радиоавтографии срезов и сравнивали их с фотомикрографиями соответствующих гистологических срезов, окрашенных гематоксилин-эозином. Через один час после инкубации гельминтов в солевом растворе, содержащем меченый элемент, слабые следы радиоактивного фосфора обнаруживались в кутикуле, в тканях, окружающих боковые поля, и в тканях кишечника. На срезах передней и средней областей аскарид концентрация радиоактивного фосфора в тканях кишечника по сравнению с другими тканями быстро увеличивается с удлинением времени экспозиции. Срезы, приготовленные из аскарид, которым накладывалась лигатура у головного и хвостового концов, обнаруживали на радиоавтографии присутствие радиоактивного фосфора только в кутикуле и в области боковых полей. Эти исследования показали, что кутикула *A. lumbricoides* слабо проницаема для неорганического фосфора. Радиоактивный фосфор в нее входит и в ней задерживается, не проникая внутрь тела.

Свойства проницаемости кутикулы изменяются, видимо, и в связи с возрастом паразита. Некоторыми исследователями (см. Chitwood B., Chitwood M., 1950) было найдено, что кутикула личинок первой стадии рабдитид и стронгилят сравнительно легко проницаема для различных красителей, но относительно непроницаема в более поздних стадиях развития червей.

Это подтверждается наблюдениями за проницаемостью кутикулы *Strongyloides* — паразитов собак. Введение в организм собаки определенной дозы генциан-виолета вызывало гибель всех только что вылупившихся из яиц личинок. Однако генциан-виолет не действовал губительно на взрослых самок паразита в кишечнике хозяина.

Читвудами (Chitwood B., Chitwood M., 1950) были проведены наблюдения за проницаемостью кутикулы в связи с особенностями мест обитания и характером жизни некоторых нематод. При помощи красителей метиленового синего, нейтрального красного и различных карминов они установили, что морские нематоды, такие, как *Oncholaimus*, имеют более проницаемую кутикулу, чем терриколлоидные формы, такие, как *Rhabditis*, или обитающие в пищеварительном тракте, такие, как *Oxyurus*. Это положение подтверждается и наблюдениями Парамонова (1952). Он установил, что у фитонематод проницаемые свойства кутикулы выражены гораздо резче, чем у свободных форм почвы и водных бассейнов, но и в пределах различных групп фитонематод проницаемость кутикулы различна у разных видов и даже у отдельных особей, а тем более у различных экологических групп. При окрашивании живых и фиксированных фитонематод полихромной или обычной метиленовой синькой Парамонов мог наблюдать, что свободноживущие афазмидиевые, в том числе виды рода *Dorylaimus*, обладающие толстой кутикулой, окрашиваются очень быстро, представители же эусапробионтов и, в частности, семейства рабдитид окрашиваются значительно медленнее, а представители девисапробионтов и, в частности, семейства *Cephalobidae* окрашиваются еще медленнее. Такие различия в степени окрашивания нематод позволили выявить определенную корреляцию между экологическими характеристиками соответственных групп фитонематод и полупроницаемыми свойствами кутикулы. Полупроницаемые свойства кутикулы возрастают параллельно развитию адаптированности к жизни фитобионта и специально — к паразитированию в тканях растений (Парамонов, 1962).

Изменения в проницаемости кутикулы под действием полостной жидкости хозяина показаны Кристи (см. Chitwood B., Chitwood M., 1950). Он

нашел, что кутикула личиночных и половозрелых форм *Agamermis decaudata* относительно непроницаема для интравитального окрашивания, в то время как проницаемость кутикулы даже зрелых форм значительно повышается при действии на них полостной жидкости хозяина.

Выше отмечалось, что корковый слой кутикулы не переваривается кишечными энзимами — трипсином или пепсином, а потому он непроницаем для них. Корковый слой переваривается трипсином лишь в случае гибели нематод. Корковый слой живых аскарид поражается лишь растительными протеазами, такими, как фицин, бромелин или папаин. По-видимому, в данном случае корковому слою, способствующему сохранению паразита в кишечнике хозяина, приписываются основные барьерные функции по отношению, по крайней мере, к кишечным энзимам. Однако по поводу сохранения паразитов в кишечнике хозяев и их непереваримости действием на них энзимов существуют две основные точки зрения. Согласно одной, паразиты не перевариваются под действием кишечных энзимов только потому, что они способны вырабатывать ингибиторы трипсина и пепсина (Sang, 1938; Collier, 1941). Согласно другой — неперевариваемость кутикулы нематод связана с высокой специализацией самой кутикулы, способной противостоять действию кишечных энзимов (Fairbairn, 1957).

Этим в основном и исчерпываются полученные нами сведения о различных аспектах проблемы проницаемости кутикулы нематод. Из изложенного следует заключить, что проблема проницаемости кутикулы решается с различных точек зрения. Некоторые исследователи строили свои работы с целью выявить физико-химические свойства отдельных антгельминтиков, другие — с целью выяснения свойств проницаемости кутикулы нематод в зависимости от физико-химических факторов среды, третьи — в зависимости от экологии и систематического положения того или иного представителя нематод, взятого в опыт. Несмотря на то, что накопилось известное количество фактов, проливающих свет на вопросы проницаемости кутикулы, эта проблема все же требует своей дальнейшей разработки.

ЛИТЕРАТУРА

Богоявленский Ю. К. 1960. О строении кутикулы некоторых представителей аскаридат.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 10, стр. 58—67.

Богоявленский Ю. К. 1962—1963. К вопросу о строении кутикулы и гиподермы стронгилят, паразитирующих в трахеях и бронхах млекопитающих.— Helminthologia, 4, стр. 89—94.

Богоявленский Ю. К. 1963. Анализ микроскопического изучения покровных тканей нематод подотряда *Strongylata*, имеющих различную среду обитания. Тезисы докл. Гельминтол. конф. педагогических ин-тов Центр. зоны РСФСР. Калинин, стр. 4—5.

Коштоянц Х. С. 1950. Основы сравнительной физиологии, т. I. М., Изд-во АН СССР.

Кротов А. И. 1956. Материалы по изучению физиологии двигательных реакций аскарид.— Мед. паразитология и паразитарн. болезни, 25, стр. 58—60.

Ошмарин П. Г. 1959. К понятию «Фиксация гельминтов». В сб.: «Биологические ресурсы Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, стр. 182—190.

Парамонов А. А. 1952. Опыт экологической классификации фитонематод.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 6, стр. 338—369.

Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. I. М., Изд-во АН СССР.

Скворцов А. А. 1949. Влияние поверхностно-активных веществ на проникновение гексил-резорцинола через кутикулу насекомых.— Труды ЦНИДИ, вып. 5, стр. 133—141.

Alexander A., Trim A. 1946. The biological activity of phenolic compounds. The effect of surface active substances upon the penetration of gexyl resorcinol into *Ascaris lumbricoides* var. *suis*.— Proc. Roy. Soc., B, 133, стр. 220—234.

D'Ancona U. 1953. Trattato di Zoologia. Torino, UTET. По Novelli, 1961.

Aron M., Grasse P. 1949. Precis de biologie animale. Paris, Masson. По Novelli, 1961.

Baldwin E. 1943. An in vitro method for the chemotherapeutic investigation of anthelminthic potency.— Parasitology, 35, N 3, стр. 89—111.

Balwdin E., Moyle V. 1949. A contribution to the physiology and pharmacology of *Ascaris lumbricoides* from the pig.— Brit. J. Pharmacol., 4, № 1—2, стр. 145—152.

Berger L., Asenjo C. 1940. Anthelmintic activity of cristalline papain.— Science, 91, стр. 387—388.

Bird A. 1956. Chimical constitution of the nematode cuticle. Observations on the whole cuticle.— Exptl Parasitol., 5, стр. 350—358.

Bird A. 1957. Chimical composition of the nematode cuticle. Observations on individual layers and extracts from these layers in *Ascaris lumbricoides* cuticle.— Exptl Parasitol., 6, стр. 383—401.

Bird A., Rogers W. 1956. Chemical composition of the cuticle of third stage nematoda larvae.— Exptl Parasitol., 5, стр. 449—457.

Bömmel A. van. Über die Cuticular-Bildung bei einigen Nematoden. Arb. a. d. zoologisch — zootomischen Institut. Würzburg, 10, стр. 189—212.

Brand T. von. 1952. Chemical physiology of endoparasitic animals. N. Y., Academic press, 10, стр. 339.

Bueding E., Farrow G. 1956. Identification of succinic acid as a constituent of the parienteric fluid of *Ascaris lumbricoides*.— Exptl Parasitol., 5, стр. 345—349.

Chitwood B. 1936. Observations on the chemical natura of cuticle of *Ascaris lumbricoides* var. *suis*.— Proc. Helminthol. Soc. Wash. 3, стр. 39—49.

Chitwood B., Chitwood M. 1950. In introduction to nematology. Baltimore.

Collier H. 1941. A tripsin-inhibiting fraction of *Ascaris*.— Canad. J. Research, 19, стр. 91—98.

Fairbairn D. 1957. The biochemistry of *Ascaris*.— Exptl Parasitol., 6, N 5, стр. 491—554.

Flury P. 1912. Zur Chemie und Toxikologie der Ascariden.— Arch. exptl Pathol. Pharmakol., 67, стр. 275—392.

Goldschmidt R. 1904. Histologische Untersuchungen an Nematoden.— Zool. Zbl., 11, стр. 378—380.

Goldschmidt R. 1905. Über die Cuticula von *Ascaris*.— Zool. Anz., C, 28, стр. 259—266.

Harris J., Crofton H. 1957. Structure and function in the nematodes: internal pressure and cuticular structure in *Ascaris*.— J. Exptl Biol., 34, N 1, 116—130.

Hobson A. 1948. The physiology and cultivation in artificial media of nematodes parasitic in the alimentary tract of animals.— Parasitology, 38, N 4, стр. 183—227.

Hobson A., Stephenson W., Beadlet L. 1952. The relation of the total osmotic pressure conductivity and chloridecontent of the body fluid to that of the external environment.— J. Exptl Biol., 29, N 1, стр. 1—17.

Hobson A., Stephenson W., Eden A. 1952. Studies on physiology of *Ascaris lumbricoides*. The inorganic composition of the body fluid in relation to that of the environment.— J. Exptl Biol., 29, N 1, стр. 22—29.

Hymon L. 1951. The invertebrates. N. Y.

Jackson G. 1959. Fluorescent antibody studies of *Trichinella spiralis* infections.— J. Infect. Diseases, 105, стр. 97—117.

Jackson G. 1960. Fluorescent antibody studies of *Nippostrongylus muris* infections.— J. Infect. Diseases, 106, стр. 20—36.

Kouri P., Basnevo J. 1949. Lecciones de Parasitologia y Medicina Tropical. La Habana, По Novelli, 1961.

Lazarus M., Rogers W. 1950. Uptake of phenothiazine labelled with sulphur-35 by tissues of nematode parasits and thier host.— Nature, 166, стр. 647—648.

Lazarus M., Rogers W. 1951. The mode of action of phenothiazine as anthelmintic.— Australian J. Sci. Res., 4, стр. 163—179.

Lee D. 1961. Localisation of esterase in the cuticle of the nematode *Ascaris lumbricoides*.— Nature, 192, стр. 282—283.

Monheim H., Scheid G., Rudolfsky W. 1953. Untersuchungen über den Wirkungsmechanismus proteolytischer Fermente auf Spulwürmer.— Ärztliche Forsch., 7, стр. 552—554.

Monne L. 1955. On the histochemical properties of the egg envelopes and external cuticles of some parasitic nematodes.— Arkiv zool., 9, N 3, стр. 93—114.

Mueller I. 1929. Studies on the microscopical anatomy and physiology of *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris megalocephala*.— Z. Zellforsch., 8, N 3, стр. 361—403.

Navelli A. 1961. Ricerche istochimiche sulla struttura della cuticola di Ascaris *lumbricoides*.— Riv. biol., 54, N 2, стр. 139—154.

Reichard A. 1902. Über Cuticular und Gerüst-Substanzen bei Wirbellosen Tieren. Diss. Frankfurt, По Flury, 1912.

Rogers W. 1962. The use of radioisotopes in the study of the biochemistry and physiology of parasites. Radioisotopes in tropical medicine. Wiena, стр. 341—351.
Rogers W., Lazarus M. 1949. The uptake of radioactive phosphorus from host tissues and fluids by nematode parasites.— Parasitology, 39, N 314, стр. 245—250.
Sang I. 1938. The antiproteolytic enzyme of *Ascaris lumbricoides* var. *suis*.— Parasitology, 30, стр. 141—145.
Schopfer W. 1925. Research on the molecular concentration of parasitic juices.— Parasitology, 17, стр. 221—231.
Schopfer W. 1926. Physiological research on parasitic liquids.— Parasitology, 18, стр. 277—282.
Schopfer W. 1932. Recherches phisico-chimiques sur le milieu interieur de quelques parasites.— Rev. suisse zool., 39, стр. 59—194.
Soulsby E. 1961. Immune mechanisms in helminth infections.— Veterin. Rec., 73, стр. 1053—1058.
Soulsby E., Stewart D. 1960. Serological studies of the selfcure reaction in sheep infected with *Haemonchus contortus*.— Australian J. agric. Res., 11, стр. 596—603.
Sukatschoff B. [Сукачев Б.]. 1899. Über den feineren Bau einiger Cuticulae und der Spongeinfasern.— Z. wiss. Zool., 66, стр. 377—466.
Taffs L. 1961. The in vitro action of immune pig serum on second and third-stage *Ascaris suum* larvae.— Parasitology, 51, стр. 327—334.
Taffs L., Voller A. 1962. Fluorescent antibody in vitro on *Ascaris suum* Goese. 1782.— J. Helminthol., 36, N 3, стр. 339—346.
Trim A. 1944. Experiments on the mode of hexyl resorcinol as an anthelminthic.— Parasitology, 35, стр. 209—219.
Trim A. 1949. The kinetics of penetration of some representative antholminthics and related compounds into *Ascaris lumbricoides* var. *suis*.—Parasitology, 39, стр. 281—290.
Vernoni G. 1954. Trattato di Patalogia generale. Firenze, Sansoni. По Novelli, 1961.
Weatherly N. F., Hansen M. F., Moser H. C. 1963. In vitro uptake of C^{14} Labeled Alanine and Glucose by *Ascaridia galli* (Nematoda) of Chickens.— Exptl Parasitol., 14, N 1, стр. 37—48.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

А. А. ПАРАМОНОВ

ЭКОЛОГО-ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИРОВКА *APHELENCHOIDIDAE*

1

1949 г. Торн (Thorne, 1949) предложил четкую диагностическую характеристику надсемейства *Aphelenchoidea* Fuchs, 1937. Первоначально надсемейство включало два семейства: *Aphelenchidae* (Fuchs, 1937) Steiner, 1949 и *Sphaerulariidae* (Lubbock, 1861) Skarbilovich, 1947. Позднее было показано реальное существование третьего семейства — *Aphelenchoididae* (Skarbilovich, 1947) Paramonov, 1953. В дальнейшем Дж. Гудэй обосновал еще одно семейство — *Anomyctidae* J. B. Goodey, 1960.

Указанные четыре семейства имеют различную характеристику, причем эти различия определяются не только конкретными дифференциальными диагностическими признаками, по которым строятся определительные таблицы, но и конкретными экологическими характеристиками. Возникает возможность конструирования определенных эколого-морфологических контуров семейств и подчиненных им групп. Я уже имел возможность отметить (Парамонов, 1962), что эколого-морфологический метод открывает пути к каузальному анализу организации живых форм, в частности и фитогельминтов, и следовательно — пути к вскрытию филетических отношений соответственных групп форм. В известной мере отсутствие палеонтологических свидетельств восполняется эколого-морфологическим анализом живых форм.

В рамках этой статьи невозможен полный эколого-морфологический анализ надсемейства *Aphelenchoidea*. Я остановлюсь здесь только на семействе *Aphelenchoididae*. Из других упомянутых выше семейств придется лишь коротко задержаться на семействе *Aphelenchidae*, чтобы контрастнее оттенить ведущие черты семейства *Aphelenchoididae*.

Надсемейство *Aphelenchoidea*, как известно, принадлежит к отряду *Tylenchida* Thorne, 1949, в состав которого входит также надсемейство *Tylenchoidea* Chitwood et Chitwood, 1937. Эти надсемейства глубоко различны. И дело не только в четких морфологических и соответственных таксономических признаках, но и в экологических, а равно функциональных характеристиках этих надсемейств. Серьезная проблема патогенной вредоносности фитогельминтов адекватна прежде всего и главным образом проблеме вредоносности *Tylenchoidea*. Роль *Aphelenchoidea* в этом отношении неизмеримо уже. Это означает, что на путях адаптирования к фитопаразитизму *Tylenchoidea* достигли гораздо более тонкой специализации, чем *Aphelenchoidea*. Я еще в 1952 г. сделал первую попытку (Парамонов, 1952) дифференцировки фитонематод на экологические группы по формам отношений фитонематод к растению. Мною было предложено различать две группы фитогельминтов — неспецифичного и специфичного патогенного эффекта. Первая из этих групп не антагонирует с условиями

сапробиоса, вторая представлена антагонистами его. Именно поэтому фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта не вызывают четких диагностических признаков фитогельминтозов — они всегда сочетаются с какими-либо другими патогенными процессами — бактериального или микозного происхождения. Антагонизм фитогельминтов специфичного патогенного эффекта в отношении микозных и бактериальных инфекций связан с тем, что они завоевали здоровое растение в результате выработки адекватной бактериям и грибам эктоферментативной деятельности, т. е. стали независимыми потребителями растительных питательных веществ. Фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта характеризуются всегда зависимой трофикой, так как известная форма ферментативной деятельности бактерий и грибов — важное условие питания этой группы фитогельминтов. Я остановился на изложенном вопросе потому, что отмеченная выше ведущая роль *Tylenchoidea* в развитии вредоносных фитогельминтозов определяется тем фактом, что именно в среде этого надсемейства удельный вес фитогельминтов специфичного патогенного эффекта очень высок, тогда как в пределах надсемейства *Aphelenchoidea* он очень низок. Однако оба эти надсемейства имеют в своем составе фитогельминтов неспецифичного и специфичного патогенного эффекта. Это вынуждает меня утверждать, что и *Tylenchoidea* и *Aphelenchoidea* в ходе своего филетического развития возникли как фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта и что в процессе последующего исторического развития была выработана патогенная специфичность. Поэтому можно и нужно считать, что оба надсемейства имеют общий корень развития и что вместе с тем оба надсемейства обособились очень рано, развиваясь в различных направлениях. Успех *Aphelenchoidea* в овладении растением оказался ограниченным, и формы этого надсемейства в большей мере сохранили черты анцестральной трофики, и в частности — развитые трофические связи с сапрофитными грибами. Это повышает интерес к трофической характеристике двух надсемейств. Отношения между ними показаны в таблице.

Из таблицы видно, что *Aphelenchoidea* значительно беднее фитогельминтами специфичного патогенного эффекта и что среди них нет семейства, которое было бы сплошь представлено фитогельминтами специфичного патогенного эффекта, тогда как среди *Tylenchoidea* такие семейства известны. С другой стороны, среди *Tylenchoidea* имеется семейство *Neotylenchidae*, которое, по-видимому, почти целиком состоит из фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта. Возможно, что среди *Aphelenchoidea* сюда же надо отнести семейство *Aphelenchidae*. Все остальные семейства содержат значительное число форм, принадлежащих к группе фитогельминтов специфичного патогенного эффекта, тогда как среди *Aphelenchoidea*, в том числе в рамках семейства *Aphelenchoididae*, число видов — фитогельминтов специфичного патогенного эффекта — невелико и уступает весьма заметно числу видов из группы фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта.

Анализируя характеристику фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта, можно установить, что один из важных компонентов этой характеристики — питание за счет мицелия грибов, преимущественно сапробиотических. Я уже высказывался в том смысле, что сосание мицелия грибов было первым шагом к овладению растением (Парамонов, 1956, 1959). Количество фактов, доказывающих широкое распространение питания фитогельминтов за счет мицелия грибов, непрерывно растет. Это укрепляет мою точку зрения, что питание за счет мицелия грибов — исторически сложившаяся черта трофики фитогельминтов. В почве фитогельминты нашли в гифах мицелия грибов наиболее доступный и полноценный источник питания. Исторически сложившаяся «микотрофика» фитогельминтов сохранилась как анцестральный признак. Он наиболее ясно и широко выражен у *Aphelenchoidea*. Поэтому следует полагать, что в этом экологическом (трофическом) признаке *Aphelenchoidea* удержали древние черты. Так как у *Tylenchoidea* также сохранился этот признак, то я полагаю, что эти отношения свидетельствуют в пользу представления, что оба надсемейства взаимно обособились очень рано. Существенным фактором этого обособления явилась организация пищеводных желез. У *Aphelenchoidea* спинная железа гетеротопически сместилась назад и все три пищеводные железы расположились сериально вдоль длинной оси тела. Поэтому проток спинной железы стал открываться не в просвет прокорпуса пищевода (как у *Tylenchoidea* и у рабдитид), а в просвет метакорпального бульбуса. Гетеротопическое смещение спинной железы коррелируется со значительно более узкой эктоферментативной активностью *Aphelenchoidea*. Это заставляет считать, что надсемейство *Aphelenchoidea* обособилось филетически рано, сохранив в геологической современности тот уровень эктоферментативной активности, который приблизительно отвечает ее начальным этапам, когда главным источником питания *Aphelenchoidea* были сапрофитные грибы. Только позднее *Aphelenchoidea* частично овладели зелеными органами растений, взбираясь по волоскам стеблей вверх, к листовым пластинкам. Однако, естественно, глубина патогенного эффекта здесь не столь полна, как у *Tylenchoidea*. Таким образом, я прихожу к выводу, что характеристика патогенной функции *Aphelenchoidea* близка к характеристике ее у предков тиленхид. Гетеротопическое смещение спинной железы назад — вторичное приобретение афеленхоидей. Однако наряду с этим они частично сохранили черты организации, сближающие тиленхид с *Rhabditidae*. У форм семейства *Aphelenchidae* самцы сохраняют типичные бурсальные крылья, снабженные «ребрами» рабдитоидного типа, а их стилет представлен примитивной

Соотношения между фитогельминтами специфичного и неспецифичного патогенного эффекта у *Tylenchoidea* и *Aphelenchoidea*

Таксономическая группа	Фитогельминты	
	специфичного патогенного эффекта	неспецифичного патогенного эффекта
Tylenchoidea:		
Criconematidae et *Paratylenchidae*	Эктопаразиты	Нет
Hoplolamidae	Экто + эндопаразиты	Мало
Tylenchidae	Чаще эндопаразиты	Имеются
Neotylenchidae	Лишь немногие	Большинство
Heteroderidae	Все; эндопаразиты	Нет
Tylenchulidae	Все; эндопаразиты	»
Aphelenchoidea:		
Aphelenchidae	Нет	Эндопаразиты, микохилофаги
Aphelenchoididae	Меньшинство; экто-эндопаразиты	Большинство; неспецифичные Эндопаразиты и эктопаразитические микогельминты

колющей трубкой, несомненно, близкой по своей организации к типу узкой рабдитоидной протостомы. Я считаю весьма вероятным, что *Aphelenchidae*, с их примитивным стилетом и рабдитоидной бурсой, образуют наиболее примитивную группу современных *Aphelenchoidea*. Именно в этой же связи в пределах семейства *Aphelenchidae* питание мицелием грибов и характеристика, отвечающая признакам фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта, сохраняются в своей типичной форме. У *Aphelenchidae* имеется еще один признак, который я готов рассматривать как очень древний — мощное развитие преутеральной железы (Парамонов, 1962). Преутеральная железа сильно развита у большинства *Tylenchoidea*, и в этом признаке *Aphelenchidae* сохраняют с ними сходство. Поэтому я считаю вероятным, что оба надсемейства имеют общий корень происхождения, но очень рано взаимно обособились и испытали совершенно различную филогенетическую «судьбу».

На этом я хотел бы покончить с беглыми заметками по поводу семейства *Aphelenchidae* и перейти к семейству *Aphelenchoididae*.

2

Семейство *Aphelenchoididae*, несомненно, имеет вторичное происхождение. Представители его утратили бурсу, существенные изменения претерпело развитие преутеральной железы, подвергшейся некоторой рудиментации, был утрачен (большинство форм) рулек, значительным и оригинальным изменениям подверглась организация спикул, у части форм усовершенствовался стилет, и вместе с тем в пределах этого семейства была достигнута значительно более многообразная экологическая дифференцировка, завершившаяся частичным преодолением примитивной характеристики фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта и выработкой альтернативного типа фитогельминтов специфичного патогенного эффекта. Сказанное свидетельствует о том, что *Aphelenchoididae* эволюционировали много полнее и многостороннее. Многообразие жизненных форм в рамках этого семейства много выше, и именно в его пределах достигается еще один важный шаг — овладение новым типом хозяев, также интимно связанных с растением, как и нематоды, а именно — насекомыми, и прежде всего — насекомыми древесного ствола. Поэтому именно в пределах *Aphelenchoididae* мы видим не только фитогельминтов, но и энтомогельминтов. Как видим, адаптивная радиация в рамках этого семейства достигает высокого уровня. Отметим здесь, что в уровне специализации к жизни энтомогельминта *Aphelenchoididae* едва ли уступают *Tylenchoidea*. Я объясняю это тем, что у *Aphelenchoidea* уже на ранних стадиях филогенеза вырабатывается типичный фермент, обеспечивающий питание за счет животных, а именно типа катепсина. Этот фермент, по-видимому, стали вырабатывать еще примитивные *Aphelenchidae*. В высшей степени интересным свидетельством в пользу этого мнения является факт, установленный Декером (Decker, 1962), который наблюдал, что личинка *Aphelenchus avenae* (*Aphelenchinae*) высасывала соки из тела *Eudorylaimus obtusicaudatus*, пронзив своим стилетом его кутикулу. Некоторые *Aphelenchoididae*, как это было показано Линфордом и Оливейра, способны к хищничеству. Это также говорит в пользу представления о вооруженности *Aphelenchoididae* катепсином. Таким образом, *Aphelenchoidea* выше организованы, чем *Aphelenchidae*. Эти отношения открывают тем самым большие возможности эколого-морфологического анализа и позволяют более убедительно охарактеризовать связи между таксономией и экологической морфологией.

В пределах *Aphelenchoididae* можно наметить следующее распределение отдельных жизненных форм (видов) по дифференцированным экологическим группам.

1. Эктопаразитические микогельминты. Почвенные формы, связанные с сапробиотическими очагами и склонные питаться за счет мицелия сапрофитных грибов. В качестве эктопаразитических микогельминтов могут проникать в растительную ткань, преимущественно корневую, приобретая здесь значение фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта.

2. Фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта. Формы, наблюдаемые в тканях растений, преимущественно в корнях, и способные использовать больные растительные ткани и клетки, пораженные сапробиотическим распадом, на разных его ступенях.

3. Фитогельминты специфичного патогенного эффекта, экто- и эндопаразиты преимущественно цветковых растений.

Эти экологические группы выражают собой основные направления филетического развития *Aphelenchoididae*, связанных с растением. К этим группам необходимо прибавить еще две группы:

4. Энтомофитогельминты, адаптированные к сосуществованию с насекомыми.

5. Хищники, питающиеся отчасти за счет других нематод.

Я здесь оставляю в стороне последние две группы, поскольку в этой статье задача ограничена только анализом соответствующих групп фитогельминтов. Возникает вопрос, возможно ли указанное группирование по экологическому принципу (т. е. по формам отношений к растению) сопоставить с морфологической организацией и сконструировать таким образом хотя бы приближенную эколого-морфологическую характеристику отдельных групп.

Анализируя эти возможности, необходимо было учесть различные стороны организации *Aphelenchoididae*. Общий анализ организации фитогельминтов и сравнение этой организации с *Aphelenchoididae*, не связанными эндопаразитически с растением, позволили наметить некоторую схему поисков и соответствующих параметров. Оказалось полезным учесть следующие признаки: организация стилета; ориентировка его протракторов (под углом к стилету или параллельно его оси); степень развития бульбуса (среднего); форма и длина хвоста, выраженная в индекс γ (отношение длины тела к длине хвоста); величина индекса α (отношение длины тела к его диаметру у вульвы). Эти параметры, с значительной долей вероятности, позволяют установить некоторые соотношения между экологическим группированием по формам отношений к растению и морфологической организацией. Следует, конечно, иметь в виду, что, поскольку в природе нет схем и существует живая диалектика форм и функций, соотношения между экологической характеристикой и указанными морфологическими параметрами всегда не абсолютны, а относительны. Тем не менее они существуют, и ниже делается посильная попытка их анализа и последующего синтеза.

У фитогельминтов анализируемого семейства, имеющих значение форм неспецифичного патогенного эффекта, индекс α, как правило, высокий, порядка 40—100. В среднем мы имеем право утверждать, что высокие значения индекса α — характерный, хотя, конечно, и не исключительный, признак фитогельминтов специфичного патогенного эффекта. Поэтому всегда все неизвестные и плохо изученные *Aphelenchoididae* с высокими значениями индекса α должны быть экспериментально проверены на их эктоферментативную характеристику и на их патогенную специфичность. Это практически и теоретически интересно и важно. Очень тонкое тело па-

тогенно-специфичных афеленхоидид — адаптация к проникновению в ткани зеленых органов растений, частично — через стигмы листовых пластинок.

Стилет афеленхоидид вариабилен по форме и степеням развития. У части форм развит простой стилет — без базальных головок. У других головки имеются, но развиты в различной степени. Бросается в глаза, что, как правило, более развитые головки имеются у стилетов патогенно-специфичных видов. Это, конечно, не абсолютный признак, но характерный для этих форм. Положение протракторов у афеленхоидид обычно косое.

Среди фитогельминтов специфичного патогенного эффекта нет форм с длинным хвостом. Длинные хвосты с индексами ниже 10 — признак хищных *Seinura*. У фитогельминтов специфичного патогенного эффекта хвост конический, с индексом γ порядка 12—24. У патогенно-неспецифичных афеленхоидид вариабильность форм и длины хвоста шире (удлиненные, куполообразные, расщепленные на конце и т. п.). Замечательно, что конический умеренной длины хвост присущ всем фитогельминтам специфичного патогенного эффекта, ведущим эндопаразитическое существование независимо от того, принадлежат ли они к афеленхоидеям или тиленхоидеям.

Учитывая сказанное, мы можем рассматривать указанную форму хвоста как адаптацию к эндопаразитизму: длинные хвосты явно не приспособлены к перемещениям в среде растительных клеток, а длинные хвосты с нитевидным терминусом — характерный признак многих хищных нематод (хотя и не всех).

Подытоживая сказанное, мы можем сформулировать следующие выводы.

1. Для фитогельминтов семейства *Aphelenchoididae*, имеющих значение форм неспецифичного патогенного эффекта, характерны следующие общие признаки: 1) вариабельность форм стилета и, в частности, наличие стилетов без головок или со слабыми головками; альтернативные признаки — всегда исключение; 2) низкие пределы колебания индекса α примерно от 25 до 40; 3) вариабельность форм хвоста, длинный терминус (может быть и короткий).

2. Для фитогельминтов специфичного патогенного эффекта характерны: 1) полная выраженность и четкое развитие частей стилета и, в частности, его головок; 2) высокие значения индекса α, порядка 40—100; 3) коническая форма хвоста с относительно высокими значениями индекса γ, порядка 12—24, и ограниченная вариабельность форм хвоста по видам.

Эти данные, при всей их естественной относительности, позволяют все-таки утверждать, что между морфологической организацией и экологическим группированием фитогельминтов семейства афеленхоидид существуют конкретные корреляции, позволяющие ориентироваться в характеристике данного представителя семейства *Aphelenchoididae*.

Предложенный выше анализ экологических признаков и соответственных экологических групп в пределах семейства *Aphelenchoididae* может, как мне кажется, служить критерием к размещению видов типичного рода этого семейства *Aphelenchoides* по охарактеризованным выше группам. Ниже предлагаются списки видов рода *Aphelenchoides*, распределенных по экологическим группам, причем фитогельминты неспецифичного патогенного эффекта и эктопаразитические микогельминты соединены в один список, поскольку эти группы взаимно связаны и встречаются совместно в аналогичных условиях сапробиотической среды как в почвенных очагах ее (типичный признак эктопаразитических микогельминтов), так и в некротических очагах растительных тканей (типичный признак фитогельминтов неспецифичного патогенного эффекта).

а) Виды, относимые к эктопаразитическим микогельминтам и фитогельминтам неспецифичного патогенного эффекта: *Aphelenchoides* Fischer, 1894; *A. asterocaudatus* Das, 1960; *A. bicaudatus* (Imamura, 1931); *A. chamelocephalus* (Steiner, 1926); *A. clarolineatus* Baranovskaja, 1958; *A. composticola* Franklin, 1957; *A. cyrtus* Paesler, 1957; *A. dactylocercus* Hooper, 1958; *A. ferrandini* Meyl, 1954; *A. goeldi* Steiner, 1926; *A. hainanensis* (Rahm, 1938); *A. kungradensis* Karimova, 1957; *A. limberi* Steiner, 1936; *A. longiurus* Das, 1960; *A. martinii* Ruhm, 1956; *A. minimus* Meyl, 1953; *A. nonveilleri* Andrassy, 1959; *A. parietinus* Bastian, 1865; *A. pussilus* (Thorne, 1939); *A. sacchari* Hopper, 1958; *A. saprophilus* Franklin, 1957; *A. singhi* Das, 1960; *A. spinosus* Paesler, 1957; *A. subparietinus* Sanwal, 1961; *A. tagetae* (Steiner, 1941); *A. xylophilus* Steiner et Buhrer, 1934.

б) Виды, относимые к группе фитогельминтов специфичного патогенного эффекта с типичной эколого-морфологической характеристикой: *A. fragariae* (Ritzema Bos, 1891); *A. ritzemabosi* (Schwartz, 1911); *A. subtenuis* (Cobb, 1926); *A. besseyi* Christie, 1942. В группу патогенно-специфичных форм приходится отнести также *A. blastophthorus* Franklin, 1952, который, однако, не обладает комплексом типичных эколого-морфологических признаков фитогельминта специфичного патогенного эффекта. *A. kuehnii* Fischer, 1894 обладает комбинированными признаками: стилет мощный, индекс α-32, γ-15; обнаружен в атипичной для патогенно-специфичных афеленхоидид среде — корневой системе *Clematis*, и наряду с этим поражает черешки листьев *Ficaria ranunculoides*. А. Т. Тулаганов (1949) нашел этот вид в корнях пшеницы, в почве лукового поля, в почве люцернового поля, в корневой системе хлопчатника, в почве морковного поля и т. д., что отрицает специфичность *A. kuehnii*. С другой стороны, обращает на себя внимание высокое значение индекса α у *A. helophilus*, отнесенного к группе а. В целом, однако, предложенные списки относительно точны и могут быть использованы в карантинной работе, равно как и предложенные эколого-морфологические характеристики афеленхоидид. Следует только предостеречь против возможности наивных попыток абсолютизирования альтернативных признаков афеленхоидид специфичного и неспецифичного патогенного эффекта.

ЛИТЕРАТУРА

Парамонов А. А. 1952. Опыт экологической классификации фитонематод.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 6, стр. 338—369.

Парамонов А. А. 1956. К филогении фитонематод. Проблемы паразитологии. Киев, стр. 99—102.

Парамонов А. А. 1958. Главные направления эволюции фитонематод отрядов рабдитид и тиленхид (*Rhabditida et Tylenchida*).— Зоол. ж., 37, вып. 5. стр. 736—749.

Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. М., Изд-во АН СССР.

Тулаганов А. Т. 1949. Растениеядные и почвенные нематоды Узбекистана (по материалам Зеравшанской долины). Ташкент, стр. 1—226.

Decker H. 1962. Zur Biologie und Ökologie von *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865.— Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.— naturwiss. Reihe, 2, стр. 299—305.

Thorne G. 1949. On the classification of the Tylenchida, new order (Nematoda, Phasmidia).— Proc. the Helminthol. Soc., Wash., 16, (27), стр. 37—73.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Т. В. ПОКРОВСКАЯ

СУКЦЕССИЯ ФИТОНЕМАТОД РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП В ПРОЦЕССЕ МЕЛОЙДОГИНОЗА

1

Мелойдогиноз растений вызывается галловыми нематодами *Meloidogyne spp.*, которые принадлежат к числу наиболее серьезных вредителей защищенного грунта. Особенно сильно поражаются ими огурцы — одна из наиболее рентабельных тепличных культур.

Проникая внутрь корня, галловая нематода своими ферментами вызывает усиленный приток пластических масс к месту своей локализации и разрастание клеток паренхимы корня, в результате чего на корнях огуречных растений образуются опухоли, называемые галлами.

Внутри галлов происходит рост, развитие и размножение нематод, что приводит к накоплению большого количества паразитов, которые, потребляя массу питательных веществ и выделяя ферменты и токсины, вызывают глубокие нарушения в обмене веществ растения и дезорганизацию сосудистой системы. Дезорганизация выражается в утолщении центрального цилиндра корня, замене сосудисто-волокнистых пучков «сосудистыми» клетками и т. д.

В результате этого нормальное передвижение питательных веществ по растению затрудняется, растение привядает, тормозится его рост и развитие. Галлы начинают разрушаться и загнивать. В процессе гниения галлов активное участие принимают микроорганизмы (Покровская, 1961) и нематоды. В связи с этим встал вопрос о видовом составе фитонематод, заселяющих галлы, и о его изменении.

2

Мы собирали галлы с корней огуречных растений в теплице совхоза «Тепличный» летом 1961 г. За период с июня по август материал собирался три раза: 17 июня, 8 июля и 2 августа. Галлы исследовались в зависимости от их состояния — отдельно здоровые белые галлы, желтые галлы без видимых признаков сапробиотического распада, галлы на разной степени сапробиотического распада.

Галлы отмывались от почвы водой, а затем измельчались. Постоянно брали 16,3 $см^3$ измельченных галлов. Нематоды извлекались по методу Бермана.

Фиксация нематод производилась раствором ТАФ (триэтаноламина — 2 части, формалина — 7 частей, дистиллированной воды — 91 часть) (Гудей, 1959).

Приготовление препаратов проводилось общепринятыми методами.

Список фитонематод, обнаруженных при исследовании галлов,

Таблица 1

Распределение фитонематод по экологическим группам

Экогруппа и вид фитонематод	Июнь	Июль	Август
1. Пара-ризобионты			
Dorylaimus sp.	−	+	−
Eudorylaimus obtusicaudatus (Bastian, 1865)	+	+	+
Prismatolaimus sp.	+	−	+
Mylonchulus sigmaturus (Cobb, 1917)	−	+	−
Tylenchus sp.	+	+	+
2. Эусапробионты			
Rhabditis terricola Dujardin, 1845	+	+	−
Rh. brevispina (Claus, 1862)	+	+	+
Rh. elongata (A. Schneider, 1866)	+	−	−
Rh. longicaudata Bastian, 1865	−	+	−
Rh. oxycerca de Man, 1895	+	+	+
Rhabditis sp. 1	+	+	+
Rhabditis sp. 2	+	+	−
Rhabditis sp. 3	+	−	−
Pelodera cylindrica (Cobb, 1898)	+	−	−
Diploscapter coronata (Cobb, 1893)	+	+	+
Diplogaster sp.	+	−	−
Eudiplogaster splendidus (Körner, 1954)	+	−	+
Eudiplogastes sp.	+	−	−
Diplogasteritus microstoma (Goodey, 1929)	+	−	−
Diplogastrellus mikuschi (Fuchs, 1938)	−	+	+
Oigolaimella winchesi (Goodey, 1929)	+	+	−
Micronema intermedia Pokrovskaja, 1964			+
3. Девисапробионты			
Cephalobus nanus de Man, 1880	+	+	+
Cephalobus sp.	+	−	−
Eucephalobus oxyuroides (de Man, 1878)	+	+	+
E. elongatus (de Man, 1880)	+	−	−
E. filiformis (de Man, 1880)	−	−	+
E. longicaudatus (Bütschli, 1873)	−	−	+
Eucephylobus sp.	−	−	+
Acrobeles ciliatus Linstow, 1877	+	+	+
Acrobeloides bütschlii (de Man, 1884)	+	+	+
A. conilabiatus Meyl., 1961	+	+	+
A. thornei Brzeski, 1962	+	+	−
A. setosus Brzeski, 1962	+	−	−
Acrobeloides sp. 1.	+	+	−
Acrobeloides sp. 2	+	+	+
Acrobeloides sp. 3	+	−	−
Chiloplacus symmetricus (Thorne, 1925)	−	+	−
Ch. lentus Maupas, 1900	−	−	−
Chiloplacus sp.	+	+	−
Plectus parvus Bastian, 1865			

Окончание

Экогруппа и вид фитонематод	Июнь	Июль	Август
4. Фитогельминты			
А. Специфичного патогенного эффекта			
Meloidogyne incognita (Kofoid et White, 1919)	+	+	+
Helicotylenchus multicinctus (Cobb, 1893)	—	+	—
Б. Неспецифичного патогенного эффекта			
Aphelenchoides sp.	+	—	—
Всего	33	27	23

Примечание. Знак плюс (+) — вид обнаружен; знак минус (—) — вид не обнаружен.

приводится в табл. 1. Нематоды распределены по экологическим группам (по Парамонову, 1952).

Рассмотрим, каковы же соотношения между фитонематодами различных экологических групп, обнаруженных в галлах (от белых здоровых до бурых гнющих) по месяцам. Поскольку процесс распада галлов очень динамичен, то не представлялось возможным идентифицировать отдельные

Таблица 2

Соотношение между фитонематодами различных экогрупп в зависимости от состояния галлов (на 17 июня)

Экогруппа фитонематод	Белые галлы		Процесс распада галлов: желтые галлы с очагами распада		твердые галлы с многочисленными участками распада		гнющие мягкие галлы		сгнившие мягкие галлы	
	Количество*									
	особей	видов	особей	видов	особей	видов	особей	видов	особей	видов
Пара-ризобионты	6 (2,0 %)	2	—	—	42 (2,1 %)	2	—	—	16 (1,0 %)	1
Эусапробионты	15 (4,7 %)	3	468 (45,2 %)	8	1188 (60,5 %)	11	2322 (78,7 %)	13	419 (24,5 %)	5
Девисапробионты	114 (36,0 %)	9	148 (14,3 %)	9	196 (10,0 %)	8	192 (6,5 %)	5	241 (14,1 %)	5
Фитогельминты										
Специфичного патогенного эффекта	181 (57,3 %)	1	420 (40,5 %)	1	522 (26,6 %)	1	437 (14,85 %)	1	1033 (60,4 %)	1
Неспецифичного патогенного эффекта	—	—	—	—	14	1	—	—	—	—
Всего:	316	15	1036	18	1962	23	2951	19	1709	12

* В этой и следующих таблицах в скобках указано количество фитонематод в процентах к общему их числу.

его фазы на протяжении вегетации. Поэтому в каждой таблице даны свои варианты степени распада галлов. Тем не менее приводимые в таблицах данные позволяют проследить, как происходит в целом процесс разложения галлов и сукцессия видов и экологических групп фитонематод (табл. 2—4).

Независимо от состояния галлов, найденные в них нематоды представлены четырьмя экологическими группами. Общее количество нематод увеличивается по мере нарастания сапробиотических очагов в галлах до известного предела, а затем в гнющих галлах, когда питание становится более бедным и менее разнообразным, оно падает. При этом почти синхронно изменяется в количественном отношении и видовой состав нематод, который начал уменьшаться несколько раньше (гнющие мягкие галлы), чем спад численности особей (сгнившие мягкие галлы).

Рассмотрим встречающихся в галлах нематод по экологическим группам.

Фитогельминты. Нематоды этой экологической группы представлены главным образом фитогельминтом специфичного патогенного эффекта, возбудителем мелойдогиноза — *Meloidogyne incognita*.

Только в твердых галлах с многочисленными участками распада было обнаружено 14 экземпляров *Aphelenchoides* sp.— фитогельминта неспецифичного патогенного эффекта. Поскольку данный фитогельминт обнаружен однажды и в незначительном количестве, то совершенно очевидно, что он не присущ фауне галлов и, по-видимому, как и многие другие представители этого рода, сосет мицелий грибов.

По мере развития галлового нематодоза мы видим накопление в галлах особей возбудителя заболевания (181 экз. в белых здоровых галлах, 1033 — в гнющих). Это говорит о том, что в галлах происходит прогрессивное размножение мелойдогин. Нами учитывались только подвижные формы (личинки II стадии и самцы) галловой нематоды. Некоторое уменьшение количества мелойдогин в разлагающихся мягких галлах по сравнению с твердыми галлами с многочисленными участками распада можно отнести как за счет увеличения численности неподвижных форм (превращение личинок II стадии в личинок последующих стадий и самок), так и за счет выселения личинок из галлов при их загнивании (Парамонов, 1954; Элиава, 1961).

Несмотря на увеличение абсолютного количества особей мелойдогин, происходит постепенное снижение их удельного веса среди остальных экологических групп. Так, если в белых здоровых галлах количество мелойдогин составило 57,3%, то в разлагающихся мягких галлах их было 14,85% (табл. 2). Непонятно обнаружение в разложившихся мягких галлах большого числа мелойдогин (1033 экз.). По всей вероятности, эти галлы были в очень сильной степени инвазированы этими нематодами.

Девисапробионты. Нематоды этой группы из белых галлов по количеству особей занимают второе место, уступая первое галловой нематоде, а по видовому составу являются самыми разнообразными (9 видов) для данной категории галлов. С возникновением и развитием сапробиотических процессов в галлах абсолютное число девисапробионтов немного увеличивается, а удельный вес, несколько варьируя, падает и никогда не достигает первоначального уровня. Количество видов девисапробионтов также уменьшается (с 9 до 5). Следовательно, с развитием гнилостных процессов в галлах условия существования девисапробионтов ухудшаются.

Эусапробионты. Количественно-качественные изменения нематод этой экогруппы от белых галлов к сгнившим мягким галлам выражены особенно рельефно. Увеличивается как абсолютное число нематод, так и их удельный вес среди других экогрупп, а также количество видов. Эти

изменения достигают своего максимума в разлагающихся мягких галлах (78,7% и 13 видов), а затем значения этих цифр (для разложившихся мягких галлов) падают (до 24,5% и 5 видов).

Это явление вполне закономерно, так как, по мере развития сапробиотических очагов, происходит интенсификация жизнедеятельности бактериальной флоры, а поскольку эусапробионты трофически тесно связаны с бактериями (Парамонов, 1952, 1962), то они находят благоприятные условия для своего развития и размножения. В мягких разложившихся галлах, когда процессы сапробиотического распада затухают и пищевые ресурсы истощаются, наблюдается на фоне общего снижения численности фитонематод уменьшение количества особей эусапробионтов.

Пара-ризобионты — это бедно представленная как по количеству особей, так и по численности видов экологическая группа фитонематод. Несколько повышается количество пара-ризобионтов в твердых галлах с многочисленными участками распада (до 2,1%), но в общем число их настолько незначительно, что они вряд ли могут играть какую-либо ощутимую роль в становлении фауны нематод галлов. Это и понятно, поскольку нематоды этой экогруппы являются типичными обитателями ризосферы, т. е. формами почвенными. Поэтому они лишь сопутствуют фитонематодам остальных экологических групп.

Рассмотрим теперь количественно-качественные соотношения между фитонематодами различных экологических групп, которые наблюдались в июле (табл. 3).

Общая численность нематод в июле по сравнению с июнем увеличивается, количество видов несколько уменьшается.

Таблица 3

Соотношение между фитонематодами различных экогрупп в зависимости от состояния галлов (на 8 июля)

Экогруппа фитонематод	Белые галлы		Светло-желтые галлы		Процесс распада галлов: желтые галлы с участками распада		темно-желтые галлы		гнющие мягкие галлы	
	Количество									
	особей	видов	особей	видов	особей	видов	особей	видов	особей	видов
Пара-ризобионты	14 (3)	2	—	—	26 (2,4)	2	84 (4,4)	2	—	—
Эусапробионты	32 (7,0)	4	160 (13,6)	3	182 (17,0)	6	553 (28,8)	6	5029 (88)	10
Девисапробионты	202 (43,7)	10	469 (39,9)	6	562 (52,6)	7	681 (35,4)	5	628 (11,0)	6
Фитогельминты:										
специфичного патогенного эффекта	214 (46,3)	1	524 (46,5)	2	209 (28)	1	604 (31,4)	1	53 (1,0)	1
неспецифичного патогенного эффекта	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего:	462	17	1176	11	1069	16	1922	14	5710	17

Фитогельминты представлены преимущественно галловой нематодой, за исключением светло-желтых галлов, в которых были обнаружены две самки *Helicotylenchus multicinctus* (эктопаразит). Здесь наблюдается та же закономерность, что и в июне, а именно: с возрастанием абсолютного количества паразитов в галлах (кроме желтых галлов с участками распада) удельный вес галловой нематоды падает, причем это падение, в отличие от июня, совершается непрерывно. Особенно мало (53 из 5710) остается мелойдогин в гнющих галлах, и это вполне закономерно, ибо стацией обитания галловых нематод является живое растение, а не разлагающаяся растительная ткань.

Девисапробионты в июле более многочисленны, но видовой состав их менее разнообразен, чем в июне (табл. 1). Хотя количество особей девисапробионтов возрастает, но их удельный вес колеблется, оставаясь на высоком уровне, и только в гнющих галлах их остается 11%.

Эусапробионты. Наблюдается непрерывное увеличение численности особей данной экогруппы от белых галлов к гнющим, в которых нематоды достигают своего максимума. Удельный вес эусапробионтов среди остальных экогрупп фитонематод также непрерывно возрастает. Видовой состав нематод подчиняется той же закономерности.

Пара-ризобионты более многочисленны, чем в июне, хотя они также представлены незначительным количеством видов.

Таблица 4

Соотношение между фитонематодами различных экологических групп в зависимости от состояния галлов (на 2 августа)

Экогруппа фитонематод	Белые галлы		Процесс распада галлов: желтые твердые галлы с полостями внутри		буроватые твердые галлы с полостями внутри		гнющие мягкие галлы	
	Количество							
	особей	видов	особей	видов	особей	видов	особей	видов
Пара-ризобионты	3 (1,1)	1	4 (1,9)	2	7 (1,0)	1	2 (1,1)	1
Эусапробионты	24 (9,2)	2	50 (22,3)	5	204 (29,5)	8	75 (41,4)	3
Девисапробионты	42 (16,2)	4	100 (44,6)	11	106 (15,3)	4	41 (22,7)	7
Фитогельминты:								
специфичного патогенного эффекта	191 (73,5)	1	70 (31,2)	1	375 (54,2)	1	63 (34,8)	1
неспецифичного патогенного эффекта	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего:	260	8	224	19	692	14	181	12

В августе (табл. 4) наблюдалось резкое уменьшение численности особей фитонематод, так как к этому времени плодоношение огурцов прекратилось и растения начали отмирать.

Фитогельминты. Из нематод этой экогруппы обнаружены только мелойдогины. Общая тенденция в распределении мелойдогин от белых галлов к гнющим выражается в уменьшении как абсолютного количества особей, так и их удельного веса (от 73,5 до 34,8%), за исключением буроватых твердых галлов, в которых число мелойдогин хотя и увеличивается (до 375), но удельный вес все же значительно меньше, чем в здоровых галлах. Удельный вес мелойдогин среди других групп нематод повышается. По всей вероятности, это связано с усилением интенсивности инвазии.

Девисапробионты варьируют в качественно-количественном составе. Наблюдаются то подъемы, то спады. Мы считаем, что это происходит под влиянием мелойдогин, которые оттесняют на второе место девисапробионтов. Если удельный вес мелойдогин повышается (73,5 и 54,2%), то удельный вес девисапробионтов соответственно падает (16,2 и 15,3%). Аналогичным образом изменяется и численность видов.

Эусапробионты. В распределении нематод этой экогруппы наблюдается увеличение абсолютного количества особей от белых галлов к буроватым твердым галлам, а затем — уменьшение в мягких бурых галлах, при этом удельный вес эусапробионтов постоянно возрастает, достигая 41,4%. Видовой состав изменяется параллельно абсолютному количеству особей, т. е. сначала увеличивается (до 8), а затем уменьшается (до 3).

В данном случае выявляется та же закономерность, что и в июле.

Пара-ризобионты особенно малочисленны в этом месяце, видовой состав очень беден (3 вида).

3

Прослеживая соотношения нематод различных экологических групп в течение трех летних месяцев, можно сказать следующее.

Видовой состав фауны галлов не богат. Он представлен 44 видами, относящимися к 2 подклассам, 4 отрядам и 11 семействам.

Наибольшее число видов наблюдалось в июне, наименьшее — в августе.

По общему количеству особей на первом месте стоит июль, на последнем — август, т. е. к концу вегетационного периода наблюдается уменьшение численности особей и числа видов фитонематод, что объясняется влиянием двух факторов: с одной стороны, происходит отмирание растений вследствие их естественной гибели, а с другой — накопление большого числа мелойдогин в галлах оказывает влияние как на само растение (у больных растений быстрее заканчивается плодоношение и наступает гибель), так и на состав фауны нематод (Элнава, 1961).

Фитогельминты. Фитогельминты специфичного патогенного эффекта представлены главным образом галловой нематодой. Только в июле в светло-желтых галлах было обнаружено 2 экз. *Helicotylenchus multicinctus* (эктопаразита).

При развитии заболевания в галлах происходит накопление мелойдогин, однако удельный вес их среди остальных фитонематод по мере возникновения и развития сапробиотических процессов в галлах падает. В бурых, гнющих галлах, в зависимости от степени заражения растения и от того, начало ли происходить выселение личинок и самцов из галлов, количество мелойдогин различно.

Мелойдогин много (1033 особи, или 60,4%), если степень инвазии высокая и массового выселения личинок из галлов не произошло, как это наблюдалось в июне.

При относительно высоком первоначальном заражении (в белых галлах 46,3%) в гнющих галлах, после массового выселения личинок мелойдогин остается крайне мало (53 особи, или 1,0%).

Мелойдогины составляют несколько больше 1/3 (34,8%) всего населения галлов на фоне небольшой общей заселенности нематодами, которая отмечалась уже для августа.

В данном случае, по-видимому, имеется и высокая степень инвазированности растений и начавшееся выселение личинок и самцов из галлов в почву.

Фитогельминт неспецифичного патогенного эффекта — *Aphelenchoides* sp.— был обнаружен лишь один раз в твердых галлах с многочисленными участками распада в июне (14 экз.).

Крайне незначительные количества данного гельминта, который к тому же был обнаружен только в одной пробе, говорит о том, что он не типичный обитатель галлов.

Девисапробионты — наиболее лабильная экологическая группа фитонематод. По мере развития сапробиотических процессов в указанный период (июнь — август) количество их несколько колеблется, но, несмотря на это, отчетливо выступает закономерность, выражающаяся в том, что девисапробионты тяготеют к относительно здоровой ткани (белые, светло-желтые, желтые галлы), для которой они наиболее характерны. С другой стороны, их можно обнаружить, хотя и в значительно меньших количествах, в галлах всех других категорий. По-видимому, девисапробионты, представленные главным образом цефалобидами, за исключением *Plectus parvus*, могут питаться отмирающей и отмершей растительной тканью, поскольку они встречаются как в здоровых, так и в гнющих галлах. Наши наблюдения подтверждают данные, имеющиеся в литературе. В частности, А. А. Парамонов (1952) считает, что девисапробионты не освободились полностью от сапробиотической среды.

Эусапробионты. Общая тенденция фитонематод этой группы сводится к накоплению их в галлах по мере разрушения последних и к увеличению числа видов.

Особенно наглядно эта тенденция проявлялась в июле. Та же картина наблюдалась в июне и в августе.

Разлагающиеся галлы богаты продуктами распада тканей растения, и именно эти продукты распада, как считают некоторые авторы (Dougherty, Rafael, Elton, 1950; Мюге, 1958), играют главную роль в питании эусапробионтов.

Пара-ризобионты. Крайне немногочисленны и бедны видами на протяжении всего периода, хотя некоторое увеличение численности особей было отмечено в июле.

Подытоживая изложенные данные, следует подчеркнуть, что мелойдогиноз — это длительный и сложный процесс, в котором участвуют, помимо возбудителя заболевания *Meloidogyne incognita*, многие другие организмы: бактерии, грибы и разнообразные формы фитонематод. Поэтому не случайно мы видим такую последовательную смену одних экогрупп фитонематод другими по мере разрушения и загнивания галлов. Если для относительно здоровых галлов характерны мелойдогины и девисапробионты, то в гнющих галлах главенствующей группой становятся эусапробионты — активные переносчики и инокуляторы бактерий.

Деятельность эусапробионтов и бактерий приводит к разрушению галлов и выселению из них в почву подвижных форм мелойдогин, главным образом инвазионных личинок, что ведет к усилению экстенсивности инвазии.

Поэтому при разработке методов терапии растений нужно учитывать не только галловую нематоду, но и нематод других экогрупп, особенно эусапробионтов.

ЛИТЕРАТУРА

Гудей Дж. 1959. Лабораторные методы исследования почвенных и растительных нематод. М., ИЛ, стр. 50.
Мюге С. Г. 1958. Сравнительный анализ физиологических адаптаций фитонематод.— Сборник работ молодых фитогельминтологов. М., стр. 61—79.
Парамонов А. А. 1952. Опыт экологической классификации фитонематод.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 6, стр. 338—369.
Парамонов А. А. 1954. Специфичность фитогельминтов и ее значение в сельскохозяйственной практике.— Зоол. ж., 23, вып. 5, стр. 100—1024.
Парамонов А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. М., Изд-во АН СССР, стр. 351—405.
Покровская Т. В. 1961. Экспериментальные данные по микрофлоре галлов, образующихся при мелойдогинозе.— Helminthologia, 4, стр. 271—274.
Элиава И. Я. 1961. Динамика фауны нематод при мелойдогинозе.— Вопросы фитогельминтологии. М., Изд-во АН СССР, стр. 234—242.
Dougherty E. C., Rafael J. C., Elton C. H. 1950. The axenic cultivation of *Rhabditis briggsae* Dougherty et Nigon (*Nematoda, Rhabditinae*). 1. Experiments with chick embrio juice and chemically defined media.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., 17, стр. 1—10.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Т. И. ПОПОВА, А. А. МОЗГОВОЙ,
М. А. ДМИТРЕНКО

К ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ АСКАРИДАТ ЖИВОТНЫХ БЕЛОГО МОРЯ

Аскаридаты позвоночных, несмотря на значительное распространение, большое разнообразие видов и огромный ущерб, наносимый ими домашним и промысловым животным, изучены недостаточно. Особенно плохо изучена биология аскаридат, относящихся к надсемейству *Anisakoidea* Mosgovoy, 1950, насчитывающему более 370 видов, большинство из которых паразитирует у животных, ведущих водный образ жизни.

Изучая гельминтов позвоночных Белого моря в 1960—1962 гг., мы установили значительное распространение *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920 у сельди, бельдюги, трески и других рыб; *Terranova decipiens* (Krabbe, 1878), Baylis, 1916 — у тюленя и морского зайца (в половозрелой стадии) и у бычка, трески и других рыб (в личиночной стадии); *Contracaecum spiculigerum* (Rudolphi, 1809) Railliet et Henry, 1912— у рыбоядных птиц. Нами проведены исследования по расшифровке цикла развития указанных анизакоидей. Работа проводилась на Беломорской биологической станции МГУ (Попова, Дмитренко) и в период работы 319-й Союзной гельминтологической экспедиции (Мозговой) на биологической станции Карельского филиала АН СССР.

Общей особенностью развития изучаемых анизакоидей является то, что отложенные самками яйца не содержат сформированного эмбриона. В морской воде яйца анизакоидей в течение одной-двух недель совершают эмбриональное развитие, в результате чего образуются личинки, которые скоро покидают скорлупу яиц и свободно плавают в воде. Отмеченная особенность развития наблюдалась ранее А. А. Мозговым и К. М. Рыжиковым (неопубликованные данные) у яиц *Porrocaecum ardeae* (Fröelich, 1802) Baylis, 1936 — паразита цапель; авторы наблюдали вылупление личинок вскоре после сформирования и активное их движение в воде в течение месяца.

Наши наблюдения позволяют сделать предположение, что аскаридатам, паразитирующим у водных животных, свойственно выхождение из яиц личинок во внешней среде. Существующее мнение, согласно которому личинки аскаридат, сформировавшиеся в яйцах, не покидают яиц до заглатывания дефинитивным хозяином, правильно только для аскаридат, паразитирующих у животных суши, и не может быть отнесено к аскаридатам животных, обитающих в воде.

Краткие итоги наших исследований по изучению циклов развития указанных анизакоидей следующие.

Contracaecum aduncum. Были проведены наблюдения над развитием яиц и личинок. Для получения культуры яиц живые самки паразитов помещались в морскую воду в чашках Петри, где они оставались живыми в течение 4—5 дней. За это время самки интенсивно откладывали

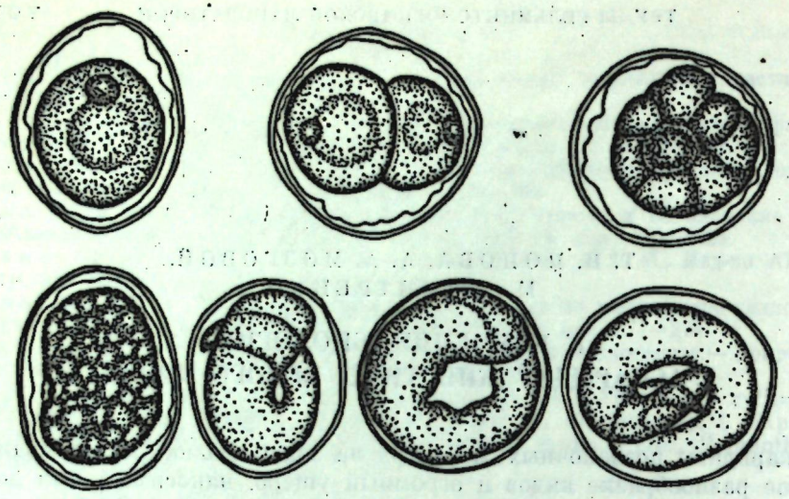


Рис. 1. Развитие яиц *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1802) Baylis, 1920

множество яиц, за которыми и проводились дальнейшие наблюдения. Нами установлено, что из яиц *C. aduncum* (рис. 1, 2а) на 4—10-й день во внешней среде выходят личинки, которые активно плавают в морской воде.

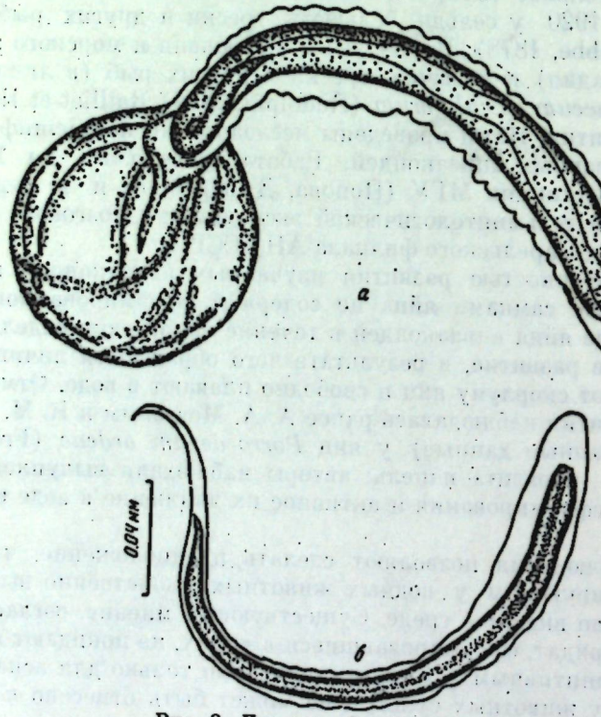


Рис. 2. Личинка *C. aduncum*

а — выходящая из яйца; *б* — после выхода из яйца

Личинка, вышедшая из яйца, заключена в чехлик (рис. 2б, 3). Размер личинок: длина 0,286—0,347 мм (с чехликом) и 0,244—0,274 мм (без чехлика), ширина 0,024—0,036 мм (с чехликом) и 0,012—0,016 мм (без чехлика). Чехлик личинок очень эластичен, мы наблюдали повертывание в нем

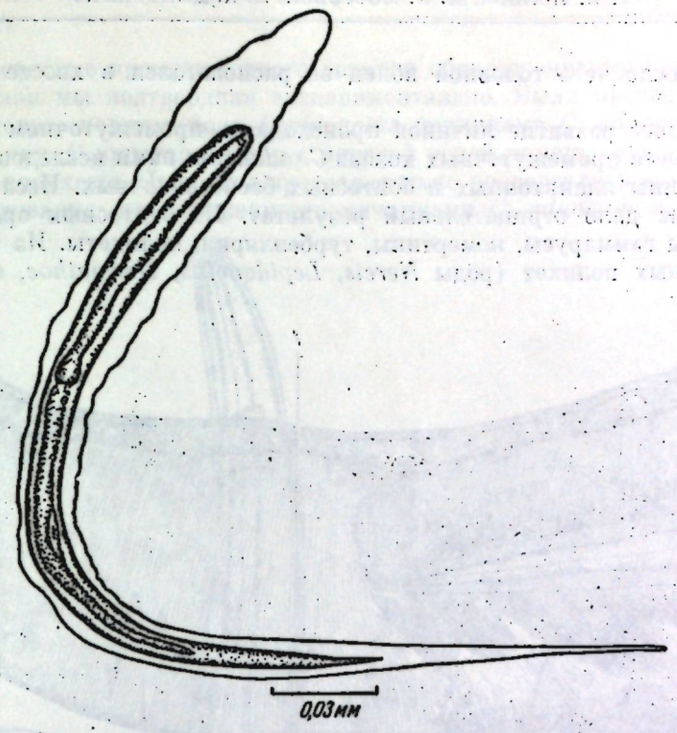


Рис. 3. Личинка *C. aduncum* через три дня после выхода из яйца

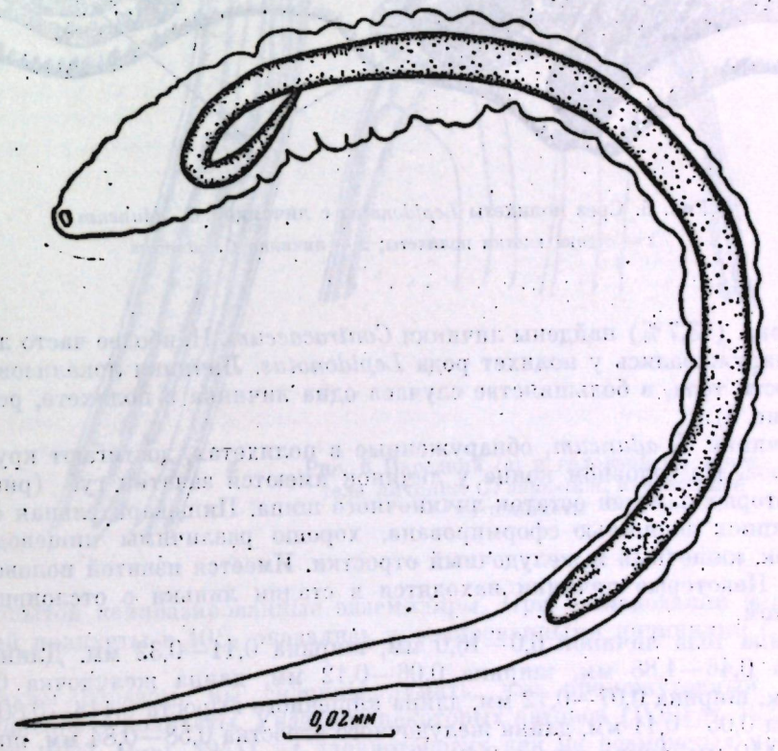


Рис. 4. Личинка *C. aduncum*, повернувшаяся в чехлике

личинки, после чего головной конец ее располагался в хвосте чехлика (рис. 4).

Дальнейшее развитие личинок происходит в промежуточном хозяине. Для выявления промежуточных хозяев *C. aduncum* нами исследованы различные группы планктонных и бентосных беспозвоночных. Исследование зоопланктона дало отрицательный результат. Из бентосных организмов исследованы гаммарусы, немертины, турбеллярии, полихеты. Из 1621 экз. исследованных полихет (роды *Nereis, Lepidonotus, Harmathoe, Gattiana*)

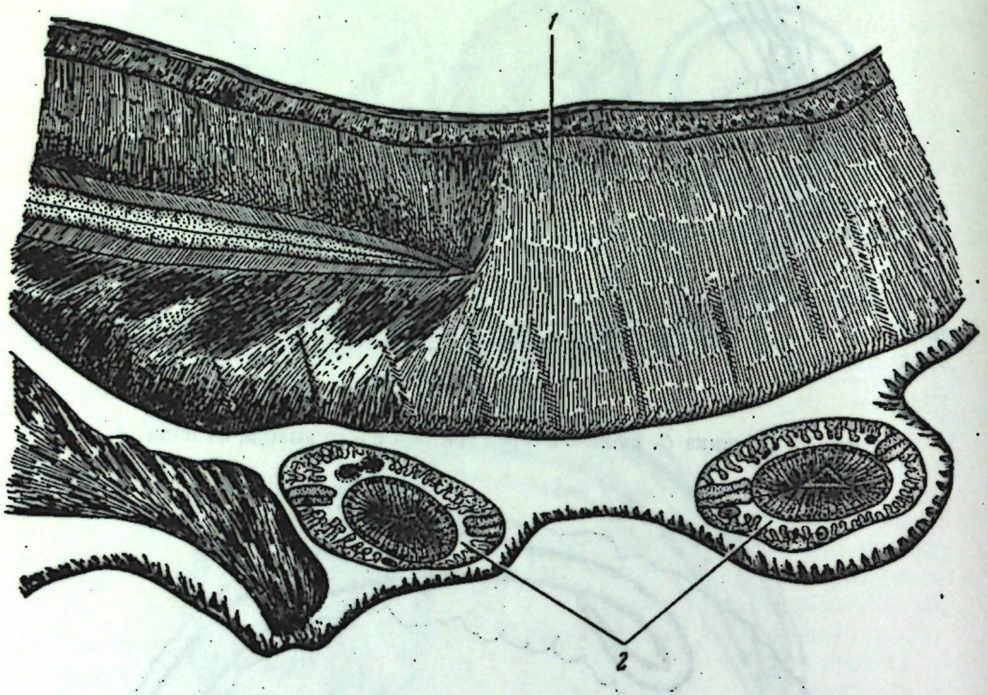


Рис. 5. Срез полихеты *Lepidonotus* с личинкой *C. aduncum*
1 — стенка глотки полихеты; *2* — личинка *C. aduncum*

у 222 экз. (13,7%) найдены личинки *Contracaecum*. Наиболее часто личинки обнаруживались у полихет рода *Lepidonotus*. Личинки локализовались в полости тела, в большинстве случаев одна личинка в полихете, реже — две (рис. 5).

Личинки *C. aduncum*, обнаруженные в полихетах, достигают крупных размеров. На головном конце у личинок имеются зачатки губ (рис. 6), у некоторых заметен остаток личиночного шипа. Пищеварительная система личинок полностью сформирована, хорошо различимы пищевод, желудочек, кишечный и желудочный отростки. Имеется извитой половой зачаток. Некоторые личинки находятся в стадии линьки с отслоившимся чехликом.

Длина тела личинок 6,0—16,0 мм, ширина 0,11—0,32 мм. Длина пищевода 0,46—1,88 мм, ширина 0,06—0,12 мм, длина желудочка 0,06—0,10 мм, ширина 0,07—0,12 мм, длина кишечного выроста 0,118—0,800 мм, ширина 0,05—0,11 мм, длина желудочного отростка 0,58—0,84 мм, ширина 0,08—0,10 мм, длина хвоста 0,10—0,40 мм, ширина тела в области хвоста 0,04—0,20 мм.

Установление промежуточного хозяина обнаружением у него спонтанной инвазии мы подтвердили экспериментально. Были проведены опыты по заражению полихет рода *Lepidonotus* личинками *C. aduncum*, вышедшими из яиц. В кристаллизатор с морской водой помещались личинки паразита и полихеты. Полихеты предварительно подвергались компрессорному обследованию на зараженность личинками *C. aduncum* и отбирались

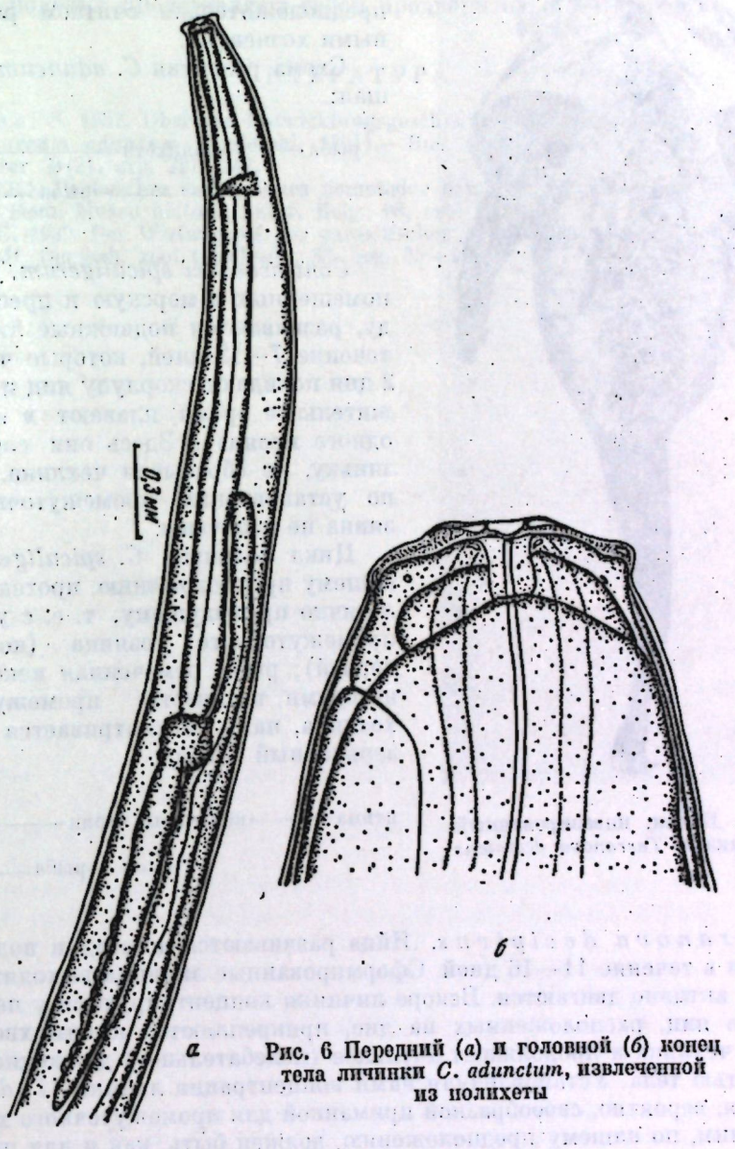


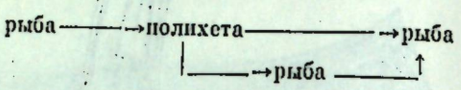
Рис. 6 Передний (*а*) и головной (*б*) конец тела личинки *C. aduncum*, извлеченной из полихеты

для опытов неинвазированные экземпляры. При исследовании через 2—5 дней полихеты в 10% оказались инвазированными личинками *C. aduncum*.

Таким образом, мы склонны думать, что промежуточный хозяин *C. aduncum* — полихеты. Указание некоторых авторов (Wülker, 1929, Markowski, 1937, Punt, 1941) на членистоногих как на возможных промежуточных хозяев анизакоидей, по нашему мнению, вероятно, ошибка.

Дальнейшее развитие личинок *C. aduncum*, по нашему мнению, происходит в организме дефинитивного хозяина (сельди, бельдюги, трески и других рыб). Многих морских рыб, у которых обнаружены личиночные формы этого паразита, в отличие от ряда авторов, рассматривающих их как второго промежуточного хозяина, мы предположительно считаем резервуарными хозяевами.

Схема развития *C. aduncum* следующая:



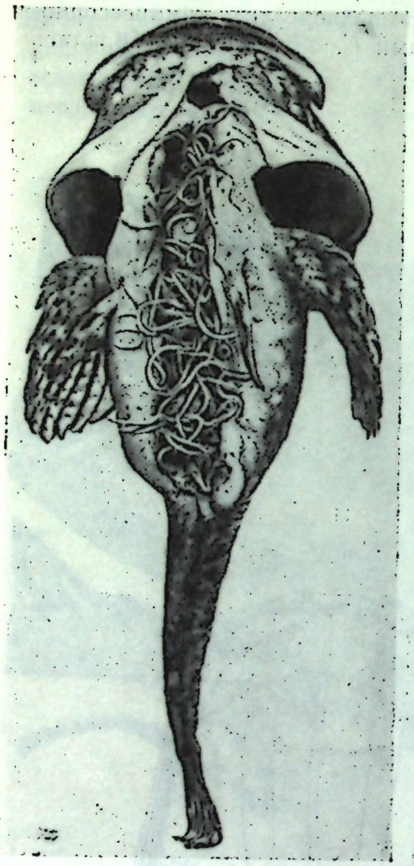
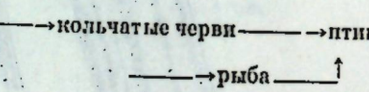


Рис. 7. Бычок, инвазированный личинками *Terranova decipiens*

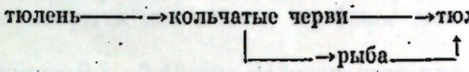
Contracaecum spiculigerum. В яйцах, помещенных в морскую и пресную воду, развиваются подвижные личинки в течение 7—12 дней, которые через 1—2 дня покидают скорлупу яиц и продолжительное время плавают в воде (до одного месяца). Здесь они совершают линьку, не сбрасывая чехлика. Опыты по установлению промежуточного хозяина не окончены.

Цикл развития *C. spiculigerum*, по нашему предположению, протекает аналогично предыдущему, т. е. с участием промежуточного хозяина (кольчатых червей); рыба, отмеченная некоторыми авторами в качестве промежуточного хозяина, нами рассматривается как резервуарный хозяин.



Terranova decipiens. Яйца развиваются до стадии подвижной личинки в течение 11—16 дней. Сформированные личинки выходят в воду и в ней активно двигаются. Вскоре личинки концентрируются у песчинок, остатков яиц, расположенных на дне, прикрепляются к ним хвостовым концом чехлика и продолжают активное (колебательное) движение передней частью тела. Установленная нами концентрация личинок *T. decipiens* является, вероятно, своеобразной приманкой для промежуточного хозяина. Последним, по нашему предположению, должен быть, как и для предыдущих видов, какой-то представитель кольчатых червей. Рыба, особенно бычок, питающийся придонной фауной, часто инвазируется личинками *T. decipiens* (рис. 7). Изучив этих личинок, мы установили различие их только в размере. Это обстоятельство позволяет предположительно считать рыб резервуарными хозяевами и не согласиться с мнением исследователей, принимающих рыб за промежуточных или дополнительных хозяев *T. decipiens*.

Таким образом, мы высказываем предположение, что *T. decipiens* развивается по следующей схеме:



Исследования по биологии аскаридат нами продолжаются; изложенные выше наблюдения представляют собой предварительное сообщение.

ЛИТЕРАТУРА

Markowski S. 1937. Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contracaecum aduncum* (Rudolphi, 1801).— Bull. Acad. polon. sci., Cl. Math. et natur. ser. B(2), стр. 227—247.

Punt A. 1941. Recherches sur qielques nematodes parasites de poisson de la mer du Nord.— Mem. Museo historia natur. Belg., 98, стр. 1—110.

Wülker G. 1929. Der Wirtwechsel der parasitischen Nematoden von Meeresfischen.— Verhandl. Deutsch. zool Gesellsch., 33, стр. 35—44.

В. А. РОЙТМАН, В. И. ФРЕЗЕ

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *GANGESIA* (*CESTODA, PROTEOCEPHALATA*) ОТ РЫБ БАССЕЙНА АМУРА

В 1958—1960 гг. Гельминтологической лабораторией АН СССР была организована 314-я Союзная гельминтологическая экспедиция, которая обследовала гельминтофауну позвоночных бассейна Амура. Ихтиогельминтологические группы этой экспедиции работали в низовье Амура (от Хабаровска и ниже) и на одном из крупных притоков Амура — р. Зее. При вскрытии косатки-скрипуна *Pseudobagrus fulvidraco* (сем. *Bagridae*) и амурского сома — *Parasilurus asotus* (сем. *Siluridae*) экспедицией было собрано значительное количество экземпляров цестод, которые оказались представителями новых для науки видов. Ниже приводятся сведения, характеризующие эти своеобразные формы. Диагнозы описываемых видов составлены на основании изучения как тотальных препаратов, так и большого количества поперечных срезов цестод от рыб обоих названных видов. Все препараты хранятся в музее Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Gangesia polyonchis Roytman et Frese, nov. spec.
(Рис. 1—3)

Хозяин: амурский сом — *Parasilurus asotus*.
Локализация: кишечник.
Место обнаружения: низовье р. Амура, верхний и нижний плёсы р. Зеи.

В нашем распоряжении имелось 42 целых экземпляра и большое количество фрагментов этого вида цестод; паразиты встречались до 4 экз. в одной рыбе.

Описание. Небольшие цестоды, максимальная длина тела которых достигает 35 мм, а ширина 2,43 мм. Сколекс булавовидной формы, его длина 0,20—0,27 мм, ширина 0,27—0,34 мм. Он несет четыре крупные (0,10—0,16 × 0,09—0,15 мм) круглые или слегка овальные присоски и мускулистый хоботок (0,07—0,14 × 0,15—0,26 мм). На хоботке экваториально располагается однорядная корона из 40—52 крючьев. Толщина мышечного валика присосок колеблется от 0,030 до 0,070 мм, а их овальная присасывательная полость имеет размеры 0,060—0,090 × 0,050—0,080 мм.

Крючья на хоботке состоят из отчетливо выраженного пластинчатого основания длиной 0,010—0,018 мм и шириной 0,007—0,010 мм и лезвия длиной 0,012—0,014 мм, направленного назад по ходу стробилы и составляющего с базальной пластинкой тупой угол. Поверхность сколекса и присосок (за исключением хоботка) покрыта многочисленными шипиками длиной 0,003—0.004 мм. Особенно отчетливо они выражены над верхним

краем присасывательной полости присосок, где они крупнее и располагаются в четыре — шесть правильных продольных рядов.

Стробила также покрыта шипиками, но более мелкими, чем на сколексе.

Шейка имеет длину 0,5—2,45 мм. Непосредственно за сколексом она узкая (0,23—0,38 мм), затем постепенно расширяется, достигая 0,35—0,70 мм.

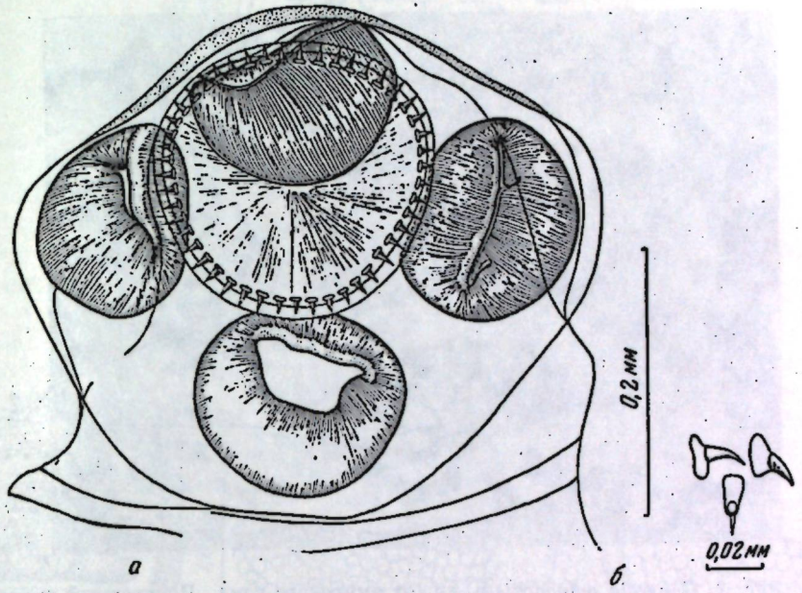


Рис. 1. *Gangesia polyonchis* n. sp. от амурского сома
а — сколекс; *б* — крючья хоботка

Размеры первых члеников 0,04—0,07 × 0,66—0,88 мм, т. е. их ширина превосходит длину в 10—12 раз. Длина гермафродитных проглоттид 0,24—0,29 мм, ширина 1,00—1,61 мм, отношение первой ко второй 1 : 4—6. Ширина зрелых члеников, достигающая максимально 0,24 мм, может быть больше, равной или меньше их длины.

Кутикула тонкая — 0,004—0,006 мм, слой субкутикулы рыхлый, относительно глубокий и достигает толщины 0,070 мм.

На поперечных срезах видно, что слой продольной мускулатуры близ латеральных краев членика прерывается. Через свободную безмышечную зону некоторая часть желточных фолликулов может выходить в кортикальную паренхиму.

Экскреторная система представлена дорсальной и вентральной парами сосудов. Спинные сосуды более толстостенные, на поперечных срезах они овальной формы и имеют размер 0,018—0,023 × 0,015—0,018 мм. Просвет этих сосудов приблизительно 0,013 мм в поперечнике. Брюшные сосуды более широкие, чем спинные, 0,021—0,039 × 0,018—0,026 мм.

Семенники располагаются одним слоем в центральной части членика, занимая пространство между его передним краем, передней границей яичника и латеральными желточными тяжами. Число семенников варьирует от 96 до 166, обычно 140—150. Они овальной формы, их размеры 0,014—0,017 × 0,045—0,056 мм. В гермафродитных проглоттидах до появления маточного ствола семенники лежат одним полем, не прерываясь

в медианной части членика. Иная картина наблюдается в зрелых проглоттидах, где матка оттесняет семенники к краям членика.

Vas deferens образует в поральной половине членика немногочисленные извилины, переплетенные в форме небольшого рыхлого клубка. Ширина этого протока колеблется от 0,026 до 0,068 мм. Ductus ejaculatorius

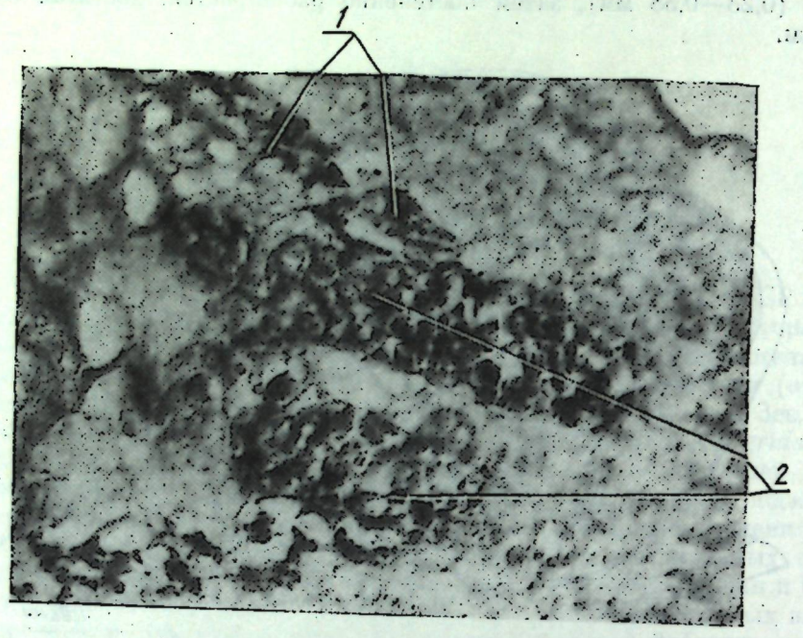


Рис. 2. *Gangesia polyonchis* n. sp. от амурского сома. Поперечный срез половозрелого членика (микрофото)

1 — слой продольной мускулатуры; *2* — латеральный желточный тяж

состоит из двух хорошо различимых частей. Дистальная его часть прямая, диаметром 0,080 мм, и окружена толстым слоем простатических клеток. Проксимальная — значительно тоньше, 0,030—0,050 мм, и образует близ внутреннего конца бурсы цирруса несколько извилин, а иногда — клубковидное сплетение. Следует отметить, что при полностью эвагинированном циррусе семяизвергательный канал прямой на всем протяжении бурсы.

Циррус очень длинный, до 1,5 мм, конический. Его базальная часть имеет в поперечнике около 0,120 мм, в то время как дистальный конец заметно сужен, достигая ширины 0,030—0,040 мм. По всей своей поверхности циррус орнаментирован многочисленными мелкими, одинакового размера (0,002 мм) шипиками.

Бурса цирруса овальная, ее длина 0,25—0,60 мм (в среднем 0,39 мм), ширина 0,07—0,22 мм. Размеры этого органа сильно зависят от степени эвагинации цирруса. Отношение длины бурсы к ширине членика колеблется в значительных пределах: 1 : 2,5—5 (в среднем 1 : 3,4).

Яичник состоит из двух овальных лопастей размерами 0,15—0,27 × 0,35—0,45 мм, соединенных между собой узким мостиком. Длина последнего около 0,10 мм, ширина 0,05 мм. Фолликулы яичника неправильной округлой формы с диаметром 0,007—0,010 мм. Желточники представлены двумя латеральными тяжами, тянущимися от переднего до заднего края членика на расстоянии около 0,1 мм от его бокового края. Ширина тяжей 0,05—0,15 мм. Желточные фолликулы 0,008—0,010 мм в диаметре. В половозрелых проглоттидах они обычно концентрируются в крупные глыбки.

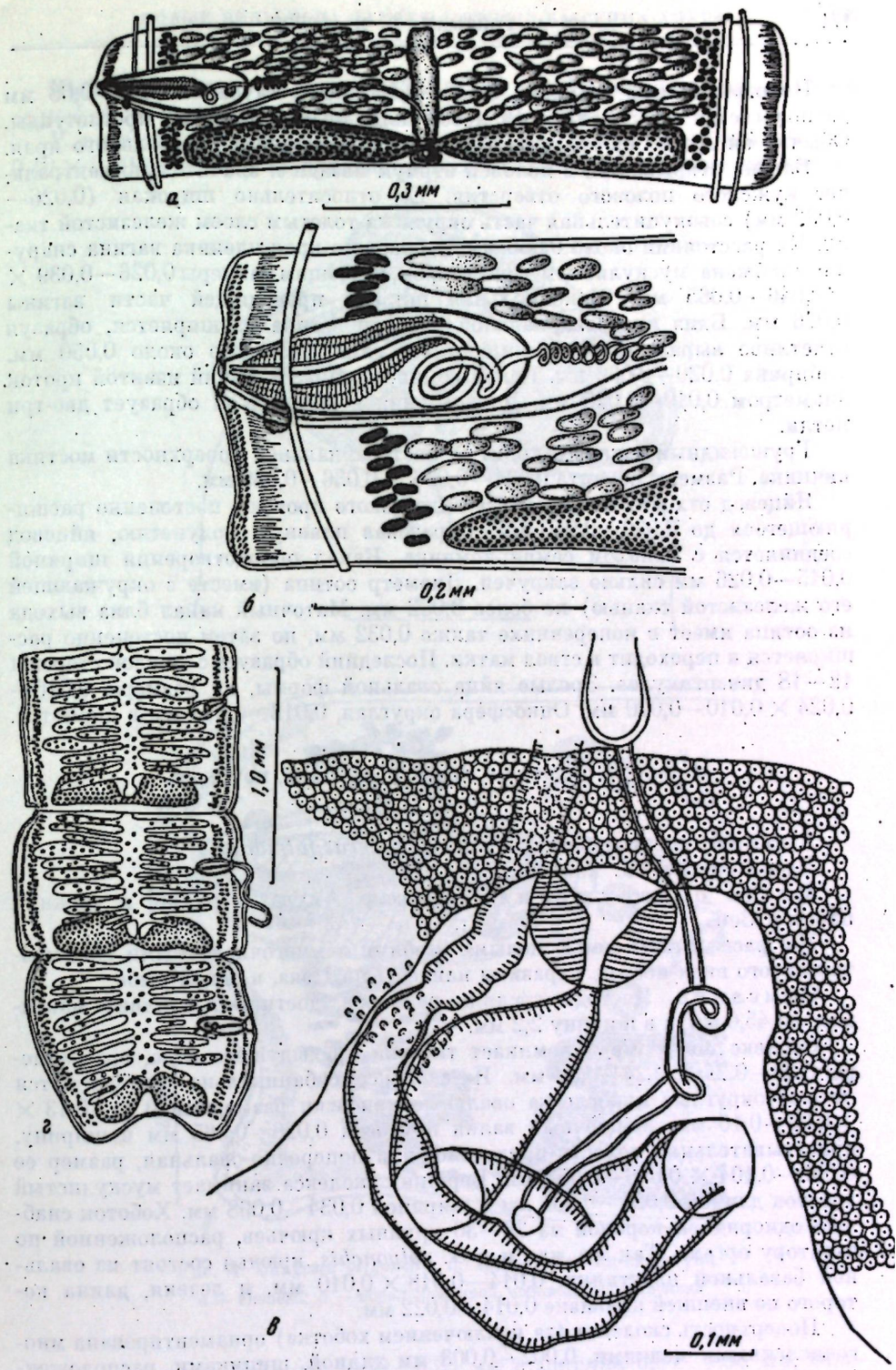


Рис. 3 *Gangesia polyonchis* n. sp. от амурского сома

а — общий вид половозрелого членика; *б* — поральный край половозрелого членика; *в* — органы интеровариальной полости; *г* — общий вид зрелых члеников

Половой атриум шириной 0,130—0,180 мм и глубиной 0,04—0,08 мм располагается маргинально на левой или правой стороне проглоттиды. Обычно он лежит на границе первой и второй третей латерального края.

Вагина открывается в половой атриум позади и значительно вентральнее мужского полового отверстия. Ее относительно широкая (0,026—0,032 мм) совокупительная часть окружена толстым слоем железистой ткани. На расстоянии около 0,065 мм от бокового края членика вагина снаружи снабжена мускулистым сфинктером, имеющим размеры 0,026—0,039 × ×0,046—0,065 мм. Максимальная ширина проводящей части вагины 0,026 мм. Близ интероварнальной полости вагина расширяется, образуя отчетливо выраженный семяприемник, длина которого около 0,050 мм, а ширина 0,020—0,030 мм. Канал семяприемника — узкий извитой проток диаметром 0,010—0,015 мм. До впадения в яйцевод он образует две-три петли.

Грушевидный оокапт отходит от постоварнальной поверхности мостика яичника. Размеры оокапта 0,031—0,036 × 0,036—0,039 мм.

Яйцевод отходит от оокапта в виде узкого протока, постепенно расширяющегося до 0,039—0,040 мм. Образовав плавную полупетлю, яйцевод соединяется с каналом семяприемника. Канал оплодотворения шириной 0,015—0,026 мм сильно закручен. Диаметр оотипа (вместе с окружающей его железистой тканью) не более 0,032 мм. Маточный канал близ выхода из оотипа имеет в поперечнике также 0,032 мм, но затем постепенно расширяется и переходит в ствол матки. Последний образует с каждой стороны 12—18 дивертикулов. Зрелые яйца овальной формы, их размеры 0,016—0,024 × 0,010—0,020 мм. Онкосфера округлая, 0,012—0,014 мм в диаметре.

Gangesia oligonchis Roytman et Frese, nov. spec.

(Рис. 4)

Хозяин: косатка-скрипун — *Pseudobagrus fulvidraco*.

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: низовье р. Амура, верхний и нижний плёсы р. Зеи.

Мы располагаем семью целыми особями и многочисленными фрагментами этого вида цестод, паразиты найдены по 1 экз. в одной рыбе.

Описание. Цестоды средних размеров, достигают в длину максимально 45,0 мм, а в ширину 2,2 мм.

Сколекс по форме напоминает таковой предыдущего вида, его размеры 0,20—0,24 × 0,24—0,30 мм. На сколексе субапикально располагаются четыре округлые или слегка овальные присоски размерами 0,10—0,13 × ×0,05—0,10 мм. Мышечный валик присосок 0,026—0,065 мм в ширину, присасывательная полость продольно- или поперечно-овальная, размер ее 0,052—0,104 × 0,036—0,052 мм. Вершину сколекса занимает мускулистый хоботок длиной 0,026—0,034 мм и шириной 0,034—0,068 мм. Хоботок снабжен однорядной короной из 26—30 крупных крючьев, расположенной по экватору органа. Так же, как и у *G. polyonchis*, крючья состоят из овальной базальной пластинки, 0,014—0,018 × 0,010 мм, и лезвия, длина которого по внешней кривизне 0,014—0,022 мм.

Поверхность сколекса (за исключением хоботка) орнаментирована многочисленными мелкими, 0,002—0,003 мм длиной, шипиками, расположенными правильными рядами. Особенно отчетливо это заметно над верхней границей присасывательной полости присосок, где шипики имеют более крупные размеры и располагаются в пять-шесть правильных продольных рядов. Кутикула стробилы также покрыта шипиками, причем они еще мельче, чем на сколексе (около 0,001 мм).

Шейка короткая, ее длина 0,157—0,160 мм. Расширяясь, она в своей задней части достигает в поперечнике 0,33—0,36 мм.

У первых отчетливо различимых члеников, размеры которых 0,05—0,10 × 0,70—0,88 мм, ширина проглоттид в 7—13 раз больше их длины.

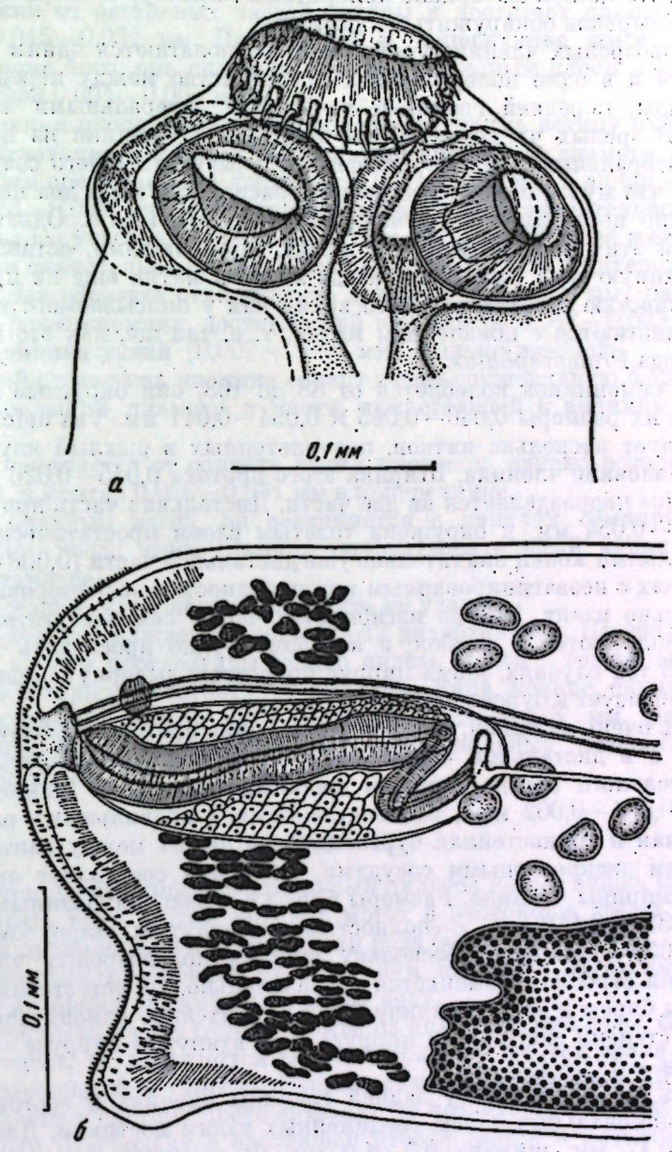


Рис. 4. *Gangesia oligonchis* n. sp. от косатки-скрипуна
а — сколекс; *б* — поральный край половозрелого членика

Длина последних члеников 0,20—0,23 мм и ширина 0,64—0,88 мм, отношение первой ко второй равно 1 : 2—4.

Кутикула относительно толстая — 0,010—0,016 мм. Слой субкутикулы также довольно мощный, его толщина 0,026—0,034 мм. Он состоит из крупных, рыхло расположенных субкутикулярных клеток.

Строение продольной мускулатуры и топография латеральных желточных тяжей по отношению к ней сходны с таковыми у *G. polyonchis*.

Экскреторная система представлена двумя парами сосудов, из которых дорсальные более толстостенные и несколько меньшего диаметра, чем вентральные. На нашем материале поперечных комиссур и вторичных экскреторных пузырьков обнаружить не удалось.

В половозрелых члениках семенники располагаются одним неправильным слоем и в одно поле, занимая пространство между передним краем проглоттиды, передней границей яичника и латеральными желточными тяжами. В зрелых члениках матка оттесняет семенники из центральной зоны к латеральным краям проглоттиды, в результате чего создается впечатление, что мужские половые железы располагаются в два поля, как это свойственно цестодам рода *Ophiotaenia* и *Acanthotaenia*. Однако у представителей этих родов семенники лежат двумя полями, оставляя свободной медианную зону уже тогда, когда зачаток матки еще не преформирован и полностью отсутствует, в то время как у описываемого вида семенники раздвигаются с появлением матки, т. е. так же, как это происходит у видов рода *Proteocephalus*.

Число семенников колеблется от 88 до 103, они округлые или слегка овальные, их размеры 0,046—0,065 × 0,034—0,041 мм. Vas deferens короткий, образует несколько витков, переплетенных в рыхлый клубок на поральной половине членика. Ширина этого протока 0,015—0,026 мм. Ductus ejaculatorius подразделяется на две части. Дистальная часть прямая, шириной 0,026—0,054 мм, и окружена толстым слоем простатических клеток. Проксимальный конец значительно уже дистальной части (0,008—0,021 мм) и в члениках с невагинированным или неполностью эвагинированным циррусом сильно извит. Иногда изгибы этой части семявыносящего канала переплетаются в клубок, в котором трудно проследить ход самого протока. В тех случаях, когда циррус полностью вывернут, ductus ejaculatorius не образует в бурсе извивов.

Циррус очень длинный, до 0,656 мм, ширина его близ основания 0,060—0,080 мм, а в дистальной части 0,030—0,040 мм. Поверхность мужского совокупительного органа покрыта мелкими шипиками (длиной приблизительно 0,001—0,002 мм), располагающимися правильными рядами.

Овальная и тонкостенная бурса цирруса лежит между вентральным и дорсальным экскреторными сосудами. Ее длина составляет около одной четверти ширины членика. Размеры бурсы с невагинированным циррусом 0,222—0,232 × 0,111 мм, с полностью вывернутым циррусом — 0,150—0,162 × 0,050—0,060 мм. Поскольку ширина половозрелых члеников на протяжении стробилы изменяется незначительно, то, естественно, отношение длины бурсы к этой величине будет значительно изменяться в зависимости от степени эвагинации цирруса, при втянутом циррусе — 1 : 3, при вытянутом — 1 : 5—6.

Яичник располагается у задней границы членика и состоит из двух неправильно овальных долей, соединенных узким мостиком. Длина яичника 0,08—0,12 мм, ширина 0,5—1,0 мм. Фолликулы яичника округлые, диаметром около 0,005—0,010 мм.

Желточники представлены двумя латеральными тяжами, проходящими на расстоянии 0,09—0,15 мм от бокового края членика вдоль всей его длины. Ширина желточных тяжей 0,10—0,22 мм, а диаметр составляющих их фолликулов 0,008—0,010 мм. Выше уже отмечалось, что некоторая часть желточных пузырьков может располагаться в кортикальной паренхиме.

Неглубокий половой атриум располагается маргинально на правом или левом краю члеников, при этом какой-либо закономерности в чередовании положения половой поры у изучаемых цестод не наблюдалось. Атриум делит край членика примерно в отношении 1 : 2. Диаметр его около 0,03 мм.

Отверстие вагины открывается впереди или позади бурсы цирруса и несколько вентральнее ее. Совокупительная часть отчетливо обособлена морфологически от остальных частей вагины и достигает длины 0,13 мм и ширины 0,015—0,031 мм. Просвет ее в поперечнике имеет 0,008—0,010 мм. Кроме того, она снаружи окружена мощным слоем железистой ткани толщиной 0,004—0,005 мм.

На расстоянии около 0,025 мм от полового атриума вагину охватывает слабый, но отчетливо заметный шаровидный сфинктер, диаметр которого (на поперечном срезе вагины) достигает 0,031—0,039 мм, а длина (по ходу вагины) 0,026—0,032 мм. Проводящая часть вагины значительно уже ее совокупительного участка — 0,008—0,010 мм. Окружающий ее железистый слой выражен значительно слабее. Близ перехода вагины в интервариальную полость она образует относительно длинную (до 0,040 мм) расширенную часть — семяприемник, достигающий в диаметре 0,017—0,023 мм. Канал семяприемника узкий (0,007—0,010 мм), сильно извитой.

Отходящий от мостика яичника оокапт имеет грушевидную форму, причем его наибольший диаметр в части, прилегающей к яичнику, 0,020—0,026 мм.

Яйцевод начинается от оокапта узким протоком, однако вскоре сильно расширяется, достигая 0,026—0,031 мм в поперечнике.

Образуя плавный изгиб, он соединяется с каналом семяприемника. Начинающийся после этого слияния оплодотворительный канал 0,015—0,018 мм в диаметре.

Фотип на нашем материале обнаружить не удалось.

Матка образует с каждой стороны 8—12 дивертикулов. На вентральной поверхности зрелой проглоттиды можно видеть шесть — восемь маточных пор, диаметр которых достигает 0,10—0,12 мм. Яйца, мелкие, округлые или слегка овальные, размером 0,027—0,031 × 0,025—0,028 мм. Онкосфера округлая, диаметр ее 0,014—0,017 мм. Эмбриональные крючья 0,007—0,009 мм длиной.

ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем давать дифференциальный диагноз новых видов, мы постараемся очертить круг цестод, которые могут в настоящее время рассматриваться как правомочные представители рода *Gangesia*.

Из гельминтологической литературы нам известны 11 видов цестод, различными авторами отнесенных к этому роду.

Принадлежность к роду *Gangesia* пяти из них (*G. bengalensis, G. lucknowia, G. macrones, G. parasiluri* и *G. pseudobagrae*) не встречала принципиальных возражений со стороны большинства исследователей. Положение остальных шести в системе протеоцефалят до последнего времени остается дискуссионным. Поскольку в настоящей работе дается и дифференциальный диагноз описываемых новых видов, и определительная таблица рода, мы считаем необходимым резюмировать сведения о родовой принадлежности (и видовой самостоятельности) всех видов цестод, относимых когда-либо к роду *Gangesia*.

1. *G. osculata* (Goeze, 1782) введена в состав разбираемого рода Мегиттом (Meggitt, 1927). Этот перевод нашел поддержку в работах Вермы (Verma, 1928), Уордлея и Мэклауда (Wardle, McLeod, 1952), Ямагути (Yamaguti, 1959) и ряда других авторов. Однако по своему строению данный вид резко отличается от остальных представителей рода. Так, отсутствует истинный хоботок, вооруженный крючьями, на вершине сколекса

имеется обычная апикальная присоска, покрытая густой сетью мельчайших шипиков. При изучении обильной коллекции протоцефалят, собранной экспедициями Гельминтологической лаборатории АН СССР, мы убедились, что шипики на сколексе (апикальной присоске, в частности) встречаются у многих представителей рода *Proteocephalus*. Внутреннее строение *G. osculata* также полностью соответствует диагнозу последнего рода, поэтому следует согласиться с широко распространенным мнением (Дубинина, 1952, 1962 и др.) о принадлежности этого вида к роду *Proteocephalus*.

2. Вид *G. pseudobagri* Verma, 1928, паразитирующий у сомовых рыб Индии, чрезвычайно своеобразен и отличается от остальных представителей рода *Gangesia* рядом морфологических особенностей (формой крючьев на сколексе, расположением семенников в два отчетливо разделенных поля, почти полным отсутствием слоя продольной мускулатуры, поперечным положением яичника в задней трети членика и др.)[1].

Этому гельминту свойственна интересная способность развиваться в личинкоиду (с отчетливо обособленным сколексом, шейкой и пузырем) уже в материнском членике, еще до выделения дефинитивного хозяина, что не отмечено до сих пор у других протеоцефалидных цестод. Последнее указание (Verma, 1923), как нам кажется, нуждается в детальной проверке, однако даже отмеченных выше морфологических отличий вполне достаточно, чтобы согласиться с Нибелиным (Nybelin, 1942), выделившим эту форму в самостоятельный род *Vermaia*.

3. Только что следует указать и *G. malapteruri* (Baltsch, 1888), паразитирующей у различных сомов Египта. Описанный Монтикелли (1927) из рода *Gangesia* этот вид был признан правомочным в данном роде Вермой (1928), Фурманом (Fuhrmann, 1933) и др. Учитывая своеобразие в строении апикального органа, занимающего промежуточное положение между хоботком гангесий и апикальной присоской, обычной для рода *Proteocephalus*, слабую дифференцировку щелевидного аппарата, присутствие небольших рудиментарных крючьев, наличие внутреннего семенного пузыря, разделение поля семенников на две латеральные отдельности, следует принять предложение Нибелина (1942) о выделении этого вида в самостоятельный род *Baeotaenia*.

Это предложение было поддержано в 1950 г. Ямагути.

4. К роду *Gangesia* многими авторами (Дубинина, 1952; Кулаковская, 1957; Шульман, 1953 и др.) причислялся также и вид *G. siluri* (Batsch, 1788). Эта форма отличается от типичных гангесий строением слабо дифференцированного апикального органа, напоминающего таковой у *Baeotaenia*. Однако для признания отличий этот вид от *B. malapteruri* (кроме отсутствия наружного семенного пузыря, единое среднее поле семенников и т. д. В данном случае как также является более правильным принять точку зрения Нибелина (1942) о родовой самостоятельности этого вида, что впервые этим автором обосновано отдельный род *Silurotaenia*. Выделение *S. siluri* в отдельный род позже было поддержано Ямагути (1953), Дубининой (1962) и рядом других авторов.

5. Вид *G. indica* Southwell, 1924, как это было доказано Вермой (1928), является сборным, описание его суммирует признаки двух видов — *G. longicollis* (Southwell, 1913) и *G. agraensis* Verma, 1928. Совершенно справедливо на основании Вермой (1928) в число синонимов *G. longicollis* и *G. indica* синонимы *G. agraensis*, причем в обоих случаях in part.

6. Последний вид, *G. agraensis* Verma, 1928) упоминается рядом авторов (Southwell, 1931; Dubinina, 1953) как синоним *G. longicollis*, однако с этим согласиться принципиально нельзя. Корона крючьев на сколексе у *G. agraensis* отличается от *G. longicollis* двумя рядами крючьев), количество

крючьев намного меньше, количество дивертикулов матки (20—30 против 10—19 у *G. bengalensis*) в два раза больше, семенников в два раза меньше (64—100 против более чем 200) и т. д. Работы Соутвелла и Ямагути имеют компилятивный характер, своего материала по данным двум видам эти авторы не имели, и выводы их явно недостаточно обоснованы. Учитывая все это, нам кажется, что следует восстановить самостоятельность вида *G. agraensis* Verma, 1928.

Таким образом, при обсуждении самостоятельности описываемых нами видов, мы дифференцируем их от шести, на наш взгляд, правомочных представителей рода *Gangesia*, отличительные черты которых приводятся в дифференциальном диагнозе и определительной таблице.

Описываемый нами вид *G. oligonchis* ближе всего стоит к *G. agraensis*, с которой его объединяет примерно одинаковое количество крючьев на хоботке, близкое число семенников, пропорции бурсы и другие признаки.

Отличительными чертами нового вида в данном случае является количество дивертикулов матки (8—12 в отличие от 20—30 у *G. agraensis*), почти в два раза меньший размер семенников (0,04—0,06 × 0,03—0,04 мм против 0,100 мм у *G. agraensis*). Оба эти признака проверены нами на имеющемся у нас материале, достаточно постоянны и могут служить видовыми критериями для цестод данного рода.

От *G. pseudobagrae* наш вид отличается меньшим количеством крючьев, меньшими их размерами, длинной бурсой.

От описанной Ямагути (1934) *G. parasiluri* новый вид отличается меньшим количеством крючьев и дивертикулов матки.

Другой описываемый нами вид, *G. polyonchis*, в отличие от *G. agraensis*, имеет значительно большее число крючьев на хоботке и меньшее количество дивертикулов матки. По тем же признакам он не может быть сведен в синоним *G. parasiluri* — наиболее близкому к нему виду.

Сопоставление морфологии *G. pseudobagri* и *G. polyonchis* показывает, что эти виды не могут быть идентифицированы, поскольку первый от второго отличается меньшим количеством крючьев в короне хоботка (26—30 против 40—52) и семенников (88—103 против 96—166).

Следует отметить, что имеются две своеобразные черты, характерные для обоих новых видов и отличающие их от всех ранее описанных гангезий. Это прежде всего особенность строения слоя продольных мышц, которые оставляют свободной от мускулатуры латеральную зону близ бокового края членика. С этим связан факт перемещения некоторой части желточных фолликулов через эту безмышечную зону в кортикальную паренхиму. Правда, этот процесс не столь ярко выражен, как у цестод рода *Zygobothrium, Ephedrocephalus* и некоторых других (где желточники полностью выходят в кортекс), так как значительная часть желточников остается внутри слоя продольных мышц.

В литературе (Verma, 1928; Singh, 1948), с одной стороны, имеются совершенно определенные указания о медуллярном положении желточников у *G. agraensis* и *G. lucknowia*. Для остальных видов этого рода нет никаких сведений о расположении желточника относительно мышечного влагалища[1]. Напротив, в «Определителе паразитов пресноводных рыб» диагноз рода *Gangesia*, данный Дубининой, включает в себя следующее положение: «Желточные фолликулы находятся в кортикальной паренхиме, располагаясь по бокам членика снаружи от продольных выделительных сосудов» (стр. 431). Отсюда ясно, что этот принципиально важный признак требует в дальнейшем детальной гистологической проверки. В частности,

[1] В нашем распоряжении нет первоописания *G. pseudobagrae*, которое в настоящее время находится в печати, опубликован лишь краткий диагноз этого вида в работе М. Н. Дубининой, 1962.

нуждаются в подтверждении данные Вермы и Сингха о медуллярном положении желточных желез. Тем более что из приведенных этими авторами описаний не ясно, изучались ли срезы исследованных ими цестод или же выводы делались по тотальным препаратам.

Вторая отличительная черта, характерная для *G. oligonchis* и *G. polyonchis*,— густая сеть шипиков на циррусе. В литературе нами не найдено описаний гангезий с вооруженным циррусом, однако, учитывая мелкий размер этих шипиков, можно допустить, что они не были обнаружены предыдущими исследователями. Эта особенность также нуждается в дальнейшей проверке у ранее описанных видов гангезий. Если она подтвердится, это будет определенным доказательством таксономической обособленности рода *Gangesia*.

В том случае, если феномен выхода желточников в кортекс и вооружение цирруса при проверке будут обнаружены у ранее описанных видов гангезий, диагноз рода должен быть уточнен, а описанные нами виды будут правомочно помещены в этот род. В настоящее же время, учитывая указанные принципиальные отличия, мы помещаем *G. oligonchis* и *G. polyonchis* в род *Gangesia* с известной долей условности.

Имеется еще ряд особенностей, которые отмечены нами впервые для данного рода (форма оокапта, расположение протоков в интероварнальной полости, наличие сфинктера вагины и т. д.), однако мы не будем на них специально останавливаться, так как считаем их общими, характерными для рода чертами, ранее просто упущенными из-за недостаточно детального изучения объектов.

В дальнейшем при изучении цестод рода *Gangesia* эти органы, безусловно, должны быть изучены. При проверке на нашем материале выяснилось, что они не смогли быть использованы как видовые критерии, однако значение их как таксономических критериев родового ранга и выше несомненно, очевидна также и польза такого изучения для последующих филогенетических построений.

Определительная таблица видов рода *GANGESIA*

1. Крючья на хоботке сколекса располагаются двумя рядами . . . 3
2. Крючья на хоботке сколекса располагаются одним рядом . . . 5
3. Семенников 200 и более, матка образует с каждой стороны 10—15 дивертикулов . . . . . *G. bengalensis* (Southwell, 1913)
4. Семенников 130—135, с каждой стороны матки 15—17 дивертикулов . . . . . *G. lucknowia* (Singh, 1948)
5. Корона хоботка состоит из правильно чередующихся крючьев двух различных размеров, из которых более крупные в два раза больше мелких . . . . . *G. macrones* Woodland, 1924
6. Все крючья в короне хоботка одинакового размера 7
7. Бурса цирруса короткая; лишь слегка заходит за линию поральных экскреторных сосудов . . . *G. pseudobagrae* Chen Jen-hsin, 1962
8. Длина бурсы цирруса составляет $^1/_3$—$^1/_6$ ширины членика . . . 9
9. В короне хоботка менее 32 крючьев 11
10. В короне хоботка более 32 крючьев 13
11. Матка образует с каждой стороны 8—12 дивертикулов . . . . . *G. oligonchis* n. sp.
12. Матка образует с каждой стороны 20—30 дивертикулов . . . . . *G. agraensis* Verma, 1928
13. Крючьев в короне хоботка менее 40, матка образует с каждой стороны 20 дивертикулов и более . . . . *G. parasiluri* Yamaguti, 1934
14. Крючьев в короне сколекса более 40, количество дивертикулов с каждой стороны матки меньше чем 20 . . . . . *G. polyonchis* n. sp.

ЛИТЕРАТУРА

Дубинина М. Н. 1952. Некоторые замечания по системе ленточных червей семейства *Proteocephalidae* La Rue и по их распространению в СССР.— Паразитол. сб. ЗИН, т. XIV. М., Изд-во АН СССР, стр. 281—299.

Дубинина М. Н. 1962. Класс Ленточные черви Cestoidea Rud., 1808. В кн.: «Определитель паразитов пресноводных рыб СССР», под ред Б. Е. Быховского. М., Изд-во АН СССР, стр. 384—438.

Кулаковская О. П. 1957. Особенности распространения паразитов рыб в реках УССР. Материалы совещания по зоогеографии суши. Изд. Львовск. гос. ун-та им. Франко, стр. 99—102.

Шульман С. С. 1958. Зоогеографический анализ паразитов пресноводных рыб Советского Союза. Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ, стр. 184—187.

Fuhrmann O. 1933. Cestoidea. Kukenthals Handbuch der Zoologie, herausg. T. Krumbach, стр. 204—243.

Meggitt F. J. 1927. Remarks on the Cestode families *Monticellidae* and *Ichthyotaeniidae*.— Ann. Trop. Med. and Parasitol., 21, стр. 69—87.

Nybelin O. 1942. Zur Helminthenfauna der Süsswasserfische Schwedens. II. Die Cestoden des Welses. Göteborgs Kgl. Vet.-och. vitterhets-samhäl. handl., ser. B, 1 (14), стр. 2—24.

Singh K. S. 1948. On a new cestode, *Gangesia lucknowia* (*Proteocephalidae*) from a revised key to the species of the genus.— Indian J. Helminthol., стр. 41—46.

Southwell T. 1930. The fauna of British India. Cestoda, v. 1, стр. 1—391.

Verma S. C. 1928. Some cestodes from Indian fishes includings four new species of *Tetraphyllidea* and revised keys to the genera *Acanthobothrium* and *Gangesia*.— Allahabad Univ. Stud., 4, стр. 119—176.

Wardle R. A., McLeod J. A. 1952. The zoology of tapeworms. Minnesota press.

Yamaguti S. 1934. Studies of the helminth fauna of Japan, pt. 4. Cestodes of fishes.— Japan J. Zool., 6, стр. 1—112.

Yamaguti S. 1959. Sistema helminthum, v. II. The cestodes of vertebrates. Interscience publishers. N. Y.— London.

К. М. РЫЖИКОВ, В. А. ЛЕОНОВ, А. К. ЦИМБАЛЮК

НОВЫЙ ГЕЛЬМИНТ ГУСИНЫХ ПТИЦ — *AUSTRALAPATEMON SKRJABINI* SP. NOV. *(TREMATODA: STRIGEIDAE)*

Род *Australapatemon* обоснован В. Е. Судариковым (1959) для вида *A. intermedius* (Johnston, 1904), который описан по материалу от лебедей из Австралии.

Описанный вначале под именем *Hemistomum intermedium*, этот вид затем разными авторами причислялся к другим родам [*Proalaria intermedia* (Johnston, 1904) La Rue, 1926; *Diplostomum intermedia* (Johnston, 1904) Hughes, 1929; *Apotemon intermedius* (Johnston, 1904) Dubois, 1937]. Менялось его положение и в систематических единицах более высокого ранга: долгое время он числился в семействе *Diplostomatidae*; Дюбуа (Dubois, 1937) перевел его в семейство *Strigeidae*. В состав этого семейства включил его и Сударико в (1959), обосновав для него новый род.

В настоящее время представители рода *Australapatemon* найдены у гусиных птиц на территории Советского Союза. Они обнаружены в материалах 317-й Союзной (Камчатской) гельминтологической экспедиции. Первое сообщение об этой находке имеется в работе В. А. Леонова, О. И. Белогурова, А. К. Цимбалюка, З. Н. Синичкина, Н. В. Шагвалеевой и С. К. Бондаренко (1961).

Более подробные данные о результатах разработки указанного материала сообщают несколько позже В. А. Леонов, К. М. Рыжиков, А. К. Цимбалюк и О. И. Белогуров (1963).

В работе этих авторов указывается на обнаружение в сборах Камчатской экспедиции двух видов рода *Australapatemon: A. intermedius* (у гуся-гуменника) и *A.* sp. (у утиных и нырковых птиц). Экземпляры, отнесенные к *A.* sp., не были детально изучены, однако авторы четко отличали их от вида *A. intermedius*.

Нами проведено дальнейшее изучение указанных трематод. При этом для экземпляров, упомянутых ранее как *Australapatemon* sp., мы обосновываем новый вид, который называем *A. skrjabini* sp. nov. в честь нашего учителя академика К. И. Скрябина.

Описанию этого вида, а также переописанию по оригинальному материалу вида *A. intermedius* и посвящается настоящая работа.

Тип и паратипы нового вида хранятся в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Australapatemon skrjabini Ryjikov, Leonov et Zimbaluk, sp. nov.

(Рис. 1 и 2)

Хозяева и частота встречаемости: кряква — *Anas platyrhynchos* (у 2 из 53; 38 и 50 экз.), шилохвость — *A. acuta* (у 6 из 102; 4—40 экз.), чирок-свистунок — *A. crecca* (у 4 из 128; 2—66 экз.), свиязь —

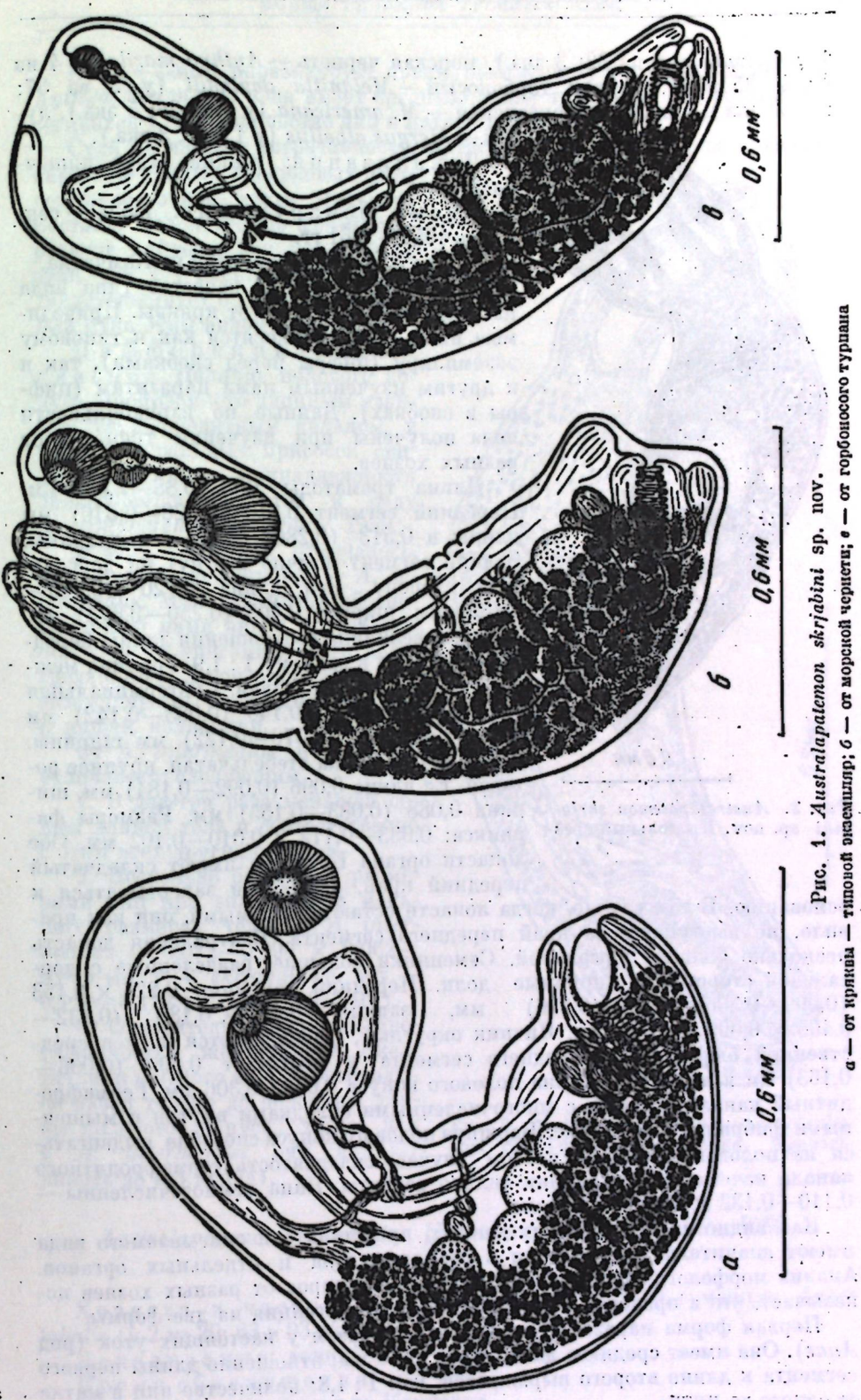


Рис. 1. *Australapatemon skrjabini* sp. nov.
а — от кряквы — типовой экземпляр; б — от морской чирки; в — от горбоносого турпана

A. penelope (у 1 из 32; 3 экз.), морская чернеть — *Aythya marila* (у 4 из 98; 4—35 экз.), турпан горбоносый — *Melanitta deglandi* (у 2 из 37; 1 и 62 экз.), синьга тихоокеанская — *M. americana* (у 1 из 26; 5 экз.), луток — *Mergus albellus* (у 1 из 7; 3 экз.).

Локализация: тонкий отдел кишечника.

Время обнаружения: июль — сентябрь 1959—1961 гг.

Место обнаружения: Камчатка.

Морфология. В качестве типа вида нами избран экземпляр от кряквы. Приводимые ниже цифры относятся как к типовому экземпляру (цифры перед скобками), так и к другим изученным нами паразитам (цифры в скобках). Данные по вариабильности вида получены при изучении трематод от разных хозяев.

Рис. 2. *Australapatemon skrjabini* sp. nov. Продольный срез

Длина трематоды 1,33 (0,88—2,54) мм. Передний сегмент 0,610 (0,320—0,816) мм длины и 0,513 (0,280—0,632) мм ширины. Задний сегмент обычно изогнут на дорсальную сторону. Его длина 0,720 (0,560—1,730) мм, ширина 0,405 (0,250—0,673) мм. Средняя величина соотношения длины переднего сегмента к заднему 1 : 1,9. Граница между сегментами отчетливая. Субтерминальная ротовая присоска 0,140 (0,083—0,142) мм длины и 0,121 (0,070—0,122) мм ширины. Брюшная присоска стебельчатая, крупнее ротовой. Ее длина 0,096 (0,092—0,184) мм, ширина 0,088 (0,083—0,155) мм. Размеры фаринкса: 0,033—0,112 × 0,010—0,102 мм. Обе лопасти органа Брандеса имеют складчатый передний край, способный завертываться к основанию. В том случае, когда лопасти остаются прямыми, они как правило, не выступают за край переднего сегмента. Вентральная лопасть несколько больше дорсальной. Семенники большие, разделенные с дорсальной стороны на крупные доли. Передний семенник 0,225 × 0,153 (0,099—0,306 × 0,070—0,326) мм, задний 0,171 × 0,180 (0,132—0,408 × 0,099—0,367) мм. Яичник округлый, располагается в непосредственной близости от переднего сегмента и достигает 0,099 (0,066—0,163) мм в диаметре. Длина полового конуса 0,059—0,306 мм. Гермафродитный канал длинный, с многочисленными складками внутри и мышечными фибриллами в стенке. Вершина полового конуса способна выдвигаться из полового атриума: в этом случае складчатость гермафродитного канала исчезает. Желточники сильно развиты. Яйца немногочисленны — 0,110—0,132 × 0,050—0,073 мм.

Как видно из приведенных данных, представители описываемого вида имеют значительные вариации в размерах тела и отдельных органов. Анализ морфологических особенностей экземпляров от разных хозяев показывает, что в пределах вида намечается дивергенция на две формы.

Первая форма паразитирует главным образом у настоящих уток (род *Anas*). Она имеет среднюю длину тела 1,360 мм; отношение длины первого сегмента к длине второго выражается, как 1 : 1,8; количество яиц в матке от одного до пяти.

Вторая форма паразитирует преимущественно у нырковых птиц (роды *Aythya, Melanitta*). Она имеет среднюю длину тела 1,763 мм, соотношение сегментов 1 : 2 и количество яиц в матке от 10 до 20.

Судя по частоте встречаемости, представители нового вида — обычные паразиты утиных и нырковых птиц северо-восточной части Дальнего Востока. Половозрелые формы паразитов найдены как у взрослых птиц, так и у птенцов. Последнее свидетельствует о местном заражении птиц этим видом трематоды.

Дифференциальный диагноз. Наличие полового конуса, пронизанного длинным извитым гермафродитным каналом, и пары латеральных присосок свидетельствует о принадлежности описываемых трематод к роду *Australapatemon* Sudarikov, 1959.

В этом роде, как отмечалось, имеется только один вид — *A. intermedius*. Мы сравнивали обосновываемый нами вид с *A. intermedius* как по описанию этого вида, сделанному Джонсоном, так и с экземплярами вида, имеющимися в нашей коллекции.

От *A. intermedius* новый вид отличается следующим.

1. В два-три раза меньшей общей длиной тела и соответственно с этим всех других органов.

2. Несколько большими размерами яиц при значительно меньших размерах тела (у *A. intermedius* — 0,072—0,090 × 0,062—0,065 мм, у *A. skrjabini* sp. nov.— 0,110—0,132 × 0,050—0,073 мм).

3. Относительно большей протяженностью желточников (желточники у нового вида простираются назад только до половины длины полового конуса, тогда как у *A. intermedius* они доходят вплоть до его конца).

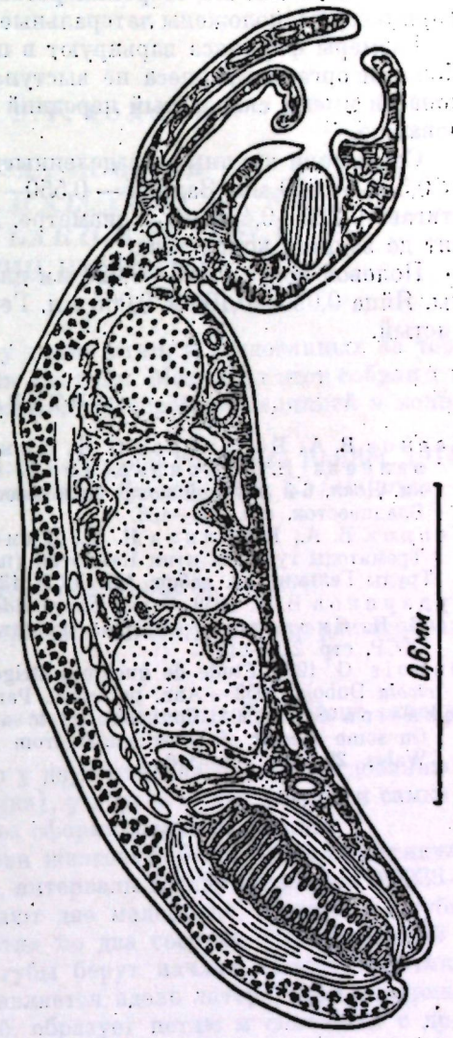


Рис. 3. *Australapatemon intermedius* (Johnston, 1904) от гуся-гуменника. Продольный срез

Australapatemon intermedius (Johnston, 1904) Sudarikov, 1959

(Рис. 3)

Хозяева и частота встречаемости: гусь-гуменник *Anser fabalis* (у 2 из 29; 63 и 93 экз.).

Локализация: тонкий отдел кишечника.

Время обнаружения: май 1960 г.

Место обнаружения: Камчатка.

Морфология (по оригинальному материалу). Длина тела 3,00—

4,490 мм. Передний сегмент 0,600—0,990 мм длины. Задний изогнут на дорсальную сторону. Его размеры 3,100—3,500 мм. Соотношение длины сегментов 1 : 3. Граница между сегментами отчетливая. Ротовая присоска 0,150—0,22 × 0,165 мм. Брюшная присоска крупнее ротовой — 0,300—0,330 × 0,280 мм. По сторонам ротовой присоски (на уровне пищевода и фаринкса) расположены латеральные присоски.

Размеры фаринкса варьируют в пределах 0,07—0,100 × 0,04—0,01 мм. Лопасти органа Брандеса не выступают за край головного сегмента. Обе лопасти имеют складчатый передний край, способный завертываться к основанию.

Семенники крупные, разделенные на доли. Передний — 0,500—0,600 × × 0,550—0,660 мм. Задний — 0,550—0,670 × 0,660—0,770 мм. Яичник достигает 0,220—0,400 мм в диаметре. Желточники сильно развиты и доходят до заднего конца тела.

Половой конус 0,440—0,660 мм длины и 0,220 мм максимальной ширины. Яйца 0,090—0,100 × 0,065 мм. Гермафродитный канал длинный, извилистый.

ЛИТЕРАТУРА

Леонов В. А., Белогуров О. И., Цимбалюк А. К., Синичкин З. Н., Шагвалеева Н. В., Бондаренко С. К. 1961. К фауне трематод птиц Камчатки. Докл. 6-й научной конф. Дальневост. гос. ун-та. Изд. Дальневост. гос. ун-та. Владивосток, стр. 134—136.

Леонов В. А., Рыжиков К. М., Цимбалюк А. К., Белогуров О. И. 1963. Трематоды гусиных птиц Камчатки (по материалам 317-й СГЭ 1959—1961 гг.).— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 13, стр. 196—207.

Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1916) Sudarikov, 1959. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. XIV. М., Изд-во АН СССР, стр. 219—618.

Dubois G. 1937. Étude de quelques strigeides d'Australie et note sur le genre *Fibricola* Dubois, 1932.— Ann. parasitol., Paris, 15, N 3, стр. 231—247.

Johnston S. J. 1904. Contributions to a knowledge of Australian entozoa, N III. On some species of holostomidae from Australia birds.— Proc. Linnean Soc. N. S. Wales, 29, стр. 108—116.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

К. М. РЫЖИКОВ, И. Г. ХОХЛОВА

ДВА НОВЫХ ВИДА НЕМАТОД (*SKRJABINOCLAVA HALCYONI* SP. NOV. И *CYRNEA JUBILARICA* SP. NOV.) ОТ ДИКИХ ПТИЦ ВЬЕТНАМА

Описываемые нематоды найдены у диких птиц, исследованных на территории Демократической Республики Вьетнам. Материал этот собран совместной советско-вьетнамской гельминтологической экспедицией в конце 1960 и начале 1961 годов.

Оба вида являются представителями подотряда *Spirurata* Railliet, 1914. *S. halcyoni* относится к семейству *Acuariidae* Seurat, 1913, *C. jubilarica* — к семейству *Spiruridae* Oerley, 1885.

Skrjabinoclava halcyoni Ryjikov et Hohlova, sp. nov.

Хозяин: зимородок — *Halcyon peleata* (Bodd.) (отряд ракшеобразные — *Coraciiformes*).

Локализация: пищевод.

Место и время обнаружения: Вьетнам, Ранг-Донг, январь 1961 г.

Материал. Паразиты найдены у двух птиц из пяти исследованных. У одной найден один экземпляр (самка), у другой — два (самец и самка). Одна самка была неполовозрелой (без сформировавшихся яиц).

Морфология. Небольшие черви желтовато-белого цвета. Кутикула с четкой поперечной исчерченностью, интервалы между штрихами 0,0033—0,017 мм. Ротовое отверстие окружают две маленькие, конические губы, несущие на латеральных поверхностях по два сосочка. От дорсальной и вентральной поверхностей каждой губы берут начало четыре канатика. Огибая губу, каждый канатик направляется вдоль латеральной поверхности тела, затем делает крутой изгиб, образует петлю и сливается с другим канатиком, берущим начало от той же губы. Передний конец тела, таким образом, охватывают две извитые петли, образовавшиеся в результате попарного слияния четырех канатиков. Головной конец, несущий канатики, обособлен от лежащей сзади части тела кутикулярной перетяжкой. Позади перетяжки, рядом с местом слияния канатиков, начинаются ряды шипов, расходящиеся сначала параллельно нижней границе канатиков до вентральной и дорсальной поверхностей тела, затем направляющиеся назад и навстречу друг другу. Примерно с уровня начала мышечного отдела пищевода ряды шипов становятся параллельными и тянутся вдоль латеральных поверхностей почти до заднего конца тела гельминта, причем шипы постепенно уменьшаются в размерах, становясь почти незаметными. Под местом соединения канатиков, сразу же за поперечным рядом шипов, расположены очень маленькие игольчатые цервикальные сосочки.

Длинный толстостенный фарингс ведет в мышечный отдел пищевода, который короче железистого отдела примерно в шесть раз. Нервное кольцо расположено на уровне передней трети пищевода.

Самец. Длина тела 5,4 мм, максимальная ширина 0,176 мм. Длина головного отдела (до кутикулярной перетяжки) 0,109 мм. Протяженность

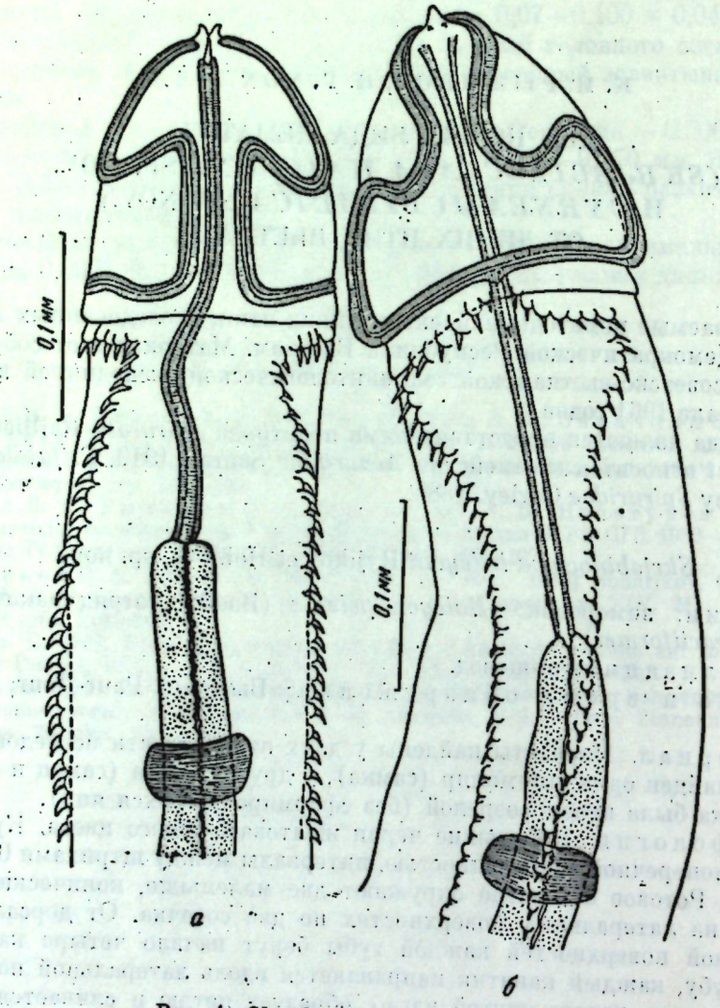


Рис. 1. *Skrjabinoclava halcyoni* sp. nov.
а — головной конец дорзо-вентрально; *б* — головной конец латерально

канатиков 0,090 мм. Поперечная часть каждого ряда шипов имеет длину 0,046 мм, в этой части расположено пять-шесть шипов. Расстояние между рядами шипов каждой пары рядов на уровне кутикулярной перетяжки 0,066 мм, на уровне нервного кольца — 0,040 мм, вблизи хвостового конца — 0,026 мм. Длина фарингса — 0,218 мм, мышечного отдела пищевода — 0,360 мм, железистого отдела — 1,92 мм. Нервное кольцо расположено в 0,250 мм от вершины губ. Задний конец тела изогнут спиралью, кончик в виде тупого конуса. Кутикулярных крыльев на хвостовом конце не заметно. Отверстие клоаки расположено в 0,150 мм от заднего конца. Хвостовых сосочков восемь пар: четыре преанальных и четыре постанальных.

Спикулы резко неравные. Большая спикула цилиндрическая, с воронковидно расширенным проксимальным концом и суженным, слегка расщепленным дистальным. Примерно в середине тело большой спикулы перегибается на 180°. Длина большой спикулы 0,360 мм. Малая спикула 0,109 мм длины, имеет форму совка, с ребром вдоль тела.

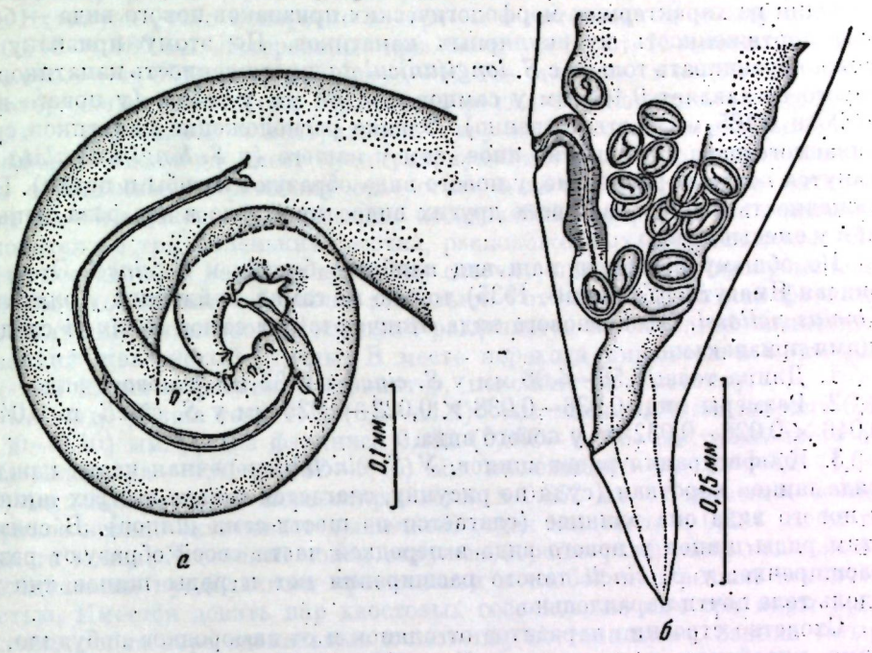


Рис. 2. *Skrjabinoclava halcyoni* sp. nov.
а — хвостовой конец самца; *б* — хвостовой конец самки

Самка. Длина тела 8,32 мм, максимальная ширина 0,288 мм. Длина головного отдела 0,182 мм. Протяженность канатиков 0,165 мм. Поперечная часть ряда шипов имеет длину 0,066 мм, в этой части находится шесть-семь шипов. Наибольшее расстояние между рядами шипов каждой пары канатиков на уровне кутикулярной перетяжки 0,122 мм, на уровне нервного кольца ряды шипов сближаются до расстояния 0,050 мм, в задней части тела это расстояние уменьшается до 0,020 мм. Длина фарингса 0,290 мм. Длина мышечного отдела пищевода 0,560 мм, длину железистого отдела установить не удалось, так как задний конец его закрыт петлями матки, наполненными яйцами, видимая часть отдела равна 1,45 мм. Нервное кольцо расположено в 0,320 мм от головного конца. Полость тела заполнена многочисленными петлями матки с яйцами. Спереди граница петель матки находится на расстоянии 0,272 мм от переднего конца тела, задняя граница расположена вблизи ануса. Вульва без выступающих губ расположена в 0,40 мм от хвостового конца. Толстостенный мышечный яйцемет направляется от вульвы кзади. Яйца содержат личинку. Размеры яиц 0,043—0,046 × 0,026—0,030 мм. Хвостовой конец конусовидный, заостренный. Анус находится в 0,132 мм от заднего конца.

Второй имеющийся в материале экземпляр самки был неполовозрелым. Размеры этого экземпляра: длина тела 4,70 мм, максимальная ширина 0,160 мм, протяженность канатиков 0,112 мм, длина фарингса 0,257 мм, мышечного отдела пищевода — 0,300 мм, железистого — 2,08 мм, анус в 0,130 мм, вульва в 0,225 мм от хвостового конца.

Дифференциальный диагноз. В роде *Skrjabinoclava* Sobolev, 1943 в настоящее время насчитывается пять видов (Скрябин, Соболев, Шихобалова, 1949; Yamaguti, 1961): *S. decora* (Solonitzin, 1928); *S. cincli* (Yamaguti, 1953); *S. horrida* (Rud., 1809); *S. longifuniculata* Sobolev, 1952; *S. solonitzini* Sobolev, 1943.

Один из характерных морфологических признаков нового вида — большая протяженность кутикулярных канатиков. По этому признаку его можно сравнивать только с *S. longifuniculata*, протяженность канатиков которого составляет 0,160 мм у самцов и 0,180 мм у самок (у нового вида 0,090 и 0,165 мм соответственно). Однако расположение канатиков сравниваемого вида совершенно иное, чем у нашего (у *S. longifuniculata* они тянутся почти параллельно, у нового вида образуют изгибы и петли). Протяженность канатиков у всех других видов примерно в два раза меньше, чем у описываемого.

По общему строению наш вид наиболее близок к *S. cincli*. Этот вид описан Ямагути (Yamaguti, 1935) только по самке, найденной у оляпки — *Cinclus pallassi*. Самки нового вида отличаются от самок *S. sincli* следующими признаками.

1. Длина тела: 3,56—4,06 мм у *S. cincli* и 8,32 мм у нового вида.
2. Размеры яиц: 0,036—0,038 × 0,022—0,026 мм у *S. cincli* и 0,043—0,046 × 0,026—0,032 мм у нового вида.
3. Конфигурация рядов шипов. У *S. cincli* поперечная часть каждого ряда шипов короткая (судя по рисунку, слагается только из трех шипов), у нового вида она длиннее (слагается из шести-семи шипов). В связи с этим ряды шипов у нового вида в передней части своей образуют резкое расширение; у *S. cincli* такого расширения нет и ряды шипов тянутся вдоль тела почти параллельно.

Сходство строения паразитов от оляпок и от зимородков побудило, видимо, китайского исследователя Хсю (Hsü, 1957) отнести найденных им у зимородка *Halcyon smyrnensis fusca* скрябинокляв к виду *S. cincli*. Хсю не дает описания паразитов, отмечая лишь, что они были значительно больше экземпляров, найденных Ямагути у оляпки. Однако в работе Хсю приводятся рисунки нематод. Судя по рисункам Хсю, ряды шипов у его экземпляров имеют такую же конфигурацию, как и у нового вида — *S. halcyoni*. По этому признаку экземпляры скрябинокляв, найденные Хсю, не соответствуют виду *S. cincli*. Учитывая сказанное, мы считаем, что материал Хсю должен быть отнесен к виду *S. halcyoni*. Тем самым в числе хозяев этого вида, помимо *Halcyon peleata*, должен числиться и *H. smyrnensis fusca*.

В литературе имеется еще одно указание на обнаружение представителей рода *Skrjabinoclava* у *H. smyrnensis*. В монографии Ямагути (Yamaguti, 1961) эта птица упомянута в списке хозяев *S. horrida* (Индия), обычными хозяевами которого являются кулики. Мы думаем, что и в данном случае паразит был определен неправильно; видимо, это были представители описываемого нового вида.

Название нового вида производится от родового наименования хозяина.

Типовой экземпляр вида хранится в музее Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Cyrnea jubilarica Ryjikov et Hohlova sp. nov.

Хозяин: кукушка — *Rhopodytes tristis longicaudata* (Blyth.) (отряд кукушек — *Cuculiformes*).

Локализация: под кутикулой мышечного желудка.

Место и время обнаружения: Вьетнам, Тхак-Ба, декабрь 1961 г.

Материал. Паразиты найдены у трех из четырех исследованных птиц в количестве 2, 4 и 48 экз. В последнем случае почти все нематоды были неполовозрелыми.

Морфология. Нематоды средних размеров, тело желтоватого цвета, обычно свернуто кольцом. Самки приблизительно в два раза больше самцов. Кутикула резко поперечно исчерчена с интервалами между штрихами 0,016—0,080 мм. Латеральные крылья отсутствуют. К головному концу тело сужается, образуя тупой конус. Ротовое отверстие в виде узкой щели. С латеральных сторон оно ограничено двумя трехлопастными псевдолябиями, с дорсальной и вентральной — двумя небольшими интерлябиями. Каждая псевдолябия имеет кутикулярную пластинку. Края этих пластинок, обращенные к ротовому отверстию, извилисты. Зубов на интерлябиях не обнаружено. На участках псевдолябий, покрытых пластинками, находятся по три маленьких сосочка, расположенных треугольником. Лопасти псевдолябий несут по крупному сосочку, причем сосочки субмедианных полостей имеют небольшие стебельки. Рот ведет в короткий фаринкс, переходящий в пищевод. Последний разделяется на передний мышечный и задний железистый отделы. В месте перехода пищевода в кишечник имеется хитинизированный сфинктер, похожий на кисточку.

Самец. Длина тела 11,2 (6,5—11,2) [1] мм, максимальная ширина 0,40 (0,30—0,40) мм. Длина фаринкса 0,066 (0,050—0,066) мм, мышечного отдела пищевода — 0,41 (0,182—0,41) мм, железистого отдела — 3,2 (1,6—3,2) мм. Экскреторная пора открывается в 0,352 мм от головного конца. Нервное кольцо охватывает мышечный отдел пищевода в 0,231 мм от головного конца. Хвостовой конец окружен хорошо развитыми крыльями с утолщенными продольными прожилками и слабой поперечной исчерченностью. Имеется девять пар хвостовых сосочков, из них три пары преанальных, одна пара аданальных и пять пар постанальных. Задние четыре пары сосочков сидячие, очень мелкие и расположены на сердцевидном диске у самой вершины хвоста. Спикулы сходного строения, цилиндрические, с воронковидно расширенными проксимальными концами. В задней трети большой спикулы начинается срединное кутикулярное ребро, которое вскоре разделяется на две ветви. Дистальный конец большой спикулы утолщен и имеет ямку, придающую ему ладьевидную форму. Малая спикула заканчивается небольшой круглой пластинкой, перпендикулярной телу спикулы. Размеры спикул: большая 1,344 (1,312—1,360) мм, малая 0,880 (0,640—0,880) мм. Соотношение длины спикул 1:2,1 (1:1,55—1:2,1). Рулек грушевидной формы, 0,095 (0,070—0,095) мм длины. Анус расположен в 0,176 мм (0,165—0,198) от вершины хвоста.

Самка. Длина тела 22,4 (19,84—22,4) мм, максимальная ширина 0,450 (0,448—0,450) мм. Длина фаринкса 0,080 (0,080—0,100) мм, мышечного отдела пищевода — 0,530 (0,448—0,530) мм, железистого отдела — 4,30 (3,52—4,30) мм. Экскреторная пора открывается в 0,485 мм от головного конца. Нервное кольцо охватывает мышечный отдел пищевода в 0,336 мм от головного конца. Вульва без выступающих губ, в задней части тела, в 1,76 (1,76—2,00) мм от хвостового конца. Небольшой участок вагины, прилегающий к вульве, имеет кутикулярную выстилку. Хвост самки тупоконический, пальцеобразный. На самом конце хвоста имеется небольшой шип. Анус открывается на небольшом бугорке, в 0,240 (0,240—0,320) мм от вершины хвоста. Яйца овальные, слегка сплющены по длине, с толстой оболочкой. Размеры яиц: 0,043—0,046 × 0,023—0,026 мм. Зрелые яйца содержат личинку.

[1] Перед скобками даны промеры типового экземпляра, цифры в скобках характеризуют изменчивость данного признака.

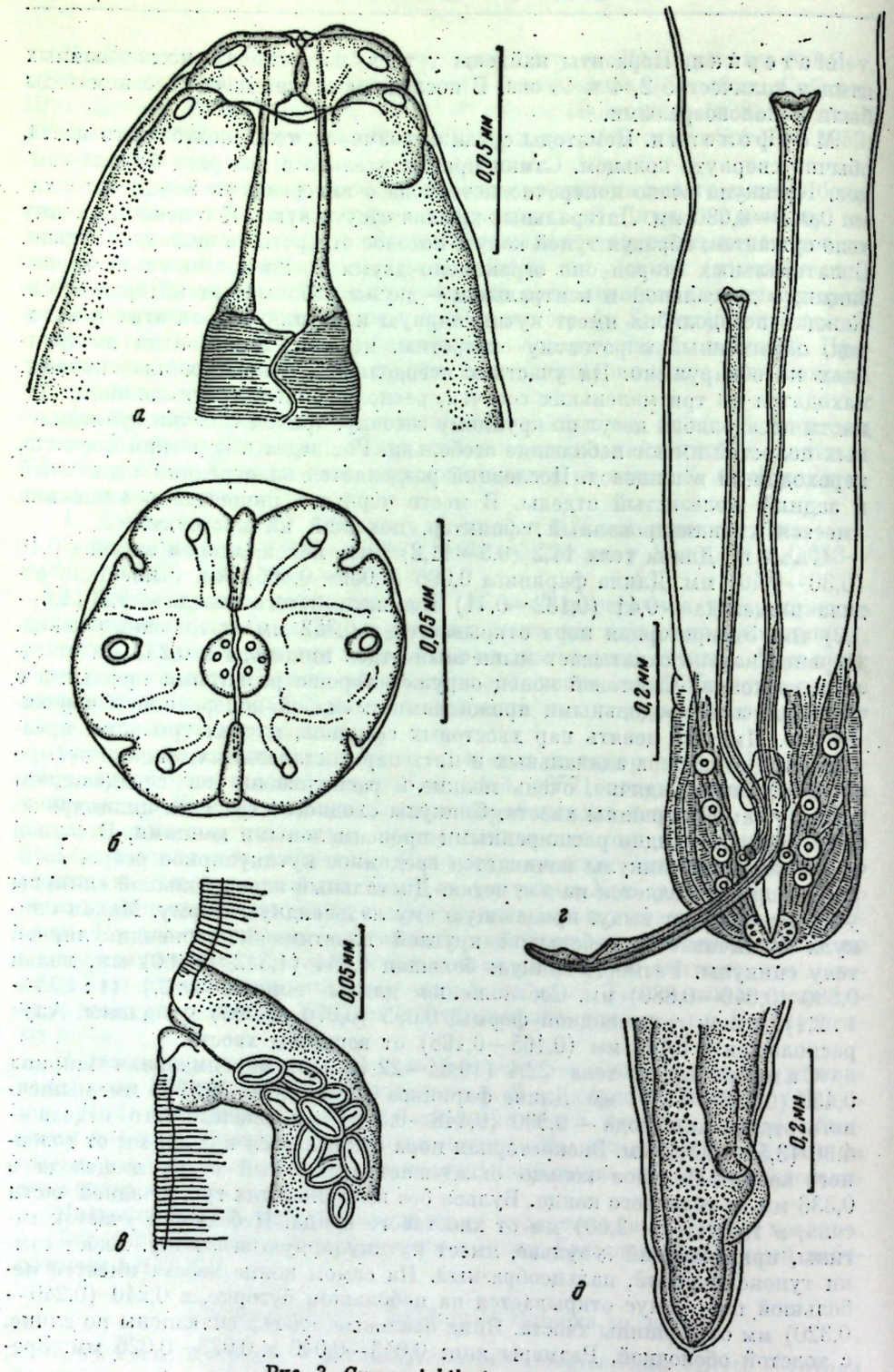


Рис. 3. *Cyrnea jubilarica* sp. nov.

а — головной конец дорсо-вентрально; *б* — головной конец аникально; *в* — область вульвы; *г* — хвостовой конец самца; *д* — хвостовой конец самки

Дифференциальный диагноз. По данным К. И. Скрябина и А. А. Соболева (1963) род *Cyrnea* Seurat, 1914 включают 46 видов. Род делится на два подрода: *Cyrnea* Chabaud, 1958 и *Procyrnea* Chabaud, 1958. Описываемый нами вид относится к подроду *Cyrnea*. У представителей нового вида отсутствуют зубы на псевдолябиях и вульва находится в задней части тела; по этим признакам диагносцируется указанный подрод. Один из характерных признаков нового вида — продольные прожилки на вентральной поверхности хвостовых крыльев наряду с нежной поперечной исчерченностью. Эти прожилки не отмечены в описаниях и на рисунках ни одного вида рода *Cyrnea*. По общему строению и ряду отдельных признаков новый вид наиболее близок к виду *C. singhi* Ali, 1961. (Описание этого вида не включено в монографию Скрябина и Соболева, 1963.) Вид *C. singhi* описан по четырем самцам, найденным у кукушки — *Centropus sinensis* в Индии (Ali, 1961).

Помимо указанного уже признака (продольные прожилки на хвостовых крыльях), новый вид имеет следующие отличия от *C. singhi*.

1. Отсутствие зубов на псевдолябиях.
2. Наличие сердцевидной пластинки на кончике хвоста самца, где располагается группа сидячих сосочков.

Название нового вида — *C. jubilarica* — мы даем в связи с отмечаемым в 1963 г. 85-летним юбилеем нашего дорогого учителя академика К. И. Скрябина.

Типовые экземпляры вида хранятся в музее Гельминтологической лаборатории АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Скрябин К. И., Соболев А. А. 1963. Основы нематодологии. Спируроидеи, т. XI. М., Изд-во АН СССР.

Скрябин К. И., Соболев А. А., Шихобалова Н. П. 1949. Определитель паразитических нематод, т. I. Спирураты и филяриаты. М., Изд-во АН СССР.

Ali S. 1961. On some new Nematodes (*Habronematinae*) from birds in Hyderabad, India, and the relationship of the genus *Habronema*.— J. Helmintology, 35, N ½, стр. 1—48.

Hsü G. N. 1957. Studies on nematodes parasitic in birds from Canton, China.— Acta zool. sinica, 9, N 1, стр. 47—77.

Yamaguti S. 1935. Studies on the helminth fauna of Japan, pt. 12. Avain Nematodes, I.— Japan. J. Zool., 6, N 2, стр. 403—433.

Yamaguti S. 1961. Systema helminthum, v. III. The Nematodes of Vertebrates. N. Y.— London.

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

М. Д. СОНИН, Р. П. ШУМИЛО

НОВЫЙ РОД ФИЛЯРИАТ — *PSEUDLEMDANA* NOV. GEN. ИЗ ПОДКОЖНОЙ КЛЕТЧАТКИ ПТИЦ

В 1948 г. Н. П. Шихобалова описала самок нематод, обнаруженных в подкожной клетчатке врановых птиц, и поместила этих паразитов в состав рода *Lemdana* Seurat, 1917 под видовым названием *L. corvicola*.

В 1961 г. Р. П. Шумило зарегистрировала этот вид у врановых птиц Молдавии и впервые описала самцов.

Изучив морфологию паразитов, обнаруженных в Молдавии, и сравнив ее с морфологией типичного вида рода *Lemdana* — *L. marthae* Seurat, 1917, паразитирующего у куриных птиц, мы пришли к выводу, что паразиты, отнесенные Шихобаловой к роду *Lemdana*, должны быть выделены в самостоятельный род. Основные отличия в морфологии *L. marthae* и паразитов врановых — местоположение вульвы и строение и соотношение длины спикул (у *L. marthae* вульва в области пищевода и соотношение длины спикул 1 : 8, у паразитов врановых вульва расположена постэзофагеально, а соотношение длины спикул — 1 : 1,5).

Наличие у паразитов врановых хитинизированных околоротовых структур, характерный для нематод этого вида спирально повернутый вокруг продольной оси передний конец тела, строение спикул и другие морфологические особенности заставили нас выделить паразитов врановых, обнаруженных впервые Шихобаловой, как типичный вид нового рода — *Pseudlemdana* nov. gen.

Приводим диагноз рода *Pseudlemdana: Lemdanidae* Sonin, 1963, *Lemdaninae* Lopez-Neyra, 1956. Нематоды средних размеров; тело вытянутое, слегка суживающееся к концам. Кутикула тонкая, нежная, поперечно исчерченная. Передний конец слегка расширен, закруглен и спирально закручен вокруг продольной оси тела. На головном конце четыре пары субмедианных сосочков, расположенных в два круга; амфиды — латерально. Вокруг рта рудиментарные хитинизированные эполетовидные образования, зубовидные выступы отсутствуют. Рот простой, без губ, ведет в небольшую трапециевидную ротовую капсулу. Пищевод не разделен на отделы. Хвостовой конец пальцеобразно вытянут и заострен.

Спикулы различны по величине и по форме, соотношение их длины равно 1 : 1,5. На внутренней поверхности тела меньшей спикулы имеется характерный зубовидный выступ.

Самки живородящие, вульва — постэзофагеально.

Типичный и единственный вид — *Pseudlemdana corvicola* (Schikhobalowa, 1948) nov. comb.

Дифференциальный диагноз. От всех родов подсемейства *Lemdaninae* Lopez-Neyra, 1956 описываемый род отличается строением спикул и спирально закрученным вокруг продольной оси передним концом тела. Приводим описание паразита по экземплярам, обнаруженным у сойки Молдавии.

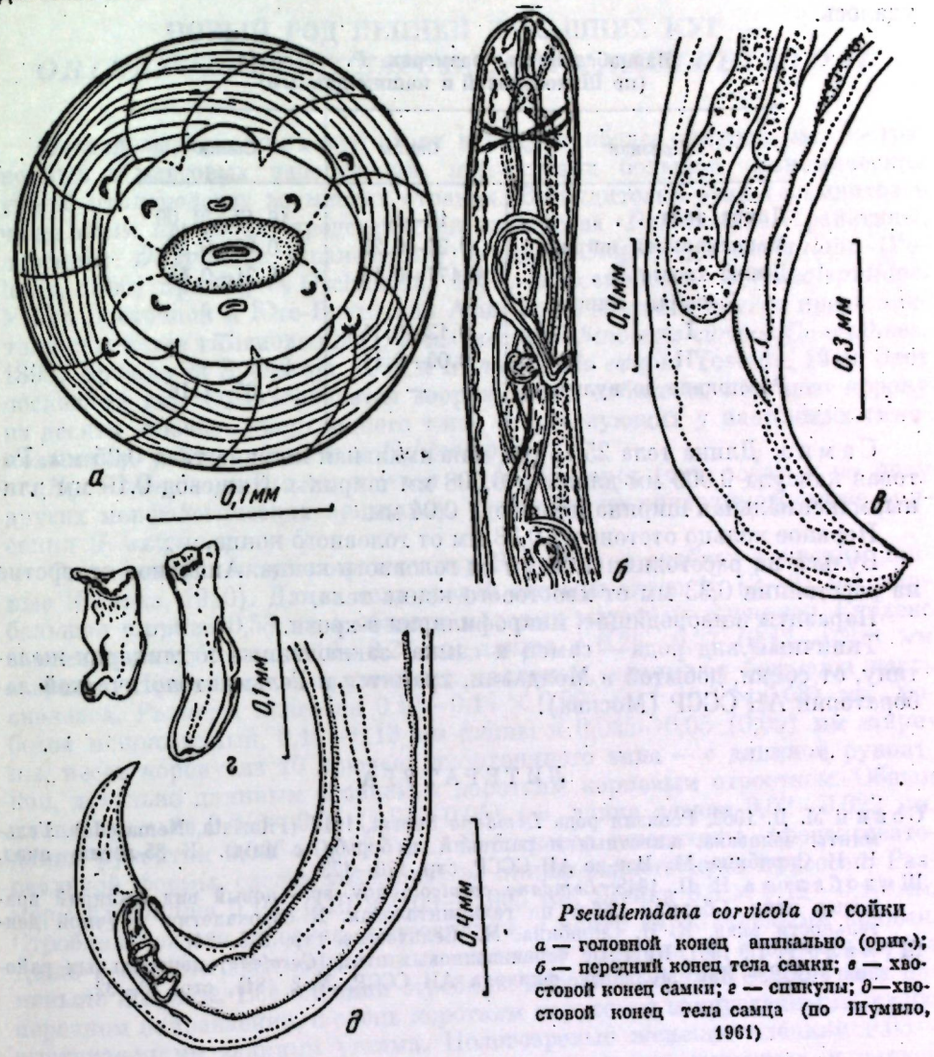
Pseudlemdana corvicola (Schikhobalowa, 1948)

Syn.: *Lemdana corvicola* Schikhobalowa, 1948

Хозяева: *Pica pica* L.— сорока, *Garrulus glandarius* L.— сойка.

Локализация: подкожная клетчатка в области пищевода, изредка — под кожей головы, груди и бедер.

Места обнаружения: Средняя Азия, Азербайджанская и Молдавская ССР.



Pseudlemdana corvicola от сойки

а — головной конец апикально (ориг.); *б* — передний конец тела самки; *в* — хвостовой конец самки; *г* — спикулы; *д*—хвостовой конец тела самца (по Шумило, 1961)

Характерная особенность описываемого вида — обязательный поворот головного конца вокруг продольной оси тела, в силу чего нервные тяжи, идущие от нервного кольца к головным сосочкам, и латеральные поля как бы перекрещиваются. Нежная кутикула исчерчена в поперечном направлении. На головном конце, в связи с поворотом последнего, исчерченность спиралевидная.

Самец. Длина тела 10,81 мм, максимальная ширина тела 0,24 мм. Ротовая капсула 0,008 мм длиной и 0,007 мм шириной. Пищевод 0,17 мм длиной, максимальная ширина пищевода 0,03 мм.

Нервное кольцо отстоит на 0,30 мм от головного конца.

Копулятивный аппарат состоит из двух массивных спикул, которые отличны по величине и по форме. Большая спикула 0,14 мм длины, вогнута, с завернутыми внутрь краями дистального конца. Меньшая спикула 0,09 мм длины и несет на средине тела зубовидный вырост, передний конец этой спикулы образует ковшеобразное углубление.

Хвостовой конец загнут вентрально, заострен. Клоака расположена на расстоянии 0,17 мм от конца хвоста. Каудальных сосочков обнаружить не удалось.

Вариабельность размеров *P. corvicola* (по Шихобаловой и нашим данным)

Признак	Самцы	Самки
Длина тела	10—14	16,47—31,00
Максимальная ширина	0,24—0,25	0,25—0,38
Длина хвоста	0,177—0,18	0,31—0,44
Размеры спикул:		
I	0,12—0,15	—
II	0,09—0,11	—
Расстояние до вульвы	—	0,85—1,16

Самка. Длина тела 25,15 мм, максимальная ширина тела 0,25 мм. Ротовая капсула 0,009 мм длины и 0,008 мм ширины. Пищевод 0,19 мм длины, максимальная ширина пищевода 0,04 мм.

Нервное кольцо отстоит на 0,33 мм от головного конца.

Вульва на расстоянии 1,03 мм от головного конца. Анальное отверстие на расстоянии 0,33 мм от хвостового конца тела.

Паразиты живородящие, микрофилярии в крови.

Типичный вид рода — самец и самка, заключенные в глицерин-желатину, от сойки, добытой в Молдавии, хранятся в Гельминтологической лаборатории АН СССР (Москва).

ЛИТЕРАТУРА

Сонин М. Д. 1963. Ревизия рода *Lemdana* Seurat, 1917 (Filariata, Nematoda). Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. К 85-летию акад. К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР, стр. 170—173.

Шихобалова Н. П. 1948. *Lemdana corvicola* nov. sp.— новый вид филярий врановых птиц. Сборник работ по гельминтологии. К сорокалетию научной деятельности акад. К. И. Скрябина. М., Сельхозгиз, стр. 245—247.

Шумило Р. П. 1961. Круглые черви врановых птиц (*Corvidae*) центральных районов МССР.— Изв. Молдавск. филиала АН СССР, № 3 (81), стр. 13—32.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

А. А. СПАССКИЙ, И. М. ЮРПАЛОВА

НОВЫЙ РОД ЦЕПНЕЙ ДОМАШНИХ КУР — *ORIENTOLEPIS (CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE)*

Цестодозы домашних кур стоят в ряду наиболее широко распространенных и массовых заболеваний, приносящих большой экономический ущерб птицеводству во многих странах. Возбудителем этих гельминтозов чаще всего являются представители семейства *Davaineidae* (райетины, давении), *Dilepididae* (хоанотения), а также *Staphylepis cantaniana* (Polonio, 1860) Spassky et Oschmarin, 1954, из семейства *Hymenolepididae*. У кур Восточной и Юго-Восточной Азии встречаются и другие представители семейства гименолепидид, в частности *Echinolepis carioca* (Magalhaes, 1898) Spassky et Spasskaja, 1954 и *Hymenolepis exigua* Yoshida, 1910. Этот последний вид характеризуется вооруженным хоботком, несущим корону из десяти крючьев диорхоидного типа, отсутствующих у настоящих гименолеписов, у *Staphylepis* и у *Echinolepis*.

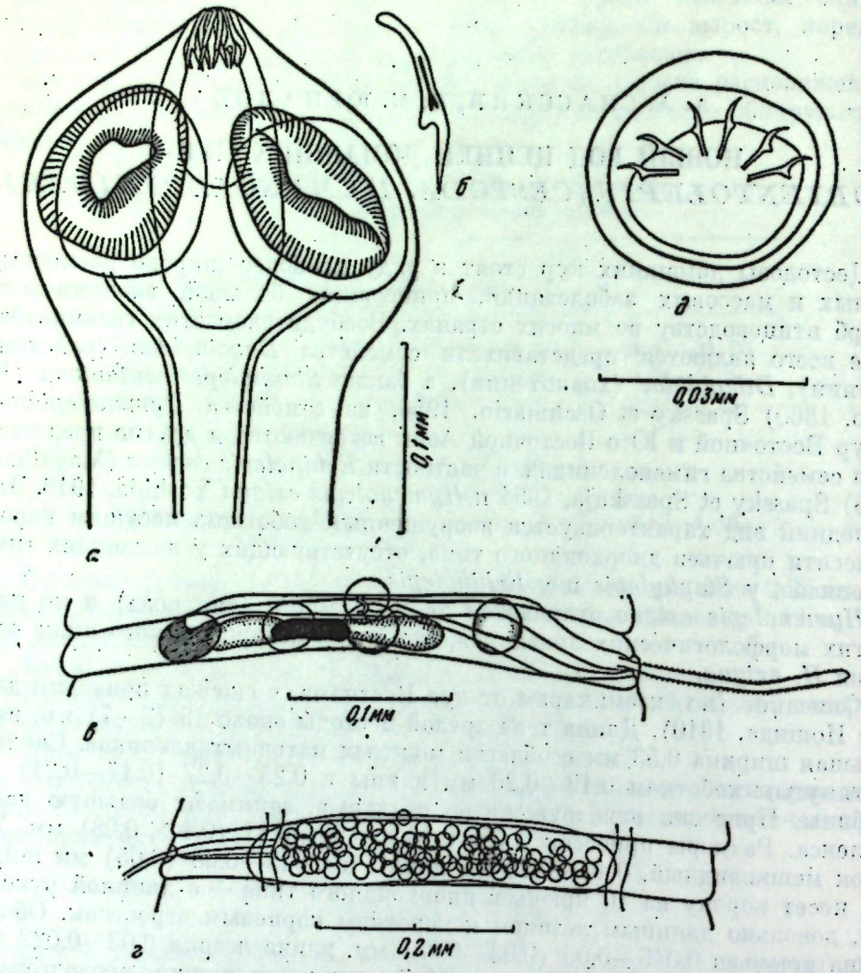
Hymenolepis exigua отличается от *H. diminuta* (тип рода) и по ряду других морфологических признаков, что видно из приводимого ниже описания *H. exigua*.

Описание (по экземплярам от кур Вьетнама, в скобках приводим данные Иошида, 1910). Длина тела зрелой цестоды около 15 (2—7) мм, наибольшая ширина 0,53 мм в области молодых маточных члеников. Сколекс с втянутым хоботком 0,19—0,26 мм длины и 0,25—0,27 (0,17—0,21) мм ширины. Присоски невооруженные, овальные, занимают большую часть сколекса. Размеры присосок 0,12—0,14 × 0,09—0,11 (0,1 × 0,08) мм. Хоботок мешковидный, 0,10—0,13 мм длины и 0,045—0,05 (0,05) мм ширины, несет корону из 10 крючьев диорхоидного типа — с длинной рукоятью, довольно длинным лезвием и коротким корневым отростком. Общая длина крючьев 0,045—0,05 (0,03—0,05) мм, длина лезвия 0,02—0,022 мм, длина рукоятки 0,025—0,027 мм. Хоботковое влагалище продолговато-овальной формы, слегка выступает за линию заднего края присосок. Размеры влагалища 0,16—0,20 × 0,09—0,095 мм. Шейка 0,3 × 0,12—0,13 мм. Стробила нежная, плоская, лентовидная, с почти параллельными краями. Даже в области зрелых маточных члеников толщина ее в несколько раз меньше ширины. Все членики стробилы короткие, сильно вытянуты в поперечном направлении, с очень коротким парусом и закругленными, слабо выступающими задними углами. Половозрелые женские членики 0,03—0,035 мм длины и 0,32—0,39 мм ширины, размер маточных члеников 0,05—0,06 × 0,48—0,53 мм.

Экскреторных сосудов две пары. В молодых женских члениках ширина дорсальных сосудов 0,008 мм, вентральных — 0,014 мм. Поперечные анастомозы не обнаружены.

Половые отверстия односторонние, открываются в средней трети бокового края члеников. Половые протоки следуют дорсально от экскреторных сосудов. Половая клоака простого строения, со слаборазвитой мускулатурой стенки, глубина клоаки 0,014—0,02 мм. Мужские гонады, а также

мужские и женские копулятивные органы развиваются и достигают функциональной зрелости значительно раньше женских желез. Три округлых семенника располагаются в одну поперечную линию в среднем поле членика. Диаметр семенников 0,03—0,42 (0,03—0,04) мм. Бурса цирруса



Orientolepis exigua

а — сколекс; *б* — крючок хоботка; *в* — половозрелый гермафродитный членик; *г* — не вполне зрелый маточный членик; *д* — яйцо

очень длинная, узкая, достигает апоральных сосудов; в мужских члениках она может доходить до апорального края стробилы. Мускулатура бурсы хорошо развита, особенно продольная, которая состоит из крупных волокон, располагающихся спирально. Длина бурсы 0,30—0,35 (0,3) мм, толщина 0,017—0,022 мм. Циррус длинный, тонкий, жгутовидный, покрыт мелкими шипиками. Толщина эвагинированного на 0,2 мм цирруса у его основания составляет 0,006—0,007 мм и постепенно уменьшается к дистальному концу до 0,0015 мм. Внутренний семенной пузырек имеется. Наружный семенной пузырек овальный или округлый, 0,028 × 0,03—0,042 (0,02—0,037) мм, лежит дорсально у проксимального конца бурсы.

Женские половые железы залегают в средней части члеников, слегка смещены в апоральную сторону. Желточник компактный, 0,04—0,06 ×

× 0,017—0,02 мм. Яичник двукрылый, цельнокрайний, вытянут в поперечном направлении. Ширина зрелого яичника 0,18—0,25 мм. Копулятивная часть вагины в виде цилиндрической трубки длиной 0,18—0,20 мм, проходит позади и вентрально от бурсы. В среднем участке она слегка расширяется (до 0,011 мм). Проводящая часть вагины короткая, тонкая. Семяприемник округлый, расположен медианно в среднем поле членика, диаметр его 0,02—0,04 (0,04—0,05 × 0,025—0,03) мм.

Развивающаяся матка в виде поперечного овального пузырька, расположенного в среднем поле, с четкими ровными стенками, без отростков или внутренних перегородок. Зрелая матка также в виде поперечно вытянутого мешочка. Она содержит сравнительно небольшое количество яиц, до 100—150. Яйца круглые, с гладкой довольно плотной наружной оболочкой. Диаметр яиц 0,033—0,042 мм. Эмбриофора округлая, без полярных утолщений или каких-либо других наружных структур. Размер ее 0,02—0,031 мм. Эмбриональные крючья приблизительно одинаковых размеров. Передние крючья каждой боковой пары немного толще остальных. Длина крючьев 0,012—0,014 мм.

Как видно, *H. exigua* существенно отличается от типичных гименолеписов строением сколекса, строением и топографией половых органов, а также строением матки — *H. exigua* имеет мешковидную (а не сильно разветвленную или сетевидную, как у *Hymenolepis*) матку, содержащую сравнительно небольшое количество яиц. К этому следует добавить различия биологического порядка: 1) *H. exigua* в половозрелой стадии обитает у птиц, тогда как все известные виды рода *Hymenolepis* паразитируют у млекопитающих (грызуны, приматы); 2) личинки (цистицеркоиды) *H. exigua* (по данным Alicata 1936; Alicata, Chang, 1939) развиваются в организме бокоплавов (*Amphipoda*), промежуточными хозяева для *H. diminuta* и всех других настоящих гименолеписов служат наземные членистоногие.

Совершенно очевидно, что *H. exigua* не может оставаться в составе рода *Hymenolepis*.

Известный японский гельминтолог Ямагути (Yamaguti, 1959) также приходит к выводу о несовместимости упомянутых цепней в рамках рода *Hymenolepis* и помещает *H. exigua* в род *Hymenosphenacanthus* Lopez-Neyra, 1958, syn.: *Sphenacanthus* Lopez-Neyra, 1942, объединяющий паразитов водоплавающих птиц. Промежуточным хозяином всех видов этого рода, который теперь носит название *Retinometra* (Spassky, 1955), служат низшие ракообразные (*Copepoda*).

Если по биологическим признакам между *H. exigua* и *Retinometra* и наблюдается некоторое сходство, то в морфологическом отношении выступают резкие противоречия. Сколекс *Retinometra* вооружен весьма крупными крючьями скрябиноидного типа, а у *H. exigua* 10 диорхоидных крючьев; циррус *Retinometra* обладает стилетом, отсутствующим у *H. exigua*, матка *Retinometra* сильно изрезана, сетевидно-губчатого строения, а у *H. exigua* в виде узкого поперечного мешка без ветвей, перегородок или петель.

Таким образом, интересующий нас вид гельминтов не может находиться и в пределах рода *Retinometra*. Не подходит он и к диагнозу всех других известных нам родов гименолепидид птиц и млекопитающих и подлежит выделению в самостоятельный род.

Род *Orientolepis* Spassky et Jurpalova, nov. gen.

Диагноз. *Hymenolepididae* небольших размеров. Сколекс несет четыре невооруженные присоски и мешковидный хоботок, снабженный глутыре невооруженные присоски и мешковидный хоботок, снабженный глубоким влагалищем и короной из десяти крючьев диорхоидного типа. Экс-

креторных сосудов две пары. Половой аппарат непарный, половые поры односторонние, половые протоки расположены дорсально от поральных сосудов. Три семенника залегают в среднем поле в поперечный ряд. Бурса цирруса длинная, семенные пузырьки имеются, циррус с шипами. Стилет, добавочные мешочки и другие вспомогательные копулятивные приспособления отсутствуют. Женские гонады достигают зрелости после исчезновения семенников. Яичник двукрылый, не поделен на пальцевидные лопасти. Вагина и семяприемник позади бурсы цирруса. Матка в виде поперечно вытянутого неветвящегося мешка. Яйца округлых очертаний. Лярвоцисты типа церкоцисты в организме ракообразных (*Amphipoda*), половозрелые — у куриных птиц (*Galliformes*).

Типичный вид: *Orientolepis exigua* (Yoshida, 1910) syn.: *Hymenolepis exigua* Yoshida, 1910, от домашних кур Азии.

По количеству и форме крючьев (рисунок) новый род напоминает род *Microsomacanthus* Lopes-Neyra, 1942, sensu Spassky et Spasskaja, 1954. Однако строение и топография органов половой системы (строение яичника, расположение половых желез и т. п.) существенно различаются. Различен и круг дефинитивных хозяев: микрозомаканты паразитируют у водоплавающих, главным образом у пластинчатоклювых, а у представителей отряда *Galliformes* не встречаются.

По-видимому, *Orientolepis* и *Microsomacanthus* относятся к разным филогенетическим группам гименолепидид. Об этом говорит и строение мускулатуры стробилы: у *Microsomacanthus* и у родственных ему родов во внутреннем слое продольной мускулатуры всего по четыре пучка с дорсальной и вентральной сторон тела. У *O. exigua* четырех пар четко обособленных пучков нам наблюдать не приходилось. Следует оговориться, что мы не изготовили поперечных срезов *H. exigua*, но стробила его очень плоская и прозрачная и на тотальных препаратах хорошо просматриваются даже отдельные мышечные волокна.

При анализе биологических и экологических особенностей гименолепидид возникает сомнение в том, являются ли куры облигатным хозяином *O. exigua*. Бокоплавы, как известно, не составляют обычного рациона куриных птиц. *O. exigua* был встречен у домашних кур только в районах рисоразведения, где куры в силу необходимости кормятся на рисовых полях, периодически осушаемых и вновь заливаемых водой.

Если у данного паразита бокоплавы действительно являются облигатным промежуточным хозяином, то факты его паразитирования у домашних кур придется расценивать как явления вторичного характера.

При определении родовой принадлежности *O. exigua* при помощи ключа, составленного Ямагути (Yamaguti, 1959, стр. 281), читатель приходит к § 12, содержащему восемь подпунктов; из них с некоторой натяжкой может быть принят второй подпункт, который определяет род *Anatinella*. Но *O. exigua* не отвечает диагнозу рода *Anatinella*, так как последний обладает добавочным мешочком (*sacculus accessorius*), совершенно иными топографией и анатомией половых органов. Это обстоятельство еще раз подчеркивает родовую самостоятельность *Orientolepis*.

ЛИТЕРАТУРА

Alicata J. E. 1936. The amphipod, *Orchestia platensis*, an intermediate host of *Hymenolepis exigua*, a tapeworm of chikens in Hawaii.— J. Parasitol., 22, стр. 515—516.

Alicata J. E., Chang E. 1939. The life-history of *Hymenolepis exigua*, a cestode of poultry in Hawaii.— J. Parasitol., 25, стр. 121—127.

Yamaguti S. 1959. Systema Helminthum. v. II. London — N. Y., стр. 1—860.

Yoshida S. 1910. On three new species of *Hymenolepis* found in Japan.— Anot. Zool. Japan., 7, стр. 235—246.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

В. Е. СУДАРИКОВ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И ОНТОГЕНЕЗА ТРЕМАТОД ОТРЯДА *STRIGEIDIDA*

Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 объединяет обширную группу дигенетических трематод, представляющую большой практический и теоретический интерес. Практическое значение группы определяется тем, что в ее состав входят широко распространенные, патогенные гельминты домашних и промысловых животных. Известны случаи заражения стригеидидами и человека. Метацеркарии стригеидид рыб нередко являются причиной массовой гибели промысловых видов рыб. В этой связи изучение биологии стригеидид становится актуальной задачей.

В последние годы появились сведения о патогенном влиянии личинок стригеидид на беспозвоночных — промежуточных хозяев. Возможно, что если уделить достаточное внимание этому вопросу, то будет создана теоретическая основа использования гельминтов в качестве средства биологической борьбы с беспозвоночными.

Изучение биологии стригеидид дает богатый теоретический материал для познания филогенеза этой группы трематод.

Настоящая работа является дополнением к нашей монографии: «Трематоды отряда *Strigeidida*», опубликованной в XVI, XVII, XVIII и XIX томах (1959—1962 гг.) многотомного издания академика К. И. Скрябина,— «Трематоды животных и человека». Последняя часть монографии (т. XIX, 1962) содержит библиографию. В ней читатель найдет список тех работ, на которые делаются ссылки в настоящей статье.

Биологический цикл стригеидид, как и других дигеней, характеризуется сменой половых и бесполых генераций. Одновременно происходит смена паразитических и свободноживущих стадий.

Яйца стригеидид откладываются несегментированными или на начальных стадиях дробления. Развитие яиц происходит в воде.

Вылупившийся из яйца мирацидий представляет собой свободноживущую активную личинку, адаптированную к жизни в пресной или солоноватой воде и снабженную аппаратом для проникновения в промежуточного хозяина. К числу адаптаций, облегчающих поиски последнего, следует отнести фото- и геотаксисы мирацидия, которые соответствуют особенностям экологии промежуточного хозяина. Продолжительность жизни мирацидия измеряется часами и оканчивается моментом внедрения его в моллюска.

Проникнув в тело промежуточного хозяина-моллюска, личинка трематоды мигрирует к месту своей нормальной локализации — «печени», т. е. к железе средней кишки. Личинка теряет эктодермальный ресничный покров и органы, свойственные мирацидию. «Глазки» разрушаются. Их пигмент распадается на отдельные глыбки и затем рассасывается. Генеративные клетки, которые были заключены в мирацидии, формируют спороцисту, одетую кутикулярной оболочкой.

Начальные этапы развития стригеидид в теле промежуточного хозяина изучены очень слабо. Наблюдения Матиаса (Mathias, 1925) над развитием *Cotylurus cornutus* показали, что имеется три типа спороцист, каждая из которых представляет собой самостоятельное поколение этих личинок.

Из генеративных клеток мирацидия развивается так называемая примитивная спороциста (sporocysta primitif). Эта спороциста растет, а затем делится посредством перетяжки на части, каждая из которых представляет собой первичную или материнскую спороцисту. В теле материнской спороцисты из зародышевых шаров развиваются вторичные или дочерние спороцисты, в теле дочерних — церкарии. Дочерние спороцисты и церкарии в настоящее время рассматриваются как результаты партеногенетического размножения. Правильнее будет считать это явление педогенезом, т. е. как партеногенез на стадии личинки (Иванов, 1937, стр. 62).

Следовательно, в теле промежуточного хозяина — моллюска — наблюдается формирование нескольких генераций стригеидид и смена бесполого и полового поколений.

Явление бесполого размножения спороцист у *Cotylurus cornutus* было открыто Матиасом еще в 1925 г. Но до последнего времени в литературе господствовало мнение о том, что в промежуточном хозяине осуществляется только половое размножение трематод и отрицалась их способность к бесполому размножению. Эта точка зрения нашла свое отражение в отечественных руководствах по зоологии и эмбриологии, в том числе и в последнем издании «Эмбриологии животных» (Шмидт, 1951, 1953).

Недостаток фактических данных не позволяет пока считать открытую Матиасом способность спороцист к бесполому размножению правилом для всех стригеидид. Но поскольку аналогичное явление описали Е. Д. Логачев и Б. Р. Брускин (1959) у трематоды *Opisthorchis felineus*, можно полагать, что это явление распространено среди дигенетических трематод.

Стадия редии у стригеидид отсутствует. Фауст (Faust, 1922) ошибочно указывал, что развитие метацеркария *Cotylurus flabelliformis* совершается внутри редий.

Бесполое и половое размножение в промежуточном хозяине приводит к сильному увеличению числа личинок трематод. Это явление накопления в хозяине большого числа особей паразита, так называемая эндогенная агломерация (Догель, 1941) — есть адаптация к поддержанию необходимой численности паразита в природе.

Церкарий — это вторая свободноживущая личинка в биологическом цикле стригеидид. Церкарий активен, подвижен, имеет органы, позволяющие ему плавать в воде и проникать в тело хозяина. У церкариев наблюдаются фото-, гео- и реотаксисы.

Церкарии проникают в хозяина активно через кожные покровы, слизистую рта, жабры, возможно, и через роговицу глаза. Проникнув в тело хозяина, личинка нередко проделывает довольно сложный путь миграции по тканям, кровеносным и лимфатическим сосудам в органы, где нормально локализуются метацеркарии этого вида. Пути и причины подобных миграций представляют до сих пор во многих случаях загадку.

Процесс органогенеза при формировании метацеркариев изучен плохо. Существует мнение, что органы пищеварения, экскреторная система развиваются из тех же самых органов церкариев. На этом основании Шмидт (1923) считает церкария преювенильной формой.

Сцидат (Szidat, 1923), изучая развитие *Tetracotyle typica* (метацеркария *Cotylurus cornutus*) из церкария в теле *Galba palustris*, установил интересный факт. Он наблюдал, как подвергались распаду органы, принадлежавшие церкарию, и заново формировались органы метацеркария. Первыми исчезают содержимое желез проникновения и их протоки. Ядра желез рассасываются. Подвергаются распаду и рассасываются присоски, фаринкс, кишечник и экскреторный пузырь. Иногда сильная мускулатура присосок превращается в слабо ограниченную кучку ядер. По всему телу метацеркария в это время заметно усиленное деление ядер и клеток. Постепенно все тело заполняется крупными мультиполярными клетками с крупными пузырьковидными ядрами. Клетки соединяются друг с другом тонкими плазматическими отростками, образующими сеть. Из-за обилия ядер метацеркарий имеет мутный вид, тело принимает листовидную форму. На этой стадии начинается формирование различных органов — присосок, псевдоприсосок, органа Брандеса, пищеварительной и экскреторной системы. Метацеркарий сокращается и принимает шаровидную форму. Некоторые из описанных изменений наблюдал еще Лутц в 1921 г.

Мы подробно остановились на процессе развития метацеркария *C. cornutus*, чтобы показать, что у стригеидид встречается особый тип метаморфоза, при котором закладке и формированию органов метацеркария предшествует распад тканей и органов личинки — церкария. Описанное явление, по-видимому, аналогично метаморфозу, который наблюдается у насекомых с полным превращением или при развитии взрослой немертины из пилидия.

В литературе это явление известно под названием некробиотического метаморфоза.

Недостаток наблюдений не позволяет сказать, насколько широко распространен этот тип метаморфоза в отряде *Strigeidida*.

У видов рода *Alaria* и *Strigea* между промежуточным и дополнительным хозяевами вклинивается так называемый вставочный или интеркалярный хозяин. Термин «вставочный хозяин» принадлежит К. И. Скрябину и Р. С. Шульцу (1937). Этим термином авторы назвали четвертого хозяина в цикле развития *Alaria mustelae*, который расшифровала Босма (Bosma, 1931, 1934). Первоначально авторы определили место вставочного хозяина между промежуточным и дополнительным хозяевами, что было, безусловно, правильным. В «Основах общей гельминтологии» те же авторы, в отличие от прежнего мнения, писали: «...мы полагаем, что последним по времени возник хозяин, стоящий между дополнительным и дефинитивным, и поэтому правильнее именно его назвать вставочным» (Скрябин и Шульц, 1940, стр. 194). Мы не можем согласиться с последней формулировкой. Метацеркарий трематод — не личинка, а молодая форма, метацеркарий всегда предшествует марите. Поэтому между метацеркарием и маритой не может быть вставочных стадий, следовательно, не может быть и вставочного облигатного хозяина между дополнительным и дефинитивным хозяином. Вставочным хозяином в биологическом цикле стригеидид является такое животное, в теле которого формируется и паразитирует личинка — мезоцеркарий. Вставочный хозяин обязателен в биологическом цикле стригеидид, имеющих стадию мезоцеркария. Мезоцеркарий предшествует метацеркарию. Вставочный хозяин вклинивается между промежуточным и дополнительным хозяином.

Биология трематод, развивающихся с участием вставочного хозяина, изучена слабо. Тетраксенный (четыреххозяйный) тип биологических циклов известен пока только среди *Strigeidida* и не установлен среди других групп дигеней. Наиболее изучены в настоящее время биологические циклы видов рода *Alaria* (циклы расшифрованы у пяти видов этого рода). Изучая развитие вида *A. alata* в дефинитивном хозяине, советский иссле-

дователь В. А. Савинов открыл феномен циклической миграции, названный им «циклом транс-энтеро-пульмо-энтеральной миграции». Это был первый случай обнаружения у кишечной трематоды циклической миграции через кишечник — диафрагму — легкие и снова в кишечник. Такой путь миграции проделывает мезоцеркарий видов рода *Alaria*, попав от вставочного хозяина в кишечник хищника. Достигнув легких или близлежащих тканей (межреберных мышц) мезоцеркарий превращается в метацеркария. Зрелый метацеркарий активно через дыхательные пути мигрирует в кишечник, где развивается в половозрелую форму. У североамериканских видов *A. mustelae* и *A. intermedia* мезоцеркарии могут развиваться в теле грызунов, но процесс развития здесь останавливается на метацеркарии. Для развития в мариту необходимо попадание метацеркария в кишечник дефинитивного хозяина. В последнем случае дополнительный и дефинитивный хозяин принадлежат к разным группам животных. В случае заражения хищника одна и та же особь становится сначала дополнительным, а затем дефинитивным хозяином, т. е. в одном организме совмещаются функции двух хозяев.

Биологические циклы стригеидид отличаются большим разнообразием и сложностью. В большинстве случаев они являются триксенными, т. е. с участием трех облигатных хозяев — дефинитивного и двух промежуточных. У видов родов *Alaria* и *Strigea* наблюдаются тетраксенные биологические циклы, протекающие с участием дефинитивного, промежуточного, вставочного и дополнительного хозяев. Кроме того, в биологические циклы стригеидид могут включаться резервуарные хозяева.

Поскольку дефинитивными дополнительными хозяевами являются животные из различных классов, то можно различить несколько типов биологических циклов стригеидид, где хозяева сочетаются в разных комбинациях, при этом вторым (условно) звеном цикла всегда будет моллюск.

ТИПЫ БИОЛОГИЧЕСКИХ ЦИКЛОВ СТРИГЕИДИД

Биологические циклы с участием трех облигатных хозяев являются доминирующими в отряде *Strigeidida*. Этот тип цикла следует признать изначальным, поскольку более простой схемы цикла во всем отряде не встречено. При формальном подходе к изучению биологических циклов некоторых видов стригеидид, можно прийти к ошибочному выводу о том, что в цикле принимают участие только два хозяина — дефинитивный и моллюск. Однако более глубокое знакомство с биологией этих видов показывает, что биологический цикл осуществляется с участием трех хозяев, но промежуточным и дополнительным хозяином в нем является один и тот же вид моллюска. Усложнение треххозяйного цикла идет за счет включения в него резервуарных хозяев.

Тетраксенный биологический цикл с участием четырех облигатных хозяев — самый сложный не только у стригеидид, но и среди остальных дигеней. Эволюционно он возник позднее треххозяйного цикла, конвергентно — в двух группах стригеидид, ныне объединенных в семейства *Strigeidae* и *Alariidae*. О том, что тетраксенный тип биологического цикла возник сравнительно недавно, говорит тот факт, что, например, не у всех видов рода *Alaria* тетраксенность цикла проявляется отчетливо, потому что роль дополнительного и дефинитивного хозяина может играть один и тот же вид хищного животного, последовательно являясь носителем сперва метацеркария, а затем мариты. Следовательно, у некоторых видов рода *Alaria* тетраксенный биологический цикл внешне проявляется в форме триксенного. Эта особенность алярий, к сожалению, не всегда была понята и получала ложное толкование.

Биологические циклы стригеидид дают 14 типов сочетаний хозяев из различных групп позвоночных и беспозвоночных.

Этими типами являются:

Триксенные циклы

1. Рептилия — моллюск — рыба.
2. Рептилия — моллюск — амфибия.
3. Птица — моллюск — пиявка.
4. Птица — моллюск — олигохета.
5. Птица — моллюск — моллюск.
6. Птица — моллюск — рыба.
7. Птица — моллюск — амфибия.
8. Птица — моллюск — птица.
9. Млекопитающее — моллюск — рыба.
10. Млекопитающее — моллюск — амфибия.

Тетраксенные циклы

11. Птица — моллюск — амфибия — амфибия.
12. Птица — моллюск — амфибия — рептилия.
13. Птица — моллюск — амфибия — птица.
14. Млекопитающее — моллюск — амфибия — млекопитающее.

Первый тип предположительно свойствен представителям семейства *Proterodiplostomatidae*, паразитирующим у крокодилов и черепах. До настоящего времени не известна биология ни одного из представителей этого семейства. Описан лишь единственный вид метацеркария — *Neodiplostomum kashmirianus* Faust, 1927, от рыб Кашмира.

Второй тип известен для видов *Proalarioides serpentis* и *Szidatia joyeuxi*, третий — для видов родов *Apatemon* и *Australapatemon* и вида *Cotylurus cornutus*. Четвертый тип до настоящего времени не описан. Но у олигохет встречены метацеркарии рода *Tetracotyle*. Это говорит о реальности существования подобного типа цикла. Мы предполагаем, что по этому типу будут развиваться виды рода *Pseudapatemon*.

Пятый тип цикла известен для видов *Cotylurus cornutus* и *C. flabelliformis*. Для обоих как промежуточным, так и дополнительным хозяином может быть один и тот же вид моллюска.

Шестой тип — самый распространенный и встречается у представителей четырех семейств. Он известен у видов родов: *Apharyngostrigea, Bolbophorus, Cotylurus* (частично), *Crassiphiala, Cyathocotyle, Diplostomum, Hysteromorpha, Mesoophorodiplostomum, Mesostephanus*, частично *Neodiplostomum, Ornithodiplostomum*, частично *Posthodiplostomum, Tylodelphys, Uvulifer*.

Седьмой тип известен у некоторых видов родов *Apharyngostrigea* и *Neodiplostomum*. Цикл может быть осложнен включением в его сферу резервуарных хозяев, главным образом рептилий.

Восьмой тип цикла пока известен только у вида *Strigea falconis*. Это единственный вид во всем отряде *Strigeidida*, церкарии которого способны проникать в тело теплокровных (птиц) перкутанно.

Девятый тип известен у видов *Mesostephanus appendiculatus* и *Prosostephanus industrius*.

Десятым типом мы заканчиваем обзор триксенных биологических циклов стригеидид. Этот тип встречается у видов родов *Fibricola* и *Pharyngostomum*.

Первый тип тетраксенного биологического цикла стригеидид, по нашему предположению, свойствен виду *Codonocephalus urnigerus*. Мезоцеркарий и метацеркарий этого вида паразитирует в теле одного и того же вида лягушек.

Второй и третий типы встречены пока только в роде *Strigea*, соответственно у вида *S. elegans* и *S. vaginata*. В этих циклах можно ждать участия резервуарных хозяев.

Последний тип цикла описан для видов рода *Alaria*. Для видов *A. mustelae* и *A. intermedia* дополнительными хозяевами являются грызуны. У остальных видов рода, цикл развития которых изучен, как дополнительным, так и дефинитивным хозяином является одна и та же особь хищного животного.

Рассмотренные типы биологических циклов приурочены к определенным семействам стригеидид. Один и тот же тип цикла не встречается больше чем в двух семействах, за исключением шестого типа. Сведения о том, в каких семействах стригеидид встречаются перечисленные типы циклов приведены в табл. 1.

Таблица 1

Распределение типов биологических циклов стригеидид по семействам

Семейство	Типы биологических циклов													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Alariidae						+				+				+
Cyathocotylidae			+			+								
Diplostomatidae					+	+								
Ophiodiplostomatidae		+												
Prohemistomatidae		+				+			+					
Proterodiplostomatidae	+													
Strigeidae			+	+	+	+	+	+			+	+	+	

Биология видов семейств *Brauninidae, Bolbocephalodidae* и *Duboisiellidae* не изучена, поэтому эти семейства не включены в таблицу.

ХОЗЯЕВА СТРИГЕИДИД

ДЕФИНИТИВНЫЕ ХОЗЯЕВА

Половозрелые трематоды отряда *Strigeidida* — паразиты позвоночных, объединяемых в группу Amniota, т. е. рептилий, птиц и млекопитающих. Случаи обнаружения стригеидид у рыб носят случайный или казуистический характер.

Господствующее место среди хозяев стригеидид занимают птицы, последнее — рептилии, о чем можно судить по приведенным данным в табл. 2.

Таблица 2

Распределение видов стригеидид по отрядам позвоночных

Класс позвоночных	У скольких отрядов класса зарегистрированы стригеидиды	Число зарегистрированных видов стригеидид
Рептилии	3	36
Птицы	21	352
Млекопитающие	4	42

КЛАСС РЕПТИЛИЙ

Типичные паразиты рептилий — все представители надсемейства *Proterodiplostomatoidea*, а также все виды родов *Mesostephanoides, Gogatea* и *Szidatia*. Кроме того, описано от крокодилов два вида рода *Cyathocotyle* (*C. fraterna* и *C. brasiliensis*) и у *Natrix sipedon* были в эксперименте выращены экземпляры *Prohemistomum chandleri*.

Хозяевами стригеидид среди рептилий являются представители следующих отрядов: 1) черепахи — *Chelonia* (семейство каймановых черепах — *Chelydridae*); 2) змеи — *Ophidia* (семейство ужовых — *Colubridae*); 3) крокодилы — *Crocodilia* (семейства — *Crocodilidae, Alligatoridae* и *Gavialidae*).

Из сказанного видно, что хозяева стригеидид — это лишь узкий круг рептилий. Только среди крокодилов стригеидиды найдены у представителей всех современных семейств.

КЛАСС ПТИЦ

Птицы — самые распространенные хозяева стригеидид. Типичными орнитогельминтами являются представители самых крупных семейств стригеидид — *Strigeidae* и *Diplostomatidae* — и подавляющее большинство циатокотилят.

Стригеидиды найдены у представителей следующих отрядов птиц: 1) чистики — *Alciformes*, 2) гусиные — *Anseriformes*, 3) кариамы — *Cariamiformes*, 4) козодои — *Caprimulgiformes*, 5) кулики — *Charadriiformes*, 6) голенастые — *Ciconiiformes*, 7) голубиные — *Columbiformes*, 8) поганки — *Colymbiformes*, 9) сизоворонковые — *Coraciiformes*, 10) кукушки — *Cuculiformes*, 11) дневные хищники — *Falconiformes*, 12) куриные — *Galliformes*, 13) гагары — *Gaviiformes*, 14) чайковые — *Lariformes*, 15) воробьиные — *Passeriformes*, 16) веслоногие — *Pelecaniformes*, 17) дятловые — *Piciformes*, 18) пастушковые — *Ralliformes*, 19) пингвины — *Sphenisciformes*, 20) совиные — *Strigiformes* и 21) удодовые — *Epopiformes*.

В литературе имеются указания на случай обнаружения у нанду (*Rhea americana*) в Бразилии трематод *Strigea nugax*. Дюбуа (Dubois, 1938) ставит этот факт под сомнение. Мы разделяем это мнение и не включаем отряд страусов в наш список.

КЛАСС МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Для млекопитающих характерны стригеидиды семейства *Alariidae, Duboisiellidae* и *Brauninidae*. Из подотряда *Cyathocotylata* у млекопитающих паразитируют виды родов *Muhlingina, Prosostephanus* и *Tangiella* и некоторые виды родов *Mesostephanus, Holostephanus* и *Paracoenogonimus*.

Представители следующих отрядов млекопитающих являются хозяевами стригеидид: 1) сумчатые — *Marsupialla* (семейства — *Dasyuridae, Didelphydae*), 2) грызуны — *Rodentia* (семейство *Muridae*), 3) хищные — *Carnivora* (семейства — *Canidae, Felidae, Mustelidae, Procyonidae* и *Viverridae*), 4) китообразные — *Cetacea* (семейство *Delphinidae*).

Стригеидиды проявляют довольно четкую специфичность к своим хозяевам.

Монотипичные роды обладают, как правило, узкой специфичностью. Многие из политипичных родов также показывают довольно строгую специфичность к определенным отрядам хозяев. Так, обширный род *Apatemon* характерен для гусиных птиц, род *Cardiocephalus* — для чаек, роды *Pseudapatemon, Allodiplostomum* и *Pulvinifer* — для куликов, роды

Bolbophorus и *Hysteromorpha* — для веслоногих, крупный род *Posthodiplostomum* — для голенастых птиц и т. д. Весьма специфичны к хозяевам представители надсемейства *Proterodiplostomatoidea*.

Дюбуа полагает, что к стригеидидам приложимо правило Фурмана, сформулированное применительно к цестодам. Это мнение в основном оправдывается. И только крупные, прогрессивные роды, например, *Strigea, Diplostomum, Neodiplostomum, Cyathocotyle* и другие, не проявляют четкой специфичности к хозяевам. Но и в этом случае в списке хозяев можно легко заметить преобладание одних групп позвоночных над другими. Прогресс того или иного рода гельминтов проявляется в расширении его ареала и в расширении круга хозяев. Поэтому появление исключений из установленного правила закономерно и они не отвергают, а подтверждают это правило.

ПРОМЕЖУТОЧНЫЕ ХОЗЯЕВА

Первым промежуточным хозяином стригеидид являются брюхоногие моллюски. Те виды моллюсков, роль которых в биологических циклах стригеидид установлена с несомненностью, являются обитателями пресных вод. Ниже приводится список в систематическом порядке.

Класс *Gastropoda*.
Подкласс легочных моллюсков — *Pulmonata*.
Семейство *Limnaeidae*.
Роды — *Galba, Limnaea, Simlimnaea*.
Семейство *Physidae*.
Роды — *Burgophysa, Physa*.
Семейство *Planorbidae*.
Роды — *Anisus, Bulinus, Coretus, Gyraulus, Helisoma, Planorbis, Planorbula, Promenetus, Segmentina, Spirulina*.
Подкласс переднежаберных моллюсков — *Prosobranchia*.
Семейство — *Hydrobiidae*.
Роды — *Amnicola, Bithynia*.
Семейство — *Melaniidae*.
Роды — *Melanopsis*.
Семейство — *Pleuroceridae*.
Роды — *Goniobasis*.
Семейство — *Viviparidae*.
Роды — *Cleopatra, Viviparus*.

В литературе описаны стригеидидные церкарии и от морских моллюсков сем. *Cerathidae* (*Cercaria ogatai* Jto, 1956 и *C. tymponotoni* Jto, 1956). Стригеидиды проявляют высокую специфичность к промежуточным хозяевам и обладают широким кругом дополнительных хозяев.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ХОЗЯЕВА

Круг дополнительных хозяев стригеидид чрезвычайно обширен и включает в себя как позвоночных, так и беспозвоночных. Мы не знаем еще ни одной группы дигеней с таким разнообразием дополнительных хозяев.

К настоящему времени зарегистрированы следующие дополнительные хозяева стригеидид, включая и резервуарных хозяев.

ОЛИГОХЕТЫ

Род — *Criodrilus*.

ПИЯВКИ

Роды — *Boreobdella, Glossiphonia, Haemiclepis, Helobdella, Herpobdella, Piscicola, Theromyzon*.

МОЛЛЮСКИ

Роды — *Bithynia, Bulimnea, Coretus, Fossaria, Limnaea, Planorbis, Physa, Radix, Stagnicola, Viviparus*.

НАСЕКОМЫЕ

Род — *Aeschna*.

КРУГЛОРОТЫЕ

Роды — *Lampetra, Petromyzon*.

РЫБЫ

Семейства: *Acipenseridae, Ameiuridae, Anguillulidae, Centrarchidae, Clupeidae, Cobitidae, Cottidae, Cyprinidae, Cyprinodontidae, Esocidae, Gadidae; Galaxiidae, Gasterosteidae, Gobiidae, Jotaluridae, Lepidosirenidae, Mugilidae, Mullidae, Osmeridae, Percidae, Percopsidae, Pleuronectidae, Salmonidae, Siluridae, Thymallidae*.

АМФИБИИ

Типичные дополнительные хозяева стригеидид — бесхвостые амфибии и их головастики. И лишь в единичных случаях метацеркарии были обнаружены у хвостатых амфибий. Многочисленные попытки экспериментально заразить хвостовых амфибий церкариями стригеидид давали негативный результат.

Отряд Хвостатые амфибии — *Urodela*.
Род — *Triturus*.
Отряд Бесхвостые амфибии — *Anura*.
Роды: *Bufo, Hyla, Leptodactylus, Microhyla, Oaeidozyga, Polypedates, Rana, Xenopus*.

РЕПТИЛИИ

К настоящему времени из класса рептилий зарегистрированы дополнительными хозяевами стригеидид почти исключительно змеи, главным образом из семейства ужовых.

Отряд Черепахи — *Chelonia*.
Род — *Emys*.
Отряд Змеи — *Ophidia*.
Семейство ужовых — *Colubridae*.
Роды — *Thamnophis, Tropidonotus*.
Семейство гадюковых — *Viperidae*.
Род — *Vipera*.

ПТИЦЫ

Птицы как облигатные дополнительные хозяева известны только для вида *Strigea falconis*. Во всех других случаях птицы играют роль резервуарных хозяев, не обязательных в биологическом цикле. Метацеркарии *S. falconis* найдены у птиц 15 отрядов.

Отряды: *Anseriformes, Charadriiformes, Ciconiformes, Columbiformes, Colymbiformes, Coraciiformes, Falconiformes, Galliformes, Gaviiformes, Lariformes, Passeriformes, Pelecaniformes, Ralliformes, Strigiformes, Upupiformes.*

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

В настоящее время известен только один род стригеидид, для видов которого млекопитающие являются облигатными дополнительными хозяевами — род *Alaria*. Изученные биологические циклы пяти видов рода показывают, что дополнительными и дефинитивными хозяевами видов рода *Alaria* являются одни и те же виды млекопитающих. Мы считаем это закономерностью, присущей всему роду *Alaria*.

Кроме того, имеются факты обнаружения у млекопитающих метацеркариев стригеидид птиц. В этом случае млекопитающие несут функцию резервуарных хозяев, участие которых в онтогенезе трематод птиц не обязательно.

Среди млекопитающих представители только двух отрядов известны как дополнительные хозяева стригеидид.

Отряд Хищные — *Carnivora.*

Роды: *Canis, Felis, Fennecus, Galichthis, Ictis, Lutra, Lynx, Martes, Mephitis, Mustela, Nasua, Nyctereutes, Procyon, Taxidea, Thous, Urocyon, Vulpes.*

Отряд Грызуны — *Rodentia.*

Роды: *Apodemus, Arvicola, Microtus, Mus, Ondatra, Peromyscus, Rattus.*

В биологическом цикле некоторых стригеидид принимает участие так называемый вставочный — интеркалярный хозяин, в теле которого формируется личинка мезоцеркарий. Мезоцеркарий к настоящему времени описан у родов *Alaria* и *Strigea*. По нашим предположениям, мезоцеркарий имеется также и у рода *Codonocephalus.*

Облигатными вставочными хозяевами стригеидид зарегистрированы только бесхвостые амфибии.

Отряд — Бесхвостые амфибии — *Anura.*

Роды: *Bufo, Hyla, Leptodactylus, Pelobates, Pseudacris, Rana.*

Для мезоцеркариев стригеидид характерен чрезвычайно широкий круг резервуарных хозяев, которыми могут быть в принципе любые позвоночные животные от амфибий до млекопитающих включительно. Попытки заразить мезоцеркариями *Alaria* рыб были неудачными. Естественное заражение также с достоверностью не обнаружено.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ СТРИГЕИДИД

ЛОКАЛИЗАЦИЯ МАРИТ

Стригеидиды являются паразитами органов пищеварения и довольно строго придерживаются определенных участков пищеварительного тракта. При интенсивном заражении они могут менять свою нормальную локализацию и встречаться в несвойственных для них участках кишечной трубки. Ниже перечисляются органы, в которых локализуются стригеидиды.

В ротовой полости, зобе и пищеводе мариты стригеидид в норме не локализуются.

1. Желудок. В этом органе обитает небольшое число видов, в их числе в желудке рептилий — *Polycotyle ornata*, а в желудке птиц — *Crassiphiala bulboglossa*, в желудке млекопитающих — *Braunina cordiformis* и *Fibricola minor.*

2. Тонкие кишки рептилий, птиц, млекопитающих. Здесь локализуется подавляющее число видов стригеидид, за небольшим исключением.

3. Толстая кишка птиц. Здесь локализуется небольшое число видов, например *Cotylurus communis, C. platycephalus, Scolopacitrema cubrensis, Uvulifer denticulatus, Strigea rhodensis.*

4. Фабрициева сумка и клоака птиц. В этих органах локализуются виды, большинство которых обитает так же и в толстой кишке. К ним относятся виды — *C. communis, C. platycephalus, C. raabei.*

5. Печень птиц. В печени был обнаружен Сэндграундом (Sandground, 1934) вид *Nematostrigea hepatica.* Повторно вид был найден в кишечнике.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ЛИЧИНОК

Спороцисты развиваются в «печени» брюхоногих моллюсков. Очень длинные нитевидные спороцисты могут выходить одним концом за пределы «печени», однако второй их конец остается в железе вблизи кишки.

Мезоцеркарии локализуются под покровами, в мускулатуре, под серозными покровами полости тела и внутренних органов бесхвостых амфибий, в жировой ткани. В теле резервуарных хозяев могут локализоваться в самых различных органах, но при этом наблюдается известная избирательность к органам или системам органов у различных классов позвоночных и беспозвоночных.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ МЕТАЦЕРКАРИЕВ

В теле позвоночных:

1. У рыб — кожные покровы, слизистая глазного дна и ротовой полости, плавники, хрусталик и стекловидное тело глаз, мускулатура, на серозных покровах полости тела и внутренних органах, в черепной полости, в полости желудочков головного мозга, в ткани хорды, в тканях паренхиматозных органов, в гонадах.

2. У амфибий — под кожей, в мускулатуре, на серозных покровах внутренних органов и полости тела, в жировом теле гонад, в спинномозговом канале и миэлиновой оболочке спинного мозга, в тканях гонад и других органов.

3. У рептилий — под кожей, в мускулатуре, на серозных покровах полости тела и органов, в тканях паренхиматозных органов.

4. У птиц — под фасциями мышц, под кожей.

5. У млекопитающих — подкожная клетчатка, мускулатура, под серозными покровами полости тела и органов, на брыжейке, в паренхиме легких.

В теле беспозвоночных:

1. У олигохет — просветы крупных кровеносных сосудов.
2. У пиявок — лакунарная система, паренхима тела, гонады.
3. У моллюсков — «печень», гермафродитная железа, ткань мантии.

КРАТКИЕ СВЕДЕНИЯ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ СТРИГЕИДИД

ЯЙЦО

Яйца стригеидид отличаются своей величиной. Их длина, как правило, превышает 0,1 мм. Эта особенность сохраняется и у мелких форм, ширина тела которых не достигает и 0,4 мм. Яйца имеют тонкую податливую

оболочку, соломенно желтого или светло-бурого цвета. Свежевыделенное яйцо содержит зиготу, окруженную многочисленными желточными клетками. Дробление и формирование эмбриона протекает во внешней среде.

Благодаря своей величине число яиц в матке невелико и лишь у крупных форм достигает нескольких десятков и даже сотен экземпляров. У мелких циатокотилид в матке развивается только одно яйцо. Однако в этом случае наблюдается высокий темп откладки яиц, что поддерживает плодовитость этих видов на определенном уровне.

МИРАЦИДИЙ

Мирацидий стригеидид свободноживущая, активная личинка. Тело мирацидия почти полностью покрыто ресничками, за исключением апикальной части и иногда области расположения «глазков». Поверхность тела мирацидия образована четырьмя рядами эпителиальных клеток. Число клеток каждого ряда, по-видимому, константно и может быть использовано в качестве таксономического признака. Строение мирацидия изучено у ограниченного числа видов, что затрудняет сделать категорические выводы.

У видов семейств *Strigeidae* и *Diplostomatidae* число эпителиальных клеток мирацидия равно 21, которые располагаются по рядам следующим образом: $6+8+4+3=21$. У представителей семейства *Alariidae* клетки располагаются соответственно: $6+9+4+3=22$. Строение мирацидия других семейств не изучено.

Мирацидий снабжен парой «глазков», имеющих вид пигментных чаш, снабженных «хрусталиком». Протонефридиев две пары. Их объединенный проток открывается вблизи границы клеток третьего и четвертого ряда.

У мирацидиев некоторых видов стригеат отмечен положительный фототаксис.

СПОРОЦИСТЫ

Матиас (Matihias, 1925) установил, что у вида *Cotylurus cornutus* имеется три типа спороцист, каждый из которых представляет собой самостоятельное поколение. Внедрившийся в тело моллюска мирацидий превращается в примитивную спороцисту (sporocysta primitif), внутри которой не заметно ни полости, ни зародышей. Примитивная спороциста растет, удлиняется, а затем делится путем перетяжки на части, каждая из которых представляет собой самостоятельную первичную спороцисту. Внутри последних формируется полость (гоноцель), содержащая зародыши будущих вторичных спороцист, которые впоследствии дадут поколение церкариев.

Недостаток фактических данных не позволяет пока считать открытую Матиасом способность спороцист к бесполому делению правилом для всех стригеидид. Однако этот факт заслуживает внимания биологов, поскольку до последнего времени бесполое размножение дигеней не признавалось.

Спороцисты стригеидид отличаются нитевидной формой. Родильное отверстие спороцист располагается вблизи переднего конца тела, у некоторых циатокотилят оно может открываться апикально. Спороцисты обычно бывают прикреплены одним концом к тканям моллюска, второй конец остается свободным. Тело спороцисты способно к энергичным, хотя и однообразным движениям.

Редии у стригеидид отсутствуют. Фауст (1922), говоря о метацеркарии *Cotylurus flabelliformis* = *Tetracotyle flabelliformis* (Faust, 1917), указывает, что развитие метацеркария протекает внутри редий. Эта мысль

о существовании редий в биологических циклах стригеидид была воспринята другими исследователями. Проникла она и в отечественную литературу. Источником подобной ошибки мог послужить факт обнаружения метацеркария внутри редий каких-либо дигеней. Подобные случаи регистрировались многократно. Все последующие исследования и наблюдения над биологическими циклами трематод указывают на отсутствие редий в онтогенезе стригеидид.

ЦЕРКАРИЙ

Церкарии стригеидид относятся к группе вилохвостых фарингеальных церкариев (фарингеальные фуркоцеркарии). Наличие фарикса отличает церкариев стригеидид от морфологически близких им церкариев шистозоматид.

Передний конец тела церкариев занят так называемым терминальным органом, ошибочно иногда именуемым «ротовой присоской». Не вдаваясь в дискуссию о том, насколько удачен этот термин («терминальный орган»), мы пользуемся им в своих описаниях, поскольку он прочно вошел в литературу. Орган одет снаружи вооруженной шипами кутикулой и снабжен специальной мускулатурой, благодаря которой он способен вворачиваться внутрь и выворачиваться наружу. Терминальный орган является перфораторным аппаратом, обеспечивающим церкарию внедрение в ткани хозяина. Ротовое отверстие открывается терминально или субтерминально. В толщу органа проходят протоки пенетральных желез.

Мы описали в общих чертах строение терминального органа, который наблюдается у стригеидид и диплостоматид. У примитивных стригеидид из подотряда *Cyathocotylata* терминальный орган напоминает ротовую присоску.

Брюшная присоска характерна для церкариев стригеат и не характерна для церкариев циатокотилят. По этой причине последних нередко относят к группе моностомных фуркоцеркариев, хотя брюшная присоска может отсутствовать и у церкариев, которые по всем прочим признакам сходны с церкариями дистомными. Подобным примером могут служить церкарии диплостоматид родов *Posthodiplostomum*, *Crassiphiala* и *Uvulifer*.

Интересно отметить, что моностомность церкариев указанных родов трематод кореллируется с редукцией кишечника. Ствол хвоста церкариев стригеидид приблизительно равен по длине телу церкария или превосходит его. Очень часто ствол несет ряды хвостовых щетинок, являющихся, по современным данным, сенсорными органами. У церкариев стригеидид и диплостоматид внутри ствола хвоста заметны каудальные или хвостовые тельца, количество которых, как правило, константно. У алярид каудальные тельца описаны только у вида *Alaria arisaemoidas* (Pearson, 1956), в то время как у церкариев *A. intermedia* и *A. mustelae* они отсутствуют. Отсутствуют они также у церкариев алярид родов *Pharyngostomum* и *Fibricola*.

Фурки (вилки) хвоста у церкариев стригеидид хорошо развиты. Одевающая их кутикула гладкая или вооружена тонкими шипиками.

У некоторых церкариев циатокотилят фурки хвоста оторочены плавательной мембраной. Мембрана в виде одного или двух килей может простираться вдоль всей длины фурок (церкарий *Prohemistomum vivax*) или короче их половины (церкарий *Szidatia joyeuxi*).

Внедрение церкариев в тело хозяев осуществляется при помощи терминального органа и благодаря действию секрета пенетральных желез (желез проникновения). Исследования Т. А. Гинецинской (1950) показали, что секрет желез содержит гиалуронидазу. Наличие этого фермента опреде-

ляет лизирующее действие секрета на ткани хозяина. Возможно, что со временем будут открыты в секретах пенетральных желез и другие ферменты. Число железистых клеток и их расположение имеет таксономическое значение. В подотряде *Strigeata* эти признаки являются родовыми. У церкариев циатокотилят железистый аппарат изучен еще слабо, и мы воздерживаемся от каких-либо обобщений.

В подотряде *Strigeata,* у описанных к настоящему времени церкариев пенетральные железы состоят из двух, трех и четырех пар клеток. Церкарии с двумя парами клеток известны в семействах *Strigeidae, Diplostomatidae и Alariidae.* Они описаны у родов *Cotylurus, Diplostomum, Hysteromorpha, Alaria, Pharyngostomum* и *Fibricola.* Три пары железистых клеток зарегистрированы у родов *Posthodiplostomum, Crassiphiala* и *Uvulifer* в семействе *Diplostomatidae* и у рода *Apharyngostrigea* в семействе *Strigeidae.* Четыре пары пенетральных желез известны только в семействе *Strigeidae* у родов *Strigea* и *Apatemon.* Известны церкарии стригеидид с пятью парами пенетральных желез. По нашим предположениям, такими церкариями обладает вид *Codonocephalus urnigerus.* Известны среди фуркоцеркариев виды с одной парой пенетральных желез. Примером может быть *Cercaria markewitschi* Tschernogorenko-Bidulina, 1958. Церкарий найден М. И. Черногоренко-Бидулиной у моллюсков — *Planorbis planorbis* из Днепра. Систематическое положение церкария не установлено.

Клетки пенетральных желез занимают различное, характерное для каждого рода положение относительно брюшной присоски. Кроме того, клетки правой и левой половины тела по-разному могут группироваться между собой.

У церкариев циатокотилят пенетральные железы имеют вид небольших грушевидных клеток с заметными выводными протоками. Клетки каждой половины тела располагаются обычно в виде двух групп, лежащих латеральнее терминального органа и фаринкса или вблизи кишечной вилки.

Протоки железистых клеток соединяются в пучки. У стригеат такие пучки всегда парные; у циатокотилят, наряду с парными протоками, может быть и непарный пучок, например образованный от соединения протоков клеток, занимающих область кишечной вилки. Пучки протоков пронизывают терминальный орган и открываются латерально возле ротового отверстия. Непарный пучок у церкариев циатокотилят открывается, по-видимому, с дорсальной стороны.

Экскреторная система церкариев стригеидид не отличается сложностью. Она образована тонкостенным экскреторным пузырем, от которого отходят правый и левый латеральные сосуды. В латеральные сосуды открываются верхний и нижний коллекторные сосуды, соединенные с капиллярами протонефридиев. Экскреторная система церкариев стригеат значительно отличается от системы церкариев циатокотилят. У стригеат латеральные сосуды заканчиваются приблизительно на уровне брюшной присоски. Между латеральными сосудами правой и левой половины тела иногда появляются одна или две поперечные комиссуры. Наличие или отсутствие поперечных комиссур, их число и расположение имеют таксономическое значение. (Подробнее об этом сказано в монографии К. И. Скрябина «Трематоды животных и человека», т. XIV, стр. 244—247).

У стригеид и диплостоматид с верхним коллекторным сосудом связаны, как правило, одна или две группы протонефридиев, с нижним коллекторным сосудом — три, при этом одна группа находится в стволе хвоста. В каждой группе от одного до двух протонефридиев. У церкариев рода *Alaria* с верхним и с нижним коллекторными сосудами связаны по три группы протонефридиев, по два протонефридия в каждой, и их экскреторная система отличается наибольшей сложностью. Число протонефридиев, проникающих в хвост, зависит от числа протонефридиев в группе и у стригеат не превышает двух.

У циатокотилят церкарии обладают удлиненными латеральными сосудами, уходящими к уровню кишечной вилки или фаринкса. Правый и левый сосуды соединены поперечной комиссурой, от которой отходит в каудальном направлении непарный медианный сосуд. Вблизи середины тела медианный сосуд дивергирует на две латеральные ветви, которые впадают в экскреторный пузырь. Медианный сосуд лежит дорсальнее латеральных сосудов. Участки сосудов, аналогичные верхнему и нижнему коллекторным сосудам церкариев стригеат, несут в большинстве по три, реже по две, группы протонефридиев с тремя, реже двумя, протонефридиями в каждой группе. Соответственно в ствол хвоста заходят три, реже два, протонефридия. В целом, экскреторная система церкариев циатокотилят сложнее таковой стригеат.

Нервная система церкариев изучена плохо и в описаниях не фигурирует. К органам чувств церкариев следует отнести чувствительные щетинки, которые мы именуем «тигмохеты». Следует ли отнести к рецепторам «глазки», остается неясным. «Глазки» имеют вид бесцветных пузырьков, расположенных латеральнее протоков пенетральных желез в пространстве между кишечной вилкой и передним краем брюшной присоски. Функция их не установлена. «Глазки» зарегистрированы только у стригеат и не встречаются у циатокотилят. К настоящему времени они известны у церкариев родов *Apatemon, Cotylurus, Posthodiplostomum, Uvulifer.* Таксономическое значение этого признака не изучено.

Церкарии стригеидид являются свободноживущей, активной (агрессивной) личинкой. Они адаптированы к жизни в воде, к прикреплению к хозяину, к внедрению в ткани хозяина и к миграциям к месту нормальной локализации следующей стадии. Благодаря подвижному хвосту, фуркам и ундулирующим мембранам, а так же щетинкам хвоста, церкарии способны плавать или парить в воде. Они обладают фото-, гео- и реотаксисами.

МЕЗОЦЕРКАРИЙ

Мезоцеркарий является личинкой, которая вклинивается в жизненном цикле между церкарием и метацеркарием. К настоящему времени мезоцеркарии найдены у видов родов *Strigea* и *Alaria*, т. е. у сравнительно молодых и прогрессивных групп стригеидид. В других отрядах дигеней мезоцеркарии с достоверностью не установлены. Морфологически мезоцеркарии сходны с церкариями и представляют собой как бы увеличенное тело последних. Они обладают теми же органами, что и церкарий, за исключением, пожалуй, «глазков». Число пенетральных желез и их топография у мезоцеркария сходны с таковыми церкария. Так же, как и у церкария, у них отсутствует вторичная экскреторная система и в теле не встречается известковых телец. Сходным бывает и вооружение терминального органа, тела и брюшной присоски. В отличие от церкариев, у мезоцеркария имеется более сложная и более развитая экскреторная система, возникает цистогенный аппарат, образованный одноклеточными цистогенными железами, разбросанными в паренхиме у поверхности тела.

Мезоцеркарии обладают способностью к миграции. Секрет их пенетральных желез обладает высокой активностью, о чем можно судить по его лизирующему действию на ткани, что способствует быстрой миграции личинки сквозь ткани органов на значительные расстояния.

Мезоцеркарии стригеидид известны науке более ста лет, но их истинная природа установлена сравнительно недавно. В литературе ранее они фигурировали как виды сборного рода *Agamodistomum.*

В настоящее время известны мезоцеркарии у видов родов *Strigea* и *Alaria*. Первые имеют четыре пары пенетральных желез, вторые — две. В 1950 г. М. Н. Дубининой была описана еще одна форма — «мезоцеркария *Strigea* sp.» с пятью парами пенетральных желез от озерных лягушек дельты Волги. Мы предполагаем, что эта форма является мезоцеркарием трематоды *Codonocephalus urnigerus* (семейство *Strigeidae*).

Экскреторная система мезоцеркариев отличается большей сложностью, чем у церкариев. У мезоцеркариев рода *Alaria* с передним коллекторным сосудом связаны три группы протонефридиев, с задним — две пары. У рода *Strigea* число групп в том и другом случае равно двум. Число протонефридиев в группах различно: у рода *Strigea* это число кратное трем («фактор делимости» 3), у рода *Alaria* — кратное трем, шести, семи и восьми. Общее количество протонефридиев у мезоцеркариев разных родов от 30 до 160.

Во всех известных ныне случаях облигатными хозяевами мезоцеркариев являются бесхвостые амфибии (Anura). Формулы экскреторной системы мезоцеркариев: *Strigea elegans* (по Pearson, 1950) $2(3+3+3)+(3+3+3)+(3+3+3)+(3+3+3)=72$; *Alaria mustelae* (по Bosma, 1934) $2(3+3+3)+(3+3)=30$; *A. intermedia* (по Olivier and Odlaug, 1938) $2(4+4)+(4+4)+(4+4)+(4+4)+(4+4)=80$; *A. canis* (по Pearson, 1956); $2(6+6)+(6+6)+(6+6)+(6+6)+(6+6)+(6+6)=120$; *A. alata* (по Odening) $2(7+7)+(7+7)+(7+7)+(7+7)+(7+7)=140$; *A. arisaemoides* (по Pearson, 1956) $2(8+8)+(8+8)+(8+8)+(8+8)+(8+8)=160$.

МЕТАЦЕРКАРИЙ

Метацеркарии стригеидид отличаются таким разнообразием, которое не наблюдается ни в одной другой группе дигеней.

В отличие от существующего мнения мы не считаем метацеркариев трематод личинками. Процесс превращения церкария или мезоцеркария в метацеркария трематод сопровождается утратой личиночных органов и формированием всех тех органов и их систем, которые свойственны марите. Как указывалось, при превращении церкариев в метацеркариев происходит утрата хвоста, органов чувств, аппарата проникновения и фиксации, перестройка пищеварительного и экскреторного аппаратов и т. д. Одновременно с утратой личиночных, ценогенетических органов образуются органы фиксации и вооружение тела, развивается мускулатура, пищеварительная, экскреторная и нервная система того типа, строение которой характерно для взрослых трематод. У метацеркария развиваются органы половой системы. Этот процесс приостанавливается после того, как сформируются зачатки гонад, или продолжается до полного оформления всех органов половой системы. В последнем случае мы сталкиваемся с прогенетической формой метацеркария.

Явление прогенеза метацеркариев трематод свидетельствует о том, что между метацеркарием и маритой не может быть промежуточных стадий. Метацеркарий отличается от мариты своими размерами, степенью развития отдельных участков тела (например, сегментов) и отсутствием развитой, функционирующей половой системы. Прогенетические формы метацеркариев сглаживают и эти различия.

Приведенные выше аргументы свидетельствуют о том, что метацеркарии дигеней не являются личинками, а представляют собой молодые, ювенильные формы.

Применительно к метацеркариям полностью оправдывается мнение И. И. Ежикова, который писал: «...нужно считать совершенно нецелесообразным наименование личинками таких молодых форм, которые имеют в основном организацию взрослых животных и отличаются от последних величиной тела, наличием незначительных признаков недоразвития и немногочисленными приспособлениями, отсутствующими во взрослом состоянии» (Ежиков, 1939, стр. 262).

Метацеркарии стригеидид обладают всеми главнейшими признаками марит. У них в той или иной степени проявляются бисегментность тела и вентральная впадина, развит орган Брандеса, псевдоприсоски и их гомологи, сформирован комплекс протеолитических и проздетических желез. Если мариты лишены фаринкса, то и метацеркарии их также являются афарингеальными.

До того как была понята истинная природа метацеркариев, последние описывались под самостоятельными видовыми названиями, следствием чего явилась двойная система стригеидид — система для марит и система для метацеркариев. Систематики вынуждены мириться с подобным положением, которое будет существовать до тех пор, пока не будут найдены закономерности корреляции признаков метацеркариев с признаками марит.

К настоящему времени описано несколько родов метацеркариев. В большинстве случаев эти роды не совпадают с родами (genus) марит и объединяют виды нескольких родов, т. е. являются сборными. Брандес (Brandes, 1892) предложил родовым названиям метацеркариев стригеидид давать окончание «ulum». Это предложение встретило поддержку ряда авторов.

В литературе фигурирует девять родов метацеркариев стригеидид: в семействе *Strigeidae* — *Tetracotyle* и *Codonocephalus*, в семействе *Diplostomatidae* — *Diplostomulum, Tylodelphys, Neodiplostomulum, Posthodiplostomulum, Ornithodiplostomulum* и *Neascus*. Во всем подотряде *Cyathocotylata* фигурирует лишь один род метацеркариев — *Prohemistomulum*. В крупных семействах — *Proterodiplostomidae* и *Ophiodiplostomidae* — не описано ни одного рода метацеркариев. Нет названий и для метацеркариев видов семейства *Alariidae*. Ряд современных родов метацеркариев очень громоздки и несовершенны. Например, род *Tetracotyle* включает в себя виды марит родов — *Strigea, Apatemon, Cotylurus* и *Apharyngostrigea*, род *Diplostomulum* — виды родов *Diplostomum, Bolbophorus, Hysteromorpha, Fibricala, Pharyngostomum*; род *Neascus* — виды родов *Crassiphiala, Uvulifer, Neodiplostomum, Mesoophorodiplostomum*.

Все это говорит о том, что современная система метацеркариев стригеидид несовершенна и нуждается в коренной перестройке.

Большинство метацеркариев стригеидид — инцистированные формы. Виды родов *Diplostomulum* и *Tylodelphys* локализуются свободно в хрусталике и стекловидном теле глаз, полостях головного и спинного мозга рыб и амфибий.

Оболочки цист образуются из секрета, выделяемого цистогенными железами. Метацеркарии родов *Tetracotyle* и *Prohemistomulum* имеют толстостенные прозрачные гиалиновые цисты хрящевой или желатинозной консистенции. При набухании в воде заметна слоистость стенок цисты. Такие цисты очень прочны и разрушаются с трудом. У *Tetracotyle* из моллюсков стенка цисты плотно прирастает к телу метацеркария, у большинства же видов циста напоминает скорлупу ореха, в полости которой лежит подвижный метацеркарий.

Инцистированные метацеркарии из семейства *Diplostomatidae* заключены в просторные, тонкостенные, податливые цисты. При скоплении нескольких метацеркариев может образоваться единая сборная циста (синциста) с несколькими метацеркариями внутри.

Метацеркарии стригеидид являются энергичной, подвижной формой. Для рода *Neodiplostomulum* установлена способность к миграции по тканям и органам резервуарного хозяина, например, заражение видами этого рода рептилий и грызунов от амфибий. Известны случаи миграции сквозь стенку кишечника у метацеркариев родов *Tetracotyle* и *Codonocephalus*. Механизм проникновения метацеркариев сквозь ткани не изучен. Он, по-видимому, связан с лизирующим действием на ткани секрета желез метацеркариев, поскольку последние не имеют механического перфораторного аппарата.

РЕЗЕРВУАРНЫЙ ПАРАЗИТИЗМ У СТРИГЕИДИД

Как уже указывалось, в биологическом цикле стригеидид могут принимать участие три или четыре облигатных хозяина. Кроме того, в цикл могут включаться и резервуарные хозяева.

Резервуарные хозяева в биологии гельминтов играют большую роль, которая в основном состоит в следующем.

1. Концентрация инвазии, что обеспечивает более высокую интенсивность инвазии дефинитивного хозяина.
2. Транспортировка инвазии от промежуточных хозяев к дефинитивному, что повышает вероятность заражения последнего.
3. Создание возможности для расширения стаций, занятых хозяевами гельминта, т. е. вовлечение в круговорот инвазии обитателей различных стаций.
4. Создание возможностей для расширения круга хозяев.

К. И. Скрябин и Р. С. Шульц дают такое определение резервуарным хозяевам: «Тех животных, в которых не происходит развитие паразита, а имеет место лишь его накопление в инвазионной стадии, мы называем резервуарными хозяевами...» (Скрябин и Шульц, 1940, стр. 195). В этом определении подчеркнуто главное — отсутствие развития гельминта в теле резервуарного хозяина. Но авторы не указали, какое содержание они вкладывают в понятие «развитие». Это привело к попыткам ревизовать определение резервуарного паразитизма, сделанное Скрябиным и Шульцем, на том основании, что встречаются случаи, когда гельминты в теле резервуарного хозяина изменяются в размерах и совершают миграции.

Мы считаем мнение Скрябина и Шульца правильным. Такой основной признак резервуарного хозяина, как отсутствие в его теле развития гельминта, нами понимается как отсутствие перехода гельминта в следующую стадию. Такой переход всегда совершается в теле облигатного хозяина.

Среди стригеидид особенно широко явление резервуарного паразитизма проявляется у мезоцеркариев видов рода *Alaria*. Так, резервуарным хозяином мезоцеркария *A. alata* может в принципе быть любое позвоночное из класса амфибий, рептилий птиц, млекопитающих. Широк также круг резервуарных хозяев у метацеркариев, паразитирующих в амфибиях. Исследования, проведенные разными авторами в дельте Волги, показывают, что от головастиков и молодых озерных лягушек заражаются метацеркариями *Tetracotyle strigis, T. sphaerula, Neodiplostomulum major* и *N. minor* старые особи того же вида амфибий и ужы, метацеркариями *N. major* и *N. minor* могут заражаться птицы и млекопитающие, поедающие инвазированных лягушек. Подобное заражение наблюдается как в природе, так и в эксперименте. Ежи заражаются метацеркариями *Tetracotyle strigis* от амфибий и ужей. В последнем случае еж является вторичным резервуарным хозяином, поскольку ужи сами получили инвазию от амфибий. Очень легко с большим процентом приживаемости происходит заражение рептилий от амфибий.

СВЕРХПАРАЗИТИЗМ У СТРИГЕИДИД

Явление сверхпаразитизма (суперпаразитизм) среди гельминтов встречается довольно часто. Оно зарегистрировано во всех классах гельминтов, в том числе и у трематод. Известны случаи сверхпаразитизма и у стригеидид. До недавнего времени почти все эти случаи касались фактов паразитирования метацеркариев рода *Tetracotyle* внутри спороцист и редий различных дигеней в теле моллюсков. Развитие метацеркариев внутри личинок трематод внешне протекало так же, как и в тканях моллюска.

Подобные случаи сверхпаразитизма были замечены исследователями в прошлом веке, но о природе этого явления долгое время существовало ложное мнение, которое порождало ложный взгляд и на все развитие стригеидид. Итогом таких ошибочных представлений явилась теория об особом, метастатическом типе развития стригеидид, отличном от типов развития остальных трематод. Согласно этой теории, метацеркарии стригеидид развиваются непосредственно из мирацидия в теле моллюска, минуя промежуточные стадии. Теория господствовала среди крупных систематиков конца прошлого века и была опровергнута экспериментами Лутца (Lutz, 1921) и Рушковского (Ruszkowski, 1922) лишь в 20-х годах текущего столетия.

В работе 1923 г. К. И. Скрябин описал случай паразитирования личинки нематоды в паренхиме неполовозрелой диплостоматиды *Hemistomum asoviensis* Skrjabin, 1923 из кишечника кошки.

Очень интересное явление сверхпаразитизма описано М. Н. Дубининой (1956) у метацеркариев *Tetracotyle variegata* (метацеркарий *Cotylurus pileatus* — паразит кишечника чаек). Метацеркарии локализовались в субкутикулярном слое, реже в паренхиме, плероцеркоидов ремнецов из полости тела карповых рыб. Нормально метацеркарий *T. variegata* локализуется под серозными покровами тела и органов многих пресноводных рыб. Исследования Дубининой показали, что сверхпаразитизм у *T. variegata* имеет широкое распространение. Метацеркарии найдены у плероцеркоидов *Ligula colymbi* из полости тела пескаря и щиповки, у плероцеркоидов *L. intestinalis* и *Digramma interrupta* из полости тела леща в Переяславском озере, дельтах Волги и Дуная, в водоемах Эстонской и Украинской ССР. Интенсивность инвазии достигала 257 экз. Метацеркарии имели нормальный вид. Дубинина обращает внимание на то обстоятельство, что при сильном заражении плероцеркоидов сами рыбы во многих случаях не были инвазированы *T. variegata* и также на то, что метацеркарии в плероцеркоидах не инцистируются. Автор объясняет эти факты тем, что «...условия для существования этого сверхпаразита в данной среде оказываются подходящими» (Дубинина, 1956, стр. 1141).

Дубинина так определяет дальнейшую судьбу метацеркариев. При попадании вместе с плероцеркоидом в кишечник птицы метацеркарии погибают, если хозяин для них неспецифичный, или выходят в просвет кишечника и развиваются, если птица окажется специфичным хозяином.

ЯВЛЕНИЕ ПРОГЕНЕЗА

Прогенез для стригеидид не характерен. Биологическая роль этого явления состоит в том, что прогенетическое развитие метацеркария сильно укорачивает сроки созревания мариты и, следовательно, сокращает биологический цикл. Это является одним из путей повышения плодовитости гельминта.

Среди стригеидид прогенез отмечен только у метацеркария *Codonocephalus umigerus*. Прогенез неполный. Метацеркарий имеет сформированную, но не функционирующую половую систему.

Метацеркарий *C. urnigerus* достигает зрелости в кишечнике дефинитивного хозяина менее чем за двое суток. Это самый короткий срок созревания, который известен для стригеидид.

Настоящая работа не охватывает всего обширного круга вопросов биологии и онтогенеза трематод отряда *Strigeidida*. Но мы надеемся, что обобщение хотя бы части сведений помогут исследователям быстрее разобраться в сложных вопросах развития стригеидид и тем самым полнее изучить эту важную в практическом и интересную в теоретическом отношении группу гельминтов.

И. И. СУМЕНКОВА

ЗАВИСИМОСТЬ ДИНАМИКИ ФАУНЫ НЕМАТОД ШАМПИНЬОНОВ ОТ УСЛОВИЙ ИХ КУЛЬТИВИРОВАНИЯ

Снижение урожая шампиньонов под влиянием нематод было впервые описано Ньюстид (Newstead, 1906), который показал, что разрушение мицелия вызывает вид из рода *Ditylenchus* (цит. по Coodey, 1960).

В последующих работах (Lambert, Steiner, Drechsler, 1949; Seinhorst и Bels, 1951; Cairns, 1955) было показано, что основными вредителями шампиньонов являются нематоды из рода *Ditylenchus*, которых относили к виду *D. destructor*. В 1958 г. Гуддей описал из мицелия шампиньонов новый вид — *D. myceliophagus*. Очень часто вредителями мицелия шампиньонов оказываются виды рода *Aphelenchoides*. Из шампиньонного компоста описан ряд видов *Aphelenchoides*: *A. composticola* и *A. saprophilus* — (Franklin, 1957); *A. winchesi* var. *diversus*, *A. oxurus*, *A. spinosus* — (Paesler, 1957) и др. Есть сообщения о повреждениях мицелия шампиньонов *A. limberi* (Hooper, 1962). В шампиньонном компосте обнаружены нематоды семейства *Neotylenchidae*: *Deladenus obesus* — (Paesler, 1957); семейства *Aphelenchidae* — *Paraphelenchus myceliophthorus* — (Goodey, 1960). Все перечисленные выше нематоды — типичные микогельминты, сосущие мицелий грибов и резко снижающие урожайность этой культуры. В 1956 г. появилась работа Ван Хаут «Мицелий шампиньонов как индикатор влияния сапробиотических нематод в компосте». Ван Хаут показал влияние численности нематод рода *Rhabditis* на состояние мицелия. При развитии очень больших популяций рода *Rhabditis* состояние мицелия резко ухудшается, урожайность шампиньонов снижается. В 1957 г. данные Ван Хаут были подтверждены Паслером. Он же обнаружил сукцессию нематод в шампиньонном компосте. В 1933 г. Штейнер (Steiner) обнаружил поражение плодовых тел шампиньонов *Cruznema lambdiensis*.

В отечественной литературе нам не известно ни одной работы по нематодам культуры шампиньонов. Культивирование шампиньонов в Советском Союзе началось сравнительно недавно и с каждым годом все больше расширяется. Возможность выращивать шампиньоны в теплице в зимние месяцы, в период отсутствия основных культур (огурцов и помидоров), приобретает особый интерес и дает возможность расширять культивирование шампиньонов. В 1959 г. сотрудники подмосковного совхоза «Заречье» обратились в Гельминтологическую лабораторию АН СССР с просьбой помочь выяснить причину слабого плодоношения шампиньонных гряд и гибели шампиньонов. При обследовании грибов и компоста было обнаружено большое количество нематод из рода *Rhabditis*, которые, по-видимому, отрицательно влияют на состояние мицелия шампиньонов.

МЕТОДИКА И ОБЪЕМ РАБОТЫ

В 1961 г. началось тщательное обследование шампиньонов в совхозе «Заречье» на нематод. Обследованию подвергались: 1) исходные материалы для мицелия шампиньонов (конский навоз из зареченской конюшни без соломы и перебитый с соломой); 2) посадочный мицелий; 3) исходные материалы для шампиньонного компоста (навоз с бойни мясокомбината им. Микояна и почва, предназначенная для покрывания гряд); 4) культура шампиньонов на грядах в теплице; 5) культура шампиньонов в ящиках. В двух последних случаях обследовалась навозная часть компоста, покрывающая почва и плодовые тела шампиньонов (здоровые и больные).

Пробы брались регулярно через 7—10 дней, начиная с момента заготовления навоза для шампиньонов и кончая выбрасыванием компоста из теплиц и ящиков.

Каждая проба бралась следующим образом: компост, покрывающая почва, грибы или навоз собирались в полиэтиленовый мешочек понемногу из разных участков теплицы, из разных ящиков или разных участков навозного бурта. В лаборатории собранный таким образом материал высыпался в ящик, тщательно перемешивался, навоз измельчался при помощи ножниц. Из перемешанного компоста, почвы или навоза через воронку Бермана пропускались три пробы по 50 см³. Таким образом, каждый материал исследовался в трех повторностях по 50 см³. Всего в совхозе «Заречье» было собрано: конского навоза из заречьенской конюшни 8 проб — 24 пробирки; посадочного мицелия 2 пробы — 6 пробирок; навоза с бойни 26 проб — 78 пробирок; почвы, предназначенной для покрывания, 7 проб — 21 пробирка; культура шампиньонов на грядах в теплице: а) навозной части шампиньонного компоста 16 проб — 48 пробирок; б) покрывающей почвы 8 проб — 24 пробирки; культура шампиньонов в ящиках: а) навозной части шампиньонного компоста 21 проба — 63 пробирки; б) покрывающей почвы 17 проб — 51 пробирка.

Камеральная обработка материала проводилась следующим образом: из пробирок, содержащих небольшое количество нематод (до 150 экз.), все они выбирались на предметные стекла в смесь глицерина с дистиллированной водой 1/10, подкрашенную полихромной синькой и определялись под микроскопом. При большом количестве нематод последние сначала подсчитывались в счетной камере, разграфленной на чашке Петри с плоским дном. Подсчитывались все сразу или, при очень большом количестве нематод (больше 2—3 тыс), подсчитывались порционным методом: пересчетом. Из этих пробирок выбирались на предметные стекла и просматривались под микроскопом обычно 100 экз. нематод.

Поскольку нами каждая проба бралась и обрабатывалась в трех повторностях, то количественные данные, представляемые нами по каждой пробе и каждому виду, являются средним арифметическим из трех чисел.

Используемая нами методика количественного учета нематод не идеальна и не дает возможности подсчитать количество нематод на единицу объема с точностью до единицы и даже до 100 единиц. Воронки Бермана, применяемые для извлечения нематод, не дают 100% выхода. Таким образом, с самого начала вносится определенная ошибка во все количественные расчеты. Но одна и та же методика, применяемая на протяжении всей работы, дает сравнимые результаты, а взятие каждой пробы в трех повторностях, безусловно, дает более точное представление о распределении нематод в данном материале, чем однократное исследование. Применяемая нами методика позволяет судить лишь о порядке количества нематод в данном объеме (десятки, сотни, тысячи, десятки тысяч экземпляров и т. д.) и о характере изменения в соотношениях различных видов.

ФАУНА НЕМАТОД ШАМПИНЬОНОВ И ХАРАКТЕР ЕЕ ИЗМЕНЕНИЯ

Список нематод, обнаруженных в культуре шампиньонов в совхозе «Заречье» в ящиках и на грядах в теплице

1. *Plectus communis* Bütschli, 1873
2. *Monhystera filiformis* Bastian, 1865
3. *Prismatolaimus intermedius* (Bütschli, 1873)
4. *Mononchus longicaudatus* (Cobb, 1893)
5. *Eudorylaimus obtusicaudatus* (Bastian, 1865)
6. *E. paraobtusicaudatus* (Micoletzky, 1922)
7. *E. pratensis* (de Man, 1880)
8. *E. acuticauda* (de Man, 1880)
9. *Mesodorylaimus bastiani* (Bütschli, 1873)
10. *Rhabditis brevispina* (Claus, 1862)
11. *Rh. buetschlii* de Man, 1876
12. *Rh. elongata* (A. Schneider, 1866)
13. *Rh. filiformis* Bütschli, 1873
14. *Rh. oxycerca* de Man, 1895
15. *Rh. pseudoxycerca* Goodey, 1929
16. *Pelodera cylindrica* (Cobb, 1898)
17. *P. teres* A. Schneider, 1866
18. *Cruznema lambdiensis* (Maupas, 1919)
19. *Rhabditoides inermiformis* (Osche, 1952)
20. *Mesorhabditis spiculigera* (Steiner, 1936)
21. *M. inarimensis* (Meyl, 1953)
22. *M. monhystera* (Bütschli, 1873)
23. *Diploscapter coronata* (Cobb, 1893)
24. *Bunonema rüehmi* Sachs, 1949
25. *B. scheucherae* Sachs, 1949
26. *B. stammeri* Sachs, 1949
27. *B. steineri* Stefanski, 1924
28. *Diplogasteritus austriacus* (Fuchs, 1938)
29. *Diplogastrellus gracilis* (Bütschli, 1876)
30. *D. monhysteroides* (Bütschli, 1874)
31. *Pristionchus lheritieri* (Maupas, 1919)
32. *Eudiplogaster striatus* (Bütschli, 1876)
33. *Paroigolaimella spirifer* (Skwarra, 1921)
34. *Oigolaimella winchesi* (Goodey, 1929)
35. *Cephalobus persegnis* Bastian, 1865
36. *C. nanus* de Man, 1880
37. *Eucephalobus oxyuroides* (de Man, 1876)
38. *E. paracornutus* De Coninck, 1943
39. *E. latus* (Cobb, 1906)
40. *E. longicaudatus* (Bütschli, 1873)
41. *E. striatus* (Bastian, 1865)
42. *Acrobeles ciliatus* Linstow, 1877
43. *Acrobeloides buetschlii* (de Man, 1884)
44. *A. emarginatus* (de Man, 1880)
45. *A. obliquus* (Thorne, 1925)
46. *A. tricornis* (Thorne, 1925)
47. *Chiloplacus symmetricus* (Thorne, 1925)
48. *Ch. lentus* (Maupas, 1900)
49. *Cervidellus insubricus* (Steiner, 1914)
50. *Cervidellus devimucronatus* Sumenkova n. sp.
51. *Panagrolaimus rigidus* (A. Schneider, 1866)
52. *P. subelongatus* (Cobb, 1914)
53. *Panagrolaimus* sp.
54. *Micronma* sp.
55. *Tricephalobus steineri* (Andrássy, 1952)
56. *Cheilobus quadrilabiatus* Cobb, 1924
57. *Aphelenchus avenae* Bastian, 1865
58. *Aphelenchoides composticola* Franklin, 1957
59. *Aph. limberi* Steiner, 1936
60. *Aph. helophilus* (de Man, 1880)
61. *Aph. subtenuis* (Cobb, 1926)
62. *Seinura tenuicaudata* (de Man, 1895)
63. *S. demani* (Goodey, 1928)
64. *S. diversa* (Paesler, 1957)
65. *Aglenchus costatus* (de Man, 1921)
66. *Filenchus filiformis* (Bütschli, 1873)
67. *Ditylenchus myceliophagus* J. B. Goodey, 1958
68. *D. intermedius* (de Man, 1880)
69. *Tylenchorhynchus ewingi* Hopper, 1959
70. *Deladenus obesus* Thorne, 1941
71. *Hexatylus viviparus* Goodey, 1926
72. *Paratylenchus hamatus* Thorne et Allen, 1950

К настоящему времени обработка материала по фауне нематод шампиньонов из совхоза «Заречье» завершена не полностью, поэтому список нематод, приводимый выше, нельзя считать окончательным.

Прежде чем перейти к характеристике фауны нематод шампиньонов и шампиньонного компоста, к характеру формирования и развития этой фауны, целесообразно проследить фауну нематод исходных материалов для мицелия и шампиньонного компоста, чтобы выяснить, с какими материалами и в каком количестве нематоды заносятся в шампиньонный компост.

1. Исходные материалы для мицелия шампиньонов. Исходным материалом для мицелия шампиньонов является конский навоз. Свежий навоз почти не содержит нематод. В среднем на 50 см³ навоза приходится три нематоды: один экземпляр *Rhabditis elongata* и две личинки *Rhabditidae* sp. В конском навозе, пролежавшем в бурте несколько суток, развивается

типичная сапробиотическая фауна с большим содержанием представителей семейств *Rhabditidae* и *Diplogasteridae*: *Rh. elongata*, *Rh. pseudoxycerca*, *Pelodera cylindrica*, *Diplogastrellus gracilis*, *Eudiplogaster striatus* и др.

В среднем на 50 см³ навоза приходится 64 нематоды. При приготовлении мицелия конский навоз перемешивается с соломой и трижды перебивается. При первой перебивке добавляется мел и сульфат-аммоний, при второй — суперфосфат и алебастр, при третьей — вода. При помощи перебивок достигается тщательное перемешивание и полное перегорание навоза, так как внутренние горячие слои постепенно оказываются на поверхности, и наоборот. Перебивки, если они проведены агротехнически правильно, приводят к значительному снижению количества нематод в навозе и даже к их полному исчезновению. В пробах конского навоза после второй и после третьей перебивок нами не было обнаружено ни одной нематоды ни в центре бурта, ни на поверхности. При приготовлении среды для культуры мицелия, трижды перебитый конский навоз помещается в банки и автоклавируется, что приводит к полному уничтожению в нем нематод.

2. Посадочный мицелий. При обследовании посадочного мицелия было обнаружено небольшое количество нематод, в среднем 8 экз. на 50 см³, главным образом личинки *Rhabditidae* sp. и *Rh. elongata*. Посадочный мицелий перед посадкой вытряхивается из банок в ящики, откуда он и берется для посадки. То небольшое количество нематод, которое мы обнаружили в посадочном мицелии, мы склонны отнести за счет загрязнения мицелия в ящиках. Качественный и количественный состав нематод, вносящихся в шампиньонные гряды с посадочным мицелием, безусловно, не играет существенной роли в формировании и развитии фауны нематод шампиньонного компоста.

3. Исходные материалы для шампиньонного компоста. Навоз. Почти во всех шампиньонных хозяйствах Подмосковья для шампиньонного компоста используется навоз с бойни. Это смешанный навоз крупного рогатого скота, овец и других животных вместе с подстилкой. Фауна нематод этого навоза складывается из следующих видов: *Rh. buetschlii*, *Rh. elongata*, *Rh. pseudoxycerca*, *Pelodera cylindrica*, *P. teres*, *Mesorhabditis spiculigera*, *M. monhystera*, *Diplogastrellus gracilis*, *D. monhysteroides*, *Eudiplogaster striatus*, *Panagrolaimus subelongatus*, *Seinura tenuicaudata* и некоторые другие.

Нематоды развиваются главным образом на поверхности навозного бурта, где численность их с течением времени достигает колоссальных размеров (107 340 экз. на 50 см³ в среднем).

Развитие фауны нематод на поверхности навозного бурта носит типичный характер сукцессии.

Таблица 1

Процентное содержание преобладающих видов в пробах с поверхности навозного бурта

	Даты сбора				
	2.VIII.	28.VIII.	7.IX.	14.IX.	21.IX
Rhabditis buetschlii	—	0,3	0,3	5,3	21,3
Rh. elongata	—	0,7	14	15,3	3,7
Pelodera cylindrica	—	14,4	—	8,3	0,3
Diplogastrellus gracilis	0,3	8	62,7	55,7	69,4
Paroigolaimella spirifer	—	1	10,3	3,3	—
Panagrolaimus subelongatus	99	36	5,3	—	—

Процент содержания — отношение числа особей данного вида (или группы видов) к суммарной численности нематод в пробе. Из таблицы 1 видно, что в пробе навоза от 3 августа *P. subelongatus* составляет 99% всех нематод, т. е. является господствующим видом. 28 августа *P. subelongatus* еще остается господствующим, но виды *Pel. cylindrica* и *D. gracilis* начинают приобретать определенное значение. 7 сентября господствующим видом уже является *D. gracilis*, увеличивается численность *Rh. elongata* и *P. spirifer*. Численность *P. subelongatus* уменьшается. 14 сентября господствующими остаются *D. gracilis* и *Rh. elongata*. Увеличивается численность особей *Pel. cylindrica* и *Rh. buetschlii*. *P. subelongatus* выпадает совсем. 21 сентября господствуют *D. gracilis* и *Rh. buetschlii*; численность особей *Rh. elongata* и *Pel. cylindrica* уменьшается, *P. spirifer* выпадает совсем.

Во внутренних слоях бурта, где температура навоза очень высокая, нематоды отсутствуют. Перебивка навоза ведет к значительному снижению численности нематод, и тщательная трехкратная перебивка в принципе должна приводить к полному уничтожению нематод в навозе. Так, например, в пробе неперебитого навоза с поверхности бурта 21 сентября было обнаружено 107 340 нематод на 50 см³. Навоз после первой перебивки, исследованный в тот же самый день, содержал лишь 117 нематод на 50 см³, причем набор видов в основном оставался тот же. Выпали лишь некоторые редко встречающиеся (*Diplogastrellus monhysteroides* и др.). В некоторых случаях уже первая перебивка навоза приводит к полному уничтожению нематод. Так, в навозе после первой перебивки, исследованном 5 октября, нематоды не были обнаружены ни на поверхности бурта, ни в его центральных слоях.

В совхозе «Заречье» в 1961 г. навоз перебивался недостаточно тщательно и недостаточно агротехнически правильно. В результате этого в пробах навоза после третьей перебивки, уже совсем готового, перед укладкой в гряды или в ящики мы обнаруживали большое количество сапробиотических нематод: *Rhabditis elongata*, *Rh. pseudoxycerca*, *Pelodera cylindrica*, *Pel. teres*, *Diplogastrellus gracilis*, *Eudiplogaster striatus*, *Paroigolaimella spirifer*, *Panagrolaimus subelongatus*, *Panagrolaimus* sp., *Micronema* sp., *Seinura tenuicaudata* и др.

Все эти виды были занесены в шампиньонные гряды и впоследствии образовали там обширную фауну сапробиотических нематод. Численность нематод в навозе после третьей перебивки, по-видимому, зависит от характера перебивки. При более тщательной перебивке нематод меньше, при менее тщательной — больше. Поэтому полученные нами результаты сильно варьируют.

Так, 7 сентября в 50 см³ полностью перебитого навоза с поверхности бурта было обнаружено 11 470 нематод; 14 сентября 163 нематоды; 20 октября 8290 нематод. Количество нематод во внутренних, центральных слоях бурта также варьирует от 0 14 сентября до 463 20 октября в 50 см³.

Таким образом, материал из совхоза «Заречье» показывает, что плохо перебитый навоз является серьезным источником в заражении шампиньонных гряд сапробиотическими нематодами (семейства *Rhabditidae*, *Diplogasteridae* и *Panagrolaimidae*).

Почва, предназначенная для покрывания шампиньонных гряд. Для покрывания шампиньонных гряд в совхозе «Заречье» в 1961 г. предполагалось использовать тепличную почву из-под огурцов. Эта почва оказалась сильно зараженной нематодами — 367 экз. на 50 см³ в среднем: семейство *Rhabditidae* — 4 вида, *Diplogasteridae* — 2 вида, *Cephalobidae* — 4 вида, *Aphelenchoididae* — 1 вид, *Tylenchidae* — 1 вид, *Dorylaimidae* — 1 вид, *Tripylidae* — 1 вид. Впоследствии от идеи

покрывания шампиньонных гряд тепличной почвой отказались, и для этой цели была использована местная почва с придорожного луга. Общая численность нематод в этой почве в четыре-пять раз меньше, чем в тепличной (от 55 до 81 экз. на 50 см³), однако фауна нематод этой почвы не менее разнообразна. Здесь были обнаружены следующие виды: *Rhabditis oxycerca, Pelodera teres, Mesorhabditis spiculigera, Diploscapter coronata, Diplogastrellus gracilis, Cephalobus persegnis, C. nanus, Eucephalobus oxyuroides, E. paracornutus, E. longicaudatus, Acrobeles ciliatus, Acrobeloides buetschlii, A. emarginatus, Panagrolaimus rigidus, Panagrolaimus* sp., *Filenchus filiformis, Ditylenchus myceliophagus, D. intermedius, Plectus communis, Monhystera filiformis, Eudorylaimus acuticauda, E. obtusicaudatus* и некоторые другие.

Просеивание почвы перед покрыванием шампиньонных гряд несколько снижает общую численность нематод, но почти не влияет на состав видов. Все перечисленные выше виды вносятся в шампиньонный компост, и многие из них в дальнейшем оказывают существенное влияние на характер развития фауны нематод шампиньонной культуры.

Приведем таблицу 2, дающую количественно-качественную характеристику фитонематод, вносимых в шампиньонные гряды с навозом и с почвой в расчете в среднем на 50 см³.

Таблица 2

Нематоды различных экологических групп в навозе и в почве

Экологическая группа	Навоз		Почва	
	число видов	число особей	число видов	число особей
Эусапробионты	12	3397	6	45
Девисапробионты	—	—	9	10
Фитогельминты	1	1	7	8
Пара-ризобионты	—	—	4	4
Общее число видов и особей	13	3398	26	67

Из таблицы 2 видно, что большинство эусапробионтов вносится в шампиньонный компост с навозом, за исключением небольшого числа форм, вносимых исключительно с почвой (*Rhabditis oxycerca, Diploscapter coronata* и др.). С навозом в шампиньонные гряды поступает небольшое количество *Seinura tenuicaudata*. Все девисапробионты, фитогельминты и все пара-ризобионты вносятся исключительно с почвой. В количественном отношении основная масса нематод в шампиньонные гряды поступает с навозом.

4. Культура шампиньонов на грядах в теплице. Формирование и развитие фауны нематод шампиньонов во внутренних слоях гряды и на ее поверхности отличается своеобразием, поэтому будет удобно рассмотреть фауну нематод навозной части шампиньонного компоста и покрывающей почвы отдельно.

Навозная часть шампиньонного компоста. В развитии фауны нематод этой части гряды можно выделить два больших периода: до покрывания гряд почвой и после покрывания. Посадка мицелия существенного влияния на фауну нематод не оказывает. До покрывания гряд почвой в навозной части шампиньонного компоста развивается типичная сапробиотическая фауна с набором видов-эусапробионтов: *Rhabditis elongata, Rh. pseudoxycerca, Pelodera cylindrica, P. teres, Mesorhabditis spiculigera, Diplogastrellus gracilis, Eudiplogaster striatus, Panagrolaimus subelongatus, Panagrolaimus* sp., *Micronema* sp., *Tricephalobus steineri*. Процесс развития фауны представляет собой типичную сукцессию, когда одни виды постепенно и закономерно сменяют другие, при постоянном сохранении общей высокой численности нематод.

Виды, представленные в табл. 3, встречаются почти во всех пробах, однако их процентное содержание в разных пробах постепенно изменяется таким образом, что когда одни виды являются господствующими, другие находятся в упадке, и наоборот.

Таблица 3

Процентное содержание видов в пробах навозной части шампиньонного компоста до покрывания гряд почвой

	Даты сбора						
	27.X	3.XI	11.XI	17.XI	25.XI	1.XII	9.XII
Rhabditis elongata	21,3	13	46	9,7	12,4	26,7	4,3
Tricephalobus steineri	18,3	17	7,3	53,3	48	4,3	76,4
Diplogastrellus gracilis . . .	24,3	15,3	10,3	11,3	2	2,7	2,3
Pelodera teres	—	28,4	20,4	7	3,3	0,3	0,3
P. cylindrica	14,7	15	10	0,3	0,3	—	—
Panagrolaimus subelongatus	17,3	7	—	1,7	2	60,3	—

Сроки развития различных видов эусапробионтов значительно варьируют. У одних видов онтогенез протекает быстро, у других он значительно растянут. Разница в сроках развития различных видов нематод представляет большой интерес для понимания и объяснения сукцессии нематод.

На рис. 1 показано процентное содержание *Rhabditis elongata* и *Tricephalobus steineri* в различных пробах. Из рисунка видно, что при развитии больших популяций *T. steineri*, как правило; популяции *Rh. elongata* бывают наименьшими, причем максимум одного вида почти везде совпадает с минимумом другого. Сроки развития этих двух видов приблизительно совпадают, т. е. периоды пиков и спадов у них наступают примерно через одно и то же время, однако эти виды экологически викарные, так как пики одного вида соответствуют всегда спадам другого.

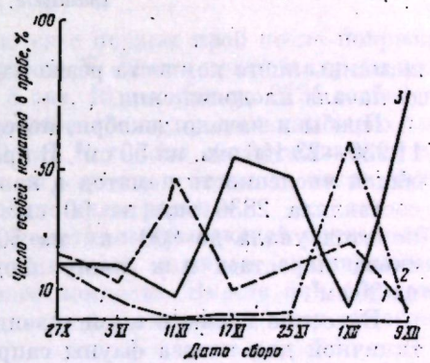


Рис. 1. Процентное содержание *Rhabditis elongata, Tricephalobus steineri* и *Panagrolaimus subelongatus* в пробах навозной части шампиньонного компоста в теплице до покрывания гряд почвой

1 — Rhabditis elongata; 2 — Panagrolaimus subelongatus; 3 — Tricephalobus steineri

Panagrolaimus subelongatus развивается путем резкого нарастания и спада численности, причем развитие максимальных популяций этого вида сопровождается снижением численности *T. steineri* и *Rh. elongata* (см. рис. 1). Развитие *Diplogastrellus gracilis, Pelodera teres* и *P. cylindrica* характеризуется постепенным медленным снижением численности, так что к моменту покрывания гряд почвой эти виды исчезают совсем (см. табл. 3). Из этих примеров

видно, что процесс сукцессии происходит закономерно: нарастание и спад численности различных видов, в зависимости от характера и сроков их онтогенеза.

Общая численность нематод при этом остается очень высокой. Общая численность нематод в навозе на 50 см³ до покрытия гряд почвой колебалась от 3855—4303 экз. в первых пробах (октябрь, начало ноября) до 11 930—23 166 экз. в первых числах декабря.

Второй период развития фауны нематод в навозной части шампиньонного компоста начинается после покрывания гряд почвой. Сразу после покрывания гряд почвой общая численность нематод в навозной части

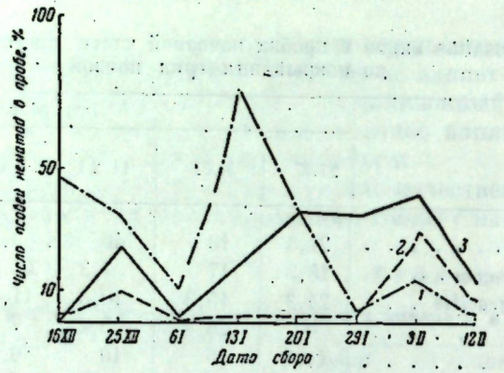


Рис. 2. Процентное содержание *Mesorhabditis spiculigera*, *Tricephalobus steineri* и *Seinura diversa* в пробах навоза в теплице после покрывания гряд почвой

1 — Tricephalobus steineri; 2 — Mesorhabditis spiculigera; 3 — Seinura diversa

шампиньонного компоста резко падает и держится на пониженном уровне до начала плодоношения.

Пробы в начале декабря, перед покрыванием гряд почвой, содержали 11 930—23 166 экз. на 50 см³. В пробе 16 декабря, сразу после покрывания, общая численность нематод в навозной части шампиньонного компоста составляла 2836 экз. на 50 см³. К началу плодоношения численность нематод упала до 900 экз. на 50 см³. Постепенно численность нематод снова нарастает и к концу плодоношения достигает 6000—12 000 экз. на 50 см³.

Внесение почвы в шампиньонные гряды вызывает как бы затухание типичной для навоза фауны сапробиотических нематод. Снижается процент содержания в пробах *Rhabditis elongata*, к началу плодоношения совсем выпадает *Pelodera teres*; *Diplogastrellus gracilis* и *Panagrolaimus subelongatus* встречаются очень редко и единичными экземплярами. По-прежнему многочисленным остается лишь *Tricephalobus steineri*, и характер встречаемости его в пробах идет по тому же закону, что и до покрывания гряд почвой (см. рис. 2).

Личинки *Rhabditidae* sp. встречаются в большом количестве с момента закладки гряд и до конца плодоношения. Численность особей колеблется от 154 до 4061 экз. на 50 см³.

Вместе с тем в навозную часть шампиньонного компоста начинают проникать нематоды из почвы: девисапробионты, фитогельминты, пара-ризобионты и некоторые эусапробионты, вносимые исключительно с почвой. После покрывания гряд почвой в навозной части шампиньонного компоста начинают развиваться следующие виды: *Rhabditis oxycerca*, *Mesorhabditis*

spiculigera, *M. monhystera*, *Diploscapter coronata*, *Cephalobus persegnis*, *C. nanus*, *Eucephalobus oxyuroides*, *E. latus*; *Acrobeles ciliatus*, *Acrobeloides buetschlii*, *A. obliquus*, *Chiloplacus symmetricus*, *Panagrolaimus rigidus*, *Aphelenchus avenae* *Aphelenchoides composticola*, *Seinura tenuicaudata*, *S. demani*. *S. diversa*. *Filenchus filiformis*, *Ditylenchus myceliophagus*, *Deladenus obesus*, *Hexatylus viviparus*, *Paratylenchus hamatus*, *Eudorylaimus paraobtusicaudatus* и некоторые другие.

Из всех перечисленных выше видов в навозной части шампиньонного компоста наибольшее значение приобретают следующие: *S. diversa*, *M. spiculigera*, *Rh. oxycerca* и *P. rigidus*.

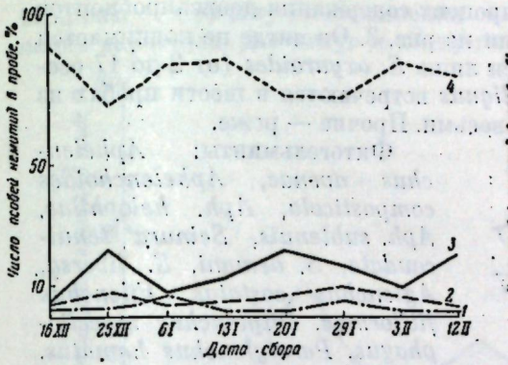


Рис. 3. Процентное содержание фитонематод различных экологических групп в пробах покрывающей почвы в теплице

1 — пара-ризобионты; 2 — девисапробионты; 3 — фитогельминты; 4 — эусапробионты

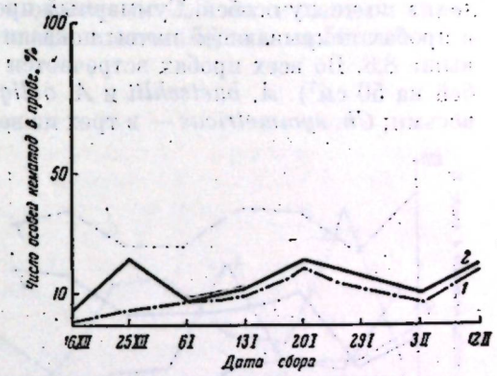


Рис. 4. Процентное содержание суммы фитогельминтов и отдельно *Seinura diversa* в пробах покрывающей почвы в теплице

1—Seinura diversa; 2—сумма фитогельминтов

S. diversa и *M. spiculigera* встречаются с первых проб после покрывания и до конца плодоношения. Численность *S. diversa* почти все время поддерживается высокой (см. рис. 2), от 8 экз. 16 декабря до 2274 особей на 50 см³ в конце января. *M. spiculigera* встречается на протяжении всего плодоношения от 16 до 1334 особей на 50 см³. *P. rigidus* обнаруживаются периодически и в небольшом числе; *Rh. oxycerca* в небольшом числе появляется к концу плодоношения. Все прочие виды редки.

Покрывающая почва. Фауна нематод покрывающей почвы складывается из видов, вносимых с этой почвой, и видов, проникающих сюда из навозной части шампиньонного компоста. Вместе они образуют обширную фауну нематод, относящихся к различным экологическим группам.

Эусапробионты: *Rhabditis oxycerca*, *Cruznema lambdiensis*, *Mesorhabditis spiculigera*, *Diploscapter coronata*, *Tricephalobus steineri*, *Rhabditis elongata*, *Panagrolaimus subelongatus*. Большинство из них проникает в покрывающую почву из навозной части шампиньонного компоста. В почве, покрывающей шампиньонные гряды, особенно в нижних слоях, сильно перемешанных с навозом, эти виды находят благоприятные условия для массового развития, здесь они достигают высокой численности и занимают ведущее место в синдинамике этого биотопа. Процент содержания эусапробионтов в пробах покрывающей почвы колеблется от 69,3 до 88,7 (рис. 3 и 5). На рис. 5 показан процент содержания в пробах покрывающей почвы *T. steineri* и личинок *Rhabditidae* sp. на фоне суммарного процента содержания всех эусапробионтов в тех же пробах. Рис. показывает, что основная масса эусапробионтов в покрывающей почве складывается из

T. steineri и личинок *Rhabditidae* sp. Все прочие виды редки. *Rh. elongata* обнаружена в двух пробах, *Rh. oxycerca* — в четырех, *C. lambdiensis* — в одной, *M. spiculigera* — в четырех, *M. monhystera* — в трех, *D. coronata* — в двух, *P. subelongatus* — в двух.

Сравнительно высокой численности достигает только *Rh. oxycerca* — до 47 особей на 50 см³.

Девисапробионты: *Cephalobus persegnis, C. nanus, Eucephalobus oxyuroides; E. paracornutus, E. latus, E. striatus, Acrobeles ciliatus, Acrobeloides buethschlii, A. obliquus, Chiloplacus symmetricus, Ch. lentus* и другие.

Эта группа, многочисленная по числу видов, относительно малочисленна по числу особей. Суммарный процент содержания девисапробионтов в пробах покрывающей почвы показан на рис. 3. Он нигде не поднимается выше 8,8. Во всех пробах встречается лишь *E. oxyuroides* (от 2 до 17 особей на 50 см³). *A. buetschlii* и *A. obliquus* встречаются в шести пробах из восьми; *Ch. symmetricus* — в трех из восьми. Прочие — реже.

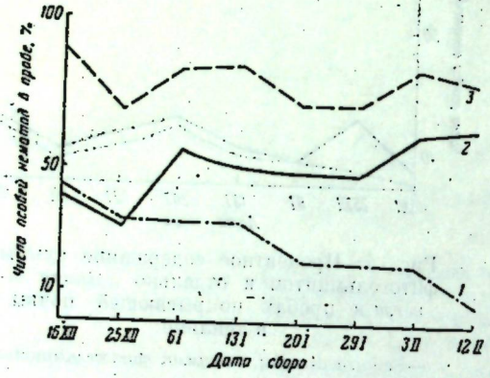


Рис. 5. Процентное содержание суммы эусапробионтов и отдельно *Rhabditidae* sp., *Tricephalobus steineri* в пробах покрывающей почвы в теплице

1 — Tricephalobus steineri; 2 — Rhabditidae sp.; *3 — сумма эусапробионтов*

Фитогельминты: *Aphelenchus avenae, Aphelenchoides composticola, Aph. helophilus, Aph. subtenuis, Seinura tenuicaudata, S. demani, S. diversa, Aglenchus costatus, Filenchus filiformus, Ditylenchus myceliophagus, Paratylenchus hamatus.*

Некоторые виды этой группы, встречающиеся единичными экземплярами в почве, предназначенной для покрывания, попав в шампиньонную гряду, находят здесь все условия для массового развития. Шампиньонная гряда представляет собой своеобразный биотоп. Нижние слои покрывающей почвы сильно перемешаны с навозом, все слои шампиньонной гряды густо пронизаны гифами гриба, постоянная влажность, создаваемая ежедневным поливом,— все это благоприятствует развитию богатой и своеобразной фауны нематод эусапробионтов, девисапробионтов, пара-ризобионтов и фитогельминтов, сосущих мицелий грибов в особенности. Фауна фитогельминтов развивается постепенным нарастанием и спадом численности. Процент содержания их в пробах колеблется между 4,8—21,6 (см. рис. 3 и 4). На рис. 4 показан сравнительно процент содержания в пробах покрывающей почвы *S. diversa* и суммарно всех фитогельминтов. *S. diversa* — господствующий вид, особенно во второй половине вегетации (число особей на 50 см³ достигает 170), когда плодоношение начинает снижаться и постепенно прекращается. В первую половину плодоношения преобладают другие виды микогельминтов из родов *Seinura* и *Aphelenchoides*.

Пара-ризобионты: *Prismatolaimus intermedius, Eudorylaimus obtusicaudatus, E. paraobtusicaudatus, E. pratensis, Mesodorylaimus bastiani.*

Эта группа очень малочисленна. Встречаются в форме личинок и не играют сколько-нибудь значительной роли в динамике нематод покрывающей почвы. Процент содержания пара-ризобионтов в различных пробах и колебание их численности на протяжении плодоношения см. на рис. 3.

Итак, господствующими по числу особей группами нематод в покрывающей почве являются эусапробионты (до 88,7%) и фитогельминты (до 21,6%); процент содержания девисапробионтов в пробе колеблется от 1,7 до 8,8%. Пара-ризобионты — самая малочисленная группа по числу особей.

Общая численность нематод в покрывающей почве значительно меньше, чем во внутренних слоях гряды. Если во внутренних слоях гряды численность нематод на 50 см³ на протяжении вегетации колебалась от 900 до 23166 экз., то в покрывающей почве — от 256 до 1252 экз. Относительно высокая численность нематод в первые дни после покрывания — 1134—1252 экз. — к началу плодоношения снижалась до 256 экз. и потом постепенно нарастала, достигнув к концу плодоношения 958 экз. на 50 см³.

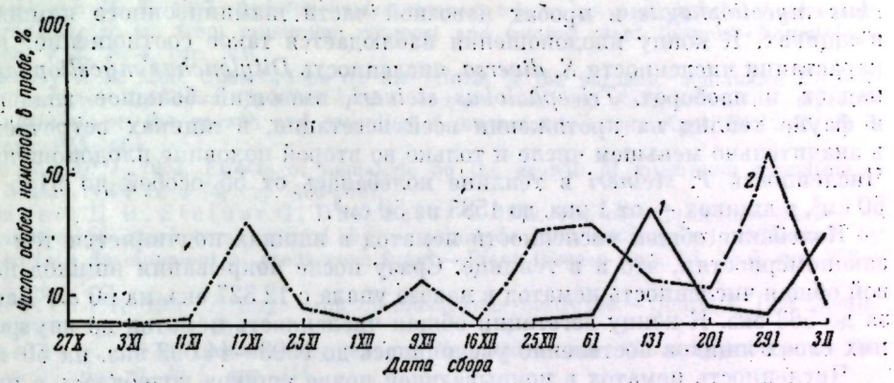


Рис. 6. Процентное содержание *Seinura diversa* и *Ditylenchus myceliophagus* в пробах навоза из внутренних слоев ящиков после покрывания почвой

1 — Seinura diversa; 2 — Ditylenchus myceliophagus

5. Культура шампиньонов в ящиках. Формирование и развитие фауны нематод шампиньонов в ящиках подчиняется тем же закономерностям, что и формирование фауны нематод в шампиньонных грядах теплицы. Остановимся на некоторых особенностях. Культура шампиньонов в ящики в совхозе «Заречье» в 1961 г. была заложена в начале сентября. 5 октября ящики уже были покрыты почвой, а в конце октября (25—27), когда закладка гряд в теплицах еще только начиналась, в ящиках были собраны первые грибы. Таким образом, развитие фауны нематод во внутренних слоях ящиков и на поверхности было более длительным, поэтому ряд видов, которые в условиях теплицы встречаются очень редко, в ящиках в определенные периоды увеличиваются в численности и приобретают большое значение. Таковы: *Cruznema lambdiensis, Mesorhabditis monhystera, Eudiplogaster striatus, Ditylenchus myceliophagus* и некоторые другие.

C. lambdiensis после покрывания ящиков почвой развивается в больших количествах на поверхности ящиков и в его внутренних слоях (до 960 экз. на 50 см³).

M. monhystera начинает появляться к концу плодоношения, в конце декабря — начале января, численность его постепенно увеличивается и остается высокой до конца вегетации (от 52 до 815 особей на 50 см³ в навозной части шампиньонного компоста и от 46 до 399 экз. на 50 см³ — в покрывающей почве). *M. monhystera* как бы сменяет *M. spiculigera*, численность которого к концу плодоношения снижается, а в покрывающей почве он исчезает совсем.

Численность *E. striatus* на грядах в теплице была незначительной. В теплице он был обнаружен в трех пробах от 6 до 67 экз. на 50 см³. Во

внутренних слоях ящиков он временами становится господствующим видом. Число особей его поднимается до 1466 экз. на 50 см³. В покрывающей почве его почти нет.

В теплице после покрывания гряд почвой в больших количествах развивается *Seinura diversa* как во внутренних слоях гряды, так и в покрывающей почве. В ящиках этот вид как бы заменяется *Ditylenchus myceliophagus*. *S. diversa* встречается в ящиках, а к концу вегетации его численность даже нарастает, но господствующим фитогельминтом здесь все же выступает *Ditylenchus myceliophagus*. Он появляется в ящиках сразу после покрывания их почвой, численность его в навозной части компоста и на поверхности постепенно увеличивается, и он остается массовым до конца плодоношения. На рис. 6 показан процент содержания *S. diversa* и *Ditylenchus myceliophagus* в пробах навозной части шампиньонного компоста в ящиках. К концу плодоношения наблюдается такое соотношение: при нарастании численности *S. diversa*, численность *Ditylenchus myceliophagus* падает, и наоборот. *Tricephalobus steineri*, имеющий большое значение в фауне теплиц на протяжении всей вегетации, в ящиках встречается в значительно меньшем числе и только во второй половине плодоношения. Численность *T. steineri* в теплице колебалась от 55 особей до 9115 на 50 см³, в ящиках — от 1 экз. до 1585 на 50 см³.

Колебание общей численности нематод в ящиках подчиняется тем же закономерностям, что и в теплице. Сразу после покрывания ящиков почвой общая численность нематод в навозе упала с 12 327 экз. на 50 *см*³ навоза до 563 экз. К концу вегетации общая численность нематод во внутренних слоях ящиков постепенно увеличилась до 9903—14 093 экз. на 50 *см*³.

Численность нематод в покрывающей почве ящиков колебалась в пределах 174—3427 особей на 50 *см*³.

ВЫВОДЫ

1. В культуре шампиньонов обнаружено 72 вида фитонематод. Все обнаруженные виды распределяются по следующим экологическим группам: эусапробионты 30 видов, девисапробионты 17 видов, фитогельминты 16 видов, пара-ризобионты 9 видов.

2. До покрывания почвой в шампиньонных грядах развивается исключительно группа сапробиотических нематод (семейства *Rhabditidae, Bunonematidae, Diplogasteridae, Panagrolaimidae*). После покрывания гряд почвой эусапробионты остаются господствующей группой как во внутренних слоях гряды, так и на ее поверхности и составляют 60—80% и даже более всех нематод в пробе.

3. Группа фитогельминтов (семейства *Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Tylenchidae, Neotylenchidae, Criconematidae*) развивается в большом количестве в навозной части шампиньонной гряды и на ее поверхности после покрывания гряд почвой и разрастания мицелия в компосте. В отдельные периоды численность этих нематод в пробах достигает более 50%. Среди всех фитогельминтов преобладает группа эктопаразитических микогельминтов (виды родов *Seinura, Aphelenchoides, Ditylenchus*).

4. Девисапробионты (семейства *Cephalobidae, Panagrolaimidae*) развиваются в шампиньонных грядах после покрывания последних почвой. Видовой состав их разнообразен, но представлен небольшим числом особей.

5. Пара-ризобионты (семейства *Plectidae, Monhysteridae, Tripylidae, Mononchidae, Dorylaimidae*) встречаются в шампиньонных грядах редко и единичными экземплярами.

6. Основной источник заражения шампиньонных гряд эусапробионтами — недостаточно тщательно перебитый и плохо перегоревший навоз.

О качестве перебивки навоза под шампиньоны можно судить по количеству сохранившихся в нем после перебивок сапробиотических нематод. В правильно перебитом навозе нематоды должны отсутствовать совсем или присутствовать в очень небольшом числе (единичные экземпляры).

7. Фитогельминты, девисапробионты и пара-ризобионты вносятся в шампиньонные гряды с покрывающей почвой. Посадочный мицелий не играет никакой роли в заражении шампиньонных гряд нематодами.

ЛИТЕРАТУРА

Cairns E. J. 1955. Pathogenicity of plant-parasitic nematodes in the absence of associated organisms.— Phytophathology, 45, № 6, стр. 346.

Franklin M. T. 1957. *Aphelenchoides composticola* n. sp. and *Aphelenchoides saprophilus* n. sp. from mushroom compost and rooting plant tissues.— Nematologica, v. 2, № 4, стр. 306.

Goodey J. B. 1960. Observations on the effects of the parasitic nematodes *Ditylenchus myceliophagus, Aphelenchoides composticola* and *Paraphelenchus myceliophthorus* on the growth and cropping of mushrooms.— Ann. Appl. Biol., 48, № 3, стр. 655—664.

Hooper D. J. 1962. Effects of nematode on the growth of mushroom mycelium.— Nature, 193, № 4814, стр. 496—497.

Lambert E. B., Steiner G., Drechsler C. 1949. The cephalothecium disease of cultivated mushrooms caused by a nematode (*Ditylenchus* sp.) evidenced by surface development of predaceous fungi.— Plant Disease Rep., 33, № 6, стр. 252—253.

Newstead R. 1906. A large crop of mushrooms destroyed.— Quart. J. Inst. comm. Res. Trop., 1, стр. 23.

Paesler F. 1957a. Beschreibung einiger Nematoden aus Champignonbeeten.— Nematologica, 2, № 4, стр. 314.

Paesler F. 1957b. Beitrag zur Kenntnis der Nematodenfauna in Champignon-Kulturen.— Nachrichtenbl dtsch. Pflanzenschutzdienst, 2, Heft 7, стр. 129—136.

Seinhorst J. W., Bels P. J. 1951. *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945, in champignons.— Tijdschr. Plantenziekten, 57, № 5, стр. 167—169.

Steiner G. 1933. Rhabditis lambdiensis, a nematode possibly acting as a disease agent in mushroom beds.— J. Agric. Res., 46, стр. 427.

Н. П. СУМЕНКОВА

НОВЫЙ ВИД *CERVIDELLUS DEVIMUCRONATUS* NOV. SP. *(NEMATODA; CEPHALOBIDAE)*

При обследовании шампиньонной культуры на нематод в совхозе «Заречье» Московской области в 1961—1962 годах в поверхностных слоях шампиньонных гряд и в ящиках с шампиньонами были обнаружены 12 экз. нематод (девять самок и три самца), относящихся к роду *Cervidellus* Thorne, 1937 (семейство *Cephalobidae* Chitwood and Chitwood, 1934). Эти нематоды отличаются от всех известных видов рода *Cervidellus* очень характерной формой хвоста. Хвост у самцов и самок этих нематод тупоконический, оканчивается толстым мукро, которое может быть острым или бугристо-тупым. Формы мелкие, от 0,262 до 0,441 мм. Самцы немного крупнее самок. Мы считаем возможным отнести этих нематод к новому виду *C. devimucronatus* n. sp.

Все 12 экз. были зафиксированы в формалине и затем изучались и измерялись в смеси глицерина с дистиллированной водой (1 : 10) подкрашенной полихромной синькой.

Cervidellus devimucronatus Sumenkowa, n. sp.

(Рис. 1 и 2)

Holotype (самка) $\frac{3 \quad 17{,}5 \quad 28{,}8 \quad 64{,}9 \quad 92{,}6}{2{,}5 \quad 4{,}1 \quad 5{,}1 \quad 6{,}1 \quad 3{,}8}$ 0,326 мм, $L = 0{,}326$ мм; $a = 16{,}1$; $b = 3{,}4$; $c = 13{,}8$; $V = 64{,}9\%$; наибольшая ширина 0,020 мм; яйцо 0,064 × 0,013 мм. Обнаружена 25 декабря 1961 г., в ящиках с шампиньонами (в покрывающей почве).

Allotype (самец) $\frac{,2 \quad 16{,}7 \quad 26{,}7 \quad M \quad 94{,}6}{2{,}2 \quad 3{,}8 \quad 4{,}2 \quad 4{,}5 \quad 3{,}8}$ 0,441 мм, $L =$ = 0,441 мм; $a = 21{,}8$; $b = 3{,}7$; $c = 18{,}7$; spicula 0,020 мм, gubernaculum 0,013 мм, наибольшая ширина 0,020 мм. Обнаружен 20 января 1962 г. в ящиках с шампиньонами (в покрывающей почве).

Paratypes 8 ♀ $L = 0{,}262$—$0{,}370$ мм; $a = 12{,}8$—$18{,}3$; $b = 3{,}2$—$4{,}2$; $c =$ = 11,1; $V = 60{,}9$—$66{,}6\%$; наибольшая ширина тела 0,016—0,023 мм; яйцо — 0,050—0,064 × 0,010—0,016 мм. 2 ♂ $L = 0{,}333$—$0{,}394$ мм; $a =$ = 23,4—27,7; $b = 3{,}3$—$3{,}4$; $c = 16{,}5$—$16{,}7$; spicula = 0,016—0,020 мм; gubernaculum 0,010—0,013 мм; наибольшая ширина 0,013—0,018 мм.

Обнаружены зимой 1962 г. в теплице в шампиньонных грядах и ящиках (в покрывающей почве).

Голотип, аллотип и паратипы нового вида хранятся в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

Типичное местообитание: в покрывающей почве шампиньонных гряд и ящиков с шампиньонами.

Распространение: Московская область, совхоз «Заречье».

ОПИСАНИЕ

Нематоды почти цилиндрической формы постепенно и немного суженные к головному и к хвостовому концам. Самцы несколько крупнее и тоньше самок. У обоих полов позади ануса диаметр тела постепенно суживается, переходя в тупой хвост с относительно широким варьирующей формы мукро на конце (варианты мукро см. рис. 2, *в*).

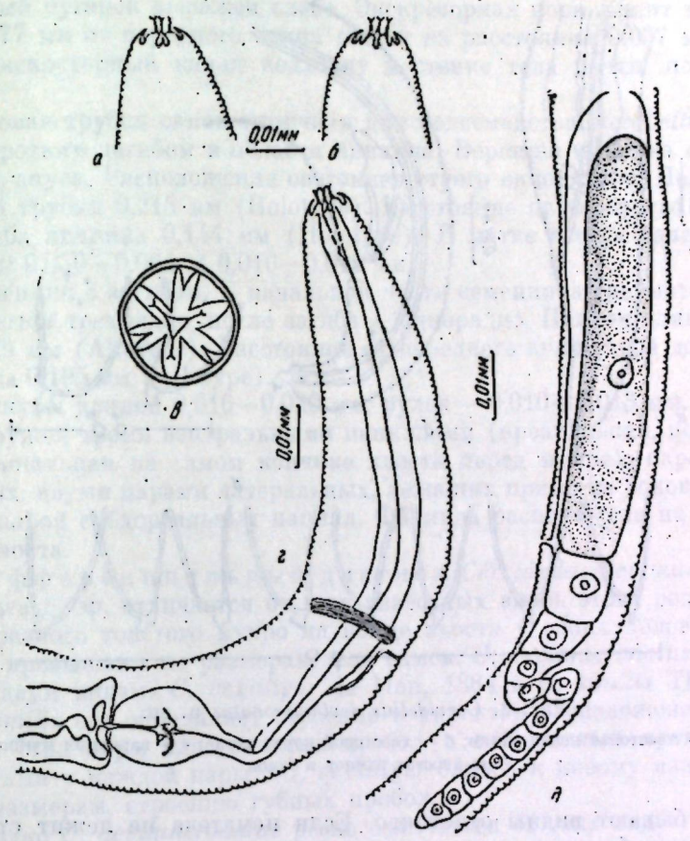


Рис. 1. *Cervidellus devimucronatus* n. sp.

а — б — голова латерально; *в* — голова апикально (схема); *г* — передний конец тела: *д* — половая трубка самки

Кутикула крупнокольчатая, кольца хорошо заметны уже при увеличении в 200 раз. Толщина колец кутикулы в средней части тела 0,0015—0,0018 мм.

Пропорции и форма тела

	Ширина тела, мм							Длина тела
	У головы	У нервного кольца	У конца пищевода	У загиба яичника или семенника	У вульвы и наибольшая ширина ♂	У начала яичника или семенника	У ануса	
Holotype . .	0,008	0,013	0,016	0,018	0,020	0,015	0,012	0,326
Allotype . .	0,001	0,016	0,018	0,020	0,020	0,020	0,016	0.441

Боковые поля начинаются на уровне середины пищевода и почти на всем протяжении тела состоят из четырех линий. У самцов четыре линии доходят до конца хвоста, до фазмид. У самок после ануса и до конца хвоста идут три боковые линии. На уровне кардиального бульбуса боковое поле составляет 0,0015 мм в ширину, т. е. в 10—12 раз уже соответственного диаметра тела. Внутренние линии бокового поля тонкие, нежные и

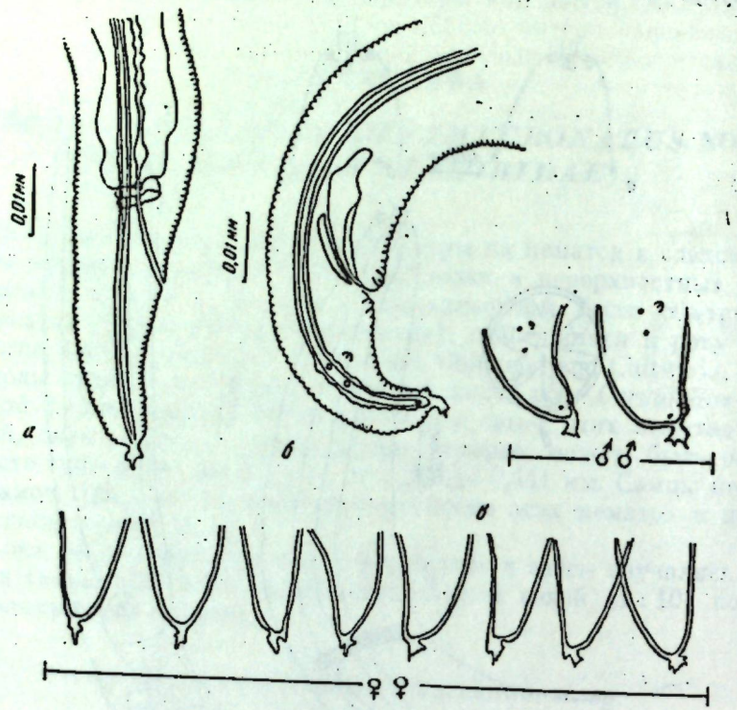


Рис. 2. *Cervidellus devimucronatus* n. sp.
а — хвостовой конец самки; *б* — хвостовой конец самца; *в* — вариации мукро на хвостах самцов и самок

не всегда бывают видны отчетливо. Если нематода не лежит строго на боку, то часто боковое поле представляется состоящим из двух или трех боковых линий.

Голова вооружена губными и головными проболами. Губные проболы тонкие, нитевидные, раздвоенные на 1/4 их длины. Три пары головных пробол имеют вид пластинок, широких у основания и суженных до острого конца. Проболы наклонены внутрь к ротовому отверстию, так что обычно заострение мы видим только у пробол, лежащих по бокам головы, проболы же, лежащие прямо, представляются нам тупыми. У основания каждой пары пробол (по кругу через одну) имеются небольшие заостренные кутикулярные выросты, которые затрудняют рассмотрение пробол при латеральном положении нематоды.

В этом положении проболы изображены на рис. 1, *а* (при самом верхнем положении микровинта микроскопа) и на рис. 1, *б* (при самом нижнем положении винта).

Если нематода лежит не точно на боку, то, естественно, четкость картины нарушается и характер расположения и форму пробол бывает трудно рассмотреть. Расположение головных и губных пробол апикально показано на рис. 1, *в* (схема).

Ротовая полость обычная для подсемейства *Acrobelinae*. В метастоме имеется едва заметное онховидное утолщение. Пищевод с небольшим расширением в области метакорпальной части, которое постепенно переходит в истмус и затем в хорошо развитый кардиальный бульбус с мощным дробильным аппаратом (рис. 1, *г*). Имеется желудочек (провентрикулюс). Просвет средней кишки виден хорошо и извилистый на всем протяжении. Длина ректума 0,013—0,16 мм. Ректальные железы хорошо развиты. Анальный бугорок выражен слабо. Экскреторная пора лежит на расстоянии 0,077 мм от переднего конца тела и на расстоянии 0,037 мм от бульбуса. Экскреторный канал подходит к стенке тела почти под прямым углом.

Половая трубка самок типичная для подсемейства *Acrobelinae* с двойным коротким загибом в области яичника. Вершина яичника обращена в сторону ануса. Расположение овогониев строго однорядное. Полная длина половой трубки 0,215 мм (Holotype). Расстояние от переднего конца тела до загиба яичника 0,144 мм (Holotype). В матке всегда одно яйцо. Его размеры 0,050—0,064 × 0,010—0,016 мм.

Семенник с загибом. В начальной части семенника сперматогонии располагаются трехрядно, после загиба — однорядно. Полная длина семенника 0,279 мм (Allotype). Расстояние от переднего конца тела до загиба семенника 0,195 мм (Allotype).

Спикулы длиной 0,016—0,020 мм, рулек — 0,010—0,013 мм. Хвост самца вооружен тремя вентральными папиллами (преанальная, постанальная и терминальная на самом кончике хвоста перед мукро), парой субвентральных, двумя парами латеральных, лежащих прямо на боковой линии, и одной парой субдорсальных папилл. Фазмида расположена на самом кончике хвоста.

Дифференциальный диагноз. *Cervidellus devimucronatus* Sumenkova n. sp. отличается от всех известных видов этого рода наличием своеобразного толстого мукро на конце хвоста у обоих полов и тем, что самцы превышают по размерам тела самок. *C. devimucronatus* близкородствен двум видам: *C. vexilliger* de Man, 1884 и *C. similis* Thorne, 1925. С *C. similis* его объединяет строение и характер расположения головных пробол (три пары пластинчатых пробол с небольшими кутикулярными выростами у каждой пары). *C. vexilliger* близок к новому виду по форме тела, размерам, строению губных пробол.

Однако *C. devimucronatus* резко отличается от этих видов. От *C. similis* — тем, что головные проболы его резко наклонены внутрь к ротовому отверстию (у *C. similis* проболы более прямые); формой и строением хвоста (у *C. similis* он выпуклоконический); меньшими размерами и наличием самцов (у *C. similis* самцы неизвестны).

От *C. vexilliger* новый вид отличается деталями в строении головных пробол, несколько меньшим расщеплением губных пробол (у нового вида губные проболы расщеплены на 1/4 их длины) и формой хвоста у самцов и самок.

ЛИТЕРАТУРА

Thorne G. 1925. The genus *Acrobeles* von Linstow, 1887.— Trans. Amer. Microscopical Soc., 44, N 4, стр. 196—198.
Thorne G. 1937. A revision of the nematode family *Cephalodidae* Chitwood and Chitwood 1934.— Proc. Helminthol. Soc. Wash., 4, № 1, стр. 1—15.

Т. Н. ТИМОФЕЕВА

THELAZIA SKRJABINILINA — НОВЫЙ ВИД НЕМАТОДЫ ОТ ХОХЛАТОГО ОСОЕДА

При изучении нематод от хищных птиц бассейна Амура, мы нашли у хохлатого осоеда — *Pernis ptilorhynchus* — телязий, которые являются представителями нового для науки вида. Приводим описание и рисунки нового вида с видовым названием *Th. skrjabinilina*, данным в честь глубокоуважаемого академика К. И. Скрябина.

Thelazia skrjabinilina Timofeeva n. sp.
(Рис. 1—3)

Хозяин: *Pernis ptilorhynchus*.
Локализация: глазница.
Место обнаружения: бассейн Амура, р. Горин (пос. Кондон).
Материал: три самца и четыре самки.
Морфология. Мелкие тонкие черви с несколько суженными головным и хвостовым концами. Поперечная исчерченность кутикулы хорошо выражена, образует широкие полосы. На головном конце расположены в два ряда сосочки: четыре мелких сосочка вокруг ротового отверстия и восемь сосочков, сидящих попарно во втором ряду, и две амфиды. Ротовая капсула с толстыми стенками, неглубокая, имеет вид чаши, несколько суженной книзу по своему внутреннему объему. Нервное кольцо расположено в конце первой трети длины пищевода. Несколько позади уровня нервного кольца находятся своеобразной каплевидной формы цервикальные сосочки. Пищевод цилиндрический, мышечный, несколько расширен в задней своей части.

Самец (типовой экземпляр). Длина тела 18,0 мм. Ширина тела около середины его длины 0,475 мм. Ротовая капсула 0,029 мм длины при внутреннем диаметре у основания 0,029 мм, у верха — 0,040 мм. Нервное кольцо лежит на расстоянии 0,34 мм от головного конца. Цервикальные сосочки находятся на расстоянии 0,49 мм от головного конца. Пищевод имеет длину 0,93 мм при ширине в средней части 0,07 мм, а у перехода в кишечник — 0,114 мм. Экскреторное отверстие расположено на расстоянии 0,53 мм от головного конца. Хвостовой конец загнут на вентральную сторону, несет девять пар преанальных крупных сидячих сосочков и один непарный сосочек над клоакой. Постанальных, тоже сидячих, довольно крупных сосочков три пары, кроме того, на кончике хвоста имеются два очень мелких, еле заметных сосочка. Спикулы неодинаковые по величине и форме. Одна очень длинная, нитевидная, 2,28 мм длины, несколько расширена на проксимальном конце. Дистальный конец ее тонкий, закругленный, снабжен игловидным острием, которое у выдвинутой спикулы загнуто крючком. Другая спикула — короткая, 0,209 мм длины, несколько изогнутая. Имеет крыловидное расширение по внутренней изогнутой стороне. Проксимальный конец у нее воронкообразно расширен, дистальный — закруглен. Дорсально от спикул имеется неясной формы рулек губчатой структуры. Отверстие клоаки находится на расстоянии 0,209 мм от конца хвоста, имеет вокруг кутикулярное уплотнение, а сверху — твердый слегка выступающий клапан.

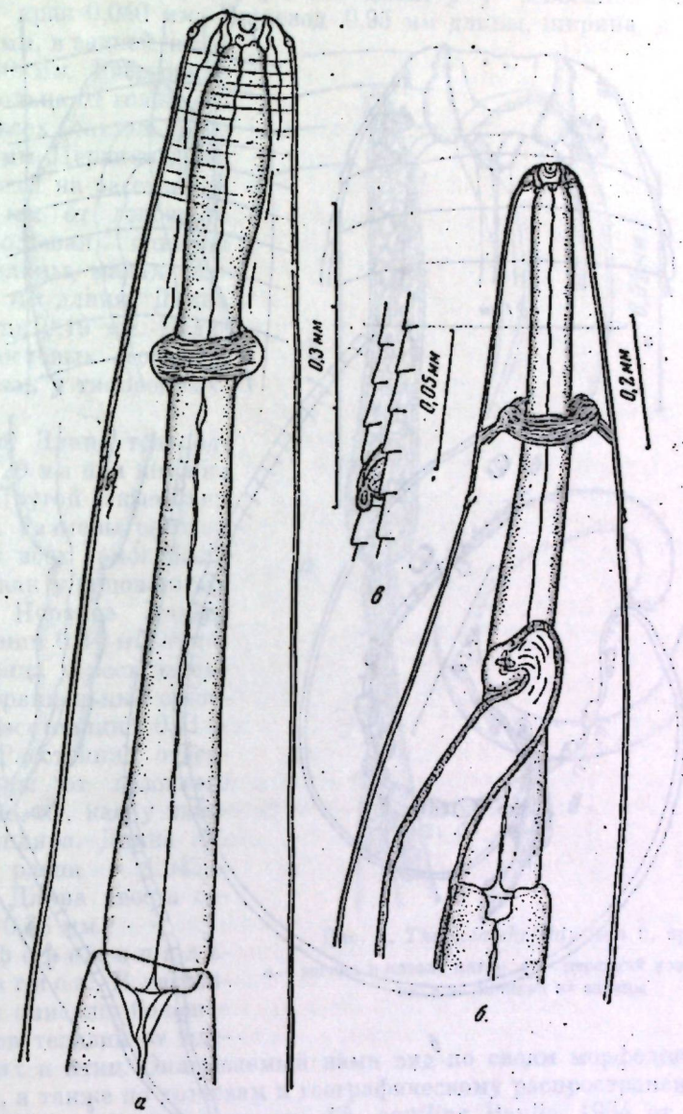


Рис. 1. *Thelazia skrjabinilina* n. sp.
а — передний конец самца вентрально; *б* — передний конец самки вентрально; *в* — цервикальный сосочек

Самка (типовой экземпляр). Длина тела 19 мм, ширина около середины его длины 0,47 мм. Ротовая капсула 0,039 мм длины при внутреннем диаметре у основания 0,029 мм, у верха 0,040 мм. Нервное кольцо лежит на расстоянии 0,34—0,36 мм от головного конца. Цервикальные сосочки находятся на расстоянии 0,51 мм от головного конца. Пищевод имеет длину 1,026 мм при ширине 0,08 мм в средней части и 0,114 мм у перехода в кишечник. Отверстие вульвы расположено на расстоянии

0,72 мм от головного конца. Вагина направлена назад, имеет вид удлиненного со слабомышечными стенками мешка, после которого заметен резкий перехват. Далее тянется более тонкая, но имеющая утолщенные мышечные стенки трубка, делящаяся вскоре на две, направленные назад

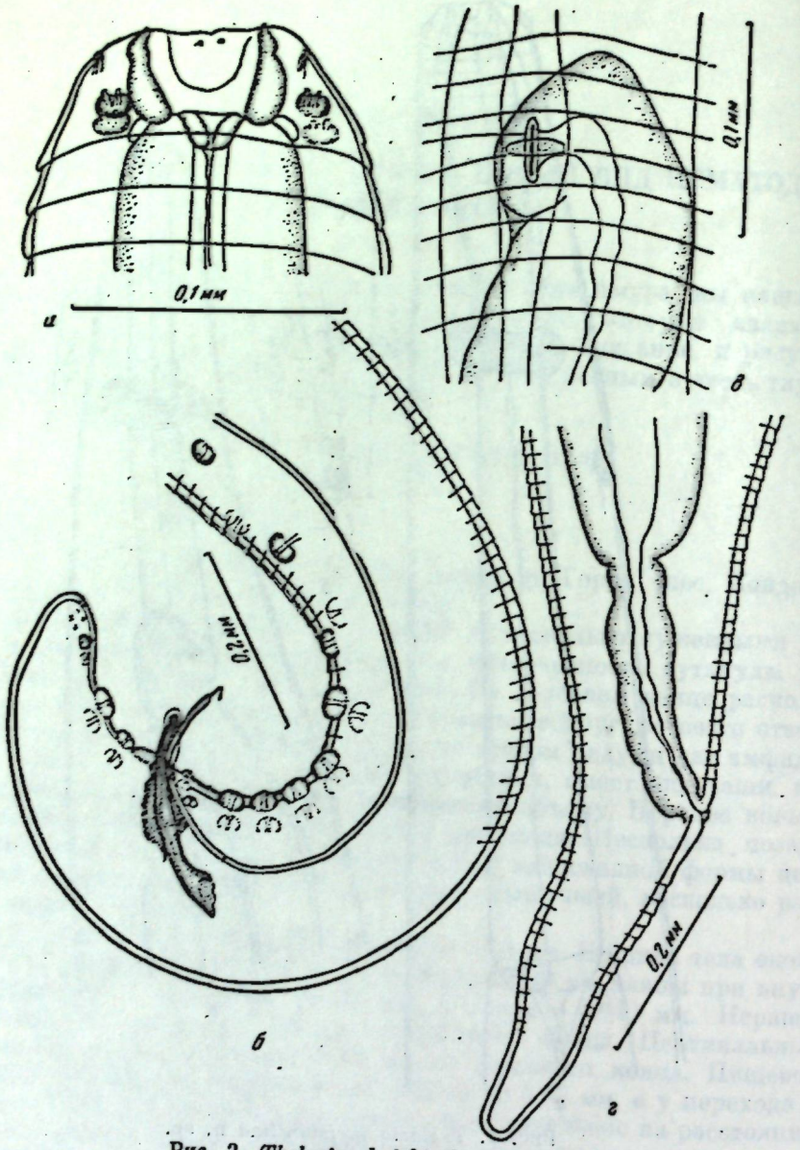


Рис. 2. *Thelazia skrjabinilina* n. sp.
а — головной конец самки вентрально; *б* — хвостовой конец самца латерально; *в* — область вульвы; *г* — хвостовой конец самки латерально

матки. В вагине большое количество личинок длиной 0,19 мм в яйцевой оболочке, которая натянута в виде чехла. Головной конец личинки как бы срезан и имеет два зубовидных выроста. Внутренняя структура личинки, за исключением полового зачатка, не различима. Хвостовой конец самки конический, тупо заострен, длиной 0,38 мм. Яйца в стадии дробления имеют размеры: 0,029×0,039; 0,029×0,049 мм.

Морфологическая изменчивость. При промерах других экземпляров получены следующие данные.

Самец. Длина тела 13,5—18 мм, ширина 0,437—0,470 мм. Ротовая капсула 0,39 мм длины, внутренний диаметр у основания 0,026 мм, у верхнего края 0,040 мм. Пищевод 0,95 мм длины, ширина в средней части 0,07 мм, в задней части 0,095—0,110 мм. Расстояние нервного кольца от головного конца у всех самцов было равно 0,34 мм. Цервикальные сосочки лежат на расстоянии 0,47—0,49 мм от головного конца. Большая спикула 2,185 мм длины, малая спикула 0,209 мм длины. Длина хвоста самца 0,19 мм. Количество хвостовых сосочков такое же, как у типового экземпляра.

Самка. Длина тела одной самки 20 мм при ширине 0,47 мм. Другой экземпляр поврежден. Размеры ротовой капсулы у всех самок были такие же, как у типового экземпляра. Нервное кольцо на расстоянии 0,34 мм от головного конца у всех экземпляров; цервикальные сосочки на расстоянии 0,51—0,53 мм. Расстояние отверстия вульвы от головного конца такое же, как у типового экземпляра. Длина пищевода равна 1,045—1,197 мм. Длина хвоста целой самки 0,38 мм.

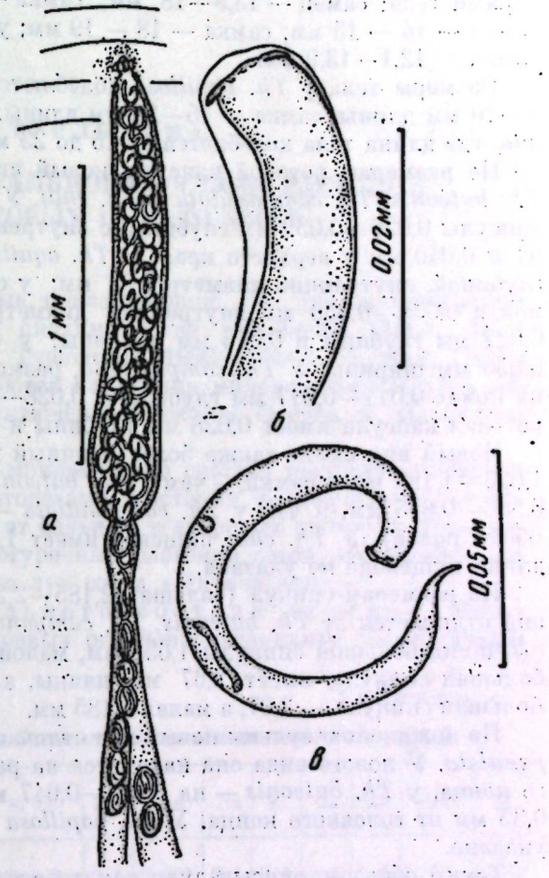


Рис. 3. *Thelazia skrjabinilina* n. sp.
а — вагина и начало матки; *б* — передний конец личинки; *в* — личинка из вагины

Дифференциальный диагноз. В настоящее время описано большое число видов телязий от млекопитающих и птиц. Описываемый нами вид по своим морфологическим признакам, а также по хозяевам и географическому распространению наиболее близок к следующим видам: *Th. aquilina* Baylis, 1934 от хищных птиц *Uroaëtus audax*, *Hieracidea berigora* и *Haliaëtus leucogaster* из Австралии; *Th. buteonis* Herde, 1942 от *Buteo swainsoni* из Сев. Америки; *Th. campanulata* (Molin, 1858) от *Falco magnirostris* из Бразилии и от *Butastur indicus* из Приморского края (СССР); *Th. chui* Hsü 1935 от *Falconidae* (Индо-Китай); *Th. papillosa* (Molin, 1860) от *Falco destructor* и *F. gracilis* из Бразилии. От всех перечисленных описываемый нами вид отличается числом сосочков на хвосте самца: у нового вида девять пар отличается числом сосочков на хвосте самца: у нового вида девять пар преанальных и три пары постанальных. У *Th. aquilina* — восемь пар преанальных и три пары постанальных, у *Th. buteonis* — 18 пар преанальных и четыре пары постанальных, у *Th. companulata* имеется семь пар преанальных и семь пар постанальных, у *Th.* анальных сосочков и три пары постанальных и один большой медианный;

у *Th. chui* самец имеет девять пар преанальных сосочков и семь пар постанальных, наконец, у *Th. papillosa* отмечено четыре пары преанальных и две пары постанальных сосочков.

Кроме того, новый вид отличается от сравниваемых видов и другими признаками: от *Th. aquilina* и *Th. buteonis* он отличается большими размерами тела: самец — 13,5—18 мм; самка — 19—20 мм, а у *Th. aquilina* самец — 14 — 15 мм; самка — 18 — 19 мм; у *Th. buteonis* самец — 11,1 мм; самка — 12,1—13,9 мм.

Размеры тела у *Th. papillosa* колеблются в больших пределах: самец 8—20 мм длины, самка — 15—26 мм длины. Также у самки *Th. campanulata*, где длина тела колеблется от 15 до 23 мм.

По размерам ротовой капсулы новый вид отличается от *Th. aquilina*, *Th. buteonis*, *Th. campanulata* и *Th. chui*. У нового вида размеры ротовой капсулы 0,029—0,039 мм глубины, с внутренним диаметром 0,029 мм внизу и 0,040 мм у верхнего края. У *Th. aquilina:* у самца — 0,016—0,02 мм глубиной, внутренний диаметр 0,03 мм; у самки — 0,02—0,024 мм глубиной и 0,034—0,036 мм внутренний диаметр. У *Th. buteonis:* у самца — 0,027 мм глубины и 0,045 мм ширины; у самки — 0,035 мм глубины и 0,050 мм ширины. У *Th. campanulata*, размеры ротовой капсулы для обоих полов 0,011—0,017 мм глубины и 0,028—0,035 мм ширины. У *Th. chui* ротовая капсула имеет 0,028 мм глубины и 0,0035 мм ширины.

Новый вид имеет также более длинный пищевод — 0,95 мм у самца и 1,026—1,197 мм у самки,— чем у *Th. buteonis:* у самца 0,487 мм, у самки 0,506—0,615 мм, и чем у *Th. campanulata* — 0,46—0,6 мм (указано для обоих полов). У *Th. chui* пищевод имеет 1,05 мм длины. У *Th. papillosa* длина пищевода не указана.

По размерам спикул (большая 2,185—2,28 мм, малая 0,209 мм) новый вид отличается от *Th. buteonis*, *Th. campanulata* и *Th. chui*. У *Th. buteonis* длина большой спикулы 1,658 мм, малой 0,204 мм. У *Th. campanulata* большая спикула имеет 2,67 мм длины, а малая 0,19 мм, а у *Th. chui* большая спикула — 2,07, а малая 0,185 мм.

По положению вульвы новый вид отличается от *Th. buteonis* и *Th. campanulata*. У нового вида она находится на расстоянии 0,72 мм от головного конца, у *Th. buteonis* — на 0,522—0,647 мм, а у *Th. campanulata* — на 0,35 мм от головного конца. У *Th. papillosa* точное положение вульвы не указано.

Таким образом, описываемая нематода наиболее близка к *Th. aquilina*, от которого, однако, отличается более крупной ротовой капсулой, иным числом преанальных и постанальных сосочков и более длинной большей спикулой. При обосновании нового вида мы также учитывали то, что его хозяин — осоед, питается в основном насекомыми, тогда как хозяева остальных сравниваемых видов являются настоящими хищными птицами.

ЛИТЕРАТУРА

Крастин Н. И. 1957. Телязиозы и их возбудители. Благовещенск, стр. 163.
Ошмарин П. Г. 1963. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М., Изд-во АН СССР, стр. 323.
Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Соболев А. А. 1949. Спирураты и филяриаты (Определитель паразитических нематод). М., Изд-во АН СССР, стр. 519.
Baylis H. A. 1934. Some spirurid nematodes from Queensland.— Ann. and Mag. Natur. History, 14, № 79, стр. 142—153.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Е. С. ТУРЛЫГИНА

ИЗМЕНЕНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО СОСТАВА РАСТЕНИЙ ПРИ НЕКОТОРЫХ НЕМАТОДОЗАХ

В литературе имеются данные, показывающие, что при наличии нематод в растениях наблюдаются биохимические изменения (Мюге, 1956, 1957; Устинов, Зиновьев, 1958; Турлыгина, 1960; Owens, Navotny, 1960 и др.). Эти работы почти не касаются изменения минерального состава растений при нематодозах, за исключением работы Овенса и Навотного, 1960 г.

Нами изучалось изменение минерального состава растений, пораженных галловым и луковым нематодозами. Растения исследовались по частям: отдельно корни и листья от больных и здоровых растений. В случае галлового нематодоза брались огуречные растения сорта «Клинские», на луковый нематодоз исследовался лук сорта «Мячковский».

Определение минерального состава огурцов. Минеральный состав больных и здоровых огурцов определялся спектральным анализом (табл. 1).

Таблица 1

Количество катионов в здоровых и больных галловым нематодозом огурцах (в %)

	Fe	Si	Mg	Mn	Na	K	Ca	Al	Cu	Ti
Корни здоровые	Больше 1	Больше 1	0,1	0,001	0,1	0,1	0,1	0,01	0,1	0,01
Галлы	То же	То же	0,1	0,001	0,1	0,1	0,1	0,1	0,001	0,01
Листья здоровые	» »	» »	0,1	0,001	0,1	0,1	0,1	0,01	0,001	0,01
Листья больные	» »	» »	0,1	0,001	0,1	0,1	0,1	0,1	0,001	0,01

Как видно из таблицы, количество железа, кремния, магния, марганца, натрия, калия, кальция, титана не изменяется у больных растений по сравнению со здоровыми. Незначительные изменения наблюдаются в количестве аллюминия и меди: в листьях и корнях больных огурцов количество аллюминия увеличивается; количество меди в больном растении уменьшается, но только в корнях.

Эти изменения можно отнести за счет усиленного синтеза белка и изменения дыхательных процессов в галлах при наличии нематод.

Полученные данные согласуются с данными Овенса и Навотного (1960), которые также не наблюдали изменения минерального состава мелоидогинозных растений. Исключение составляет медь, количество которой, по данным авторов, не изменялось (алюминий не определялся).

Азот, фосфор и сера также определялись нами в корнях и листьях здоровых и больных огурцов.

Определение общего азота по методу Кьельдаля показало, что как в подземной, так и надземной частях больного растения его количество увеличивается: корни здоровые 2,37%, больные 3,03%; листья здоровые 3,08%, больные 4,08%. Это совпадает с данными Овенса и Навотного, согласно которым количество общего азота у больных растений увеличивается в два раза, но расходится с нашими предыдущими данными (Турлыгина, 1960). Возможно, разница — следствие того, что в первом случае исследовались галлы по размерным группам, а во втором — бралась смесь галлов.

Количество общего фосфора, определенного молибдатным методом с образованием молибденовой сини, в листьях больного растения уменьшается: в здоровых 0,76%, в больных 0,58%. В корнях его количество увеличивается: в здоровых 1,18%, в больных 1,45%.

Количество общей серы (определение велось весовым методом в виде определения сернокислого бария) увеличивается в больных листьях (здоровые 0,80%, больные 0,93%) и корнях (здоровые 0,70%, больные 0,97%). Последние данные расходятся с данными Овенса и Навотного, которые не наблюдали изменений в количестве серы.

Изменения последних трех элементов можно объяснить следующими причинами: 1) усиленным делением клеток при образовании галлов, для чего необходимо присутствие глютатиона, содержащего серу, 2) усиленным синтезом белка, что ведет к увеличению количества азота; 3) усилением синтетических процессов, показателем чего является увеличение количества фосфора.

Определение минерального состава лука при дитиленхозе. Изменение количества катионов в луке определялось спектральным анализом (табл. 2).

Таблица 2

Количество катионов в здоровом и больном дитиленхозом луке (в %)

Лук	Fe	Si	Mg	Na	Ca	Al	Pb
Здоровый	Больше 1	0,01	0,1	Больше 1	0,2	0,01	0,001
Больной	То же	0,01	0,1	То же	0,2	0,01	0,001

Как видно из таблицы, при дитиленхозе количество катионов не изменяется.

Общий азот, определенный методом Кьельдаля, в больных луковицах увеличивается: в здоровых 1,66%, в больных 1,75%.

Общий фосфор (определение велось молибдатным методом) тоже увеличивается: с 0,44% в здоровом растении до 0,64% в больном.

Наоборот, количество общей серы (по весовому методу) в больном луке уменьшается с 0,403 до 0,305%.

Анализируя полученные данные, мы убедились, что изменения при нематодозах, вызываемых даже разными видами нематод, относящимися к различным таксономическим группам, протекают очень сходно. Как при мелойдогинозе, так и при дитиленхозе изменения идут по линии анионов, а не катионов. Можно думать, это происходит потому, что катионы менее подвижны и их в растениях меньше, чем анионов, поэтому они и менее подвержены изменениям.

ЛИТЕРАТУРА

Мюге С. Г. 1956. К трофической характеристике галловой нематоды.— Ж. Общей биологии, 17, № 5, стр. 396—399.

Мюге С. Г. 1957. О физиологической специфичности луковой стеблевой нематоды.— Зоол. ж., 36, вып. 4, стр. 620—622.

Турлыгина Е. С. 1960. К биохимической характеристике растений, пораженных фитогельминтами.— Helminthologia, 2, № 3—4, стр. 177—187.

Устинов А. А., Зиновьев В. Г. 1958. О некоторых биохимических изменениях в тканях растений, зараженных фитогельминтами. Сборник работ к 80-летию академика К. И. Скрябина. М., Изд-во АН СССР.

Owens R. G., Novotny M. M. 1960. Physiological and biochemical studies on nematode galls.— Phytopathology, 50, № 9, стр. 650, Abstr.

Л. В. ФИЛИМОНОВА

ОБНАРУЖЕНИЕ НОВЫХ ПРОМЕЖУТОЧНОГО И ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ХОЗЯЕВ ТРЕМАТОДЫ *NANOPHYETUS SCHIKHOBALOWI*

При изучении биологии трематоды *Nanophyetus schikhobalowi* Skrjabin et Podjapolskaja, 1931 летом 1962 г. на р. Анюй нами исследовались рыбы и пресноводные моллюски на наличие в них личиночных форм этой трематоды.

В районе пос. Сира было вскрыто 1700 экз. моллюсков, относящихся к двум классам *Gastropoda* и *Bivalvia*. (Видовой состав исследованных моллюсков и их зараженность представлены в табл. 1). Церкарии и редии трематоды встретились нам только в моллюсках рода *Semisulcospira: S. laevigata* и *S. cancellata*, причем последний впервые отмечается как промежуточный хозяин *N. schikhobalowi*. В этих же моллюсках паразитировало еще пять видов церкариев. В одном случае у *S. laevigata* отмечена смешанная инвазия церкариями *N. schikhobalowi* и другим видом церкариев. Остальные виды моллюсков оказались свободными от личиночных форм трематод, кроме *Radix auricularia*, в 2 экз. которого были найдены фуркоцеркарии. Процент заражения всех моллюсков р. Анюй партенитами *N. schikhobalowi* 2,5%. Если сравнить экстенсивность заражения основного промежуточного хозяина *N. schikhobalowi* моллюска *S. laevigata* церкариями этого вида трематод (9,3%) с экстенсивностью заражения этих же моллюсков церкариями других видов, то окажется, что она стоит на втором месте после зараженности их церкариями *Metagonimus* (10,9%). Экстенсивность заражения остальными четырьмя видами церкариев, обнаруженными у *S. laevigata*, значительно ниже (5,7, 4,8, 1,6 и 0,2%). При сопоставлении данных по зараженности *S. laevigata* на р. Анюй с зараженностью этого вида на р. Хор, оказывается, что как общая зараженность всеми видами церкариев (56,2%), так и зараженность церкариями *N. schikhobalowi* (16,7%) в полтора раза превышает эти показатели у моллюсков Анюя, где они равны соответственно 36,8% и 9,3%. Такая разница в экстенсивности инвазии моллюсков может быть объяснена тем, что на р. Хор моллюски собирались близ большого с. Гвасюги, насчитывающего около 400 жителей и множество собак, в то время как моллюски на Анюе были собраны в районе пос. Сира, где жило всего 5—6 десятков человек. Естественно, что жители и собаки с. Гвасюги являются более мощным источником инвазии, чем население пос. Сира. В силу этого моллюски около Гвасюгов заражены сильнее, чем у Сиры.

В предыдущей статье, посвященной биологии трематоды *N. schikhobalowi* (Филимонова 1963), подробно дана морфология ее личиночных форм. В настоящей работе мы исправляем некоторые неточности и дополняем описание церкария.

В экскреторной системе церкария имеется 30 мерцательных клеток по 15 с каждой стороны. Эти 15 протонефридиев собраны в пять пучков по

Таблица 1

Результаты вскрытия водных моллюсков р. Анюй

Вид моллюсков	Число вскрытых моллюсков	Заражено личинками			
		трематод		*N. schikhobalowi*	
		число	%	число	%
Класс *Gastropoda*					
Семейство *Limnaeidae*					
Radix auricularia	120	2	—		
R. lagotis	200				
Семейство *Planorbidae*					
Gyraulus centrifugus	303				
Семейство *Valvatidae*					
Valvata aliena	185				
Семейство *Melantidae*					
Simisulcospira laevigata	440	162	36,8	41	9,3
S. cancellata	72	27	37,5	2	2,8
Класс *Bivalvia*					
Семейство *Sphaeriidae*					
Sphaerium compressum	75				
Pisidium casertanum	130				
P. amnicum	175				
Всего	1700	191	11,2	43	2,5

три клетки в каждом. Первая триада расположена в области ротовой присоски, вторая — в области стилетных желез, третья — в области брюшной присоски. Проводящие сосуды этих терминальных клеток впадают в верхний коллекторный сосуд. В нижний коллекторный сосуд впадают проводящие сосуды двух нижних пучков. Протонефридиальные клетки нижнего пучка расположены между хвостом и отверстием резервуара муциновых желез, остальные — в области муциновых клеток по бокам от экскреторного пузыря. Перед впадением в латеральный коллекторный сосуд верхний и нижний коллекторные сосуды делают несколько петель.

Формула экскреторной системы $2 \cdot [(3+3+3)+(3+3)] = 30$ (рис. 1, *а*).

Очевидно, такое же или более сложное строение имеет выделительная система метацеркария.

Нервная система церкария (рис. 1, *б*) представлена двумя нервными узлами, расположенными немного ниже глотки. Узлы соединены комиссурой. От них кпереди отходит пара крупных, но коротких стволов и назад еще одна пара более крупных стволов, идущих почти вдоль всей длины тела церкария.

На теле церкария имеются довольно длинные протоплазматические волоски, которые, очевидно, несут сенсорную функцию. Они заметны только на живых объектах, незадолго до гибели церкария оплывают и полностью исчезают. Когда церкарий лежит вентральной стороной вверх, заметно девять пар этих волосков (рис. 1, *б*), а при боковом положении церкариев — восемь пар (рис. 1, *в*). При серебрении на препаратах, заделанных в глицерин, на теле церкария становятся видимыми небольшие сосочки диаметром 1,2—1,8 μ.

У нашего церкария насчитывается 214 таких сосочков. Особенно много их на ротовой присоске в области стилета. На этой присоске с вентральной стороны расположено 64 сосочка, на брюшной присоске 12, на вентральной стороне тела 18 (рис. 2, *а*), а на дорсальной стороне 38 (рис. 2, *в*), по бокам тела по 32 сосочка (рис. 2, *б*). На хвосте имеется два сосочка,

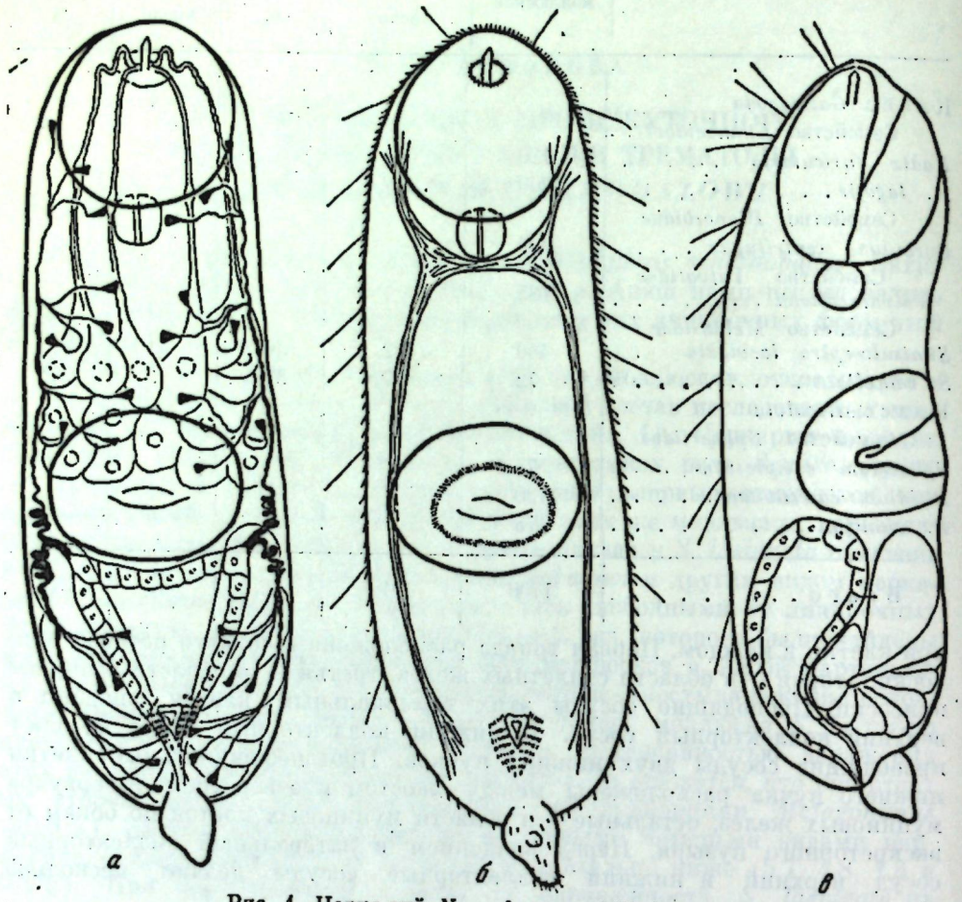


Рис. 1. Церкарий *Nanophyetus schikhobalowi*

а — выделительная система, вентрально; *б* — нервная система; чувствительные волоски и шипики на кутикуле, вентрально; *в* — чувствительные волоски, латерально

видимых с дорсальной стороны или сбоку. Внутри резервуара муциновых желез насчитывается 18 сосочков, по девять справа и слева от отверстия резервуара, но они тоже лучше видны сбоку или с дорсальной стороны. На рисунке эти сосочки обозначены контурной линией (рис. 2, *в*).

Сосочки с отходящими от них сенсорными волосками Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский (1963) предлагают называть сенсиллами. Многими авторами, занимающимися изучением этих образований у личиночных форм трематод, волоски, отходящие от сосочков, расцениваются как чувствительные образования (Гинецинская, 1960; Pearson, 1961; Wagner, 1961; Гинецинская и Добровольский, 1963). Для некоторых видов церкариев, у которых изучалось число и расположение сосочков, отмечено, что не от всех сосочков отходят плазматические волоски. У наших церкариев наблюдается большое расхождение в числе сосочков, выявленных при серебрении, и количестве волосков, видимых на живых объектах. Такая же картина наблюдалась у церкариев *Schistosoma mansoni*. При изучении живых церкариев на их теле автор (Vercammen-Granjean, 1951) обнаружил 24 сосочка с волосками и одну пару без них. При изучении церкариев этого же вида на объектах, окрашенных азотнокислым серебром, Вагнер (Wagner, 1961) обнаружил на их теле 53 папиллы.

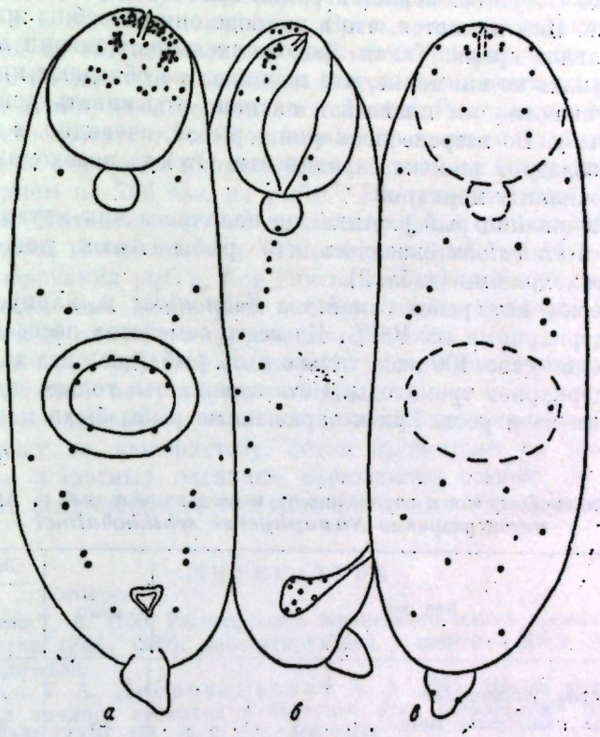


Рис. 2. Расположение сосочков на теле церкария *Nanophyetus schikhobalowi*

а — вид с вентральной стороны; *б* — вид с латеральной стороны; *в* — вид с дорсальной стороны

Большое количество сосочков, особенно на передней части тела, и сравнительно небольшое число видимых на живом материале волосков у наших церкариев, а также обнаружение сосочков внутри резервуара муциновых желез заставляет с некоторой осторожностью расценивать все сосочки как основания плазматических волосков. Возможно, что часть из них является таковыми, остальная же часть несет какую-либо другую функцию или тоже является чувствительными окончаниями, но другого типа, чем длинные чувствительные волоски, обнаруженные на теле церкария.

В расположении и числе этих сосочков у нашего церкария наблюдается симметрия и постоянство. Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский (1963) считают, что этот признак в систематике церкариев может играть роль по меньшей мере родового признака.

Сосочки формируются еще до выхода церкариев из редий. На редиях такие сосочки не обнаружены.

Тело церкария покрыто правильными рядами маленьких шипиков, порядок которых несколько нарушается к заднему концу тела церкария.

На вентральной присоске имеется три круга шипиков, по обеим сторонам отверстия резервуара муциновых желез расположено восемь рядов шипиков, в верхнем ряду — шесть шипиков, во втором, третьем и четвертом — по семь, а пятом — шесть, в шестом — пять, в седьмом — три и внизу — по одному шипику с каждой стороны.

Необходимо отметить интересный факт. При содержании в холодильнике в чашке Петри без всякой аэрации при 6° С церкарии жили по полутора месяцев. Нам думается, что в природе они способны жить еще более продолжительное время. Такая продолжительность жизни вполне понятна, если принять во внимание, что церкарии не обладают никакими органами, помогающими им плавать и активно отыскивать дополнительного хозяина — рыбу. Во встрече церкария с рыбой, очевидно, в значительной степени преобладает элемент случайности. Отсюда необходимость в такой длительной жизни у церкария.

При исследовании рыб р. Анюй на наличие в них метацеркариев *Nanophyetus schikhobalowi* оказалось, что рыбы Анюя довольно сильно (48,6%) поражены ими (табл. 2).

Практически все рыбы семейства *Salmonidae* и хариусы заражены этими метацеркариями на 100%. Из всего семейства лососевых, исследованного в количестве 100 экз., только пять рыб (два сига и три кеты) не имели метацеркариев трематоды. Кета заражается только при вхождении в горные реки на нерест. Три незараженные рыбы были нами обнаруже-

Таблица 2

Видовой состав и зараженность исследованных рыб р. Анюй метацеркариями *Nanophyetus schikhobalowi*

Вид рыб	Вскрыто всего	Заражено	
		число	%
Семейство *Salmonidae*			
Coregonus ussuriensis Berg.	10	8	—
Hucho taimen (Pallas)	22	22	100
Brachymystax lenok (Pallas)	34	34	100
Oncorhynchus keta (Walb.)	34	31	91,2
Семейство *Thymallidae*			
Thymallus arcticus grubei Dyb.	42	42	100
Семейство *Cyrpinidae*			
Pseudaspius leptocephalus (Pall.)	20	—	—
Leuciscus waleckii Dyb.	15	—	—
Gobio gobio cynocephalus Dyb.	17	—	—
Phoxinus perenurus (Pall.)	15	—	—
Ph. lagowskii Dyb.	15	—	—
Rhodeus sericeus sericeus (Pall.)	30	—	—
Семейство *Esocidae*			
Esox reicherti Dyb.	3	—	—
Семейство *Eleotridae*			
Percottus glehni Dyb.	10	—	—
Семейство *Gasterosteidae*			
Pungitius pungitius sinensis (Guichenot)	15	—	—
Всего	282	137	48,6

ны в самом начале хода кеты в августе; в сентябре ловились рыбы с единичными метацеркариями (2 экз.), а остальные 29 рыб, исследованные в начале октября, содержали в почках и мышцах уже десятки и сотни молодых метацеркариев трематоды. Метацеркарии встречались не только в почках, мышцах тела, глаз и сердца, но также в стенках кишечника, в печени и жировой ткани, окружающей кишечник. Но основные органы, в которых чаще всего встречаются метацеркарии и в большом количестве,— это почки и мышцы плавников. Здесь они исчисляются сотнями. Только в одной из 137 зараженных рыб метацеркарии были найдены на жабрах, а не в почках или в мышцах. Интенсивнее всего из рыб заражены хариусы и ленки, немного меньше таймени. Количество метацеркариев у них обычно достигает сотен или даже превышает тысячу. Интенсивность заражения хариусов, например, колебалась от 60 до 1558 метацеркариев, в среднем по 786 экз. на рыбу[1]. Из туводных рыб слабее всего заражены сиги. Интенсивность их заражения была от 6 до 69 метацеркариев, при средней интенсивности 34 метацеркария[2].

После исследования рыб р. Хор список дополнительных хозяев трематоды насчитывал семь видов рыб: хариус, ленок, таймень, кета, горбуша, обыкновенный гольян и амурская широколобка.

Исследование рыб р. Анюй расширило список дополнительных хозяев трематоды, добавив к нему амурского сига.

По нашим наблюдениям, заражение животных и человека в местах, неблагополучных по нанофиетозу, летом происходит от туводных рыб. Но в основном животные, очевидно, заражаются осенью, во время хода кеты, когда эта рыба наиболее доступна для диких и домашних животных.

ЛИТЕРАТУРА

Гинецинская Т. А. 1960. Расшифровка жизненного цикла трематоды *Apharyngostrigea cornu* (Zed., 1800), паразитирующей у цапель.— Докл. АН СССР, 135, № 1, стр. 236—239.

Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. 1963. Новый метод обнаружения сенсилл личинок трематод и значение этих образований для систематики.— Докл. АН СССР, 151, № 2, стр. 460—463.

Филимонова Л. В. 1963. Биологический цикл трематоды *Nanophyetus schikhobalowi*.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, 13, стр. 345—357.

Paerson J. C. 1961. Observations on the morphology and life cycle of *Neodiplostomum intermedium (Trematoda: Diplostomatidae)*.— Parasitology, 51, № 5—6, стр. 133—172.

Vercammen-Granjean P. 1951. Sur la chaetotaxie de la larve infestante de *Schistosoma mansoni*.— Ann. parasitol. humaine et comparée, 26, № 5—6, стр. 412—414.

Wagner A. 1961. Papillae on three species of schistosome cercariae.— J. Parasitol., 47, № 4, стр. 614—618.

[1] Подсчет произведен на 10 хариусах.
[2] Подсчет произведен на 8 сигах.

В. П. ШАХМАТОВА

ИЗУЧЕНИЕ ЦИКЛА РАЗВИТИЯ *TAENIA INTERMEDIA* — ЦЕСТОДЫ КУНЬИХ

Taenia intermedia (Rudolphi, 1809) паразитирует в тонком кишечнике куньих (куница каменная и лесная, ласка, горностай). Этот вид зарегистрирован в Германии, Швейцарии, Шотландии, Франции, США, а также в СССР (Карелия).

Несмотря на то, что *T. intermedia* давно известна и имеет относительно широкое распространение, поражает ценных промысловых животных и является, безусловно, патогенной, цикл развития этого паразита не был расшифрован. В период работы 319-й Союзной гельминтологической экспедиции, организованной Гельминтологической лабораторией АН СССР и исследовавшей промысловых животных Карелии (1960—1962 гг.), мы экспериментально изучали цикл развития *T. intermedia*.

Ниже приводим краткую характеристику развития *T. intermedia*.

ВЫЯВЛЕНИЕ ПРОМЕЖУТОЧНОГО ХОЗЯИНА

Учитывая, что многие виды тений, паразитирующие у хищных млекопитающих, развиваются с участием грызунов и других мелких животных как промежуточных хозяев, мы основное внимание сосредоточили на исследованиях именно этой группы животных.

Работа по установлению промежуточных хозяев велась в двух направлениях: 1) обнаружение спонтанной инвазии у грызунов, насекомоядных и других млекопитающих в естественных условиях и 2) проведение экспериментального заражения грызунов и других мелких животных.

Для обнаружения спонтанной инвазии вскрывались мышевидные грызуны, насекомоядные и лягушки, отловленные из различных стаций обитания куньих.

Всего обследовано методом полных гельминтологических вскрытий по К. И. Скрябину 1199 животных, в том числе:

зайцев 70 экз., рыжих полевок 230 экз., белок 323 экз., кротов 63 экз., ондатр 123 экз., землероек 274 экз., водяных крыс 46 экз., кутор 5 экз., пашенных полевок 55 экз., лягушек травяных 20 экз.

В результате в грудной полости у четырех рыжих полевок из 230 обследованных были обнаружены личинки тений. Полевки отловлены на севере Карелии. Обнаруженные личинки были идентифицированы с личинками *T. intermedia*, полученными при экспериментальном заражении белых мышей и пашенных полевок. Интенсивность спонтанной инвазии полевок личинками *T. intermedia* достигала 2 экз.

Для экспериментального заражения подопытных животных использовались яйца, выделенные из зрелых члеников цестод, обнаруженных у спонтанно инвазированных куниц. Эти яйца круглой или слегка овальной

формы, желто-коричневого цвета, их наружная поверхность бугристая, размер (установленный на промерах 100 яиц) 0,034—0,035×0,029—0,032 мм. Снаружи яйца покрыты тонкой прозрачной оболочкой. Под ней располагается опалесцирующая желточная оболочка, состоящая из желточных гранул. Толщина этой оболочки зависит от степени зрелости яйца. У зрелого яйца она наиболее тонкая.

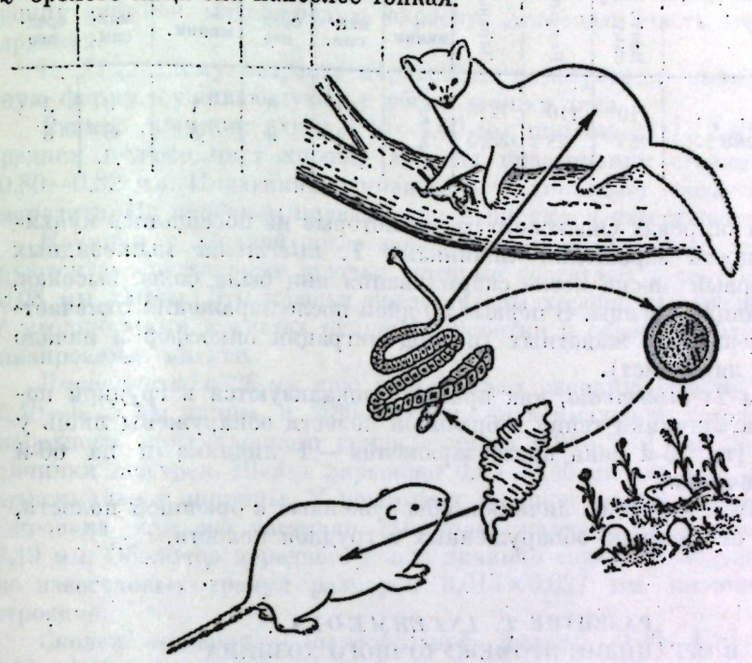


Рис. 1. Схема цикла развития *Taenia intermedia*

Под этими оболочками находится онкосфера — зародыш со своими оболочками. Наружная оболочка онкосферы — толстая, радиальнопсчерченная, желто-коричневого цвета. Под ней в виде тонкой мембраны обнаруживается вторая оболочка. Зародыш имеет свою собственную тонкую эластичную оболочку. Вблизи одного из полюсов зародыша имеется шесть попарнорасположенных крючьев. Размер зародыша 0,024—0,026×0,023—0,024 мм. В зрелых яйцах зародыш неплотно прилегает к оболочкам, особенно в области полюсов. У недозревших яиц зародыш соприкасается с оболочками онкосферы. Толщина оболочек яйца 0,0038—0,0040 мм. Яйца были скормлены 110 белым мышам, 28 пашенным полевкам, 3 ондатрам, 3 водяным крысам, 12 морским свинкам, 5 лягушкам, 6 белым крысам.

Мелким подопытным животным скармливали по 30—40 яиц *T. intermedia*, крупным — по 50—60.

Подопытные животные вскрывались в разные сроки после заражения: белые мыши через 7, 14, 20, 26, 30, 35, 40, 45, 50, 60, 75, 100, 120 дней; ондатры, водяные и белые крысы — через 30, 40, 50 дней; пашенные полевки и морские свинки — через 20, 30, 40, 50, 60 дней.

В итоге проведенных нами экспериментов установлено, что личинки *T. intermedia* развились только у мышевидных грызунов (белых мышей и пашенных полевок). Данные об этом мы приводим в таблице (стр. 254).

Приведенная таблица показывает значительный процент экспериментального заражения яйцами *T. intermedia* белых мышей (72,6%), и особенно пашенных полевок (93,5%). Пашенные полевки отлавливались на

Результаты экспериментального заражения пашенных полевок и белых мышей яйцами *T. intermedia*

Вид животного	Взято под опыт	Вскрыто	Заражено, %	Сформировалось личинок у инвазированных животных					
				до 1 месяца			1—4 месяца		
				миним.	максим.	среднее	миним.	максим.	среднее
Белые мыши	110	110	72,6	2	13	6	1	6	3
Пашенные полевки . .	23	23	93,5	4	19	9	3	8	6

изолированных островах Онежского озера, которые не посещались куньими. Интенсивность заражения личинками *T. intermedia* мышевидных грызунов в первый месяц после скармливания яиц была более высокая, чем в последующие месяцы. В первые 30 дней после заражения отмечается гибель подопытных животных (период миграции онкосфер и начало формирования лярвоцист).

Лярвоцисты *T. intermedia*, как правило, локализуются в грудной полости грызунов. Личинки тений в брюшной полости обнаружены лишь у двух полевок (на 26-й день после заражения — 1 личинка и на 60-й день — одна личинка).

По размерам и строению личинки, обнаруженные в брюшной полости, не отличались от личинок, обнаруженных в грудной полости.

РАЗВИТИЕ *T. INTERMEDIA* В ОРГАНИЗМЕ ПРОМЕЖУТОЧНОГО ХОЗЯИНА

(Рис. 2)

Лярвоцисты *T. intermedia* в возрасте 7 дней обнаруживались в грудной полости мышей в количестве 15—19 экз.

Личинки достигают 0,54—1,20 мм длины, 0,54—0,90 мм максимальной ширины. Форма их различная круглая, овальная, угловатая.

Лярвоцисты одним полюсом были прикреплены к легочной плевре с наружной поверхности и находились в неподвижном состоянии. На поверхности легких имелись кровоизлияния, указывающие на места миграции онкосфер.

У наиболее мелких личинок не удается различить головной и хвостовой концы, у крупных лярвоцист на переднем конце оболочка утолщается и этот конец притуплен. Оболочка лярвоцист очень тонкая, прозрачная, содержит большое количество известковых гранул, сконцентрированных на притупленном полюсе с утолщенной оболочкой. Внутри циста заполнена прозрачной жидкостью.

Лярвоцисты 14-дневного возраста локализуются в грудной полости в количестве 5—12 экз. Длина их 0,94—2,40 мм, максимальная ширина 0,73—1,60 мм. Форма лярвоцист круглая или овальная. Личинки свободно находились в грудной полости, отличались подвижностью. Движение личинок было очень активное и осуществлялось сокращением и расслаблением мышц тела личинки.

При этом лярвоцисты принимали разнообразную форму; передвижение их происходило поступательно, несколько напоминало амебовидное. Личинки снабжены тонкой прозрачной оболочкой толщиной 0,027 мм. Оболочка цист на одном из полюсов утолщена, достигая 0,08—0,10 мм. В центре утолщения оболочки имеется впячивание, соответствующее шейке лярвоцисты. Хвостовой конец лярвоцист заострен.

По всему телу личинки обнаруживаются известковые гранулы, особенно большая концентрация их отмечается на переднем конце тела личинок, где они располагаются сплошным слоем. Гранулы придают переднему концу личинок матово-белую окраску. Хвостовая часть лярвоцист прозрачная.

К 20-дневному возрасту лярвоцисты приобретают вытянутую овальную форму, суживающуюся к обоим концам тела.

Размер личинок: длина 4,10—4,60 мм, ширина 2,00—2,40 мм. На переднем полюсе цист хорошо заметна инвагинация стенки на глубину 0,80—0,82 мм. Инвагинированная область лярвоцист соответствует шейке паразита. На переднем полюсе концентрируются известковые гранулы.

Начиная с 22 дней после заражения промежуточных хозяев формируются эмбриональные крючья, которые достигают в этот период 0,07—0,08 мм длины. Эти крючья представлены хорошо выраженным лезвием с утолщениями в местах будущей рукоятки и отростка; они слабо хитинизированы, мягкие.

Лярвоцисты к 26-му дню приобретают овоидную форму и достигают 5,40—6,75 мм длины и 2,80—3,20 мм максимальной ширины. Ширина переднего притупленного конца личинок 0,94—1,10 мм. Задний конец личинки заострен. Шейка лярвоцист 0,40—0,46 мм длины и 0,40—0,42 мм максимальной ширины. У некоторых личинок шейка полностью инвагинирована или же частично выступает наружу на расстояние 0,10—0,19 мм. Оболочка переднего конца личинки содержит большое количество известковых гранул размером 0,013×0,027 мм, имеющих слоистое строение.

Сколекс лярвоцист шарообразной формы, 0,90—1,10 мм длины и 0,95—1,10 мм ширины с хорошо заметными четырьмя присосками, достигающими 0,13—0,14 мм в диаметре, и хоботком, диаметр которого 0,48—0,50 мм. На хоботке располагается корона из 28 крючьев.

Большие и малые крючья характеризуются недоразвитыми отростком и рукояткой; они имеют форму треугольника и мало отличаются друг от друга по размерам и по форме. Длина больших крючьев 0,139—0,140 мм, максимальная ширина 0,028—0,029 мм. Длина малых 0,120—0,123 мм, наибольшая ширина 0,025—0,027 мм. Личинки *T. intermedia* 30-дневного возраста обладают утолщением на переднем конце. Длина лярвоцист увеличивается до 6,0—10,0 мм.

Личинки в возрасте 36 дней по размерам мало отличаются от предыдущих. Сколекс шарообразной формы 1,0—1,08 мм в диаметре; присоски достигают 0,19—0,20 мм в диаметре. Хоботок вооружен 28 крючьями, из которых большие крючья 0,16—0,17 мм длины и 0,06—0,07 мм максимальной ширины. Малые крючья 0,13—0,14 и 0,060—0,065 мм соответственно.

Шейка достигает 2,70—2,82 мм длины и 1,35—1,65 мм максимальной ширины. На переднем конце личинок имеются многочисленные глубокие складки.

В 40-дневном возрасте начинается подразделение тела лярвоцист на две части: переднюю — более толстую со складчатой оболочкой и с инвагинированной шейкой со сколексом, размер передней части 2,80—3,00×2,70—3,10 мм, и заднюю — с тонкой прозрачной оболочкой, наполненной жидкостью.

Длина личинки 11,0—12,0 мм, наибольшая ширина 3,5—4,0 мм. Сколекс хорошо развит и имеет диаметр 0,94—1,08 мм. По бокам находятся

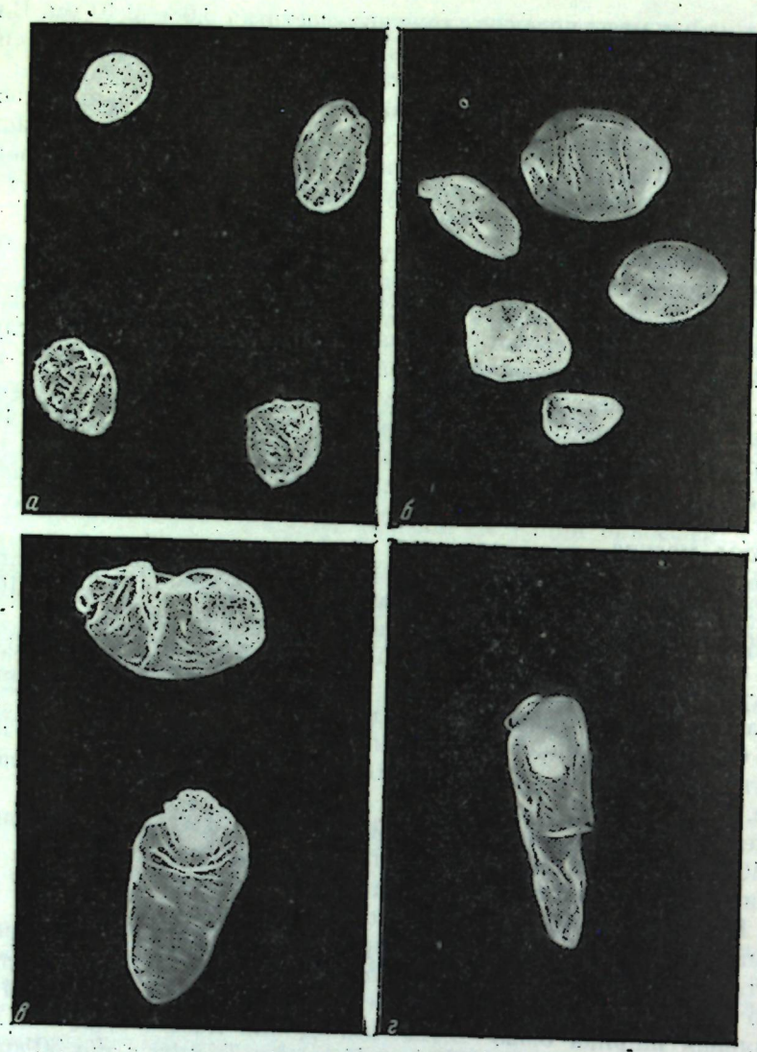


Рис. 2. Личинки *Taenia intermedia*

а — через 7 дней после заражения; *б* — через 21 день; *в* — через 30 дней; *г* — через 36 дней;

четыре присоски, достигающие 0,22—0,24 мм в диаметре, и расположенный проксимально хоботок с 28 крючьями. В возрасте 50 дней лярвоцисты перетяжкой отчетливо разделены на две части: переднюю и заднюю.

Передняя часть матово-белого цвета, содержит инвагинированную шейку со сколексом. Шейка толстая, складчатая; складчатость переходит на начало сколекса. Сколекс с крючьями уже полностью сформирован; при дальнейшем развитии личинки он не претерпевает заметных изменений. У лярвоцисты в возрасте 60 дней шейка сколекса достигает 3,5 мм длины; она массивная, складчатая. Сколекс 1,08—1,10 мм в диаметре с четырьмя мощными выступающими присосками и хоботком, вооруженным 28 крючьями.

Большие крючья 0,175—0,190 мм длины и 0,070—0,075 мм максимальной ширины. Малые крючья — 0,013—0,014 и 0,060 мм соответственно.

Рис. 2. Личинка *Taenia intermedia*

д — через 45 дней; *е* — через 60 дней; *ж* — через 75 дней; *з* — через 100 дней

Личинки активно двигаются в грудной полости, меняя свою локализацию. Нами они обнаруживались на сердце легких, в средостении и на диафрагме.

Движение личинок мы наблюдали через прозрачную сухожильную часть диафрагмы, а также при вскрытии грудной полости экспериментально и спонтанно зараженных грызунов. При помещении лярвоцист в физиологический раствор при температуре 18—20° сохранялась их подвижность до 2 час.

К 75 дням лярвоцисты достигают 16,0—16,5 мм длины и 4,5—5,5 мм максимальной ширины. Передняя часть личинок имеет длину 4,62—

4,85 мм и ширину 4,50—5,50 мм. Оболочка передней части лярвоцист утолщена, имеет многочисленные глубокие складки и содержит большое количество известковых гранул. Цвет передней части личинок молочно-белый. Шейка толстая, складчатая, 3,78—3,85 мм длины и 2,70—2,90 мм максимальной ширины. Хвостовая часть личинки сужена, тонкая, нежная наполнена жидкостью. Наибольшая ширина ее 2,0—2,2 мм. Задний конец лярвоцист заострен.

Лярвоцисты в возрасте 100 дней имеют несколько уплощенную форму и отличаются небольшой подвижностью. Длина их 26,0—27,5 мм, максимальная ширина 5,8—6,1 мм. Головной конец личинки, 0,95—1,10 мм ширины, инвагинирован внутрь шейки на глубину 1,80—1,92 мм. У некоторых личинок часть шейки выступает впереди тела личинки на расстояние 2,0—3,0 мм, и тогда передняя часть личинки вытянута, или же шейка со сколексом полностью инвагинированы, и тогда передний конец личинки притуплен и как бы срезан. Ширина личинки постепенно увеличивается к заднему концу тела и на расстоянии 6,0—8,0 мм от головного конца достигает максимальной ширины — 6,0—6,3 мм. Такая ширина лярвоцист сохраняется на протяжении 6,0—8,0 мм, доходя до 3,0—3,2 мм на уровне перехода тела в хвостовой придаток. Хвостовой придаток лярвоцист 7,06—9,00 мм длины и, в отличие от переднего конца тела, не образует складок, покрыт тонкой, нежной оболочкой и заполнен жидкостью. Ширина его основания 3,0—3,2 мм, заканчивается коническим сужением. По медианной линии личинок развивается продольный тяж, и латеральные края личинки становятся складчатыми, фестончатыми. Известковые гранулы сконцентрированы в передней части личинки. Сколекс 1,2 мм в диаметре, снабжен четырьмя присосками, диаметр которых равен 0,19—0,24 мм. Хоботок 0,46—0,52 мм в диаметре, диаметр короны крючьев 0,52—0,55 мм. Большие крючья имеют длину 0,165—0,180 мм, малые крючья 0,135—0,145 мм.

К 120-му дню заканчивается развитие лярвоцист. К этому времени они достигают 23,0—27,0 мм длины и 5,0—6,06 мм максимальной ширины; имеют хорошо выраженную фестончатую структуру. Личинки локализуются в грудной полости в свернутом состоянии, в виде комочков, и обладают слабой подвижностью.

Таким образом, для полного развития личинок в теле промежуточного хозяина до инвазионной стадии необходим относительно большой срок, около 4 месяцев. В процессе всего развития лярвоциста претерпевает глубокие изменения как в размере, так и в структуре. Так, до 1 месяца лярвоцисты по форме напоминают цистицерк, начиная с 45-дневного возраста они уже делятся на две части — переднюю и хвостовую, а еще позднее идет дифференциация этих отделов. Кутикула переднего конца утолщается, становится складчатой, хвостовой пузырь перемещается на каудальный конец тела. Крючья закладываются очень рано и к 50 дням достигают полного развития, не подвергаясь в дальнейшем заметным изменениям. При изучении лярвоцист в процессе их развития нами исследовано большое количество сколексов, в результате чего мы установили стабильность количества крючьев — 28 штук. Всего исследовано 120 личинок *T. intermedia*, и только у двух были отклонения: в одном случае в сторону уменьшения — 26 крючьев, в другом — увеличения — 30 крючьев.

В 100—120-дневном возрасте лярвоцисты *T. intermedia* напоминают по форме и строению личинок мезоцестоидид — тетратиридиев, отличаясь лишь вооружением на хоботке, состоящим из 28 крючьев.

К. И. Абуладзе (1964) вводит для тении новый тип личинки — вооруженный тетратиридий. К этому типу личинок мы относим и лярвоцисты *T. intermedia*.

Для личинки *T. intermedia* характерна способность к активному самостоятельному движению. Она свободно локализуется в грудной полости и не имеет непосредственной связи с окружающими тканями и органами промежуточного хозяина.

УСТАНОВЛЕНИЕ ИНВАЗИОННОЙ СТАДИИ ЛИЧИНОК *T. INTERMEDIA*

Для установления срока достижения лярвоцистами инвазионной стадии нами проведены опыты экспериментального заражения куниц, отловленных в лесах Карелии, которые содержались изолированно в клетках. Куницы предварительно трехкратно исследовались на зараженность их спонтанной инвазией *T. intermedia*. Применялись различные методы копрологических исследований (Фюллеборна, Эрлиха, Щербовича). Результаты этих исследований получены были отрицательными. Всего инвазировано пять куниц; в качестве контроля были две куницы. Для заражения использовались личинки *T. intermedia*, начиная с 45-дневного возраста, т. е. с момента появления у них полностью сформированных крючьев, достигавших размеров таковых взрослых тений. Положительные результаты были получены только у куниц при заражении их лярвоцистами, достигшими 120-дневного возраста. Таким образом, развитие лярвоцист *T. intermedia* в организме промежуточного хозяина до инвазионной стадии протекает в течение длительного времени — 4 месяцев.

РАЗВИТИЕ *T. INTERMEDIA* В ОРГАНИЗМЕ ДЕФИНИТИВНОГО ХОЗЯИНА

Под опыт экспериментального заражения дефинитивных хозяев были взяты три куницы, две другие служили контролем. Куницы отлавливались в прилегающих к Петрозаводску районах. Перед опытом они выдерживались изолированно 4—5 месяцев в клетках; в течение этого времени куницы исследовались два раза в месяц. Результаты копрологических исследований на тенидоз были отрицательными. В целях предупреждения спонтанного заражения куницы кормились говяжьим мясом, мясом лося и диких птиц.

В целях учета результатов заражения опытные и контрольные куницы через две недели после инвазирования исследовались копрологическими методами каждый день.

Трем куницам, подвергавшимся заражению, были скормлены лярвоцисты *T. intermedia* соответственно 3; 2 и 2 экз. Через 12 и 24 дня две куницы были убиты. Вскрытием этих куниц установлено наличие в тонком кишечнике развившихся ленточных форм *T. intermedia*.

У первой куницы обнаружены две тении на стадии начала стробиляции; у второй также две цестоды, находившиеся на стадии формирования гермафродитных члеников.

Тении в возрасте 12 дней достигают 6,3—7,0 мм длины и 0,8—0,9 мм максимальной ширины; состоят из сколекса и стробилы, постепенно суживающейся кзади. Сколекс шаровидной формы, 0,80—0,85 мм длины и 1,00—1,05 мм ширины. По бокам сколекса располагаются четыре мощные, выступающие присоски диаметром 0,216—0,243 мм. На переднем конце сколекса выступает хобот с 28 крючьями. Размер хоботка 0,08—0,10 мм длины и 0,40—0,43 мм ширины. Большие крючья достигают длины 0,185—0,190 мм, малые 0,145—0,147 мм.

Сколекс постепенно переходит в шейку, имеющую длину 4,80—5,48 мм. Вначале шейка имеет ширину 0,80—0,90 мм; в конце она суживается до

0,38—0,40 мм. Стробила представлена тремя — пятью члениками, достигающими 0,20—0,27 мм длины и 0,40 мм максимальной ширины. Кутикула члеников 0,054—0,060 мм толщины; содержит большое количество известковых гранул круглой или овальной формы; диаметр гранул 0,008—0,010 мм. Последний членик значительно сужен на заднем конце и имеет небольшую выемку, в которую открывается отверстие экскреторных каналов. Выделительная система состоит из двух пар экскреторных каналов, идущих параллельно краям стробилы и впадающих в общий экскреторный проток. Помимо экскреторной системы, другие органы еще не развиты.

Тении в возрасте 24 дней достигают 45,0—47,0 мм длины. Стробила состоит из 67 проглоттид. Размеры сколекса 0,81—0,85×1,00—1,08 мм. На дорсальной и вентральной сторонах сколекса расположены четыре выступающие присоски диаметром 0,21—0,24 мм. Хоботок круглый, размером 0,40—0,45 мм; он вооружен 28 крючьями. Корона крючьев 0,50—0,54 мм в диаметре. Сколекс незаметно переходит в шейку. Длина шейки 4,5—5,1 мм, ширина ее равна ширине сколекса и достигает 0,90—1,00 мм. На участке стробилы, следующем за шейкой, протяженностью 2,7 мм заметна внутренняя сегментация. Первые членики 0,22—0,27 мм длины и 1,0 мм ширины, имеют четырехугольную форму. Последующие членики приобретают трапециевидную форму за счет расширения заднего края проглоттид. Длина этих члеников равна 0,32—0,34 мм. Характер строения члеников *T. intermedia* краспедотный. Величина паруса постепенно увеличивается по направлению от первых члеников стробилы к последним и достигает 0,05—0,16 мм.

Первые членики не содержат зачатков половых органов. С развитием половых желез происходит увеличение размеров члеников как в длину, так и в ширину. Гермафродитные членики чаще вытянуты в длину, но в некоторых случаях ширина их превышает длину, что зависит от состояния мышц стробилы. Длина гермафродитных члеников достигает 0,50—0,60 мм, ширина переднего края — 0,32—0,45 мм, заднего — 0,45—0,55 мм. В области полового бугорка ширина члеников наибольшая — 0,65—0,70 мм. Половые отверстия чередуются неправильно и располагаются в средней трети бокового края проглоттиды. Половой бугорок выступает на расстояние 0,04—0,06 мм за пределы наружного края проглоттиды и имеет ширину 0,10—0,12 мм. На вершине его расположено кратерообразное половое отверстие диаметром 0,07—0,10 мм. Половая клоака представлена коротким цилиндрическим каналом длиной 0,70—0,90 мм, шириной 0,060—0,062 мм.

Бурса цирруса грушевидной или вытянутой овальной формы, имеет длину 0,09—0,10 мм, ширину 0,04—0,08 мм. Она располагается под углом к краю членика и заходит за пределы экскреторных сосудов. Циррус цилиндрической формы, достигает длины 0,15—0,17 мм и ширины 0,013—0,015 мм. Наружная поверхность цирруса покрыта шипиками.

Мужские половые железы представлены многочисленными семенниками в количестве 160—180. Семенники круглой или овальной формы, имеют размер 0,52—0,46 мм. От каждого из семенников отходит по одному тонкому канальцу; последние, сливаясь, образуют семяпровод. На уровне поральной доли яичника семяпровод утолщается и образует многочисленные петли. Затем он выпрямляется, утоньшается и проникает в бурсу цирруса, где вновь образует петли.

Женские половые органы располагаются в задней половине членика. Яичник двухлопастный, состоит из мелких булавовидных долек, расположенных веерообразно. Апоральная лопасть яичника больших размеров и достигает 0,48—0,54 мм длины и 0,21—0,27 мм ширины. Размеры поральной лопасти яичника 0,40—0,42 × 0,21—0,27 мм. Желточник располагается между задними концами яичников вдоль заднего края членика. Длина его 0,40—0,47 мм, ширина 0,20—0,27 мм. Тельце Мелиса лежит между желточником и задним концом яичников, имеет неправильную форму и доходит до заднего края оотипа. Оотип имеет овальную или грушевидную форму, иногда изогнут в виде запятой. Вагина после отхождения от оотипа при наполнении спермой может резко расширяться, образуя семяприемник. Она или сразу же поворачивает в поральную сторону, срезая передний край поорального яичника, или же идет по срединной линии членика и затем поворачивает в поральную сторону и идет перпендикулярно к краю проглоттиды. Направление вагины зависит от степени сокращения мускулатуры гермафродитного членика. В паренхиме членика разбросано множество известковых гранул овальной формы, имеющих концентрическую слоистость. Размер гранул 0,007—0,010 мм.

У третьей экспериментально зараженной куницы через 43 дня в фекалиях появились первые членики *T. intermedia*. Чтобы установить точную принадлежность яиц, выделяемых куницей, нами был проведен опыт скармливания их пяти белым мышам. Результаты были получены положительные, все мыши заразились; у них развились характерные лярвоцисты *T. intermedia*.

Таким образом, цикл развития *T. intermedia* состоит в следующем: яйца, выделенные инвазированной куницей, заглатывают мышевидные грызуны, являющиеся промежуточными хозяевами. В грудной полости грызунов развиваются личинки типа вооруженного тетратиридия. К 120-му дню развития в теле грызуна они достигают инвазионной стадии. В организме дефинитивного хозяина — куницы — из заглоченных тетратиридиев развиваются половозрелые *T. intermedia*, у которых на 43-й день начинается отторжение члеников со зрелыми яйцами (рис. 1).

ЛИТЕРАТУРА

Абуладзе К. И. 1964. Тениаты животных и человека Основы цестодологии, т. 5. М.

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

А. А. ШИГИН

К ВОПРОСУ О ДЛИТЕЛЬНОСТИ ЖИЗНИ *DIPLOSTOMUM SPATHACEUM* В ОРГАНИЗМЕ ДОПОЛНИТЕЛЬНОГО ХОЗЯИНА

Diplostomum spathaceum (Rud., 1819) — широко распространенный паразит чайковых птиц. На стадии метацеркария трематоды этого вида паразитируют в хрусталиках пресноводных рыб, вызывая у них одно из опасных паразитарных заболеваний, называемое диплостоматозом или паразитарной катарактой. Тяжесть этого заболевания, особенно его хронической формы, зависит от интенсивности инвазии рыбы: при слабой интенсивности заболевание может протекать без каких-либо заметных клинических признаков; с ее увеличением появляются характерные для данного заболевания признаки, начиная от легкого помутнения хрусталика и кончая полным его разрушением. В зависимости от этого наступает либо частичная, либо полная слепота рыбы.

Для правильного понимания развития диплостоматозного очага в водоеме, прогнозирования хода болезни у рыб, а также при организации практических мероприятий по борьбе с возбудителем заболевания необходимо учитывать продолжительность жизни паразита в организме рыбы. Если длительность жизни метацеркариев ограничивается несколькими месяцами, то после прекращения по тем или иным причинам поступления в организм рыбы новых церкариев она быстро освободится от имеющихся в ней паразитов. В этом случае показатель зараженности рыб в момент их обследования будет с достаточной точностью отражать существующую в водоеме эпизоотологическую ситуацию. Если же длительность жизни метацеркариев составляет несколько лет, то на протяжении этого срока в рыбах будет происходить аккумуляция гельминтов. Разумеется, в этом случае зараженность рыб в год их обследования не будет с необходимой точностью отражать эпизоотологическую обстановку в текущем году и тем самым может привести к неправильным выводам при решении вопроса о необходимости проведения практических мероприятий по борьбе с диплостоматозом. Таким образом, вопрос о длительности жизни *D. spathaceum* в организме рыбы имеет не только теоретический, но и определенный практический интерес.

Литературные данные по рассматриваемому вопросу относительно бедны и весьма противоречивы. Они основываются главным образом на экспериментальных данных Тиммерманна (Timmermann, 1936), а также на некоторых данных, полученных при эколого-паразитологическом изучении рыб в условиях искусственных водоемов.

В своих опытах над гольянами Тиммерманн установил, что более 90% метацеркариев *D. spathaceum* погибает к концу четвертого месяца после заражения рыб, а естественный отход их наблюдался уже через два месяца после начала опыта. На основании этих данных, а также дополнительных наблюдений за другими экспериментально зараженными

рыбами (красноперка, золотой и серебряный карась, радужная форель) упомянутый автор пришел к выводу, что срок жизни метацеркариев этого вида относительно небольшой и составляет около семи-восьми месяцев.

Эти данные как наиболее определенные и полученные экспериментальным путем вошли во многие последующие сводки монографического характера (Schäperclaus, 1954; Судариков, 1960 и др.) и тем самым получили широкое распространение в научной и практической литературе.

Позднее к аналогичному выводу об относительно небольшом сроке жизни метацеркариев *D. spathaceum* пришел О. Н. Бауер (1959), изучавший динамику диплостоматозной инвазии в прудовых хозяйствах Ленинградской области. Сравнив свои данные по динамике зараженности рипуса метацеркариями *D. spathaceum* в прудовых хозяйствах рыбопитомника «Яжелбицы» с данными Тиммерманна, Бауер пришел к выводу, что длительность жизни этих метацеркариев зависит от температуры: при температуре 16° она составляет в основном один — три месяца, а при температуре 1—2° — более семи-восьми месяцев.

Несколько иные данные о сроке жизни метацеркариев *D. spathaceum* были получены при изучении паразитофауны рыб в процессе формирования искусственных водохранилищ. Так, в работе О. Н. Бауера и В. П. Столярова (1958) высказывается предположение, что личинки этого паразита могут жить в рыбах до одного-двух лет; этого же мнения придерживается и Н. А. Изюмова (1960).

Наконец, особого внимания в этой связи заслуживают наблюдения В. П. Столярова (1958), полученные им при изучении динамики паразитофауны рыб в процессе формирования Рыбинского водохранилища. Он сообщает о находках единичных метацеркариев стригеат, в том числе и *D. spathaceum*, у рыб на пятом году после начала заполнения водохранилища. На протяжении всего этого периода, по мнению Столярова, рыбы не могли заражаться этим паразитом, поэтому те особи метацеркариев, которые были им обнаружены в 1945 г., сохранились в рыбах с того времени, когда водохранилища еще не было. Заполнение Рыбинского водохранилища началось весной 1941 г. Поэтому последнее заражение местных рыб могло произойти не позже летне-осеннего сезона 1940 г. Следовательно, если предположение Столярова об отсутствии заражения рыб *D. spathaceum* на первом этапе формирования водохранилища справедливо, то обнаруженные им метацеркарии прожили в рыбах около пяти лет.

Как видно из приведенного краткого обзора литературных данных, вопрос о длительности жизни метацеркариев *D. spathaceum* не может считаться окончательно решенным, так как экспериментальные данные Тиммерманна в дальнейшем не получили подтверждения. В связи с этим возникла необходимость в проведении дополнительных экспериментальных работ, которые могли бы внести ясность в вопрос о сроке жизни *D. spathaceum* в рыбе и разобраться в причинах, обусловливающих отмеченные выше противоречия в данных различных авторов.

Проведенные нами с этой целью экспериментальные исследования были выполнены в Дарвинском государственном заповеднике, расположенном на Рыбинском водохранилище. Камеральная и литературная обработка полученных материалов проведена в Гельминтологической лаборатории АН СССР.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

С целью определения длительности жизни метацеркариев *D. spathaceum* было проведено два опыта, каждый из которых продолжался в течение нескольких лет. Подопытных рыб заражали церкариями от естественно

зараженных моллюсков и содержали в аквариумах при комнатной температуре. Видовую принадлежность церкариев определяли по их анатомо-морфологическим особенностям с последующей экспериментальной проверкой выращиванием из них метацеркариев, а затем и взрослых трематод. Режим содержания подопытных рыб исключал какую-либо возможность их повторного заражения этим паразитом.

Ниже приводится описание и результаты проведенных опытов.

ОПЫТ 1

В качестве подопытных рыб были взяты годовички леща (7 экз.) и плотвы (3 экз.)

Заражение их было произведено 7 июня 1958 г. подсадкой в аквариум с рыбами на три часа естественно зараженного болотного прудовика (*Galba palustris*), выделявшего церкариев *D. spathaceum*.

Опыт продолжался в общей сложности более двух лет. За это время все подопытные рыбы были вскрыты в различные сроки после их заражения. Результаты этих вскрытий приведены в табл. 1.

Таблица 1

Результаты вскрытия рыб из опыта 1

Время вскрытия		Рыба	Число вскрытых рыб	Возраст метацеркариев	Интенсивность инвазии
месяц	год				
Июнь	1958	Лещ	2	3 суток	12 и 23
Июль	1958	»	1	1 мес.	17
		Плотва	1	1 »	22
Сентябрь	1958	Лещ	1	3 мес.	41
		Плотва	1	3 »	17
Июнь	1959	Лещ	2	1 год	24 и 32
Сентябрь	1959	Плотва	1	1 год 3 мес.	19
Июль	1960	Лещ	1	2 года 1 мес.	23

Как видно из приведенной табл. 1, метацеркарии *D. spathaceum* сохранялись в рыбе на протяжении всего опыта, т. е. в течении более двух лет. Более того, у последнего леща, вскрытого через два года и один месяц после его заражения, не удалось обнаружить никакого заметного снижения интенсивности инвазии по сравнению с ранее вскрытыми рыбами. Не было также замечено каких-либо отклонений от нормы и в строении метацеркариев. Таким образом, проведенный опыт показал только одно: а именно, что срок жизни *D. spathaceum* в указанных рыбах превышает два года.

ОПЫТ 2

Во втором опыте в качестве подопытных рыб использовалась плотва в возрасте 1+. Заражение их было произведено в период с 7 по 10 марта 1959 г. в семи аквариумах, в каждый из которых добавлялась культура церкариев от одного из семи зараженных больших прудовиков *Limnaea stagnalis*. Всего в опыте участвовало 155 рыб, на каждую из которых дано в среднем по 400 церкариев.

Опыт продолжался в течение трех лет и семи месяцев. Большая часть из подопытных рыб была в первом же году использована с целью получения инвазионного материала для проведения экспериментов по изучению последующих стадий развития паразита; часть рыб погибла. Поэтому общее число рыб, вскрытых с учетом их интенсивности инвазии, составило 83 экз. Результаты вскрытий этих рыб представлены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты вскрытия рыб из опыта 2

Время вскрытия		Число вскрытых рыб	Возраст метацеркариев	Интенсивность инвазии		
месяц	год			миним.	максим.	средняя
Март	1959	5	10—20 суток	7	68	37,6
Апрель	1959	32	1 мес.	13	93	48,7
Май	1959	38	2 мес.	13	101	46,0
Июнь	1959	5	3 »	24	161	62,8
Март	1960	2	2 года	48	95	71,5
Октябрь	1962	1	3 года 7 мес.			38

Данный опыт, как и предыдущий, не дал непосредственного ответа на вопрос о максимальной длительности жизни метацеркариев *D. spathaceum*, так как последняя из вскрытых рыб содержала в своих хрусталиках 38 живых метацеркариев.

Как видно из приведенной таблицы, интенсивность инвазии последней рыбы оказалась несколько ниже средней интенсивности инвазии ранее вскрытых рыб. Однако эта разница с точки зрения вариационной статистики не достоверна и, следовательно, не может служить основанием к тому, чтобы говорить о начавшемся процессе отмирания паразитов. Об этом же свидетельствует и тот факт, что в хрусталиках последней плотвы не оказалось ни одного погибшего метацеркария, а также остатков или каких-либо других следов от ранее погибших паразитов. Все это говорит о том, что на основании одного только показателя интенсивности инвазии нам не удалось обнаружить каких-либо признаков освобождения рыбы от *D. spathaceum* даже через три с половиной года после ее заражения.

С целью зарегистрировать самые первые признаки старения метацеркариев и их предстоящей гибели производился учет возрастных изменений некоторых особенностей анатомо-морфологического строения, а также жизненности метацеркариев.

Первое, что привлекло наше внимание при вскрытии последней рыбы из второго опыта — это крайне низкая жизненность извлеченных из нее метацеркариев. Обычно метацеркарии *D. spathaceum* живут в физиологическом растворе или даже в обычной речной воде более суток. В данном же случае гибель их началась уже через час после их извлечения из хрусталиков и помещения в физиологический раствор; а еще через час большая часть извлеченных метацеркариев оказалась мертвой.

Другой особенностью, отличающей метацеркариев в возрасте трех с половиной лет от более молодых, явилось то, что в них начался процесс рассасывания известковых телец.

Известковые тельца располагаются в ампулообразных вздутиях конечных участков ветвящихся каналов вторичной экскреторной системы. Возрастные изменения известковых телец привлекли наше особое внимание в связи с тем, что эти тельца свойственны только данной стадии развития *D. spathaceum*: у метацеркария происходит их закладка и формирование, и исчезают они в первые же минуты после попадания личинки в желудок дефинитивного хозяина. При температуре 20—25° закладка известковых телец начинается в конце первого месяца после проникновения

церкария в рыбу. Весь этот процесс протекает в относительно сжатый срок, определяемый полутора-двумя неделями, к концу которого известковые тельца достигают нормальных размеров, а закладка новых телец прекращается. К этому же времени заканчивается рост паразита и всех его органов, а сам метацеркарий становится инвазионным.

В течение последующих двух лет как число известковых телец, так и их размеры остаются практически неизменными (табл. 3). Заметные изменения в состоянии известковых телец обнаруживаются только у метацеркариев, имеющих возраст три с половиной года. Эти изменения проявляются, с одной стороны, в сокращении их числа, а с другой — в уменьшении их размеров.

Как видно из приведенной таблицы, среднее число известковых телец у метацеркариев пятой возрастной группы сократилось по сравнению с предыдущей на 12,5, что на фоне высокой стабильности этого показателя у метацеркариев первых четырех возрастных групп выглядит весьма значительным.

Таблица 3

Возрастные изменения числа известковых телец во вторичной экскреторной системе метацеркариев *D. spathaceum*

Возраст метацеркария	Число подсчетов	Число известковых телец		
		миним.	максим.	среднее
1—3 мес.	30	171	309	235,5
6 мес.	40	199	231	239,9
1 год	20	155	285	235,5
2 года	20	172	264	233,0
3,5 »	10	151	260	220,5

В действительности, однако, это снижение было еще бо́льшим, так как приведенный в таблице показатель числа известковых телец для пятой возрастной группы, несомненно, завышен. Вызвано это тем, что препараты, по которым производился подсчет этих телец, были изготовлены из метацеркариев, обладающих более высокой жизненностью. Как уже отмечалось, при вскрытии последней рыбы значительная часть личинок очень быстро погибла и оказалась непригодной для изготовления постоянных препаратов, а погибали в первую очередь особи с наименьшим числом известковых телец. Таким образом, приведенные в таблице данные относятся не ко всей популяции метацеркариев в возрасте трех с половиной лет, а только к части ее, обладающей более высокой жизненностью и относительно бо́льшим числом известковых телец.

Процесс разрушения известковых телец наиболее наглядно иллюстрируется приведенными ниже микрофотографиями, на которых представлены: метацеркарий в возрасте 6 мес. с нормально развитыми известковыми тельцами и метацеркарий в возрасте трех с половиной лет, у которого значительная часть известковых телец либо полностью исчезла, либо размеры их настолько уменьшились, что они стали едва заметными (см. рисунок).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные опыты, как явствует из их описания, не дали прямого ответа на вопрос о максимальном сроке жизни метацеркариев *D. spathaceum*, так как оба опыта были закончены до того, как произошло естественное освобождение подопытных рыб от паразитов. Это, однако, не лишает нас возможности с определенной долей вероятности определить этот срок некоторыми окольными путями. Большую помощь могут оказать наблюдаемые нами возрастные изменения состояния известковых телец (см. рисунок).

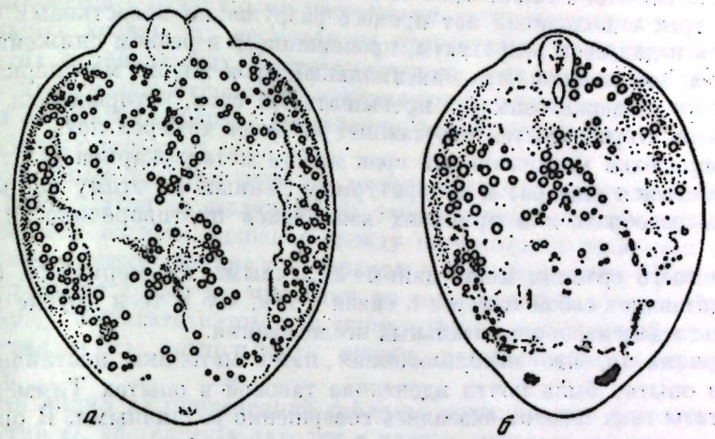


Рисунок. Метацеркарии *Diplostomum spathaceum*
а — в возрасте шести месяцев; *б* — в возрасте трех с половиной лет. Микрофото

Как уже отмечалось, с появлением и развитием известковых телец метацеркарий переходит в принципиально новую стадию своего развития — в стадию инвазионности. Уже одно это свидетельствует о том, что эти тельца не являются безразличными продуктами экскреторной деятельности паразита, как это может показаться с первого взгляда, особенно принимая во внимание тесную связь вторичной экскреторной системы с первичной, выделительная и осморегулирующая функции которой не могут вызывать сомнения (Судариков, 1959).

Известковые тельца, как известно, состоят главным образом из извести. При соприкосновении даже со слабыми растворами кислот они быстро растворяются с выделением пузырьков углекислого газа. Исходя из этого, можно считать, что эти тельца играют немалую роль при преодолении метацеркарием кислотного барьера желудка окончательного хозяина, где, растворяясь, они нейтрализуют в какой-то степени кислую среду желудочного сока.

Этим, однако, функциональное значение известковых телец не может быть ограничено. Наблюдаемая нами тесная связь между наличием известковых телец и переходом метацеркария в стадию инвазионности, между их частичным разрушением и резким снижением жизненности личинок позволяет думать о более широкой функциональной роли этих телец и возможном участии их в общих обменных процессах, протекающих в организме метацеркария. Поэтому их можно считать своеобразными индикаторами, по состоянию которых можно в самой общей форме судить о нормальном или, наоборот, патологическом ходе этих процессов.

Наши исследования показали, что в норме общая масса известковых телец, определяемая их числом и размерами, остается строго постоянной и не меняется в зависимости от возраста метацеркария, его паразитирования в различных рыбах и от других факторов экологического характера Поэтому начавшийся у метацеркариев в возрасте трех с половиной лет процесс разрушения известковых телец мы склонны рассматривать как один из первых симптомов, свидетельствующих о существенных нарушениях нормального хода физиологических процессов в организме

этих метацеркариев, вызванных их естественным старением. Результатом этого процесса должна быть утрата метацеркарием его инвазионной способности, а вслед за этим и его естественная гибель.

Учитывая все это, а также принимая во внимание, что у метацеркариев в возрасте трех с половиной лет процесс разрушения известковых телец уже начался и дал свои результаты, проявившиеся в резком снижении их жизненности, мы считаем, что максимальный срок жизни метацеркариев *D. spathaceum* не может намного превышать тот срок, который был определен нами во втором опыте, и составляет не более четырех лет.

Итак, определив максимальный срок жизни метацеркариев *D. spathaceum*, возвратимся еще раз к литературным данным по этому вопросу и попытаемся разобраться в причинах кажущейся противоречивости этих данных.

Прежде всего сравним наши данные с данными Тиммерманна. Сравнение представляет собой интерес в связи с тем, что и те и другие являются результатами экспериментальных исследований.

Несмотря на то, что использованная нами методика постановки и проведения опытов была почти идентична таковой в опытах Тиммерманна, результаты этих опытов оказались совершенно различными. В опытах Тиммерманна основная масса метацеркариев погибла спустя четыре месяца после заражения рыб, а в наших экспериментах срок жизни этих метацеркариев составил около четырех лет.

Анализ возможных причин этого чрезвычайно интересного и в теоретическом и в практическом отношении явления привел нас к выводу, что основную причину следует искать в особенностях характера взаимоотношений в системе «паразит — хозяин», в различной приспособленности паразита к разным хозяевам.

Рассматривая гельминтов и хозяев с точки зрения их взаимной приспособленности, академик К. И. Скрябин и Р. С. Шульц в 1937 г. разделили тех и других на две группы: факультативных и облигатных паразитов и соответствующих им факультативных и облигатных хозяев (Скрябин и Шульц, 1940). При определении облигатности или факультативности той или иной конкретной системы «паразит — хозяин» решающее значение отводится выживаемости паразита в данном хозяине, включая в это понятие и продолжительность его жизни в нем.

Таблица 4

Сравнительная характеристика взаимоотношений *D. spathaceum* с различными видами дополнительных хозяев

Группа хозяев	Типичный представитель группы	Восприимчивость к внедрению церкариев	Выживаемость церкариев во время их миграции, %	Достижение метацеркариями инвазионной стадии	Длительность жизни метацеркариев	Авторы
1	Плотва	Высокая	От 80 до 20	Достигают	До 4 лет	Наши данные
2	Гольян	»	Более 80	»	До 8 мес.	Тиммермани, 1936
3	Золотой карась	»	Менее 10	»	До 8 »	Тиммермани, 1936
4	Головастики лягушек	Низкая	Менее 10	Не достигают	До 1,5 »	Тиммермани, 1936; наши данные
5	Тритон	Очень низкая	Миграция по телу отсутствует. Церкарии проникают в глаз через роговицу	То же	Несколько дней	Тиммермани, 1936

Если с этих позиций проанализировать характер взаимоотношений *D. spathaceum* с различными животными, составляющими круг его дополнительных хозяев, то, несмотря на относительную скудность пригодных для этих целей данных, удается выделить пять достаточно обособленных типов этих взаимоотношений, составляющих четко выраженный ряд, начиная от крайней формы проявления факультативности и кончая типичной облигатностью их.

Доступные нам фактические материалы по данному вопросу приведены в табл. 4. При составлении этой таблицы нами учитывались следующие особенности взаимоотношений между паразитом и хозяином: а) степень восприимчивости хозяина к внедрению в него церкариев, б) выживаемость последних во время их миграции по телу хозяина, в) способность метацеркария достигать в том или ином хозяине инвазионной стадии своего развития и г) длительность жизни метацеркария в организме хозяина.

Как видно из приведенной таблицы, оптимальные условия для своего развития *D. spathaceum* находит в плотве, которую мы относим к типичным облигатным хозяевам этого паразита. Этому, казалось бы, противоречит то обстоятельство, что гибель церкариев во время их миграции по телу плотвы оказывается несколько большей, чем, например, у гольяна. Однако это не является чем то необычным, противоречащим самой природе облигатности данной системы.

Облигатная система «паразит — хозяин», как известно, складывается на основе тесной эволюционной связи паразита и хозяина (Скрябин и Шульц, 1940). Поэтому естественно ожидать, что в процессе длительной взаимной приспособляемости паразита и хозяина у последнего должны были выработаться определенные защитные механизмы биохимического, биофизического или физиологического характера, которые могли бы в какой-то степени нейтрализовать или ограничивать чрезмерно погубное влияние на него со стороны паразита.

Этот вполне закономерный процесс в каждом конкретном случае может проявляться по-разному. В нашем примере он нашел свое выражение в том, что в силу каких-то, пока еще не известных обстоятельств, некоторая часть внедрившихся в рыбу церкариев оказывается не в состоянии завершить свою миграцию и погибает.

Исходя из всего сказанного, мы считаем, что указанное обстоятельство не находится в противоречии с прежним выводом о причислении плотвы к типичным облигатным хозяевам *D. spathaceum*, а, наоборот, подкрепляет этот вывод. Кроме плотвы в эту группу хозяев пока можно включить только леща, в котором метацеркарии живут столь же долго, как и в плотве.

Совершенно иная картина хозяино-паразитных отношений наблюдается при паразитировании *D. spathaceum* у гольяна. В этом случае хозяин не располагает практически никакими защитными реакциями на паразита, в результате чего почти каждый церкарий, пришедший в контакт с этой рыбой, благополучно достигает окончательного места паразитирования и развивается там до инвазионной стадии.

Казалось бы на основании этих данных гольяна следует считать облигатным хозяином *D. spathaceum* в еще большей степени, чем плотву. Однако такой вывод будет преждевременным и не обоснованным. Этому выводу противоречит тот факт, что длительность жизни метацеркариев в гольяне оказывается относительно малой. Как показали опыты Тиммер-

манна, у гольянов уже к концу четвертого месяца после их заражения около 90% личинок *D. spathaceum* погибает, а отмирание и разрушение первых метацеркариев начинается с конца второго месяца, т. е. почти сразу же после достижения ими инвазионной стадии. Следовательно, срок жизни инвазионных метацеркариев в гольяне, будучи ограничен в основном одним-двумя месяцами, оказывается в десятки раз меньше, чем в плотве или леще. В связи с этим и возможности попадания в дефинитивного хозяина, а следовательно, и дальнейшего развития инвазионных личинок, развившихся в гольяне, будут несравненно меньшими, чем у метацеркариев, развившихся в плотве.

Поэтому, несмотря на высокую восприимчивость гольяна к внедрению в него церкариев *D. spathaceum*, успешное завершение ими своей миграции и способности достигать в нем инвазионной стадии развития, гольяна нельзя причислить к облигатным хозяевам указанного паразита. Вместе с тем он не может быть отнесен и к типичным факультативным хозяевам данного вида гельминта, так как, за исключением длительности жизни метацеркария, по всем рассмотренным показателям он близок к плотве — типичному облигатному хозяину данного гельминта.

Учитывая все это, мы выделяем гольяна в особую переходную между облигатными и факультативными группу хозяев, которые в зависимости от условий обитания могут вести себя и как облигатные и как факультативные хозяева *D. spathaceum*. В естественных условиях обитания гольян, несомненно, выступает в качестве факультативного хозяина этого паразита, так как будучи обитателем холодных и быстрых речек, он обычно не может контактировать с церкариями этого вида, потому что промежуточные хозяева его в таких условиях не обитают.

Однако положение может резко измениться, если представителя этой группы дополнительных хозяев перевести в условия, где реальные возможности его заражения церкариями *D. spathaceum* резко возрастут. На практике это может произойти при разведении таких рыб в прудовых хозяйствах. В этом случае такой хозяин может оказаться основным или даже единственным дополнительным хозяином, за счет которого может существовать местный очаг диплостоматоза. Наглядным примером тому может служить крупный очаг диплостоматоза в прудовом хозяйстве рыбопитомника «Яжелбицы» Ленинградской области (Бауер, 1959). В прудах этого хозяйства разводится рипус, который по всем основным характеристикам, касающимся его взаимоотношений с *D. spathaceum*, чрезвычайно близок к гольяну, и, несомненно, должен быть объединен в общую с ним группу. В условиях этого хозяйства рипус — главный дополнительный хозяин указанного паразита и выполняет роль настоящего облигатного хозяина. К этой группе хозяев, кроме упомянутых рыб, следует отнести радужную форель и быстрянку, которых Тиммерманн вместе с гольяном объединил в группу «хозяев первого порядка».

Третью группу хозяев, типичным представителем которой является золотой карась, составляют обычные факультативные хозяева *D. spathaceum*. Характерной особенностью рыб этой группы следует считать существование у них сильно выраженных защитных реакций по отношению к паразиту, в результате чего возможности его развития в них оказываются крайне ограниченными. Кроме золотого карася к этой группе хозяев можно причислить всех рыб, которых в свое время Тиммерманн отнес к «хозяевам второго порядка» (ручьевая форель, красноперка, серебряный карась, карп и линь), а также окуня, щуку и, возможно, некоторых других рыб.

Рыбы этой группы обычно не страдают от диплостоматоза даже в тех водоемах, которые крайне неблагополучны по этому заболеванию. Так,

в тех же прудах рыбопитомника «Яжелбицы», где сеголетки рипуса были заражены на 100% при интенсивности инвазии до 120 личинок на рыбу, в глазах сеголеток карпа встречались лишь единичные экземпляры паразита (Бауер, 1959).

Несколько особое место в списке дополнительных хозяев *D. spathaceum* занимают амфибии, которые в приведенной выше таблице представлены четвертой и пятой группами.

Как показали исследования Тиммерманна, подтвержденные частично нашими опытами, церкарии этого вида хотя и в очень ограниченном числе, но все же могут проникать в организм названных животных и совершать в них частичную или полную миграцию. Однако по достижении хрусталика эти церкарии либо оказываются не способными к дальнейшему развитию и через несколько суток погибают (у тритона), либо дальнейшее развитие их начинается, но не завершается формированием инвазионной личинки, как у головастиков лягушек[1]. На этом основании всех амфибий, как взрослых, так и головастиков, следует отнести к факультативным хозяевам, для которых *D. spathaceum* — транзитный паразит.

Произведенный анализ характера взаимоотношений *D. spathaceum* с различными группами дополнительных хозяев убедительно показал, что длительность жизни метацеркариев этого вида в организме различных хозяев не является постоянной величиной. Наоборот, она сильно и в то же время закономерно изменяется в зависимости от степени облигатности или факультативности каждой конкретной системы «паразит — хозяин».

В заключение рассмотрим вопрос о влиянии температуры на длительность жизни метацеркариев *D. spathaceum*.

Как уже указывалось, к выводу о том, что температура оказывает существенное влияние на длительность жизни метацеркариев этого вида, Бауер (1959) пришел на основании сопоставления срока жизни *D. spathaceum* в условиях экспериментов Тиммерманна при 16° С и в прудовых хозяйствах рыбопитомника «Яжелбцы» в зимнее время года. По мнению Бауера, с понижением температуры от 16 до 2° срок жизни паразита удлиняется приблизительно в два раза.

Нам кажется, что этот вывод не может считаться достаточно обоснованным по следующим причинам.

Он основан на сравнении несопоставимого материала, так как данные Тиммерманна относятся к метацеркариям, паразитирующим у гольянов, а данные Бауера получены от рипуса, т. е. от другого вида рыбы. Выше было достаточно убедительно показано, что при паразитировании в различных хозяевах срок жизни метацеркариев может быть разным.

С другой стороны, если согласиться, что температура действительно оказывает такое сильное влияние на продолжительность жизни метацеркариев, то в естественных условиях срок их жизни должен быть приблизительно в полтора раза большим, чем в условиях эксперимента. Применительно к метацеркариям, паразитирующим у плотвы Рыбинского водохранилища, он должен был бы составить как минимум шесть лет. В этом случае рыбы Рыбинского водохранилища полностью освободились бы от этого паразита не раньше 1946 г.

---

[1] Упоминание Тиммерманна (Timmermann, 1936) о том, что у головастиков лягушек метацеркарии *D. spathaceum* достигают инвазионной стадии развития, видимо, ошибочно. Такое заключение он сделал на основании того, что размеры выращенных им у головастиков метацеркариев были близки к размерам инвазионных личинок. Экспериментальной проверки этого вывода Тиммерманн не сделал. Мы, повторив опыт Тиммерманна с головастиками *Rana esculenta*, убедились, что в них метацеркарии действительно вырастают до размеров инвазионных личинок, но закладка их нельзя считать достигшими инвазионной стадии. известковых телец в этих метацеркариях не происходит. Поэтому и формирование

В действительности полное освобождение рыб Рыбинского водохранилища от указанного паразита произошло за срок менее пяти лет. Об этом могут свидетельствовать данные В. П. Столярова (1958), который, довольно детально обследовав рыб этого водоема в 1945 г., не обнаружил у них ни одного экземпляра *D. spathaceum*.

Верно, в своей работе указанный автор отмечает единичные случаи встреч метацеркариев рода *Diplostomum* из «стекловидного тела глаз» налима и относит их к *D. spathaceum*, но в данном случае Столяровым была допущена явная ошибка в определении видовой принадлежности обнаруженных им личинок. Дело в том, что метацеркарии *D. spathaceum* не способны паразитировать ни в какой другой части глаза, кроме хрусталика. Внутри глазного яблока налима, а также окуня, ерша и судака действительно паразитируют метацеркарии рода *Diplostomum*, но они, как показали проведенные нами экспериментальные исследования, являются личиночными формами другого вида этого рода — *D. baeri* Dubois, 1937, биология которого существенно отличается от биологии *D. spathaceum*. В частности, промежуточным хозяином для него служит глубоководный моллюск *Valvata piscinalis*, на численность которого процесс заполнения Рыбинского водохранилища не оказал такого катастрофического действия, как на численность прудовиков, являющихся промежуточными хозяевами *D. spathaceum*. Поэтому заражение рыб этим видом могло происходить и на первых этапах формирования водохранилища. Видимо, именно этих метацеркариев и обнаружил Столяров в 1945 г., ошибочно отнеся их к *D. spathaceum*.

Таким образом, данные Столярова говорят о том, что срок жизни метацеркариев *D. spathaceum* в естественных условиях при более низком, чем в условиях эксперимента, температурном режиме оказывается таким же, как и в экспериментах при более высоких температурах.

Приведенные данные, конечно, не позволяют сделать вывод, что температура вообще не оказывает никакого влияния на развитие и длительность жизни метацеркариев. Они свидетельствуют лишь о том, что это влияние если и имеется, то проявляется не в столь сильно выраженной форме, как это вытекает из данных Бауера.

ЛИТЕРАТУРА

Бауер О. Н. 1959. Экология паразитов пресноводных рыб.— Изв. гос. научно-исслед. ин-та озерного и речного рыбн. хозяйства, 49, стр. 5—206.

Бауер О. Н., Столяров В. П. 1958. Формирование паразитофауны и паразитарные болезни рыб в водохранилищах. В кн.: «Основные проблемы паразитологии рыб». Изд-во ЛГУ, стр. 247—255.

Изюмова Н. А. 1960. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (сообщение 3).— Труды Ин-та биологии водохранилищ, вып. 3(6). Изд-во АН СССР, стр. 283—300.

Скрябин К. И., Шульц Р. С. 1940. Основы общей гельминтологии. Сельхозгиз, стр. 1—470.

Столяров В. П. 1958. Формирование паразитической фауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища.— Труды Ленинградск. с.-х. ин-та, вып. 14, стр. 193—217.

Судариков В. Е. 1959. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959, ч. 1. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. 16. М., Изд-во АН СССР, стр. 217—632.

Судариков В. Е. 1960. Отряд *Strigeidida* (La Rue, 1926), ч. 2. В кн.: К. И. Скрябин. Трематоды животных и человека, т. 17, М., Изд-во АН СССР, стр. 155—530.

Schäperclaus W. 1954. Fischkrankheiten. 3 Auflage Akademieverlag, Berlin, стр. 1—708.

Timmermann W. 1936. Zur Biologie von *Cercaria C.* (Szidat) und *Diplostomum volvens* (von Nordmann). Inaug.— Diss. München, стр. 1—63.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

И. П. ШИХОБАЛОВА

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ВОПРОСА О ВОЗМОЖНОСТИ АКТИВНОЙ ИММУНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ ЛИЧИНКАМИ ГЕЛЬМИНТОВ, ИНАКТИВИРОВАННЫМИ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИЕЙ

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

С каждым годом растет число работ, посвященных изучению действия ионизирующей радиации на яйца и личинки гельминтов. Наибольшее число работ касается радиочувствительности нематод. Что касается действия ионизирующих излучений на цестод и трематод, то таких работ значительно меньше и публикация их в основном относится к последним пяти годам.

Работы, проведенные на нематодах, показывают, что радиочувствительность яиц неодинакова у гельминтов различных систематических групп и что интенсивность воздействия зависит от стадии, на которой яйца нематод подвергаются облучению (Шихобалова и Паружинская, 1962—1963).

Естественно, что знания особенностей радиочувствительности яиц и личинок гельминтов и влияния облучения на последующее поколение взрослых паразитов совершенно необходимы для решения вопроса о возможностях и путях использования ионизирующей радиации для обезвреживания объектов внешней среды.

В США углубленному изучению последние 10—15 лет подвергнут вопрос о возможности использования ионизирующих излучений (лучи Рентгена, гамма лучи кобальта-60 и др.) в целях обезвреживания мясных продуктов, пораженных личинками трихинелл. Работы эти проводятся в связи с поставленной перед американскими учеными задачей отыскания методов обезвреживания на бойнях свиных туш без их предварительной трихинеллоскопии.

Изучение действия ионизирующей радиации на личинок трихинелл было проведено и в СССР. Основные результаты исследований, проведенных в СССР и США, суммированы в ряде опубликованных работ (Шихобалова, Карманова, Шехтман, 1957, 1958, 1962; Gould, Gomberg, Villella, 1962; Gould, Gomberg, Villella, Hertz, 1957).

В последние годы приступлено к изучению возможностей воздействия на личиночные формы цестод (цистицерки бычий и свиной, эхинококки), играющие роль в распространении гельминтозоонозов.

Привлекла внимание исследователей возможность использования ионизирующей радиации для решения некоторых вопросов теории и практики

иммунитета при гельминтозах. Вопросам активной иммунизации животных живыми личинками гельминтов, инактивированными ионизирующей радиацией, к настоящему времени посвящено довольно большое число работ.

Первые работы были посвящены изучению возможности активной иммунизации экспериментальных животных заражением их облученными личинками трихинелл.

Положительные результаты этих экспериментов стимулировали проведение многочисленных исследований, направленных на изучение возможностей иммунизации сельскохозяйственных животных инактивированными личинками других нематод. Удачные опыты иммунизации против нематод повлекли за собой аналогичные исследования по иммунизации животных к трематодам.

РАБОТЫ ПО ИММУНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ ЛИЧИНКАМИ НЕМАТОД, ОСЛАБЛЕННЫМИ ДЕЙСТВИЕМ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

Рядом исследователей было установлено, что иммунитет к трихинеллам может быть вызван заражением экспериментальных животных (мыши, крысы и др.) личинками, подвергнутыми действию ионизирующей радиации. При этом для облучения должны быть подобраны дозы, допускающие развитие начальных фаз, но препятствующие развитию половозрелых паразитов или же вызывающие их половую стерилизацию. В последнем случае самки оказываются без личинок и у зараженных животных кишечный трихинеллез не переходит в мышечный (Levin, Evans, 1942; Kim, 1957; Larsh, Race, Goulson, 1959; Hendricks, 1952; Gould, Gomberg, Bethel, Villella, Hertz, 1955).

Ким (Kim, 1957) в жизненном цикле трихинелл различает три фазы первая — предимагинальная, вторая — имагинальная и третья — фаза, в которой личинки второй генерации проникают в мышцы. Этот автор повторно (три раза) инвазировал мышей личинками, облученными дозами в 1750, 3500, 5200 и 7000 рентген. После проверочного заражения, произведенного нормальными, необлученными личинками, мыши вскрывались. Одна партия вскрывалась на 7-й день, чтобы установить число развившихся кишечных форм, а другая на 28-й день, чтобы проверить наличие личинок трихинелл в мышцах. Результаты сопоставлялись с данными, полученными при аналогичной иммунизации мышей необлученными личинками. Критериями иммунитета являлись: число кишечных трихинелл в различных фазах развития, их размер и наличие или отсутствие мышечных форм. Наблюдения показали проявление иммунитета как у экспериментальных, так и у контрольных мышей. Особый интерес представляет формирование иммунитета у мышей, получивших личинки, облученные дозами в 5250 — 7000 р, поскольку эти дозы прерывают развитие трихинелл на предимагинальной стадии.

В итоге Ким пришел к заключению, что в формировании иммунитета при трихинеллезе паразиты, находящиеся в предимагинальной стадии, играют значительно более активную роль, чем предполагалось ранее.

Ларш, Рэс и Гульзон (Larsh, Race and Goulson, 1959) поставили задачу установить, насколько иммунитет, формирующийся в ответ на антигенное воздействие преимагинальных форм трихинелл, связан с наличием антител в крови и характерной воспалительной реакцией, наблюдаемой у иммунных животных в переднем отделе тонких кишок.

Облучение личинок проводилось дозами в 7000 р. У мышей, иммунизированных облученными личинками, при проверочном заражении был выявлен иммунитет, напряженность которого была приблизительно такой

же, как у мышей контрольных, иммунизированных необлученными личинками. Следует, правда, отметить, что титр антител у мышей контрольных был значительно выше. В итоге своих экспериментальных исследований, дополненных изучением гистологических изменений в переднем отделе тонких кишок, указанные авторы пришли к заключению, что трихинеллы в предимагинальной стадии (без наличия личинок в мышцах) могут стимулировать формирование выраженного иммунитета, который связан с наличием сывороточных антител и характеризуется воспалительной реакцией в переднем отделе тонких кишок.

В 1955 г. Гульд, Гомберг, Бетель, Виллеля и Герц сообщили об иммунитете у крыс, формирующемся в результате скармливания им личинок трихинелл, облученных гамма лучами кобальта-60. Авторы обращают внимание на то, что доза радиации должна быть не слишком малой и не слишком большой, чтобы, с одной стороны, вызвать половую стерилизацию развивающихся трихинелл, а с другой — не лишать их возможности вызывать местную тканевую реакцию. Указанные авторы установили, что облучение дозой в 10 000 *р* кобальта-60 вызывает иммунитет к реинвазии у белых крыс. Иммунитет, формирующийся таким путем, в основном является местным, развивающимся в слизистой кишечника. Описанный метод, по мнению тех же авторов, может быть применен и для профилактической вакцинации поросят в местах, где они имеют возможность заражаться трихинеллезом. Такая иммунизация свиней в определенной степени, будет иметь значение и в профилактике трихинеллеза человека (Gould, Gomberg, Villella, 1962).

Установленная в опытах с трихинеллами возможность иммунизации экспериментальных животных личинками, инактивированными действием ионизирующей радиации, привлекла внимание ряда исследователей. В результате были проведены опыты вакцинации домашних животных инактивированными личинками различных патогенных нематод. Наибольшее внимание в этом отношении было уделено вакцинации личинками рода *Dictyocaulus*, а затем и некоторых желудочно-кишечных трихостронгилид.

Коллективом исследователей была установлена возможность иммунизации телят личинками *Dictyocaulus viviparus* (третьей стадии), инактивированными ионизирующей радиацией. Было установлено, что облученные личинки способны проникать через стенку кишки и достигать мезентериальных желез, где в течение определенного времени задерживаются, сохраняя свои антигенные свойства. Яррет, Иеннингс, Мак Интайр, Мюллиган и Уркуарт (Jarrett, Jennings, McIntyre, Mulligan, Urquhart, 1958) довольно подробно говорят о возможностях, которые открываются при иммунизации животных личинками *D. viviparus*, обработанными ионизирующей радиацией. Эти исследователи фиксируют внимание на следующем. Как было установлено ранее, пишут указанные авторы (Jarrett и др., 1957), в результате повторного заражения телят личинками диктиокаулов, а также в результате вакцинации лиофилизированным антигеном из взрослых паразитов у животных вырабатывается иммунитет, который при повторном заражении вызывает снижение инвазии по сравнению с контрольными животными. Однако вакцинация антигенами в практике не рентабельна. Во-первых, вакцина оказывается очень дорогой; а во-вторых, заражение животных все же наступает, а тем самым не исключается и патогенное воздействие на организм телят. Указанные авторы на основании своих наблюдений обращают внимание и на следующее. В случаях, когда мигрирующие личинки или взрослые паразиты погибают в легких или бронхах, со стороны окружающей ткани наблюдается резко выраженная воспалительная реакция, что, со своей стороны, оказывает более резкое воздействие на организм в целом, чем реакция на нормально мигрирующие

личинки. Поскольку вакцинация приводит к выраженному иммунитету, большая часть паразитов погибает в процессе миграции, и в легких таких животных оказывается более выраженным воспалительный процесс, чем у животных неиммунных. Можно отметить, что аналогичные наблюдения в свое время были сделаны и при иммунизации мышей к *Nippostrongylus muris* (Taliaferro and Sarles, 1939).

В итоге Яррет и его указанные выше соавторы решили снизить инвазионность личинок и задержать их в мезентериальных железах, рассчитывая на то, что антигенная способность их сохранится, а патогенные свойства паразитов, связанные с миграцией через легкие, будут сняты. Облучение личинок проводилось лучами Рентгена дозой в 40 000 р и аналогичной дозой гамма лучей кобальта-60. Эта доза была применена на том основании, что при облучении меньшей дозой, такой, как 20 000 р, много личинок остается живыми, способными вызвать заболевание телят, а дозы в 50 000 р и большие вызывают слишком быструю смерть личинок. Через 30 дней после заражения облученными личинками (по 4000 личинок) животные получили проверочную дозу в 4000 нормальных личинок. Через 30 дней после второго (контрольного) заражения, т. е. через 60 дней после первого, животные были забиты. Параллельно контрольная группа телят иммунизировалась нормальными необлученными личинками. Иммунитет у животных, получивших при первичном заражении облученные личинки, оказался резко выраженным, причем напряженность его была почти такой же, как и у животных, иммунизированных нормальными личинками. Серологические исследования показали, что антитела появляются через 25 дней после первого заражения и что максимальное количество их оказывается к 100-му дню. При повторном заражении заметная реакция начинается раньше и своего максимального напряжения достигает на 7—14-й день после заражения. Когда телята вакцинируются облученными личинками, а затем подвергаются проверочному заражению, вторичная реакция также наблюдается и тоже относительно быстро.

Убедившись в возможности иммунизации телят к *D. viviparus* в экспериментальных условиях, указанные авторы перенесли свои опыты в полевые условия. Опытные животные были вакцинированы скармливанием им по 1000 облученных личинок. После вакцинации эти животные одновременно с контрольными были выпущены на пастбище, где имелась возможность естественного заражения. Наблюдения показали, что иммунизированные животные заразились в значительно меньшей степени, чем контрольные. Среди опытных погибло от бронхита лишь 20%, в то время как среди телят контрольных, не подвергавшихся иммунизации, погибло 83%. Проводились наблюдения и в более широком масштабе на 40 животноводческих фермах, где под наблюдением было 1088 телят. Среди иммунизированных телят от паразитарного бронхита погибло 6%, а среди контрольных, неиммунизированных — 62%.

Яррет и его соавторы, судя по их работам, продолжают начатые исследования по иммунизации животных облученными личинками диктиокаулид и других нематод.

Приходится, однако, отметить, что Люкер и Вегорс (Lucker, Vegors, 1960), повторившие опыт указанных выше исследователей, правда, со значительными изменениями в дозе личинок и сроках проверочного заражения, не получили аналогичных результатов. Эти исследователи проводили иммунизацию экспериментальных телят личинками (по 4000), облученными 40 000 р. Через 18 недель после проведенной иммунизации животным было введено по 15 000 нормальных, необлученных личинок. Через 5 недель после проверочного заражения животные были вскрыты. У животных контрольных, получивших при иммунизации необлученные личинки, иммунитет оказался выраженным, и у них было обнаружено только по 37 паразитов. У животных, иммунизированных облученными личинками, иммунитета не оказалось и у них было найдено приблизительно такое же количество паразитов (738 экз.), как у животных контрольных, не подвергавшихся иммунизации (в среднем по 800 экз.). Возможно, конечно, что отрицательный результат был связан с тем, что проверочное заражение было сделано через слишком большой срок и доза личинок была слишком велика и вызвала прорыв в недостаточно напряженном иммунитете. Поэтому нам кажется, что нельзя еще утверждать, что данные Люкер и Вегорс каким-то образом бросают тень на результаты, полученные Яррет и его соавторами. Тем не менее данные указанных авторов сигнализируют о том, что эффективность иммунизации зависит от многих факторов и что для ее практического использования необходимо еще решение ряда вопросов в экспериментальных условиях.

Работы, выявившие возможность иммунизации животных личинками диктиокаулид, инактивированными действием понизирующей радиации, явились стимулом к изучению возможностей иммунизации и личинками других нематод.

В частности Яррет, Иеннингс, Мак Интайр, Мюллиган и Шарп (Jarrett, Jennings, McIntyre, Mulligan and Sharp, 1957) проверили возможность иммунизации овец облученными личинками *Haemonchus contortus*.

Эти авторы пишут, что, приступая к работе, они сомневались в возможности стимуляции иммунитета личинками нематод, несовершающими полного цикла миграции в организме хозяина. Облучение личинок *H. contortus* проводилось лучами Рентгена в дозах 10 000, 20 000, 40 000, 60 000 и 100 000 р. Через 117 дней после иммунизирующего заражения, при котором было дано по 10 000 личинок, овцы получили по 8000 личинок нормальных, необлученных. Через 163 дня овцы были забиты. У животных, иммунизированных облученными личинками, оказалось очень мало паразитов, развившихся после второго (проверочного) заражения. Это говорит о том, что облученные личинки (особенно дозами в 40 000 и 60 000 р) вызывают формирование выраженного иммунитета. Облучение дозой в 100 000 р вызвало лишь слабое проявления иммунитета, что, очевидно, объясняется тем, что личинки после такого облучения лишь в очень небольшом проценте оказались жизнеспособными.

Указанные авторы считают, что их эксперименты, если, конечно, результаты будут подтверждены, говорят о том, что для формирования иммунитета достаточно и неглубокого проникновения в ткани хозяина и что наличие взрослых форм гельминтов не обязательно для стимуляции специфической резистентности к гельминтам. Исследования, как пишут указанные авторы, ими продолжаются.

В 1960 г. Яррет с соавторами (Jarret, Jennings, McIntyre and Sharp) сообщили о положительных результатах опытов иммунизации животных облученными личинками *Trichostrongylus colubriformis*. Они пришли к заключению, что облученные личинки могут вызывать иммунитет, предохраняющий от последующего заражения. Однако выводы, сделанные указанными авторами, показались неубедительными Христи (Christie, 1960), который и заявил об этом в открытом письме редактору журнала «Veterinary Record», где была опубликована и статья (предварительная) указанных авторов.

Гиоргиа и Бицель (Giorgia, Bizzell, 1960) изучали возможность иммунизации телят облученными личинками *Trichostrongylus axei*. Личинки этих нематод не мигрируют и успешно развиваются у экспериментальных животных (кроликов), что значительно облегчает, как пишут авторы, получение инвазионного материала. Эксперименты были начаты с изучения

радиочувствительности личинок *T. axei*. Облучение производилось лучами Рентгена в дозах от 1000 до 90 000 р. При заражении кроликов вводилось по 4000 личинок. Наблюдения показали, что дозы выше 100 000 р вызывают заметное уменьшение числа паразитов, развивающихся у кроликов до имагинального состояния. Облучение небольшой дозой (около 5000 р) может, наоборот, оказать стимулирующее воздействие на инвазионную способность и развитие личинок. У экспериментальных кроликов, получивших личинки, облученные 5000 р, развилось в среднем по 797,9 паразитов, в то время как у контрольных их было по 311,6 экз. Отмечено также, что дозы радиации больше 5000 р оказывают более сильное действие на личинок самцов, чем на личинок самок. После облучения 30 000 р развивается только 5% самцов, а после воздействия 60 000 р самцы совсем не развиваются.

Рик и Кейт (Rick, Keit, 1960), приступив к изучению возможностей иммунизации телят против *Oesophagostomum radiatum*, тоже начали свои исследования с изучения действия различных доз радиации на жизнеспособность инвазионных личинок. Десяти животным было дано по 7000 личинок, облученных 20 000 р, и четырем животным такое же число личинок необлученных. При вскрытиях, производившихся через 3, 4, 5, 6 и 8 недель, подсчитывалось число паразитов и устанавливалась стадия их развития (3, 4, 5-я). В предварительном сообщении авторы указывают, что самцы эзофагостом оказались значительно более чувствительными чем самки.

Доу, Яррет, Иеннингс, Мак Интайр и Мюллигэн (Dow, Jarrett, Jennings, McIntyre, Mulligan, 1958) провели исследования на собаках, иммунизируя их ослабленными личинками унцинарий. Личинки *Uncinaris stenocephala*, облученные дозой в 40 000 р были скормлены собакам (по 1000 личинок). Через 128 дней собаки получили по 1000 необлученных личинок. Через 22 дня после второго заражения собаки были вскрыты одновременно с контрольными. В итоге подсчета у контрольных животных было обнаружено по 530 унцинарий, а у вакцинированных — лишь по 32 экз.

Неменьший интерес представляют и исследования, посвященные изучению возможности иммунизации животных ослабленными личинками аскарид.

Виллеля, Гомберг и Гульд (Villella, Gomberg, Gould, 1960) скармливали мышам инвазионные яйца *Ascaris suum* (по 10 000 яиц), облученные дозами в 80 000—200 000 р (гамма лучи кобальта-60). На 14-й день после первого заражения мышам вводилось перорально по 10 000 нормальных необлученных инвазионных личинок. При вскрытии, произведенном на 7-й день после второго заражения, у мышей экспериментальной группы было обнаружено в среднем по 122 личинки у мышей, иммунизированных нормальными, необлученными — в среднем по 127 личинок, а у контрольных неиммунизированных — по 2910 личинок. Наличие иммунитета эти авторы констатировали и по изменениям, обнаруженным ими в легких у контрольных и экспериментальных животных.

Нами (Шихобалова и Паружинская, 1963) получены положительные результаты в опытах по иммунизации цыплят облученными личинками *Ascaridia galli*. Изучение этого вопроса продолжается.

Среди работ, посвященных изучению действия ионизирующей радиации на нематод, представляют безусловный интерес исследования, посвященные радиочувствительности свободноживущего поколения *Strongyloides papillosus* (Katz, 1956, 1960). Облученные самки и самцы свободноживущего поколения подсаживались в культуры, где сепаратно содержались самки и самцы. Наблюдения показали, что в культурах, где облученными

оказались самцы, личинок следующего поколения оказалось значительно меньше, чем в культурах, где облученными были самки. В тех случаях, когда самцы были облучены дозами в 20 000 р культура была обречена на вымирание. В тех случаях, когда облученными были самки, для этого требовалась доза в 40 000 р.

Можно указать также на работу Уоцуми (Uozumi, 1959). В Японии довольно часто регистрируются случаи заболевания человека, вызываемые личинками гнатостом. В связи с этим японскими исследователями изучается вопрос о возможности использования понизирующей радиации в борьбе с гнатостоматозом. Исследования были начаты с изучения радиочувствительности личинок 3-й стадии *Gnathostoma spinigerum*, полученных от рыб и крыс. Эксперименты показали следующее. Облучение вызывает задержку в развитии и подавляет инвазионную способность личинок гнатостом при заражении ими рыб и крыс. При заражении рыб инвазионная способность личинок, облученных дозой в 30 000 р, выразилась в 29%, а дозой в 50 000 р — в 9,9%, в то время как у контрольных, необлученных личинок она была равна 79%. Резко сократилась инвазионная способность личинок и при заражении крыс. В итоге Уоцуми пришел к заключению, что личинки гнатостом обладают очень высокой резистентностью и что для подавления их жизнедеятельности необходимы очень большие дозы радиации. Тем самым понизирующая радиация, пишет Уоцуми, не может быть использована как средство терапии гнатостомоза человека.

РАБОТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ ВОЗМОЖНОСТЕЙ ИММУНИЗАЦИИ ЖИВОТНЫХ ЛИЧИНОЧНЫМИ ФОРМАМИ ТРЕМАТОД, ОСЛАБЛЕННЫМИ ДЕЙСТВИЕМ ИОНИЗИРУЮЩЕЙ РАДИАЦИИ

К изучению возможностей иммунизации животных облученными личинками трематод приступили лишь в последние годы. Смитерс (Smithers, 1962) установил, что церкарии *Schistosoma mansoni*, облученные дозами в 2000—3000 р, могут при заражении ими обезьян проходить через легкие, но, достигнув печени, погибают там приблизительно через 2—4 недели. Этот автор иммунизировал обезьян-резусов церкариями, ослабленными действием ионизирующей радиации, а через некоторое время (6—8 недель) заразил животных необлученными церкариями. В результате было отмечено значительно меньше паразитов у иммунизированных животных, чем у контрольных неиммунизированных. Аналогичные результаты были получены Х. Хзю, С. Хзю и Осборн (Hsü H., Hsü S. et Osborn, 1962). Эти исследователи показали, что введение обезьянам-резусам непатогенных для человека церкариев шистозом вызывает у них иммунитет и к штамму, патогенному для человека. Исследователи пришли также к заключению, что иммунитет может быть вызван мирацидиями и юными шистозомами еще без наличия яиц. О возможности иммунизации мышей облученными личиночными формами *Schistosoma mansoni* сообщает также Виллеля, Гомберг и Гульд (1961, 1962).

Вопрос об иммунизирующем воздействии ослабленных личинок трематод представляет несомненный интерес, и изучение его, очевидно, перспективно в отношении ряда трематодозов животных.

Хугес (Hughes, 1962), приступая к изучению возможностей иммунизации животных облученными метацеркариями фасциол, провел ряд наблюдений на мышах и кроликах. Он установил, что метацеркарии, облученные дозой в 4000 р, погибают в печени в первые 18—28 дней после заражения мышей, не достигнув имагинального состояния, а размер паразитов оказывается в пять раз меньшим, чем у контрольных животных. В итоге исследований Хугес пришел к заключению, что 2000—4000 р

является той наименьшей дозой, которая вызывает снижение патогенного воздействия метацеркариев, в результате чего не наступает гибели мышей, хотя некоторые изменения в их печени и наблюдаются. Доза в 100 000 р не препятствует метацеркариям выделяться из цист, но они быстро погибают.

* * *

Работ, посвященных изучению возможностей иммунизации животных личинками цестод, ослабленными действием ионизирующей радиации, насколько нам известно, пока нет. Однако можно видеть, что и к этим работам проводится серьезная подготовка. Виллелля, Гульд и Гомберг (Villella, Gould, Gomberg, 1960) избрали *Hymenolepis diminuta* как модель для изучения действия ионизирующей радиации на цестод человека и животных.

Цистицеркоиды ими были получены от *Tribolium confusum*, которым скармливались инвазионные яйца этого паразита; цисты, полученные от *Tribolium*, облучались, подсчитывались и скармливались крысам. Доза в 12 000 р (рентгеновы лучи и гамма лучи кобальта-60) препятствовала развитию ленточных форм, в тех же случаях, когда отдельные цестоды развивались, они были очень маленького размера и стерильными. Облучение дозой в 15 000 р полностью лишало цестод возможности развиваться до взрослого состояния.

Исследователи полагают, что указанная доза будет достаточной и для облучения мяса крупного рогатого скота и свиней, пораженного цистицерками (*Cysticercus bovis, C. cellulosae*). Конечно, пишут Гульд, Гомберг и Виллеля (Gould, Gomberg, Villella, 1962) следует еще проверить выявленные дозы заражением волонтеров, а также в опытах на собаках. В последнем случае это даст возможность установить, могут ли в собаках развиваться неполовозрелые формы цестод, как это наблюдается при заражении необлученными цистицерками указанных цестод.

Тайлор и Парфит (Taylar, Parfitt, 1959) изучали радиочувствительность цистицерков — *C. bovis* и *C. pisiformis*. На примере *C. pisiformis* ими было установлено, что облучение цистицерков не только подавляет постэмбриональное развитие паразитов, но и значительно снижает их плодовитость. Облучение дозами в 10 000—20 000 rad. приводит к развитию у собак стерильных форм паразитов. При более высоких дозах облучения (50 000 rad) паразиты выделяются на ранних стадиях развития.

При вскрытии собак на 11-й день после заражения у них были обнаружены паразиты значительно меньшего размера, чем у контрольных животных, а при вскрытии на 42-й день у экспериментальных животных паразитов не было вовсе.

На основании изучения радиочувствительности цистицерков *Taeniarhynhus saginatus* (контроль вывертыванием сколексов) указанные авторы приходят к заключению, что в борьбе с трихинеллезом и тениаринхозом облучение мясных продуктов одновременно с концентрацией забоя на бойнях должен сыграть активную роль.

Изучением радиочувствительности цистицеркоидов гименолепид занимались и другие исследователи (Schiller, 1957, 1959; Douglas, Lee, 1962; Job, 1962). Кулеман (Kuhleman, 1962) провел наблюдения за действием ионизирующей радиации на *Hymenolepis microstoma*, а Шиллер (Schiller, 1957, 1959) на *H. nana*. Последний исследователь (1959) наблюдал за морфологическими изменениями цистицеркоидов *H. nana* и взрослых цестод после облучения яиц различными дозами рентгеновых лучей. Цистицеркоиды оказывались измененными и задерживались в развитии. Морфологически ненормальные цистицеркоиды, скормленные белым мышам, были лишены способности развиваться до взрослого состояния. После облучения яиц дозами в 30 000 р взрослые цестоды не развивались.

Можно полагать, что весьма интересные результаты, полученные исследователями в процессе изучения радиочувствительности яиц и личиночных форм цестод станут основой для дальнейших исследований, направленных на изучение возможности активной иммунизации животных к цестодам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализируя приведенные выше работы по изучению действия ионизирующей радиации на личинки гельминтов, можно отметить следующие черты, характерные для гельминтов всех групп.

Ионизирующая радиация инактивирует личиночные формы гельминтов (нематод, цестод, трематод), в результате чего (если примененная доза не вызывает гибели) инвазионная способность их ослабляется, паразиты развиваются в меньшем количестве, не достигают имагинального состояния, а достигшие, при известных дозах радиации, оказываются стерильными, неспособными к воспроизводству потомства. Наблюдениями установлено, что самцы оказываются менее стойкими к действию ионизирующей радиации, чем самки.

Облученные личинки нематод (изучались представители различных систематических групп) и личиночные формы трематод, развиваясь в организме хозяина, вызывают формирование более или менее выраженного иммунитета. Иммунитет, формирующийся в ответ на антигенное воздействие облученных личинок, оказывается таким же напряженным или несколько менее напряженным, чем иммунитет, развившийся в ответ на вакцинацию нормальными личинками.

Для облучения личинок необходимо подбирать дозы радиации с таким расчетом, чтобы они были достаточно большими и препятствовали развитию взрослых форм, а в то же время не такими большими, чтобы вызывать гибель личинок раньше, чем они окажут антигенное воздействие на организм хозяина.

Установлено, что облученные инвазионные личинки нематод, проходя ранние стадии развития в организме хозяина, могут вызывать иммунитет даже в тех случаях, когда они не совершают полного цикла миграции, а только углубляются в слизистую на ранних стадиях развития (например, *Haemonchus contortus, Ascaridia galli* и др.).

Американские исследователи Гульд, Гомберг, Виллелля (1962) указывают, что ими вполне достаточно изучен метод обезвреживания понизирующей радиацией свинины, пораженной трихинеллами, для того чтобы этот метод мог быть широко использован на бойнях США. Те же исследователи одновременно обращают внимание и на необходимость углубленного изучения методов активной иммунизации (вакцинации) поросят против трихинеллеза инактивированными личинками трихинелл, что, по их мнению, весьма перспективно.

Полученные отдельными зарубежными авторами положительные результаты в опытах по иммунизации сельскохозяйственных животных инактивированными личинками нематод диктуют необходимость более углубленного изучения этого вопроса. При этом существенно важно научиться культивировать личинки in vitro.

Исследования следует направить на углубленное изучение возможностей и целесообразности иммунизации домашних животных (крупного и мелкого рогатого скота, свиней, собак, птиц) инактивированными личин-

ками ряда патогенных нематод (диктиокаулов, гемонхов, некоторых трихостронгилид, аскарид, аскаридий и др.). Одновременно следует изучать вопросы иммунизации против цестод и трематод. В частности, весьма актуально изучение возможности активной иммунизации животных инактивированными метацеркариями против фасциолеза. Результаты экспериментальных исследований, полученные в опытах иммунизации обезьян и крыс облученными церкариями шистозом, а также первые опыты иммунизации экспериментальных животных облученными метацеркариями фасциол, безусловно, говорят о возможности положительных результатов активной иммунизации сельскохозяйственных животных против фасциолеза.

В заключение хочется еще раз обратить внимание гельминтологов на целесообразность углубленного изучения достижений радиобиологии и путей их использования в решении вопросов теории и практики борьбы с гельминтозами.

ЛИТЕРАТУРА

Митрохин В. У. 1959. Изучение действия рентгеновских лучей на жизнеспособность метацеркариев описторхисов.— Труды Московск. Вет. Академии, 25, стр. 227—236.

Шихобалова Н. П., Карманова Е. М., Шехтман Я. Л. 1958. Действие рентгеновских и гамма-лучей на трихинелл.— Вестн. сельскохоз. науки. М, стр. 77—83.

Шихобалова Н. П., Карманова Е. М., Шехтман Я. Л. 1962. Изучение действия ионизирующей радиации на личинок трихинелл. Trichinellosis. Proceedings of the 1-st International conference on Trichinellosis. Warszawa, стр. 184—192.

Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1962—1963. Изучение радиочувствительности яиц паразитических нематод.— Helminthologia, 4, стр. 436—445.

Шихобалова Н. П., Паружинская Л. С. 1963. Опыт иммунизации цыплят личинками *Ascaridia galli* инактивированными ионизирующей радиацией. Гельминты человека, животных и растений и борьба с ними. К 85-летию акад. К. И. Скрябина стр. 281—285.

Christie M. G. 1960. Resistance to *Trichostrongylus colubriformis* produced by x-irradiated larvae.— Veterin. Rec., 72, № 45, стр. 992—993.

Cornwell R. L. 1962. Husk in cattle: laboratory and field studies on calves vaccinated with irradiated lungworm larvae.— Veterin. Rec., 74, № 22, стр. 622—628.

Douglas C., Lee T. 1962. Experimental studies on morphological variation in the Cestode genus *Hymenolepis* VI. Somating pairing of chromosomes in normal and mutant strains of *Hymenolepis diminuta*.— Exptl. Parasitol., 12, № 2, стр. 134—154.

Dow C., Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M., Mulligan W. 1958. Use of x-irradiated larvae for immunisation of dogs.— Veterin. Rec., 70, № 49, стр. 999.

Dow C., Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M., Mulligan W. 1959. The production of active immunity against the canine hookworm, *Uncinaria stenocephala*.— J. Amer. Veterin. Med. Assoc., 135, стр. 407—411.

Giorgia H. 1957. Studies on the effect of x-rays on the infective stage of the Nematode, *Trichostrongylus axei*.— J. Parasitol., 43, № 5, sec. 2, Suppl. № 11.

Giorgia H., Bizzell W. E. 1960. Some effects of x-rays on the infective larvae of the cattle nematode, *Trichostrongylus axei*.— Exptl. Parasitol., 9, № 1, стр. 37—41.

Gould S. E., Gomberg H. J., Bethel F. H., Villella J. B., Hertz C. S. 1955. Studies on *Trichinella spiralis*. III. Effect on the intestina phase of trichinosis of feeding massive numbers of irradiated trichina larvae. IV. Effect of feeding irradiated trichina larvae on production of immunity to re-infection.— Amer. J. Pathol., 31, стр. 933—963.

Gould S. E., Gomberg H. J., Villella J. B. 1962. Control of trichinellosis and other helminthic infections by gammaradiation. Possible use of irradiated infective form of parasite as immunising vaccine. Trichinellosis. Proceedings of the 1-st Intern. Conference on Trichinellosis. Warszawa, стр. 177—184.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., Martin B., McIntyre W. I. M., Mulligan W., Scharp N. C. C., Urquhart G. M. 1958. A field trial of a parasitic bronchitis vaccine.— Veterin. Rec., 70, № 22, стр. 451—454.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M. 1958. Use of x-irradiated larvae for immunisation of calves.— Veterin Rec., 70, № 48, стр. 978.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M., Mulligan W., Sharp N. C. C. 1957. Studies in immunity to *Haemonchus contortus*: vaccination of sheep using a single dose x-irradiated larvae.— Amer. J. Veterin Rec., 20, стр. 521—531.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M., Mulligan W., Urquhart G. M. 1958. Irradiated helminth larvae in vaccination.— Proc. Roy. Soc. Med., 51, стр. 743—744.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. I. M., Mulligan W., Urquhart G. M. 1959. Immunological studies on *Dictyocaulus viviparus* infection in calves. Double vaccination with irradiated larvae.— Amer. J. Veterin Res., 20, стр. 522—526.

Jarrett W. F. H., Jennings F. W., McIntyre W. J. M., Sharp N. C. C. 1960. Resistance to *Trichostrongylus colubriformis*, produced by x-irradiated larvae.— Veterin Rec., 72, № 42.

Jarrett W. T. H., McIntyre W. I. M., Jennings F. W. and Mulligan W. 1957. The natural history of parasitic bronchitis with notes on prophylaxis and treatment.— Veterin. Rec., 69, стр. 1329.

Gould S. E., Gomberg H. J., Villella J. B., Hertz C. S. 1957. Studies on *Trichinella spiralis*. VI. Effect of cobalt-60 and x-ray on morphology and reproduction.— Amer. J. Pathol., 33, стр. 79—105.

Hendricks Y. R. 1952. Studies in mice on the dual antibody basis of acquired resistance to *Trichinella. spiralis*. J. Elisha Mitchel Scient. Soc., 68, стр. 12—26.

Hsü H. F., Hsü S. Y., Osborne J. W. 1962. Immunization against *Schistosoma japonicum* in rhesus monkeys produced by irradiated Cercariae.— Nature, 194. стр. 98—99.

Hughes D. L. 1962. Reduction of the pathogenicity of *Fasciola hepatica* in mice by x-irradiation.— Nature, 193, стр. 1093—1094.

Job P. S. 1962. Some effects of irradiating successive generation of *Hymenolepis diminuta*.— J. Parasitol., 48, № 2, sec. 2, стр. 44—45.

Katz F. F. 1956. The effect of irradiation on the reproduction by the heterogenetic generation of *Strongyloides papillosus* (Wedl, 1856) Ranson, 1911.— J. Parasitol., 42, № 4, sec. 2, стр. 11.

Katz F. F. 1960. The effect of irradiation on reproduction of the heterogenetic generation of *Strongyloides papillosus*. 1. Irradiation of males and females.— J. Parasitol., 46, № 3, стр. 383—392.

Kim C. W. 1957. Immunity to *Trichinella spiralis* in mice infected with irradiated larvae.— J. Elisha Mitchel Scient. Soc., 73, стр. 308—317.

Kisner R. L. 1962. Meiosis, mitosis and the induction of chromosomal abnormalities in *Hymenolepis diminuta* by gamma rays. (Diss.) — Abstract, 22, № 9, стр. 3304.

Kuhleman H. H. 1962. Studies on the morphology and growth rate of the cestode *Hymenolepis microstoma* after gamma irradiation of the Cysticercoids and eggs. (Diss.) Abstr., 22, № 9, стр. 3304—3305.

Larsh Jr. J. E., Race G. J., Goulson H. T. 1959. A histopathologic study of mice immunized with irradiated larvae of *Trichinella spiralis*.— J. Infect. Diseases., 104, № 2, стр. 156—163.

Larsh Jr. J. E., Race G. J., Goulson H. T. 1962. A histopathologic study in mice, immunized against *Trichinella spiralis* and exposed to total body x-irradiation.— Amer. J. Trop. Med. and Hyg., 11, № 5, стр. 633—640.

Levin A. J., Evans T. C. 1942. Use of roentgen radiation in locating an origin of host resistance to *Trichinella spiralis* infections.— J. Parasitol., 28, стр. 477—483.

Lucker J. T., Vegors H. H. 1960. Immunization against the cattle Lung worm. An Experiment on the use of larvae attenuated by exposure to x-rays.— J. Parasitol., 46, стр. 39.

Magath T. B., Thompson I. H. 1955. The effect of irradiation of *Trichinella spiralis* on immunity and its public nealth implication.— Amer J. Trop. Med. and Hyg., 4, № 5, стр. 941—946.

Rick R. F., Keith R. K. 1960. Effect of x-rays on the development of the infective larvae of *Oesophagostomum radiatum* (Rud., 1803) (Strongylidae: Nematoda).— Nature, 186, стр. 981—982.

Schiller E. L. 1957. Investigations on the use of x-irradiation as a mechanism for facilitating the study of morphological variations of *Hymenolepis nana*.— J. Parasitol., 43, № 5, Sec. 2, стр. 23.

Schiller E. L. 1959. Experimental studies on morphological variation in the cestode genus *Hymenolepis*. III. X-irradiation as a mechanism for facilitating analysis in *H. nana*.— Exptl. Parasitol., 8, стр. 427—470.

Smithers S. R. 1962. Immunizing effect of irradiated cercariae of *Schistosoma mansoni* in rhesus monkeys.— Nature, 194, стр. 1146—1147.
Taliaferro W. H., Sarles M. P. 1939. The cellular reactions in the skin, lungs and intestine of normal and immune rats after infection with *Nippostrongylus muris*.— J. Infect. Diseases, 64, стр. 157—192.
Taliaferro W. H., Sarles M. P. 1942. The histopathology of the skin, lungs and intestine of normal and immune rats after infection with *Nippostrongylus muris*.— J. Infekt. Diseases, 71, № 1, стр. 69—82.
Taylor E. L., Parfitt J. W. 1959. Destruction by irradiation of parasites transmitted to man thorough butchers' meat.— Internat. J. Applied Radiat. and Isotopes, 6, стр. 194—198.
Uozumi K. 1959. An experimental study of x-rays therapy for gnathostomiasis.— Igaku Kenkyu, 29, № 7, стр. 2050—2070.
Villella T. B., Gomberg H. I., Gould S. E. 1960. Immunity in white mice produced by feeding irradiated *Ascaris larvae*— J. Parasitol., 46, № 5, Sec. 2, Suppl., стр. 24.
Villella J. B., Gomberg H. J., Gould S. E. 1961. Immunization to *Schistosoma mansoni* in mice inoculated with irradiated cercariae.— Science, 134, № 3485, стр. 1073—1075.
Villella J. B., Gomberg H. J., Gould S. E. 1962. Immune response in mice to irradiated cercariae of *Schistosoma mansoni*.— J. Parasitol., 48, № 2, Sec. 2, стр. 19.
Villella J. B., Gould S. E., Gomberg H. T. 1957. Effect of ionizing radiation on infectivity of cysticerci of *Hymenolepis diminuta*.— Amer. J. Pathol., 33, № 3, стр. 619.
Villella J. B., Gould S. E., Gomberg H. J. 1958. Effect of cobalt-60 and x-ray on infectivity of *Ascaris* eggs.— J. Parasitol., 44, № 1, стр. 85—92.
Villella J. B., Gould S. E., Gomberg H. J. 1960. Effect of cobalt-60 and x-ray on infectivity of cysticercoids of *Hymenolepis diminuta*.— J. Parasitol., 46, № 2, стр. 165—169.
Yarinsky A. 1962a. The influence of x-irradiation on the immunity of mice to infection with *Trichinella spiralis*.— J. Elisha Mitchel Scient. Sic., 78, № 1, стр. 29—43.
Yarinsky A. 1962b. The effect of x-irradiation on the immunity of mice infected with *Trichinella spiralis*. (Diss.).— Abstract, 22, № 8, стр. 2763—2764.

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Г. Я. ШМЫТОВА

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЯИЦ СПИРУРАТ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В ЖЕЛУДКЕ СВИНЕЙ

В желудке свиней паразитируют две нематоды, относящиеся к подотряду Spirurata: *Ascarops strongylina* (Rudolphi, 1819) и *Physocephalus sexalatus* Diesing, 1861. По описанию яиц этих гельминтов, имеющемуся в литературе, трудно выделить какой-либо определенный признак, отличающий яйца *A. strongylina* от яиц *Ph. sexalatus*. Так, по данным Чиуреа (Ciurea, 1912), размеры яиц *Ph. sexalatus* составляют 0,039 × 0,017 мм. Фостер (Foster, 1912) указывает примерно одинаковые размеры яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus* (0,034 × 0,020 и 0,034 × 0,015, соответственно).

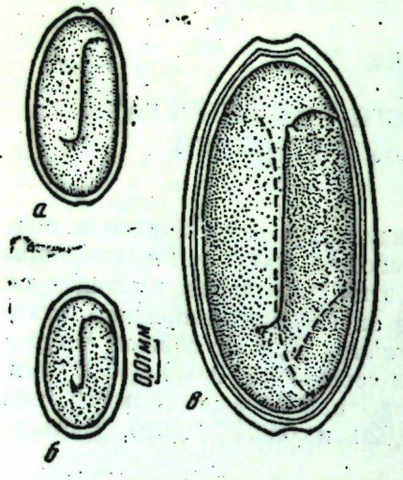
Таблица 1

Дифференциально-диагностическая таблица для яиц *Ph. sexalatus* и *A. strongylina* (по Роберману)

Признак яиц	*Ph. sexalatus*	*A. strongylina*
Цвет яиц	Бледно-голубой	Зеленоватый
Внешняя форма	Удлиненно-овальная; симметричная	Овальная; симметричная
Внутренняя структура	В яйце находится совершенно неподвижная личинка. Личинка несколько раз изогнута и как бы сдавлена в яйце в продольном направлении. Головной конец личинки как бы поперечно срезан. Он снабжен очень мелкими сильно преломляющими свет сосочками. Хвостовой конец заострен. Содержимое личинки равномерно зернистое, без определенной структуры и дифференциации отдельных органов	Внутри яйца личинка, лежащая совершенно неподвижно, свернувшись и образуя изгибы вдоль оси тела. Головной конец закруглен, хвостовой заострен
Строение оболочки	Оболочка гладкая, прозрачная, двухконтурная	Оболочка толстая, менее прозрачная, двухконтурная, негладкая. На поверхности оболочки видна мелкая точечная бугристость
Размеры, мм		
Длина		
максим.	0,037	0,037
миним.	0,029	0,036
Ширина		
максим	0,018	0,021
миним	0,014	0,018

Измерения 100 яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus* (по 50 экз. каждого вида), проведенные Эликета (Alicata, 1935), показали, что размеры яиц указанных гельминтов колеблются в одних пределах — 0,041—0,045 × × 0,022—0,026 мм.

С. Л. Роберман (1936) впервые составил дифференциально-диагностическую таблицу для яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus*. В ней автор дал, помимо размеров, характеристику цвета яиц, их формы, внутренней структуры и строения оболочки. Ниже приводим эту таблицу, (табл. 1) и измерения яиц *Ph. sexalatus* и *A. strongylina* по данным различных авторов и по собственным исследованиям (табл. 2). Нами были проведены измерения 200 яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus* (по 100 экз. каждого вида), отложенные несколькими самками при температуре 38—39°. Помимо того, были учтены результаты измерений 40 яиц *Ph. sexalatus* и *A. strongylina*, обнаруженные в фекалиях экспериментально зараженных поросят и кроликов.



Яйца спирурат, паразитирующих в желудке свиней

а и в — Physocephalus sexalatus; б — Ascarops strongylina

Как видно из таблицы 2, яйца как *A. strongylina*, так и *Ph. sexalatus* варьируют в размерах. Следовательно, по показателям длины и ширины яиц нельзя дифференцировать аскароп сов от физоцефалеза. Однако, проводя анализ полученных нами 240 измерений яиц указанных двух видов гельминтов, мы во всех случаях отметили совершенно различные соотношения длины и ширины у яиц *A. strongylina* и у *Ph. sexalatus*. Эти соотношения оказались константны для яиц каждого вида. Так, у *A. strongylina* они находятся в пределах 1,6 : 1—1,8 : 1, т. е. длина яйца в 1,6—1,8 раза более ширины. Форма таких яиц бочонковидная.

У *Ph. sexalatus* эти соотношения колеблются в пределах 2,0 : 1—2,4 : 1, или длина яйца больше чем в два раза превышает его ширину, причем, в отличие от яиц *A. strongylina*, у *Ph. sexalatus* ширина яиц одинакова на протяжении всей средней трети его, что придает яйцу несколько уплощенную форму (см. рисунок). Эти данные согласуются с результатами исследований других авторов — Чиуреа, Фостера, Робермана (если брать не вообще размеры яиц, а соотношение их длины и ширины).

В связи с этим совершенно одинаковые показатели измерений яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus*, проведенных Эликета, вызывают сомнения.

Что же касается внутренней структуры яйца *A. strongylina* и *Ph. sexalatus*, то и в этом различий нам подметить не удалось.

Цвет яиц обоих видов гельминтов зависит от незначительного изменения освещения, а также от того, получены ли яйца из самок искусственным путем, или они найдены в фекалиях дефинитивного хозяина.

Краткая характеристика яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus* представлена в табл. 3 (по данным собственных исследований).

Следовательно, дифференциальным признаком яиц этих видов гельминтов может служить соотношение длины яиц и их ширины. Другим важным дифференциальным признаком является наличие на полюсах яиц *Ph. sexalatus* небольшой выемки (вогнутости), тогда как у аскароп созных яиц полюса округлые, а на некотором расстоянии от них шероховатая наружная оболочка образует незначительные симметричные выступы (рис. 1, *б*). Эти признаки отчетливо заметны при большом увеличении микроскопа.

Таблица 2

Размеры яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus* по данным различных исследователей

Автор	Длина и ширина яиц, мм	
	A. strongylina	*Ph. sexalatus*
Ciurea, 1912	—	0,039×0,017
Foster, 1912	0,034×0,020	0,034×0,015
Alicata, 1935	0,041—0,045×0,022—0,026	0,041—0,045×0,022—0,026
Роберман, 1936	0,036—0,037×0,018—0,021	0,029—0,037×0,014—0,018
Собственные данные	0,038—0,044×0,020—0,026	0,034—0,038×0,015—0,017

Таблица 3

Краткая характеристика яиц *A. strongylina* и *Ph. sexalatus*

	A. strongylina	*Ph. sexalatus*
Размеры яиц (длина и ширина)	0,038—0,044×0,020—0,026	0,034—0,038×0,015—0,017
Соотношение длины и ширины	1,6—1,8 : 1	2,0—2,4 : 1
Форма	Бочковидная	Уплощенная
Цвет	Золотисто-желтый (из фекалий поросят и кроликов)	Золотисто-желтый (из фекалий поросят и кроликов)
	Зеленовато-серый (из гонад паразита)	Зеленовато-серый (из гонад паразита)
Оболочка наружная	Шероховатая; около полюсов образует небольшие выступы	Гладкая; на полюсах образует выемку

ЛИТЕРАТУРА

Роберман С. Л. 1936. Изучение биологии возбудителя инвазионного гастрита свиней — *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860). (Дисс.), М., ВИГИС.

Alicata J. E. 1935. Early developmental stadges of nematodes occuring in swine.— Technic. Bull. U. S. Dept. Agric., Washington, № 489, стр. 21—27.

Ciurea L. 1912. Uber *Spiroptera sexalata* Molin aus dem Magen des Hausschweines.— Zool. Jahrb., Abt. System., 32, стр. 285—294.

Foster W. D. 1912. The raundworms of domestic swine, with special reference to two species parasitic in the stomach.— U. S. Dept. Agric., Bur. Anim. Indust. Bull., 158, стр. 1—47

1964 ТРУДЫ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОЙ ЛАБОРАТОРИИ ТОМ XIV

Г. Я. ШМЫТОВА

ИЗУЧЕНИЕ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ НЕМАТОДЫ *ASCAROPS STRONGYLINA*

Ascarops stronglina (Rudolphi, 1819) — широко распространенной паразит желудка свиней. Вызываемое им заболевание — аскаропсоз — часто регистрируется как на территории Советского Союза, так и в зарубежных странах. Однако многие вопросы биологии *A. strongylina:* эмбриональное развитие, развитие личинок в организме промежуточных хозяев, встречающихся на территории Советского Союза, и развитие этого паразита в организме дефинитивного хозяина, еще недостаточно изучены.

За последние годы нами проведен ряд исследований по указанным вопросам. Результаты некоторых из них опубликованы (Шмытова, 1959, 1961, 1962—1963). В этой статье приводятся данные экспериментальных работ, в значительной мере дополняющие напечатанные ранее материалы.

ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *ASCAROPS STRONGYLINA*

Нами изучался процесс развития яиц нематоды в половых трубках самки от момента их оплодотворения до появления в них сформированного зародыша. Изучались яйца паразитов, извлеченных из желудка подопытных поросят, вскрытых через различные сроки после экспериментального заражения.

Первые оплодотворенные яйца (они имеют, помимо собственной оболочки, оболочку оплодотворения) появляются у самок паразитов в отделе половой трубки, расположенном непосредственно перед входом в матку (сперматека).

У некоторых паразитов такие яйца обнаруживаются уже через 26 дней после экспериментального заражения подопытных животных. Они занимают начальный отдел матки на протяжении около 2 мм. Размеры несегментированных яиц колеблются от 0,026 × 0,018 до 0,032 × 0,021 мм. В яйце, не начавшем дробиться, плазма имеет вид равномерной мелкозернистой массы.

Следующий отрезок матки, также на протяжении около 2 мм, заполнен как несегментированными яйцами, так и яйцами с двумя — четырьмя шарами дробления, а ниже расположенные отделы матки свободны от яиц. У некоторых паразитов этого возраста в половых путях обнаружены лишь яйцеклетки.

У самок, исследованных через 32 дня после начала опыта, яйца с различным количеством шаров дробления заполняют более половины головной и хвостовой ветвей матки. В этот период развития у яиц с 8—16 бластомерами отмечено появление еще одной оболочки.

У самок, изученных через 42 дня после заражения свиней *A. strongylina,* обе ветви матки до их слияния заполнены яйцами, находящимися на различных стадиях дробления. В средней части ветвей матки находятся

яйца, имеющие различное число бластомеров; конечный отдел ветвей матки на протяжении около 4 мм заполнен яйцами на поздних стадиях дробления. Этот отдел матки у более взрослых паразитов (через 45—50 дней

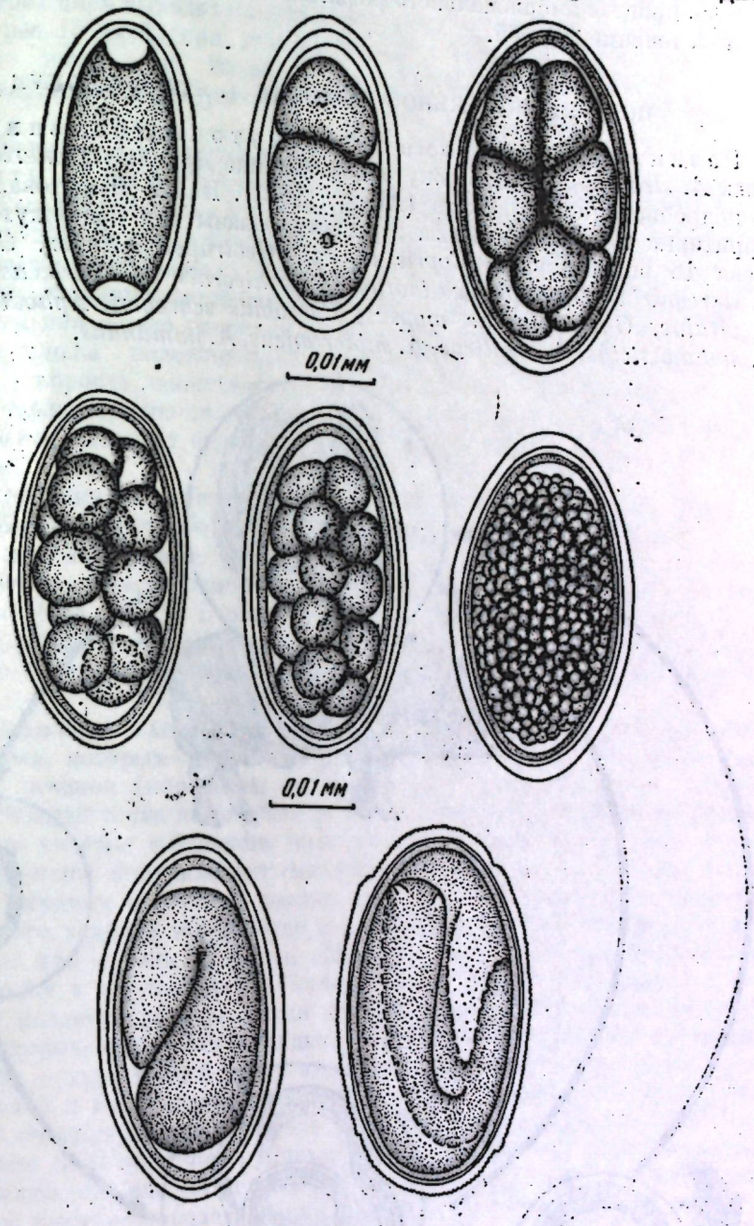


Рис. 1. Яйца *Ascarops strongylina* на разных стадиях дробления

после заражения дефинитивного хозяина) содержит яйца со сформированными зародышами. Такие яйца заполняют и ниже расположенные части половой трубки: общий ствол матки, яйцемет, вагину. Размер яиц варьирует в пределах от 0,038 × 0,020 до 0,044 × 0,026 мм (в среднем 0,042 × 0,023 мм). Оболочка яиц толстая. В ней различимы три слоя: наружный шероховатый слой, образующий на некотором расстоянии от

полюсов небольшие выступы, и более тонкие и гладкие средний и внутренний слои. Яйца содержат сформированных неподвижных зародышей (рис. 1), плотно прилегающих к скорлупе.

Весь процесс эмбрионального развития *A. strongylina* завершается примерно в течение 20 дней.

ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *A. STRONGYLINA*

Развитие в организме промежуточного хозяина. Онтогенез *A. strongylina* в промежуточном хозяине *Aphodius granarius* довольно подробно описан Эликета (Alicata, 1935). Нами (Шмытова, 1961) на территории Советского Союза зарегистрированы как промежуточные хозяева 16 видов жуков: *Copris lunaris, Geotrupes spiniger, G. mutator, G. stercorarius, Onthophagus taurus, O. nuchicornis, O. austriacus, O. vacca, O. vitulus, Gymnopleurus mopsus, Caccobius schreberi, Aphodius lugens, A. melanostictus, A. erraticus, A. subterraneus, A. immundus.*

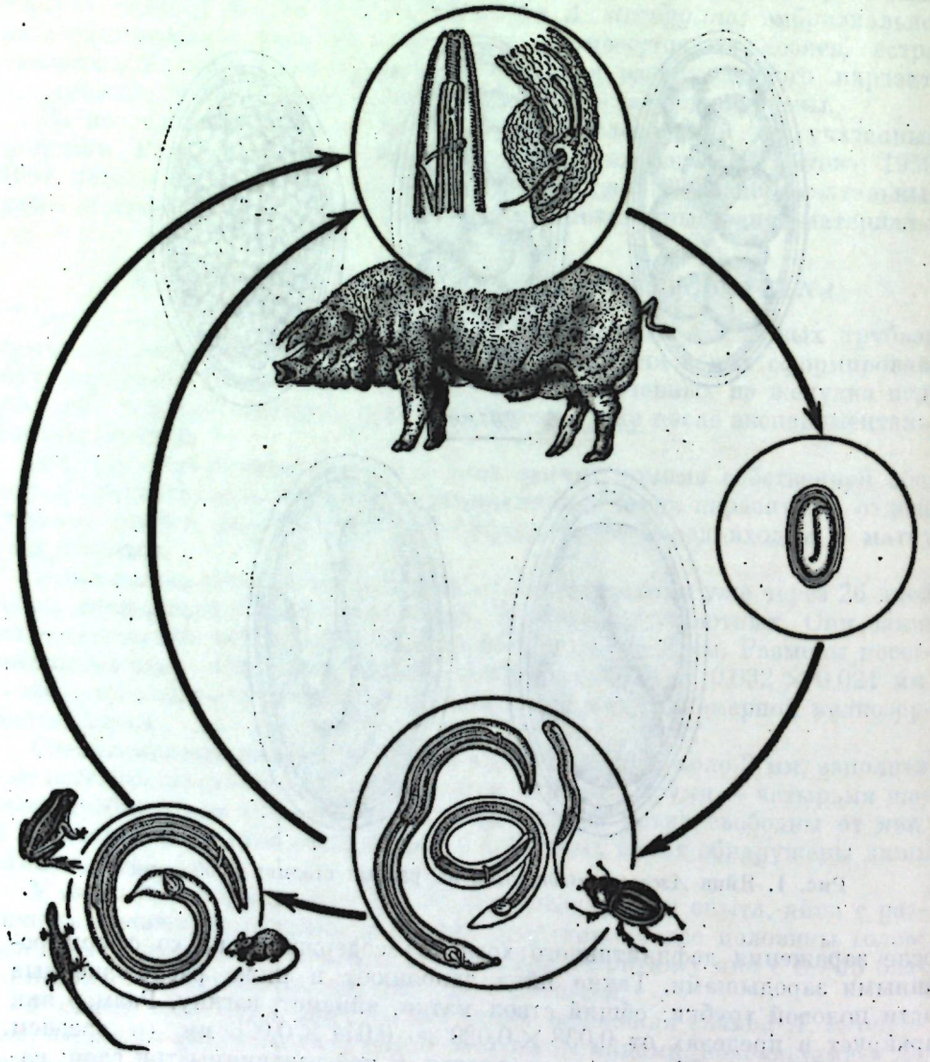


Рис. 2. Схема цикла развития *Ascarops strongylina*

Из перечисленных жуков развитие личинок паразита мы изучили в *C. lunaris, G. spiniger, G. mutator, O. taurus, O. nuchicornis.*

Кратко оно сводится к следующему. Из яиц, заглоченных жуками-навозниками при поедании ими фекалий свиней, зараженных аскаропсозом, в течение трех дней выходят личинки. Последние мигрируют в полость тела жука и через 13 дней (при температуре 25—29°) инкапсулируются на различных органах и тканях. В промежуточном хозяине через 16—18 дней личинки совершают первую линьку, а через 25—27 дней — вторую.

Цикл развития *A. strongylina* представлен на рис. 2.

Развитие в дефинитивном хозяине. Нами проведены экспериментальные исследования по изучению развития *A. strongylina* у свиней (Шмытова, 1959), а также у кроликов.

Анализируя материалы, полученные при вскрытии подопытных животных, мы приходим к заключению, что *A. strongylina* находит оптимальные условия для своего развития не только у поросят, но и у кроликов.

Первая линька подавляющего большинства личинок *A. strongylina* в организме поросят заканчивается через пять дней, а в организме кроликов — к девятому дню после заражения животных. Вторая линька паразита отмечена у поросят через 20 дней, у кроликов — в период между 17 и 25-м днем.

Выделение яиц гельминта во внешнюю среду как в организме поросят, так и кроликов происходит через 45—48 дней после заражения.

Опыты показали также, что нормальным местом локализации *A. strongylina* является область пилорических желез желудка указанных животных. Однако этой области паразиты достигают лишь через несколько дней после попадания их в дефинитивного хозяина. Схематически движение личинок по слизистой оболочке желудка поросят и кроликов отображено на рис. 3.

При составлении схемы были использованы результаты исследований тех животных, которым задавалось примерно одинаковое количество инвазионных личинок (поросятам от 56 до 110, кроликам — от 100 до 150 экз.). Каждая точка на рисунке условно соответствует двум личинкам. Пораженные участки с большим количеством внедрившихся в них паразитов изображены заштрихованными кубиками. Как видно из схем, аскаропсозные личинки в течение первых двух дней пребывания в желудке дефинитивного хозяина внедряются в различные участки фундальной области; через три — семь дней они обнаруживаются, помимо фундальной области, также в кардиальной и пилорической областях желудка.

В более поздние сроки развития личинки локализуются, как правило, только в пилорической части желудка. Таким образом примерно в течение первых пяти — девяти дней после заражения личинки проделывают путь из фундальной и кардиальной областей желудка в пилорическую. В последней они концентрируются обычно в определенных участках. Подобное расположение *A. strongylina* группами характерно для личинок четвертой и пятой стадий, что вполне целесообразно, поскольку при этом обеспечивается более быстрое оплодотворение взрослых нематод. Движение личинок к месту основной локализации внутри органа вызвано, по-видимому, физиологическими особенностями различных его отделов. Известно, что пищеводная область желудка желез не содержит; здесь паразиты не обнаруживаются. Кардиальные железы вырабатывают муконидный секрет. В этой области желудка *A. strongylina* локализуются редко, причем лишь в начале своего развития. Гораздо сложнее и многообразнее по функции железы дна желудка. Здесь в tunica propria различные клетки (главные, добавочные и обкладочные) вырабатывают пепсин, соляную кислоту,

а также слизистый секрет. Реакция секрета, выделяемого всеми железами дна желудка в норме всегда кислая. В указанной области желудка *A. strongylina* встречается главным образом в начале развития. Железистые клетки пилорической области вырабатывают только щелочной секрет. Именно в этой области желудка нематоды находят оптимальные условия. Здесь они паразитируют в четвертой и пятой стадиях развития,

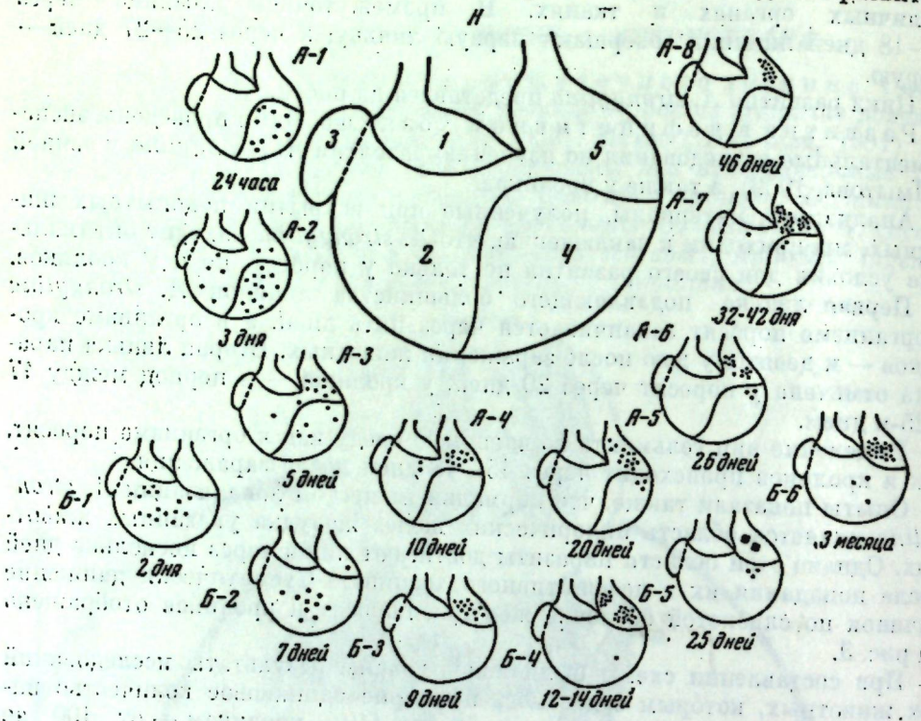


Рис. 3. Распределение личинок по зонам желудка свиньи (*А*) и кролика (*Б*)
1 — область пищеводных желез; *2* — область кардиальных желез; *3* — дивертикул; *4* — область фундальных желез; *5* — область пилорических желез

достигают половой зрелости и живут на протяжении многих месяцев (по нашим данным — более 10,5 месяца в организме поросят и более 13,5 месяца у кроликов).

У естественно инвазированных животных, как показали наблюдения, паразиты локализуются также главным образом группами.

Результаты исследований желудков спонтанно зараженных свиней отображены в табл. 1.

Данные таблицы 1 свидетельствуют о том, что в подавляющем большинстве случаев гельминты паразитируют в области пилорических желез. Очень редко они обнаруживаются в фундальной и особенно в кардиальной областях желудка. Максимальное количество паразитов приходится на пилорическую область.

Описание морфолого-анатомического строения паразита на различных стадиях развития по материалам, полученным от облигатного дефинитивного хозяина (поросят), приведено нами в работе «Развитие *Ascarops strongylina* в дефинитивном хозяине» (Шмытова, 1959).

Наблюдениями установлено, что самки пятой стадии фактически являются половозрелыми, хотя выделять яйца со сформированной личинкой они начинают несколько позднее.

Таблица 1

Результаты исследований желудков спонтанно зараженных свиней.

Дата обследования свиней	Исследовано зараженных желудков	Области желудка и частота их поражения				
		пищеводная	кардиальных желез	дивертикул	фундальных желез	пилорических желез
Август	10	—	—	—	—	10 (1—150)
Сентябрь	10	—	—	—	—	10 (4—46)
Ноябрь	10	—	—	—	—	10 (1—155)
Январь	38	—	1 (4) *	—	1(18)	10 (1—155)
					2 (8—34)	38 (1—247)
Всего	68		1 (4)		3 (8—34)	68 (1—247)

* В скобках обозначено минимальное и максимальное число паразитов.

На этом этапе развития (а также у нематод более старшего возраста) возможна дифференциация половой системы.

В табл. 2 мы приводим результаты измерений различных отделов отпрепарированных половых трубок самок паразита различного возраста.

Таблица 2

Результаты измерений различных отделов половых трубок самок *Ascarops strongylina* (в мм)

Возраст паразита	Длина тела	Головная ветвь половой трубки	Зона размножения (яичник)	Зона роста (яичник)	Зона созревания (яичник и яйцевод)
26 дней	13,65	18,8	6,4	0,68	0,42
50 »	18,9	22,2	5,2	0,64	0,4
3 мес.	16,2	21,6	4,5	0,47	0,36

Из приведенной таблицы видно, что у молодых самок *A. strongylina* (26 дней), только что приступивших к оплодотворению, зона размножения составляет треть длины головной ветви половой трубки, тогда как у паразитов с законченным эмбриональным развитием (через 50 дней и три месяца пребывания в организме дефинитивного хозяина) эта зона занимает менее четвертой части ветви половой трубки. Это обстоятельство объясняется, по-видимому, более интенсивным формированием половых клеток в раннем периоде развития паразита.

Зона размножения (рис. 4*а*; 5*а*) занимает начальную часть яичника и представлена множеством мельчайших, плотно прилегающих друг к другу клеток одинаковой величины, которые под малым увеличением имеют вид мелкозернистой гомогенной массы. Эта часть половой трубки у юных форм *A. strongylina* очень нежная и гибкая; у паразитов 50-дневного возраста и более взрослых, когда самки выделяют во внешнюю среду яйца со сформированными зародышами, она совершенно прямая и лишь при переходе в зону роста слегка изгибается. Занимаемая зоной размножения часть яичника окрашивается полихромной синькой наиболее интенсивно и притом равномерно по всей трубке.

Зона размножения довольно резко переходит в зону роста, где клетки постепенно увеличиваются в размере и приобретают вначале овальную

форму, а затем круглую. Эта часть яичника окрашивается полихромной синькой неинтенсивно и неравномерно: более сильно по периферии и слабо в центре половой трубки. Расположение клеток зоны роста, в отличие от

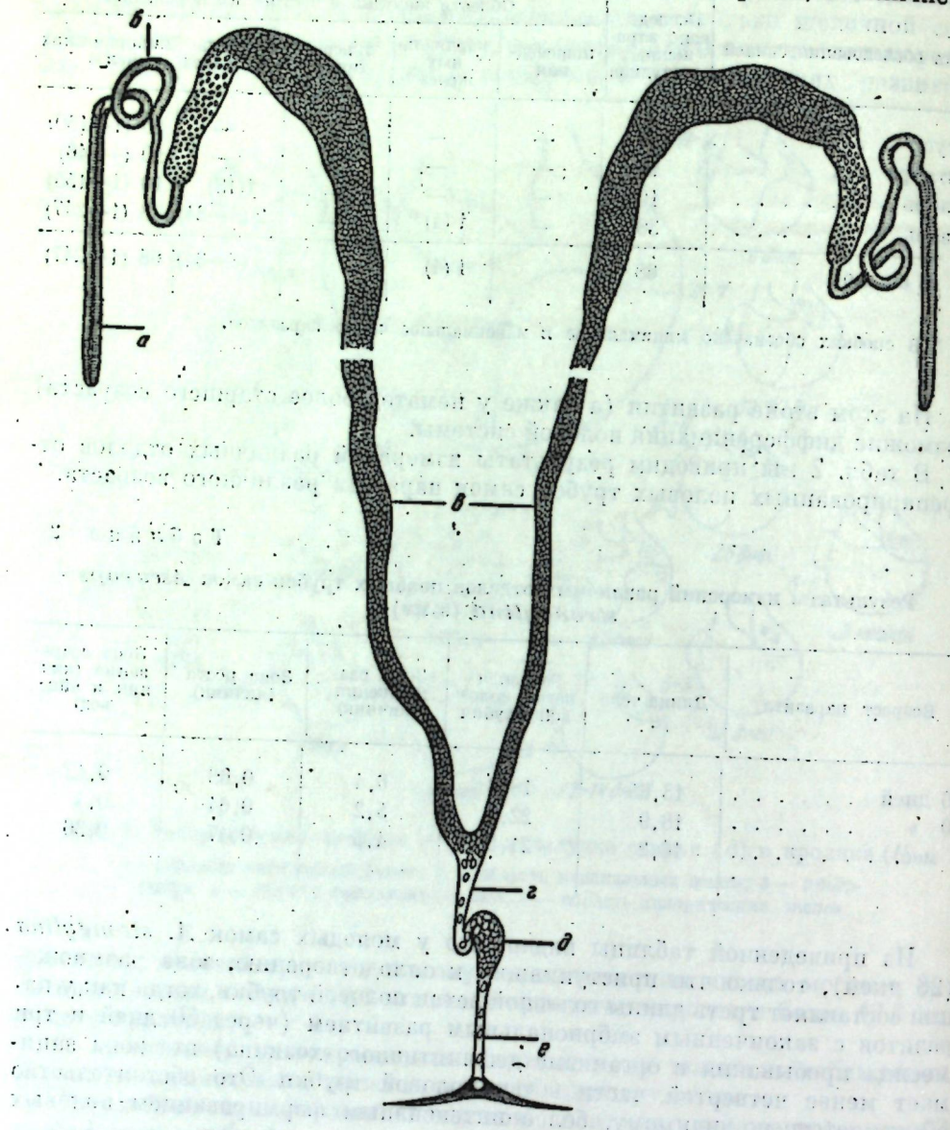


Рис. 4. Половая система самки *Ascarops strongylina*

а — яичник (герминативная зона); *б* — яичник (зона роста и созревания) и яйцевод; *в* — ветви матки; *г* — общий ствол матки; *д* — яйцемет; *е* — вагина

таковых зоны размножения, более редкое, беспорядочное. В области расположения зоны роста половая трубка теряет упругость, образуя вместе с последующей частью яичника (зоной созревания), а также яйцеводом сложные изгибы из четырех-шести колен или двух-трех петель (рис. 5).

Зона созревания дифференцируется от предшествующей зоны роста появлением яйцеклеток. Последние имеют круглую форму. Зону созревания трудно отделить от яйцевода, поскольку яйцеклетки заполняют весь отрезок половой трубки от зоны созревания почти до матки. В связи

с этим измерения зоны созревания и яйцевода проводились вместе. Все описанные выше отделы яичника и яйцевода имеют примерно одинаковую ширину — 0,038—0,046 мм. За яйцеводом следует сперматека (семяприемник) — отдел половой трубки, отличающийся от предыдущих отделов значительным расширением и более толстыми стенками. На границе яйцевода

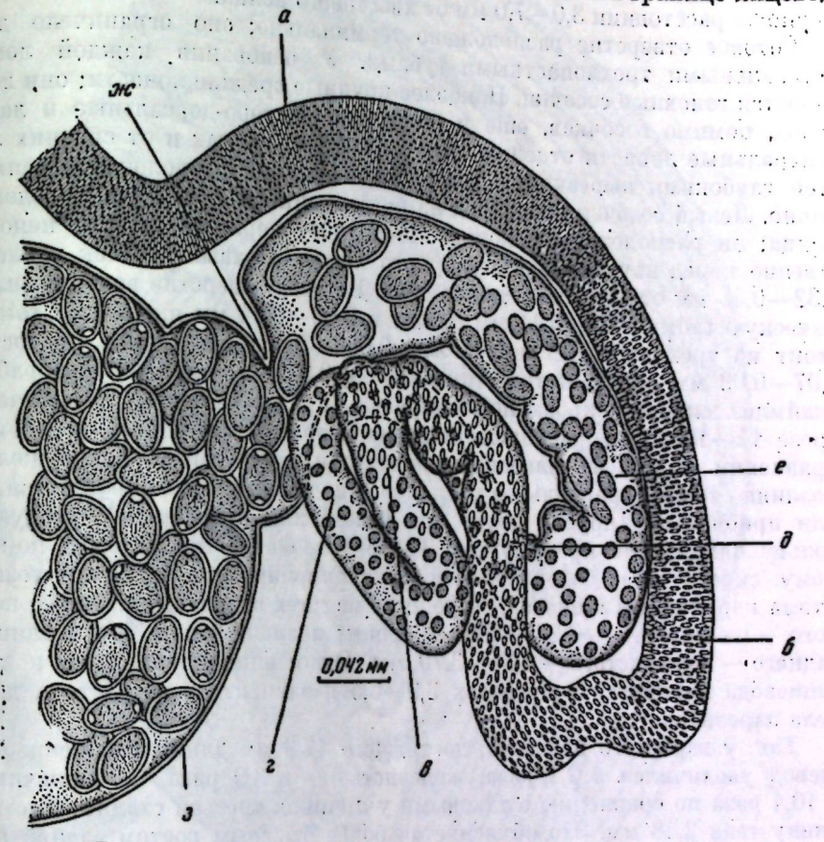


Рис. 5. Фрагмент половой трубки самки *Ascalops strongylina*

а — яичник (герминативная зона); *б* — яичник (зона роста); *в* — яичник (зона созревания); *г* — яйцевод; *д* — первое устье сперматеки; *е*—сперматека; *ж*—второе устье сперматеки; *з* — матка

и сперматеки отмечено резкое расширение половой трубки. По терминологии, предложенной в 1962 г. А. А. Парамоновым, на месте перехода яйцевода в сперматеку образуется первое устье, или Ostium postovarialis. В сперматеке происходит оплодотворение. Здесь обнаруживаются как неоплодотворенные, так и оплодотворенные клетки. При переходе сперматеки в матку образуется второе устье — Ostium praeuteralis.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ОПИСАНИЕ ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ПАРАЗИТОВ

Ниже приводим морфолого-анатомическую характеристику половозрелых паразитов по данным собственных исследований (на основании изучения 40 экз. *A. strongylina* по 20 экз. каждого пола).

Нематоды имеют нитевидную форму тела; цвет живых паразитов от бледно-розового до интенсивно-красного. Кутикула тонкая, поперечноколь-

чатая; кольчатость слабее выражена на головном и хвостовом концах тела. Ширина колец 0,008—0,010 мм. Толщина кутикулы 0,002—0,003 мм.

С одной стороны тела паразита расположено нежное прозрачное с тонкой поперечной исчерченностью кутикулярное крыло, которое начинается на расстоянии 0,21—0,24 мм от переднего конца тела, и кончается примерно на расстоянии 3,0—7,0 мм от хвостового конца.

Ротовое отверстие расположено терминально; оно ограничено двумя латеральными трехлопастными губами. У основания каждой лопасти имеются головные сосочки. Наиболее крупные срединные лопасти; они вооружены, помимо сосочков, еще и амфидами. Латеро-дорсальные и латеро-вентральные лопасти отделены как друг от друга, так и от средних лопастей глубокими вырезками. Два шейных сосочка расположены асимметрично. Левый сосочек находится на расстоянии 0,19—0,30 мм от головного конца; он расположен несколько кпереди от нервного кольца, непосредственно перед началом кутикулярного крыла. Правый сосочек удален на 0,32—0,56 мм от переднего конца тела. Ротовое отверстие ведет в цилиндрическую стому 0,08—0,11 мм длины и 0,03—0,04 мм ширины. Стома состоит из трех отделов: хейлостомы 0,008—0,020 мм длины, протостомы 0,07—0,09 мм длины и телостомы 0,002—0,004 мм длины. Проторабдион окаймлен склеротизированной спиралью, представляющей в оптическом срезе 14—18 колец, расположенных параллельно друг другу в косом направлении. В момент фиксации паразита к слизистой оболочке желудка хозяина строго параллельное расположение колец стомы нарушается. Они или приближены друг к другу под углом, или некоторые последующие кольца находят на предыдущие. Такое устройство протостомы, по-видимому, способствует более прочной фиксации паразита к тканям хозяина. Стома переходит в пищевод, состоящий из двух отделов: переднего короткого — мышечного — 0,29—0,54 мм длины и значительно более длинного заднего — железистого — 2,34—3,70 мм. Отношение длины тела к длине пищевода находится в пределах 3,9—5,5 и зависит от возраста и длины тела паразитов.

Так, у взрослого паразита, достигшего 17,9 мм длины, мышечный пищевод увеличился в 2,1 раза, железистый — в 3,9 раза, а кишечник — в 10,4 раза по сравнению с таковыми у личинок третьей стадии, имеющих длину тела 2,48 мм. Это объясняется более быстрым ростом задней половины тела аскаропсов в результате интенсификации их пищеварительной деятельности.

Самец. 10,1—14,9 мм длины и 0,31—0,42 мм максимальной ширины; ширина тела на уровне конца пищевода 0,27—0,36 мм. Боковое кутикулярное крыло начинается на расстоянии 0,21—0,29 мм от головного конца. Постепенно расширяясь, крыло на уровне конца пищевода достигает максимальной ширины — 0,4 мм. На расстоянии примерно 3,0—3,5 мм от хвостового конца крыло исчезает.

Левый шейный сосочек расположен на расстоянии 0,19—0,30 мм, правый — 0,32—0,43 мм от переднего конца тела. Нервное кольцо и экскреторное отверстие удалены от головного конца на расстояние 0,25—0,32 и 0,32—0,39 мм соответственно. Ротовое отверстие переходит в стому 0,08—0,10 мм длины и 0,03 мм ширины. Пищевод 2,64—4,10 мм длины подразделяется на два отдела. Длина переднего — мышечного отдела — 0,3—0,4 мм, заднего — железистого — 2,34—3,70 мм. Кишечник впадает в клоаку.

Половой аппарат самца в виде извитой трубки располагается в основном в средней и нижней третях тела.

Непарный семенник начинается в передней половине тела в области конца пищевода и идет по направлению к головному концу узкой гладкой

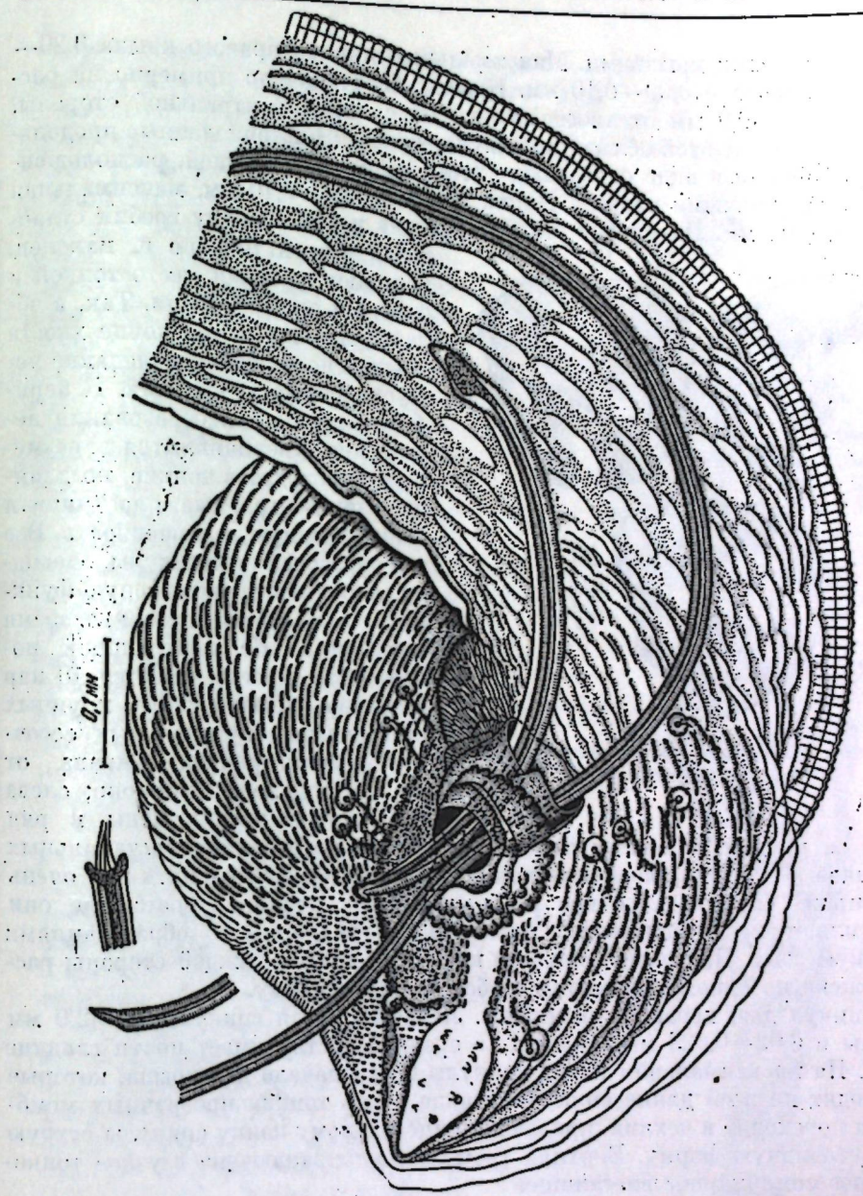


Рис. 6. Хвостовой конец самца *Ascarops strongylina*

трубкой. На расстоянии 1,3—2,1 мм от переднего конца тела семенник образует изгиб или петлю и, завернув в обратную сторону, узким перехватом переходит в семенной пузырек. Последний, постепенно суживаясь, незаметно соединяется с семяпроводом (vas deferens). Vas deferens представляет довольно широкую, почти прямую трубку. Проходя вдоль всего тела паразита, он переходит в семяизвергательный канал, который, вливаясь в кишечник, образует клоаку. Последняя открывается на расстоянии 0,2—0,3 мм от хвостового конца тела паразита. Отверстие клоаки ограничено пучками мышц и склеротизированным полулунным утолщением в виде короны (рис. 6). Внутренний край короны гладкий, наружный — зубчатый. Зубчики расположены в один полный и два неполных ряда. Хвостовой конец сильно загнут на вентральную сторону, снабжен двумя

асимметричными крыльями. Максимальная ширина правого крыла 0,20—0,23 мм, левого — 0,09—0,10 мм. Крылья берут начало примерно на расстоянии 0,6—0,9 мм от хвостового конца с латеро-вентральной стороны. Несколько выше этой области кутикула образует многочисленные продольные утолщения в виде отдельных слегка волнистых гребней, расположенных неправильными рядами. Длина гребней 0,08—0,10 мм, максимальная ширина 0,02 мм. На уровне начала крыльев и далее книзу гребни становятся уже и меньше и, наконец, исчезают, уступая место тонкой и сложной орнаментации. Так, в области клоаки и на конце хвоста крылья несут очень маленькие чешуеподобные утолщения. К периферии крыла эти образования постепенно увеличиваются в размере и переходят в тонкие, но длинные прямоугольные пластинки и волнообразную исчерченность. Все эти образования кутикулы, очевидно, выполняют фиксаторную функцию самца на теле самки во время копуляции. На вентральной поверхности хвоста имеется 10 пар сосочков; четыре пары крупных стебельчатых преанальных сосочков асимметричны. Справа от клоаки они лежат попарно; слева три сосочка расположены в ряд один за другим, а четвертый — на некотором расстоянии. Постанальных сосочков шесть пар, расположенных симметрично. Из них пять пар очень маленьких сидячих сосочков расположены на кончике хвоста, где они окаймляют не вооруженную никакими кутикулярными образованиями гладкую зону. На уровне верхнего края этой зоны с каждой стороны расположено по одному крупному стебельчатому сосочку.

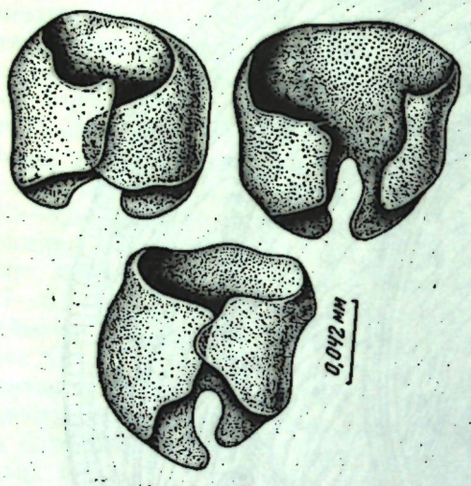


Рис. 7. Различные формы рулька у самцов *Ascarops strongylina*

Спикул две, неравной величины. Левая большая спикула 2,3—2,9 мм длины и 0,02—0,023 мм ширины (в средней части) имеет почти гладкие края. На проксимальном конце спикулы берут начало два крыла, которые проходят по всей длине спикулы в виде очень тонких прозрачных мембран и переходят в чехлик, придающий дистальному концу спикулы острую ланцетовидную форму. Верхняя треть спикулы заключена в узкое тонкостенное спикулярное влагалище.

Правая малая спикула 0,5—0,6 мм длины при ширине у проксимального конца 0,04—0,05 мм и в средней части 0,035—0,045 мм. Стенки спикулы тонко поперечно исчерчены. Края спикул от проксимального конца и почти до середины зазубрены. Дистальный конец спикулы довольно острый. На расстоянии 0,008—0,010 мм от него имеется пикообразный выступ длиной 0,003—0,004 мм, направленный вершиной несколько назад. Такой выступ придает дистальному концу малой спикулы вид вязального крючка. Начиная от проксимального конца по всей длине спикулы проходит хорошо выраженное нежное крыло, которое исчезает у дистального конца на противоположной острому выступу стороне. Спикула заключена примерно на половину своей длины в спикулярное влагалище мешковидной формы. При выдвижении спикулы из тела паразита дистальный конец спикулярного мешка вплотную приближается к проксимальному краю рулька.

Рулек аскаропсов (рис. 7) представляет собой довольно толстую склеротизированную пластинку от золотистого до светло-коричневого цвета. Дорсальная сторона рулька имеет вид неправильного четырехугольника, от которого на вентральную сторону завернуты латеральные края. Последние у большинства паразитов очень сближены или слегка находят друг на друга и лишь в некоторых случаях значительно раздвинуты. Сближенные латеральные края образуют вентральную стенку рулька. В образовавшемся желобе или канале находятся спикулы. Проксимальный край рулька слегка выпуклый или, напротив, вогнутый и гладкий, дистальный — всегда имеет более или менее глубокую вырезку. Чем больше вырезка, тем образуемые при этом правый и левый отростки рулька длиннее, а дистальный край его уже. Последний вплотную примыкает к внутреннему краю преклоачной короны. Максимальная ширина рулька у проксимального края его 0,050—0,069 мм, максимальная длина дорсальной стенки 0,066—0,080 мм.

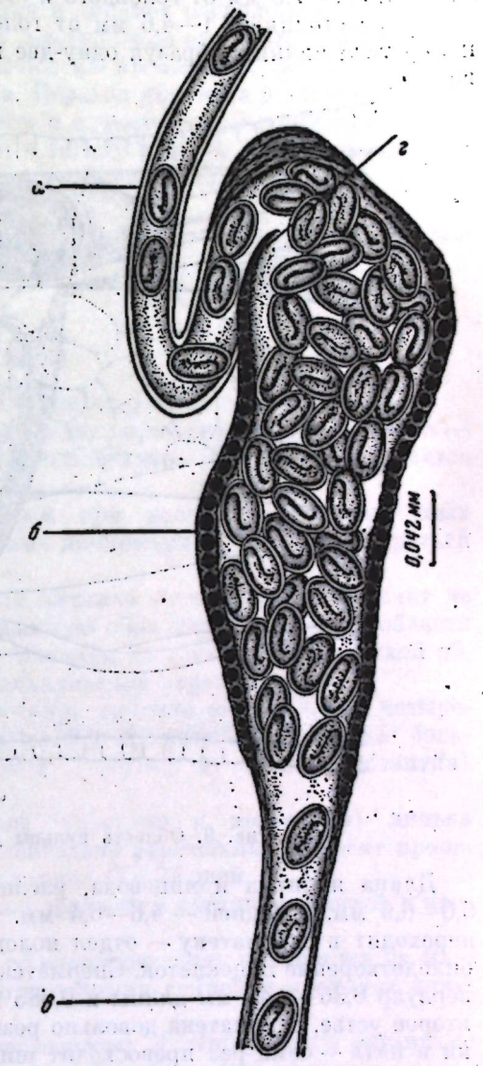


Рис. 8. Фрагмент половой трубки самки *Ascarops strongylina*

а — общий ствол матки; *б* — яйцемет; *в* — вагина; *г* — мышечный клапан яйцемета

Самка. 12,4—23,7 мм длины и 0,36—0,48 мм максимальной ширины. Ширина тела на уровне конца пищевода 0,23—0,43 мм; ширина тела на уровне ануса 0,13—0,17 мм. Задний конец тела образует тупой гладкий конус.

Асимметричное кутикулярное крыло начинается на расстоянии 0,23—0,34 мм от головного конца. Постепенно расширяясь, крыло в средней трети тела паразита достигает максимальной ширины 0,02—0,03 мм. Затем оно, так же постепенно суживаясь, незаметно исчезает на расстоянии 4,6—7,2 мм от хвостового конца.

Правый и левый шейные сосочки удалены от переднего конца тела на расстоянии 0,44—0,56 и 0,3—0,4 мм, соответственно. Стома 0,090—0,105 мм длины и 0,03—0,04 мм ширины. Стома ведет в пищевод с довольно ясным подразделением на два отдела. Длина переднего — мышечного пищевода — 0,29—0,54 мм, длина заднего — железистого — 2,73—3,80 мм.

Анус открывается на расстоянии 0,23—0,30 мм от заднего конца тела. Расстояние от нервного кольца до переднего конца тела 0,27—0,35 мм, от экскреторного отверстия — 0,34—0,48 мм.

Половой аппарат самки представлен двумя трубками, петли которой, неоднократно извиваясь, заполняют среднюю и почти всю переднюю и заднюю части тела.

Половые трубки начинаются прямыми, тонкими яичниками на расстоянии 3,8—7,9 мм от головного и 3,0—4,9 мм от хвостового конца тела.

На расстоянии 3,1—4,6 мм от головного и 2,6—3,1 мм от хвостового конца тела яичник, образуя одну-две петли, незаметно переходит в яйцевод.

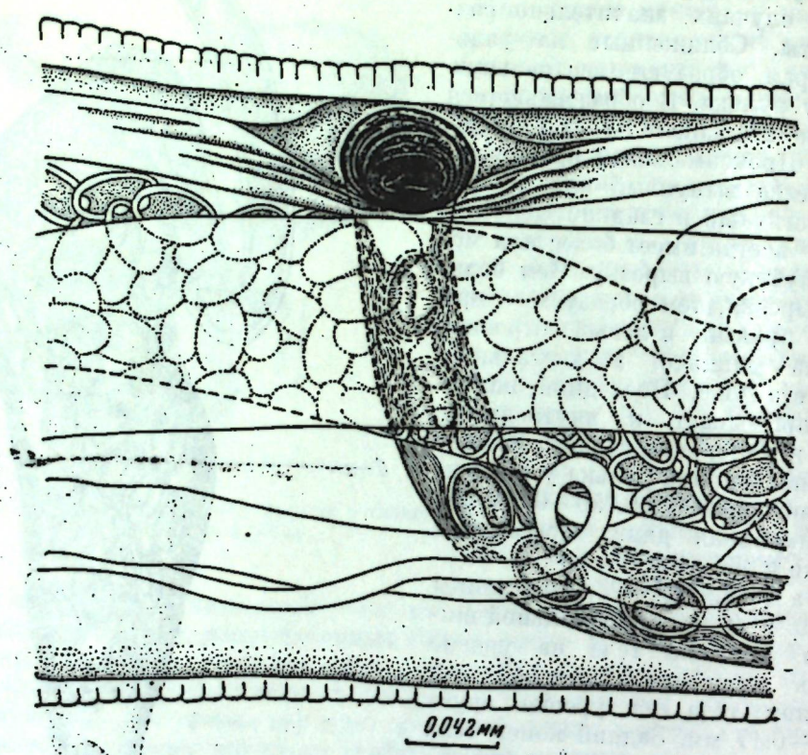


Рис. 9. Область вульвы *Ascarops strongylina*

Длина яичника и яйцевода, расположенных в передней части тела, 5,0—6,9 мм, в задней — 4,6—6,4 мм. Яйцевод, образуя внезапно устье, переходит в сперматеку — отдел половой трубки, в которой происходит оплодотворение яйцеклеток. Сперматека представляет собой небольшой резервуар 0,36—0,42 мм длины и 0,085 мм максимальной ширины. Образуя второе устье, сперматека довольно резко переходит в матку. Ширина матки в пять — семь раз превосходит ширину яичника или яйцевода. Ветви матки примерно одинаковой длины, причем каждая из них почти соответствует длине тела паразита. Так, у экземпляра 16,2 мм длины головная и хвостовая ветви маток составляют 15,9 и 16,3 мм, соответственно, а у экземпляра 23,7 мм — 18,8 и 20,9 мм длины при ширине от 0,2 до 0,3 мм. Каждая ветвь матки идет к середине тела паразита, образуя на своем пути несколько изгибов. Матка у половозрелых паразитов обычно наполнена яйцами настолько, что мышечные ее стенки едва заметны. В случае попадания паразита в неблагоприятные условия (содержание в воде, физиологическом растворе, охлаждение и др.), во внешнюю среду выбрасывается максимальное количество яиц. Оставшиеся в матке яйца распределяются неравномерно: некоторые ее участки колбообразно расширены от переполнения яйцами, другие же, свободные от яиц, имеют спавшиеся мышечные

стенки. На расстоянии 5,2—10,8 мм от хвостового конца тела обе ветви матки сливаются, образуя общий ее ствол 0,56—0,92 мм длины. Последний впадает в яйцемет (рис. 8). Строение яйцемета своеобразно. Он имеет вид резервуара, снабженного мощной кольцевой и продольной мускулатурой. В месте перехода общего ствола матки в яйцемет расположен мышечный клапан, регулирующий, по-видимому, поступление яиц в этот орган. В момент, когда поступления яиц из матки не происходит, клапан плотно прилегает к стенке матки и яйцемета. Переход яйцемета в вагину отмечен лишь постепенным сужением яйцемета и исчезновением кольцевой мускулатуры его стенок. Поступление яиц в вагину и далее во внешнюю среду зависит, очевидно, от сокращения сильно развитых мышечных стенок обоих органов.

Вагина направлена несколько назад. Она открывается вульвой на расстоянии 6,8—11,1 мм от головного конца тела (рис. 9).

ВЫВОДЫ

1. Эмбриональное развитие *A. strongylina* длится около 20 дней.
2. Онтогенез *A. strongylina* в организме промежуточного хозяина — жуков-навозников — при оптимальной температуре (13—29°) завершается за 25—32 дня.
3. Свиньи заражаются аскаропсозом при поедании промежуточных и резервуарных хозяев, инвазированных личинками *A. strongylina* третьей стадии.
4. В желудке свиней инвазионная личинка *A. strongylina* выходит из капсулы и активно внедряется в слизистую оболочку фундальной области желудка. К пятому — девятому дню личинки достигают пилорической области, являющейся местом обычной локализации паразита.
5. В организме дефинитивного хозяина личинка растет; через четыре-пять дней у поросят и через восемь дней у кроликов подавляющее большинство личинок подвергается первой (третьей от начала развития) линьке.
6. Вторая (четвертая от начала развития и последняя) линька *A. strongylina* в организме экспериментально зараженных поросят происходит через 20 дней; у кроликов — в период 17—25 дней.
7. *A. strongylina* достигает половой зрелости в организме свиней и кроликов через 25—31 день.
8. Выделение яиц *A. strongylina* во внешнюю среду начинается на 46—50-й день после экспериментального заражения свиней и кроликов инвазионными личинками.
9. Продолжительность жизни половозрелых *A. strongylina* в организме кроликов более 13,5 мес., в организме свиней — более 10,5 мес.

ЛИТЕРАТУРА

Шмытова Г. Я. 1959. Развитие *Ascarops strongylina* в дефинитивном хозяине.— Helminthologia, 1, стр. 209—218.
Шмытова Г. Я. 1961. Развитие *Ascarops strongylina* в организме промежуточного хозяина.— Труды Гельминтол. лабор. АН СССР, т. 11, стр. 363—372.
Шмытова Г. Я. 1962—1963. Экспериментальное изучение резервуарного паразитизма у *Ascarops strongylina* (Rudolphi, 1819). Helminthologia, IV, стр. 456—463.
Alicata J. E. 1935. Early developmental stages of nematodes occuring in swine.— Technic. Bull. U. S. Dept. Agric. N 489, Washingtone, стр. 21—27.

НОВЫЕ ГЕЛЬМИНТЫ, ОПИСАННЫЕ В НАСТОЯЩЕМ ИЗДАНИИ

Новые роды

Gussevianus Achmerow nov. gen. (*Monogenoidea*)
Jainius Achmerow nov. gen. *(Monogenoidea)*
Parancylodiscoides Achmerow nov. gen. (*Monogenoidea*)
Skrjabinonchus Achmerow nov. gen. *(Monogenoidea)*
Subancylodiscoides Achmerow nov. gen. (*Monogenoidea*)
Orientolepis Spassky et Jurpalova nov. gen. *(Cestoda)*
Pseudlemdana Sonin et Schumilo nov. gen. (*Nematoda*)

Новые виды

Трематоды

Australapatemon skrjabini Ryjikov, Leonov et Zimbaluk nov. sp. от утиных птиц.

Baschkirovitrema skrjabini Krasnolobowa et Sergeewa nov. sp. от обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*)

Цестоды

Gangesia oligonchis Roytman et Frese nov. sp. от косатки-скрипуна (*Pseudobagrus fulvidraco*)

Gangesia polyonchis Roytman et Frese nov. sp. от амурского сома (*Parasilurus asotus*)

Нематоды

Acrostichus minimus Lasarevskaja nov. sp. от серого соснового усача (*Acanthocinus aedilis*)

Cervidellus devimucronatus Sumenkowa nov. sp. из поверхностных слоев шампиньонных гряд

Cylicospirura skrjabini Kozlov, Owsjukowa et Radkewitch nov. sp. от песцов (*Alopex lagopus*) и лисиц (*Vulpes vulpes*)

Cyrnea jubilarica Ryjikov et Hohlova nov. sp. от кукушки (*Rhopodytes tristis longicaudata*)

Skrjabinoclava halcyoni Ryjikov et Hohlova nov. sp. от зимородка (*Halcyon peleata*)

Thelazia skrjabinilina Timofeewa nov. sp. от хохлатого осоеда (*Pernis ptilorhinchus*)

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 3

К. И. Скрябин, Н. П. Шихобалова. Деятельность Гельминтологической лаборатории АН СССР за 20 лет 5

С. П. Александрюк. Роль некоторых медиаторов нервного возбуждения в деятельности нервной системы гельминтов 50

С. П. Александрюк. Влияние серотонина (5-окситриптамина) на двигательную активность *Ascaris suum* 60

А. Х. Ахмеров. К эволюции срединного фиксаторного аппарата моногеней подотряда *Dactylogyrinea* 69

Ю. К. Богоявленский. Сравнительно-гистологический анализ покровных тканей пневмогельминтов подотряда *Strongylata* и некоторые замечания об их филогении 80

Ю. К. Богоявленский. Новые данные о гистологическом строении покровных тканей некоторых нематод подотряда *Strongylata* 87

К. Б. Волынская. Радиационное исследование морфогенетической функции ядер яиц *Parascaris equorum* 93

В. М. Ивашкин, Л. А. Хромова. Биологические особенности нематод подотряда *Camallanata* Chitwood, 1936 98

Д. П. Козлов, Н. И. Овсюкова, Ж. П. Радкевич. Новый вид нематод песцов и лисиц — *Cylicospirura skrjabini* (*Spirurata*) 105

Л. А. Кошкина. Определение жизнеспособности яиц гельминтов методом люминесцентной микроскопии 109

Т. А. Краснолобова, Т. П. Сергеева. Новый вид трематод от чаек — *Baschkirovitrema skrjabini* nov. sp. (*Trematoda, Echinostomatidae*) . . . 119

С. Л. Лазаревская. *Acrostichus minimus* n. sp. (*Diplogasteroididae*) — новая нематода серого соснового усача 122

З. К. Леутская. Электрофоретическое исследование белков сыворотки крови цыплят при формировании иммунитета к *Ascaridia galli* 128

Н. С. Назарова. Миграция нематоды *Spirocerca lupi* в организме дефинитивного хозяина 131

А. В. Павлов. К вопросу о проницаемости кутикулы нематод (предварительный обзор) 136

А. А. Парамонов. Эколого-таксономическая дифференцировка *Aphelenchoididae* 147

Т. В. Покровская. Сукцессия фитонематод различных экологических групп в процессе мелойдогиноза 154

Т. И. Попова, А. А. Мозговой, М. А. Дмитренко. К изучению биологии аскаридат животных Белого моря 163

В. А. Ройтман, В. И. Фрезе. Новые виды рода *Gangesia (Cestoda, Proteocephalata)* от рыб бассейна Амура 170

К. М. Рыжиков, В. А. Леонов, А. К. Цимбалюк. Новый гельминт гусиных птиц — *Australapatemon skrjabini* sp. nov. (*Trematoda: Strigeidae*) . 182

К. М. Рыжиков, И. Г. Хохлова. Два новых вида нематод (*Skrjabinoclava halcyoni* sp. nov. и *Cyrnea jubilarica* sp. nov.) от диких птиц Вьетнама . 187

М. Д. Сонин, Р. П. Шумило. Новый род филярият — *Pseudlemdana* nov. gen. из подкожной клетчатки птиц 194

А. А. Спасский, И. М. Юрпалова. Новый род цепней домашних кур — *Orientolepis (Cestoda, Hymenolepididae)* 197

В. Е. Сударикова. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда *Strigeidida* 201

Н. И. Суменкова. Зависимость динамики фауны нематод шампиньонов от условий их культивирования 221
Н. И. Суменкова. Новый вид *Cervidellus devimucronatus* nov. sp. *(Nematoda; Cephalobidae)* 234
Т. Н. Тимофеева. *Thelazia skrjabinilina* — новый вид нематоды от хохлатого осоеда 238
Е. С. Турлыгина. Изменение минерального состава растений при некоторых нематодозах 243
Л. В. Филимонова. Обнаружение новых промежуточного и дополнительного хозяев трематоды *Nanophyetus schikhobalowi* 246
В. И. Шахматова. Изучение цикла развития *Taenia intermedia* — цестоды куньих 252
А. А. Шягин. К вопросу о длительности жизни *Diplostomum spathaceum* в организме дополнительного хозяина 262
Н. П. Шихобалова. Современное состояние вопроса о возможности активной иммунизации животных личинками гельминтов, инактивированными ионизирующей радиацией 273
Г. Я. Шмытова. Морфологические особенности яиц спирурат, паразитирующих в желудке свиней 285
Г. Я. Шмытова. Изучение онтогенетического развития нематоды *Ascarops strongylina* 288
Новые гельминты, описанные в настоящем издании 302

Экспериментальная и экологическая гельминтология

Труды Гельминтологической лаборатории, т. 14

Утверждено к печати
Гельминтологической лабораторией Академии наук СССР

Редактор *М. Д. Сонин*. Редактор издательства *Г. М. Орлова*
Технические редакторы *П. С. Кашина* и *Г. Н. Шевченко*

Темплан 1964 г. № 755. Сдано в набор 18/I 1964 г.
Подписано к печати 28/IV 1964 г. Формат 70×108¹/₁₆. Тираж 1400 экз.
Печ. л. 19+1 вкл. Усл. печ. л. 26,03+1 вкл.
Уч.-изд. л. 24,7. Т-04698. Изд. № 2334. Тип. зак. № 92

Цена 1 р. 73 к.

Издательство «Наука». Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука», Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ОПЕЧАТКИ И ИСПРАВЛЕНИЯ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
42	6 сн.	фитогельминтов	фитогельминтологов
50	7 св.	антигельминтиков	антгельминтиков
55	1 сн.	термина	тирамина
115	Табл. 3, графа 1, 6 сн.	*yngamus*	*Syngamus*
	5 сн.	*mo a*	*morpha*
	4 сн.	*richocephalus*	*Trichocephalus*
123	7 сн.	d_1	a_1
123	5 сн.	L_1	L
125	6 св.	$V\%$ $V\%$	$V\%$ $V_1\%$
128	31 и 33 сн.	А-эфир	-эфир
285	Табл. 1, графа 2 18,	не В	В
	17,	скподвижная	неподвижная
	16,	леолько	сколько
	15 сн.	л на	лена