

Федеральное агентство по образованию  
Государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
«Воронежская государственная лесотехническая академия»

Н. А. Харченко

Мермитиды – полостные паразиты беспозвоночных животных

Монография

Воронеж 2010

УДК 595.1

X22

Печатается по решению научно-технического совета ГОУ ВПО  
«ВГЛТА»

Рецензенты: д-р биол. наук, проф. О.П. Негроров,  
д-р биол. наук, проф. С.П. Гапонов

**Харченко, Н. А.**

**X22** Мермитиды – полостные паразиты беспозвоночных животных [Текст] :  
монография / Н. А. Харченко ; Фед. агентство по образованию, ГОУ ВПО  
«ВГЛТА». – Воронеж, 2010. – 476 с.

ISBN 978-5-7994-0407-9 (в пер.)

Мермитиды рассматриваются в системе аденофорей в качестве самостоятельного отряда. Их паразитизм обнаруживается в пределах почти всех отрядов и семейств класса насекомых, а также в моллюсках, ракообразных, паукообразных и многоножках.

Монография содержит оригинальные данные по биологии, экологии, морфо-анатомическому строению, систематике мермитид, а также определительные таблицы валидных родов и видов. Рассматриваются возможности использования данных паразитических червей в биометодике и интегрированном методе борьбы с вредными насекомыми. Приводятся рекомендации по методикам сбора, фиксации, изучения мермитид и хранения препаратов.

Для сотрудников научных и практических организаций, занимающихся вопросами экологии и управления природными экосистемами, а также преподавателей и студентов биологических факультетов вузов, учителей и учащихся школ и других образовательных учреждений.

Ил. 148. Табл. 57. Библиогр.: 28 назв.

УДК 595.1

© Харченко Н. А., 2010

ISBN 978-5-7994-0407-9

© ГОУ ВПО «Воронежская государственная  
лесотехническая академия», 2010

## Введение

Мермитиды (Mermithida, Nematoda) – полостные паразиты беспозвоночных животных и, прежде всего, из класса насекомых (Insecta). Среди последних они обнаруживаются на представителях почти всех отрядов и семейств, что послужило основанием отнести их к группе энтонематод. Мермитиды также паразитируют в моллюсках (Mollusca), ракообразных (Crustacea), паукообразных (Arachnida), многоножках (Myriapoda). Чаще всего они встречаются на видах, способных давать периодические вспышки массового размножения, образующих различного уровня локализации с высокой плотностью особей. Таким образом, можно утверждать, что паразитизм мермитид возможен на представителях многих групп беспозвоночных животных, обитающих в водотоках и водоёмах, в почве и даже на поверхности растений.

Обладая высокими интенсивностью и экстенсивностью заражения хозяев, безусловной патогенностью эти паразитические черви играют нередко решающую роль в естественном подавлении численности многих видов вредных насекомых. Обращает на себя внимание успешное освоение мермитидами новых хозяев. В качестве примера можно привести массовое заражение мермитидами в ряде мест такого интродуцента как колорадский жук, паразитофауна которого за пределами его естественного ареала остается всё еще бедной, и борьба с этим вредителем ограничивается преимущественно применением химических препаратов.

Исходя из сказанного, возможность целенаправленного использования мермитид для целей биологической борьбы с вредными насекомыми вполне реальна.

География мермитид чрезвычайно широкая. Факты заражения ими беспозвоночных известны в пределах практически всех биофилотических царств и областей суши. Обязательным условием существования свободно живущих стадий мермитид является достаточная влажность. Области с повышенным количеством осадков, пойменные местообитания наиболее благоприятны для существования этих паразитов. Биотопическое распространение их характеризуется выраженной очаговостью.

Помимо большого практического значения, мермитиды привлекательны и как объект исследования: внекишечное питание; огромный спектр хозяев, населяющих самые разнообразные местообитания;

выраженная партимальность (три последовательные фазы развития – препаразитическая, паразитическая, постпаразитическая); сочетание полового и партеногенетического размножения; экологическое регулирование пола (изменение пола особей в зависимости от питания); различные способы проникновения в хозяина (перкутанный, пероральный и др.); выраженный половой диморфизм по размерам тела (самцы существенно мельче самок, что свидетельствует о постоянной тенденции к измельчению этих видов в процессе эволюции); чёткое разделение жизненных функций по фазам и стадиям развития; способность половозрелых особей к полному использованию резервов и тканей собственного тела в процессе спаривания, при развитии половых продуктов и откладке яиц; ограниченные локомоторные возможности и способы пространственного расселения, а также ряд других особенностей онтогенеза, поведения, экологии придают им своеобразные черты развития. Всё перечисленное, а также обнаружение в каменноугольных отложениях эоцена ископаемого жука с выходящей из ануса мермитидой, указывает на принадлежность мермитид к одним из первых массовых паразитов насекомых на земле.

Целенаправленное изучение мермитид датируется второй половиной XIX и началом XX веков (С.Siebold, 1842-1858; F.Dujardin, 1842; K.Diesing, 1851, 1853; G.Meissner, 1854; A.Schneider, 1866, 1913; O.Bütschli, 1874; А.Федченко, 1874, 1886; E.Bugnion, 1876; Max Braun, 1883; O.Linstov, 1883-1906; O.Schetz, 1899; E.Corti, 1902, 1906; R.Lauterborn, 1904; F.Kohn, 1905, 1906; A.Hagmeier, 1912; W.Schmassman, 1914; G.Steiner, 1917-1937; N.Cobb, 1919-1927; G.Wülker, 1924-1971; R.Zwaluvenburg, 1928 и ряд других). Число лиц, изучавших мермитид, к концу XX века достигло более 200 человек (Рубцов, 1977). Наиболее активными исследователями мермитид являются: O.Linstow (1883-1906), G.Steiner (1917-1937), N.A.Cobb (1919-1931), J.R.Christi (1924-1960), H.A.Baylis (1926-1947), K.Gösswald (1929-1938), П.А.Положенцев (1932-1977), B.G.Chitwood (1933-1950), D.Coman (1947-1973), Е.С.Кириянова (1950-1959), А.Couturier (1950-1966), А.К.Артюховский (1953-1990), Н.Е.Welch (1956-1965), А.А.Johnson (1956-1971), W.Wülker (1958-1976), Г.В.Ипатьева (1960-1971), G.O.Poinar (1962-1977), И.А.Рубцов (1963-1980), Н.А.Харченко (1964-2008), А.Гафуров (1971-1991) и ряд других.

В России мермитиды стали известны из работ А.Ассмуса (Assmus, 1858), А.П.Федченко (1874, 1886), Ф.Кеппена (1881) и др. Дальнейшее исследование мермитид связано с именами И.Н.Филиппьева, Е.С.Кирияновой,

П.А.Положенцева, А.К.Артюховского и др. В 1934 году И.Н.Филипьев опубликовал свой капитальный труд о нематодах и их значении для сельского хозяйства, в котором подвёл итог знаний того времени о фито- и энтомонематодах. Е.С.Кириянова, П.А.Положенцев, являясь авторами ряда работ по энтомонематодам, привлекли к этой группе паразитических организмов внимание большого круга исследователей и, по существу, при содействии К.И.Скрябина явились организаторами отечественной энтомогельминтологической школы. Центрами отдельных её направлений явились: Гельминтологическая лаборатория АН (С.Л.Лазаревская-Блинова), Воронежский лесотехнический институт (П.А.Положенцев), а впоследствии и Зоологический институт АН (И.А.Рубцов).

Анализ изученности мермитид в России и за рубежом неоднократно проводился П.А.Положенцевым (1950, 1953, 1965, 1968), И.А.Рубцовым (1977), А.К.Артюховским (1990), Н.А.Харченко (1999) и др. Не прибегая к повторению уже опубликованных данных, следует подчеркнуть, что в изучении мермитид преобладает фаунистический подход. При этом отсутствие обоснованных критериев в систематике мермитид породило описание большого количества новых для науки видов. Раутер (Rauter, 1930) полагал, что количество видов мермитид может достигать порядка 700; Эта цифра уже давно превышена. К сожалению, нормой стало описание новых для науки видов по представителю только одного пола, к тому же в единственном экземпляре; новые видовые названия присваиваются подчас только по описанию постпаразитической, а иногда и паразитической личинки при отсутствии в сборах половозрелых особей. Учитывая то, что отдельным стадиям развития мермитид присущи строго определённые жизненные функции, обеспечиваемые соответствующим морфоаналитическим строением тела, подобные подходы явно недопустимы. В этом отношении мы разделяем убеждения В.Никла (Nickle, 1982), А.К.Артюховского (1990), и ряда других нематодологов в том, что описания личиночных форм, особенности строения яйца и типов его дробления должны лишь дополнять описания половозрелых особей, но не служить самостоятельной основой для установления новых видов. Описание новых видов только по личинкам приводит к излишней синонимизации мермитид. По личинкам описано не только большое число видов, но и ряд родов: *Pentatomimermis* Rubz., 1978; *Rhynchmermis* Rubz., 1978; *Arachnomermis* Rubz., 1978; *Dipteromermis* Rubz., 1978; *Coccinellimermis* Rubz., 1978 и др. Как видим, этим родам

присваиваются родовые названия по наименованиям их хозяев (пауков, мух, божьих коровок и др.), чем как бы подчёркивается приуроченность мермитид к определённым видам беспозвоночных, а, следовательно, и возможность применения в систематике мермитид гостальной специфичности. Подобными принципами обоснования новых видов увлекался К.Дизинг (Diesing, 1851, 1861), присвоивший, таким образом, названия двум десяткам видов. А.К.Артюховский (1990) не нашёл возможность признать видовую самостоятельность таких видов и причислил их к *Species inquirenda*. Для мермитид, с их ограниченными локомоторными возможностями и чётко выраженным агрегированным характером пространственной организации, единственно реальной является полигостальность, что и исключает использование гостальной специфичности при описании новых видов и родов.

Многие новые виды мермитид описаны по материалам, находящимся длительное время в фиксированном состоянии с использованием самых разнообразных фиксаторов. Безусловно, это не могло не сказаться на качестве описаний. Примером может служить новый вид *Capitomerms variaderma* Rubz., 1972, описанный по единственному экземпляру самки, у которой обнаружено варьирование толщины кутикулы по всей длине тела. Видовой ранг такого признака сомнителен, т.к. никаких закономерностей вариации толщины кутикулы на отдельных участках тела не установлено, да и функциональный статус его, закреплённый наследственностью, трудно объяснить. Некоторые виды обоснованы по самкам и самцам, принадлежность которых к одному виду даже у его автора вызывала сомнение (например, *Bathymerms longissima* Rubz., 1973). Нередко авторы новых видов ограничиваются словесным описанием особенностей морфологии, обозначая их только схематическими рисунками. Естественно, что большинство таких видов просто невозможно в будущем идентифицировать. Таким образом, огромная путаница в систематике мермитид является ощутимым тормозом в их дальнейшем изучении. Назрела необходимость тщательной ревизии отряда мермитид на основе разработанной системы таксономических признаков с их глубоким биологическим и экологическим обоснованием. Определённый шаг в этом направлении предпринят А.К.Артюховским (1990), но он, к сожалению, счёл возможным ограничиться только почвенной группой мермитид.

Представляемая монография преследует две основные цели: 1. Обобщить литературные источники результаты и собственных исследований по биологии, экологии и систематике мермитид. 2. Предложить максимально понятную и доступную классификацию мермитид, что, безусловно, привлечёт внимание к этой группе этномонематод широкого круга исследователей.

Из-за большого объёма рукописи мы не приводим полного библиографического списка литературы по мермитидам, ограничиваясь лишь монографическими изданиями.

## **Глава 1. Биология мермитид**

Изложение текста монографии начинается главой «Биология мермитид». В данном случае мы исходим из того факта, что система мермитид достаточно запутана, таксономические ранги не имеют чёткого биоэкологического обоснования, и в результате этого при изучении мермитид основной проблемой остаётся определение полевых сборов.

### **1.1. Онтогенез мермитид**

Прежде чем приступить к характеристике онтогенеза мермитид, необходимо рассмотреть вопрос о линьках. Изучение последовательных линек и установление на этой основе типов линек имеет большое значение в понимании онтогенетического формообразования нематод.

#### **Линьки мермитид**

По вопросу о линьках мермитид у отечественных и зарубежных исследователей нет ни общего представления, ни единого мнения. Метаморфоз нематод всегда сопровождается четырьмя линьками, соответственно которым образуются личинки 1, 2, 3, 4-го возрастов (рис. 1.1). Как справедливо полагают Шульц и Гвоздев (1972), «... линьки являются одним из видимых признаков более или менее глубокой физиологической перестройки нематод, играющей особенно большую роль в переломных этапах жизни нематод». Линька возможна с сохранением чехлика и со сбрасыванием его, она может происходить в яйце, в хозяине и открытой внешней среде. Личинка, находящаяся в скорлупке яйца или в своём чехлике от предшествующей линьки, образует покоящуюся стадию, на протяжении которой развития обычно не происходит (Rogers, 1962).

Первую линьку мермитид Артюховский (1960) отмечает в яйце: «... эмбрионы, извлечённые из яиц, находились в процессе линьки. У слинявших эмбрионов ясно было представлено копьё, неразличимое до линьки». Из последующих линек этим автором упоминается лишь линька на половозрелую особь, т.е. четвёртая. По Рубцову (1974), водных беспозвоночных инвазируют личинки мермитид первого возраста. Развитие проникнувшей в хозяина личинки, по наблюдениям этого автора, начинается с первой линьки. В последующем имеются также указания лишь на



четвёртую линьку. В работах других авторов обычно упоминается исключительно четвёртая линька (Ипатьева, 1966).

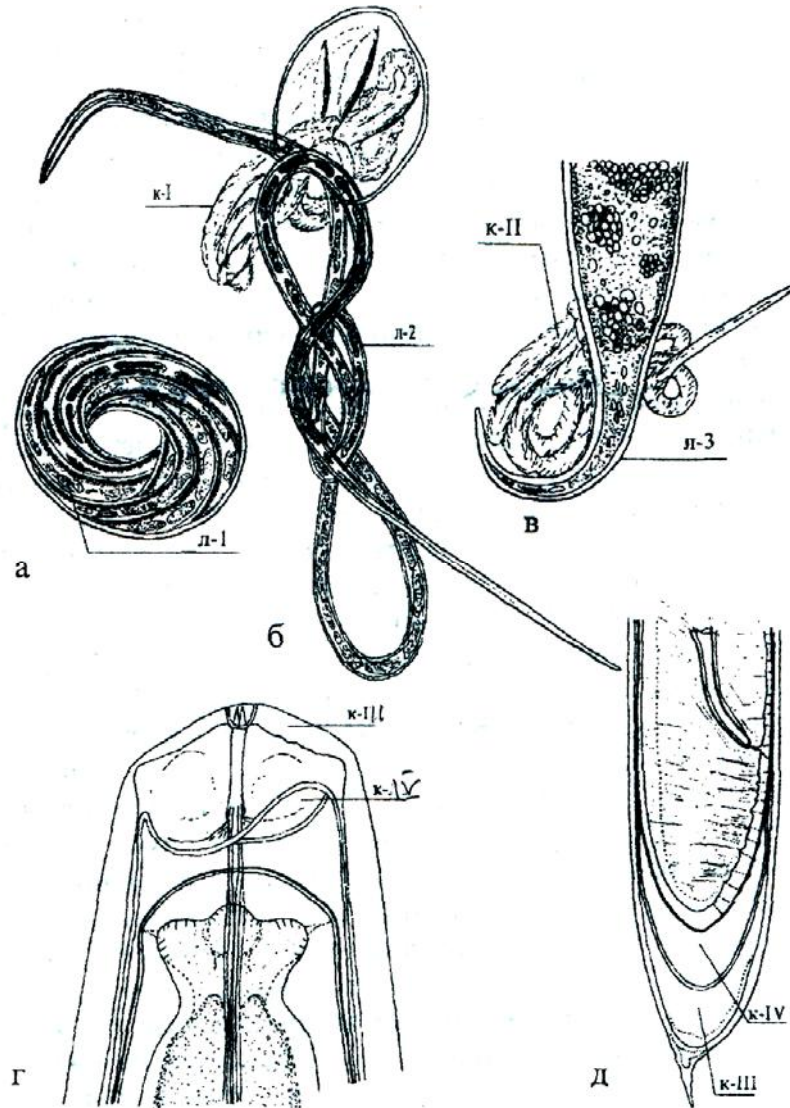


Рис. 1.1. Схема линек *H. albicans*:

- а – яйцо со сформированным эмбрионом до первой линьки (л-1 – личинка первого возраста);
- б – отрождение инвазионной личинки из яйца (л-2 – личинка второго возраста, к-I – кутикула личинки первого возраста);
- в – задний конец тела растущей паразитической личинки третьего возраста (к-II – кутикула личинки второго возраста);
- г – передний конец тела молодого самца внутри личиночных кутикул (к-III – кутикула личинки третьего возраста, к-IV – кутикула личинки четвертого возраста);
- д - задний конец тела молодого самца внутри личиночных кутикул (к-III – кутикула личинки третьего возраста, к-IV – кутикула личинки четвертого возраста).

Проведенные нами (Харченко, 1968) исследования линьки мермитид подтвердили наличие первой линьки в яйце у 15 изученных представителей семейства Paramermithidae Art., 1971 (*Amphibiomermis rivalis* Art. et Khar., 1971; *Amphimermis elegans* Hagm., 1912; *Amphimermis litoralis* Art. et Khar., 1971; *Eurymermis tuberculata latebrosa* Art. et Khar., 1971; *Eurymermis tuberculata tuberculata* Art. et Khar., 1971; *Eurymermis krasnitskyi* Art. et Khar., 1971; *Gastromermis viridis* Welch, 1963; *Hexameremis albicans* Sieb., 1848; *Terromeremis artjukhovskii* Khar., 1966; *Terromeremis brevis* Hagm., 1912; *Hexameremis stepposis* Art. et Khar., 1965; *Octomyomeremis itascensis* Johnson, 1963; *Oesophagomeremis brevivaginata* Art., Khar., 1971; *Paramermis ascaroides* Art. et Khar., 1971; *Psammomeremis alechini* Art. et Khar., 1965). Первая линька наступает спустя некоторое время после окончания роста эмбриона в длину, а именно, в период его наиболее активных движений. Из раздавленных яиц этого периода выходят вполне жизнеспособные личинки-2, успешно инвазирующие хозяев. В естественных условиях отрождение личинки-2, после первой линьки, может задерживаться до 10 и более суток. Происходит первая линька при температуре не ниже +10 - 15°C. При более низких температурах закончившая своё развитие личинка-1 не линяет и не выходит из яйца в открытую внешнюю среду. В период выхода из яйца личинки-2 легко обнаруживается сброшенный кутикулярный чехлик личинки-1 (рис. 1.1б). Вторая линька происходит сразу же после проникновения инвазионной личинки-2 в полость тела хозяина. В полости тела инвазированных личинок желудевого долгоносика (*Curculio glandium*) вторая линька мермитид начинается уже в течение первых суток паразитической жизни. У ряда других видов хозяев личинка-2 паразита совершает порой продолжительные миграции в их полости тела и второй раз линяет только после локализации в определённых тканях или органах (нервные ганглии, жировая ткань и др.). При тщательном осмотре выпрепарированной паразитической личинки-3 можно обнаружить приклеивающийся к ней кутикулярный чехлик личинки-2 (рис. 1.1в). Как отмечал Артюховский (1960), в процессе развития в хозяине хвост личинки-3 отстаёт обычно в росте (скорее всего он не растёт вообще), и образуется характерный для паразитической личинки рогообразный придаток или шип (рис. 1.1д). Третья линька, по наблюдениям, происходит также в хозяине, непосредственно перед выходом паразита в открытую внешнюю среду. Эта линька происходит без сбрасывания чехлика, благодаря чему у постпаразитических личинок на заднем конце тела сохраняется

рогообразный придаток. Четвёртой линькой уже в открытой внешней среде заканчивается личиночное развитие. Вышедшая из хозяина в водной среде постпаразитическая личинка-4 внедряется субстрат дна или же закрепляется на растущих водных растениях. Суходольные паразиты, покинувшие хозяев, активно углубляются в почву и занимают слои с оптимальной для них температурой и влажностью. Продолжительность периода покоя, как у видов из различных местообитаний, так и у особей одного вида неодинакова (табл. 1.1.).

Таблица 1.1.

Продолжительность периодов покоя и четвертой линьки  
у мермитид из различных местообитаний

№ пп	Виды мермитид	Продол- житель- ность покоя (дн.)	Продол- житель- ность линьки (дн.)
1.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912	10-300	1-5
2.	<i>Hexamermis albicans</i> Sieb., 1848	15-300	2-7
3.	<i>Hexamermis stepposis</i> Art. et Khar., 1965	7-300	1-3
4.	<i>Terrormermis brevis</i> Hagm., 1912	12-300	1-2
5.	<i>Terrormermis pratensis</i> Pol., Art. et Khar., 1965	7-20	1-2
6.	<i>Psammomermis alechini</i> Art. et Khar., 1965	10-300	2-7
7.	<i>Terrormermis artjukhovskii</i> Khar., 1966	5-15	1
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i> Art. et Khar., 1971	3-15	1
9.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i> Art. et Khar., 1971	5-30	1
10.	<i>Gastromermis viridis</i> Welch., 1963	5-20	1-2
11.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	5-10	1-2
12.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar., 1971	10-60	1-5

Период покоя у мермитид, паразитирующих в наземных беспозвоночных (*A. elegans*, *H. albicans*, *H. stepposis*), колеблется в весьма широких пределах. Практически не отличаются от вышеназванной группы и виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных (*T. brevis*, *T. pratensis*, *P. alechini*). Особи этих видов, вышедшие из хозяев в конце весны - начале лета, приступают к линьке через одну - две недели. Экземпляры, покинувшие хозяев в конце лета или осенью, могут приступать к линьке лишь весной следующего года. Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных (*T. artjukhovskii*, *E. krasnitskyi*, *O. brevivaginata*) и постоянных (*G. viridis*, *O.*

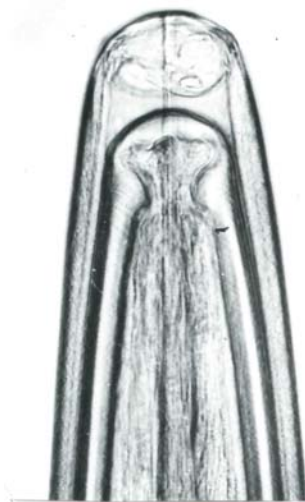
*itascensis*, *P. ascaroides*) водотоков и водоёмов, имеют сравнительно короткий период покоя. Последнее связано, на наш взгляд, с большей компактностью жизненных циклов этих мермитид, и, в частности, с дружным выходом паразитов из хозяев преимущественно в летние месяцы. Более активно линяют мелкие особи и, в первую очередь, самцы. Сам процесс четвёртой линьки обычно быстротечен (1-7 дней). Его продолжительность связана скорее с размерами тела нематод, т. к. именно у крупных видов (*A. elegans*, *H. albicans*, *P. alechini*, *P. ascaroides*) наиболее долго идёт сбрасывание личиночных кутикул.

Начинается четвёртая линька (рис.1.2) отслоением личиночных кутикул и их разрывом ближе к середине тела червей. Сбрасывание кутикулярных чехликов идёт равномерно с переднего и заднего концов тела. В этот период хорошо заметна двойственность кутикулы на концах тела. Следовательно, в процессе четвёртой линьки сбрасываются одновременно кутикулярные чехлики личинки-3 и личинки-4. Вместе с личиночными чехликами сбрасывается и хитинизированная выстилка трубки пищевода. Первым освобождается тот конец тела нематоды (обычно передний), ближе к которому произошёл разрыв личиночных кутикул.

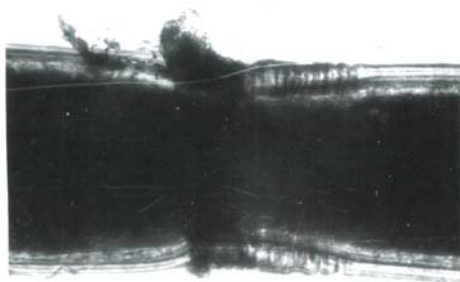
У представителей семейства *Mermithidae* инвазионная личинка, слинявшая в яйце, его скорлупы не покидает, образуя покоящуюся стадию. Последующие линьки происходят так же, как и у парамермитид.

Приведённые четыре линьки мермитид, как видим, отвечают всякий раз переходу к новому качеству. Первой линькой заканчивается эмбриональное развитие и знаменуется переход в новую среду (в открытую внешнюю среду или в хозяина). Вторая линька предшествует началу питания и роста в хозяине. Третья линька завершает питание в хозяине и подготавливает выход паразита в открытую внешнюю среду. Четвёртой линькой заканчивается личиночное развитие превращением личинки-4 в молодую половозрелую особь. Таким образом, для представителей надсемейства *Mermithoidea* свойственен денударный, или закрытый, тип линьки, характеризующейся по Парамонову (1962) первой линькой в яйцевых оболочках. Этот тип линьки обычен для форм отряда тиленхид (Парамонов, 1962).

Изучение процесса линек делает возможной характеристику фаз и стадий развития мермитид.



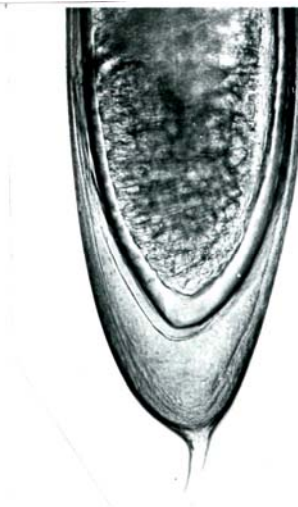
А



Б



В



Г

Рис. 1.2. Четвертая (двойная) линька *Nematelmis albicans*:  
А – передний конец тела, Б – место разрыва кутикулы,  
В – задний конец тела самки, Г – задний конец тела самца

## Фазы и стадии развития мермитид

Согласно терминологии, принятой в гельминтологической литературе, фаза - качественный этап в развитии гельминта, связанный с обязательной сменой среды обитания. Каждая фаза складывается из нескольких стадий морфофизиологического развития. Шульц и Гвоздев (1972) предлагают называть отдельной фазой все стадии развития, протекающие в одних и тех же условиях.

Выделение и описание фаз развития мермитид проведено впервые Артюховским (1960). В жизненном цикле *Hexameris albicans* Sieb., 1848 им выделяется пять фаз: эмбриональная, препаразитическая, паразитическая, постпаразитическая личиночная и постпаразитическая имагинальная. Некоторые авторы жизненные циклы мермитид делят на стадии (эмбриональную, инвазионную, паразитическую, постпаразитическую и половозрелую), подчёркивая тем самым их качественные различия и узкую специализацию. Излагая развитие мермитид из водных беспозвоночных, Рубцов (1974) вообще избегает этой терминологии. Таким образом, до настоящего времени для мермитид не существует единой классификации этапов развития, а в основу имеющихся положены, преимущественно, лишь качественные изменения без учёта смены среды обитания.

Учитывая биологическую организацию мермитид, в их развитии можно выделить три фазы: препаразитическую, паразитическую и постпаразитическую. Такое деление учитывает как качественные этапы в развитии мермитид, так и обязательную смену среды обитания и является единым для всей этой группы паразитов.

**Препаразитическая фаза** состоит из трёх морфофизиологических стадий: яйцо (эмбриональное развитие), личинка-1 (завершает эмбриональное развитие), личинка-2 (выполняет функцию заражения хозяев). В процессе данной фазы происходит морфофизиологическая перестройка для перехода к следующей паразитической фазе жизни.

**Паразитическая фаза** включает лишь одну стадию - личинку-3, функциями которой являются питание и рост в хозяине.

**Постпаразитическая фаза** представлена четырьмя стадиями: личинка-4 (выход из хозяина и линька на половозрелую особь), половозрелая молодая особь (выполняет функцию составления брачных пар, клубков и спаривание), половозрелая средневозрастная особь (яйцекладущие самки и продолжающие

спариваться самцы, не израсходовавшие запасов «жирового тела»), половозрелая старая особь (самки, закончившие яйцекладку, и самцы, полностью израсходовавшие запасы «жирового тела»). Основная функция постпаразитической фазы - размножение.

Таким образом, онтогенетический цикл представителей семейства *Paramermithidae* можно представить следующим образом: 1) эмбриональное развитие в яйце; 2) появление личинок-1; 3) первая линька в яйце; 4) появление личинок-2; 5) выход личинки-2 в открытую внешнюю среду; 6) проникновение личинки-2 в организм хозяина; 7) вторая линька в хозяине; 8) личинка-3; 9) третья линька в хозяине с сохранением чехлика; 10) личинка-4; 11) выход личинки-4 в открытую внешнюю среду; 12) четвёртая линька в открытой внешней среде; 13) развитие имагинальных юных форм; 14) половозрелые, но ещё не спаривавшиеся особи; 15) яйцекладущие самки, спаривающиеся самцы; 16) половозрелые старые особи, закончившие функцию размножения.

Онтогенетический цикл представителей семейства *Mermithidae* отличается рядом особенностей: эмбриональное развитие протекает не в открытой внешней среде, а в половых путях самки; в открытую внешнюю среду попадают личинки-2 в яйцевой скорлупе (покоящаяся стадия); покидают личинки-2 яйцевую скорлупу только в кишечнике хозяина и уже через его стенки проникают в полость тела. Выползание самок из почвы на кормовые растения хозяев для откладки яиц (покоящаяся стадия личинки-2) - уникальная особенность, характеризующая лишь представителей этого семейства.

При партеногенетических поколениях у некоторых видов из обоих семейств (*Paramermis ascaroides* Art. et Khar., 1971; *Mermis nigreseens* Duj., 1842) особых отклонений в онтогенетических циклах не наблюдается. Следовательно, все мермитиды развиваются в общем по геогельминтозному типу онтогенеза.

Для мермитид свойственны оба существующих типа начальных стадий развития. Представители семейства *Mermithidae* имеют закрытый тип начального развития (инклюзиоларвальный), при котором личинка не покидает яйцо до того, как оно будет проглочено хозяином. Яйца этих видов отличаются небольшими размерами, плотной и толстой оболочкой, предохраняющей их от воздействия неблагоприятных условий открытой внешней среды, и наличием биссусов (нитевидных, ветвистых и других придатков), обеспечивающих их закрепление на кормовых растениях хозяина.

Начальные стадии представителей семейства *Paramermithidae* развиваются по открытому типу (либероларвальный). Их яйца откладываются в почве или на

дне водотоков и водоёмов. После завершения эмбрионального развития инвазионные личинки отрождаются из яиц и активно разыскивают хозяев. У других видов этого семейства, обитающих в водной среде, личинки-2 совершают активные движения и как бы парят над поверхностью дна водоёма, чем и способствуют активному заглатыванию их хозяевами. Возможно и чисто пассивное заражение хозяев путём заглатывания с пищей неподвижно лежащих на субстрате дна водоёмов личинок-2.

### **Препаразитическая фаза**

На начальной стадии развития мермитид (стадии яйца) организация яиц мермитид в общих чертах сходна с организацией яиц других зоопаразитических нематод. При изучении данного вопроса обнаруживается чрезвычайное разнообразие размеров, форм и даже строения яиц.

### **Плодовитость, форма и размеры яиц**

Представители двух семейств мермитид резко различаются по форме и строению яиц. Для *Mermithidae* характерна многослойная, толстая оболочка, надёжно предохраняющая от высыхания, а также наличие сложных, различных по форме биссусов на полюсах яйца (рис. 1.3). Отложенные на поверхности растений яйца при подсыхании плотно приклеиваются биссусами. У многих видов на поверхности яйца хорошо заметна разделительная борозда, по которой они лопаются пополам, попав в кишечник хозяина.

Яйца *Paramermithidae* имеют коротко- или удлинённо-овальную форму, типичную также для рабдитид, диплогастерид и некоторых других нематод (рис. 1.4). Оболочка яйца значительно тоньше, двухслойная, гладкая. Исключение составляет *Allomermis trichotopson* Steiner, 1925, у которого на поверхности оболочки яйца обнаруживаются шиповидные выросты. Расположенные равномерно по всей поверхности яйца, эти выросты безусловно имеют иную природу, нежели полярные биссусы у мермисов, однако их функция очевидно идентична. Изменения от коротко- до удлинённо-овальной формы возможны даже в пределах одного вида (*Psammomermis alechini* Art. et Khar., 1965).



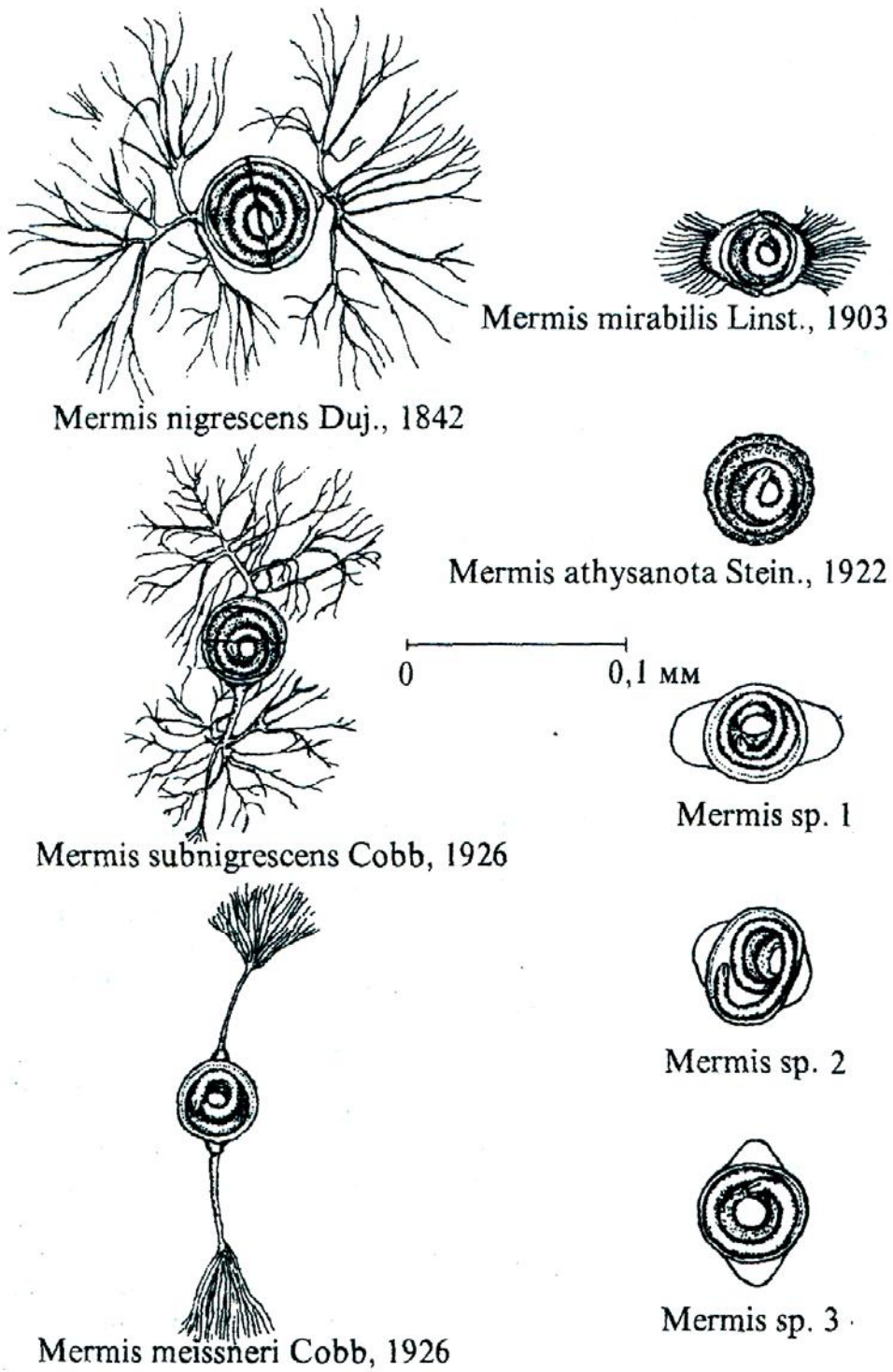


Рис. 1.3. Форма и относительные размеры яиц у представителей семейств Mermithidae

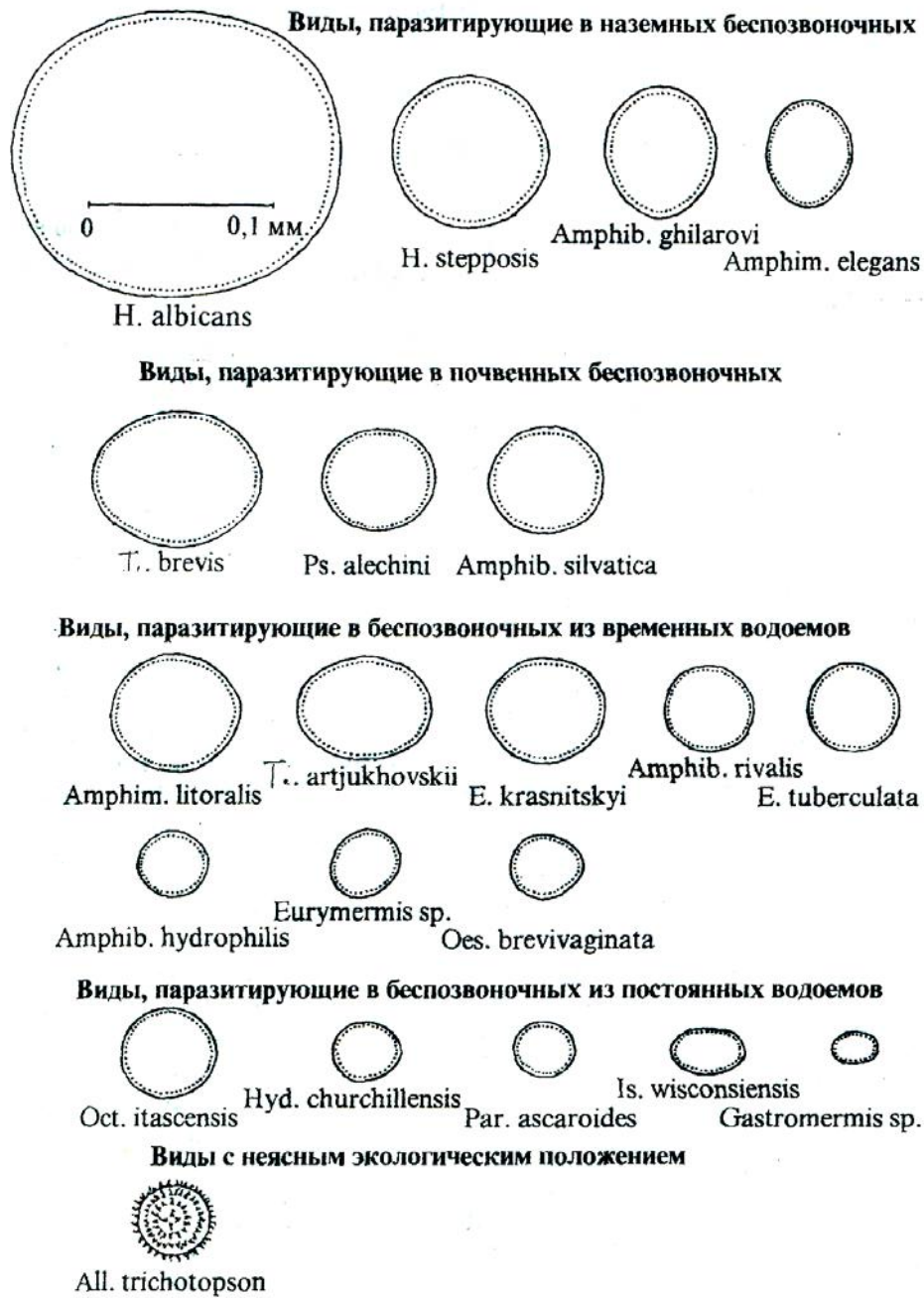


Рис. 1.4. Форма и относительные размеры яиц у представителей семейства Paramermithidae из различных экологических групп

В табл. 1.2 показаны размеры яиц и плодовитость различных групп мермитид.

Таблица 1.2

Размеры яиц и плодовитость основных групп мермитид

№ пп	Виды мермитид	Размеры яиц (мм)	Плодовитость (шт.)
1	2	3	4
Семейство Mermithidae			
1.	<i>Mermis athysanota</i> Steiner, 1922	0,050 x 0,050	?
2.	<i>Mermis kirgisica</i> Kirjan., Kar., Rom., 1959	0,050 x 0,050	38000
3.	<i>Mermis meissneri</i> Cobb, 1926	0,050 x 0,050	?
4.	<i>Mermis mirabilis</i> Linstow, 1090	0,050 x 0,050	?
5.	<i>Mermis nigrescens</i> Dujardin, 1842	0,070 x 0,070	49000
6.	<i>Mermis subnigrescens</i> Cobb, 1926	0,060 x 0,060	?
7.	<i>Mermis</i> sp I	0,054 x 0,054	50000
8.	<i>Mermis</i> sp II	0,042 x 0,048	60000
Семейство Paramermithidae			
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных			
9.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912	0,066 x 0,080	4000
10.	<i>Amphibiomermis ghilarovi</i> Pol., Art., 1958	0,080 x 0,096	2000
11.	<i>Hexameremis albicans</i> Siebold, 1848	0,212 x 0,240	3000
12.	<i>Hexameremis stepposis</i> Art. et Khar., 1965	0,113 x 0,113	2000
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных			
13.	<i>Amphibiomermis silvatica</i> Art et Khar., 1971	0,080 x 0,080	3000
14.	<i>Terrormermis brevis</i> Hagm., 1912	0,100 x 0,128	2000
15.	<i>Psammomermis alechini</i> Art. et Khar., 1965	0,080 x 0,080	3000
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водотоков и водоёмов			
16.	<i>Amphibiomermis hydrophilis</i> Art., Khar., 1971	0,048 x 0,048	?
17.	<i>Amphibiomermis rivalis</i> Art., Khar., 1971	0,064 x 0,064	?
18.	<i>Amphimermis litoralis</i> Art., Khar., 1971	0,090 x 0,100	2000
19.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i> Art. et Khar., 1971	0,080 x 0,080	1000
20.	<i>Eurymermis tuberculata</i> Art. et Khar., 1971	0,064 x 0,064	1500

1	2	3	4
21.	<i>Eurymermis</i> sp. I	0,048 x 0,048	2000
22.	<i>Terromermis artjukhovskii</i> Khar., 1966	0,080 x 0,096	1500
23.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i> Art., Khar., 1971	0,050 x 0,050	1000
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водотоков и водоёмов			
24.	<i>Hydromermis churchillensis</i> Welch, 1960	0,045 x 0,052	?
25.	<i>Gasrtomermis</i> sp. II	0,022 x 0,030	900000
26.	<i>Isomermis wisconsiensis</i> Welch, 1962	0,050 x 0,057	6000
27.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	0,070 x 0,070	8000
28.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar., 1971	0,042 x 0,044	800000

Даже беглого знакомства с табл. 1.2 достаточно для того, чтобы отметить чрезвычайно широкий диапазон размеров яиц мермитид.

Представители сем. *Mermithidae* отличаются строго шарообразными относительно мелких размеров (0,050 x 0,050 мм) яйцами и сравнительно высокой плодовитостью (38 – 60 тыс. шт.), обеспечивающими успешное пассивное заражение хозяев.

Диапазон размеров яиц у представителей сем. *Paramermithidae* значительно больший. Наиболее крупные яйца имеют виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных. Первое место среди них занимает *H. albicans*, а последнее – *A. elegans*, хотя по средним размерам самок эти виды довольно близкие. Для данной группы характерна невысокая плодовитость (2 – 4 тыс. яиц).

Парамермитидам из почвенных беспозвоночных свойственны «средние» размеры яиц (0,100 мм) и такая же, как и у предыдущей группы, плодовитость (2000 - 3000 яиц).

Среди паразитов беспозвоночных из временных водоёмов и водотоков колебания размеров яиц уже заметно выше (0,050 - 0,100 мм), а плодовитость зафиксирована наименьшая (1000 - 2000 яиц). Представленные здесь виды нередко имеют самок небольших размеров, чем и объясняется (при средних размерах яиц) их невысокая плодовитость.

Наиболее мелкие яйца (0,022 - 0,070 мм) и, пожалуй, предельно высокая для мермитид плодовитость (900000 яиц) обнаружена у видов,

паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водотоков и водоёмов. Причём высокая плодовитость и мелкие яйца свойственны для всех без исключения видов. Довольно часто здесь встречаются и виды со средними размерами и не столь высокой плодовитостью (*I. wisconsiensis*, *O. itascensis*). Подобное обстоятельство свидетельствует о свойственных для парамермитид из постоянных водотоков и водоёмов как активных, так и пассивных способах заражения хозяев. При этом, пассивный способ заражения хозяев следует считать более эволюционно молодым.

Таким образом, мермитиды, как видим, прекрасно иллюстрируют существующее для нематод правило: с уменьшением размеров яиц увеличивается их число, откладываемое конкретной самкой.

Сравнение размеров яиц мермитид и свободных форм нематод показывает, что существенных различий между ними в этом отношении не существует (табл. 1.2, 1.3). Виды из суходольных местообитаний наиболее близки с пара-ризобионтами, а виды из водных местообитаний по размерам яиц приближаются к эусапробрионтам и девисапробрионтам, В то же время плодовитость мермитид в десятки и сотни раз выше, чем у свободноживущих форм нематод.

Таблица 1.3

Размеры яиц свободноживущих нематод (по Парамонову, 1962)

№ пп.	Вид и экологическая группа нематод	Размеры яиц (мм)	
		длина	ширина
1	2	3	4
Пара-ризобионты			
1.	<i>Dorylaimus longicaudatus</i>	0,080	0,040
2.	<i>Dorylaimus filiformis</i>	0,071	0,029
3.	<i>Eudorylaimus carteri</i>	0,067	0,031
4.	<i>Eudorylaimus obtusicaudatus</i>	0,087	0,046
5.	<i>Eudorylaimus paraobtusicaudatus</i>	0,105	0,053
Эусапробрионты			
6.	<i>Rhabditis brevispina</i>	0,023	0,023
7.	<i>Rhabditis filiformis</i>	0,027	0,014
8.	<i>Caenorhabditis dolichura</i>	0,045	0,031
9.	<i>Pristionchus iheritierii</i>	0,040	0,030

1	2	3	4
10.	<i>Anchidiplogasteroides leptosoma</i>	0,052	0,024
11.	<i>Goffartia variabilis</i>	0,060	0,020
Девисапробионты			
12.	<i>Cephalobus persegnis</i>	0,050	0,021
13.	<i>Cephalobus nanus</i>	0,050	0,020
14.	<i>Eucephalobus striatus</i>	0,050	0,021
15.	<i>Paragrolaimus rigidus</i>	0,051	0,023

Размеры яиц у каждого отдельного вида парамермитид колеблются в конкретных пределах. У представителей Mermithidae колебание размеров яиц практически отсутствует. Индивидуальная изменчивость величины яиц некоторых видов парамермитид, а также зависимость размеров яиц от длины тела яйцекладущих самок показаны в таблице 1.4.

Таблица 1.4

Изменчивость размеров яиц парамермитид  
в связи с длиной тела яйцекладущих самок

Вид и длина тела самок	Размеры яиц в мк							
	длина				ширина			
	мин.	макс.	средн.		мин.	макс.	средн.	
<i>Нехамермис albicans</i>								
L – 61 мм	110	135	122	4,8	90	105	100	8,3
L – 71 мм	110	135	122	4,7	90	120	103	12,3
L – 118 мм	150	210	182	6,3	120	180	150	7,7
L – 192 мм	180	220	200	6,0	160	200	180	6,5
L – 253 мм	195	240	217	5,8	180	210	189	6,3
<i>Октомермис itascensis</i>								
L – 21 мм	60	75	64	10,4	45	60	59	6,3
L – 37 мм	60	75	63	9,2	30	75	58	11,0
L – 45 мм	60	75	65	8,8	50	75	60	10,2

Для оценки изменчивости размеров яиц в пределах яйцекладущих самок вычислен коэффициент вариации:

$$V = \frac{G}{m} 100\%,$$

где  $G$  – среднее квадратическое отклонение,  
 $m$  – средняя арифметическая, определённая по обычным, применяемым в статистике, формулам.

Как оказалось, коэффициент вариации размеров яиц конкретных яйцекладущих самок в общем невысокий и колеблется в пределах 5 - 10%. Изменение размеров яиц в связи с длиной тела самки у *H. ablicans* весьма существенно. С увеличением длины тела самки в два раза размеры яиц возрастают на 50%. Увеличение длины тела самки в четыре раза ведёт к возрастанию размеров яиц вдвое (на 100%). В то же время у представителей парамермитид из водных местообитаний (*O. itascensis*) размеры яиц практически не зависят от длины тела самки.

Как уже было показано, существуют корреляции и между размерами яиц и их числом. Для представителей семейства *Mermithidae* и водных обитателей из *Paramermithidae*, имеющих яйца преимущественно мелких размеров, характерна чётко выраженная, существенно большая плодовитость (табл. 1.2).

Соотношение числа синхронных яиц (оплодотворенных или партеногенетических, одновременно лежащих в матках) и суммарного числа яиц (продуцируемых одной самкой на протяжении её индивидуальной жизни) у мермитид из различных систематических и экологических групп неодинаково. У всех *Mermithidae* синхронные яйца по числу соответствуют суммарным. К моменту яйцекладки матку таких видов заполняют яйца, пребывающие в стадии покоя, т. е. содержащие уже слинявших личинок-2, способных инвазировать хозяев. В результате выхода всех яиц в матку, ветви последней растягиваются до таких пределов, что заполняют практически всё тело самки. Яйца буквально забивают тело самок от нервного кольца до основания хвоста, что позволяет откладку яиц завершить в предельно сжатые сроки. Для видов, откладывающих яйца на растениях дневной поверхности, это чрезвычайно важная морфобиологическая адаптация.

Высокий процент синхронных яиц содержат виды парамермитид из водных местообитаний (табл. 1.5). Одновременно в матках самок этих видов содержится от 200 до 30000 яиц. Если у *I. wisconsinensis* и *O. itascensis* можно ещё выделить перерывы между очередными партиями яиц, то у *Gastromermis* sp. I и *P. ascaroides* яйца буквально непрерывным потоком вытекают из вульварной щели самок. У последних видов скорость формирования яиц следует считать наиболее высокой. Высокий процент

синхронных яиц обеспечивает необходимые уровни компактности эмбрионального развития для значительной их части, что наиболее целесообразно при заражении ограниченного круга хозяев в местах их локализации с высокой плотностью особей.

Виды, паразитирующие в сухоподольных наземных и почвенных беспозвоночных, а также в беспозвоночных из временных водотоков и водоёмов, характеризуются ярко выраженной прерывистой яйцекладкой. Одновременно в матке самок таких видов отмечается от 1 до 40 – 50 яиц. Перед началом первой яйцекладки матка бывает почти полностью заполнена яйцами, в последующие приёмы обычно в каждой ветви находится не более десятка яиц. Высокая прерывистость откладки яиц ведёт к тому, что небольшие группки их в разное время завершают эмбриональное развитие. Для отрождающихся, инвазионных личинок в подобной ситуации возникает возможность заражения представителей всего комплекса присутствующих в локализации насекомых с различными фенологическими циклами. Следовательно, виды мермитид с выраженной прерывистой яйцекладкой обладают наивысшей степенью полигостальности.

Таблица 1.5

Соотношение синхронного и суммарного  
числа яиц у различных видов

№ пп	Виды мермитоидей	Число синхрон- ных яиц	Число суммар- ных яиц
1	2	3	4
Семейство Mermithidae			
1.	<i>Mermis kirgisica</i> Kirjan., Karaw., Rom., 1959	38000	38000
2.	<i>Mermis nigrescens</i> Dujardin, 1842	45000	45000
3.	<i>Mermis</i> sp. I	50000	50000
4.	<i>Mermis</i> sp. II	60000	60000
Семейство Paramermithidae			
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных			
5.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912	1 - 36	4000
6.	<i>Amphibiomerms ghilarovi</i> Pol., Art., 1958	1 - 25	2000
7.	<i>Hexamerms albicans</i> Siebold, 1848	1 - 23	3000



1	2	3	4
8.	<i>Hexameris stepposis</i> Art. et Khar., 1965	1 - 38	2000
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных			
9.	<i>Amphibiomermis silvatica</i> Art. et Khar., 1971	1 - 12	3000
10.	<i>Terromermis brevis</i> Hagm., 1912	1 - 27	2000
11.	<i>Psammomermis alechini</i> Art., et Khar., 1965	1 - 20	3000
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водотоков и водоёмов			
12.	<i>Amphimermis litoralis</i> Art. et Khar., 1971	1 - 42	2000
13.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i> Art. et Khar., 1971	1 - 29	1000
14.	<i>Eurymermis tuberculata</i> Art. et Khar., 1971	1 - 34	1500
15.	<i>Eurymermis</i> sp. I	1 - 24	2000
16.	<i>Terromermis artjukhovskii</i> Khar., 1966	1 - 15	1500
17.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i> Art. et Khar., 1971	1 - 6	1000
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водотоков и водоёмов			
18.	<i>Gastromermis</i> sp. I	30000	900000
19.	<i>Isomermis wisconsiensis</i> Welch., 1962	200 - 500	6000
20.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	800 - 1000	8000
21.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar., 1971	20000	800000

Наблюдаемая прямая зависимость между числом синхронных яиц и их суммарной численностью подтверждает правило, сформулированное для нематод Парамоновым (1962): «...повышенное количество синхронных яиц указывает на повышенную плодовитость, т. е. на повышенное суммарное число яиц».

### Структура яйца

Скорлупка яиц мермитид, как и у прочих зоопаразитических нематод, состоит из следующих оболочек: наружной, внутренней или собственной и желточной, облегающей яйцо. У представителей семейства Mermithidae внутренняя оболочка яйца много толще и окрашена темнее других. Эмбрион сквозь оболочки таких яиц просматривается неявственно. Яйцевая скорлупка у Paramermithidae состоит из тонких, неокрашенных, хорошо прозрачных оболочек; визуально в ней различимы, как правило, только два слоя. Дело в

том, что наружная оболочка яиц у парамермитид присутствует не всегда, она хорошо выражена лишь у некоторых форм (*Allomermis trichotopson*), участвуя в образовании скорлупковых протуберанцев. Последние у этого вида имеют форму шиповидных выростов, равномерно покрывающих скорлупку яйца (рис. 1.4).

Среди нематод яйца мермитид выделяются и выраженным равномерным распределением желтка в цитоплазме (гомолецитальные или изолецитальные яйца). Ядро у таких яиц расположено в центре. Представители суходольных парамермитид имеют очень большое количество желтка, причём с увеличением размеров яиц оно также увеличивается. В связи с этим, наблюдаемые многими авторами веретена дробления и ядра яиц нематод у суходольных парамермитид не были обнаружены. У ряда представителей парамермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, желтка может быть много меньше, чем у предыдущей группы, ядра у таких яиц легко обнаруживаются.

Для *H. albicans*, *T. brevis* и *H. stepposis* было зафиксировано неравномерное распределение желтка после первого и второго дробления. Задний бластомер  $P_1$  оказывался обеднённым желтком так, что дистальная его часть была почти прозрачной. Иногда желтком заполнялась только половина бластомера, вторую половину составляла прозрачная цитоплазма. На стадии ромбовидной фигуры чаще всего эта прозрачная часть уходила при третьем дроблении яйца в бластомер  $P_2$ . Таким образом,  $P_2$  резко отличался от трёх других темных бластомеров, как в дальнейшем отличались и его производные. Эта естественная маркировка облегчала наблюдения за ходом дробления и перемещения бластомеров.

### **Жизненные формы яйца.**

Жизненные формы отличаются в пределах фаз (стадий) развития видов в зависимости от приспособительных морфо-физиологических признаков или же иных особенностей образа жизни (Мазохин-Поршняков, 1954). Основываясь на принципе размещения яиц мермитид в открытой внешней среде, выделяют следующие типы жизненных форм яиц:

1. ***Тип прикрепляющихся яиц.*** Свойственен всем представителям семейства Mermithidae, а также виду *Allomermis trichotopson* из Paramermithidae. Яйца данного типа имеют выросты (биссусы), с помощью которых прикрепляются к кормовым растениям хозяев. Заражаются хозяева пассивно,

поедая инвазионные яйца с кормом.

2. *Тип сконцентрированных яиц.* Свойственен парамермитидам, паразитирующим в наземных и почвенных беспозвоночных. Яйца откладываются в почве в особых колыбельках, которые образуются благодаря постоянному движению червей в клубке. С помощью слизи, выделяющейся при яйцекладке, яйца прикрепляются к стенкам колыбельки с внутренней стороны.

3. *Тип агрегированных яиц.* Характерен для парамермитид, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных, нетекучих водоёмов (пруды, озёра и др.). Откладываемые яйца склеиваются в отдельные агрегации и всплывают на поверхность водоёма, где в оптимальных температурных условиях и протекает эмбриогенез.

4. *Тип рассеянных яиц.* Свойственен также парамермитидам, откладывающим яйца в водной среде, обычно в литорали (*Paramermis ascaroides*). Яйца, отложенные поодиночно, находятся во взвешенном состоянии в воде у самой кромки берега. Вылупляющиеся личинки-2 могут заражать и суходольных беспозвоночных (пчёл) во время водопооя.

### Эмбриональное развитие

Сравнительное изучение эмбрионального развития представляет ценные аргументы для решения проблем филогенеза, вскрывает закономерности эволюции онтогенеза, может быть полезным в разработке особо сложных вопросов систематики (Беклемишев, 1964; Токин, 1970; Иванова-Казас, 1975 и др.). Попытки привлечения эмбриологии к решению вышеназванных проблем, в отношении ряда фито- и свободноживущих нематод, сделаны в последние годы Дроздовским (1968, 1969) и Бадалходжаевым (1969, 1970а, 1970б). Успехи в эмбриологических исследованиях энтомонематод намного скромнее.

Эмбриональное развитие мермитид можно считать неизученным совершенно. В литературе встречаются лишь сведения о температурных условиях развития эмбриона и описания связанных с ними ритмов дробления (Meisner, 1954; Артюховский, 1960; Артюховский и Харченко, 1966, 1967; Харченко, 1966а, 1966б, 1968, 1975; Ипатьева, 1974 и др.). Исследований хода дробления бластомеров, определения на этой основе типа дробления, а также изучения других вопросов эмбриогенеза этих паразитов никем не проводилось.

Нами (Харченко, Гончарова, 1976, 1977) изучалось эмбриональное развитие мермитид путём прижизненных наблюдений за ходом дробления яиц,

помещенных во влажную камеру. На чистое обезжиренное предметное стекло скальпелем наносилась ячейка из смеси воска, парафина и канадского бальзама, в нее помещалась капля воды с только что отложенными яйцами, которая немедленно прикрывалась стеклом. Во влажной камере яйца, покрытые слизистыми половыми выделениями самки, приклеивались к предметному стеклу и таким образом фиксировались в определенном положении. Наблюдения и зарисовки проводились с двух сторон влажной камеры. В случае малой высоты камеры, покровное стекло деформировало яйца, и их развитие прекращалось. После освобождения яйца дробление бластомеров вновь возобновлялось. До стадии 4-х бластомеров дробление наблюдалось во всех плоскостях. После образования бластомерами ромбической фигуры, устанавливались передний и задний конец будущего эмбриона, а также правая и левая его стороны. С этого момента наблюдения и рисунки выполнялись только с боковых сторон. Отдельные фрагменты в ходе дробления были зарисованы со спинной и брюшной стороны эмбриона. Рисунки выполнялись с помощью рисовального аппарата РА-4. Путем изменения глубины резкости микроскопа выявлялись и наносились пунктиром на рисунок границы бластомеров, расположенных на обратной стороне яйца. На рисунках проставлялись метки (прикрепленные к яйцу частицы почвы, соринки и т.п.), с помощью которых легко прослеживалось движение бластомеров относительно прежнего положения. Обозначение бластомеров производилось по общепринятой для нематод системы Бовери (Boveri, 1899). Предметные стекла с эмбрионами содержались в темной камере при температуре 18 - 20°.

Начальные стадии дробления бластомеров у нематод варьируют. Различают пять (четыре основных) способов дробления, которые более или менее приурочены к разным таксономическим группам (Nigon, Guerrier, Monin, 1960; Бадалходжаев, 1970; Иванова-Казас, 1975 и др.).

Типичное т-образное расположение бластомеров (стадия 4 бластомеров) встречается лишь у представителей отряда *Ascaridida* и потому иногда обозначается как аскаридное.

Промежуточный тип дробления отмечен у многих *Rhabditida* и у некоторых *Spirurida*. Его сущность состоит в том, что бластомер АВ делится раньше бластомера Р<sub>1</sub> в меридиальном направлении и в результате образуется стадия 3 бластомеров. Затем бластомер В несколько смещается назад по будущей спинной стороне и по окончании деления бластомера Р<sub>1</sub> (веретено

деления занимает косое положение) сразу же получается четырехклеточный ромб, минуя т-образную стадию.

Параллельный тип дробления характеризует также представителей отряда Rhabditida. При этом типе дробления веретено деления в бластомере АВ ложится перпендикулярно к продольной оси яйца, а затем поворачивается и занимает косое положение. Митотическое веретено у  $P_1$  лежит продольно, впоследствии оно поворачивается или сразу же располагается параллельно веретену в бластомере АВ. Второе деление завершается образованием ромба.

Линейный тип дробления встречается в отряде Tylenchida. При втором делении митотические веретена в обоих бластомерах ложатся продольно, откуда и возникает их линейное расположение. Стадия ромба выражена неясно или же отсутствует вообще.

Представители отряда Enoplida характеризуются рядом своеобразных дроблений, отличающихся от ранее описанных четырех основных типов. У морских свободноживущих нематод из этого отряда яйцо делится по экватору, а затем оба бластомера делятся меридиально в двух взаимоперпендикулярных плоскостях. Таким образом, после 2-го деления бластомеры группируются в форме тетраэдра, а затем перестраиваются в ромбообразную группу.

Из названных типов дробления более примитивным, по мнению Ивановой-Казас (1975), следует считать тот вариант, при котором ромбовидной стадии предшествует стадия тетраэдра. Именно эта форма дробления послужила исходной для дробления параллельного и аскароидного типа вследствие удлинения яиц. Обязательное образование у нематод после второго дробления ромбовидной стадии остается загадкой.

Начальные стадии дробления прослежены прижизненно у 15 видов парамермитид. Генеалогия бластомеров до стадии 12 -15-клеточного эмбриона прослежена для 5 видов. Группу паразитов из наземных беспозвоночных представляет *H. albicans*, а *H. stepposis*, *T. brevis* и *P. alechini* паразитируют в беспозвоночных, чьи личиночные стадии полностью протекают в почве; *O. itascensis* является типичным паразитом беспозвоночных из постоянных нетекущих водоемов.

### ***Hexameris albicans.***

Оплодотворенные яйца откладываются самкой обычно в поверхностных горизонтах почвы, где и происходит в естественных условиях эмбриональное развитие. Яйца гомолецитальные с большим количеством желтка, крупные (от 0,070 x 0,030 до 0,180 x 0,240 мм),

шарообразные, иногда эллипсоидные, с толстой двойной оболочкой. Между яйцом и оболочками имеется незначительное перивителлиновое пространство.

Дробление яйца *H. albicans* полное, неравномерное, билатерального типа. Наступает первое деление яйца обычно на вторые сутки (в среднем через 30 часов) с момента откладки. Непосредственно перед делением конфигурация бластоцеля яйца изменяется из правильно округлой в плавно угловатую. В этот период, когда полоса деления видна только как небольшое опоясывающее углубление, иногда удается просмотреть активизированные ядра в каждом из будущих бластомеров. Опоясывающий перехват постепенно увеличивается, борозда дробления становится все четче, оформляются бластомеры. После только что завершившегося деления еще некоторое время сохраняется прозрачная цитоплазматическая перемычка между бластомерами, затем она исчезает.

В результате первого деления, поперечно к длинной оси яйца, образуются два бластомера: большой передний АВ и несколько меньший задний  $P_1$  (рис. 1.5). Через 5-6 часов первым начинает делиться более крупный бластомер АВ. После завершения деления, образовавшиеся бластомеры А и В немного смещаются по дорсальной стороне назад, так что А занимает переднее, а В - дорсальное положение. Иногда это смещение незначительное. В это время задний бластомер  $P_1$  находится на стадии метафазы деления. Через 1,5 — 2 часа делится задний бластомер  $P_1$ . Деление происходит в наклонной плоскости. Сформировавшиеся бластомеры перемещаются по дорсальной стороне до соприкосновения  $P_2$  с В. Образуется характерная для нематод ромбовидная стадия. Первым из передней пары бластомеров делится А на правый а и левый передний  $\alpha$ . Вслед за ним делится В - на правую клетку b и левую  $\beta$ ; формируется стадия шестиклеточного билатериального эмбриона.

Новый тур деления начинается с бластомера  $P_2$ , который делится на дорсальный  $P_3$  и вентральный с. В течение получаса второй из вентральных бластомеров - ЕМ делится поперечно на передний М и задний Е. Через 3-4 часа почти одновременно приступает к делению а, b,  $\alpha$  и несколько с опозданием  $\beta$ . После деления а на аI, аII; b на bI, bII;  $\alpha$  на  $\alpha$ I,  $\alpha$ II и  $\beta$  на  $\beta$ I,  $\beta$ II эмбрион достигает стадии 12 бластомеров. Проследить генеалогию бластомеров нам удалось до стадии 14 бластомеров, когда М делится на m и  $\mu$ , а Е на  $E_I$ ,  $E_{II}$ . На третьи сутки после начала развития яйца, на стадии 16-18

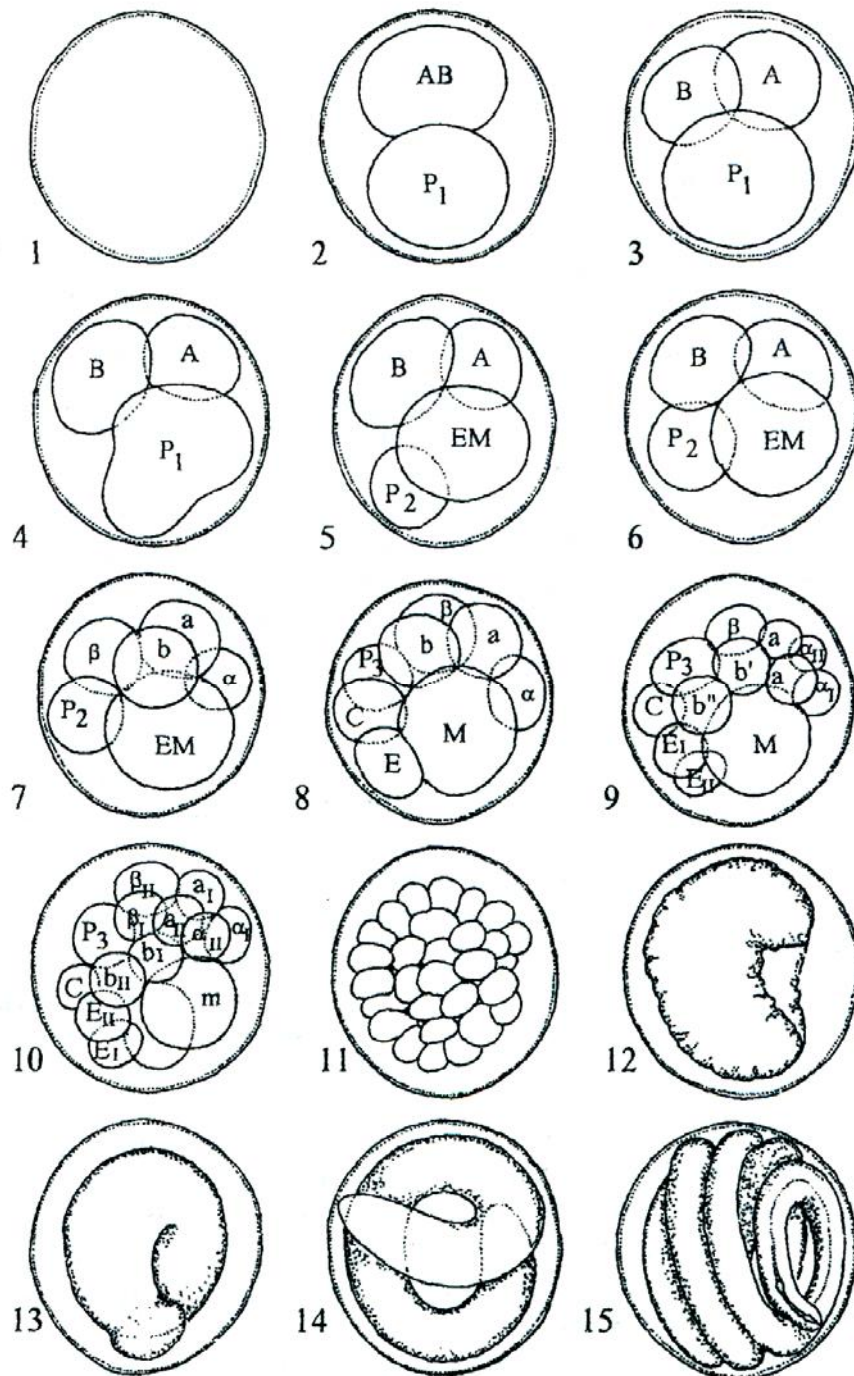


Рис. 1.5. Последовательные стадии дробления яйца *N. albicans*.

1, 2, 3, 4, 5, 6 – ход раннего дробления, заканчивающийся формированием ромбической фигуры 6; 7, 8, 9, 10 – стадии 6, 8, 12, 14-клеточного эмбриона; 11 – стадия бластулы; 12 – стадия гастрюлы; 13 – стадия «головастика»; 14 – эмбрион, свернутый в один оборот; 15 – покоящаяся стадия личинки-2 в яйце.

клеток эмбрион представляет собой бластулу. Таким образом, описанный тип раннего дробления *H. albicans* является одной из разновидностей промежуточного типа дробления.

Гастрюляция происходит путем погружения части клеток с вентральной стороны эмбриона. В результате образуется свойственная и другим нематодам стадия «головастика». Передний утолщенный конец эмбриона составляют более мелкие и светлые клетки, а хвостовой суженный конец подогнут на вентральную сторону.

Формирование развитого эмбриона, свернутого в несколько оборотов, длится от 28 до 30 суток. На 46 - 48 сутки происходит первая личиночная линька в яйце, после чего даже сквозь оболочки яиц становится хорошо заметным стилет. Движение личинки-2 после первой линьки сильно активизируется, и несколько дней спустя она выходит в открытую внешнюю среду.

Наряду с нормальным, у *H. albicans* наблюдается и аномальный характер расположения бластомеров (рис. 1.6). Отмечены случаи, когда борозда дробления бластомеров АВ располагается строго перпендикулярно продольной оси яйца, как это имеет место при линейном типе дробления. После деления  $P_1$  на ЕМ и  $P_2$  передвижения бластомеров не наблюдается, и ромбовидная фигура не образуется. Эмбрионы таких яиц (2 случая) в условиях лаборатории достигали лишь стадии бластулы, а затем развитие прекращалось. Перивителлиновое пространство у яиц в описанном случае было заметно большим. Обычно же количество нежизнеспособных яиц у данного вида незначительно и не превышает 5 - 10%.

Существует также некоторая изменчивость в последовательности деления бластомеров  $P_2$  на ЕМ. Как правило, первым делится  $P_2$  на  $P_3$  и С, а за ним - ЕМ на Е и М. Однако, встречаются, хотя и значительно реже, случаи, когда первым к делению приступает ЕМ. Подобная индивидуальная изменчивость в дроблении определенным образом затрудняет изучение генеалогии бластомеров.



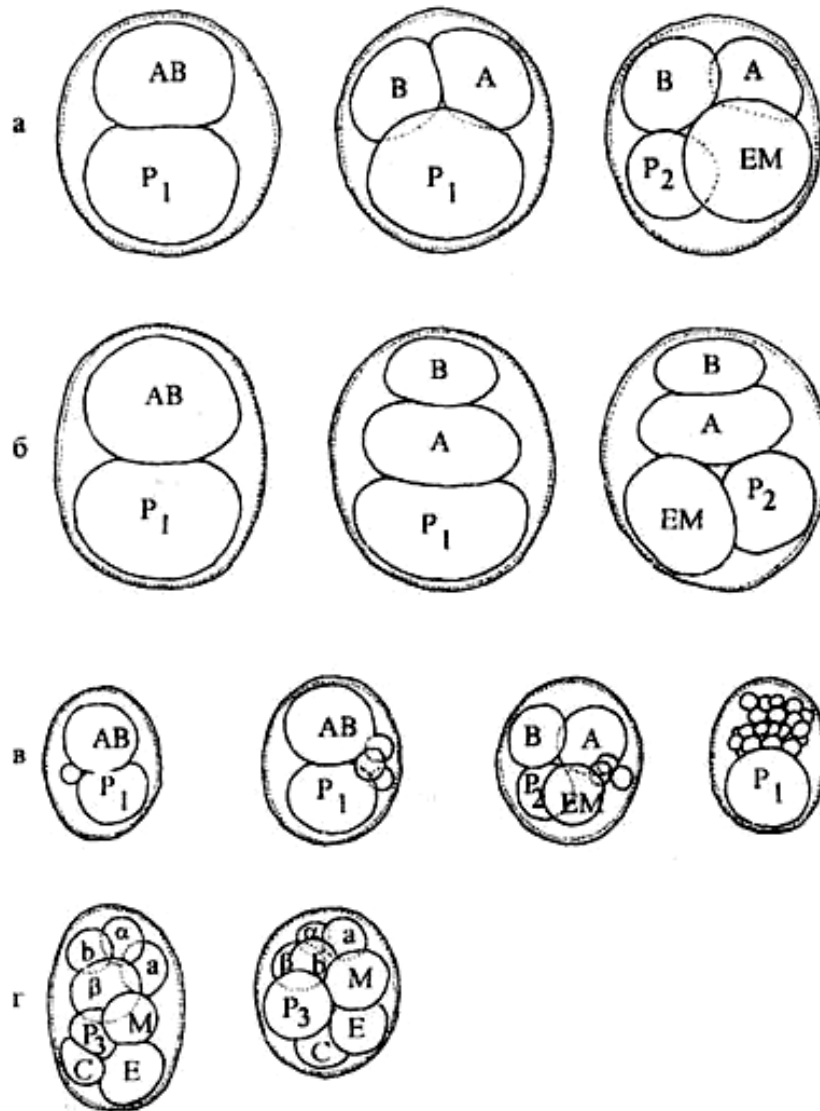


Рис. 1.6. Нормальное и anomальное расположение бластомеров у некоторых парамермитид.

- а– нормальное расположение бластомеров у *H. albicans* на ранних стадиях эмбрионального развития;
- б– anomальное расположение бластомеров у *H. albicans* на ранних стадиях эмбрионального развития;
- в – тип anomального эмбрионального развития у *T. brevis*;
- г– расположение бластомеров на стадии 8-клеточного эмбриона *P. alecthini* в связи с различной формой яиц.

***Hexameris stepposis.***

Яйцекладка и эмбриональное развитие происходят в слоях почвы. По строению яиц, количеству и распределению желтка в них *H. stepposis*

не отличается от *H. albicans*. Однако форма яиц, как правило, более удлинённая, а их размеры значительно меньше (0,080x0,113 мм).

Дробление яйца полное, неравномерное, билатерального типа. Наступает первое деление к началу вторых суток. Начальные этапы дробления яйца не отличаются от описанного для *H. albicans* (рис. 1.7в). Более того, оно значительно строже отвечает промежуточному типу дробления. Существенные различия обнаруживаются, начиная со стадии 6-клеточного эмбриона, когда первым делится не  $P_2$ , а EM на E - задний и передний M. Примечательно, что подобный ход дробления лишь изредка обнаруживается и у *H. albicans*, а для *H. stepposis* он является уже единственным и характерным. Через короткий промежуток времени  $P_2$  делится на дорсальный  $P_3$  и задний C. Ещё через час приступает к делению бластомер b, образуя bI, bII; bII тут же уходит на правую сторону яйца, а bI - на дорсальную. Затем делится a,  $\alpha$  и  $\beta$  на соответствующие производные бластомеры: aI, aII;  $\alpha$ I,  $\alpha$ II;  $\beta$ I,  $\beta$ II. Образуется стадия 12-клеточного эмбриона.

Гастрюляция происходит путем погружения части клеток с вентральной стороны эмбриона на 11 сутки. Окончательно «стадия головастика» формируется на 14 сутки. На 19 сутки эмбрион, свернутый в два оборота, начинает проявлять активные движения. Дальнейший рост эмбриона прослеживается до 23 суток (к этому времени он свернут в 5 оборотов), а затем, 2-3 недели спустя, наступает первая линька. Выход личинки-2 в открытую внешнюю среду может значительно задерживаться и происходит, нередко, лишь на 80 день после откладки яйца.

Отклонений, а также индивидуальной изменчивости в дроблении бластомеров нами не отмечено. Аномальные яйца встречаются очень редко (до 5 %) и принадлежат, обычно, старым самкам, заканчивающим яйцекладку. По внешнему виду нежизнеспособные яйца отличаются значительным перивителлиновым пространством; угловатой неровной конфигурацией желтка, малым его количеством и ненормальной окраской (просветления или побурения бластоцеля).

### ***Terromermis brevis.***

Паразитирует преимущественно в почвенных беспозвоночных, поэтому все фазы и стадии жизненного цикла, в том числе и

паразитическая, протекают в пределах почвы. Яйца почти шарообразные, гомолецитальные. Размеры яиц от 0,060 x 0,090 до 0,090 x 0,128 мм.

Дробление яйца полное, неравномерное, билатерального типа. Неравенство бластомеров АВ и  $P_1$  бывает весьма существенным. Наступает дробление, обычно, к концу вторых суток со времени откладки яйца. Начальные стадии дробления бластомеров и образование ими ромбовидной фигуры строго отвечают промежуточному типу дробления (рис. 1.7а). Шестиклеточная стадия образуется после деления почти в сагиттальной плоскости бластомеров А на а и  $\alpha$ ; В на в и  $\beta$ . За ними вентральный бластомер ЕМ делится почти поперечно на М и Е, после чего  $P_2$  образует  $P_3$  и С. Затем происходит ряд делений производных А и В в такой же последовательности и в таком же плане, как это было описано для *H. albicans*.

Гастрюляция происходит путем эпиболии на 22 сутки, а на 27 сутки формируется стадия «головастика». На 33 сутки заметно движение эмбриона, свернутого уже в три оборота. Дальнейший рост эмбриона нами не наблюдался. Выход инвазионной личинки-2 в открытую внешнюю среду происходит лишь в конце третьего месяца.

Индивидуальной изменчивости в дроблении бластомеров нами не отмечено. Однако нередко приходилось встречать аномальные яйца, которые либо не развивались вообще, либо их развитие не завершалось формированием личинки-1. Так, в процессе первого деления зафиксировано образование параллельно с бластомерами АВ и  $P_1$  от 1 до 3 мелких бластомеров-спутников, которые при последующих делениях больше не дробились (рис. 1.6). Отмечены случаи, когда после первого деления бластомер АВ продолжал интенсивно дробиться, а задний бластомер  $P_1$  так и не приступал к дроблению (рис. 1.6). Аномальные яйца откладываются, как правило, старыми самками и составляют часто 10-20 % всех отложенных яиц. У старых самок также наиболее выражена изменчивость размеров яиц.

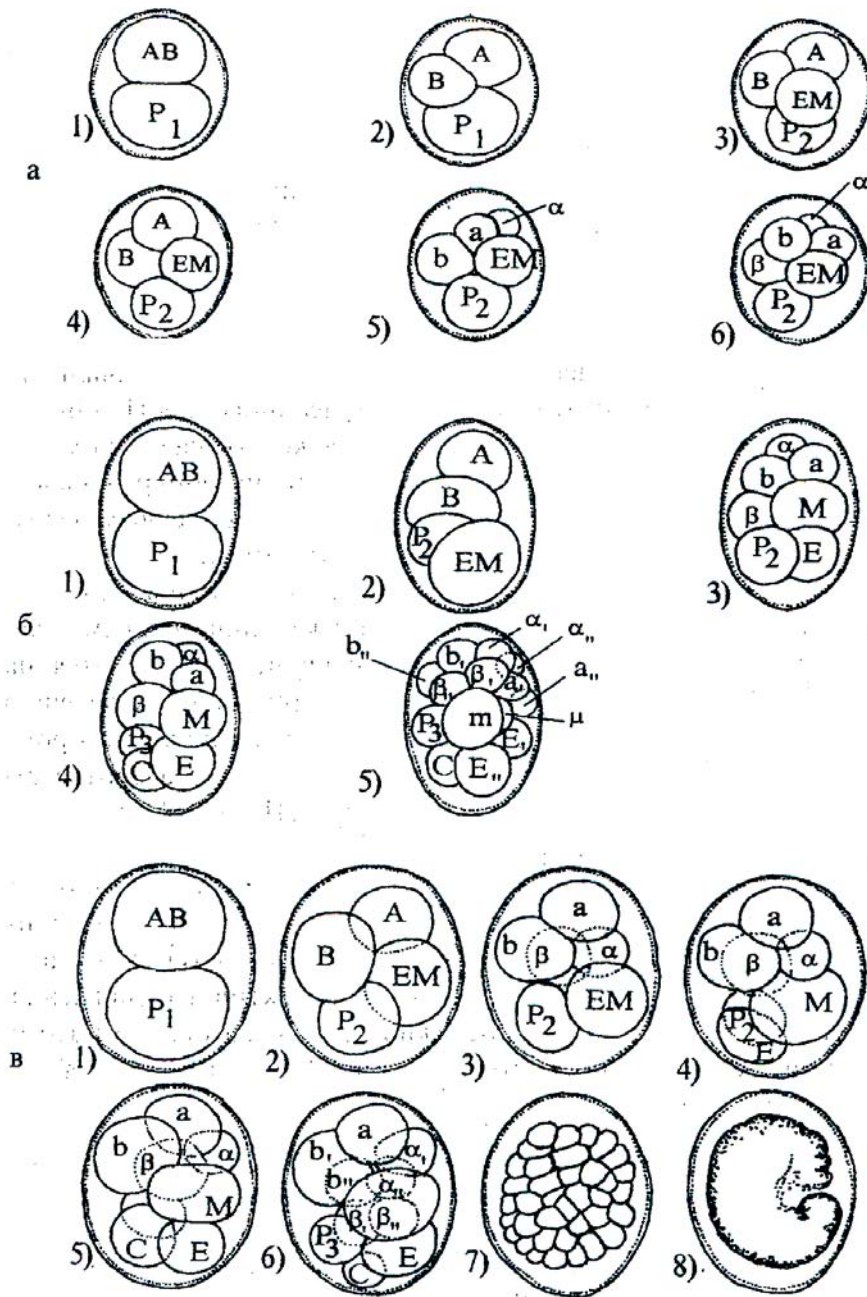


Рис. 1.7. Последовательные стадии дробления яйца у различных видов мермитид.

- а – *Terromermis brevis*;
- б – *Psammermis alechini*;
- в – *Hexamermis steposis*.

### *Psammomermis alechini.*

Паразитируют в личинках пластинчатоусых (хрущи), обитающих в почве. Таким образом, все фазы и стадии развития, в том числе и паразитическая, протекают исключительно в пределах почвы. Форма яиц очень изменчива: от шаровидных до эллипсовидных; обычно преобладают шарообразные или слегка удлинённые яйца. Оболочки яиц очень тонкие. Яйца гомолецитальные, с меньшим количеством желтка, чем у предыдущих видов; перивителлиновое пространство выражено незначительно. Размеры яиц колеблются в пределах от 0,075 x 0,090 до 0,105 x 0,120 мм.

При температуре 18 - 20° дробление на два бластомера начинается к концу первых суток с момента откладки яйца. Первое деление происходит в поперечной плоскости, образуется примерно два разновеликих бластомера. Бластомер АВ, как и у предыдущих видов, лежит на будущем переднем конце зародыша и раньше приступает к новому делению. Второй бластомер Р<sub>1</sub> делится несколько позднее. Второе деление дробления яиц, имеющих удлинённую форму происходит в слегка наклоненной плоскости поперечной оси. Бластомер АВ даёт переднюю клетку А и заднюю В. Бластомер Р<sub>1</sub> тоже делится на переднюю ЕМ и заднюю Р<sub>2</sub>. Получившиеся четыре бластомера выраженного ромба не образуют, а вытягиваются как бы изогнутой линией. У шаровидных яиц стадия ромба образуется совершенно так же, как и у *H. brevis* (рис. 1.7б). В дальнейшем плоскости деления лишь приблизительно можно охарактеризовать как поперечные или сагиттальные, часто они проходят несколько косо. Через 3-4 часа наступает новое деление. Первым из четырех бластомеров делится А на правый а и левый α. Вслед за ним в сагиттальной плоскости бластомер В делится на b и β. Бластомер ЕМ делится поперечно на переднюю клетку М и на заднюю Е. В это время бластомер Р<sub>2</sub> находится на стадии нового деления. После митоза получают дорсальный бластомер С и вентральный Р<sub>3</sub>. Затем происходит ряд делений производных А и В в такой же последовательности и в таком же плане, как это имеет место у других рассмотренных выше видов.

Гастрюляция происходит путем эпиболии на 20-е сутки; стадия «головастика» образуется на 22-е сутки. Рост эмбриона прослеживается до 28-х суток. После первой линьки личинки-2 выходят из яйца в открытую внешнюю среду на 40 - 41-е сутки.

Таким образом, тип раннего дробления удлинённых и шарообразных яиц у *Ps. alechini* несколько отличается. Если для вторых характерен выраженный промежуточный тип раннего дробления, то у первых имеется тенденция к линейному типу дробления. Количество аномальных яиц нередко превышает 30%.

***Octomyomermis itascensis.***

Паразитирует в беспозвоночных из нетекущих водоемов (озера, пруды). Яйца удлинённые (0,060 x 0,090 мм). Оболочка тонкая, двухслойная. Цитоплазма с крупными белковыми гранулами, более заметными в только что отложенных яйцах. Через 3 часа содержимое яйца темнеет и приобретает почти гомогенную структуру.

При температуре 23°C развитие начиналось на вторые сутки после откладывания яиц, В результате первого деления, поперечного по отношению к длинной оси яйца, образуется два приблизительно равновеликих бластомера: передний АВ и задний P<sub>1</sub>. В дальнейшем передне-задняя ось зародыша почти совпадает с длинной осью яйца. Через 2 - 3 часа наступает второе деление. Первым делится задний бластомер P<sub>1</sub>. Образовавшиеся бластомеры EM и P<sub>2</sub> лежат под углом к длинной оси яйца. Через 10 минут приступает к делению передний бластомер АВ, почти перпендикулярно к задней паре бластомеров. После взаимного перемещения по дорсальной стороне и смещения бластомера В на правую сторону яйца, а P<sub>2</sub> -на левую, образуется ромбовидная фигура. Образование стадий трех- и четырехклеточного эмбриона протекает очень быстро и заканчивается за один час. Через два часа наступает новое деление. Первым из четырех бластомеров делится А на правый а и левый α. Вслед за ним в сагиттальной плоскости бластомер В делится на b и β, располагающиеся дорсально по сторонам от P<sub>2</sub>. Образуется стадия шестиклеточного билатерального зародыша (рис. 1.8). Первым из задней пары бластомеров поперечно делится EM на передний М и задний Е. В это время один из дорсальных бластомеров b сдвигается на правую сторону яйца, располагаясь над Е и P<sub>2</sub>. Еще через 2 - 3 часа бластомер P<sub>2</sub> делится на дорсальный С и вентральный PЗ. После дробления четырех передних бластомеров на aI, aII; αI, αII; b, bII; βI, βII завершается образование 12-клеточного эмбриона.

Гастрюла, как и у многих других нематод, эпиболического характера. В результате эпиволии хвостовой конец оказывается

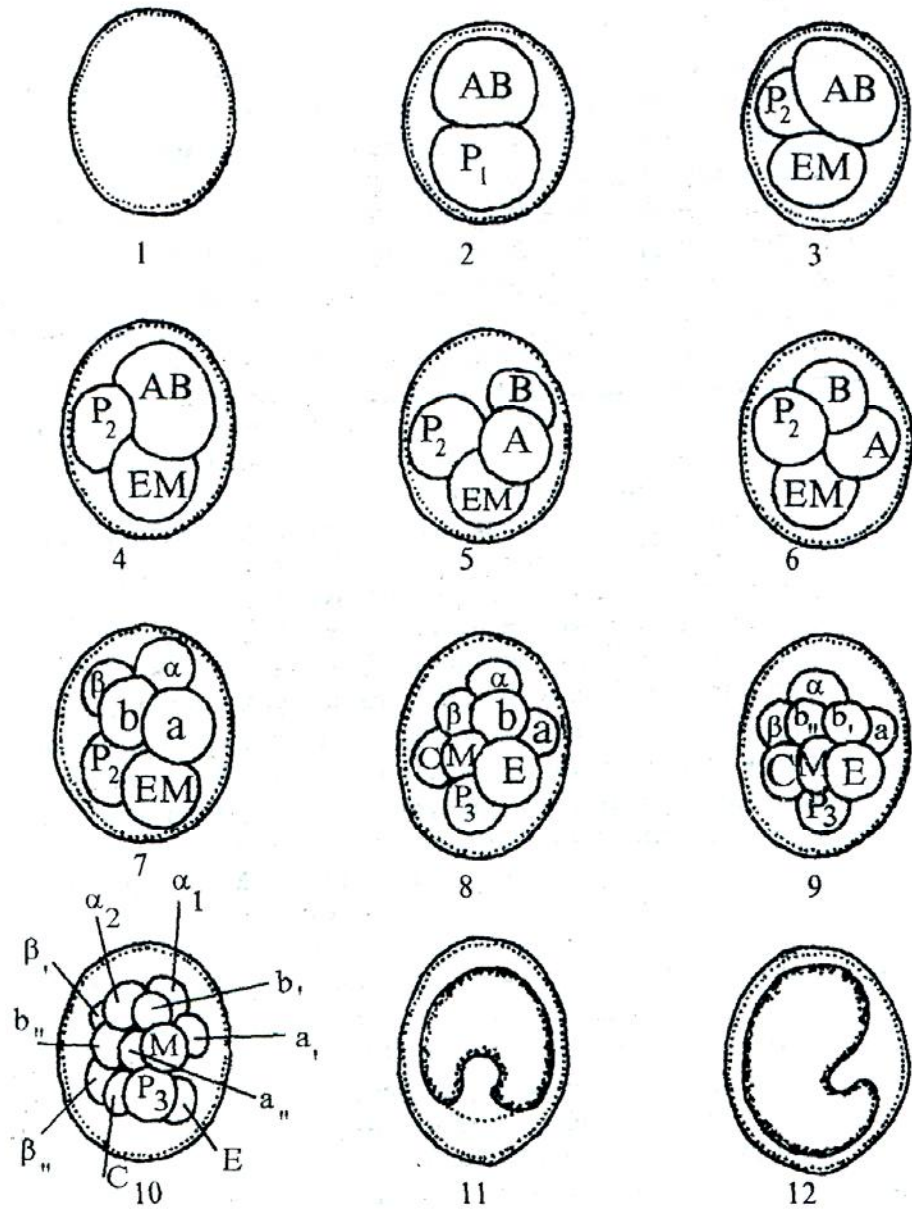


Рис. 1.8. Последовательные стадии дробления яйца у *Octomermis itascensis*

суженным и подогнутым на брюшную сторону, в то время как клетки широкого переднего конца нарастают вперед; образуется стадия «головастика».

На десятые сутки сформированная личинка-1 начинает интенсивно вращаться в яйце. После линьки образовавшаяся личинка-2 покидает оболочку яйца на 17 сутки со времени откладки.

Таким образом, дробление яйца *O. itascensis* относится к билатеральному типу, полное, неравномерное. Начальные стадии дробления яйца очень своеобразные и не относятся ни к одному из четырех основных типов дробления нематод. Они несколько напоминают начальный ход дробления яйца у *Prionchulus*, описанный Дроздовским (1969).

Вид резко выделяется по сравнению с другими рассмотренными выше значительным количеством нежизнеспособных яиц (более 50%). Возможно, что в данном случае причиной является незначительное количество самцов (3 самца на 100 самок), поэтому самки откладывали неоплодотворенные яйца. Подтвердить данное предположение трудно, т. к. все собранные для исследования самки были половозрелыми и в условиях лаборатории сразу же приступили к откладке яиц. При этом отмечена интересная особенность: пока самки содержались вместе, более 80 % отложенных яиц нормально развивались и из них образовались инвазионные личинки-2. Самки, рассажённые поодиночке для определения плодовитости, откладывали яйца, которые так и не приступили к дроблению, т. е. оказались нежизнеспособными.. Количество жизнеспособных яиц при совместном содержании самок постоянно снижалось и к концу опытов упало до 50 %.

Подводя итог проведенным эмбриологическим исследованиям, необходимо в первую очередь отметить, что при общем принципиальном сходстве эмбриогенеза виды из различных экологических групп парамермитид существенно различаются между собой по скорости развития эмбрионов, последовательности и темпам дробления и ряду других особенностей. Дробление яиц парамермитид относится к билатеральному типу, полное, неравномерное. У всех исследованных видов в результате первого дробления образуется два неравных бластомера, большим из которых всегда является передний АВ. У сухоходольных видов первым разделяется передний АВ, затем задний Р<sub>1</sub>. У видов из нетекущих водоемов (*O. itascensis*) первым делится задний Р<sub>1</sub> и вторым - передний АВ. Различия в ходе дробления яйца, обнаруживающиеся уже на стадии 2-3 бластомеров, по мнению Дроздовского



(1968), указывают на принадлежность видов не только к разным родам, но и к разным подсемействам и даже семействам. Различия в ходе дробления на стадии 5 - 6 бластомеров, обнаруженные у видов из рода *Nexameris* свидетельствуют о необходимости проведения тщательной ревизии данного рода. Для сухоходольных видов в общем характерен промежуточный тип начального дробления яйца, отмеченный у многих представителей отряда *Rhabditida*. У *O. itascensis*, обитающего в нетекущих водоемах, тип начального дробления яйца напоминает начальный ход дробления у *Prionchulus*, описанный Дроздовским (1969). Отмеченное свидетельствует о филогенетической молодости парамермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, по сравнению с видами из сухоходольных местообитаний.

### **Влияние температуры на эмбриональное развитие**

Помимо рассмотренных характеристик, значительный интерес представляет определение скорости дробления яйца, т. е. сроков наступления отдельных стадий развития в определенных условиях среды. Оказалось, что температурные пороги развития и сумма эффективных температур, необходимых для завершения эмбрионального развития, также своеобразны для видов парамермитид из различных экологических групп. В таблице 1.6 приведены сроки наступления отдельных стадий развития, значения порогов эмбрионального развития и суммы эффективных температур, определенных по формуле Блунка.

Средняя суточная температура за период эмбрионального развития во всех без исключения случаях была равна 17°C.

Как видно из таблицы 1.6 темпы дробления яиц у видов из различных экологических групп парамермитид неодинаковы. Начало дробления наблюдается обычно в течение первых трех суток, Наиболее ранние сроки первого деления зафиксированы для паразитов беспозвоночных из временных водотоков и водоемов. На протяжении уже первых суток эмбриональное развитие этих видов достигает стадии четырех бластомеров, образующих ромбическую фигуру. У паразитов из наземных, почвенных и типично водных беспозвоночных первое деление осуществляется на вторые, а иногда и на третьи сутки; характерная для нематод стадия ромба образуется у них только к концу третьих, началу четвертых суток. Для последующих стадий развития характерен темп первых делений: наиболее рано (на 6-20 сутки) стадии сформированного эмбриона достигают виды, паразитирующие в

Таблица 1.6

Темпы дробления и сумма эффективных температур, необходимых для эмбрионального развития парамермитид из различных экологических групп

№ пп	Виды мермитид	Количество дней, необходимых для завершения стадии					Порог развития	Сумма эффективных температур	
		начало дробления	стадия ромба	гастроула	эмбр в 1 оборот	эмбр. в 3 и более оборотов			выход лич.-2 из яйца
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных									
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	2	3	25	30	35	110	1	1760
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	2	3	14	20	25	125	1	2000
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	2	3	11	14	22	80	1	1240
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных									
4.	<i>Terromermis brevis</i>	3	4	22	27	33	90	1	1440
5.	<i>Psammomermis alechini</i>	1	2	20	22	25	40	4	640
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов									
6.	<i>Amphibiomermis rivalis</i>	1	1	6	7	10	14	5	154
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	1	2	11	14	20	87	5	957
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	1	1	7	8	10	12	5	132
9.	<i>Eurymermis tuberculata</i>	1	1	6	7	9	10	5	110
10.	<i>Eurymermis latebrosa</i>	1	1	4	5	6	8	5	88
11.	<i>Terromermis artjukhovskii</i>	1	1	6	8	10	20	5	220
12.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	1	1	5	7	9	13	5	143
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов									
13.	<i>Gastromermis viridis</i>	2	3	20	28	30	31	5	341
14.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	3	4	8	10	13	20	5	220
15.	<i>Paramermis ascaroides</i>	3	4	20	28	30	90	5	990

беспозвоночных из временных водоемов и водотоков; у видов из суходольных и типично водных беспозвоночных эти сроки примерно равны 28 - 35 суткам (табл. 1.6). Сроки выхода личинки-2 из яйца сильно варьируют как у различных экологических групп мермитид, так и в пределах одного вида. Почти сразу же после первой линьки личинки-2 отрождаются из яиц у видов, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных и временных водотоков и водоемов. Однако, и среди этих видов имеются исключения (*A. litoralis*, *T. artjukhovskii*, *P. ascaroides* и др.), когда разрыв между окончанием эмбрионального развития (эмбрион прекращает рост в длину и линяет, после чего хорошо заметным становится «ротовое копьё») и отрождением личинок-2 составляет от 10 до 60 и более суток.

Среди парамермитид, паразитирующих в наземных и почвенных беспозвоночных, такой разрыв является обязательным и достигает у отдельных видов от 15 (*Ps. alechini*) до 100 и более суток.

Темп эмбрионального развития всецело зависит от температуры среды, в которой оно протекает. Нижний порог эмбрионального развития для видов, паразитирующих в наземных и почвенных беспозвоночных, равен 1°; для паразитов беспозвоночных из временных водотоков и водёмов он выше и достигает в среднем 5°. Температура в 5° замедляет, а температура в 25 - 27° ускоряет эмбриональное развитие примерно в два раза. Однако, в условиях температур, соответствующих верхнему (27 - 30°) и нижнему (1 - 5°) порогу, развитие полностью не завершается. При температуре 5° оно идет только до стадии 12 - 14-клеточного эмбриона (30 сутки развития), а дальше полностью прекращается. Такие яйца, перемещенные в более высокие температуры (20°) спустя 60 дней уже не проявляют больше признаков жизни. При температуре 27° яйца лопаются в фазе эмбриона, свернутого в три оборота (до линьки), вышедшие личинки-1 оказываются нежизнеспособными.

Сумма эффективных температур высшего своего предела достигает у видов, паразитирующих в наземных и почвенных беспозвоночных (640 - 2000°). У паразитов из водных беспозвоночных она значительно ниже и колеблется обычно от 88 до 340°, однако, у некоторых видов из этой группы (*A. litoralis*, *P. ascaroides*) ее значение может достигать и более 900°.

## **Стадия инвазионной личинки-2**

Как отмечалось ранее, у Mermithidae личинка-2 оболочки яйца в открытой внешней среде не покидает и образует так называемую покоящуюся стадию. Единственно возможный путь заражения хозяев этими нематодами - пероральный: яйца заглатываются хозяином вместе с кормом в процессе питания (пассивное заражение). Отрождается личинка-2 из яйца только в кишечнике хозяина, откуда уже активно проникает в полость тела.

У Paramermithidae личинка-2 выходит из яйца в открытую внешнюю среду (слои почвы или дно водоёмов и водотоков). Заражение хозяев возможно как активное, так и пассивное. Суходольные парамермитиды заражают хозяев только активно. Парамермитиды из водных местообитаний заражают хозяев преимущественно пассивно, путем заглатывания личинок-2 в процессе питания, но для ряда видов зафиксировано и активное, перкутанное заражение хозяев.

## **Особенности строения личинки-2**

Размеры тела личинки-2 у различных видов парамермитид колеблются в значительных пределах. Так, личинка-2 обитателя постоянных водоемов *Gastromermis* sp. почти в 25 раз уступает по длине тела личинке-2 суходольного вида *Hexameris albicans* (табл. 1.7). В общем для всех суходольных видов активно, перкутанно заражающих хозяев, свойственна относительно большая длина тела личинок-2 (1,300 - 3,700 мм). У видов, паразитирующих в беспозвоночных из временных водотоков и водоемов, личинки-2 имеют как бы средние размеры (0,288 - 1,932 мм). Выделяются своей стабильностью диаметры тела на середине у личинок-2 различных видов, которые очень слабо коррелируют с общей длиной тела. Зависимость длины хвоста от общей длины тела прослеживается явственнее - более подвижные личинки-2 суходольных видов имеют и большую длину хвоста.

Сравнительная характеристика инвазионных личинок-2  
парамермитид из различных экологических групп

№ пп	Виды мермитид	Размеры тела в мм			
		длина тела	диаметр тела	длина копья	длина хвоста
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных					
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	1,300	0,016	0,022	0,100
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	3,700	0,036	0,038	0,966
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	1,376	0,019	0,032	0,102
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных					
4.	<i>Terrormermis brevis</i>	0,855	0,022	0,032	0,049
5.	<i>Psammomermis alechini</i>	0,514	0,016	0,016	0,080
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов					
6.	<i>Amphibiomermis rivalis</i>	0,288	0,013	0,019	0,048
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	1,932	0,013	0,038	0,0112
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	0,896	0,013	0,016	0,038
9.	<i>Eurymermis latebrosa</i>	0,736	0,013	0,045	0,064
10.	<i>Eurymermis sp. I</i>	0,384	0,010	0,013	0,032
11.	<i>Terrormermis artjukhovskii</i>	0,638	0,019	0,029	0,019
12.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	0,352	0,016	0,042	0,026
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов					
13.	<i>Gastromermis sp. I</i>	0,160	0,006	0,011	0,016
14.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	0,580	0,013	0,013	0,020
15.	<i>Paramermis ascaroides</i>	0,256	0,016	0,016	0,022

Целесообразно заметить, что у мермитид, обладающих внекишечным пищеварением, пищеварительная система сильно редуцирована, и только у инвазионных личинок-2 сохранились визуально хорошо отличимые следы границ трех отделов кишечника: передней, средней и задней кишки (рис. 1.9 а, б, в).

Специализированным аппаратом на стадии личинки-2 у мермитид является так называемое «ротовое копьё», способствующее проникновению паразита в полость тела хозяина (рис. 1.9 а). В отечественной и зарубежной литературе названный аппарат именуется различно (ротовое копьё, одностиль, стилет и т. д.), в чем проявляется полное незнание и неисследованность его филетических связей. Мы именуем данный аппарат

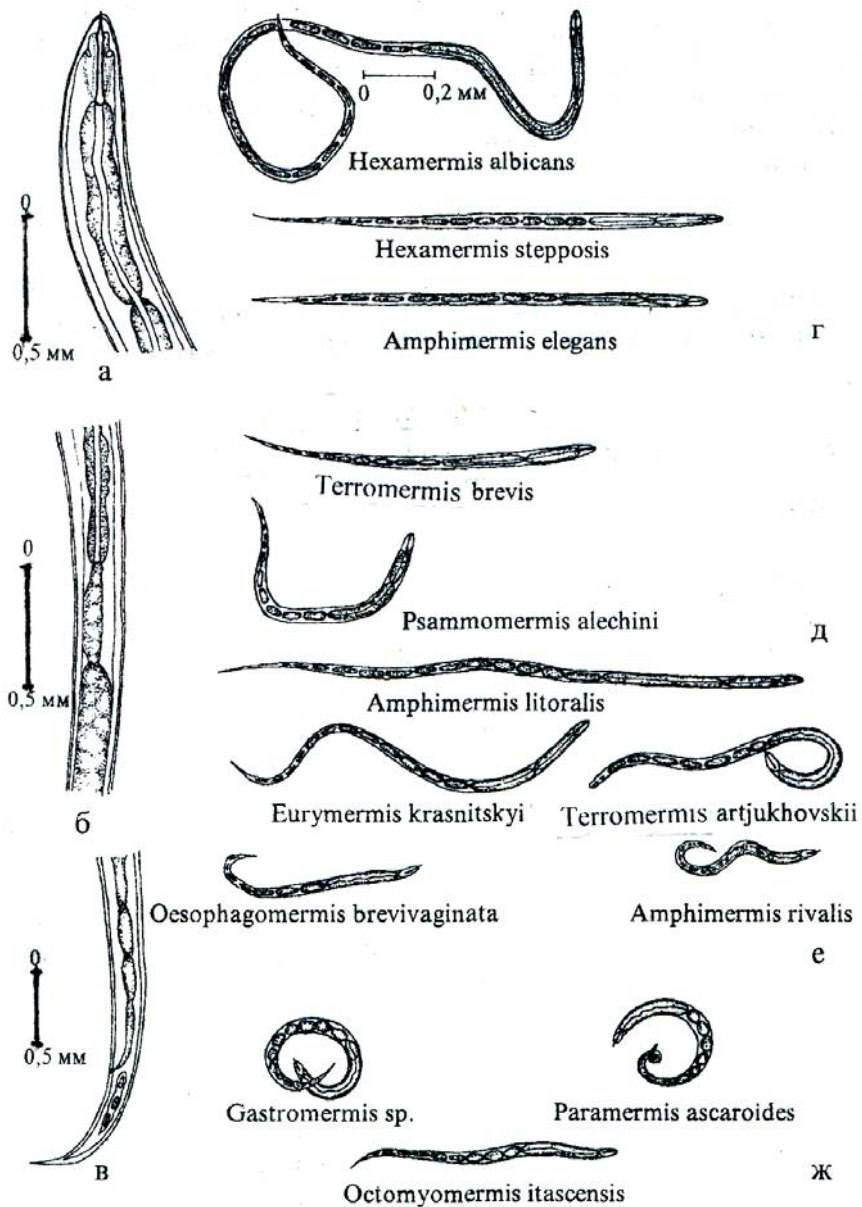


Рис. 1.9. Форма и относительные размеры личинок-2:

- а – передний конец тела личинки-2;
- б – участок тела на уровне средней кишки;
- в – хвостовой конец тела;
- г – паразиты наземных беспозвоночных;
- д – паразиты почвенных беспозвоночных;
- е – паразиты беспозвоночных из временных водоёмов;
- ж – паразиты беспозвоночных из постоянных водоёмов.

стиллетом, т. к. именно это название отвечает его морфоанатомической сути. Более подробно вопрос будет рассмотрен в главе по филогении мермитид.

Размеры стилета у исследованных нами видов колеблются в относительно небольших пределах: 0,011 - 0,045 мм (табл. 1.7). Обычно большим стилетом характеризуются виды, имеющие и более крупных личинок-2. Однако прямой и четкой зависимости между размерами личинок-2 и их стилетом все же не наблюдается. Так, личинка-2 *Oesophegomerms brevivaginata* при общей длине тела 0,352 мм имеет стилет даже несколько больший, чем превышающая её по размерам в 10 раз личинка-2 *Hexamerms albicans*. Подобные примеры не составляют редкое исключение (табл. 1.8). По-видимому, размеры стилета паразитов скорее зависят от толщины и строения покровов тела их хозяев. Не случайно нижний предел размеров стилета личинок-2 встречается у видов, заражающих хозяев перорально, пассивным способом.

Таблица 1.8

Сравнительная характеристика инвазионных личинок-2  
парамермитид из различных экологических групп

№ пп	Виды мермитид	Размеры тела в мм			
		длина тела	диаметр тела	длина копья	длина хвоста
1	2	3	4	5	6
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных					
1.	<i>Amphimerms elegans</i>	1,300	0,016	0,022	0,100
2.	<i>Hexamerms albicans</i>	3,700	0,036	0,038	0,966
3.	<i>Hexamerms stepposis</i>	1,376	0,019	0,032	0,102
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных					
4.	<i>Terromerms brevis</i>	0,855	0,022	0,032	0,049
5.	<i>Psammomerms alechini</i>	0,514	0,016	0,016	0,080
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов					
6.	<i>Amphibiomerms rivalis</i>	0,288	0,013	0,019	0,048
7.	<i>Amphimerms litoralis</i>	1,932	0,013	0,038	0,0112
8.	<i>Eurymerms krasnitskyi</i>	0,896	0,013	0,016	0,038
9.	<i>Eurymerms latebrosa</i>	0,736	0,013	0,045	0,064
10.	<i>Eurymerms sp. I</i>	0,384	0,010	0,013	0,032
11.	<i>Terromerms artjukhovskii</i>	0,638	0,019	0,029	0,019
12.	<i>Oesophagomerms brevivaginata</i>	0,352	0,016	0,042	0,026
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов					
13.	<i>Gastromerms sp. I</i>	0,160	0,006	0,011	0,016
14.	<i>Octomyomerms itascensis</i>	0,580	0,013	0,013	0,020
15.	<i>Paramerms ascaroides</i>	0,256	0,016	0,016	0,022

Изменчивость размеров тела личинок-2 в пределах конкретных видов может быть также огромной. Индивидуальная изменчивость длины тела инвазионных личинок-2 от одной самки, а также зависимость их размеров от размеров самки, из яиц которой они отродились, показаны в таблице 1.9.

Таблица 1.9

Изменчивость длины тела личинок-2 в связи с длиной тела половозрелых самок, из яиц которых они образовались

Вид и длина тела самок	Длина тела личинок-2 в мм			
	мин.	макс.	средняя	%
<i>Hexameris albicans</i>				
L – 61 мм	0,480	0,930	0,750	13,2
L – 71 мм	0,510	0,840	0,697	10,8
L – 118 мм	0,510	0,930	0,663	15,0
L – 133 мм	1,200	2,460	2,000	15,7
L – 192 мм	2,280	2,730	2,314	12,0
L – 253 мм	3,300	3,540	3,438	12,5
<i>Octomyomermis itascensis</i>				
L – 21 мм	0,480	0,580	0,520	5,5
L – 37 мм	0,480	0,580	0,521	5,6
L – 45 мм	0,480	0,580	0,526	6,0

Коэффициент вариации длины тела личинок-2 от одной самки у *Hexameris albicans* не очень высокий и колеблется от 10,8 до 15,7%. Изменение длины тела личинок-2 этого вида, в зависимости от длины тела материнской особи, очень существенное. С увеличением длины тела самки в 2, 3, 4 раза, соответственно в такое же количество раз увеличивается и длина тела личинок-2. Размеры тела личинок-2 *Oesophegomeris brevivaginata* отличаются высокой стабильностью и практически не зависят от изменений материнских особей. Таким образом, изменчивость длины тела у инвазионных личинок-2 видов из суходольных местообитаний намного выше, чем у обитателей водоёмов. Объясняются такие отличия условиями открытой внешней среды, а также выработавшимися под их влиянием различными способами заражения хозяев (активный и пассивный способы).

#### **Локомоторная активность личинок-2 в открытой внешней среде**

Вышедшие из яиц в открытой внешней среде личинки-2 парамермитид проявляют различную активность. Совершая змеевидные движения, они скользят по пленке почвенной влаги, а также по влажной поверхности почвы



и растений; передвигаются по поверхности или между частицами субстрата дна водотоков и водоёмов и, наконец, лежат неподвижно на поверхности дна водоёмов. Локомоторная активность личинок-2, таким образом, неодинакова в различных средах и находится в прямой зависимости от собственной длины тела. По локомоторной активности в открытой внешней среде личинки-2 парамермитид разделяются нами на следующие четыре жизненные формы: высокоподвижные (обладают наступательной миграцией, т. е. выходят из почвы на дневную поверхность в поисках хозяев); среднеподвижные (активно передвигаются в поисках хозяев в слоях почвы на поверхности или в субстрате дна водоёмов); малоподвижные (прячутся над поверхностью дна водоёмов без заметных поступательных движений); неподвижные (лежат на поверхности или между частицами субстрата дна водоёмов).

Подвижные личинки-2 совершают как горизонтальные, так и вертикальные миграции. В почвенной среде преобладают передвижения по вертикали: отродившиеся из яиц высокоподвижные личинки-2 в поисках хозяев направлены двигаются вверх и выходят на дневную поверхность; среднеподвижные личинки-2 совершают движения вслед за большей влажностью и оптимальной температурой, по пути инвазируя хозяев. Таким образом, миграции личинок-2 парамермитид в почвенной среде, согласно Шульцу и Гвоздеву (1972), можно подразделить по их практическому результату на «защитные» и «наступательные». В водной среде любые миграции личинок-2 следует рассматривать как наступательные.

Даже совершая наступательные миграции, личинки-2 парамермитид не ведут направленного поиска хозяев, В наших опытах с 15 видами парамермитид присутствие хозяев в 1 см от личинок-2 не отражалось на поведении последних. Очевидно, в естественных условиях контакт паразита с хозяином носит скорее случайный характер. Личинки-2 парамермитид имеют амфиды (органы химического чувства), с помощью которых, по всей вероятности, и происходит контактное опознавание хозяев.

Активные передвижения в открытой внешней среде личинок-2 свойственны, безусловно, эволюционно более старым видам парамермитид, унаследовавшим высокую подвижность от своих свободноживущих предков.

## Пути и механизмы проникновения мермитид в хозяев

Пероральный путь проникновения гельминтов в организм хозяев наиболее широко распространен в природе (Шульц, Гвоздев, 1972). Таким путем заражают хозяев и все представители семейства Mermithidae, а также значительная часть Paramermithidae, обитающих в водной среде. Из нематод способностью к перкутанному внедрению обладают, главным образом, представители рабдитид, стронгилят и филяриат (Шульц, Гвоздев, 1972). К последнему списку следует отнести и все многочисленные виды Paramermithidae из сухоходольных местообитаний, а также виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных и частично постоянных водотоков и водоёмов. Механизм перкутанного заражения хозяев (*Chironomus anthracinus* Zett.) личинками-2 парамермитид (*Gastromermis rosea* Nagm., 1912) детально прослежен Вюлькером (Wulker, 1965). Этим автором установлены следующие последовательные этапы перкутанного проникновения: 1) парализация хозяина серией прикосновений к его кутикуле головного конца тела личинки-2; 2) змееобразные движения вбуравливания в неподвижного хозяина; 3) прохождение личинки-2 через отверстие в кутикуле, образовавшееся под влиянием резкого локального сокращения мускулатуры хозяина в избранной паразитом точке; 4) проникновение с помощью стилета далее в гемоцель хозяина. Как и мускулатура, сердце личинки хозяина в момент проникновения паразита обнаруживает сильные сокращения. Биохимическая природа вещества, оказывающая паралитическое действие на хозяина, осталась неизвестной.

Проведенные испытания перкутанного заражения хозяев (гусеницы непарного шелкопряда, челночницы зеленой, зимней пяденицы, личинки желудевого и лещинового долгоносика, колорадского жука, проволочников и др.) парамермитидами *Nexamermis albicans* и *Terrormermis brevis* показали, что перкутанное заражение возможно только в случае неповрежденных поверхностей тела хозяев. Личинки хозяев, кутикула которых была проколота препаровальной иглой, парамермитидами перкутанно не заражались. Наблюдаемый под микроскопом процесс заражения был следующим. Личинки-2 длительное время (до 1 часа) двигались вдоль тела хозяев, помещенных в воду, не прикасаясь к нему. Уколов и парализации хозяев не отмечено. Затем, резко приблизившись к хозяину, личинки-2 мгновенно исчезали с поля зрения. Проникновение личинок-2 в полость тела хозяина всегда происходило в районе дыхалец, а вполне вероятно, что и именно через них. Непосредственно в почве

механизм заражения хозяев личинками-2 парамермитид не был прослежен из-за невозможности прямого наблюдения. Таким образом, для парамермитид возможно предположить и респираторный путь инвазии.

### **Активный способ заражения хозяев**

Применительно к мермитидам под активным способом заражения понимается активный поиск личинками-2 хозяев и перкутанное или респираторное их внедрение в полость тела последних. Среди парамермитид данный способ заражения распространен довольно широко. Он является единственным способом заражения хозяев для парамермитид из сухоходольных местообитаний; свойственен большинству видов из временных и для некоторых видов из постоянных водотоков и водоёмов.

Выражен активный поиск хозяев у парамермитид из различных экологических групп неодинаково. У парамермитид, паразитирующих в наземных беспозвоночных, отродившиеся из яиц личинки-2 выходят за пределы почвы на дневную поверхность, активно разыскивают хозяев и инвазируют их. Заражение происходит непосредственно на поверхности почвы, а также на травянистой, кустарниковой и древесной растительности в периоды утренних рос или выпадающих теплых осадков. Сведения в литературе о выходе личинок-2 на поверхность почвы имеются для *Agameremis decaudata* ?(Cobb, 1926), предположительно для *Hexameremis ferghanensis* (Кирьянова и др., 1959), Велч (Welch, 1963) сообщает о инвазионных личинках *Amphimeremis bogongae* и *Hexameremis cavicola*, вползающих на свод пещеры и проникающих во взрослых особей бабочек (*Agrotis infusa*), пребывающих в состоянии покоя. С помощью воронки Бермана нам удалось обнаружить во мху на комлевой части стволов дуба личинок-2 *Amphimeremis elegans* и *Hexameremis albicans*, которые активно заражали находившихся еще здесь (после отрождения из яиц) молодых гусениц непарного шелкопряда. Столь высокую подвижность личинок-2 у этих видов обеспечивает сравнительно большая длина их тела, достигающая 1,5 - 4 мм. Таким образом, у данной экологической группы мермитид личинки-2 обладают выраженной наступательной миграцией.

У парамермитид (*Terrormeremis brevis*, *Psammomeremis alechini* и др.), паразитирующих в почвенных беспозвоночных, личинки-2 среднеподвижные. Они заметно уступают в размерах тела личинкам-2

предыдущей группы. Также при перкутанном или респираторном пути инвазии хозяев у них обнаруживаются лишь защитные миграции.

Аналогичную характеристику по данному кругу вопросов можно дать и ряду других видов, паразитирующих в беспозвоночных из временных и постоянных водотоков и водоёмов. Обладая средней (*Eurymermis krasnitskyi*, *Eurymermis latebrosa*, *Terrormermis artjukhovskii*, *Octomyomermis itascensis*), а порой и высокой (*Amphimermis litoralis*) подвижностью, они активно разыскивают хозяев и перкутанно их инвазируют. Миграции личинок-2 в водной среде следует относить к категории наступательных.

### **Пассивный способ заражения хозяев**

Под пассивным способом заражения понимается пероральный путь проникновения инвазионных яиц (покоящаяся стадия личинки-2), а также абсолютно неподвижных или парящих над поверхностью дна водоёмов, но не совершающих поступательных движений личинок-2 в хозяев в процессе их питания. Данный способ заражения свойственен всем представителям семейства Mermithidae и многим типично водным обитателям из семейства Paramermithidae (*Gastromermis* sp., *Paramermis ascaroides* и др.). Виды, пассивно заражающие хозяев, характеризуются высокой плодовитостью, быстрым созреванием яиц, большим числом синхронных яиц в матке (10 - 100%), мелкими яйцами и инвазионными личинками-2. Среди представителей семейства Mermithidae (*Mermis nigrescens*) и Paramermithidae (*Paramermis ascaroides*), пассивно заражающих хозяев, отмечается партеногенез. Пассивный способ заражения хозяев является вторичным и свойственен эволюционно молодым видам мермитид.

### **Продолжительность жизни личинок-2 в открытой внешней среде**

Возможная продолжительность жизни в открытой внешней среде в ходе исследований определялась на личинках-2, содержащихся в воде часовых стекол. Продолжительность жизни личинок-2 парамермитид из различных экологических групп, а также зависимость её от температурных условий среды показаны в табл. 1.10.

Продолжительность жизни личинок-2 парамермитид  
из различных экологических групп в связи  
с температурными условиями среды

№ пп	Вид парамермитид	Общая продолжительность жизни (дн.)		Продолжит. периода в инваз. способности в ОПТИМ. условиях
		t=16-20	t=5	
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных				
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	45	120	30
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	45	120	35
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	30	90	20
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных				
4.	<i>Terromermis brevis</i>	25	90	20
5.	<i>Psammmermis alechini</i>	40	180	30
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов				
6.	<i>Amphibiomermis rivalis</i>	15	-	10
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	30	-	25
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	15	-	10
9.	<i>Eurymermis latebrosa</i>	15	-	10
10.	<i>Eurymermis sp.</i>	10	-	7
11.	<i>Terromermis artjukhovskii</i>	25	-	20
12.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	10	-	7
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов				
13.	<i>Gastromermis sp.</i>	25	-	20
14.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	30	-	25
15.	<i>Paramermis ascaroides</i>	35	-	31

Продолжительность жизни личинок-2 в оптимальных условиях (близких к естественным) колеблется у различных видов парамермитид от 10 до 45 суток. Личинки-2 видов, паразитирующих в наземных беспозвоночных, могут оставаться живыми в условиях открытой внешней среды более месяца. Для других экологических групп парамермитид

характерна меньшая возможная продолжительность жизни личинок-2; так, у видов, паразитирующих в беспозвоночных из временных водотоков и водоёмов она равна в среднем лишь 15 суткам. Зафиксированный период возможной продолжительности жизни личинок-2 свидетельствует о сравнительной доступности хозяев для данных паразитов, а также подтверждает отсутствие у последних узкой специализации по отношению к хозяевам.

Общая возможная продолжительность жизни личинок-2 в значительной степени зависит от температурных условий среды. С понижением температуры до 5° продолжительность жизни личинок-2 может увеличиться почти в три раза. При низких температурах (5°) резко сокращается подвижность личинок-2 сухоходольных видов, и они на этот период теряют инвазионную способность. Личинки-2 видов, паразитирующих в водных беспозвоночных, при температуре 5° по истечении 15 суток совершенно теряют инвазионную способность и вскоре отмирают. Отмеченное свидетельствует о невозможности зимовки паразитов в стадии личинки-2.

Период инвазионной способности личинок-2 определялся путем периодических заражений хозяев особями, взятыми в различное время по вариантам опытов. Оказалось, что в среднем за 5 дней до полного отмирания инвазионная способность личинки-2 теряется. К этому времени личинки-2 резко замедляют движения, становятся совершенно прозрачными, вытягиваются во всю длину и вскоре отмирают. Малоподвижные и полностью неподвижные личинки-2 видов парамермитид, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водотоков и водоёмов, к концу периода инвазионной способности прекращают реагировать «фехтованием ротового копыя» на всевозможные раздражения и теряют свойственную для них позу «кольца» и «подковки», вытягиваясь во всю длину своего тела.

### **Миграции личинок-2 в организме хозяев**

Миграции гельминтов в хозяевах известны давно. Скрябиным и Шульцем (1940), а, затем Шульцем и Гвоздевым (1972) миграции гельминтов в беспозвоночных животных были выделены в особый третий тип миграций с подразделением на: а) миграции в олигохетах, ракообразных и насекомых; б) миграции в моллюсках.

Вопрос миграций личинок-2 в организме хозяев изучен недостаточно. Проникнув в полость тела хозяев, личинки-2 различных систематических и экологических групп мермитид ведут себя неодинаково: наблюдаются как простые, так и довольно сложные миграции. Следует особо подчеркнуть, что в хозяине мигрирует только личинка-2. После второй линьки и образования личинки-3 миграции прекращаются, начинается ее питание и быстрый рост. Предварительно миграции мермитид в хозяевах можно разделить на: 1) простые полостные; 2) сложные полостные; 3) циклические полостно-невральные.

В специально поставленных многочисленных опытах, главным образом с личинками вредных лесных насекомых, зараженных парамермитидами, удалось наблюдать исключительно простые полостные миграции. Проникнув в гемоцель хозяина через стенки кишечника (при пассивном заражении) или перкутанно, личинка-2 двигалась в направлении заднего или переднего концов тела к месту обычно кратковременной локализации, где вскоре линяла на паразитическую личинку-3 и приступала к питанию и росту. В гусеницах бабочек локализация происходила, как правило, в заднем конце брюшка, а в личинках жуков - в груди.

Пример циклической полостно-невральной миграции впервые детально описан Андреем Стрелковым (1964, 1972). Личинки-2 *Strelkovimermis singularis*, попав в полость тела хозяина (*Tendipes plumosus* L.), стремились внедриться в брюшную нервную цепочку, по которой в дальнейшем мигрировали в надглоточные ганглии, т. е. в мозг насекомых. Путь дальнейших миграций автором не был прослежен. Отмечается лишь, что личинки-2, не внедрившиеся в нервную систему, погибали. Подобный же тип миграций уже в завершенном виде описан Пойнаром (Poinar, 1968) для парамермитиды *Strelkovimermis leipsandra* в личинках насекомого *Diabrotica undecimpunctata*. По данному автору, нематоды, пройдя полость тела и внедрившись в нервную систему, развивались в одном из нервных ганглиев. После того, как они его перерастали по размерам, они оставались в невральной мембране, которая сильно растягивалась и разрывалась, освобождая нематод в гемолимфу. Таким образом личинка-3 попадала вновь в гемолимфу хозяина, где и заканчивала развитие.

В известной степени условно, из-за отсутствия конкретных указаний на ткани и органы, пересекаемые паразитом, к сложным полостным миграциям можно отнести пример миграции, приведенный Никлем (Nikle, 1972). Личинки *Perutilimermis culicis*, проникнув в полость тела хозяина

(*Aedes sollicitans* W.), внедрялись в его голову, но там не росли. Когда хозяин окукливался, нематоды перебирались в брюшной отдел его тела, но также не начинали увеличиваться в размерах до тех пор, пока комар не достигал стадии половозрелой особи.

Таким образом, простые полостные миграции личинок-2 наблюдаются преимущественно в тех случаях, когда паразитическая стадия завершается в личинках беспозвоночных (насекомых). При завершении паразитической стадии в половозрелых хозяевах наблюдаются сложные полостные и циклические полостно-невральные миграции паразитов.

### **Паразитическая фаза Хозяева**

Мермитиды паразитируют в полости тела представителей более чем 15 отрядов насекомых, в многоножках, пауках, ракообразных, а также в моллюсках, пиявках и других беспозвоночных (рис. 1.10). Характеризуя распространенность паразитизма мермитид в беспозвоночных, Рубцов (1972) отмечает: «Водные мермитиды паразитируют, по-видимому, во всех отрядах водных насекомых, а также в бокоплавах и моллюсках. На суше от мермитид свободны лишь мелкие трипсы, пухоеды и вши, вероятно благодаря их своеобразной специализации и особым местообитаниям». Подробные сводки о мермитидах в различных группах беспозвоночных регулярно публиковались Положенцевым (1950, 1952, 1953, 1954, 1956, 1956а, 1957, 1964, 1965, 1966, 1970). Анализ существующих материалов убеждает, что наряду с регулярной имеет место эпизодическая и даже случайная зараженность беспозвоночных этими паразитами. Рассмотрение списка видового состава регулярных хозяев показывает, что массовым мермитидным инвазиям подвержены беспозвоночные, имеющие в личиночных стадиях постоянный контакт с почвой, т. е. обитающие не высоко над поверхностью (травянистая и кустарниковая растительность, нижняя часть древесных стволов), на поверхности и непосредственно в горизонтах почвы. Среди водных хозяев регулярно заражаются мермитидами виды преимущественно донной фауны беспозвоночных, обитающих ближе к литоральной мелкой части водоемов. Некоторые типично сухоходольные хозяева (пчелы) заражаются во время питья воды. Постоянные хозяева мермитид



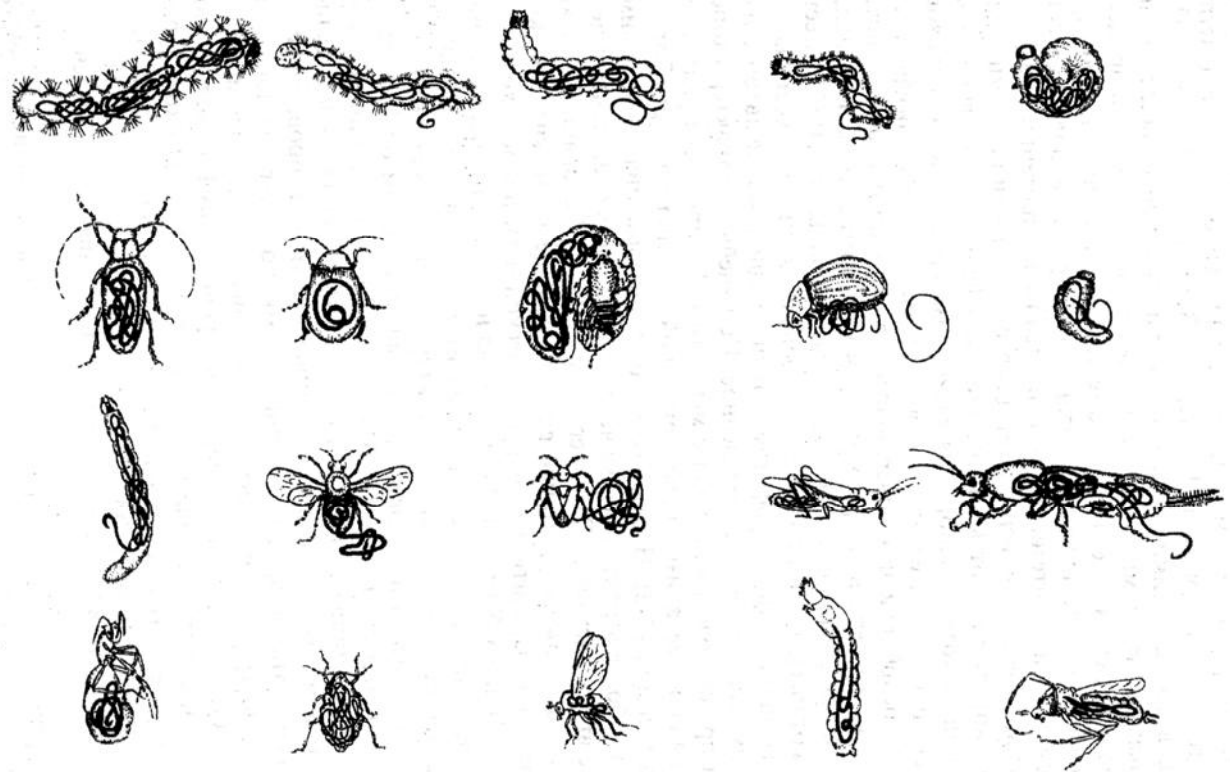


Рис. 1.10. Беспозвоночные, наиболее часто поражаемые мермитидами

обладают способностью давать периодические вспышки, а также образуют очаги массового размножения. Необходимым условием регулярной зараженности сухоподольных хозяев данными паразитами является высокая влажность открытой внешней среды и, в первую очередь, почвы. В отдельных географических районах, отличающихся повышенным количеством осадков (Украинские Карпаты), список видов хозяев мермитид много больший, и среди них чаще встречаются регулярные хозяева с обязательно высокой степенью очервленности.

В таблице 1.11 приводятся списки зараженных мермитидами насекомых вредителей дубрав из трех различных по влажности географических районов бывшего СССР (Украинские Карпаты, Центрально-Черноземные области, Днепропетровская область). Всего среди вредных насекомых дубрав этих районов, представленных, по сведениям Довнар-Запольского (1953), 769 видами фитофагов, из которых 163 вида имеют хозяйственное значение, паразитизм мермитид отмечен более чем в 70 видах, в том числе в Украинских Карпатах в 41, в ЦЧО - в 25 и в Днепропетровской области в 17 видах.

Таблица 1.11

Регулярность заражения мермитидами насекомых – вредителей дубрав  
из различных географических районов

Район иссле- дований	Заражение хозяев		
	регулярное	эпизодическое	случайное
Украин- ские Карпаты	Curculio glandium M., Curculio nucum L., Amphimallon solstitialis L., Ocnieria dispar L., Calymnia diffinis L., Operophtera brumata L., Hylophila prasinana L., Notodonta anceps E., Dolycoris baccrum L., Gryllotalpa gryllotalpa L.	Melasoma tremulae L., Melolontha melolontha L., Daseocheta alpium O., Scoliopteryx libatrix L., Biston stratarius H., Hibernia defoliaria L., Stilpnolia salicis L., Melacosoma neustria L., Caprocapsa splendana H., Phalera bucephala L., Pielodorus lituratus F., Ligus pratensis L.	Orchestes populi F., Magdalis armigera G., Phyllobiuspsittacinus G., Lignyodes enucleator P., Galerucella luteola M., Lytta vesicatoria L., Dasychira pudibunda L., Catacola fraxini L., Thalera latearia L., Abraxas sylvata S., Selenia tetralnaria H., Tortrix viridana L., Stauropus fagi L., Eriogaster lanestris L., Pyraera anastomosis L., Caliroa annulipes Kl., Lachnus roboris L., Coreus marginatus L., Agre coerulescens G.
<b>Всего:</b>	<b>10 видов</b>	<b>12 видов</b>	<b>19 видов</b>
Цент- рально- Черно- земные области	Curculio glandium M., Curculio nucum L., Melolontha hippocastani F., Ocnieria dispar L., Operophtera brumata L., Phalera bucephala L.	Amphimallon solstitialis L., Boarmia angularia T., Stilpnolia salicis L., Earias chlorana L., Malacosoma neustria L., Notodonta anceps E., Cimdex femorata L., Palomena plasina L., Gryllotalpa gryllotalpa L.	Byctiscus betulae L., Saperda populnea L., Dasychira pudibinda L., Gonodontis bidentata L., Ephyra annulata Dch., Therapis evonymaria Sch Caprocapsa splendana L., Tortrix viridana L., Hylophila bicolorana F., Thelaxes dryophila Schr.
<b>Всего:</b>	<b>6 видов</b>	<b>9 видов</b>	<b>10 видов</b>
Днепро- петров- ская область	Curculio glandium M., Curculio nucum L., Ocnieria dispar L., Operophtera brumata L.	Amphimallon solstitialis L., Pseudophia lunaris L., Scoliopteryx libatrix L., Malacosoma neustria L., Phalera bucephala L., Lygus gemelatus H.	Apoderus cotyli L., Lamia textor L., Phyllopertha horticola, Caprocapsa splendana, Vanessa antiopa L., Piezodorus lituratus F., Enoplops scapha F.
<b>Всего:</b>	<b>4 вида</b>	<b>6 видов</b>	<b>7 видов</b>

Таким образом, совершенно очевидно, что общее число видов насекомых-хозяев, в которых отмечен паразитизм мермитид, возрастает с увеличением количества выпадающих осадков в рассматриваемых районах. По всем регионам регулярно очервленные насекомые данной группы составляют около четверти видов, обнаруживающих паразитизм мермитид. Почти 35 % составляют виды эпизодически заражаемые. Обычно последние виды заражаются нематодами массово лишь в периоды своей наиболее высокой численности. От 40 до 50 % видов насекомых-хозяев рассматриваемого списка заражены паразитами абсолютно случайно. Повторные заражения их практически больше не фиксируются или же бывают весьма редкими. Экстенсивность заражения хозяев почти никогда не превышает 1 %. Среди этих насекомых преобладают виды, имеющие также случайный, временный контакт с почвой.

Уэлл (Welch, 1962) на первых местах по восприимчивости к мермитидам ставит мух, чешуекрылых, клопов и жуков; им приводится свыше 1200 указаний на паразитирование мермитид в 32 семействах только отряда жуков. Пойнар (Poinar, 1975a) на основании анализа литературных источников указывает на 3142 вида насекомых с известными случаями поражения их мермитидами. Лидером по количеству паразитируемых хозяев (многие сотни видов) является парамермитида *Nematermis albicans*, имеющая широкое географическое распространение. По данным Рубцова (1974) в наибольшей степени мермитидами поражаются двукрылые (251 вид хозяев и 69 видов паразитирующих в них мермитид), за ними следуют жесткокрылые, прямокрылые, чешуекрылые, перепончатокрылые, полужесткокрылые и т.д. отмеченный порядок не может претендовать на абсолютную объективность, он отражает лишь изученность вопроса к настоящему времени. Бесспорным остается одно – мермитидами массово поражаются беспозвоночные, имеющие длительный контакт с почвой или водой. И.А.Рубцов (1977) приходит к выводу, что большинство мермитид-полифагов в действительности являются сборными видами и состоят из близких видов-двойников. Подобный подход пока ничем не обоснован и в реальности может привести только к излишней синонимике. Гостальная специфичность для массовых и широко распространенных видов мермитид мало вероятна. Учитывая широкую географию, выраженную биотопическую локализацию очагов мермитид, политипическая видовая их структура вполне реальна.

Мермитид с полным основанием можно относить к полифагам, так как они способны инвазировать практически всех беспозвоночных, заселяющих с ними общую экологическую нишу. Как было показано ранее, некоторые сухоходольные мермитиды способны даже выходить за пределы почвы на дневную поверхность для инвазии хозяев. Отсутствие выраженной специфичности мермитид объясняется Рубцовым (1974) «...пассивным проникновением инвазионной личинки в кишечник хозяина...». Трудно согласиться с таким объяснением причинности полифагии, так как мермитидам свойственны как пассивные, так и активные способы заражения хозяев. Более того, пассивное заражение наоборот сужает круг хозяев, ограничивая его только видами, питающимися растениями и органическим субстратом, на которых в определенный момент находятся инвазионные яйца или слабо подвижные и неподвижные личинки-2. Предположительно, полифагия мермитид унаследована ими от свободноживущих предков - сапробионтов и закрепилась благодаря выраженной наиболее ярко у эволюционно древних видов растянутой яйцекладке и возможности относительно продолжительного существования инвазионной стадии в открытой внешней среде. Эволюционно молодые виды, с характерными для них более высокой плодовитостью; компактностью жизненных циклов; свойственным рядом видов партеногенезом, проявляют и более узкую специализацию по отношению к хозяевам (виды рода *Mermis* - паразиты, главным образом, прямокрылых насекомых и моллюсков; *Paramermis ascaroides* - паразит пчел; *Perutilimermis culicis* - паразит комара *Aedes salicivans* и др.).

Полифагия мермитид имеет, однако, свои пределы. Различным экологическим группам мермитид свойственна своя определенная группа хозяев, объединенных с ними общностью открытой внешней среды. В этом отношении, как образно замечает Никль (Nickle, 1974): «Обнаружив мермитиду в саранче, не стоит заниматься изучением многочисленных нематодных таксонов мермитид комара или комара-долгунца». В то же время ряд таких древних видов как, *Hexameris albicans*, паразитируют в насекомых, относящихся к различным отрядам, а также в представителях из других классов и даже типов беспозвоночных. По мнению Никла (Nickle, 1974), мермитиды, паразитирующие личинок насекомых, имеют больший круг хозяев, чем виды, завершающие развитие паразитической стадии в половозрелых насекомых.

При выраженной симпатричности видов мермитид в открытой внешней среде, не приходилось встречать в одной особи хозяина одновременно несколько видов этих паразитов.

### **Экстенсивность и интенсивность заражения хозяев**

Экстенсивность заражения целесообразно рассматривать для хозяев, регулярно и эпизодически заражающихся мермитидами. Колеблется экстенсивность заражения обычно в пределах 10-60 %, а в очагах массового размножения встречается и 100 % инвазированность хозяев (непарный шелкопряд, желудевый долгоносик, различные виды мошек, комаров, моллюсков и др.). В межвспышечные периоды уровень зараженности хозяев колеблется от 30 до 40 %. Зараженность сухоходольных хозяев обычно выражена локально, что является следствием малой подвижности мермитид, а вернее незначительным радиусом их индивидуальной активности. В центре отмечается наивысшая экстенсивность заражения, которая резко снижается к периферии очага паразитов. Между отдельными очагами паразитов (субпопуляции) существует фоновая зараженность, не превышающая обычно 5-10 %. В водных местообитаниях зараженность хозяев более равномерная по территории, хотя и так же, как на суходоле, выражено локальная. В общем экстенсивность заражения водных беспозвоночных считается более высокой и нередко достигает своих максимальных пределов порой в целых водоемах или же на значительных их участках. В водной среде организмы распределяются по территории более равномерно, а возможность переноса паразитов зараженными половозрелыми хозяевами на значительные расстояния приводит к образованию порой огромных по площади очагов мермитид.

Интенсивность заражения хозяев мермитид также различна. Количество особей паразитов в одной особи хозяина колеблется от 1 до 20 и более. Чем меньше размеры тела определенного вида паразита, тем более высокой отмечается интенсивность заражения его хозяев. Зависимость интенсивности заражения хозяев от размеров тела паразитов показана в табл. 1.12.

**Интенсивность заражения различных хозяев  
в зависимости от размеров тела половозрелых паразитов**

№ пп	Виды мермитид	Ср. размеры паразитов		Интенсивность заражения по видам хозяев (шт.)				
		сам-цы	сам-ки	непар-ный шелко-пряд	различ. виды совок	зим. пяде-ница	пря-мо-кры-лые	желу-девый долго-носик
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	43	110	1 - 15	1 - 6	1 - 3	1 - 5	-
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	52	140	1 - 16	1 - 8	1 - 3	1 - 7	-
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	20	33	-	-	-	1 - 12	-
4.	<i>Terromermis brevis</i>	7	18	-	-	-	-	1 - 37

В отдельных особях непарного шелкопряда может встречаться до 15 - 16 экземпляров таких крупных парамермитид, как *Hexamermis albicans* и *Amphimermis elegans*. С уменьшением размеров тела хозяев уменьшается и число особей мермитид, одновременно паразитирующих в них. Интенсивность заражения желудевого долгоносика, имеющего небольшие размеры тела, парамермитидой *Terromermis brevis* наивысшая и колеблется в пределах 1 - 37 особей в одном хозяине. Зависимость интенсивности заражения от условий открытой внешней среды и физиологического состояния хозяина будет показана в последующих главах.

### Поражаемые стадии хозяев

Мермитиды инвазируют хозяев на всех стадиях развития, исключая стадию яйца. Однако абсолютно большая часть хозяев (около 70-80 %) заражается обычно на стадии личинок первых возрастов. Так, непарный шелкопряд в основной массе заражается в стадии гусениц первого возраста, только что вышедших из яиц и находящихся еще в пределах так называемого «зеркальца» у комлевой части ствола деревьев. Завершается паразитическая стадия выходом постпаразитических личинок-4 из гусениц III - IV возрастов. Более поздние заражения подобных хозяев случайны, однако возможны; выход постпаразитической личинки-4 в таких случаях может происходить уже из половозрелых насекомых (имаго). Гусеницы зимней пяденицы заражаются преимущественно во втором, третьем возрасте, т. е. в период их активного

питания. Инвазия происходит активным путем в момент контакта гусениц в ночное или дневное время с напочвенным покровом или поверхностью почвы. Заканчивается паразитическая стадия до окукливания хозяина. Личинки желудевого долгоносика инвазируются парамермитидой *Tetromermis brevis* в последнем возрасте, когда они, закончив питание, покидают желуди и уходят в почву на окукливание. Паразитическая стадия очень быстротечная и завершается на той же стадии хозяина, на которой произошло и заражение. У колорадского жука заражаются личинки всех возрастов. Выход паразитов, в зависимости от времени инвазии, может происходить в равной степени из личинок, куколок и имаго хозяина. У мошек, по данным Рубцова (1974), поражаются также разные стадии развития их личинок от второй до последней (четвертой). При заражении старших возрастов личинок мошек, паразитическая стадия завершается в куколках, а нередко переходит и в имаго. По мнению Рубцова (1974), «такие паразиты, по крайней мере, у мошек, могут служить для расселения: они покидают взрослых насекомых в период яйцекладки». Парамермитида *Perutilimermis culicis*, по сообщению Никла (Nicle, 1974), заражает ранние стадии личинок *Aedes sollicitans*, но в них не развивается. Паразитическое развитие начинается и заканчивается уже в половозрелых комарах. Как в личиночных, так и в половозрелых стадиях развития могут заразиться мермитидами во время питания (пассивным путем) ряд прямокрылых, моллюски и другие беспозвоночные. О заражении половозрелых бабочек *Agrotis infusa*, находящихся в состоянии покоя на сводах пещер, парамермитидами *Amphimermis bogongae* и *Hexameris cavicola* сообщал Велч (Wilch, 1963). Паразиты очень быстро развивались в хозяевах и покидали упавшие экземпляры на дне пещеры.

### **Питание, рост и развитие мермитид в хозяине**

Питание, рост и развитие в хозяине начинается у мермитид после второй линьки, т. е. в стадии личинки-3. На основании изучения пищеварительной системы, главным образом, у свободных половозрелых, т. е. не питающихся уже особей, Мейснер (Meissner, 1857), Филиппев (1934) и ряд других авторов сделали заключение о внекишечном пищеварении и эндосмотическом питании мермитид. Рубцов (1967), изучавший строение пищеварительной системы у постпаразитических личинок-4 парамермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, собственно повторил выводы, сделанные предыдущими авторами. Построенная Рубцовым (на основании морфологических данных о

строении системы пищеварения личинок-3 и личинок-4) схема внекишечного пищеварения и эндосмотического питания содержит ряд спорных и необоснованных положений. Некоторые из них будут рассмотрены в настоящем разделе.

Внекишечное питание можно считать обоснованным только со времени публикации специальных биохимических исследований по данному вопросу Спасского, Окопного и Тодераш (1975). Указанными авторами установлена различная активность протеолитических ферментов у паразитической (личинка-3) и постпаразитической (личинка-4) стадий мермитид. Оказалось, что «активность липазы в экссудатах паразитических личинок в 7 раз выше, чем у постпаразитических, что свидетельствует о способности паразитических личинок мермитид расщеплять жироподобные вещества тканей хозяина». В противоположность этому, «...активность карбогидраз в экссудатах незначительна и находится примерно на одинаковом уровне у личинок обеих стадий. Последнее свидетельствует о ведущей роли протеолитических и липолитических ферментов в жизни паразитических личинок мермитид».

Синтез протеина, являющийся главным процессом биосинтеза в период развития нематод, изучен лишь для одного вида (*Mermis nigrescens*) Гордоном и Вебстером (Gordon and Webster, 1972). Проведенные этими авторами ультраструктурные исследования показали, что помимо синтеза протеина, необходимого в процессе роста паразита, в его трофозоме создаются запасы протеинов и липидов, обеспечивающих питание на период свободной жизни. Нематода не синтезирует свои протеины из протеинов лимфы и крови хозяина, она использует для этого широкий круг аминокислот, которые имеются в избытке в лимфе и крови хозяина. В зараженном хозяине ускоряется катаболизм протеинов его жирового тела и последующее выделение аминокислот в кровь и лимфу.

Абсорбирующая поверхность для активного переноса питательных веществ в трофозому ни кем у мермитид не исследовалась и не подтверждена. Определенные Рубцовым (1967) места «осмотического всасывания лизированных тканей хозяина» и дальнейший путь их трофозом - лишь предположение автора, экспериментально не подтвержденное. Не линейный характер скорости проникновения лейцина с меченым  $C^{14}$  в протеины указывает на наличие механизма весьма активной транспортировки (Gordon and Webster, 1972). Но, скорее всего, трансформация крови и лимфы наиболее вероятна всё же через трубку пищевода, на чём еще в свое время настаивал Штейнер (Steiner,



1925). Основанное только на осмосе кожное питание едва ли вообще возможно, так как мермитиды паразитируют в изотонической среде полости хозяина.

Штейнер (Steiner, 1925) настаивал на том, что пища принимается через пищевод, на сильном развитии этого органа у большинства мермитид. Отсутствие мускулатуры мешало Филиппеву (1934) считать пищевод насосывающим органом, каковым он является у других нематод. По мнению Мюллера (Muller, 1931), пищевод вообще не принимает, а выделяет какие-то вещества, являясь выделительным органом. Никто из названных и других авторов, рассматривавших этот вопрос в различное время, почему-то не допускал возможности иного механизма засасывания. Вполне правомочным может быть направленное движение крови и лимфы хозяина по кутикулярной трубке пищевода паразита на основе высокой степени смачиваемости выстилающей ее поверхности и оттока жидкости в стихозому. Рассмотрение этой гипотезы, учитывая особенности строения пищеварительной системы, представляет определенный интерес.

Пищевод у мермитид по сравнению с другими нематодами очень сильно изменен. Прежде всего, он почти лишен мускулатуры. Мышечные волокна, порой довольно хорошо выраженные, возможно обнаружить лишь у переднего конца пищевода. Трубка пищевода очень длинная и у ряда эволюционно молодых видов почти достигает ануса. Удлинение трубки пищевода в процессе эволюции скорее связано с функцией засасывания, нежели с функцией выделения. Трубка пищевода действительно не имеет прямой канальной связи с трофозомой, однако это не может служить опровержением ее насосывающей функции. Эти обоснования кожного питания его сторонниками так же не строятся на обнаружении каких-то прямых каналов, соединяющих трофозому через покровы тела с полостью хозяина. Пищевод с эпизомой, гоморозитами и стихозомой, как это четко показано в работе Рубцова (1967), погружены в желобок, имеющийся в трофозоме и расположенный вентрально или вентролатерально (рис. 1.11а). Стенки пищевода пронизаны массой мелких, а порой и довольно крупных отверстий, ведущих в эпизому (рис. 1.11б). Связь эпизомы со стихозомой вполне вероятно посредством хорошо проницаемых мембран и категорически никем не отрицается. Таким образом, втягивающая способность гоморозитов вполне может направлять ток поступающих из пищевода питательных веществ в схизоцель по направлению к трофозоме.

Отсутствие связи трофозомы с анусом также не вполне верно. Анус облитерирован в различной степени лишь у половозрелых самок мермитид. В

личиночных стадиях связь трофозомы с открытым, функционирующим анусом легко прослеживается (рис 1.9в, 1.12).

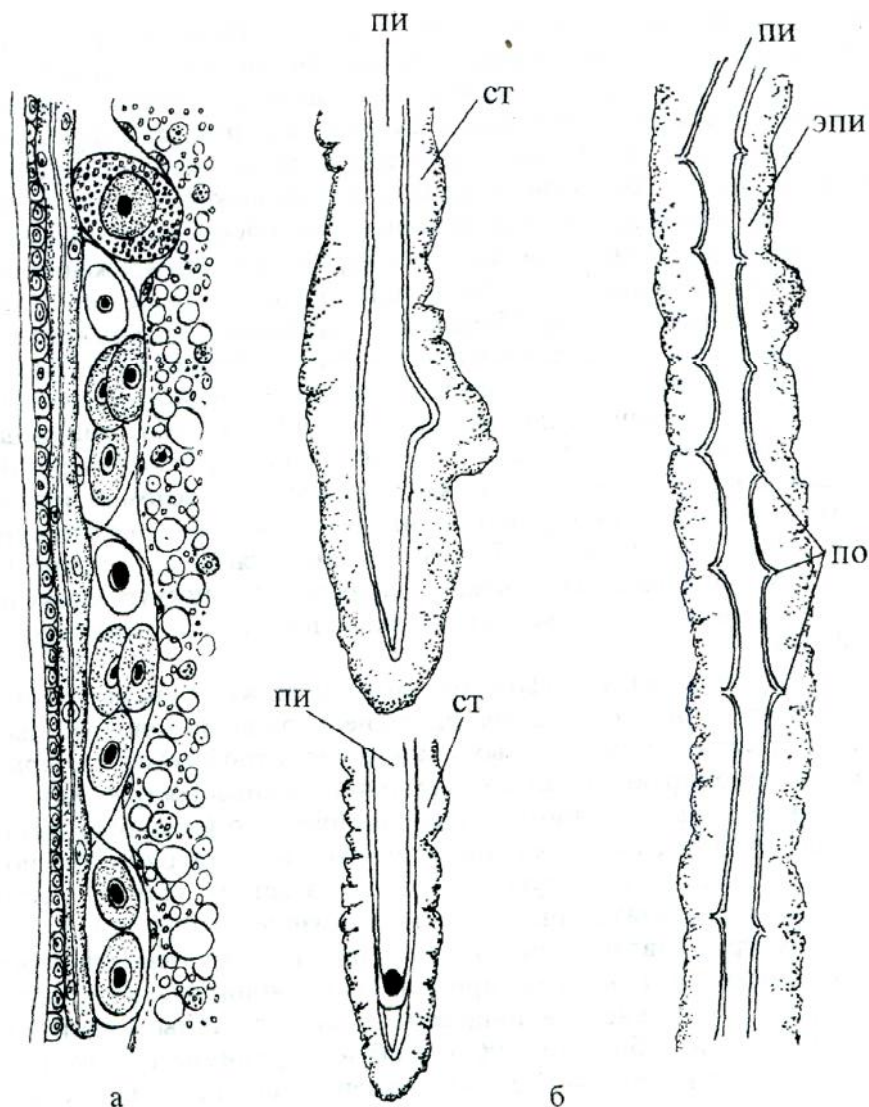


Рис. 1.11. Строение пищеварительной системы мермитид:

- а – участок вентральной стороны тела с задним концом пищевода, гомороцитами, стихозомой и вентральным участком трофозомы у *Isomermis rossica* (по Рубцову, 1968);
- б – задний конец пищевода в эпизоме *Octomyomermis itascensis*, видны многочисленные поры.

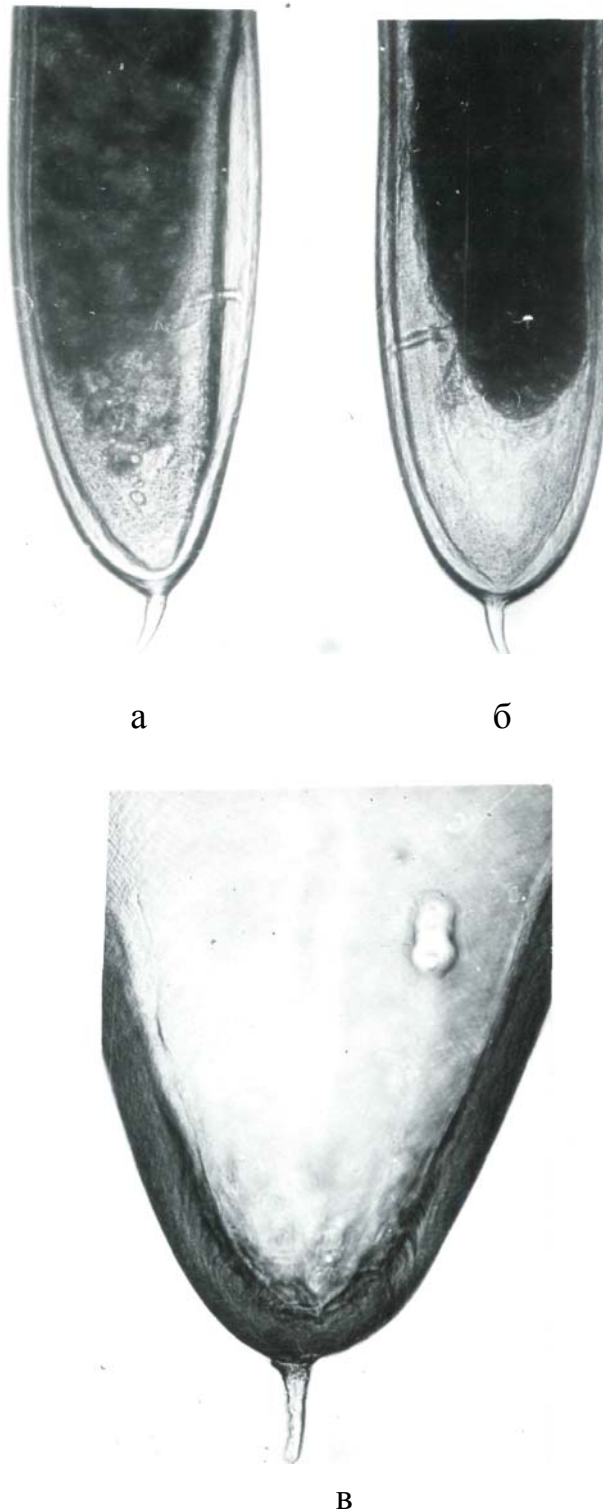


Рис. 1.12. Задние концы тела постпаразитической личинки:  
 а – личинка *H. albicans* с явственным участком прямой кишки личинки-3, соединяющим анус и трофозому;  
 б – то же *T. brevis*;  
 в – сброшенная кутикула личинки-3 с видимым анусом и кутикулярной выстилкой прямой кишки.

Таким образом, гипотеза эндосмотического (кожного) питания мермитид содержит ряд сомнительных, недостаточно обоснованных положений. В первую очередь это касается собственно пути проникновения питательных веществ в схизоцель паразита. Более логичным представляется поступление питательных веществ через трубку пищевода. При этом, принцип функционирования отдельных органов и элементов пищеварительной системы мермитид, представленный Рубцовым (1967), в общем принимается. Окончательно данный вопрос может быть решен путем специальных экспериментов с участием биохимиков.

Ранее уже подчеркивалась свойственная для мермитид короткая продолжительность паразитической фазы. Пребывание паразита в хозяине можно разделить на три периода: 1) период миграций и относительного покоя личинки-2, заканчивающийся второй линькой; 2) период питания и роста личинки-3, заканчивающийся третьей линькой без сбрасывания кутикулярного чехлика; 3) период, предшествующий выходу паразита в открытую внешнюю среду. Соотношение и продолжительность названных периодов у мермитид различны.

Период миграций и относительного покоя личинки-2 в теле хозяина рассмотрен отчасти в одном из разделов настоящей главы. Здесь следует лишь подчеркнуть, что продолжительность его может исчисляться от нескольких дней (*Terromermis brevis* в *Curculio glandium*) до нескольких месяцев (*Perutilimermis culicis* в *Aedes sollicitans*). Для большей части мермитид этот период не продолжительный (1-4 суток).

Период питания и роста составляет основу паразитической фазы. Темпы питания и роста на протяжении этого периода также неодинаковы. В первые дни паразитизма увеличение тела в длину менее выражено, чем увеличение его по диаметру. По форме тела личинка-3 напоминает в этот момент личинку двукрылых. Активный рост тела в длину приходится на середину этого периода (табл. 1.13). Резко начинает увеличиваться в размерах передняя часть тела личинки-3. Увеличение диаметра хвостовой части отстает.

## Рост и развитие мермитид в паразитической фазе

Вид и пол мермитид	Продолжительность отдельных периодов (в сут.)					
	период миграций	период питания и роста	период, предш. выходу	общая прод. фазы	период актив. роста	начало формир. систем и органов
<i>Amphimermis elegans</i> (хозяин: члнотница зел.) самцы	1-2	18-20	5-6	20-25	10-11	12
	самки	1-2	20-23	5-6	25-30	10-13
<i>Hexamermis albicans</i> (хозяин: неп. шелкопряд) самцы	2	16-18	4-5	22-23	10-12	10
	самки	2	20-25	5-6	27-30	10-15
<i>Tetromermis brevis</i> (хозяин: желуд. долгоносик) самцы	1	7-8	2-3	10-12	5-6	4
	самки	1	12-14	2-3	15-18	7-9
<i>Hexamermis stepposis</i> (хозяин: прямокрылые) самцы	2-3	15-20	2-3	20-25	10-12	10
	самки	2-3	17-23	2-3	22-27	10-13
<i>Hexamermis alechini</i> (хозяин: пластинчатоусые) самцы	5-7	34-35	3-7	42-48	15-18	15
	самки	6-10	40-44	5-10	50-57	20-22

Пропорционально росту тела вытягивается и трубка пищевода, кутикула приобретает почти нормальную, свойственную виду, толщину и слоистость. Происходит увеличение числа клеток трофозомы, которая начинает обгонять в росте по длине трубку пищевода. Активное заполнение трофозомы питательными веществами начинается лишь после формирования органов переднего конца тела (головных бугров, амфидов) и нервного кольца. Буквально в последние дни паразитической фазы тело личинки-3 становится полностью затененным развитой трофозомой, которая простирается от нервного кольца до основания хвоста. Третья линька без сбрасывания кутикулярного чехлика завершается за 8 -10 дней до выхода паразита в открытую внешнюю среду. Активное питание личинки-3 в процессе линьки, а также сохранение личиночной кутикулы подтверждают гипотезу о поступлении питательных веществ через трубку пищевода. Примечательно, что в процессе уже четвертой линьки в открытой внешней среде вместе с двойной кутикулой сбрасывается короткая кутикулярная трубка задней кишки, соединявшая

трофозому с анусом (рис. 1.12в). Следовательно, сохранение кутикулярного чехлика личинки-3 после завершения третьей линьки вызвано тем обстоятельством, что сбрасывание трубки пищевода было невозможным и некоторое время спустя после третьей линьки.

Таким образом, период питания и активного роста длится у рассмотренных видов от 7 - 8 до 40 - 44 суток; у самцов он несколько короче, чем у самок. Самки имеют обычно и более плотную трофозому.

Третий период пребывания паразита в хозяине, предшествующий непосредственно выходу его в открытую внешнюю среду, может длиться от 2 до 10 и более суток. Наблюдается определенная зависимость продолжительности этого периода от условий температуры и влажности открытой внешней среды. В условиях дневной поверхности особо важное значение имеет влажность. Покидают паразиты хозяев здесь либо в часы утренних рос, либо во время дождя. Время суток при этом никакой роли не играет. В условиях почвы или водоемов преимущественное влияние на выход паразитов имеет температура, оптимальное значение которой колеблется от 10° до 15°. Выход паразитов возможен в любой точке тела хозяев, однако наиболее часто все же происходит в районе ануса, но не через него, как это часто отмечают.

### **Влияние мермитид на организм хозяев (патогенность)**

Мермитиды с полным правом относятся к группе высокопатогенных паразитов В том случае, когда паразитическая стадия завершается в личинке хозяина, смерть последней, независимо от интенсивности заражения ее, неизбежна. При длительном паразитическом развитии или же в случае поздних заражений, когда паразит переходит в куколку, а затем и в имаго хозяев, у последних наблюдаются образование интерсексов и полная, как правило, половая кастрация, т. е. половые трубки самок оказываются недоразвитыми или пустыми, а у самцов образуются неподвижные сперматозоиды и др. Таким образом, в любом случае инвазированная мермитидами часть популяции хозяев потомства не производит.

Питаясь кровью и лимфой, мермитиды ускоряют катаболизм протеинов жирового тела хозяев и последующее выделение аминокислот в его кровь и лимфу (Gordon and Webster, 1972). Таким образом, происходит истощение хозяев, замедляющее и нарушающее их дальнейшее развитие. Высказываются предположения и о токсическом отравлении хозяев продуктами обмена

мермитид (Gordon and Webster, 1972; Nickle, 1974 и др.). При выходе паразитов в теле хозяев образуются значительные разрывы покровов, которые уже не могут заживляться и через них вытекают остатки полостной жидкости. Нарушаются и некоторые внутренние органы, среди которых надглоточные ганглии и др. (Poinar, 1968). Обычно же до выхода паразита инвазированные хозяева сохраняют некоторую подвижность, опускаются, например, из крон деревьев и другой растительности на почву, стремясь проникнуть в более влажные места. Зараженные мошки и комары летят на водоёмы к месту откладки яиц, где из них и выходят паразиты (Рубцов, 1974; Nickle, 1974 и др.). Таким образом, хозяева как бы проявляют заботу о своих паразитах, доставляя их в наиболее оптимальные условия существования открытой внешней среды.

### **Постпаразитическая фаза**

Основная функция мермитид в постпаразитической фазе - размножение. Включает настоящая фаза четыре морфофизиологические стадии развития: личинки-4; молодые (неспаривавшиеся) половозрелые особи; средневозрастные (спаривавшиеся, яйцекладущие) половозрелые особи; старые (закончившие размножение) половозрелые особи. В постпаразитической фазе мермитиды не питаются. В процессе жизненных функций этой фазы используются запасы питательных веществ, накопленные в трофозоме в период предшествующей паразитической фазы.

Постпаразитическая личинка-4, покинув хозяев, сразу же уходит в почву или субстрат дна водоемов. Достигнув оптимальных для себя условий, личинки-4 прекращают миграции, завиваются в плотные комки и некоторое время спустя приступают к последней линьке. При встрече с другими особями мермитиды составляют клубки. В почве личинки-4 чаще встречаются одиночными особями, в водоемах они составляют порой очень многочисленные клубки. В развитии личинки-4 можно выделить два периода: 1) период, предшествующий линьке (завершается формирование органов и систем, в частности половой системы); 2) период, включающий собственно процесс линьки до полного сбрасывания личиночных кутикул. Продолжительность названных периодов и их соотношение у отдельных видов мермитид могут быть самыми различными (табл. 1.1). Период, предшествующий линьке, длится у отдельных видов от 20 до 40 суток, в то

время как период собственно линьки находится в пределах 1 — 10 суток. Для мермитид сухопутных местообитаний свойственна большая продолжительность как каждого из рассматриваемых периодов в отдельности, так и стадии личинки-4 в целом. В рамках каждого вида самцы быстрее начинают и завершают последнюю, четвертую линьку.

### **Половые функции мермитид**

Брачный период у мермитид очень растянут и копулирующие пары обычно встречаются на протяжении всего жизненного цикла вида. Сказанное в большей степени относится к паразитам суходольных беспозвоночных. Однако даже у этой группы нематод четко выделяется два типа брачной активности: летний тур спаривания, приуроченный к периоду массового выхода паразитов из хозяев, и весенний тур спаривания, начинающийся рано весной после перезимовки. У мермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, имеется преимущественно один пик брачной активности, который наступает некоторое время спустя после массового выхода паразитов из хозяев.

В составлении брачных пар и клубков большую активность проявляют самцы. Причем наиболее активными являются мелкие экземпляры, Неоплодотворенные самки до копуляции также находятся в движении и лишь после составления пары или клубка они изолируются на определенный период в почвенных колыбельках. Движение червей в почве больше происходит в вертикальной плоскости. В процессе вертикальных миграций мермитиды сосредотачиваются в определенных горизонтах почвы, что облегчает встречу самцов и самок. В водоемах сильнее выражены горизонтальные миграции.

Процесс копуляции у мермитид в основных чертах соответствует типичному для нематод. Встретившиеся самцы и самки сворачиваются в плотный клубок, самец обвивается хвостовым концом вокруг тела самки и начинает скользить по нему до нахождения (при помощи половых сосочков) вульвы. Обнаружив вульву, самец прикрепляется к телу самки посредством особой цементирующей массы и вводит в вагину спикулы. Спикулы вводятся в вагину не более чем на треть длины, и их роль сводится лишь к расширению входа в вагину (рис. 1.13). Каждый акт копуляции длится в среднем до 3 - 5 суток. При этом копулирующие особи так крепко «склеиваются», что остаются в таком положении и в фиксаторах.



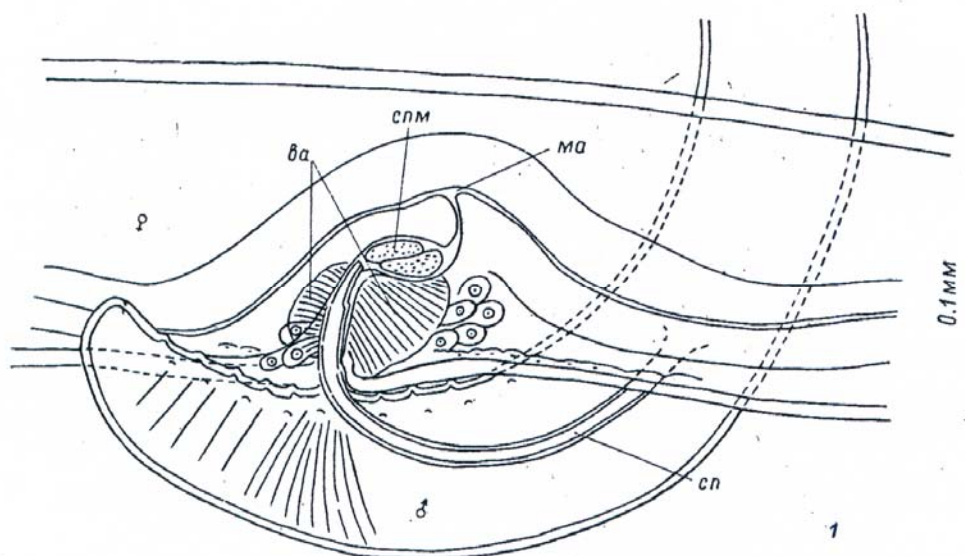


Рис. 1.13. Копулирующие самец и самка *Spiculimermis chironomi*  
(по Рубцову, 1977)

После копуляции из вульварной щели выделяется клейкая масса (вероятно, продукт околовульварных желез), запечатывающая щель вульвы. Таким образом, копуляция с новыми самцами до откладки определенной партии яиц становится невозможной. Спустя некоторое время после откладки серии оплодотворенных яиц, самки повторно спариваются. У большинства видов четко выражено два тура спариваний: летний и весенний (после зимовки). В летнем туре преимущественно участвуют вышедшие первыми из хозяев и раньше слинявшие мелкие экземпляры самцов; в весеннем туре спаривания преобладают крупные, перезимовавшие самцы, вышедшие из хозяев в конце лета или в осенние месяцы. В процессе уже однократного спаривания мелкие экземпляры самцов теряют 50-80 % запасов питательных веществ в трофозоме и практически становятся неспособными к повторному спариванию. Крупные экземпляры самцов в весеннем туре спаривания могут копулировать с несколькими самками. Самки в процессе спаривания теряют незначительное количество запасов питательных веществ трофозомы. Обычно накопления трофозомы самки в этот период расходуются лишь в области вагины и, таким образом, копулировавшие особи легко обнаруживаются по «осветленной» (не закрытой питательными веществами трофозомы) вагине и наличию «печати» на вульве (рис. 1.14). Спаривавшиеся самцы и самки резко снижают подвижность и очень часто остаются в пределах общего клубка

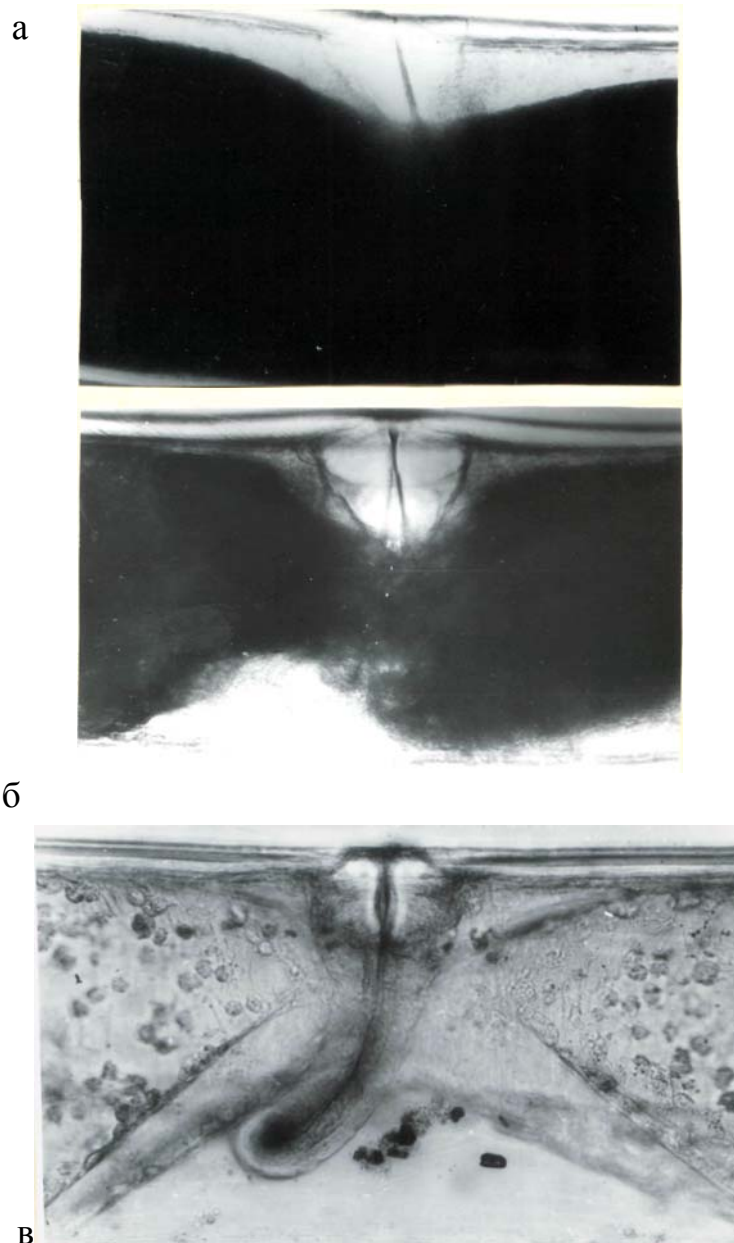


Рис. 1.14. Состояние трофозомы у самок различных возрастов (*Terromermis brevis*):

- а – молодая, не спаривавшаяся самка;
- б – самка после первого тура копуляции;
- в – самка, закончившая откладку яиц.

на продолжительное время. Самцы, израсходовавшие запасы трофозомы только до 5 % могут покинуть старый и составить новый брачный клубок. Наиболее активное распадение старых и составление новых клубков наблюдается после перезимовки весной следующего года. Сигналом к весенней брачной активности служит повышение температуры открытой

внешней среды до 10° и более. Весенний тур спаривания компактный по времени и длится не более 15-20 дней.

### **Яйцекладка**

Откладка яиц начинается несколько суток спустя после завершения копуляции. У ряда видов, паразитирующих в водных беспозвоночных, интервал между спариванием и откладкой яиц исчисляется всего несколькими часами. Первая партия отложенных яиц у всех видов характеризуется максимальной численностью и отсутствием нежизнеспособных экземпляров. В процессе первой серии яйцекладок самкой расходуется от 30 до 50 % запасов трофозомы. Со временем продолжительность процесса и число откладываемых синхронных яиц постепенно сокращаются. У старых особей яйца уже очень медленно, небольшими группками (5-6 яиц) продвигаются по половым путям, и нередко дробление бластомеров начинается прямо в матке. Самки в процессе яйцекладки расходуют практически полностью запасы трофозомы и становятся совершенно прозрачными и неподвижными.

Яйцекладущие самки совершают слабые волнообразные движения телом, почти незаметные для невооруженного глаза. Клубок червей в этот момент значительно расслабляется, и самки максимально вытягиваются в длину. Половая система находится в наивысшем напряжении: в ходе продвижения яиц матка конвульсивно сжимается и разжимается, а вагина постоянно меняет свое положение и форму. Последовательная смена положения и формы вагины в процессе откладывания яиц показана на рисунке (1.15). Ветви матки как бы подтягиваются поочередно к вагине и, таким образом, обеспечивается продвижение яиц в этом же направлении. Яйца, прошедшие в вагину, долго там не задерживаются и выталкиваются наружу. После откладки очередной партии яиц ветви матки и вагина на некоторое время расслабляются и вытягиваются по длине. Затем процесс перегонки яиц к вагине и их откладка вновь возобновляются. Это обстоятельство следует учитывать при описании и зарисовках обнаруженных мермитид, т.к. различия в форме вагины являются диагностическим признаком. У *O. brevivaginata* вагина описывается как короткая S-образная с косой щелью вульвы. Такая форма для неё обычна в расслабленном положении (рис. 1.15г). Во время же подтягивания и выталкивания яйца она приобретает почти бочонковидную форму (рис. 1.15ж).

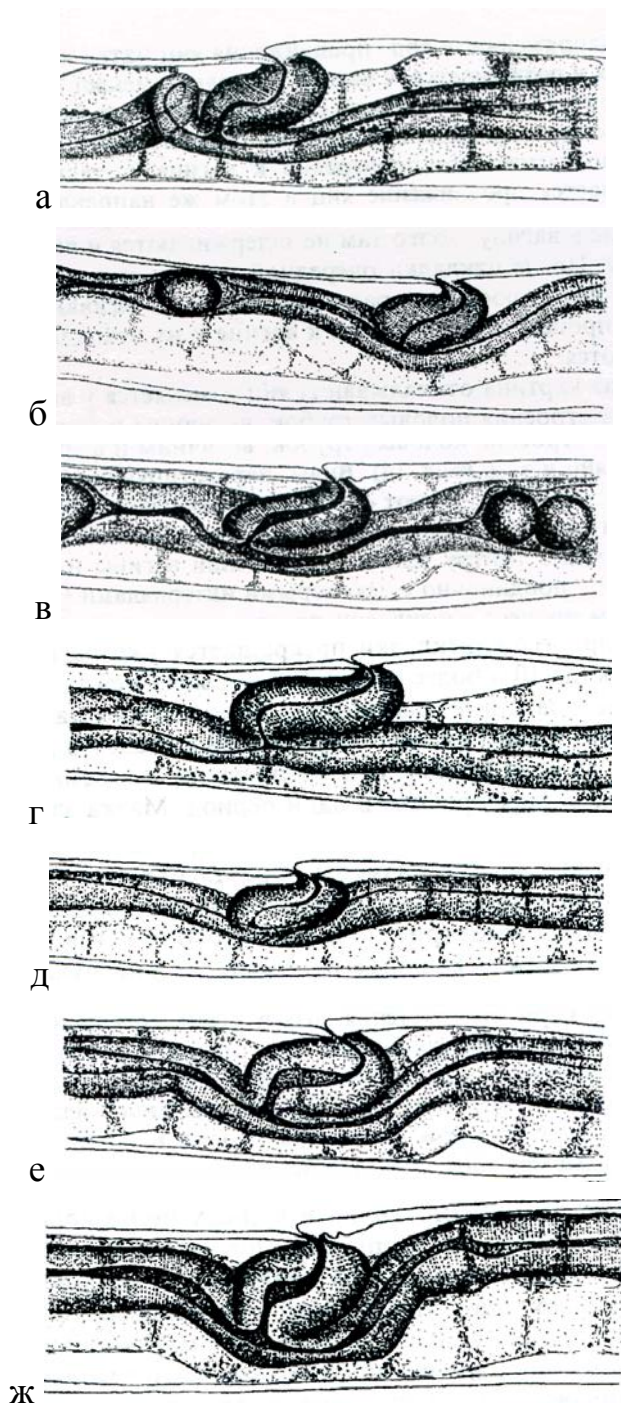


Рис. 1.15. Положение вагины и матки  
*Oesophagomermis brevivaginata* в период откладки яиц

Общая картина откладывания яиц изменяется у видов в зависимости от строения половых трубок, величины и формы вагины, размеров яиц и т. д. (рис. 1.16). Виды, паразитирующие в суходольных беспозвоночных, имеют обычно крупные яйца. Их созревание происходит относительно небольшими партиями. Яйца медленно продвигаются к центру тела в направлении вагины и выталкиваются наружу поодиночке с некоторыми интервалами (рис. 1.16а,

б,в, г). Затем процесс яйцекладки прекращается уже на продолжительное время (до 10 и более суток). В перерывах между откладкой яиц возможно повторное спаривание. Яйцекладка у таких видов очень растянута и длится с июня текущего до мая следующего года.

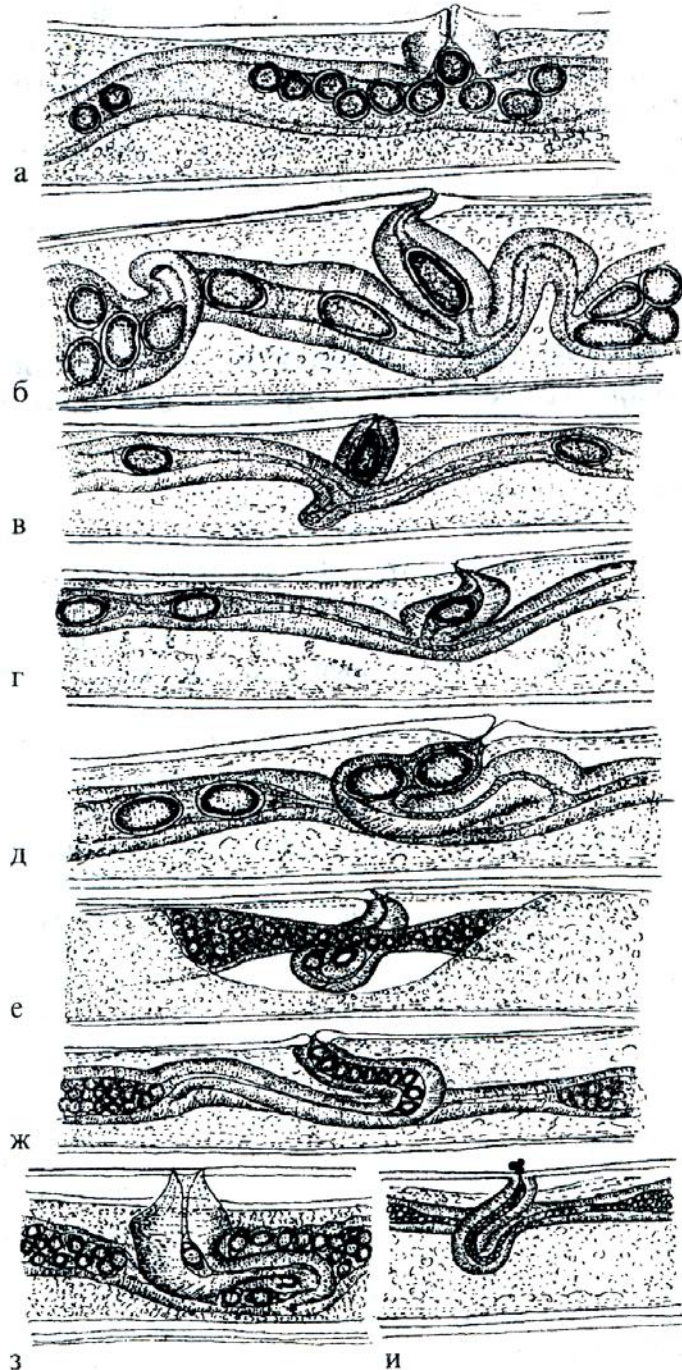


Рис. 1.16. Откладка яиц самками мермитид.

а, б, в, г – типы откладки относительно крупных яиц;  
е, ж, з, и – типы откладки мелких яиц.

У видов из рода *Mermis*, паразитирующих в наземных беспозвоночных, яйца формируются в один период. Матка заполняется яйцами так сильно, что размеры ее растягиваются практически до размеров тела самки. Откладываются только яйца со сформированными эмбрионами (рис. 1.16з). Для этого самки в утренние часы или в период дождя выходят из почвы на дневную поверхность, вползают на кормовые растения хозяев и там, совершая змеевидные движения передними концами тела, приступают к откладыванию так называемых «инвазионных» яиц. Все яйца в один прием самка отложить не успевает, поэтому с подсыханием влаги на поверхности растительности она вновь уходит в почву. Крупные самки откладывают яйца за 3 - 6 приемов.

Для видов, паразитирующих в водных беспозвоночных, характерен бурный процесс формирования яиц. Столь же бурной бывает и яйцекладка. Мелкие, как правило, яйца сплошным потоком и в несколько рядов продвигаются по половым путям самки. Непосредственно перед вагиной, на участке матки с наиболее толстыми мышечными стенками, яйца выстраиваются в один ряд и без видимого напряжения буквально вытекают наружу (рис. 1.16е, ж, и). Отложенные в нетекущих водоёмах яйца склеиваются отдельными группами и всплывают на поверхность воды, где в летние месяцы имеются оптимальные температурные условия для эмбрионального развития. Впоследствии плавающие яйца прибиваются волнением воды к прибрежной полосе, где в скоплениях водных беспозвоночных и отрождается личинка-2. Плавание яиц на поверхности водоёмов способствует расселению данных видов мермитид водоплавающими птицами. В текущих водоёмах отложенные на дне яйца на поверхность воды не всплывают.

### **Локомоторная активность и миграции половозрелых особей в открытой внешней среде**

Мермитиды относятся к группе малоподвижных животных. Даже у видов, обладающих максимальными локомоторными возможностями, радиус индивидуальной активности никогда не превышает одного метра. Столь малой подвижностью и обусловлено, главным образом, характерное для этих паразитов локальное распространение, их ярко выраженный очаговый характер пространственного размещения.

Для мермитид в равной степени свойственны биологические и экологические миграции. При этом в водной среде преобладают горизонтальные, а в почвенной - вертикальные передвижения.

В почве черви передвигаются в сторону большей влажности и предпочитаемой температуры. Как правило, это вертикальные миграции. Установлено, что глубина залегания мермитид зависит от глубины залегания сильно уплотненной материнской породы или иллювиального горизонта. На подзолистых и дерново-подзолистых почвах, у которых иллювиальный горизонт хорошо выражен и значительно уплотнен, черви сосредотачиваются в элювиальном горизонте на глубине 20 - 40 см и глубже не проникают. На меловых почвах, где материнская порода довольно близко подходит к поверхности, глубина проникновения половозрелых особей в почву также сравнительно невелика (30 см). В таких местах при отсутствии или слабом развитии горизонта  $A_0$  (лесная подстилка, степной войлок и др.) почва в малоснежные зимы промерзает, а летом пересыхает на всю глубину залегания паразитов, что отрицательно сказывается на их численности. В тяжелых по механическому составу глинистых почвах (оглеенных, дерново-буроземных и т. п.) мермитиды встречаются очень редко. Даже в микропонижениях, сравнительно легких по механическому составу почв (оподзоленные черноземы и др.), где интенсивно происходит процесс поверхностного оглеения, мермитиды нередко отсутствуют вообще. На мощных черноземах и намывных пойменных почвах, профиль у которых мало дифференцирован, а горизонты их уплотнены сравнительно слабо, черви проникают на 100 - 120 см (до материнской породы). На глубоко промерзающих песчаных рыхлых почвах, лишенных сильно уплотненных горизонтов, некоторые виды (псаммомермисы) уходят до 200 см (Положенцев, 1941).

Мермитиды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов погружаются в субстрат дна не глубже 10-15 см. В илистом дне регулярно пересыхающих водоемов глубина залегания их колеблется в значительно больших пределах (30 - 50 см).

Локомоторная активность самцов и самок заметно различная. Относительно мелкие самцы находятся в движении большую часть своей жизни и потому их нередко можно встретить в предельно нижних горизонтах почвы. Подобные миграции, безусловно, следует относить к категории защитных. Обитание в верхних горизонтах для мелких

экземпляров половозрелых особей, и в первую очередь для самцов, сопряжено с риском быть подвергнутыми воздействию неблагоприятных температур или иссушению. Пример распределения самцов и самок (независимо от их видовой принадлежности) по горизонтам почвы показан в таблице 1.14.

Таблица 1.14

Распределение самцов и самок по горизонтам почвы  
в условиях поймы р. Хопра (Воронежская область)

Горизонты почв	Численность особей (в %)							
	самцы				самки			
	мол.	сред.	стар.	Итого	мол.	сред.	стар.	Итого
Поляна № 1								
слой 0 - 30 см	16	19	5	40	45	14	7	66
"- 30 - 60 см	21	28	11	60	19	12	3	34
Поляна № 2								
слой 0 - 30 см	1	9	2	12	13	7	1	21
"- 30 - 60 см	9	36	43	88	53	13	13	79
Поляна № 3								
слой 0 - 30 см	35	28	10	73	45	24	6	75
"- 30 - 60 см	16	8	3	27	17	6	2	25
Поляна № 4								
слой 0 - 30 см	23	22	11	56	43	13	6	62
"- 30 - 60 см	23	16	5	44	23	10	5	38
Поляна № 5								
слой 0 - 30 см	10	19	24	53	23	18	3	44
"- 30 - 60 см	15	20	12	47	34	17	5	56

Как видим, в нижних слоях почвы встречаемость самцов может быть довольно высокой (поляны 1, 2 и др.). В то же время в верхних слоях более обычными являются самки. Возраст паразитов практически не сказывается на их распределении по почвенным горизонтам. Последнее свидетельствует о том, что копуляция и яйцекладка возможны по всей глубине населяемого слоя почвы.

Биологические миграции, а также некоторые вопросы видовой и индивидуальной локомоторной активности мермитид рассматриваются в последующих разделах.



## Продолжительность жизни половозрелых особей

Нормально развивающиеся половозрелые особи, т. е. приступившие к размножению сразу же после четвертой линьки, живут обычно не более года. Продолжительность жизни самцов много короче, чем у самок, и зависит от их размеров тела (табл. 1.15).

Таблица 1.15

Продолжительность жизни половозрелых особей парамермитид  
в связи с длиной их тела и другими характеристиками

№ пп	Виды парамермитид	Продолжи- тельность жизни са- мок (в сут.)	Самцы	
			Длина тела (в мм)	Продолжи- тельность жизни (в сут.)
Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных				
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	300 – 400	26 – 63	50 – 80
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	300 – 400	29 – 80	40 – 120
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	250 - 350	14 - 33	30 - 80
Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных				
4.	<i>Terrormermis brevis</i>	250 – 350	3 – 20	20 – 50
5.	<i>Psammomermis alechini</i>	250 - 350	11 - 85	30 – 80
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов				
6.	<i>Amphimermis litoralis</i>	200 – 250	65 – 70	30 – 80
7.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	100 – 150	15 – 16	20 – 30
8.	<i>Eurymermis tuberculata</i>	100 – 120	12 – 14	20 – 30
9.	<i>Terrormermis artjukhovskii</i>	100 – 200	13 – 15	20 – 50
10.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	100 - 120	14 - 15	20 - 30
Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов				
11.	<i>Isomermis wisconsiensis</i>	100 – 120	7 – 14	30 – 60
12.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	100 - 120	19 - 27	20 - 30

Мелкие самцы (*T. brevis*, *E. Tuberculata*, *I. wisconsiensis*) уже в процессе составления брачного клубка и первой копуляции расходуют 60-80 % запасов питательных веществ в трофозоме и спустя 10 - 30 дней отмирают. Самцы крупных видов (*H. albicans*, *A. elegans*, *A. litoralis*) копулируют несколько раз и со многими самками.

Продолжительность их жизни заметно большая. Чем выше температура окружающей среды, тем интенсивнее происходит отпад самцов после копуляции. Продолжительность жизни самок зависит от характера, скорости

созревания яиц и их откладки. Чем длительнее идет созревание яиц и чем более растянутой бывает яйцекладка, тем большая и продолжительность жизни самок. Крупные по размерам самки также способны оставаться живыми значительно дольше. Даже после завершения откладки яиц самки парамермитид продолжают жить еще длительное время, однако при этом они практически полностью теряют подвижность. В общем самки живут в 3 - 5 раз дольше самцов, а сухоходольные виды имеют большую продолжительность жизни, чем виды из водных местообитаний.

Продолжительность жизни самок, таким образом, достаточно высокая. Созревание яиц у самок из рода мермисов идет очень медленно. Кроме того, яйца не откладываются по мере созревания в открытую внешнюю среду, а заполняют предельно матку, где и происходит эмбриональное развитие. Весь процесс созревания яиц и эмбрионального развития длится 2 - 3 года, а иногда и более. Только после завершения эмбрионального развития самки выходят из почвы на дневную поверхность для откладывания уже инвазионных яиц. Продолжительность жизни самцов, как и у парамермитид, достигает не более 3-4 месяцев.

Не спаривавшиеся, изолированные самки парамермитид (15 видов) оставались живыми от 3 до 5 лет. Неоплодотворенные самки яиц не откладывают, но в пределах первых 2 - 4 лет они сохраняют еще способность к размножению. Самцы, проявляя постоянную подвижность, быстрее теряют запасы трофозомы, но все же могут оставаться жизнеспособными также от 2 до 3 лет.

Изучение онтогенетического развития мермитид позволяет заключить следующее. Приспособившись к паразитированию в беспозвоночных животных, мермитиды сохранили свободный образ жизни на протяжении большей части своего развития. Являясь моноксенными фазовыми паразитами, они проводят в хозяине только стадию паразитической личинки, функции которой сводятся исключительно к питанию и росту. Согласно классификации Скрябина и Шульца (1940), а также Шульца и Гвоздева (1972), мермитид следует относить к безусловным, стационарным, партимальным паразитам, причем, занимают они крайнее положение в последней по этой классификации, третьей группе гельминтов, у которых «...во внешней среде могут развиваться как личиночные, так и имагинальные поколения». Это, скорее даже, особая, четвертая группа партимальных гельминтов, развитие которых протекает преимущественно во внешней

среде, с часто весьма короткой по времени стадией паразитической личинки-3. Таким образом, онтогенетическое развитие мермитид, как и у многих других зоопаразитических нематод, принадлежит к типу геогельминта

## 1.2 Механизм реализации пола и соотношение полов у мермитид.

Важнейшим фактором изменения численности популяций является соотношение полов. Рассмотрение численного соотношения полов в потомстве животных, в свою очередь, невозможно без решения вопроса о механизме реализации пола в течение индивидуального развития данного организма.

Для современной биологии выяснение причин превращения нейтрального в отношении пола зачатка половой железы в половую железу самца или самки является еще довольно нелегкой задачей. Наиболее полное состояние изученности вопроса отражается в опубликованных материалах международного семинара по проблемам пола, организованного в Париже в 1962 году одним из больших знатоков проблемы пола Этьеном Вольфом (1968), а также в фундаментальных работах наших отечественных исследователей Б. Л. Астаурова, Р. Л. Берг, В. А. Геодакяна, Ю. И. Новоженова, В. Н. Шредера и многих других.

В качестве общего, основного итога проведенных исследований можно считать, что у раздельнополых организмов гетерохромосомный механизм определения пола является наиболее частым и совершенным способом регулирования половой дифференцировки и численного соотношения полов. При этом сексуальная индукция находится под контролем лабильных, сообща действующих факторов - внутренних и внешних. Однако этот способ генетического определения пола не является единственным.

Исходным способом реализации пола был, как считает Берг (1942), «...способ реализации под влиянием различий в факторах внешней среды». Случаи, когда при раздельнополости организма направление половой дифференцировки обуславливается влияниями внешней среды, относительно редки и чрезвычайно слабо изучены (Астауров, 1966). В специальной литературе обычно лишь цитируется пресловутый пример червя *Wormelia viridis* и совершенно не раскрытыми остаются вопросы: для каких групп организмов свойственен этот способ половой дифференцировки?; какие

особенности организации позволили им сохранить его?; каковы направленность и особенности эволюции этих животных? и многое другое.

Мермитиды - полостные паразиты беспозвоночных - относятся к группе животных, сохранивших способ реализации пола под воздействием факторов среды. Определяющую роль в становлении пола играют при этом размеры тела хозяев и интенсивность их заражения. Единичное заражение крупных особей хозяев приводит, как правило, к образованию исключительно самок паразитов; случаи более интенсивной инвазии дают обычно только самцов.

На взаимосвязь пола мермитоидей от числа их особей в одном хозяине указывали многие авторы (Hagmeier, 1912; Steiner, 1923; Christie, 1929; Baylis, 1944; , 1955; Андрей Стрелков, 1964; Харченко, 1966 и др.). Бейлис (Baylis, 1944), пожалуй, впервые высказал предположение о детерминации пола паразита (*Mermis nigrescens* Duj., 1842) условиями его питания в хозяине. Стрелков (1964) обнаружил корреляцию между полом паразита и полом особи хозяина, несущей его, что, по мнению этого автора, объясняется различиями условий питания в самках и самцах хозяев; им же допускается возможность гормонального влияния хозяина на определение пола паразита.

В процессе обследования очагов массового размножения лесных вредителей были собраны экземпляры насекомых с явными признаками инвазированности мермитидами. Отобранные насекомые по одиночке помещались в стеклянные банки или в металлические боксы со слегка увлажненной почвой на дне и закрывались марлей. Насекомым регулярно предлагался свежий корм. Вышедшие из хозяев черви подсчитывались, измерялись, а после из линьки на половозрелых особей определялся вид паразита и пол. Полученные материалы, с указанием экстенсивности заражения хозяев в конкретных популяциях, приводятся в таблице 1.16.

В процессе исследований было установлено, что среди паразитов непарного шелкопряда преобладали два вида мермитид: *Amphimermis elegans* и *Hexamermis albicans*. Оба вида характеризуются крупными размерами тела половозрелых особей и активным способом заражения хозяев на поверхности земли и растений. В условиях низкой экстенсивности заражения данными паразитами (1,8%) интенсивность инвазии также не была высокой и колебалась в пределах 1 - 3 паразита на одну особь хозяина. При подобной зараженности из хозяев выходили исключительно самки, средняя длина тела которых составляла 155 мм. С возрастанием экстенсивности (31,2%)

Таблица 1.16

Соотношение полов и размеры тела мермитид при различной интенсивности  
и экстенсивности заражения ими хозяев

№ п. п.	Хозяева, место и время сбора	Вид паразита	Экстенсивность заражения (%)	Интенсивность заражения (%)	К-во проанализир. хозяев (шт.)	Числовое соотношение полов паразита <sup>00...00</sup> (шт.)	Средняя длина червей (мм)
1	2	3	4	5	6	7	8
1.	<b>Непарный шелкопряд</b> Воронежская обл., Калачеевский л-з, 1964 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912	1,8	1	12	0-12	176
			2	2	3	0-6	165
				3	3	0-9	121
			<b>Итого:</b>	<b>1-3</b>	<b>13</b>	<b>0-27</b>	<b>155</b>
	Воронежская обл., Хопёрский заповедник, 1964 г.		31,2	1	124	0-124	168
				2	27	0-54	129
				3	45	0-135	101
				4	5	0-20	67
				5	7	19-16	52-60
				6	2	12-0	40
				7	2	14-0	39
				9	6	54-0	37
			<b>Итого:</b>	<b>1-9</b>	<b>218</b>	<b>99-349</b>	<b>40-126</b>
	Ивано-Франковская обл., Коломыйский лесокомбинат, ур. «Хотамыр», 1968 г.	Hexamermis albicans, Sied., 1848	51,7	1	12	0-12	210
				2	29	0-58	170
				3	66	0-108	121
				4	82	0-328	92
				5	31	114-41	33-73
				6	37	222-0	43
				7	18	126-0	36
				8	17	136-0	31
			11	5	55-0	33	
			12	3	36-0	30	
<b>Итого:</b>			<b>1-12</b>	<b>300</b>	<b>689-637</b>	<b>36-109</b>	
Закарпатская обл., Мукачевский лесокомбинат, ур. «Рафайлово», 1967 г.			Hexamermis albicans, Sied., 1848	53,3	1	2	0-2
		2		6	0-12	168	
		3		6	0-18	169	
		4		27	0-68	113	
		5		23	11-104	45-77	
		7		16	112-0	40	
		8		20	160-0	38	
	<b>Итого:</b>	<b>1-8</b>		<b>100</b>	<b>283-204</b>	<b>39-108</b>	

Продолжение табл. 1.16

1	2	3	4	5	6	7	8			
	Закарпатская обл., Мукачевский лесокомбинат, ур. «Рафайлово», 1968 г.	Hexameris albicans, Sied., 1848	76,6	4	19	0-76	103			
				5	10	50-0	46			
				6	5	30-0	44			
				8	33	264-0	41			
				9	26	243-0	41			
				11	6	66-0	37			
				16	1	16-0	35			
				<b>Итого:</b>	<b>4-16</b>	<b>100</b>	<b>660-76</b>	<b>41-103</b>		
				Молдавская ССР, окр. с. Бахмут, 1965 г.	-“-		3	8	0-24	132
							4	5	0-20	126
<b>Итого:</b>	<b>3-4</b>	<b>13</b>	<b>0-44</b>				<b>129</b>			
Молдавская ССР, окр. г. Бендеры, 1970 г.	-“-	-	4	29	0-116	125				
2.	Совки (различные виды)									
	Воронежская обл., Калачеевский л-з, ур. «Закалч», 1964 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912 Hexameris albicans, Sied., 1848	7,8	1	17	0-17	133			
				2	11	0-22	111			
				3	20	0-60	135			
				<b>Итого:</b>	<b>1-3</b>	<b>48</b>	<b>0-99</b>	<b>130</b>		
				Воронежская обл., Хоперский з-к 1965 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912	14,1	2	11	0-22	120
							3	20	0-60	95
							4	12	0-48	88
							<b>Итого:</b>	<b>2-4</b>	<b>43</b>	<b>0-130</b>
				1970 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912	58,6	1	4	0-4	145
							2	23	0-46	117
3	14	0-42	96							
4	39	156-0	47							
5	18	90-0	44							
6	2	12-0	31							
<b>Итого:</b>	<b>1-6</b>	<b>100</b>	<b>258-92</b>				<b>61-109</b>			
1973 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912	34,0	1	12	0-12	145				
			2	31	0-62	130				
			3	43	0-129	104				
			<b>Итого:</b>	<b>1-3</b>	<b>86</b>	<b>0-203</b>	<b>115</b>			
1974 г.	-“-	78,7	3	7	0-21	123				
			6	82	492-0	31				
			7	10	70-0	28				
			15	1	15-0	24				
			<b>Итого:</b>	<b>3-15</b>	<b>100</b>	<b>577-21</b>	<b>30-123</b>			

Продолжение табл. 1.16

1	2	3	4	5	6	7	8
	Воронежская обл., Хоперский з-к 1975 г.	Amphimermis elegans Hagm., 1912	1,0	1 3	4 2	0-4 0-6	155 155
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>6</b>	<b>0-10</b>	<b>155</b>
	Ивано-Франковская обл., окр. с. Богородчаны, 1968 г.	Hexameris albicans, Sied., 1848	20,5	1 2	22 83	0-22 0-166	134 129
	<b>Итого:</b>			<b>1-2</b>	<b>105</b>	<b>0-188</b>	<b>130</b>
3.	Зимняя пяденица Воронежская обл., Хоперский з-к, 1964 г.	Hexameris albicans, Sied., 1848	1	1 2 3	4 1 1	0-4 0-2 3-0	76 77 30
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>6</b>	<b>3-6</b>	<b>30-76</b>
	1973 г.	Hexameris albicans, Sied., 1848	3,0	1 2 3	23 16 22	0-23 0-32 66-0	66 51 33
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>61</b>	<b>66-55</b>	<b>33-57</b>
	1974 г.	-“-	6,8	1 2 3	28 63 9	0-28 0-126 27-0	60 51 36
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>100</b>	<b>27-154</b>	<b>36-57</b>
	1975 г.	-“-	1,6	2	81	0-162	50
	Воронежская обл., «Шипов лес» 1973 г.	-“-	27,9	1 2 3	63 8 29	0-63 0-16 87-0	56 51 33
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>100</b>	<b>87-79</b>	<b>33-55</b>
	1974 г.	-”-	45,2	1 2 3	49 30 59	0-49 0-60 177-0	54 52 32
	<b>Итого:</b>			<b>1-3</b>	<b>138</b>	<b>177-109</b>	<b>32-53</b>
	1975 г.	-“-	62,8	2 3	24 76	0-48 228-0	63 31
	<b>Итого:</b>			<b>2-3</b>	<b>100</b>	<b>228-48</b>	<b>31-63</b>
4.	Прямкрылые Ивано-Франковская обл., Выгодский лесокомбинат (половина) 1967 г.	Hexameris albicans, Sied., 1848	11,2	1 2	14 23	0-14 0-46	139 120
	<b>Итого:</b>			<b>1-2</b>	<b>37</b>	<b>0-60</b>	<b>131</b>

Продолжение табл. 1.16

1	2	3	4	5	6	7	8
	Ивано-Франковская обл., Ворохтянский лесокombинат (половина) 1968 г. <b>Итого:</b>	Hexameris albicans, Sied., 1848	32,0	3	37	0-111	119
				4	26	0-104	114
				<b>3-4</b>	<b>63</b>	<b>0-215</b>	<b>117</b>
	Воронежская обл., Хоперский з-к (лесная поляна), 1973 г. <b>Итого:</b>	-“-	9,0	4	50	0-200	90
				5	38	190-0	55
				<b>4-5</b>	<b>88</b>	<b>190-200</b>	<b>55-90</b>
	1974 г. -“-	18,7	2	45	0-90	114	
			3	12	0-36	119	
			<b>2-3</b>	<b>57</b>	<b>0-126</b>	<b>115</b>	
	1975 г. -“-	8,0	4	39	0-156	115	
			2	2	0-4	44	
			3	8	0-24	43	
	Курская обл., Центрально-Чернозем. з-к (лесная поляна) 1964 г. <b>Итого:</b>	Hexameris stepposis Art. et Khar., 1965	20,0	4	17	68-0	28
				5	4	20-0	18
				<b>2-5</b>	<b>31</b>	<b>88-28</b>	<b>18-43</b>
1973 г. -“-	9,0	2	53	0-106	51		
1974 г. -“-	38,0	2	41	0-82	34		
		3	38	0-114	34		
		4	17	68-0	22		
<b>Итого:</b>		<b>2-4</b>	<b>96</b>	<b>68-196</b>	<b>22-34</b>		
1975 г.	39,0	3	14	0-42	36		
<b>Итого:</b>		5	29	145-0	23		
<b>3-5</b>	<b>43</b>	<b>145-42</b>	<b>23-36</b>				
5.	Желудевый долгоносик Повсеместно с 1963 по 1975 гг.	Terrormermis brevis Hagm., 1912	-	1	2237	0-2237	38
				2	1860	0-3720	34
				3	130	49-341	12-22
				4	72	288-0	14
				5	105	525-0	11
				6	83	498-0	11
				7	124	868-0	12
				8	70	560-0	10
				9	50	450-0	10
				10	102	1020-0	10
				11	30	330-0	8
				12	41	492-0	5



Окончание табл. 1.16

1	2	3	4	5	6	7	8
				13	60	780-0	5
				14	59	826	5
				15	21	315-0	5
				16	17	272-0	5
				<b>Итого:</b>	<b>5061</b>	<b>7165-6298</b>	
				<b>Всего:</b>	<b>7461</b>	<b>10820-10318</b>	

увеличивалась и интенсивность заражения (1 - 9 экз.). Появление самцов отмечалось при интенсивности заражения в 5 экземплярах паразитов в одной особи хозяина. При еще более высокой интенсивности заражения (6 - 9 экз.) в рассматриваемых условиях из хозяев выходили исключительно самцы паразитов. Средние размеры самцов колебались в пределах 37 - 40 мм. Дальнейшее увеличение экстенсивности заражения (51,7 - 53,3 %) приводило к резкому уменьшению самок паразитов, а при экстенсивности заражения в 76,6 % в популяции уже явно преобладали самцы паразитов.

Для различных совок характерно паразитирование тех же, что и для непарного шелкопряда, видов мермитид. При интенсивности заражения до 3 - 4 паразитов в одной особи данных хозяев, наблюдалось образование исключительно самок паразитов, средние размеры которых не превышают 155 мм. Формирование самцов паразитов начиналось при более высокой интенсивности заражения хозяев (5 - 15 экз.). Средняя длина тела самцов мермитид в различных особях хозяев составляла 24 - 47 мм.

В зараженных гусеницах зимней пяденицы, содержащих до 2 экз. парамермитид (*H. albicans*), формировались только самки последних. Появление самцов паразитов отмечалось при интенсивности заражения свыше 3 экз. их в одной особи хозяина. Следует заметить, что высокой интенсивности заражения мермитидами (более 3 экз.) зимней пяденицы нами никогда не наблюдалось. Длина тела самок (50 - 70 мм) и самцов (31 - 33 мм) *H. albicans* из зимней пяденицы отличалась не так существенно, как это имело место у особей паразитов из других более крупных хозяев.

В прямокрылых (саранча, кузнечики) преобладает паразитизм двух видов мермитид: *Hexameris albicans* и *Hexameris stepposis*. Так же, как и в предыдущих случаях, при интенсивности заражения хозяев до 4 экз. наблюдался выход исключительно самок паразитов, а образование самцов происходило при максимальной в данных условиях интенсивности

заражения хозяев (4-5 экз.). Средние размеры самок у *H. albicans* - до 139; у *H. stepposis* - 34-51 мм. Средние размеры самцов у *H. albicans* - 55, а у *H. stepposis* - 18 - 22 мм.

Массовым паразитом желудевого долгоносика является паразитицида *T. brevis*. Самки паразитов формировались при интенсивности заражения хозяев не более как 2 экземплярами паразитицид. При инвазировании хозяев тремя особями паразита возможно образование как самцов его, так и самок. Более высокая интенсивность заражения хозяев (4 - 16 экз.) ведет к образованию только самцов паразитов. Как хозяин, так и его паразит, имеют относительно небольшие размеры тела. Длина тела самок *T. brevis* колебалась в пределах 34 - 38 мм, а самцов - 5 - 14 мм.

Анализ представленных материалов дает возможность утверждать следующее:

1. Дифференциация пола мермитид происходит после отрождения личинки-2 (стадия инвазионной личинки) из яйца и проникновения ее в полость тела хозяина, т. е. в процессе питания и роста паразита в хозяине.

2. Пол мермитид определяется условиями питания и, в связи с этим, находится в зависимости от интенсивности заражения хозяев и их размеров тела. Рассмотренные виды хозяев обеспечивают развитие самок паразита при относительно невысокой интенсивности заражения (1 - 2, 1 - 4 экз.). Более высокая интенсивность заражения приводит к образованию только самцов паразитов.

3. Из крупных хозяев выходят обычно и более крупные экземпляры паразитов. С увеличением интенсивности заражения хозяев размеры тела паразитов уменьшаются. Однако изменения в размерах тела паразитов происходят лишь в определенных пределах, свойственных для конкретного вида.

4. На определение пола паразитов местоположение популяции хозяев, ее численность, а также экстенсивность заражения, прямого влияния не оказывают. Соотношение полов в популяции хозяина, при выраженном половом диморфизме по величине тела, может находиться в корреляции с соотношением полов мермитид.

5. С увеличением экстенсивности обычно наблюдается и увеличение интенсивности заражения хозяев, а следовательно, и возрастание числа самцов паразитов. При низкой экстенсивности заражения хозяев в популяции паразитов преобладают самки.

Сделанные выводы подтверждаются и экспериментально. В лабораторных условиях было проведено заражение парамермитидой *Terromermis brevis* Nagm., 1912 различных по весу личинок желудевого долгоносика. Эксперименты выполнялись в почвенных садках; в каждом варианте содержалось по 100 личинок хозяина и не менее 500 инвазионных личинок паразита. Результаты исследований представлены в табл. 1.17.

Таблица 1.17

Сравнительная зараженность личинок желудевого долгоносика парамермитидой в связи с различным весом хозяина и степенью увлажнения почвы

Относительная влажность почвы	Вес личинок хозяина (мг)	Экстенсивн. заражения (%)	К-во зараж. хозяев (шт.)	Интенсивность зараж. (шт.)	Числовое соотношение полов (шт.)	Средняя длина вышедших червей (мм)
3 - 5% (темно-серая супесь)	20	30	29	1	29-0	12
	30	35	36	1	36-0	12
	50	10	10	1	5-5	8-18
	70	15	14	1	0-14	37
10% (темно-серая супесь)	20	100	100	2	200-0	5
	30	100	100	2	200-0	6
	50	100	100	3	300-0	5
	70	90	92	1	0-92	39

Как показали опытные заражения, мелкие личинки хозяев даже при минимальной их инвазии обеспечивают развитие исключительно самцов паразита; самки развиваются в личинках весом свыше 50 мг. На интенсивность и экстенсивность заражения хозяев существенное влияние оказывает влажность почвы. Оптимальной для темно-серой супеси является относительная влажность почвы 10 %. Оказалось также, что парамермитиды способны заражать уже инвазированных ими ранее хозяев. Не исключена возможность, что в естественных условиях инвазия хозяев именно и происходит не одновременно. При разрыве в сроках инвазии одного хозяина до 7 - 10 дней, в условиях опытов появляются интерсексы, доля участия которых порой достигает более 20 %.

Проведенные полевые исследования и лабораторные эксперименты выявили наличие несомненной зависимости дифференциации пола мермитид от условий питания, а именно от величины тела хозяев и интенсивности их заражения. Такой способ реализации половых отличий ставит виды, как справедливо полагает Берг (1942), под угрозу разобщения полов, так как в одном месте могут существовать условия, благоприятные для развития одного пола, в ином - другого. Исследования пространственного размещения организмов в популяции мермитид подтверждают и этот тезис. Как и для большинства животных, для мермитид свойственен агрегированный тип пространственного распределения, при этом обнаруживаются отдельные скопления особей нередко с явным преобладанием какого-либо одного пола. Разобщенность разнополых особей в пределах популяции играет в развитии мермитид весьма существенную роль.

Одним из основных преимуществ разобщенности разнополых особей в пределах популяций мермитид является возможность смешения различных поколений. Как уже отмечалось, старение и деградация у мермитид связаны с процессами спаривания и яйцекладки, после которых они быстро отмирают. Продолжительность жизни неспарившихся особей увеличивается в 5 - 6 раз, в проведенных опытах такие самки и самцы сохраняли запасы питательных веществ в трофозоме, оставались подвижными и способными к составлению брачных клубков и размножению на протяжении 5 и более лет. Таким образом неплодотворенные самки и неспаривавшиеся самцы как бы накапливаются в открытой внешней среде. В результате этого в популяциях мермитид складывается весьма сложный и исключительно своеобразный состав возрастных групп, который можно сформулировать как состав различных возрастных групп из особей более чем одного поколения. Естественно, что в популяциях, в которых во время репродуктивного периода представлено несколько поколений половозрелых особей, резко повышается генетическое перемешивание разных поколений. При экологической организации мермитид с малой подвижностью такая возможность смешения поколений является преимущественно следствием экологической регуляции пола и обеспечивает дальнейшую прогрессивную эволюцию этой группы паразитов.

Сложившийся способ реализации пола не обеспечивает постоянства соотношения полов у мермитид. В периоды высокой численности хозяев,

наряду с экстенсивностью, возрастает и интенсивность инвазии, что обеспечивает значительное, порой до 100 %, преобладание самцов.

По Геодакяну (1965), изменение качества популяции будет пропорционально количеству самцов, так как с его увеличением улучшаются условия для естественного и полового отбора. В ухудшившихся условиях, таким образом, очень оперативно достигается необходимая в таких случаях оборачиваемость самцов. С уменьшением численности хозяев происходит обычно и снижение экстенсивности и интенсивности их заражения, что в свою очередь, приводит к возрастанию числа самок паразитов. Следовательно, избыток самок ведет к резкому увеличению потомства мермитид, а избыток самцов - к улучшению условий для полового и естественного отбора, к максимальному приспособлению популяции в конкретных условиях среды.

Таким образом, переменное соотношение полов, флюктуирующее от поколения к поколению, является одной из основных характерных особенностей организации мермитид, обеспечивающей направленность эволюции этой группы паразитов и быстрое восстановление численности их особей вслед за динамикой численности хозяев.

У видов мермитид, паразитирующих в насекомых, периодически дающих вспышки массового размножения, динамика соотношения полов выражена намного значительнее. Иллюстрацией к данному выводу может служить динамика соотношения полов у рассмотренных видов мермитид из различных местообитаний.

Среди рассматриваемых видов наибольшая изменчивость в соотношении полов характера для *N. albicans* и *A. elegans* паразитов ряда прямокрылых, бабочек и других насекомых, дающих вспышки массового размножения. Количество самцов на сто самок у этих видов колеблется в пределах 10 - 840 экз., а в отдельных очагах их число достигает около 3000 и более экземпляров (табл. 1.18). При этом большему изменению подвержено соотношение полов в пойменных местообитаниях, где оптимальные для мермитид условия увлажнения способствуют обычно и более высокой интенсивности заражения хозяев. В пойме рек для мермитид характерно практически постоянное преобладание численности самцов над самками. В местах (лесные поляны, пойменные луга, лугостепь), где мермитиды паразитируют в нескольких видах и даже группах видов хозяев, соотношение полов у паразитов выравнивается. У парамермитид (*N. stepposis* и др.),

паразитирующих в насекомых (прямокрылые), имеющих относительно постоянную и высокую численность особей в определенных условиях, соотношение полов более стабильно. Исследования, проведенные в местообитаниях Центрально-Черноземного госзаповедника (Курская область) и в Украинских Карпатах на протяжении более десяти лет, показали, что для *H. stepposjs* в среднем на 100 самок обычно приходится 150 самцов.

Таблица 1.18

Соотношение полов у *H. albicans* Sieb., 1848 в различных очагах непарного и кольчатого шелкопрядов дубрав Башкирии в 1964 году

№ пп.	Местоположение очагов	Экстенсивность заражения (%)	Интенсивность заражения (шт.)	Кол-во особей на 1 м <sup>2</sup>		Соотношение полов <sup>1</sup>
				♂♂	♀♀	
1.	Аургазинское лесничество:					
	очаг № 1	64	5	24	1	2400
	очаг № 2	52	4	25	5	500
	Итого по лесничеству			49	6	816
2.	Юматовское лесничество					
	очаг № 1	20	3	5	13	38
	очаг № 2	30	4	6	7	86
	очаг № 3	49	5	27	1	2700
	Итого по лесничеству			38	21	190
3.	Зилаирское лесничество					
	очаг № 1	25	3	2	25	8

<sup>1</sup> Соотношением полов в биологии принято называть количество самцов, приходящееся на 100 самок.

Особенностью соотношения полов у мермитид, паразитирующих в почвенных беспозвоночных, является численное преобладание самок над самцами. У *O. brevivaginata* на 100 самок встречается обычно около 75 самцов, у *Ps. alechini* - лишь 50 самцов и только у *T. brevis* в среднем по многолетним данным можно говорить о численном равенстве полов. Наибольшее количество самцов здесь, как и у других видов, отмечается в

пойме рек, а также в местообитаниях Украинских Карпат с характерной для них повышенной влажностью; стабильностью соотношения полов мермитид выделяются остепненные местообитания Центрально-Черноземного госзаповедника.

На протяжении онтогенетического цикла у мермитид соотношение полов непрерывно меняется. Это правило является общим для всех видов. Общепринятое разделение соотношения полов на первичное, вторичное и третичное (Геодакян, 1965; Новоженев, 1971 и др.) для мермитид с их экологическим механизмом определения пола не совсем приемлемое. Мы различаем «начальное» или «исходное» соотношение (после выхода паразитов из хозяев) и «текущее» соотношение полов, которые соответственно отвечают вторичному и третичному соотношению полов.

В интенсивно зараженных хозяевах паразитическая стадия мермитид по времени значительно короче, следовательно, в начале периода массового выхода постпаразитических личинок из хозяев первыми появляются самцы. Поэтому в брачный период (июнь - июль) количество самцов на 100 самок всегда и везде наибольшее (рис. 1.17; 1.18). Спаривание начинается сразу же после линьки. В состоянии копуляции приходилось встречать особей, еще окончательно не сбросивших личиночную кутикулу. В процессе составления брачных клубков и спаривания самцы очень быстро теряют запас жирового тела, становятся малоподвижными, не способными противостоять грибным и другим болезням, а также резко изменяющимся условиям температуры и влажности среды. В связи с быстрым старением и отмиранием самцов, соотношение полов быстро выравнивается и даже становится обратным. Яйцекладка у большинства видов мермитид очень растянута, поэтому старение и деградация самок происходит не так бурно, как это отмечено у самцов. В процессе зимовки массово элиминируют преимущественно старые и средневозрастные особи и, в первую очередь, самцы. Таким образом, весной следующего года (апрель - май) среди самцов вновь преобладают молодые и средневозрастные особи, но уже на 100 самок приходится лишь около 5-20 самцов. С прогреванием почвы до 10° бурно возобновляется яйцекладка и спаривание молодых и средневозрастных особей, которые к началу выхода из хозяев нового поколения обычно отмирают.

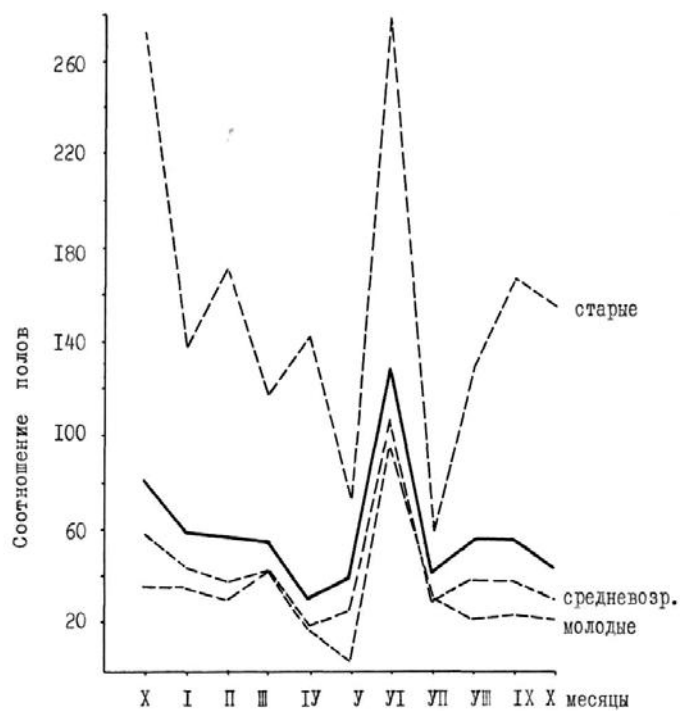


Рис. 1.17. Динамика соотношения полов на протяжении жизненного цикла *Terromermis brevis* Nagm., 1912 ( Учебно-опытный лесхоз Воронежского ЛТИ, нагорная дубрава 1963 – 64 гг.)

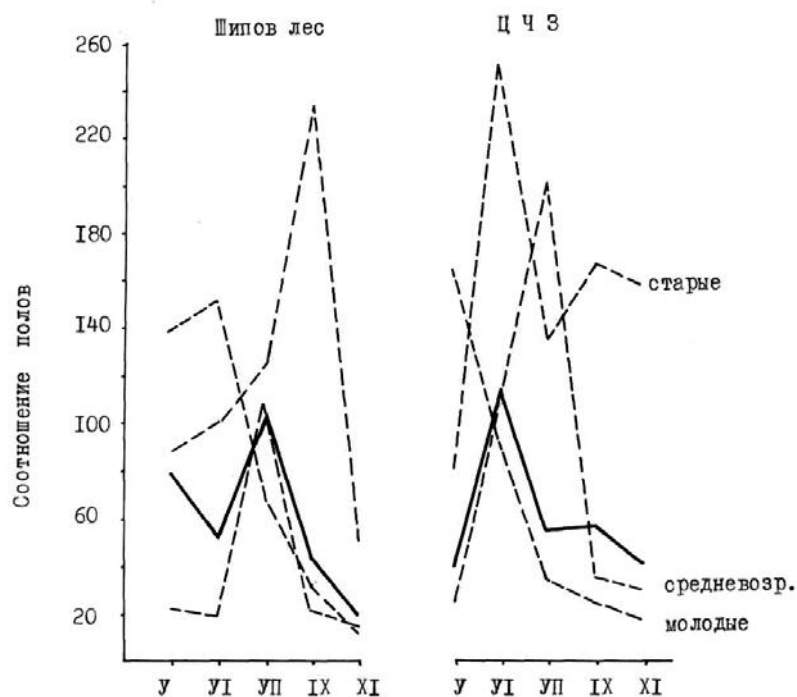


Рис. 1.18. Динамика соотношения полов на протяжении жизненного цикла *Terromermis brevis* Nagm., 1912 в дубравах Шипова леса (Воронежская обл., 1974 г.) и Центрально-Черноземного госзаповедника (Курская обл., 1975 г.).



Нами рассмотрена динамика соотношения полов преимущественно у видов мермитид, паразитирующих в почвенных и наземных беспозвоночных. Из мермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, массовые и регулярные сборы на стадиях половозрелых особей проведены у видов *Terrormermis artjukhovskii* Khar., 1966; *Gastromermis karpatskyi* sp. nov.; *Octomyomermis itascensis* Johnson, 1963; *Paramermis ascaroides* Art. et Khar., 1971 и некоторых других. Анализ динамики соотношения полов у названных видов также полностью подтверждает сделанные ранее выводы (табл. 1.19) Как и у мермитид, паразитирующих в почвенных беспозвоночных, для данной группы паразитов свойственны численное преобладание самок над самцами, а также значительные колебания соотношения полов на протяжении онтогенетического цикла развития. В связи с относительно компактной яйцекладкой, заражение хозяев, а также выход паразитов из них протекают у видов мермитид из водных беспозвоночных в более сжатые сроки, что делает динамику соотношения полов еще более выраженной. Для значительного числа изученных видов характерны чрезвычайно редкие встречи самцов, а у *P. ascaroides* был установлен партеногенетический способ размножения. *P. ascaroides* обнаруживается часто и в больших количествах с августа по сентябрь в различных водоёмах Воронежской области (рр. Хопер, Усманка, оз. Голое и др.). Во всех случаях были собраны только постпаразитические личинки, которые в условиях лаборатории линяли на половозрелых самок и через несколько суток приступали к откладыванию яиц. Отложенные яйца нормально развивались до отрождения из них инвазионных личинок. Наблюдения на протяжении длительного периода (более 10 лет) показали, что у этого вида из поколения в поколение все особи развиваются только из неоплодотворенных яиц, и всё потомство бывает только женского пола. Такой вид партеногенеза весьма редкий, встречается у пчел и носит название константного телитокического партеногенеза. Характерно, что *P. ascaroides* является распространенным паразитом именно пчел и других перепончатокрылых, которые заражаются путем заглатывания инвазионных личинок во время водопооя.

У мермитид встречается также и циклический партеногенез, сочетающийся с периодической бисексуальностью (*Mermis nigrescens*, Duj., 1842).

Таблица 1.19

Соотношение полов у некоторых видов мермитид, паразитирующих в беспозвоночных  
из постоянных и временных водоёмов и водотоков

№ пп	Вид мермитоидей	Количество особей на 1 м <sup>2</sup>											
		молодых			средневозрастных			старых			всего		
		♂♂	♀♀	соотн. полов	♂♂	♀♀	соотн. полов	♂♂	♀♀	соотн. полов	♂♂	♀♀	соотн. полов
1.	<i>Amphibiomermis hidrophilis</i> Art. et Khar, 1971.	1	3	33,3	1	2	50,0	1	6	16,6	3	11	27,2
2.	<i>Amphibiomermis rivalis</i> Art. et Khar, 1971.	-	2		-	1		-	-		-	3	
3.	<i>Gastromermis gastrostoma</i> Steiner, 1918	1	6	16,6	1	4	25,0	1	7	14,3	3	17	17,9
4.	<i>Gastromermis karpatskyi</i> sp. nov.	1	60	1,7	10	14	71,5	16	3	533,3	27	77	33,7
5.	<i>Gastromermis viridis</i> Welch, 1963	1	1	100,0	1	5	20,0	1	5	20,0	3	11	27,2
6.	<i>Terrormermis artjukhovskii</i> Khar, 1966.	8	17	47,0	13	11	118,1	7	12	58,8	28	40	70,0
7.	<i>Hexamermis latioesophaga</i> Art. et Khar, 1971	-	7		-	-		-	-		-	7	
8.	<i>Mesomermis acuticauda</i> Art. et Khar, 1971	-	2		-	-		-	-		-	2	
9.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	2	43	4,7	7	175	4,0	1	89	1,1	10	307	3,0
10.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar, 1971	-	103		-	-		-	-		-	103	

### 1.3 Половой диморфизм и связанное с ним филогенетическое изменение органов мермитид

Из всех известных типов полиморфизма у мермитид более или менее выражен половой диморфизм. В общих чертах известно, что у представителей этой группы паразитических червей самцы обычно меньше самок. Насколько это правило является фактически всеобщим, общая картина полового диморфизма, связь его с филогенетической тенденцией признаков, представления об эволюционных соотношениях видов, роль полового диморфизма в интенсивности естественного отбора у мермитид - эти вопросы оставались неисследованными.

В процессе изучения поставленных вопросов было проанализировано 30 видов, принадлежащих к 20 родам. Сопоставление признаков самцов и самок проводилось по видам в пределах различных экологических групп.

Можно с уверенностью подтвердить мнение о том, что в целом для мермитид характерны большие размеры самок по сравнению с самцами. Однако степень отмеченных различий по видам неодинакова, имеются также и исключения из правила, когда различия приходится признать недостоверными.

У всех видов, паразитирующих в наземных беспозвоночных, самки значительно крупнее самцов. Первое место в этом отношении из рассмотренных видов занимает *H. albicans* и последнее - *H. stepposis*. Кроме того, у самцов и самок данной экологической группы отмечены различия в форме переднего конца тела, в диаметрах головы на уровне тангорецепторов и в размерах амфидов. Так, у *H. albicans* и *H. stepposis* самки выделяются конусовидной формой переднего конца тела по сравнению с закругленной у самцов (рис. 1.19). Диаметр головы на уровне головных бугров (тангорецепторы), в этом случае, у самцов также больший. Размеры амфидов у самцов всегда выше, нежели у самок.

Картина полового диморфизма у видов, паразитирующих в почвенных беспозвоночных, в общих чертах напоминает описанную выше. Однако здесь уже встречаются виды, у которых различия в размерах тела у самцов и самок недостоверны (*T. pratensis*, *O. ragamonovi*). Характерно, что именно у этих видов, в отличие от других, размеры амфидов самок больше, чем у самцов. Формой переднего конца тела отличаются лишь самцы и самки у *T. brevis* и

*T. pratensis*, при этом самки, как и у других видов, сохраняют больший диаметр головы на уровне головных бугров (рис. 1.19; табл. 1.20).

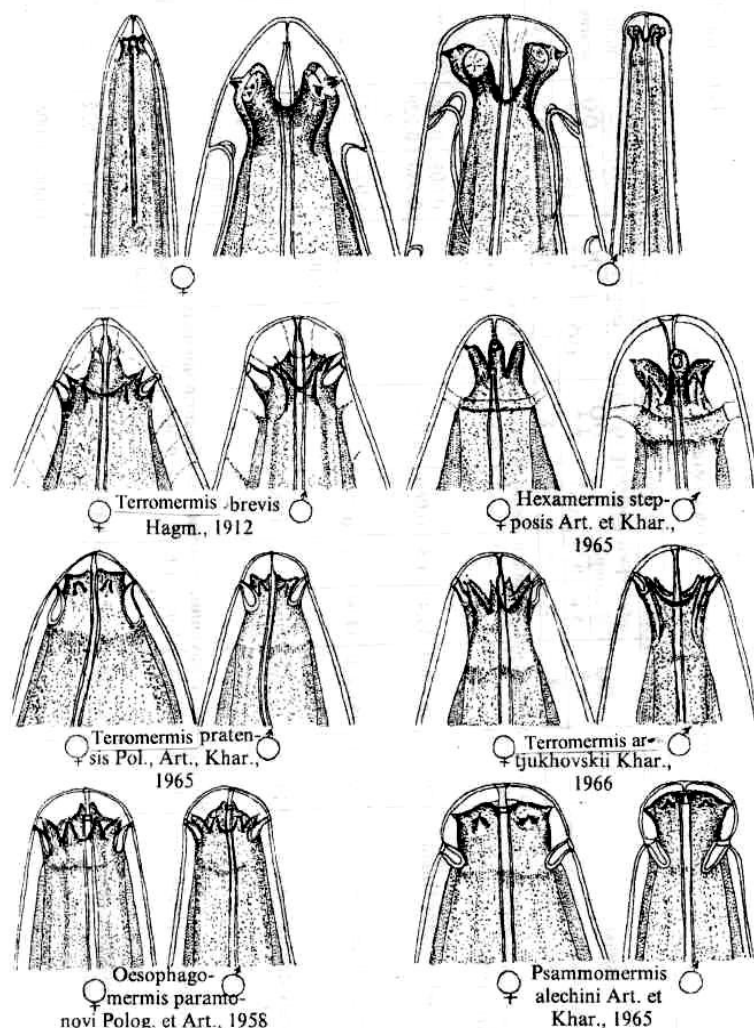


Рис. 1.19. Вариации формы переднего конца тела у самцов и самок различных видов мермитид

У мермитид, паразитирующих в беспозвоночных из временных водоёмов, половой диморфизм выражен несколько слабее, чем у предыдущих двух групп. Обычно самцы здесь мельче самок (за исключением *E. krasnitskyi*), хотя сила влияния этого фактора очень незначительна. Размеры амфидов у самцов несколько большие.

Половой диморфизм у видов, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водоёмов, выражен, пожалуй, наиболее слабо. Различия в длине тела самцов и самок у многих видов очень незначительны (*G. boophthorae*, *H. contorta*, *I. wisconsiensis*), а для 4 видов из 14 рассмотренных они признаны

Таблица 1.20

## Составление признаков самцов и самок

№ пп	Виды	Длина тела				Характеристика переднего конца				Характер амфилов		
		♂♂	♀♀	критерий Фишера		диаметр головы		форма		размеры		положение
				F <sub>φ</sub>	0,01	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<b>Виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных</b>												
1.	<i>Amphibiomermis ghilarovovi</i> Pol. et Art., 1958	45-64	83-127	5,36	2,0	0,54	0,100	тупоза- кругл.	тупоза- кругл.	0,026 х 0,009	0,018 х 0,009	под головн. буграми
2.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912	26-63	36-260	36,42	1,6	0,066	0,054	-“-	-“-	0,036 х 0,022	0,028 х 0,020	-“-
3.	<i>Hexameremis albicans</i> Sieb., 1848	29-80	45-420	54,06	1,6	0,072	0,070	закруг.	кону- совид.	0,016 х 0,006	0,010 х 0,006	-“-
4.	<i>Hexameremis stepposis</i> Art., Khar., 1965	14-33	21-53	2,75	1,6	0,056	0,039	-“-	-“-	0,018 х 0,009	0,010 х 0,006	-“-
<b>Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных</b>												
5.	<i>Terrormermis brevis</i> Hagm., 1912	3-20	7-45	5,00	1,6	0,045	0,065	закруг.	кону- совид.	0,017 х 0,007	0,010 х 0,006	-“-
6.	<i>Terrormermis pratensis</i> Pol., Art., Khar., 1965	7-8	8-10	4,31	4,8	0,035	0,038	-“-	-“-	0,013 х 0,006	0,022 х 0,006	-“-

Продолжение табл. 1.20

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
7.	Mermithidae sp.	8-10	15-20	6,25	2,0	0,047	0,044	закруг.	закруг.	0,020 х 0,016	0,020 х 0,014	в кругу головных бугров
8.	Oesophagomermis paramonovi Pol. et Art., 1958	14-15	17-18	1,00	2,6	0,050	0,059	-“-	-“-	0,016 х 0,009	0,023 х 0,100	под голов. буграми
9.	Pologenzevimermis kulagini Pol., 1941	15-18	35-66	100,0	11,0	0,040	0,045	тупоза- кругл.	тупоза- кругл.	0,010 х 0,008	0,008 х 0,005	у шейн. перетяж.
10.	Psammomermis alechini Art., Khar., 1965	10-82	85-199	2,50	1,6	0,036	0,064	закруг.	закруг.	0,016 х 0,013	0,013 х 0,010	-“-
11.	Psammomermis korsakowi Pol., 1941	28-70	97-346	3,51	1,8	0,035	0,051	тупоза- кругл.	тупоза- кругл.	0,016 х 0,006	0,008 х 0,005	-“-
<b>Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных водоёмов</b>												
12.	Amphimermis litoralis Art. et Khar., 1971	43-70	110-128	2,25	2,0	0,083	0,086	закруг.	закруг.	0,023 х 0,015	0,017 х 0,011	под голов. буграми
13.	Eurymermis krasnitskyi Art et Khar., 1971	15-16	19-20	1,00	3,5	0,045	0,045	-“-	-“-	0,013 х 0,008	0,010 х 0,006	-“-
14.	Eurymermis tuberculata Art. et Khar., 1971	13-14	42-48	9,09	2,4	0,042	0,053	-“-	-“-	0,018 х 0,009	0,013 х 0,006	-“-
15.	Terrormermis artjukhovskii Khar., 1966	13-15	12-23	3,17	2,3	0,045	0,060	закруг.	закруг.	0,016 х 0,009	0,013 х 0,006	под голов. буграми

Продолжение табл. 1.20

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
16.	<i>Oesohagomermis brevivaginata</i> Art. et Khar., 1971	4-15	18-20	30,18	2,0	0,048	0,045	закруг.	закруг.	0,019 х 0,007	0,019 х 0,007	под голов. буграми
<b>Виды, паразитирующие в беспозвоночных из постоянных водоёмов</b>												
17.	<i>Abathymermis tenuicauda</i> Rubz., 1967	8-10	10-11	4,0	99,0	0,050	0,045	закруг.	закруг.	0,040 х 0,017	0,017 х 0,012	у шейн. перетяж.
18.	<i>Bathymermis fuhrmanni</i> Dad., 1911	8-9	8-12	1,6	99,3	0,050	0,018	прямо срез.	конусов. прямо	0,018 х 0,018	0,030 х 0,030	-“-
19.	<i>Capitomermis crassiderma</i> Rubz., 1968	6-7	5-7	4,0	99,4	0,028	0,028	закруг.	закруг.	0,012 х 0,006	0,020 х 0,007	-“-
20.	<i>Eurymermis iyengari</i> Welch, 1964	7-15	12-21	1,3	99,3	0,035	0,095	-“-	-“-	0,016 х 0,013	0,012 х 0,009	-“-
21.	<i>Gastromermis boophthorae</i> Welch et Rubz., 1965	11-21	16-32	2,5	1,5	0,075	0,085	-“-	-“-	0,020 х 0,015	0,020 х 0,011	под голов. буграми
22.	<i>Gastromermis viridis</i> Welch, 1962	12-17	10-24	7,8	2,6	0,055	0,060	-“-	-“-	0,028 х 0,015	0,021 х 0,012	-“-
23.	<i>Hydromermis contora</i> Linst., 1889	14-26	1-49	2,3	2,0	0,072	0,090	тупоза- кругл.	тупоза- кругл.	0,016 х 0,015	0,014 х 0,013	-“-
24.	<i>Hydromermis churchilensis</i> Welch, 1960	12-23	12-21	8,1	5,0	0,043	0,037	конус.	конус.	0,009 х 0,004	0,008 х 0,002	-“-

Окончание табл. 1.20

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
25.	<i>Isomermis wisconsiensis</i> Welch, 1962	9-13	15-21	2,2	2,0	0,060	0,070	закруг.	закруг.	0,019 х 0,015	0,014 х 0,013	у шейн. перетяж.
26.	<i>Lanceimermis lanceicapita</i> Rubz., 1967	10-11	16-19	9,2	5,0	0,035	0,040	-“-	-“-	0,023 х 0,020	0,014 х 0,013	-“-
27.	<i>Limnomermis limnobia</i> Dad., 1911	10-16	19-20	37,0	16,0	0,055	0,052	-“-	-“-	?	?	-“-
28.	<i>Mesomermis fluminalis</i> Welch, 1962	7-10	10-18	7,0	4,9	0,057	0,059	-“-	-“-	0,026 х 0,018	0,023 х 0,017	-“-
29.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	19-27	32-57	9,4	2,0			-“-	-“-	0,014 х 0,011	0,014 х 0,011	-“-
30.	<i>Strelkovimermis singularis</i> Str., 1964	30-45	67-119	12,0	2,6	0,057	0,060	-“-	-“-	0,010 х 0,007	0,010 х 0,007	-“-



недостовверными (*A. tenuicauda*, *B. fuhrmanni*, *C. crassiderma*, *E. iyendari*). Незначительные различия наблюдаются и в размерах амфидов, причем именно здесь вновь и в большем числе отмечаются виды, у которых самки имеют несколько большие амфиды по сравнению с самцами (*B. fuhrmanni* и *C. crassiderma* др.). Заметная разница в форме передних концов тела самцов и самок имеется лишь у одного вида *B. fuhrmanni*.

Таким образом, половой диморфизм у мермитид проявляется в различной длине тела, размерах амфидов, форме передних концов тела и их диаметре на уровне головных бугров. Выражен половой диморфизм у представителей различных экологических групп неодинаково. Наибольшей глубины различия в морфоанатомическом строении самцов и самок достигли у видов из суходольных местообитаний; у водных обитателей половой диморфизм проявляется слабее.

Картина полового диморфизма связана с филогенетической тенденцией признаков у животных (Геодакян, Смирнов, 1968). Названными авторами сформулировано правило полового диморфизма: «Если по какому-либо признаку существует половой диморфизм, то филогенетически этот признак вида в целом, как правило, эволюционирует в сторону самца». Следовательно, на основании правила полового диморфизма можно предположить, что мермитиды на данном этапе эволюции проявляют общую тенденцию к уменьшению размеров тела. Таким образом, мермитиды как полостные паразиты беспозвоночных животных являются исключением среди зоопаразитических нематод, для которых В.А.Догель (1947) отмечает «тенденцию к увеличению размеров тела».

Виды из суходольных местообитаний существенно крупнее и, как уже отмечалось, характеризуются более глубоким половым диморфизмом. Обитатели водоемов мельче, и половой диморфизм у них выражен слабее. Следовательно, применяя правило полового диморфизма при анализе эволюционных соотношений видов мермитид, можно заключить, что более крупные виды из суходольных местообитаний филогенетически древнее мелких видов из водных местообитаний. Мермитиды, паразитирующие в водных беспозвоночных, таким образом, относятся к вторичноводным организмам.

Итак, среди паразитов наземных беспозвоночных преобладают филогенетически древние виды мермитид (*H. albicans*, *A. elegans* и др.). К эволюционно молодым видам здесь можно отнести *H. stepposis*,

паразитирующий в прямокрылых. Паразитов почвенных беспозвоночных (род *Oesophagomermis* и др.), объединяющих сравнительно мелкие виды с относительно несколько большими амфидами, следует считать филогенетически позднее родов *Pologenzevimermis* и *Psamomermis*. Абсолютно большая часть мермитид из водных беспозвоночных представлена эволюционно молодыми видами, наиболее древних из которых объединяют роды *Hydromermis*, *Octomymermis* и *Strelkovimermis*.

Филогенетически молодые виды из водных местообитаний отличаются большей плодовитостью, преимущественно пассивным заражением хозяев, хорошо развитыми (не обязательно крупными), широкими амфидами. Несмотря на относительно высокую развитость амфидов, они сохранили у этих групп мермитид первичное положение - по бокам переднего конца тела и не выше круга головных бугров (у многих видов на шейной перетяжке). В подвижной водной среде, полностью обволакивающей ее обитателей, наиболее целесообразно именно боковое расположение амфидов, обеспечивающее быструю реакцию на химические стимулы.

У сухоходольных, филогенетически более древних видов, обитающих в препаразитической и постпаразитической фазах (включающих и половозрелую стадию) в почвенных горизонтах, наряду с большими размерами тела, отмечается значительно меньшая плодовитость; преимущественно активное, перкутанное заражение хозяев, сопровождающееся порой активными их поисками. Амфиды чаще вытянутой формы, уплощенные, нередко с узким отверстием; расположены по телу широко. Для некоторых видов данной группы мермитид характерно гетеротопическое смещение химических органов вперед, усиливающее их функцию (рис.4.8). Так, у видов из древних родов (*Amphimermis*, *Nexamermis*, *Psammomermis*) амфиды расположены на шейной перетяжке или, по крайней мере, ниже круга головных бугров. Расположение амфидов в кругу и выше круга головных бугров, как у свободных фазмидиевых, свойственно эволюционно молодым видам из почвенных местообитаний, и является адаптацией к условиям почвенной среды.

Виды с высоким расположением амфидов (выше круга головных бугров) многими авторами нередко включаются в роды, характеризующиеся расположением амфидов «до круга головных бугров». Однако, как показали исследования, в основе репродуктивной изоляции видов лежат этологические механизмы (хеморецепция). Следовательно, форма амфидов и их

расположение являются важными систематическими признаками мермитид. Для видов с высоким положением амфидов необходимо создание новых родов. Роды, включающие виды с крупными и мелкими размерами тела, также следует подвергнуть тщательной ревизии.

Половой диморфизм создает предпосылки возникновения различий в интенсивности отбора внутри видов. Отбор самцов у мермитид значительно интенсивнее, чем отбор самок. Этому способствует более раннее их появление; обычно большая их численность в популяции; предпочтение самками мелких особей; быстрое расходование уже в процессе копуляции запасов «трофозомы» и, наконец, более интенсивное уничтожение самцов неблагоприятными биотическими и абиотическими факторами среды.

Как показали проведенные исследования, при высокой интенсивности заражения из хозяев выходят исключительно самцы паразитов, причем, чем больше их число в одном хозяине, тем мельче они размерами (в пределах, характерных для вида). Заканчивается паразитическая фаза развития мермитид при высокой интенсивности заражения хозяина на 7 - 10 дней быстрее. Таким образом, первыми хозяев покидают именно мелкие самцы; они быстро линяют на половозрелых особей (2-3 дня) и приступают к спариванию с молодыми или же продолжающими яйцекладку самками прошлых поколений, а также с молодыми самками нового поколения после их выхода из хозяев и линьки. У видов с ранневесенним заражением хозяев массовое появление молодых самцов наблюдается в конце мая, начале июня (таб. 1.21). Мелкие самцы копулируют 1 - 2 раза, при этом расходуют целиком запасы трофозомы и быстро отмирают. В августе - сентябре в популяциях преобладают уже крупные экземпляры самцов, которые в основной массе приступают к копуляции весной следующего года после перезимовки в брачных клубках. С начала и до конца лета самки обычно численно нарастают, их массовое отмирание наблюдается в конце весны следующего года после окончания откладки яиц. В процессе яйцекладки самки копулируют многократно и с различными самцами, порой из разных поколений, таким образом достигается большее генетическое перемешивание популяции.

Таблица 1.21

Динамика численности половозрелых особей на протяжении жизненного цикла в условиях Хоперского госзаповедника (средние за 12 лет)

Стадии половозрелых мермитид	Численность особей в шт. на 1 м <sup>2</sup> по срокам								
	апрель - май			июнь - июль			август - сентябрь		
	самцы		самки	самцы		самки	самцы		самки
	мелкие	всего		мелкие	всего		мелкие	всего	
<b>Hexameris albicans Siebold, 1948</b>									
молодые (n-1)	2	8	-	5	27	59	5	33	12
средневозр. (n-2)	-	6	41	60	81	66	2	4	163
старые (n-3)	-	1	23	93	98	14	6	32	40
Итого:	2	15	64	158	206	139	13	69	215
<b>Terromermis brevis Hagmeier, 1912</b>									
молодые (n-1)	21	22	5	6	7	3	-	4	9
средневозр. (n-2)	9	11	8	6	12	17	2	7	40
старые (n-3)	2	6	10	43	43	18	4	12	22
Итого:	32	39	23	55	62	38	6	23	71
<b>Terromermis artjukhovskii Khar., 1966</b>									
молодые (n-1)	2	2	6	-	-	-	-	-	-
средневозр. (n-2)	2	2	3	2	3	8	-	-	-
старые (n-3)	4	8	2	2	23	29	-	1	5
Итого:	8	12	11	4	26	37	-	1	5
<b>Octomyomermis itascensis Johnson, 1963</b>									
молодые (n-1)	2	2	-	-	1	3	-	6	50
средневозр. (n-2)	-	3	14	-	-	-	2	6	64
старые (n-3)	-	-	17	-	-	-	15	17	14
Итого:	2	5	31	-	1	3	17	29	128

У видов из постоянных водоёмов выход паразитов из хозяев часто наблюдается в августе – сентябре. Брачный период в подобных случаях очень быстротечен, в связи с этим создается впечатление редкости самцов. Как и у предыдущих видов, здесь также первыми копулируют мелкие самцы, которые затем очень быстро отмирают.

Для установления факта «избирательности» самками мелких самцов, а возможно просто большей половой активности последних, был предпринят ряд лабораторных экспериментов. Самцы и самки четырех видов были разделены по размерам тела на три категории (мелкие, средние и крупные), из которых искусственно составлялись различные сочетания брачных клубков: к самке определенной категории помещалось по одному самцу всех

трех категорий. Каждый вариант был составлен в 10 повторностях. Черви помещались в бьюксы с почвой, температура которой поддерживалась в пределах 15 - 17°. Просмотр состояния мермитид проводился один раз в 30 дней до полного отмирания особей в эксперименте.

Как показали опыты, мелкие по размерам тела самцы проявляют наибольшую активность в спаривании независимо от размеров самок и их видовой принадлежности (табл. 1.22). При избытке самцов (1:3), крупные их экземпляры не копулируют. Для оплодотворения и нормальной откладки яиц самке достаточно спаривания с одним - двумя мелкими или же средними самцами. После перезимовки в лабораторных условиях крупные неспарившиеся самцы были отсажены к молодым самкам, и они составили нормальные брачные пары. В последнем случае самки также полностью откладывали вполне жизнеспособные яйца.

#### **1.4. Репродуктивная изоляция мермитид**

Механизмы, репродуктивно изолирующие один вид от других, являются наиболее важной, характерной чертой вида (Майр, 1968). Без достаточно полного представления об изолирующих механизмах, вопросы видообразования, систематики, динамики и статики популяций, эволюции и филогении не могут рассматриваться на уровне современного состояния биологической науки. Существует определенная иерархическая система изолирующих механизмов, отвечающая биологическим особенностям и экологической структуре организмов, которая для мермитид оставалась неизученной совершенно.

В настоящем разделе представлены материалы по изолирующим механизмам мермитид: полевые наблюдения, а также результаты лабораторных экспериментов по данному вопросу с видами из различных местообитаний преимущественно Центральной лесостепи.

Важнейшей особенностью мермитид, определяющей многие моменты биологии, организации и структуры популяций группы, следует считать смешение ниш. Зона интрогрессии у них обширна и постоянна, таким образом, виды мермитид существуют в условиях полной симпатричности. В пределах любого местообитания фауна мермитид обычно состоит из одного, чаще нескольких многочисленных видов с широким ареалом и редких, порой единичных, особей, как правило, самок, которые многими авторами описываются как виды, новые для науки. Впоследствии такие виды редко

Таблица 1.22

## Состояние мемитид по вариантам опыта за период наблюдений

Варианты опыта	Расходование «жирового тела» по срокам (%)															
	июнь				июль				август				сентябрь			
	♀	♂♂			♀	♂♂			♀	♂♂			♀	♂♂		
мелк.		ср.	кр.	мелк.		ср.	кр.	мелк.		ср.	кр.	мелк.		ср.	кр.	
<b>Amphimermis elegans Hagm., 1912</b>																
мелкая ♀ и разл. ♂♂	20	50	-	-	30	100	-	-	50	100	20	-	80	100	50	-
средняя ♀ и разл. ♂♂	20	-	50	-	30	-	100	-	50	-	100	-	50	-	100	-
крупн. ♀ и разл. ♂♂	10	50	-	-	30	50	50	-	50	100	50	-	50	100	100	-
<b>Hexamermis albicans Siebold, 1948</b>																
мелкая ♀ и разл. ♂♂	30	-	50	-	30	50	50	-	50	100	50	-	50	100	50	-
средняя ♀ и разл. ♂♂	20	-	50	-	30	-	100	-	50	50	100	-	80	100	100	-
крупн. ♀ и разл. ♂♂	20	50	-	-	30	-	50	20	50	-	50	50	80	-	100	50
<b>Hexamermis steposis Art. et Khar., 1965</b>																
мелкая ♀ и разл. ♂♂	30	50	-	-	30	50	50	-	50	100	50	-	80	100	50	-
средняя ♀ и разл. ♂♂	30	50	-	-	30	50	-	-	50	100	-	-	80	100	-	-
крупн. ♀ и разл. ♂♂	30	50	-	-	30	50	-	-	50	100	-	-	80	100	-	-
<b>Terrormermis brevis Hagmeier, 1912</b>																
мелкая ♀ и разл. ♂♂	30	50	-	-	50	100	-	-	50	100	-	-	100	100	-	-
средняя ♀ и разл. ♂♂	30	-	50	-	50	50	50	-	50	100	50	-	80	100	50	50
крупн. ♀ и разл. ♂♂	30	-	50	-	50	-	100	-	50	-	100	-	80	-	100	-

обнаруживаются другими исследователями. Возможно, что определенная роль в возникновении редких видов принадлежит межвидовой гибридизации и в подобных случаях мы имеем дело с явно молодыми, слабо дифференцированными видами, с характерными для них мелкими ареалами. Не исключена также возможность, что это гибридное потомство - элиминирующее в первом или же в последующих поколениях. Экологический механизм реализации пола у мермитид приводит к разрыву отдельные группы мужских и женских особей в пределах популяции, делает возможными резкие колебания соотношения полов; подобная ситуация увеличивает порой предпосылки к межвидовой гибридизации.

Преобладающие численно, т. е. обычно массовые виды, во всех частях своих огромных ареалов сохраняют постоянство облика, устойчивое сочетание отличительных особенностей. Их разделяет четкий морфологический хиатус, величина и постоянство которого не меняются, какие бы локальные популяции не брались для сравнения. Все эти виды сохраняются, несмотря на многочисленные возможности смешаться и слиться. В качестве примеров таких видов можно назвать: *Amphimermis elegans* Hagm., 1912; *Hexamermis albicans* Siebold, 1848; *Terromeremis artjukhovskii* Khartsh., 1966; *Terromeremis brevis* Hagmeier, 1912; *Hexameremis stepposis* Art. et Khar., 1965; *Amphibiomeremis ghilarowi* Pol. et Art., 1958; *Gastromeremis boopthorae* Welch et Rubzov., 1965; *Gastromeremis viridis* Welch, 1962; *Isomeremis wisconsiensis* Welch, 1962; *Octomyomeremis itascensis* Johnson, 1963; *Oesophagomeremis brevivaginata* Art. et Khar., 1971 и многие другие. Сохранение видов в условиях полной симпатричности свидетельствует о весьма надежных изолирующих механизмах, удерживающих гибридизацию примерно на одном уровне.

### **Биотопическая изоляция**

Роль биотопического изолирующего механизма у малоподвижных животных, какими являются мермитиды, еще не исследована. Не являясь эффективным средством репродуктивной изоляции у хорошо подвижных организмов, биотопическая изоляция вполне может быть достаточно надежным изолирующим механизмом для малоподвижных животных.

Изучение биотопической изоляции паразитов усложняется двойственностью их среды обитания. У мермитид, как выраженных

партимальных паразитов, половозрелые стадии развиваются в открытой внешней среде, а именно в поверхностных слоях почвы или на дне водёмов. Таким образом, в данном случае местообитания хозяев могут рассматриваться и как местообитания их паразитов.

Выше говорилось о выраженной симпатричности видов мермитид. Данные по видовому составу четырех различных местообитаний в десяти географических пунктах представлены в таблице 1.23. Виды в пределах местообитаний разделены на «ранее известные», описанные как «новые для науки», и «редкие, неизвестные виды», обнаруженные, как правило, по единственному экземпляру самки.

Таблица 1.23

Видовое разнообразие мермитид по местообитаниям из различных географических пунктов

№ п.п.	Географические пункты	Число видов по местообитаниям											
		средневозр. дубравы			луга и степи			ручьи и реки			пруды и озера		
		известные массовые	новые для науки	редкие неизвестные	известные массовые	новые для науки	редкие неизвестные	известные массовые	новые для науки	редкие неизвестные	известные массовые	новые для науки	редкие неизвестные
1.	Украинские Карпаты	5	3	1	8	6	4	-	-	-	-	-	-
2.	Молдавия	5	-	1	6	1	1	-	-	-	-	-	-
3.	Днепропетровская обл.	4	2	-	5	6	2	-	-	-	-	-	-
4.	Курская область	5	-	2	6	2	5	-	-	-	-	-	-
5.	Воронежская область (Шипов лес)	4	1	1	5	-	2	-	-	-	-	-	-
6.	Воронежская область (Калачеевский л-з)	5	2	-	5	2	3	-	-	-	-	-	-
7.	Воронежская область (пойма р. Воронеж)	-	-	-	4	3	1	2	2	-	1	1	1
8.	Воронежская область (пойма р. Хопер)	6	4	1	6	13	4	3	7	2	4	6	3
9.	Воронежская область (пойма р. Хавка)	-	-	-	5	6	2	2	1	-	1	-	-
10.	Среднее Поволжье	3	-	-	4	-	1	-	-	-	-	-	-



Во всех без исключения случаях мермитиды представлены по местообитаниям группами видов. Наибольшее их видовое разнообразие обнаруживается на лесных полянах и в водотоках (ручьи и реки). Именно из этих местообитаний описано значительное число новых для науки видов. В средневозрастной дубраве и в нетекущих водотоках (озёра, пруды) число видов заметно ограниченнее. В местообитаниях Центрально-Черноземного и Хоперского госзаповедников, где пробы брались ежегодно (1963 - 1975 гг.) и не менее как в 3 - 5 приемов, «редкие виды» составляют в среднем около 1%, а в отдельные годы (1973) число таких видов достигало более 3% (36 из 1124 экз.). В засушливые годы (1975) численность мермитид резко сокращалась, «редкие виды» исчезали вообще. Характерно, что «редкие виды» почти никогда не обнаруживались вновь в последующие годы.

Видовой состав мермитид и особенности их послойного распространения в пределах группы смежных местообитаний рассматриваются на примере Центрально-Черноземного госзаповедника (рис. 1.20). Костяк фауны мермитид здесь составляют пять видов: *Amphimermis elegans*, *Hexamermis albicans*, (паразиты преимущественно чешуекрылых и прямокрылых), *Hexamermis stepposis* (паразит прямокрылых), *Terrormermis brevis* (паразит многих почвенных беспозвоночных), *Psammomermis alechini*. (паразит пластинчатоусых жуков). Видовой состав и численность мермитид наибольшие на лесных полянах и в некосимой степи.

Для некосимой степи характерно численное преобладание двух видов: *H. stepposis* и *Ps. alechini*. Первый обнаруживается на глубине до 80 см, явно предпочитая слой 0 - 20 см, тогда как второй занимает нижние слои почвы с наибольшей численностью в горизонтах 60 - 120 см. Таким образом, у названных видов имеется тенденция к послойной изоляции. Возможность гибридизации между двумя многочисленными видами обычно наименьшая. Между малочисленными видами и одним господствующим большая вероятность гибридизации, тем более, если малочисленные виды представлены лишь одним каким-либо полом. Такая ситуация наблюдается в слое 0 - 20 см, где с многочисленным *H. stepposis* встречаются, преимущественно, самки как близкородственных (*H. albicans* и *T. brevis*), так и отдаленных видов (*Ps. alechini* и *Mermithidae* sp.). Подобное же положение отмечается и в слоях 40 - 60 см, 60 - 80 см, но уже между доминирующим *Ps. alechini* и многочисленными самцами других видов. Только во втором слое

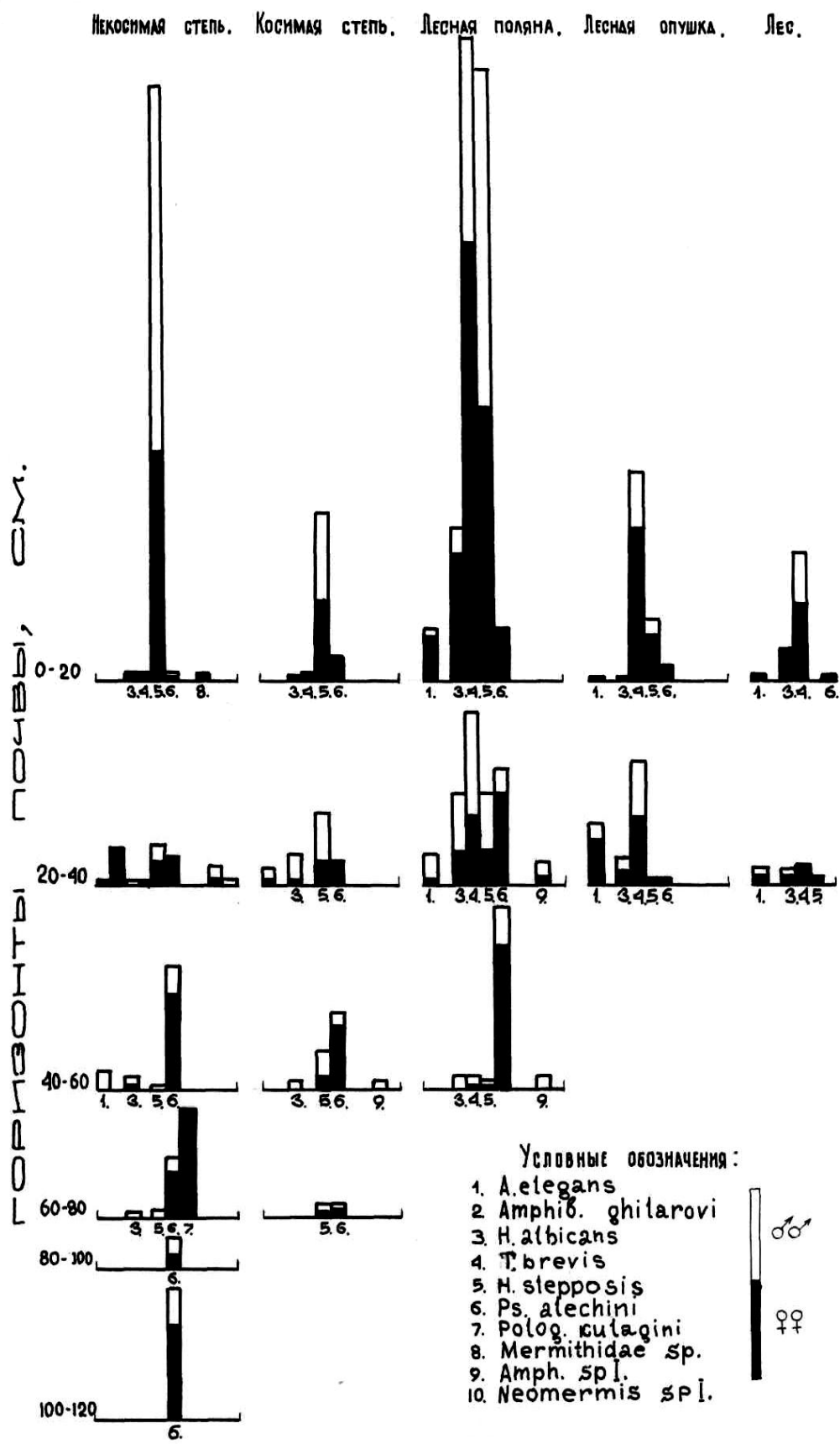


Рис. 1.20. Распределение половозрелых особей мермитид по горизонтам почвы в различных местообитаниях Центрально-Черноземного госзаповедника (Курская область)

(20 - 40 см) численность особей видов и соотношение полов у них более или менее выровнены. Кстати, отмеченное явление характерно для этого слоя и по всем другим рассмотренным здесь местообитаниям. Таким образом, в некосимой степи периодически возникают ситуации, способствующие гибридизации. Возможно, что именно этим и следует объяснять частые находки здесь «неизвестных редких видов».

Косимые участки отличаются в этом отношении от некосимой степи лишь меньшей численностью доминирующих видов (*H. stepposis* и *Ps. alechini*).

На лесных полянах мермитиды концентрируются в слое до 60 см. В верхних горизонтах здесь, впрочем как и по другим местообитаниям, преобладают самки, в нижних частота встречаемости самцов более значительна. Численность особей по видам заметно выше, исключение составляет *Amphimermis* sp. I, самцы и самки которого встречаются регулярно, но в незначительных количествах. Все обнаруженные виды пропорционально распределены по слоям, и только в нижних горизонтах почвы выделяется по численности *Ps. alechini*.

В лесу и на лесных опушках встречаемость мермитид по глубине почвы почти всегда ограничивается на отметке в 40 см. Численно преобладающим является *T. brevis*; ему сопутствуют *H. albicans*, *H. stepposis*, *A. elegans* и очень редко *Ps. Alechini*. Обычно резких различий в численности особей этих видов не наблюдается. Однако, в годы массового появления вредных лесных насекомых (непарный шелкопряд, желудевый долгоносик и др.) численность таких видов как *H. albicans*, *T. brevis*, отчасти *A. elegans* может возрасти до тысячи и более экземпляров на 1 м<sup>2</sup> площади. Число особей почти всегда стабильно и уменьшается лишь с увеличением полноты древостоя.

Приведенные примеры видового состава, а также выявленные особенности взаимного расположения особей мермитид по горизонтам почвы в различных местообитаниях убедительно показывают на свойственное этим паразитам смешение экологических ниш. В случае резкого увеличения численности одного из видов или же неравномерного распределения особей по слоям почвы, увеличивается возможность межвидовой гибридизации. Именно в этих условиях наиболее часто обнаруживаются так называемые «неизвестные редкие виды». Следовательно, биотопическая преграда между видами мермитид в их «смешанных популяциях» практически отсутствует.

Известно, что там, где близкородственные виды исключают друг друга биотопически, повышается эффективность роли других изолирующих механизмов. Вполне очевидно, однако, что и при отсутствии биотопического барьера надежность одного из последующих изолирующих механизмов или же их группы, также должна быть весьма высокой. Следовательно, последующее рассмотрение и других категорий механизмов репродуктивной изоляции мермитид позволит построить их иерархический ряд, выявить наиболее действенные среди них.

### **Сезонная изоляция**

Различия в сезонах размножения служат достаточно эффективной преградой, препятствующей встрече особей у разных видов растений и беспозвоночных животных (Майр, 1968). Сезонная изоляция особенно часто встречается у водных обитателей, что с одной стороны связано с большой стабильностью температуры воды по сравнению с почвой и воздухом, а с другой - с большей зависимостью эмбрионального развития от строго определенных температур среды.

Сочетание этих двух факторов, в известной степени, ограничивает сезон размножения. Становление сезонной изоляции у животных вообще произошло в процессе приспособления к соответствующей нише, направленного, главным образом, на уменьшение конкуренции между видами.

Выраженная тенденция к полифагии у многих видов мермитид делает их жизненные циклы весьма схожими в пределах конкретных местообитаний. Яйцекладка, как правило, растянута; начинается обычно с мая - июня и длится по август – сентябрь. Периоды спаривания и яйцекладки полностью совпадают, пики брачного периода, равно как и яйцекладки, наблюдаются в мае и августе. Зимуют, преимущественно, яйца с развивающимися эмбрионами и половозрелые особи. Таким образом, половозрелые самцы и самки встречаются у рассматриваемых видов практически круглогодично. Массовая элиминация старых особей относится к зимнему сезону и к наиболее сухим и жарким летним месяцам (июнь - июль). Инвазия хозяев возможна на протяжении сравнительно длительного периода (май - август) и имеет также свои весенние и осенние пики. Сам период паразитической фазы обычно непродолжительный.

Таким образом, характер протекания жизненных циклов у мермитид определяется соответствующими температурными порогами развития, растянутостью яйцекладки, числом повторных приемов спаривания, значительным увеличением (до 3 - 5 и более лет) продолжительности жизни неспарившихся самцов и самок и т.д. Смещение сроков развития отдельных стадий характерно, преимущественно, для мермитид, паразитирующих в почвенных беспозвоночных. Жизненные циклы этих видов в пределах конкретных местообитаний, как уже отмечалось выше, почти полностью совпадают. Следовательно, у мермитид из суходольных местообитаний, в связи со значительной идентичностью их жизненных циклов, сезонной изоляции не существует.

Мермитиды, паразитирующие в беспозвоночных из временных и постоянных водоёмов, нередко имеют более четкие жизненные циклы. Сроки спаривания, яйцекладки, эмбрионального развития, инвазии хозяев, у них более компактны и лишь незначительно перекрываются. У таких видов брачные периоды могут не совпадать, следовательно, роль сезонной изоляции для них более существенна.

Высокой степенью изолированности сезонов размножения отличаются обитатели нетекущих водоёмов. К тому же, число видов мермитид в них обычно не велико по причине меньшего разнообразия насекомых-хозяев и большей, в связи с этим, пищевой конкуренции. В проточных водоёмах (водотоках) видовой состав мермитид значительно богаче, схожесть их жизненных циклов здесь хотя и не так заметна, как на суходолах, однако все же существенна. Такие виды, как *Terrormermis artjukhovskii* имеют схему жизненных циклов в принципе такую же, как и паразиты почвенных и наземных беспозвоночных. Следовательно, сезонная обособленность, в той мере, в какой она обнаруживается у мермитид из водных обитателей, не может для них являться главенствующим механизмом репродуктивной изоляции.

### **Этологическая изоляция**

Сущность этологической изоляции - преграды к спариванию, обусловленные несовместимостью поведения. Основывается этот тип изоляции на создании и восприятии раздражителей брачными партнерами. Этологический механизм репродуктивной изоляции имеет наибольшее

распространение среди животных вообще, и мермитиды в этом отношении, как будет показано далее, не являются исключением.

Сигналы, с помощью которых особи одного вида находят друг друга в период размножения, могут иметь самую различную природу; их классифицируют сообразно тем органам чувств, на которые они воздействуют.

Учитывая эколого-морфологические особенности организации мермитид, для них более подходит химический механизм распознавания пола. Мермитиды, как и многие другие нематоды, имеют амфиды (боковые органы) или хеморецепторы. Хеморецепторная функция амфидов, по мнению Парамонова (1962), очевидна и не требует особых доказательств. Эти органы связаны с железой, и многим авторам удавалось наблюдать выделения из них (de Man, 1886; Butschli, 1873; Stefanski, 1922; Парамонов, 1951, 1954 и ряд других). Крайз (Kreis, 1934) на этом основании считает, что амфиды имеют двойную функцию - хеморецепторную и экскреторную.

Сигнализация с помощью видоспецифичных химических веществ широко распространена у водных и у многих наземных животных, в том числе и у насекомых. Вещества, привлекающие других особей своего вида, преимущественно половозрелых особей противоположного пола, имеют название эпагоны (Киршенблат, 1957, 1968, 1974).

Выделения из амфидов наблюдались и у мермитид, содержащихся в зачерненной тушью воде. Еще более обильные выделения продуцируются хвостовыми железами, а также отмечены из трубки пищевода через ротовое отверстие. Вполне возможно, что именно эти выделения и являются эпагонами мермитид. Поверхность мермитид обладает высокой степенью смачиваемости. Черви, таким образом, как бы постоянно плавают в окружающей их пленке воды, удерживающей эпагоны. Поэтому для мермитид наиболее вероятной является контактная хеморецепция.

Ориентация мермитид в брачный период изучалась в серии экспериментов и полевых наблюдений. При выборке их из почвы, как правило, встречались черви, свернувшиеся в клубки с различным количеством особей в них. Составление клубков особями при контакте является для мермитид безусловным рефлексом. Разделение общих, сборных клубков на видоспецифические происходит в дальнейшем под воздействием химических раздражителей, выделение которых стимулируется трением особей в клубках. Вокруг клубка впоследствии, благодаря постоянному

«скольжению» червей в нем, образуется почвенная колыбелька. В таком состоянии мермитиды легче удерживают оптимальную для своего существования влагу и предохраняются от высыхания в период дефицита её в почве. В пределах клубка происходит спаривание, откладка яиц, эмбриональное развитие и отрождение инвазионных личинок-2.

Анализ состояния мермитид в естественных условиях показывает, что непосредственно перед зимовкой встречаются как одиночные особи, так и клубки червей. Число особей в клубках возрастает с увеличением количества самцов. Смешение различных видов в клубках находится в прямой зависимости от богатства видового состава мермитид по местообитаниям и носит немассовый характер. Всего в смешанных клубках обнаружено около 16% встреченных особей. Большая часть мермитид (52 %) встречается в составе видоспецифичных клубков (табл. 1.24).

Таблица 1.24

Состояние мермитид в естественных условиях по местообитаниям

№ пп	Местообитания, в которых брались пробы	Число обнаруженных видов	Число особей в пробе	Соотношение полов	Численность обнаруженных особей по категориям состояния		
					одиноч.	видоспециф. клубки	смешанные клубки
1.	Средневозрастная дубрава	3	18	13	12	6	-
2.	Средневозрастная дубрава	1	25	0	20	5	-
3.	Средневозрастная дубрава	3	26	23	10	16	-
4.	Средневозрастная дубрава	3	37	6	32	5	-
5.	Косимая степь	5	66	106	23	37	6
6.	Некосимая степь	4	70	80	18	41	11
7.	Косимая степь	5	72	85	14	30	28
8.	Средневозрастная дубрава	3	75	12	50	23	2
9.	Лесная поляна	6	85	93	30	43	12
10.	Лесная поляна	5	86	65	23	58	5
11.	Лесная поляна	4	88	83	3	61	24
12.	Лесная поляна	5	88	120	18	60	
13.	Лесная поляна	4	97	130	39	40	18
14.	Средневозрастная дубрава	2	95	36	36	59	-
15.	Некосимая степь	6	96	104	12	47	37
16.	Некосимая степь	6	104	82	21	34	29
Итого:		<b>1128</b>	<b>1128</b>		<b>361</b>	<b>584</b>	<b>182</b>

В порядке дальнейшего изучения вопроса, а также для проверки сделанных выводов, были проведены лабораторные эксперименты. Собранные черви в пределах взятых проб россыпью размещались в металлические бьюксы с увлажненной почвой. Почва сохранялась из тех местообитаний, где брались пробы, её температура в условиях эксперимента поддерживалась около 16 - 18°. Спустя 60 дней был проведен анализ мермитид, содержащихся в бьюксах.

Состояние мермитид в эксперименте подтверждает сделанные ранее выводы. Черви вновь образуют видоспецифические и смешанные клубки, а также встречаются и одиночными особями (табл. 1.25). Доля одиночных особей возросла почти на 10 %. Последнее, вероятно, является следствием длительности процесса образования клубков в период октября - ноября, когда в естественных условиях мермитиды малоактивны. В эксперименте не было преобладания особей в видоспецифичных клубках по сравнению со смешанными. Это подтверждает высказанное предположение о том, что вначале при встрече мермитиды образуют клубки независимо от видовой принадлежности особей (смешанные), а уже затем идет их распад на видоспецифичные путем контактной хеморецепции.

Таблица 1.25.

Распределение половозрелых червей одиночными особями  
и в клубках по вариантам опыта 1

№ пп	Местообитания	Число видов	Число осо- бей	Соот- ноше- ние полов ♂:♀	Численность особей по категориям состояния		
					оди- ноч.	видо- спе- циф. клуб- ки	сме- шан- ные клуб- ки
1	2	3	4	5	6	7	8
1.	Средневозрастная дубрава	3	18	13	11	7	-
2.	Средневозрастная дубрава	1	25	0	14	11	-
3.	Средневозрастная дубрава	3	26	23	26	-	-
4.	Средневозрастная дубрава	3	37	6	14	18	5
5.	Косимая степь	5	66	106	20	9	37
6.	Некосимая степь	4	70	80	41	24	5
7.	Косимая степь	5	72	85	35	18	19
8.	Средневозрастная дубрава	3	75	12	47	28	-
9.	Лесная поляна	6	85	93	32	10	43
10.	Лесная поляна	5	86	65	29	10	47
11.	Лесная опушка	4	88	83	32	23	33
12.	Лесная поляна	5	88	120	44	10	34
13.	Лесная поляна	4	97	130	48	18	31



Окончание табл. 1.25

1	2	3	4	5	6	7	8
14.	Средневозрастная дубрава	2	95	36	35	30	30
15.	Некосимая степь	6	96	104	14	40	42
16.	Некосимая степь	6	104	82	39	24	41
Итого:			<b>1128</b>		<b>481</b>	<b>280</b>	<b>367</b>

Для логического завершения эксперимента был предпринят опыт 2, в котором червей по прежним вариантам поместили уже общим клубком и спустя также 60 дней провели анализ их состояния. В данном опыте мы как бы сократили процесс образования брачных клубков, выполнив искусственно первый этап его - сбор мермитид в смешанные клубки. Состояние мермитид по вариантам опыта 2 приводится в табл. 1.26.

Таблица 1.26

Распределение половозрелых червей одиночными особями  
и в клубках по вариантам опыта 2

№ пп	Местообитания, в которых брались пробы	Число обна- ружен -ных видов	Число осо- бей в пробе	Соот- ноше- ние полов	Численность обнаруженных особей по категориям состояния		
					оди- ноч.	видо- спе- циф. клуб- ки	сме- шан- ные клуб- ки
1.	Средневозрастная дубрава	3	16	14	11	5	-
2.	Средневозрастная дубрава	1	20	0	6	14	-
3.	Средневозрастная дубрава	2	20	11	9	11	-
4.	Средневозрастная дубрава	3	33	3	13	20	-
5.	Косимая степь	4	52	108	7	12	33
6.	Некосимая степь	4	70	94	10	40	20
7.	Косимая степь	5	69	103	6	20	43
8.	Средневозрастная дубрава	3	66	8	9	30	27
9.	Лесная поляна	высохли					
10.	Лесная поляна	5	85	67	16	10	59
11.	Лесная поляна	3	66	106	9	26	31
12.	Лесная поляна	5	88	120	7	19	62
13.	Лесная поляна	4	94	135	5	20	69
14.	Средневозрастная дубрава	2	72	14	9	63	-
15.	Некосимая степь	5	91	94	19	20	52
16.	Некосимая степь	6	89	89	15	19	55
Итого:			<b>930</b>		<b>151</b>	<b>328</b>	<b>451</b>

Одиночные экземпляры представлены в опыте, как и следовало ожидать, в незначительном количестве (16 %), по сравнению с численным составом мермитид в клубках. Соотношение между численностью особей в видоспецифичных и смешанных клубках сохранилось примерно на прежнем уровне.

Следовательно, с определенной достоверностью можно утверждать, что процесс образования брачных клубков состоит из двух этапов: составление смешанных клубков и распад их на видоспецифичные. Опыты по опознаванию противоположного пола особями одного вида осуществляется при помощи контактной хеморецепции.

Определенный интерес представляет изучение вопросов структуры брачных клубков; возрастной, половой и видовой активности мермитид при их составлении: зависимости процесса образования брачных клубков от численности особей, соотношения полов, возрастного и видового состава паразитов, населяющих определенную нишу и ряд других (табл. 1.27).

Таблица 1.27

Характеристика клубков мермитид  
в естественных условиях и в эксперименте

Условия содержания	Видоспецифические клубки			Смешанные клубки		
	к-во клубков	численность особей в клубках	среднее количество особей в клубке	к-во клубков	численность особей в клубках	среднее количество особей в клубке
1	2	3	4	5	6	7
В естественных условиях	202	585	2,9	21	182	8,7
В опыте 1 по вариантам						
№ 1	3	7	2,3	-	-	-
№ 2	1	11	11,0	-	-	-
№ 3	-	-	-	-	-	-
№ 4	4	18	4,5	2	5	2,5
№ 5	4	9	2,2	7	36	5,1
№ 6	7	24	3,4	1	5	5,0
№ 7	8	18	2,2	6	19	3,1
№ 8	1	28	28,0	-	-	-
№ 9	3	10	3,3	4	43	10,7
№ 10	4	10	2,5	2	47	23,5
№ 11	7	23	3,3	8	33	4,1
№ 12	4	10	2,5	7	34	4,9
№ 13	8	18	2,2	10	28	2,8
№ 14	4	30	7,5	2	30	15,0

Окончание табл. 1.27

1	2	3	4	5	6	7
№ 15	12	40	3,3	7	42	6,0
№ 16	9	24	2,7	7	41	5,9
Итого:	<b>71</b>	<b>280</b>	<b>3,9</b>	<b>57</b>	<b>363</b>	<b>6,4</b>
В опыте 2 по вариантам						
№ 1	2	5	2,5	-	-	-
№ 2	2	14	7,0	-	-	-
№ 3	3	11	3,7	-	-	-
№ 4	6	19	3,1	-	-	-
№ 5	4	12	3,0	4	33	8,2
№ 6	10	40	4,0	3	20	6,7
№ 7	7	20	2,9	5	47	9,6
№ 8	6	30	5,0	1	27	27,0
№ 9	ВЫСОХЛИ					
№ 10	3	10	3,3	4	59	14,8
№ 11	5	26	5,2	6	31	5,1
№ 12	9	19	2,1	10	62	6,2
№ 13	4	20	5,0	11	69	6,3
№ 14	4	63	15,8	-	-	-
№ 15	7	20	2,9	6	52	8,6
№ 16	6	19	3,1	7	55	7,8
Итого:	<b>78</b>	<b>328</b>	<b>4,2</b>	<b>47</b>	<b>455</b>	<b>3,0</b>

В естественных условиях общая численность встреченных клубков заметно большая по сравнению с образовавшимися в условиях эксперимента. При этом видоспецифичных клубков почти в 10 раз больше, чем смешанных; среднее количество особей в видоспецифичных клубках наименьшее, в то время как в смешанных оно наибольшее.

В эксперименте наблюдается та же картина независимо от способа первоначального помещения мермитид в бюксы. Среднее количество особей в видоспецифичных клубках здесь почти в 2 раза меньше, чем в продолжающих распадаться смешанных клубках. По вариантам среднее количество особей в видоспецифичных клубках варьирует от 2,2 до 28,0 экземпляров. Примерно в тех же пределах оно наблюдается и в смешанных клубках. Следует также отметить, что именно наибольшая численность особей в клубках, как видоспецифичных, так и смешанных, отмечена в вариантах с преобладанием *T. brevis*. Подобное явление можно объяснить мелкими размерами особей этого вида, для которых поодиночное существование в открытой внешней среде чрезвычайно затруднено. Чем больших размеров достигает клубок, тем успешнее особи, его составляющие, переносят изменения температуры и влажности почвы. Клубки с крупными

видами (*H. albicans*, *A. elegans*, *Ps. alechini*) имеют обычно наименьшую численность особей.

Количество образовавшихся клубков за 60 дней как в первом, так и во втором опытах удивительно стабильно, причем, данная закономерность четко прослеживается и в пределах вариантов. Подобное обстоятельство свидетельствует о том, что механизмы, обеспечивающие репродуктивную изоляцию мермитид, являются достаточно надежными.

Возрастной состав половозрелых мермитид, в связи с их состоянием в опытах 1 и 2, представлен соответственно на рисунках 1.21 – 1.22 и в табл. 1.28.

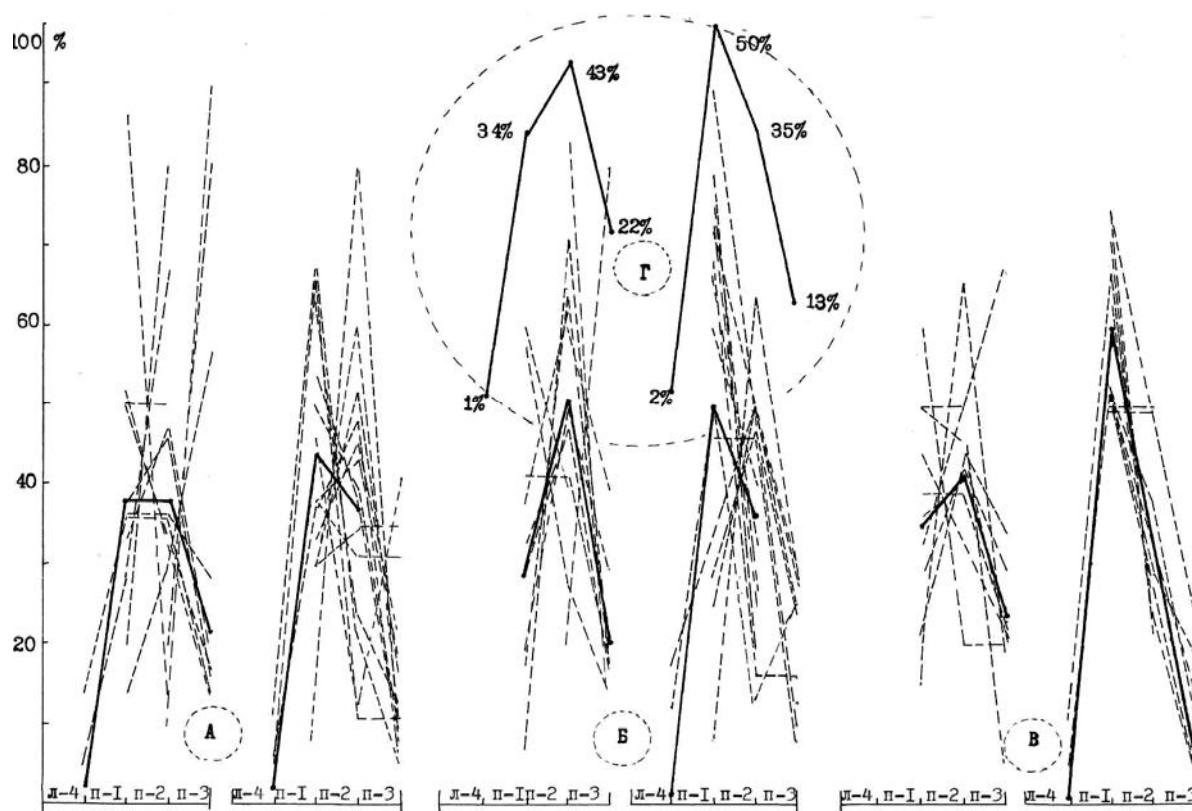


Рис. 1.21. Возрастной состав мермитид по вариантам опыта 1:  
 А – одиночные сборы; Б – особи в видоспецифичных клубках; В – особи в смешанных клубках; Г – в среднем по опыту

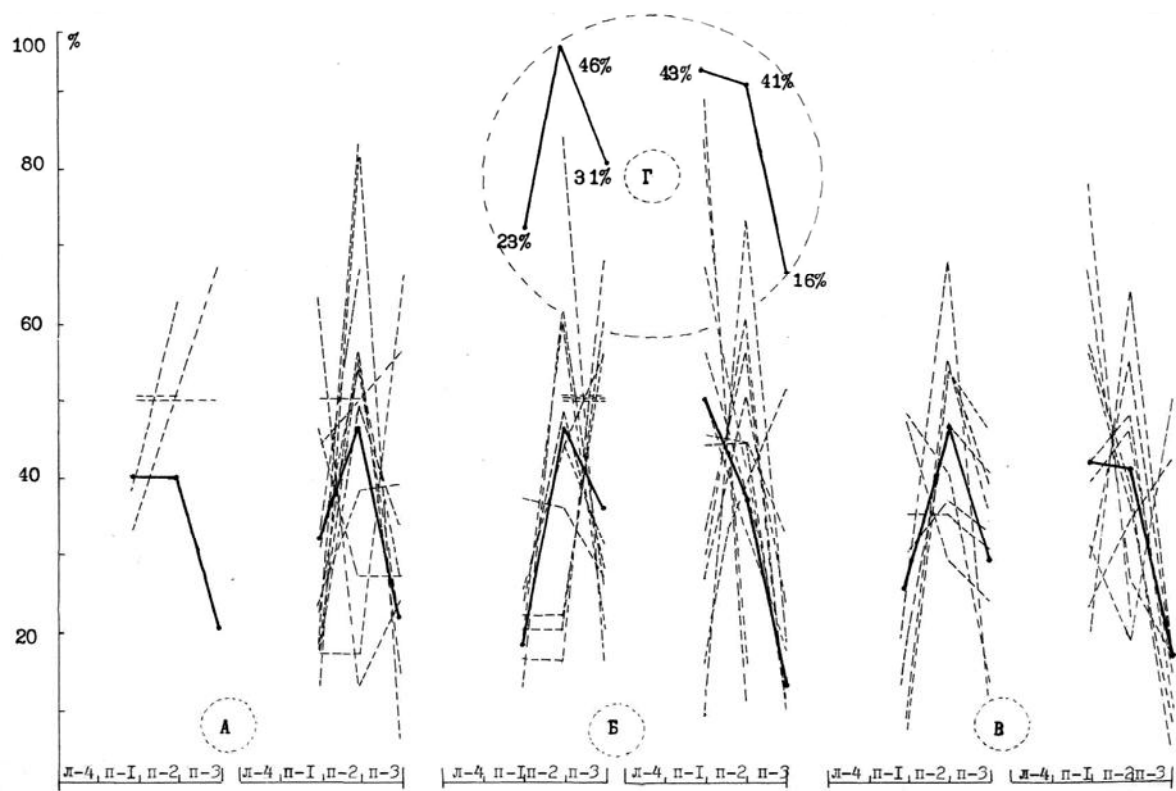


Рис. 1.22. Возрастной состав мермитид по вариантам опыта 2:  
 А – одиночные сборы; Б – особи в идоспецифичных клубках; В – особи в смешанных клубках; Г – в среднем по опыту.

Таблица 1.28

Возрастной состав половозрелых мермитид в эксперименте

№ пп	Состояние мермитид	Численность особей по возрастам									
		л-4	п-1	п-2	п-3	итого	л-4	п-1	п-2	п-3	итого
<b>Опыт 1</b>											
1.	Одиночные особи	2	38	38	22	100	2	44	37	17	100
2.	Особь в видоспецифичных клубках	-	29	51	20	100	1	50	36	13	100
3.	Особь в смешанных клубках	-	35	41	24	100	1	60	32	7	100
4.	В целом по опыту	1	34	43	22	100	2	50	35	13	100
<b>Опыт 2</b>											
1.	Одиночные особи	-	40	40	20	100	-	32	46	22	100
2.	Особь в видоспецифичных клубках	-	18	46	36	100	-	50	37	13	100
3.	Особь в смешанных клубках	-	25	46	29	100	-	42	41	17	100
4.	В целом по опыту	-	23	46	31	100	-	43	40	17	100

Качественный дисперсионный анализ показывает, что влияние возраста мермитид на образование брачных клубков для самок и самцов в опыте 1 и для самцов в опыте 2 оказывается статистически недостоверным ( $F_{\phi} < F_{st}$ ), т. к. фактический критерий Фишера во всех рассматриваемых случаях меньше, чем его стандартное значение ( $F_{\phi} = 2,54 < F_{st} = 2,6$ ;  $F_{\phi} = 3,66 < F_{st} = 3,9$ ;  $F_{\phi} = 1,22 < F_{st} = 3,0$  и т. д.). Влияние возраста недостоверно и на соотношение различных видов клубков (видоспецифичных и смешанных) по вариантам. В опыте 2 наблюдаются лишь достоверные различия в распределении возрастных групп самок одиночными особями и в клубках ( $F_{\phi} = 4,4 > F_{st} = 3,0$ ), но сила влияния фактора возраста в данном случае незначительна (1,5%).

Следовательно, как в клубках, так и среди одиночных особей встречаются представители всех возрастных групп. Возрастной состав одиночных и образующих клубки особей соответствует таковому в целом по опытам. Брачные клубки составляют практически все особи, способные к активному передвижению.

Возрастной состав мермитид смешанных клубков наиболее близок к исходному, независимо от условий опыта. Исключение составляют, пожалуй, самки в видоспецифичных клубках опыта 1, возрастной состав которых более строго отвечает исходному. Среди одиночных заметно чаще встречаются самцы неспарившихся особей (п-1).

Отмеченное распределение возрастных групп у одиночных и образующих клубки половозрелых особей свидетельствует о том, что пары и брачные клубки у мермитид не прочные, т. е. распадаются и вновь составляются неоднократно. В ходе исследований нами встречались особи различного возраста в состоянии *in sorula*. Таким образом, для мермитид свойственно многократное спаривание самок с различными самцами, способствующее большему генетическому смешению популяции, что весьма важно при выраженном у этих паразитов незначительном радиусе активности. Вполне вероятно также, что кроме оплодотворения, копуляция является сигналом и стимулом к откладыванию яиц.

Соотношение полов по вариантам опытов рассматривается в таблице 1.29 и показано на рис. 1.23.

Таблица 1.29

## Соотношение полов у мермитид по вариантам опытов

Варианты опытов	Одиночные особи			Особь в видоспецифичных клубках			Особь в смешанных клубках			Всего	Соотношение полов по вариантам
	число особей		соотношение полов	число особей		соотношение полов	число особей		соотношение полов		
	самцов	самок		самцов	самок		самцов	самок			
<b>Опыт № 1</b>											
№1	1	10	10	1	6	17	-	-	-	18	13
№2	-	14	0	-	11	0	-	-	-	25	0
№3	5	21	24	-	-	-	-	-	-	26	23
№4	-	14	0	1	17	6	1	4	25	37	6
№5	11	9	133	5	4	125	18	19	95	66	106
№6	14	27	52	14	10	140	3	2	150	70	80
№7	15	20	74	8	10	80	10	9	111	72	85
№8	5	42	12	3	25	12	-	-	-	75	12
№9	14	18	78	5	5	100	22	21	105	85	93
№10	2	27	7	6	4	150	26	21	124	86	65
№11	7	25	28	15	8	188	18	15	120	88	83
№12	21	23	91	7	3	233	20	14	143	88	120
№13	29	19	153	10	8	125	16	15	106	97	130
№14	11	24	46	5	25	20	9	21	43	95	36
№15	6	8	75	22	18	122	21	21	100	96	104
№16	13	26	50	11	13	85	23	18	128	104	82
<b>Итого</b>	<b>154</b>	<b>327</b>	<b>44</b>	<b>113</b>	<b>167</b>	<b>67</b>	<b>187</b>	<b>180</b>	<b>104</b>	<b>1128</b>	<b>67</b>
<b>Опыт № 2</b>											
№1	-	11	0	2	3	67				16	14
№2	-	6	0		14	0				20	0
№3	1	8	16	2	9	22				20	17
№4	-	13	0	1	18	6				33	3
№5	1	6	17	6	6	100	20	13	154	52	108
№6	2	8	25	21	19	111	11	9	122	70	94
№7	-	6	0	9	11	82	26	17	153	69	103
№8	-	9	0	4	26	15	1	26	4	66	8
№9	-	-	-								
№10	-	16	0	6	4	150	28	31	90	85	67
№11	3	6	50	16	10	160	15	16	94	66	106
№12	1	6	17	10	9	111	37	25	145	88	120
№13	2	3	67	16	4	400	36	33	109	94	135
№14	-	9	0	9	54	16				72	14
№15	8	11	73	11	9	122	25	27	86	91	94
№16	2	13	15	10	9	111	30	25	120	89	89
<b>Итого</b>	<b>20</b>	<b>131</b>	<b>16</b>	<b>123</b>	<b>205</b>	<b>60</b>	<b>229</b>	<b>222</b>	<b>103</b>	<b>930</b>	<b>67</b>

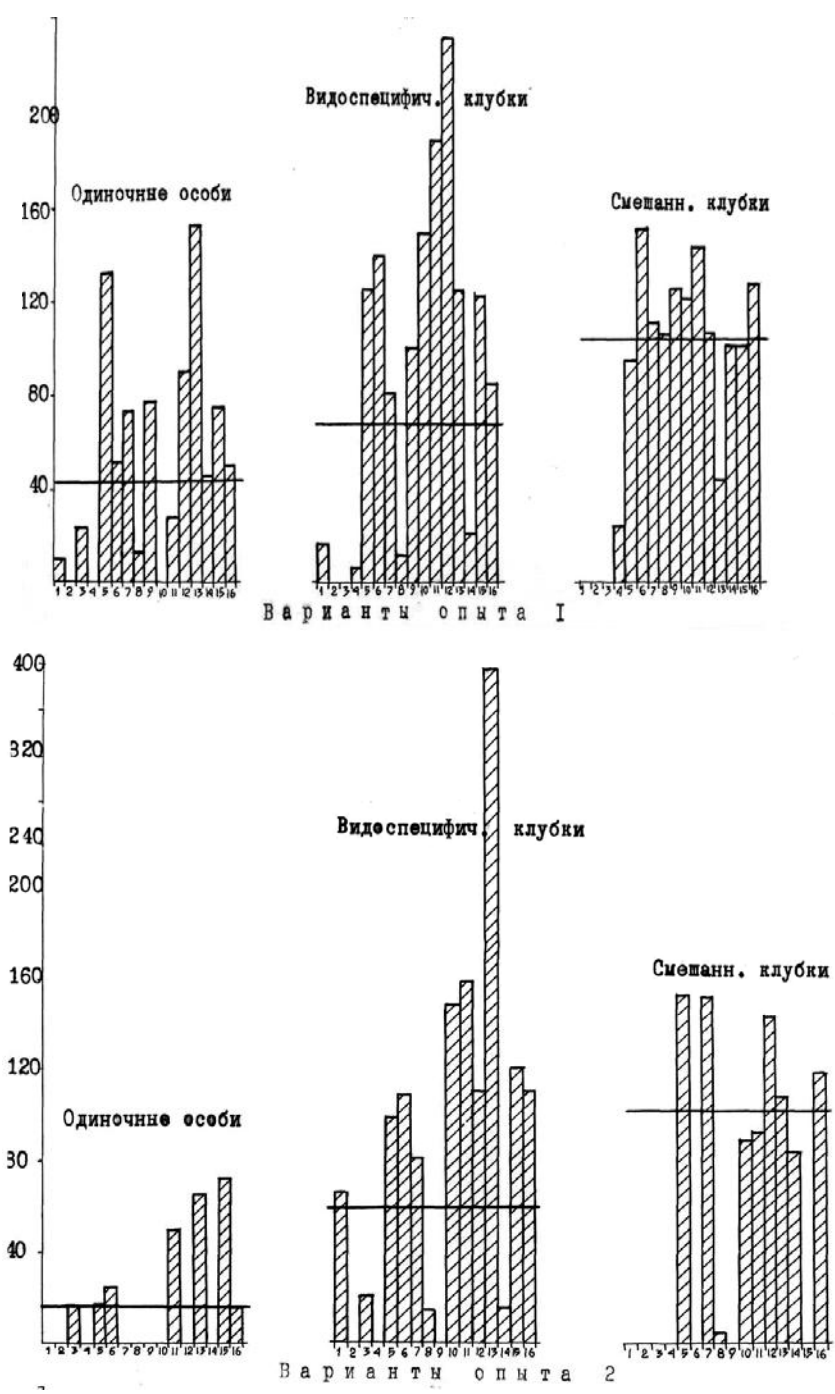


Рис. 1.23. Соотношение полов по вариантам опытов 1 и 2

Одиночные особи мермитид так же, как и особи, образующие клубки, представлены, как видим, и самцами, и самками. Однако соотношение полов по данным категориям состояния неодинаково. Среди одиночных экземпляров преобладают самки; в видоспецифичных клубках треть численности принадлежит самцам, а в смешанных клубках самцы составляют уже половину от общего числа особей. Сущность отмеченного соотношения



полов состоит в следующем. Как показали дополнительные эксперименты, самки первыми покидают смешанные клубки, «извлекая» из них постепенно и самцов своего вида. Самцы, обладающие большими размерами амфидов, проявляют и большую активность в составлении брачных пар. В связи с этим, среди одиночных особей чаще встречаются самки, соотношение полов в смешанных клубках отвечает обычно общему соотношению полов всех видов, населяющих нишу. Соотношение полов в видоспецифичных клубках аналогично характерному для данного вида в конкретных условиях. Примером, в пределах рассматриваемого материала может служить *N. stepposis*, имеющий в естественных популяциях соотношение полов более 120. Именно у этого вида в видоспецифичных клубках, образованных в условиях опыта, соотношение полов обычно выше 100, а в некоторых случаях достигает и 400.

Клубки могут составляться также и особями лишь какого-либо одного пола. Чаще встречаются клубки, состоящие исключительно из одних самок, причем, в значительном числе (до 20 и более). Такие клубки характерны для *T. brevis*, у которого исходное соотношение полов в опытах лишь около 30, т. е. на одного самца приходится три самки.

Выше указывалось на некоторые аспекты различной активности в образовании клубков у ряда видов мермитид. В силу своих экологоморфологических и биологических особенностей, процесс образования брачных пар и клубков, а также его активность у различных видов мермитид неодинаковы (табл. 1.30). Так, у *T. brevis* обнаружена наибольшая склонность к образованию видоспецифичных клубков; *N. albicans* и *A. elegans* чаще встречаются в смешанных клубках; *N. stepposis* в этом отношении не проявляет определенной избирательности. Качественный дисперсионный анализ материалов показывает, что наблюдаемые различия достоверны (в опыте 1:  $F_{\phi} = 18,1 > F_{st} = 2,2$ , сила влияния фактора 7%; в опыте 2:  $F_{\phi} = 21,5 > F_{st} = 2,2$ , сила влияния фактора 10%). При этом численность особей видов и соотношение полов не вносят существенных поправок в отмеченную закономерность.

В условиях лаборатории проводились также попытки насильственной гибридизации мермитид. Для этого использовались приступившие к линьке личинки четвертого возраста пяти наиболее массовых видов (табл. 1.31). Мермитиды парами в различных сочетаниях (13 вариантов) помещались в узкие, конической формы пробирки с оптимально увлажненной темно-серой

супесью. Пробирки устанавливались в термостатах при температуре 15°, Ежедневный путь и взаимное положение червей фиксировались и наносились на миллиметровую бумагу. После гибели одного из партнеров черви тщательно осматривались, и к уцелевшей подсаживалась особь этого же вида, но противоположного пола. Таким образом проверялась способность уцелевшего партнера к спариванию.

Анализ полученных данных позволяет установить следующее:

1. В пределах рассматриваемых вариантов оплодотворение самок и яйцекладка наблюдались лишь у брачных пар в пределах одного вида. Копуляции у партнеров различной видовой принадлежности отмечено не было. При этом следует заметить, что при выборке червей из почвы в естественных условиях только дважды удалось наблюдать копуляцию особей, принадлежащих к различным видам. В обоих случаях это были самки *T. brevis* и самцы *A. elegans*.

2. Продолжительность жизни особей, составляющих смешанные пары, заметно большая. В лабораторных условиях неспарившиеся самцы и самки оставались живыми до 5 лет.

3. В смешанных вариантах совместное пребывание особей за период наблюдений обычно не превышает 1-2 дней. Даже в непосредственной близости черви здесь совершают вертикальные миграции совершенно обособленно.

Разнополюе особи одного вида на протяжении половозрелой жизни находятся в непосредственном контакте от 21 до 30 и более дней. Каждая копуляция длится 4-6 дней, а затем наступает длительный перерыв, в конце которого отмечаются активные синхронные миграции.

4. Продолжительность периода активных миграций у смешанных пар несколько большая. В условиях эксперимента мермитиды в сутки могут передвигаться по вертикали от 5 до 100 мм, независимо от пола и размеров тела особей.

Таким образом, можно считать доказанным, что опознавание пола у мермитид осуществляется с помощью видоспецифичных химических веществ, путем контактной хеморецепции. Оценка данного этологического механизма репродуктивной изоляции убеждает в том, что разрушается он нелегко и не часто.

Таблица 1.30

## Характеристика состояния различных видов мермитид в опытах 1 и 2

Виды мермитид	Одиночные особи		Видоспецифичные клубки				Смешанные клубки				Общее число особей (шт.)	Соотношение полов по виду
	число особей	соотношение полов	к-во клубков	среднее число особей в клубке	число особей (%)	соотношение полов	к-во клубков	среднее число особей в клубке	число особей (%)	соотношение полов		
Опыт 1												
<i>A. elegans</i>	52	350	5	2,6	15	225	13	2,2	33	314	87	314
<i>H. albicans</i>	35	75	14	2,6	23	80	41	1,6	42	74	158	72
<i>T. brevis</i>	55	28	13	7,2	19	12	34	3,7	26	65	486	32
<i>H. stepposis</i>	25	70	44	3,0	37	136	47	2,9	38	157	356	121
<i>Ps. alechini</i>	50	0	1	2,0	33	100	1	1,0	17	0	6	20
Mermithidae sp.	63	22	2	2,5	14	25	6	1,3	23	60	35	30
Итого											1128	
Опыт 2												
<i>A. elegans</i>	7	100	3	5,3	27	300	21	1,8	66	875	59	436
<i>H. albicans</i>	17	92	10	3,7	26	85	39	2,1	57	74	144	78
<i>T. brevis</i>	24	1	37	4,8	48	25	31	3,4	28	51	373	26
<i>H. stepposis</i>	7	19	27	3,2	26	132	39	5,7	67	138	335	120
<i>Ps. alechini</i>	50	0	-	-	-	-	1	1,0	50	0	2	0
Mermithidae sp.	75	9	1	2,0	13	0	2	2,0	12	0	16	7
Итого											930	

Таблица 1.31

## Продолжительность жизни и брачная активность мермитид по вариантам

Варианты	Виды и половая принадлежность	Продолжительность жизни (дн.)	Взаимное расположение		Продолжительность активного периода (дн.)	Активность движения (мм)				
			совместное (дн.)	раздельное (дн.)		минимальная	максимальная	средняя	общая за время наблюдений	общая по варианту
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1.	<i>H. stepposis</i> ♂	600	-	600	24	10	60	19	450	
	<i>T. brevis</i> ♀	620	-	620	17	10	60	25	435	885
2.	<i>H. stepposis</i> ♀	650	-	650	32	10	95	22	700	
	<i>T. brevis</i> ♂	150	-	1050	35	10	65	19	610	1310
3.	<i>H. stepposis</i> ♀	1690	1	1689	36	10	80	31	1100	
	<i>H. albicans</i> ♂	1520	1	1519	38	10	80	22	860	1960
4.	<i>H. stepposis</i> ♂	670	2	668	23	10	75	24	550	
	<i>H. albicans</i> ♀	1710	2	1708	23	10	50	20	470	1020
5.	<i>H. stepposis</i> ♀	675	30	645	18	10	60	30	530	
	<i>H. stepposis</i> ♂	375	30	345	17	5	40	20	340	870
6.	<i>H. albicans</i> ♀	580	-	580	5	10	30	25	75	
	<i>A. elegans</i> ♂	550	-	550	8	5	30	19	150	225
7.	<i>H. albicans</i> ♂	1520	2	1518	38	10	100	32	1200	
	<i>A. elegans</i> ♀	690	2	688	21	10	65	26	550	1750
8.	<i>H. albicans</i> ♂	350	1	349	21	5	95	34	710	
	<i>Ps. alechini</i> ♀	360	1	359	8	5	60	24	190	900
9.	<i>H. albicans</i> ♀	125	2	123	22	10	60	39	860	
	<i>Ps. alechini</i> ♂	125	2	123	23	5	80	33	760	1620
10.	<i>H. albicans</i> ♀	750	23	727	21	10	80	31	640	
	<i>H. albicans</i> ♂	410	23	387	24	5	80	31	725	1365

Окончание табл. 1.31

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
11.	<i>A. elegans</i> ♀	780	24	756	26	10	60	22	570	
	<i>A. elegans</i> ♂	380	24	356	25	10	70	27	680	1250
12.	<i>T. brevis</i> ♀	580	28	552	14	6	100	46	640	
	<i>T. brevis</i> ♂	90	28	62	10	10	70	25	250	890
13.	<i>Ps. alechini</i> ♀	380	21	359	21	10	55	27	570	
	<i>Ps. alechini</i> ♂	125	21	104	22	5	62	30	660	1230

## Механическая изоляция

Механическая преграда является последней в ряду докопуляционных изолирующих механизмов. В ее основе лежит несоответствие у различных видов строения копулятивных органов.

В настоящее время значение механической изоляции многими авторами не признается (Майр, 1968). Считают, что любое изменение в генетической конституции вида может привести к изменению строения половых органов. «Будучи внутренними структурами, эти органы менее подвержены корректирующему действию естественного отбора, нежели внешние фенотипические признаки, при условии, что их главная функция - перенос гамет - не нарушается» (Майр, 1968).

Разнообразие строения копулятивных органов у мермитид можно считать значительным. Форма и размеры половых органов (спикулы и вагина) положены в основу существующей в настоящее время систематической классификации мермитид.

Различаются два основных типа вагин: прямые и изогнутые. Как те, так и другие представлены множеством форм. Вагины прямые (канал прямой или косой) могут иметь цилиндрическую, овальную, боченковидную, грушевидную и другие формы (рис. 1.24). Среди изогнутых (многоколенных с изогнутым каналом) наиболее распространены s-образная, v-образная, γ-образная, крюковидная и другие формы (рис. 1.25 – 1.29). Последний тип также многообразнее и по размерам вагин.

Спикулы подразделяются на одиночные и парные. Их величина, форма (палочковидные, серповидноизогнутые, крючковидные, саблевидные и др.), строение проксимальных и дистальных головок, взаимное расположение (параллельные, сходящиеся под углом, перекрещивающиеся, переплетенные) могут быть самыми разнообразными.

Прямым вагинам отвечают обычно относительно короткие или удлиненные, Г-образно изогнутые спикулы (рис. 1.27). У видов с v-образно изогнутой вагиной самцы имеют спикулы короткие, палочковидные или слегка изогнутые, расположенные под углом друг к другу (рис. 1.25). Виды с короткой s-образной вагиной имеют самцов также с короткими, серповидноизогнутыми, параллельно друг к другу расположенными спикулами (рис. 1.26). У видов с крупными s-образными вагинами могут

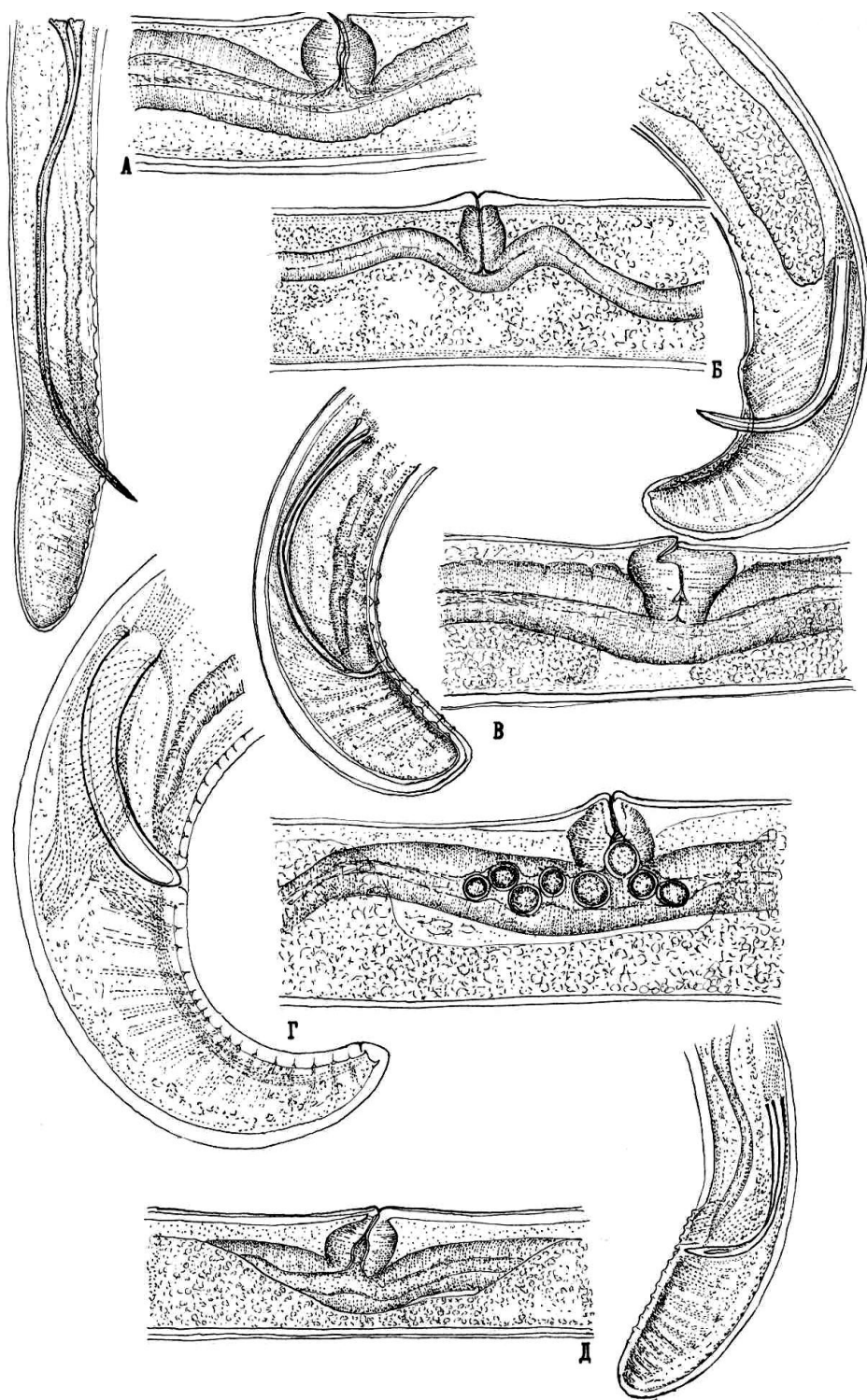


Рис. 1.24. Относительная величина и форма спикул у видов с прямым типом вагины

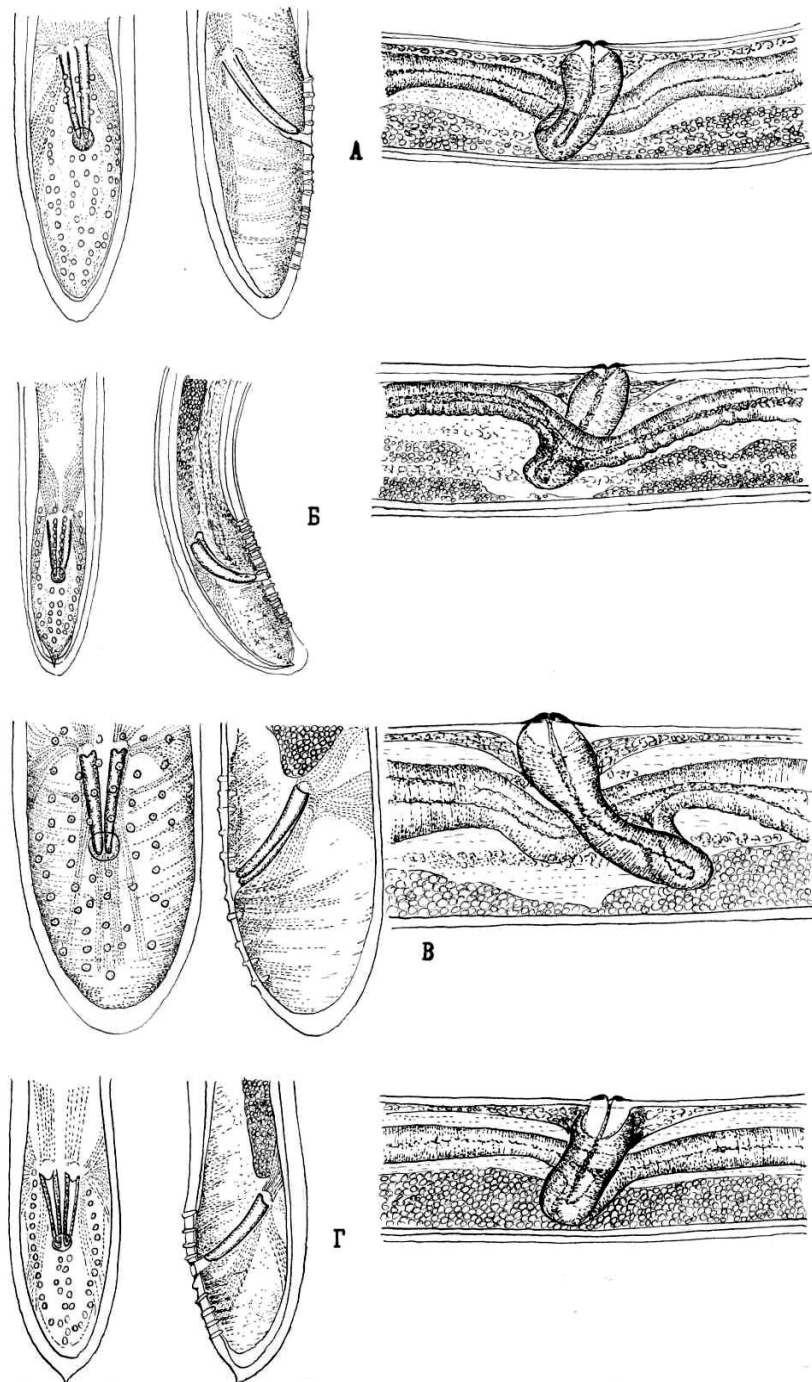


Рис. 1.25. Относительная величина и форма спикул у видов с V-образно изогнутой вагиной



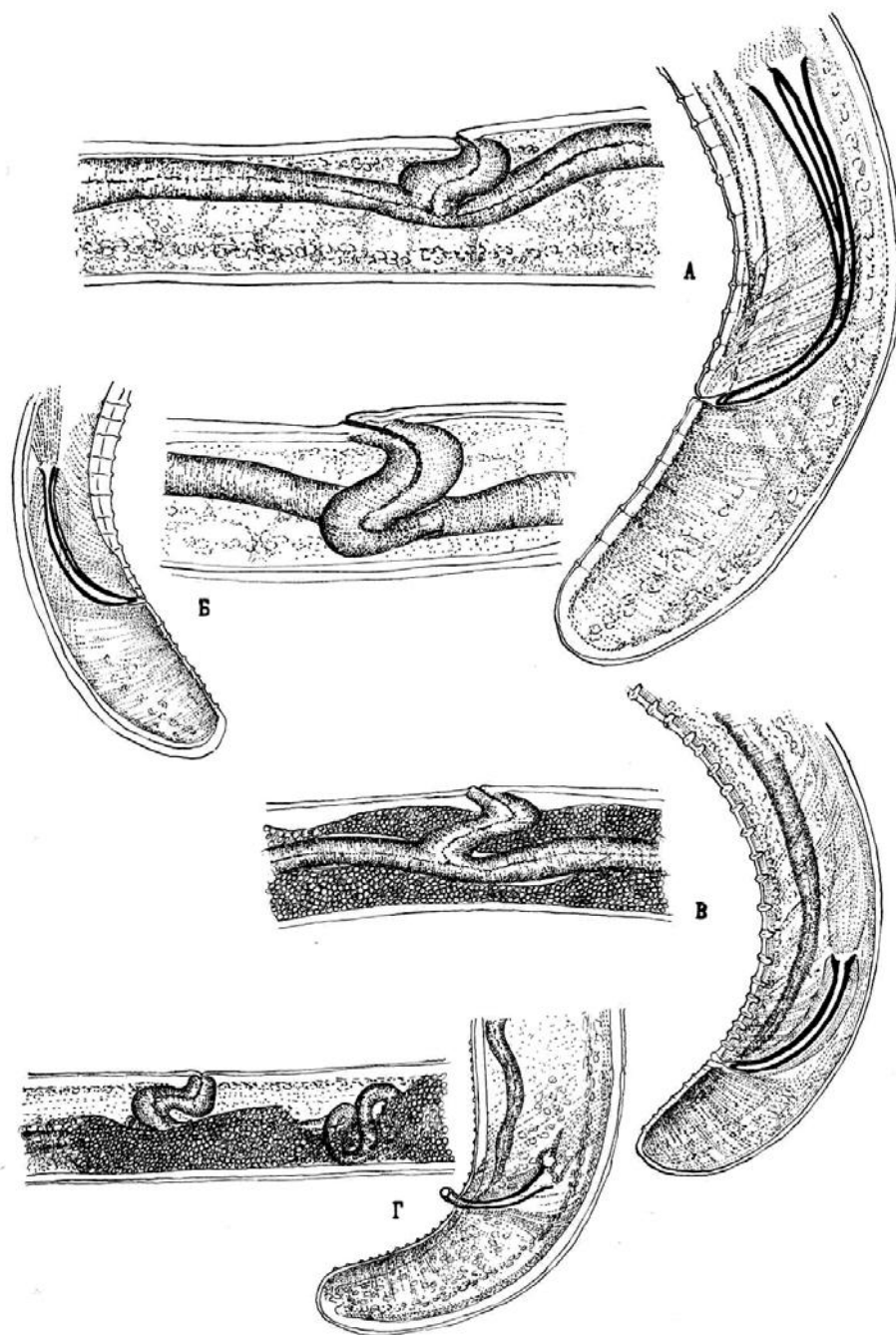


Рис. 1.26. Относительная величина и форма спикул у видов с S-образной короткой вагиной

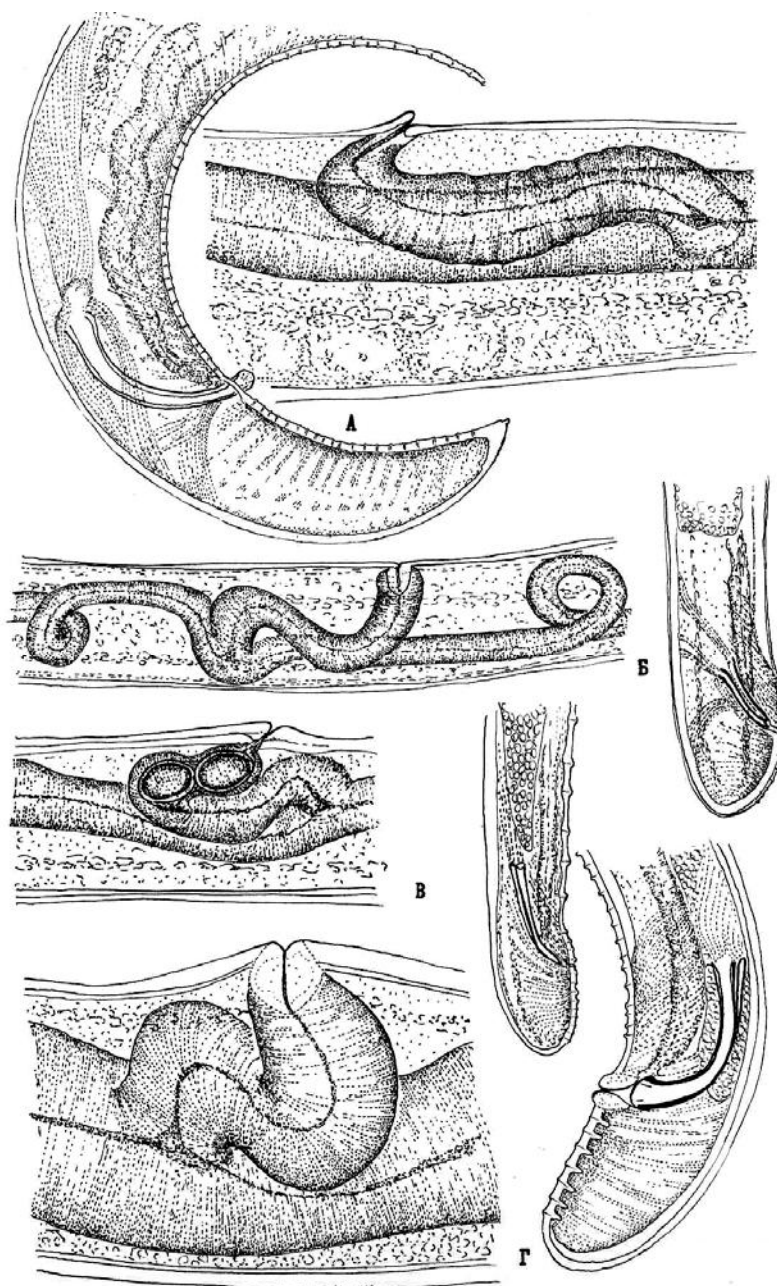


Рис. 1.27. Относительная величина и форма спикул у видов с S-образной длинной вагиной

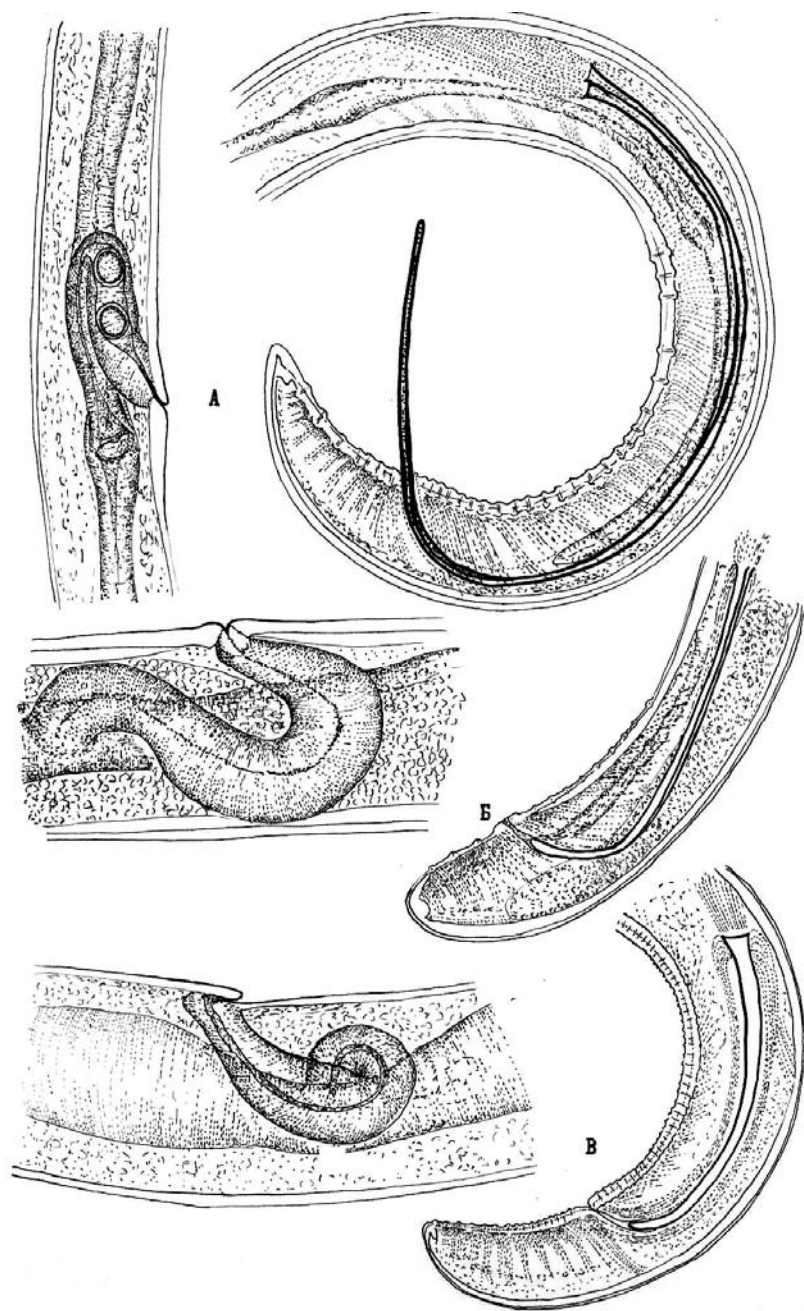


Рис. 1.28. Относительная величина и форма спикул у видов с S-образной длинной вагиной

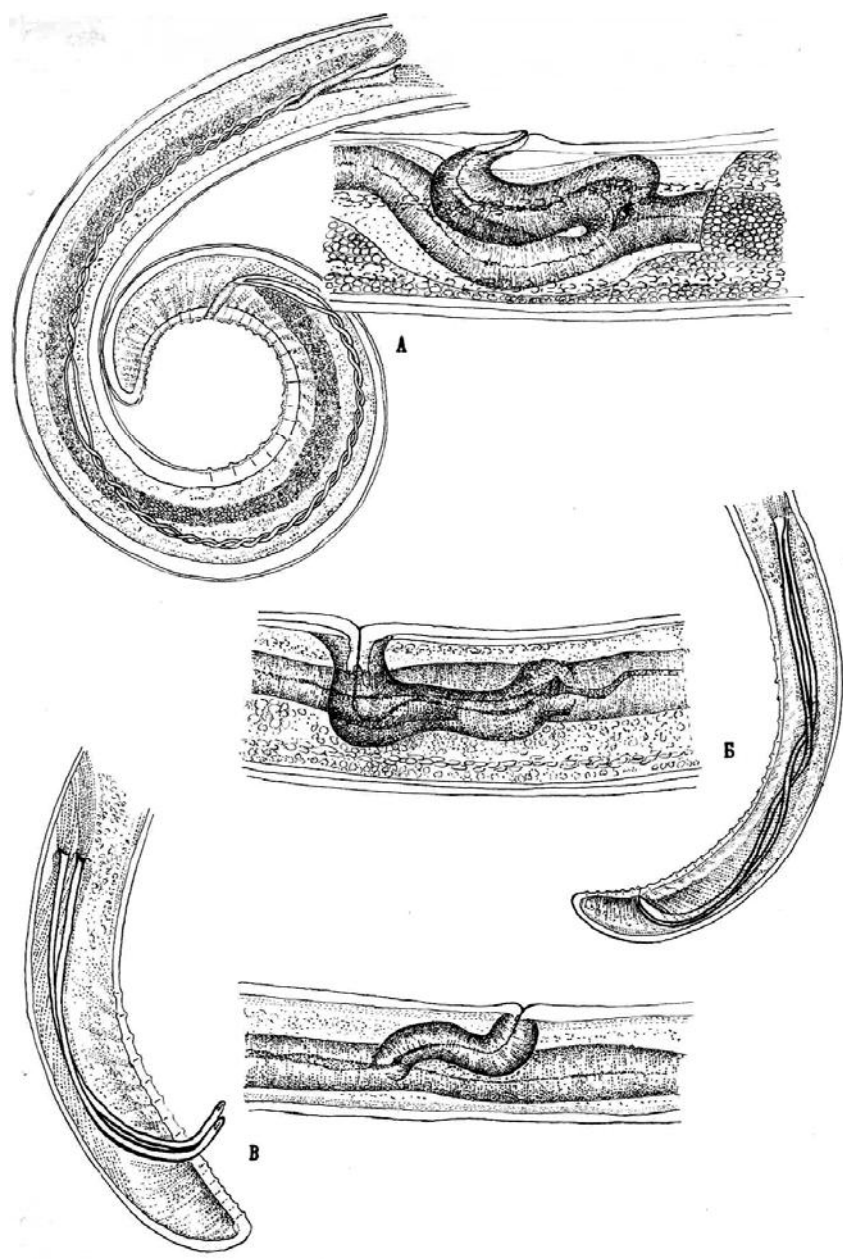


Рис. 1.29. Относительная величина и форма спикул у видов с S-образной длинной вагиной

встречаться самцы как с короткими, так и с длинными спикулами самой различной формы и взаимного расположения (рис. 1.27 – 1.29).

Таким образом, при наличии значительного разнообразия форм и строения, строгой синхронизации между определенными типами и формами половых органов у мермитид не наблюдается. Случаи встречи копулирующих особей *T. brevis* и *A. elegans*, имеющих абсолютно непохожие половые органы, свидетельствуют о том, что механическая изоляция не может являться существенной для этой группы организмов. Безусловно, это обстоятельство следует учитывать при построении системы мермитид на различных уровнях. Но особенности строения половых органов далеко не ограничиваются изолирующей функцией. Строение всей совокупности органов половой системы, размеры яиц, процент синхронных яиц, продолжительность процесса яйцекладки и др. определяют круг хозяев в местах их локализации, способы, интенсивность и экстенсивность заражения и т.д. Дальнейшая изученность органов размножения мермитид позволит сделать систему этой группы нематод более обоснованной, понятной и доступной.

Таким образом, изоляция между видами обычно создается множеством различных изолирующих факторов, каждый из которых более или менее независимы от другого. Проведенные наблюдения и эксперименты показывают, что опознавание пола у мермитид осуществляется, главным образом, с помощью видоспецифичных химических веществ. Контактной хеморецепции предшествует концентрация червей в определенных горизонтах почвы и образование смешанных клубков. Следовательно, как и у других животных, у мермитид на первом месте оказывается этологическая изоляция, сезонная и механическая изоляции менее эффективны, а биотопическая изоляция в пределах экологических групп мермитид отсутствует вообще. Существование изложенного механизма репродуктивной изоляции соответствует особенностям биологии и, в первую очередь, характеру занимаемой среды и популяционной структуре видов.

## Глава 2. Экология мермитид

### 2.1. Географическое и биотопическое распространение

Зоогеография мермитид совершенно не изучена. Определенные сведения о фауне и распространении этих паразитов беспозвоночных имеются лишь для гюларктики. В других зоогеографических областях также отмечены находки мермитид, однако абсолютно большая часть их не определена и не описана.

Имеется и ряд других сложностей и обстоятельств, препятствующих активному решению данного вопроса. Некоторыми авторами, сторонниками монотипической концепции вида, так называемые близкородственные географические формы описываются как самостоятельные виды. Последнее не только усложняет вопросы систематики группы, но и «...совершенно уничтожает биологическое значение видовой категории» (Майр, 1971). Мермитиды с полным основанием могут быть отнесены к выраженным политипическим животным. Политипичность мермитид обусловлена широким и в то же время локальным их распространением в пределах ареала и даже отдельных местонахождений, а также тенденцией к образованию географических изолятов. В основе отмеченных характеристик лежит малая подвижность этих нитеобразных червей, а также ограниченные возможности их пассивного расселения. Основными агентами расселения и распространения мермитид служат их хозяева. Этот процесс, на первый взгляд, имеет ограниченные возможности, но достаточно вспомнить хотя бы широкие миграции саранчи и вероятность его становится вполне реальной. Присущая мермитидам полигастальность способствует быстрому «освоению» новых хозяев.

Существует немалая путаница и в понимании внутривидовых категорий, когда в пределах одной популяции и даже пробы описываются различные подвиды мермитид. Таким образом, обобщение имеющихся материалов по распространению мермитид не является легкой задачей, и всё же поиски подходов к решению её уже сейчас необходимы как в целях систематики, так и для правильной постановки задач по дальнейшему изучению настоящей проблемы.

При решении вопросов зоогеографии мермитид могут использоваться лишь материалы, содержащие сведения о видах, обнаруженных и определенных

несколькими авторами в различных географических пунктах. Список таких видов приводится в таблице 2.1.

Таблица 2.1

Географическое распространение мермитид по данным различных авторов

№	Виды	Место сборов	Авторы
1	2	3	4
1.	<i>Mermis nigrescens</i> Duj., 1842.	Франция, Германия, Польша, Северная Америка, Украина, Прибалтика, Северный Кавказ, Крым, Киргизия, Узбекистан, Южный Казахстан, Россия (Среднее и Нижнее Поволжье).	Дюжардин, Кобб, Хагмейер, Велч, Никл, Пойнар, Положенцев, Артюховский, Харченко и др.
2.	<i>Agamerms decaudata</i> Cobb., Steiner, Christie, 1923.	Северная Америка, Западные области Украины, Россия (Воронежская область).	Кобб и др., Никл, Велч, Пойнар, Артюховский.
3.	<i>Allomerms trichotopson</i> Steiner, 1925.	Ямайка, Россия (Воронежская область).	Штейнер, Бэйлис, Артюховский.
4.	<i>Amphibiomerms kirjanowi</i> Polog., Art., 1958.	Россия (Воронежская и Брянская области).	Положенцев, Артюховский, Ипатьева.
5.	<i>Amphibiomerms ghilarovi</i> Polog., Art., 1958.	Россия (Центральное Черноземье), Украина (Луганская, Днепропетровская обл., Крым), Северный Кавказ.	Положенцев и Артюховский, Харченко, Негрбов.
6.	<i>Amphidomerms tenuis</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Россия (Воронежская область, бассейн реки Печоры).	Хагмейер, Охотина, Артюховский.
7.	<i>Amphimerms elegans</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Латвия, Украина, Киргизия, Северный Кавказ, Россия (Среднее Поволжье, Центральное Черноземье, Урал, Алтай).	Хагмейер, Артюховский, Кирьянова, Харченко, Положенцев.
8.	<i>Bathimerms helvetica</i> Daday, 1911.	Западная Европа, Россия (Витебская область).	Дадай, Артюховский.
9.	<i>Gastromerms aquatilis</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область).	Хагмейер, Рубцов.
10.	<i>G. gastrostoma</i> Steiner, 1918.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область), Эстония.	Штейнер, Рубцов.

1	2	3	4
11.	<i>G. acroamphidis</i> Steiner, 1923.	Россия (Бассейн р. Камы, Куршский залив).	Штейнер, Артюховский.
12.	<i>G. boophthorae</i> Welch., Rubzov, 1965.	Украина, Россия (Коми АССР, Ленинградская, Волгоградская, Ивановская области).	Велч, Рубцов, Лиховоз.
13.	<i>G. viridis</i> Welch., 1963.	Северная Америка, Россия (Ленинградская область).	Велч, Рубцов.
14.	<i>Hexameris albicans</i> Siebold, 1848.	Северная Америка, Западная Европа, Украина (Крым), Россия (Куйбышевская, Московская, Новосибирская, Ленинградская, Ростовская, Центрально-Черноземные области, Среднее Поволжье, Северный Кавказ, Хабаровский край, Приморье, Сахалин и др.), Республики Прибалтики.	Зибольд, Азсмус, Васильев, Положенцев, Артюховский, Кирьянова, Харченко, Рубцов, Ипатьева и многие другие.
15.	<i>T. artjukhovsky</i> Khar., 1966. (sin. <i>Bathymermis brevikauda</i> Rubzov, 1973).	Россия (Центрально-Черноземные и Ленинградская области).	Харченко, Артюховский, Рубцов.
16.	<i>T. brevis</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Россия (повсеместно), Северная Америка и др.	Хагмейер, Положенцев, Артюховский, Харченко, Ипатьева, Рубцов и др.
17.	<i>H. cornuta</i> Gleiss, 1955.	Западная Европа, Украина (Украинские Карпаты).	Глейс, Коваль.
18.	<i>H. stepposis</i> Art., Khar., 1965.	Россия (Центрально-Черноземные области), Украина (Днепропетровская обл., Украинские Карпаты), Средняя Азия.	Артюховский, Харченко, Коваль.
19.	<i>H. pussardi</i> Baylis, 1933.	Западная Европа, Россия (Центрально-Черноземные, Ростовская и др. области), Украина (Крым, Карпаты), Северный Кавказ.	Положенцев, Артюховский, Харченко.



1	2	3	4
20.	<i>Hydromermis bostrycoides</i> Steiner, 1918.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область).	Штейнер, Рубцов.
21.	<i>H. contorta</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область), Эстония.	Харченко, Плетников, Рубцов.
22.	<i>H. dacina</i> Coman, 1933.	Западная Европа, Украина (дельта Дуная).	Коман, Рубцов.
23.	<i>H. fluviatilis</i> Hagm., 1918.	Западная Европа, Россия (бассейн р. Печора).	Хагмейер, Охотина.
24.	<i>H. leptoposthia</i> Stein, 1929.	Россия (реки Вятка, Печора, Куршский залив).	Штейнер, Охотина, Артюховский.
25.	<i>Eurymermis chrisopidis</i> Muller, 1931.	Западная Европа, Эстония.	Мюллер, Рубцов.
26.	<i>Isomermis wiskonsiensis</i> Welch, 1962 (sin. <i>I. Rossica</i> Rubzov, 1968) <i>I. tausaniensis</i> Rubzov, 1972.	Северная Америка, Белоруссия, Россия (Вологодская, Ивановская, Ленинградская области).	Велч, Рубцов.
27.	<i>Lanceimermis zschokkei</i> , Smassman, 1914.	Западная Европа, Россия (Архангельская и Ленинградская области).	Шмассман, Рубцов.
28.	<i>L. austriaca</i> Micol., 1919.	Западная Европа, Россия (Республика Коми).	Миколецкий, Рубцов.
29.	<i>L. prolata</i> Coman, 1961.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область), Эстония.	Коман, Рубцов.
30.	<i>Mesomermis fluminalis</i> Welch, 1963.	Северная Америка, Россия (Ленинградская область).	Велч, Рубцов.
31.	<i>M. simuliae</i> Muller, 1931.	Западная Европа, Россия, Белоруссия, Украина.	Мюллер, Рубцов.
32.	<i>Neomermis makrolaimus</i> Linstow, 1904.	Западная Европа, Россия (Саратовская область, Волга).	Линстов, Скориков, Положенцев, Рубцов.
33.	<i>Octomermis paludicola</i> Linstow, 1883.	Западная Европа, республики Средней Азии.	Артюховский.

1	2	3	4
34.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963 (o. Miassi Art. Kyss., 1975).	Северная Америка, Россия (Воронежская, Челябинская области).	Джонсон, Артюховский, Киселев, Харченко.
35.	<i>Oesophagomermis ferghanensis</i> Kir., Kar., Rom., 1959.	Южная Киргизия, Узбекистан.	Кирьянова, Лысикова.
36.	<i>O. paramonovi</i> Pol., Art., 1958.	Россия (Центрально-Черноземная область), Украина (Крым).	Положенцев и Артюховский, Харченко.
37.	<i>O. terricola</i> Hagm., 1912.	Западная Европа, Россия (Центрально-Черноземная область).	Хагмейер, Харченко.
38.	<i>Pologenzevimermis kulagini</i> Pol., 1941.	Россия (Центрально-Черноземная область, Куйбышевская область), Украинские Карпаты, Южная Киргизия.	Положенцев, Артюховский, Харченко, Кирьянова..
39.	<i>Psammomermis korsakovi</i> Pol., 1941.	Россия (Среднее Поволжье, Центрально-Черноземная область), Украина (Карпаты).	Положенцев, Артюховский Харченко.
40.	<i>P. alechini</i> Art., Khar., 1965.	Россия (Центрально-Черноземная область), Украина (Карпаты, Днепропетровская область).	Артюховский, Харченко, Пилипенко, Фатовенко, Апостолов.
41.	<i>P. busuluk</i> Pol., 1941.	Россия (Центрально-Черноземная область, Среднее Поволжье, Оренбургская область).	Артюховский, Харченко, Положенцев.
42.	<i>Skrjabinomermis sukatschevi</i> Pol., 1952.		-“-
43.	<i>S. tolski</i> Pol., 1952.		-“-
44.	<i>Spiculimermis acuta</i> Coman, 1963.	Западная Европа, Россия (Ленинградская область).	Коман, Рубцов.
45.	<i>S. subtilis</i> Schmassman, 1914.	Западная Европа, Украина (дельта Дуная).	Шмассман, Рубцов.
46.	<i>Strelkovimermis singularis</i> Strelkov, 1964.	Россия (Ярославская, Калининградская область).	Стрелков, Артюховский и Захидов.
47.	<i>S. viridis</i> Zachidov, Poinar, 1970.	Россия (Калининградская область), Эстония.	Пойнар, Захидов, Рубцов.

Из приведенного списка явствует, что указания на ряд находений различными авторами существуют для 47 видов, т.е. примерно для 10 % от общего числа всех известных видов мермитид. Среди этой категории 30 видов описаны до 1960 года и 17 - в период с 1960 по 1970 гг. Новые для науки виды, описания которых опубликованы после 1970 года другими авторами за пределами первого их места обнаружения, пока еще не были встречены.

Широкое распространение почти по всей гомарктике зафиксировано для 9 видов, 21 вид обнаружен на территории бывшего СССР и стран Европы и 17 видов отмечены различными авторами только в пределах России (табл. 2.1). Никлем (Nickle, 1972) для ряда видов (*Mermls nigrescens* Duj., 1842; *Hydromermis contorta* Hagm., 1912; *Limnomermis bathydia* Daday, 1911; *Hexamerms albicans* Sieb., 1648 и др.) утверждается распространение во всем мире; на литературные первоисточники при этом автор не ссылается.

По ландшафтно-зональному распределению мермитид на территории бывшего СССР имеется также мало сведений. Биотопическое же распределение мермитид более или менее целенаправленно только начинает изучаться.

Изучение экологии паразитов указывает на их приуроченность к отдельным экологическим группам хозяев. Отношение представителей различных экологических групп мермитид к абиотическим условиям открытой внешней среды также своеобразно. Таким образом, в различных географических зонах, а в их пределах и по местообитаниям, возможно, ожидать свою, специфическую, фауну мермитид.

Далее приводится описание результатов исследования фауны мермитид по следующим категориям биотопов: сельхозугодья, целинные степи, хвойные и лиственные леса, пойменные луга, пересыхающие (временные) и непересыхающие (постоянные) водотоки и водоемы.

### **Сельскохозяйственные угодья**

Сельскохозяйственные угодья по площади занимают одно из первых мест в исследуемых районах. Только на территории ЦЧО пашни в общей земельной площади составляют 68,2 % (Воронин, 1970). Особенности экологии вредителей сельхозкультур (постоянный или обязательный периодический контакт с почвой; способность давать массовые вспышки)

должны были бы способствовать массовой их зараженности мермитидами. Однако значительные колебания температуры и влаги почвенных горизонтов пахотных земель отрицательно сказываются на развитии данных паразитов. Поэтому наиболее бедной (7 видов) является именно фауна мермитид пахотных земель (табл. 2.2).

Таблица 2.2

Видовой состав и численность мермитид пахотных земель

№ пп	Виды мермитид	Число особей на 1 м <sup>2</sup> на полях под:					
		зла- ками (А)	куку- рузой (Б)	свек- лой (В)	бобо- выми (Г)	карто- фелем (Д)	поливн. овощ. (Е)
<b>Центрально-Черноземные области</b>							
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	-	2,0	-	-	-	1,5
2.	<i>Hexameris albicans</i>	-	2,2	-	-	-	4,0
3.	<i>Terromermis brevis</i>	1,5	5,0	8,6	2,4	7,8	2,0
4.	<i>Mermia nigrescens</i>	-	-	-	-	-	4,0
5.	<i>Mermia</i> sp. II	-	-	-	-	-	6,5
Итого на 1 м <sup>2</sup> :		1,5	9,2	8,6	2,4	7,8	18,0
<b>Украинские Карпаты</b>							
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	-	2,0	-	-	2,5	3,0
2.	<i>Amphibiomeris</i> sp.	-	1,0	-	2,0	5,0	4,0
3.	<i>Hexameris albicans</i>	2,5	2,0	2,2	2,0	12,5	4,0
4.	<i>Terromermis brevis</i>	5,8	4,6	5,5	6,0	4,6	4,0
5.	<i>Hexameris stepposis</i>	1,5	1,0	-	-	2,2	-
6.	<i>Mermis nigrescens</i>	-	2,2	2,5	-	6,2	8,6
Итого на 1 м <sup>2</sup> :		9,8	12,8	10,2	10,0	33,0	23,6
<b>Среднее Поволжье</b>							
1.	<i>Hexameris albicans</i>	-	-	+	-	+	+
2.	<i>Terromermis brevis</i>	+	+	+	+	+	+
3.	<i>Mermis nigrescens</i>	-	-	+	-	-	+

Встречающиеся здесь виды, как правило, массово представлены и по другим местообитаниям и могут быть отнесены к видам-убиквистам. Однако распределение их на пахотных землях под различными сельхозкультурами явно неодинаково.

Для сравнительного анализа приведенных группировок определены попарные коэффициенты фаунистического сходства ( $K_n$ ) Жаккара., количественного сходства ( $K_n$ ) Наумова и на их основе - биоценологического

сходства ( $K_w$ ) Вайнштейна. Значения индексов биоценологического сходства (попарные коэффициенты Вайнштейна) показаны в таблице 2.3.

Таблица 2.3.

Индексы биоценологического сходства группировок мермитид на сельхозугодьях

Группировки	А	Б	В	Г	Д	Е
А	100	5,3	17,0	63,0	19,0	1,6
Б	25,5	100	12,9	8,6	13,9	16,2
В	42,2	31,0	100	28,0	91,0	1,6
Г	32,5	25,0	29,5	100	31,0	2,2
Д	12,5	39,0	13,5	12,0	100	1,6
Е	7,9	36,5	21,0	18,6	48,1	100

Справа от диагонали 100%-ного сходства расположены индексы биоценологического сходства группировок мермитид на сельхозугодьях ЦЧО; слева - то же на сельхозугодьях Украинских Карпат.

Как видим, биоценологическое сходство группировок мермитид на пахотных землях под различными сельхозкультурами, а также в пределах различных географических районов неодинаковое. Преобразование попарных коэффициентов Вайнштейна по методике Маунтфорда показывает, что на территории ЦЧО рассматриваемые местообитания разделились на следующие две группы: АВГД и БЕ. Входящие во вторую группу поля под кукурузой и поливными овощами выделяются более высокой степенью увлажнения почвы; именно здесь обнаружен наиболее богатый видовой состав и высокая численность особей мермитид. Обнаружение только на поливных участках видов из рода *Mermis* связано с присутствием здесь голых слизней - обычных и массовых хозяев этих паразитов. В остальных местообитаниях встречен преимущественно *Terromermis brevis* - паразит личинок жуков и двукрылых, обитающих в почве. Численность особей этого паразита также находится в прямой зависимости от степени увлажнения почвы и обилия насекомых-хозяев.

В Украинских Карпатах с более обильными и частыми дождевыми осадками в вегетационный период возрастает как число видов, так и численность особей мермитид на различных сельхозугодьях. Здесь местообитания по видовому составу и числу особей мермитид

подразделяются на следующие две основные группы: БДЕ (поля под кукурузой, картофелем, поливными овощами) и АВГ (поля под злаками, свеклой и бобовыми); сходство между названными группами достигает 20 %. По богатству видового состава и численности особей мермитид выделяется первая группа и прежде всего картофельные поля. Среди обнаруженных мермитид преобладают виды, заражающие хозяев на поверхности почвы и растений, однако типичный паразит почвенных беспозвоночных *Tergomermis brevis* продолжает оставаться наиболее многочисленным почти во всех обследованных сельхозугодьях.

В засушливых условиях Среднего Поволжья фауна мермитид представлена только тремя видами, среди которых чаще других вновь встречается *T. brevis*, для всех без исключения районов наименьшее число видов и особей мермитид обнаружено на полях под злаковыми и бобовыми культурами.

### Целинные степи

Центрально-Черноземный госзаповедник (Курская обл.) является единственным местом в лесостепной зоне европейской части России, где сохранилась целинная травянистая растительность в сочетании с участками леса. На «Стрелецкой степи» (по Арнольди и Гилярову, 1952 - лугостепь) произрастает до 300 видов цветковых растений. Такому обилию растений соответствует обилие видов насекомых-фитофагов, а следовательно и их паразитов. В степной зоне на юго-востоке Украины (Днепропетровская обл.) так называемые «степные целинки» сохранились также лишь на отдельных участках, которые граничат или с сельхозкультурами, или же с лесонасаждениями. Почвы «степных целинок» (в отличие от черноземов лугостепи) сухие, сильно смытые суглинки.

Фауна мермитид целинных участков насчитывает 12 видов, почти половина из них - виды-убиквисты (табл. 2.4). К специфичным видам целинных степей относятся: *Amphibiomermis ghilarovi*, *Hexamermis stepposis*, *Psammomermis alechini*. Встреча на участках степи *Pologenzevimermis kulagini* и *Psammomermis busuluk* объясняется, по-видимому, высокой численностью личинок пластинчатоусых жуков в почве. В общем фауна мермитид «степных целинок» заметно беднее по сравнению с лугостепью.

Таблица 2.4

## Видовой состав и численность мермитид целинной степи

№ п. п.	Виды мермитид	Число особей на 1 м <sup>2</sup>			
		лугостепь			степные целинки (Г)
		неко- симая (А)	косимая (Б)	выпа- саемая (В)	
1.	<i>Amphibiomermis ghilarovi</i>	10,6	1,3	1,3	+
2.	<i>Amphimermis elegans</i>	1,3	-	1,3	+
3.	<i>Amphimermis sp.</i>	-	-	-	+
4.	<i>Hexameremis albicans</i>	31,6	44,3	5,0	+
5.	<i>Terromermis brevis</i>	3,3	2,6	1,3	+
6.	<i>Hexameremis stepposis</i>	95,9	28,9	10,6	+
7.	<i>Mermis sp. I.</i>	1,3	-	-	+
8.	<i>Neomermis sp.</i>	1,3	-	-	-
9.	<i>Oesophagomermis paramonovi</i>	-	1,3	1,3	-
10.	<i>Pologenzevimermis kulagini</i>	10,6	1,3	1,3	-
11.	<i>Psammomermis alechini</i>	213,3	5,3	1,3	+
12.	<i>Psammomermis busuluk</i>	-	-	-	+
<b>Итого на 1 м<sup>2</sup>:</b>		<b>372,5</b>	<b>85,0</b>	<b>23,4</b>	

Попарные коэффициенты фаунистического и количественного сходства приведены в таблице 2.5.

Таблица 2.5

## Индексы сходства группировок мермитид степных местообитаний

Группировки	А	Б	В	Г
А	100	60	70	64
Б	18	100	88	45
В	6	26	100	55
Г	-	-	-	100

Слева от диагонали 100%-ного сходства расположены попарные коэффициенты фаунистического сходства, вычисленные по формуле Жаккара; слева - попарные коэффициенты количественного сходства, вычисленные по формуле Наумова.

Попарные коэффициенты фаунистического сходства группировок мермитид в пределах рассматриваемых местообитаний оказались достаточно высокими (более 50 %). Следовательно, режим выпаса, сенокосения и полной заповедности на видовом составе мермитоидей целинной лугостепи практически не сказывается. Косение и периодический выпас травостоя приводит к исчезновению лишь редко встречающихся в степи видов (*Mermis* sp., *Neomermis* sp., *Oesophagomermis paramonovi*). Плотность же мермитид существенно изменяется с нарушением режима заповедности: на косимой степи она снижается почти в 5 раз, а на регулярно выпасаемой - в 16 раз по сравнению с некосимыми участками. Попарные коэффициенты количественного сходства рассматриваемых группировок незначительные и колеблются в пределах 6 - 26%. Эта закономерность свойственна как для фауны мермитид степных местообитаний в целом, так и для каждого вида в отдельности. Лишь виды с высокой экологической пластичностью (*Hexameris albicans*, *Terromermis brevis* и др.) и виды, специфичные для целинной степи (*Hexameris stepposis*, *Psammomermis alechini* и др.) сохраняются в значительных количествах и на выпасаемом, и на косимом участках. Высокая плотность мермитид на некосимой целинной степи является в определенной мере следствием того, что здесь имеется плотный войлок из мертвой травянистой растительности, прикрывающий и предохраняющий почву от чрезмерного высыхания и инсоляции.

### **Хвойные леса**

Изучение фауны мермитид хвойных лесов проводилось на территории ЦЧО и в Украинских Карпатах. Сосновые леса ЦЧО занимают, главным образом, широкие надпойменные террасы левобережий. В своем наиболее типичном виде левобережные сосновые боры «приурочены почти исключительно к полосе песков, сравнительно недавно нанесенных вдоль левых низменных берегов рек» (Морозов, 1931). Песчаные надлуговые боры, в отличие от типичных или зональных для края дубрав, считаются для ЦЧО внепоясным, экстразональным типом растительности (Вересин, 1971). В южных островных борах своеобразно сочетаются степные и таежные растения; наряду со «степняками» (ковылем и типчаком) тут можно встретить таких «северян», как можжевельник, вереск, чернику, даже клюкву и некоторые другие. Фауна насекомых в сосновых борах, в сравнении с



дубравами, значительно беднее. Елово-пихтовые леса Украинских Карпат, наоборот, представляют основу древесной растительности района. Начинаясь в среднем ярусе гор, они завершают горно-лесные ландшафты с умеренно холодным, сильно влажным климатом.

Непосредственно под пологом карпатских ельников и пихтачей обнаружить мермитид почти никогда не удавалось. За пределами крон деревьев на лесных полянах - «царинках» - фауна мермитид может быть достаточно богатой. Подобное обстоятельство объясняется исключительно составом беспозвоночных-хозяев, способных заражаться данными паразитами.

Фауна мермитид сосновых боров ЦЧО насчитывает 9 видов. Из видов-убиквистов здесь встречены лишь: *Terrormermis brevis* и *Mermis nigrescens*. Остальные 7 видов относятся к специфичной фауне сосновых лесов. Все зафиксированные здесь виды мермитид, исключая *Terrormermis brevis*, обнаружены или предполагаются как паразиты хрущей. Большая их половина (5 видов) описана П. А. Положенцевым по сборам из Бузулукского бора в процессе изучения майского хруща (1941 - 1952 гг.).

Таким образом, фауну мермитид легких песчаных почв следует признать все же бедной. Здесь встречаются лишь паразиты личинок жуков (хрущей) и мух, обитающих в почве. Артюховский (1955), отмечавший бедность песчаных почв мермитидами, паразитирующими в бабочках, данные почвенных раскопок подтверждал стерильностью этих насекомых (сосновый шелкопряд, сосновая совка, сосновая пяденица, летний побеговьюн, кольчатый и непарный шелкопряды), собранных в районе раскопок. На отсутствие в сухих песчаных почвах *Agamermis decaudata* ? указывал Кристи (Christie, 1936), изучавший распространение этого вида в Северной Америке.

Распределение и численность мермитид по типам леса показаны в табл. 2.6.

В условиях сухого бора встречен лишь один вид - *Psammomermis busuluk*. Такая бедность видового состава мермитид в сухих борах объясняется прежде всего значительной сухостью поверхностного горизонта песчаных почв. Условия свежего бора больше отвечают экологическому стандарту мермитид. В отличие от сухого бора здесь в составе древостоя имеется уже небольшая примесь березы; с возрастом формируется подлесок из кустов рябины, ракитника и др.; имеется хорошо выраженный

напочвенный покров. Лучшая защищенность почвы, большее разнообразие беспозвоночных-хозяев обеспечили и более богатый видовой состав мермитид (6 видов). Однако плотность особей паразитов остается всё еще незначительной.

Таблица 2.6

Видовой состав и численность мермитид по типам леса  
(средневозрастные и спелые древостой)

№ п п	Виды мермитид	Число особей на 1 м <sup>2</sup>		
		сухой бор (А <sub>1</sub> ) на песчаной почве	свежий бор (А <sub>2</sub> ) на ал- лювиальной почве	свежая суборь (В <sub>2</sub> ) на светло-серой супесчаной почве
1.	<i>Amphidomermis tenuis</i>	-	1,6	1,6
2.	<i>Amphidomermis pologenzevi</i>	-	-	1,0
3.	<i>Terromermis brevis</i>	-	2,2	5,8
4.	<i>Mermis nigrescens</i>	-	-	2,2
5.	<i>Pologenzevimermis kulagini</i>	-	-	2,2
6.	<i>Psammomermis busuluk</i>	1,6	0,6	1,2
7.	<i>Psammomermis korsakowi</i>	-	1,0	3,6
8.	<i>Skrjabinomermis sukatshevi</i>	-	1,1	-
9.	<i>Skrjabinomermis tolski</i>	-	2,1	2,0
<b>Итого на 1 м<sup>2</sup></b>		<b>1,6</b>	<b>8,6</b>	<b>19,6</b>

Коренные древостой свежей субори сложные, двухъярусные -с сосной и березой в первом и дубом во втором ярусе. Живой напочвенный покров хорошо выражен. Фауна мермитид свежей субори имеет наибольшее число видов (8 видов). Помимо видов, встреченных в свежем бору, здесь обнаружены: *Mermis nigrescens*, *Pologenzevimermis kulagini*, *Amphidomermis pologenzevi*. Улучшение условий температурного режима и увлажнения почвы, а также значительное разнообразие насекомых-хозяев явились причиной не только расширения видового состава, но и увеличения численности особей мермитид; последняя в свежей субори, по сравнению даже со свежим бором, более чем в два раза выше.

## Лиственные леса

Дуб является главной зональной породой лесостепи. Среди лиственных лесов степной зоны также преобладают дубравы. Дубовые леса, приуроченные в виде полос той или иной ширины и протяженности к высоким пересеченным балкам и западным берегам рек, образуют острова леса в степи, энтомофауна дубрав чрезвычайно богата и насчитывает около 150 видов насекомых (Положенцев, Артюховский, 1960; Апостолов и др., 1972). Совершенно очевидно, что такому богатству фауны насекомых дубрав будет соответствовать значительное разнообразие фауны их паразитов – мермитид.

Мермитиды дубрав по числу видов занимают среди других биотопов одно из первых мест. Однако видовой состав и численность этих паразитов существенно изменяются в зависимости от лесорастительной зоны, а также по типам леса. Видовой состав мермитид в дубравах из различных географических пунктов степи и лесостепи показан в табл. 2.7.

Таблица 2.7

Видовой состав мермитид дубрав степной и лесостепной зоны

№ пп	Виды мермитид	ЦЧО	Украин. Карпаты	Днепр, обл.	Среднее Поволжье
1.	<i>Agameremis decaudata</i>	+			
2.	<i>Allomeremis trichotopson</i>	+			
3.	<i>Amphibiomeremis ghilarovi</i>	+	+	+	
4.	<i>Amphibiomeremis kirjanovae</i>	+			
5.	<i>Amphibiomeremis silvatica</i>	+			
6.	<i>Amphimeremis elegans</i>	+	+	+	+
7.	<i>Amphimeremis sp.</i>		+		
8.	<i>Hexameremis albicans</i>	+	+	+	+
9.	<i>Terromeremis brevis</i>	+	+	+	+
10.	<i>Hexameremis pussardi</i>	+	+		+
11.	<i>Hexameremis stepposis</i>	+	+	+	
12.	<i>Meremis nigrescens</i>	+	+		+
13.	<i>Oesophagomeremis paramonovi</i>	+	+		
14.	<i>Oesophagomeremis sp. I</i>		+	+	
15.	<i>Oesophagomeremis sp. II</i>		+		

Мермитиды дубрав ЦЧО по числу видов (12) занимают первое место. Здесь обычны все шесть видов-убиквистов (*Amphibiomermis ghilarovi*, *Amphimermis elegans*, *Hexameremis albicans*, *Terromeremis brevis*, *Mermis nigrescens*, *Oesophagomeremis paramonovi*). Четыре вида (*Agameremis decaudata?*, *Allomeremis trichotopson*, *Amphibiomermis kirjanovae*, *Amphibiomermis silvatica*) относятся к специфичным для дубрав ЦЧО. *Hexameremis pussardi* отмечен лишь в пойменных дубравах, а *Hexameremis stepposis* - в дубравах, граничащих с целинной степью.

Попарные коэффициенты фаунистического сходства группировок мермитид дубрав из различных географических районов приводятся в табл. 2.8.

Таблица 2.8

Индексы фаунистического сходства группировок мермитид из дубрав различных географических районов

Группировки	А	Б	В	Г
А	100	53	38	42
Б		100	55	45
В			100	38
Г				100

Карпатские дубравы по видовому составу мермитид очень близки к дубравам ЦЧО (их фаунистическое сходство равно 53 %). Здесь более широко представлены виды рода *Oesophagomeremis* и отсутствуют редко встречающиеся виды *Agameremis decaudata?*, *Allomeremis trichotopson* и др., отмеченные Артюховским (1955) для дубрав ЦЧО.

Фауна мермитид дубрав юго-востока Украины и Среднего Поволжья относительно бедна (5-6 видов). В ее состав входят, главным образом, виды-убиквисты, отличающиеся высокой экологической пластичностью. Коэффициенты фаунистического сходства группировок мермитид дубрав из различных географических районов не превышают обычно 50 % (38 – 55 %).

Распределение мермитид по типам леса неодинаково и имеет свои специфические особенности (табл. 2.9). С увеличением влажности и улучшением структурности почвы возрастает видовой состав и численность особей мермитид. Сходство между группировками мермитид по типам леса незначительное (табл. 2.10).

Таблица 2.9

## Видовой состав и численность мермитид по типам леса

№ пп	Виды мермитид	Число особей на 1 м <sup>2</sup>						
		сухая дубрава (Д <sub>1</sub> ) на слабо деградированных черноземах (А)	сухая дубрава (Д <sub>1</sub> ) на мощных выщелоченных черноземах (Б)	свежая дубрава (С <sub>2</sub> ) на темно-серых супесчаных почвах (В)	свежая дубрава (С <sub>2</sub> ) на деградированных черноземах (Г)	тальвежная дубрава (С <sub>2</sub> -С <sub>3</sub> ) (Д)	пойменная дубрава (Е)	лесные поляны (Ж)
1.	<i>Agameremis decaudata?</i>	1,0	-	1,0	1,0	-	-	-
2.	<i>Allomeremis trichotopson</i>	-	-	1,0	-	-	-	-
3.	<i>Amphibiomeremis ghilavori</i>	4,6	-	-	2,2	-	-	2,6
4.	<i>Amphibiomeremis kirjanova</i>	-	-	1,0	-	-	-	-
5.	<i>Amphibiomeremis silvatica</i>	-	-	2,5	-	1,2	-	-
6.	<i>Amphimeremis elegans</i>	76,3	-	4,0	118,2	3,2	7,6	6,4
7.	<i>Hexameremis albicans</i>	18,5	1,3	12,2	35,1	8,0	23,6	59,0
8.	<i>Terromeremis brevis</i>	32,2	24,0	1457,5	20,5	596,6	121,2	12,4
9.	<i>Hexameremis pussardi</i>	1,0	-	-	1,0	-	-	1,0
10.	<i>Hexameremis stepposis</i>	-	2,6	-	-	-	-	58,0
11.	<i>Mermis nigrescens</i>	1,0	-	-	1,0	-	-	-
12.	<i>Oesophagomeremis paramonovi</i>	-	-	2,6	-	-	-	-
<b>Итого на 1 м<sup>2</sup></b>		<b>134,6</b>	<b>27,9</b>	<b>1481,8</b>	<b>179,0</b>	<b>609,0</b>	<b>152,4</b>	<b>129,4</b>

Таблица 2.10

## Индексы биоценологического сходства (коэффициент Вайнштейна) группировок мермитид по различным типам дубрав

Группировки	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
1	2	3	4	5	6	7	8
А	100	4,5	1,1	62,0	2,3	10,8	11,3
Б		100	0,7	3,0	1,6	8,0	6,0
В			100	0,7	20,5	3,4	0,5

Окончание табл. 2.10.

1	2	3	4	5	6	7	8
Г				100	1,5	7,7	16,9
Д					100	15,8	1,3
Е						100	9,0
Ж							100

Ниже приводится анализ распространения отдельных видов мермитид по типам дубрав.

Как видим, попарные коэффициенты Вайнштейна обычно не превышают 20 %. Лишь в одном случае наблюдается высокое сходство (62,0 %) между свежей и сухой дубравами на деградированных и слабо деградированных черноземах. Преобразование коэффициентов Вайнштейна по методу Маунтфорда показывает, что рассматриваемые местообитания разделились на две группы: ВДЕ и АБГЖ. Первая группа объединяет преимущественно свежие (свежая дубрава на темно-серых супесчаных почвах, тальвежная дубрава, пойменная дубрава), а вторая - сухие типы дубрав.

#### **Сухая дубрава на деградированном черноземе (Д<sub>1</sub>).**

Рельеф возвышенный. Древостой из дуба бонитета IV класса возраста с полнотой 0,4 - 0,6. В подлеске клен татарский, лещина, бересклет бородавчатый, боярышник. В напочвенном покрове - осока, чина весенняя, мятлик лесной, гравилат городской, медуница лекарственная, купена многоцветковая и другие. Почва - слабо деградированный чернозем на известняках. Горизонт В (40 -80 см) суглинистый, сильно уплотненный. Из насекомых в массе встречаются листовертки, пяденицы, совки, непарный шелкопряд; в почве значительное количество кивсяков, личинок мух, жуков и других насекомых.

Фауна мермитид этого типа леса состоит из 7 видов, плотность которых на 1 м<sup>2</sup> составляет 134,6 экземпляров. К наиболее многочисленным здесь видам относятся: *Amphimermis elegans*, *Hexamermis albicans* и *Terromermis brevis*. *Amphibiomerms ghilarovi* регулярно встречается лишь в дубравах Калачеевского лесхоза Воронежской области, с наибольшим количеством в сухой дубраве. Обнаружение этого вида в байрачных дубравах степной зоны (сборы И. О. Гилярова) и на границе степной и лесостепной зон

(Калачеевский лесхоз) свидетельствует о тяготении его к степным местообитаниям. Мермитиды, паразитирующие в наземных беспозвоночных, по числу видов и плотности особей явно преобладают над паразитами из почвенных насекомых.

### **Сухая дубрава на мощных выщелоченных черноземах (Д<sub>1</sub>)**

Рельеф равнинный. Дрevesтой с господством порослевого дуба. Дубняки IV бонитета, IV класса возраста и с полнотой 0,3 - 0,7. Подлесок отсутствует. Участки леса расположены небольшими куртинами и находятся в непосредственной близости от целинной степи. Травяной покров развит; наряду с куртинами ландыша и сныти встречаются в обилии многие степные растения. Почвообразующей породой служит карбонатный лёссовидный суглинок, из лесных вредителей многочисленны листовертки.

Фауна мермитид здесь чрезвычайно бедна (3 вида). Обычно встречается *Tetromermis brevis*, отмеченный как паразит личинок мух. Паразитизм мермитид в листовертках - обитателях кроны - здесь не обнаружен. Низкая численность особей паразитов объясняется значительной сухостью поверхностных горизонтов почвы этих дубрав. В Стрелецких дубравах к октябрю почва от поверхности и до глубины трех метров содержит лишь труднодоступную влагу (Герцык, 1965).

### **Свежая дубрава на темно-серой супесчаной почве (С<sub>2</sub>)**

Рельеф возвышенный. Состав дрevesоя: порослевой дуб с единичной примесью ясеня, осины, липы. Дубняки II - III бонитета, III класса возраста, полнота 0,7 - 0,8. Подлесок густой, с преобладанием лещины; встречаются также рябина, клен татарский, бересклет бородавчатый, крушина. В живом напочвенном покрове: осока, копытень европейский, купена лекарственная, медуница, а в ранневесенний период изобилуют весенние эфемероиды (пролеска сибирская и др.). Почва - темно-серая супесь, подстилаемая песками. Горизонт В - песчаный, с красноватым оттенком, очень плотный. Из вредных лесных насекомых в массе встречаются листовертки, зимняя пяденица, в почве большое количество личинок желудевого долгоносика, проволочников, мух и т. д.

Этот тип леса отличается не только богатством видового состава мермитид, но и значительной плотностью их особей. По числу особей здесь

преобладают те же виды, что и в сухой дубраве на слабо деградированных черноземах, однако на первом месте отмечается уже *Terrormermis brevis*. Паразитируя в личинках желудевого долгоносика, различных видов мух, в некоторых многоножках, он достигает плотности около 1500 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Характерными для этого местообитания являются *Amphibiomermis silvatica* и *Oesophagomermis paramonovi*.

### **Свежая дубрава на деградированном черноземе (Д<sub>2</sub>)**

Рельеф - северный склон оврага. Дрестовой с господством дуба черешчатого. Дубняки II - III бонитета, III класс возраста, полнота 0,6 - 0,7. Подлесок средней густоты; в напочвенном покрове значительное участие гигрофилов: крапивы, ежевики, купыря лесного, будры плющевидной, а также сныти, копытеня, звездчатки ланцетовидной. Почва - деградированный чернозем крупно комковатой структуры. Из лесных насекомых обычны зимняя пяденица, непарный шелкопряд, ряд видов совок, листовертки.

Фауна мермитид данного типа леса почти не отличается от фауны сухой дубравы. Здесь наблюдается лишь некоторое увеличение численности особей *Amphimermis elegans*, *Hexameremis albicans* и др., что объясняется лучшими условиями увлажнения поверхностных горизонтов почвы, способствующих увеличению зараженности насекомых-хозяев.

### **Тальвежная дубрава (С<sub>2</sub> - С<sub>3</sub>)**

Расположена по тальвегу, примыкающему к пойме реки Воронеж. Состав дрестоя 10Д+Ас; преобладает поздняя форма дуба. Подлесок средней густоты, местами густой. Дубняки I - II бонитета, V класса возраста, полнота 0,7 - 0,8. Напочвенный покров богатый, густой.

Фауна мермитид насчитывает лишь 4 вида, но по численности особей на 1 м<sup>2</sup> занимает второе место после свежей дубравы на темно-серых супесчаных почвах. Как и в сравниваемом типе леса, здесь преобладает *Terrormermis brevis*. Другие виды встречаются в единичных экземплярах.

### **Пойменная дубрава (Д<sub>3</sub> - Д<sub>4</sub>)**

Исследования проводились в пойме рек Воронеж и Хопер. Состав дрестоя 8Д, 2Ос, ед. Ол. Подлесок густой из черемухи, клена татарского,



крушины ломкой, дубравы II бонитета, полнота 0,8, IV - V класса возраста. В напочвенном покрове преобладает ежевика, ландыш.

Как и в тальвежной дубраве, фауна мермитид очень бедна (3 вида). Здесь наблюдается некоторое увеличение особей видов, паразитирующих в наземных беспозвоночных и снижение видов из почвенных насекомых.

### Лесные поляны

Фауна мермитид лесных полян в общем аналогична фауне окружающих их местообитаний. Общая численность мермитид здесь снижается в сравнении с их численностью под пологом леса. Последнее особенно характерно для *Terrormermis brevis*, паразитирующего преимущественно в личинках желудевого долгоносика, которые концентрируются в почве под кронами деревьев. На значительных по величине лесных полянах численность *Hexameris albicans*, наоборот, может возрасти, т. к. круг хозяев их расширяется здесь за счет чешуекрылых и прямокрылых, обитающих в травянистой растительности. Редкие виды мермитид (*Allormermis trichotopson*, *Amphibiormermis kirjanovae*, *Amphibiormermis silvatica*), отмеченные в различных типах дубрав, на лесных полянах не встречаются. На лесных полянах стрелецких дубрав (Центрально-Черноземный госзаповедник) доминирующим видом является *Hexameris stepposis* - вид специфичный для целинной степи.

Карпатские дубравы на оподзоленных черноземах и серых лесных почвах по видовому составу и численности мермитид очень близки к свежим дубравам на деградированных черноземах и темно-серых супесчаных почвах центральной лесостепи. В дубравах на дерново-буроземных почвах и дерново-подзолистых оглеенных почвах Карпат практически встречается лишь один вид - *Terrormermis brevis*.

В карпатских грабняках число видов мермитид незначительное (*Amphimermis* sp. II, *Hexameris albicans*, *Terrormermis brevis*, *Hexameris* sp., *Psammormermis alechini*, *Psammormermis* sp.). По числу особей доминирующим является *T. brevis* (до 300 экз. на 1 м<sup>2</sup>). В отличие от дубрав, здесь обнаруживается ряд видов из рода *Psammormermis*. В буковых лесах обнаружен всего лишь один вид *T. brevis*.

## Пойменные и горные луга

Луга пойм покрыты, как правило, густым травостоем с преобладанием злаков и бобовых: ситник, окопник, колокольчик, лютик, скерда, осока, авран античный, кровохлебка лекарственная, мятлик луговой, щавель конский, дрок красильный, лабазник шестилепестный и др. Высота травостоя к концу июня достигает 40 -60 см. Почва обычно достаточно увлажнена; высокая влажность поверхностного слоя сохраняется и в солнечные жаркие дни. Еще более буйной растительностью характеризуются карпатские горные луга (полонины), почвы которых всегда содержат значительное количество влаги. В связи с постоянно высокой влажностью почвы и обилием беспозвоночных-хозяев, фауна мермитид пойменных лугов и полонин как по числу видов, так и по количеству особей является наиболее богатой.

Пойменные, регулярно затопляемые луга занимают промежуточное положение среди суходольных и водных местообитаний, поэтому здесь фауна мермитид четко разграничивается на три группы. По числу видов преобладает группа из суходольных местообитаний (9 видов): *Amphibiomermis ghilarovi*, *Amphidomermis tenuis*, *Amphimermis elegans*, *Hexameremis albicans*, *Terromermis brevis*, *Hexameremis pussardi*, *Mermis nigrescens*, *Mermis* sp. I, *Oesophagomermis brevivaginata*. Названные виды преимущественно паразитируют в наземных беспозвоночных и лишь *Amphidomermis tenuis* и *Terromermis brevis* являются типичными паразитами почвенных беспозвоночных. На втором месте находится группа специфичных для пойменных лугов: *Eurymermis krasnitskyi*, *Terromermis pratensis*, *Mesomeremis acuticauda*, *Mesomeremis* sp., *Oesophagomermis paramonovi*, *Oesophagomermis terricola*. Хозяева перечисленных видов остаются неизвестными, за исключением *Eurymermis krasnitskyi* - паразита слепней. Однако морфо-анатомические и биологические особенности этих нематод дают возможность предположительно отнести их к паразитам двукрылых. На последнем месте стоит группа мермитид, встречающихся помимо почв пойменных лугов также и в илистом дне регулярно пересыхающих водоемов: *Amphibiomermis hydrophilis*, *Amphibiomermis rivalis*, *Eurymermis tuberculata*. Для первых двух видов хозяева неизвестны, виды *Eurymermis* паразитируют в слепнях.

Богатая по видовому составу фауна мермитид пойменных лугов характеризуется также и значительной плотностью особей (517,4 экз. на

1 м<sup>2</sup>). Суходольные виды в почвах затопляемых лугов наиболее многочисленны (436,3 экз.). Плотность специфичных видов колеблется в пределах 80 экз. на 1 м<sup>2</sup>. Среди суходольных видов численность особей распределяется следующим образом: *Amphibiomermis ghilarovi* - 11,4 экз.; *Amphidomermis tenuis* – 2,5 экз.; *Amphimermis elegans* - 15,5 экз.; *Hexameris albicans* - 215,4 экз.; *Terrommermis brevis* - 138,0 экз.; *Hexameris pussardi* – 8,6 экз.; *Mermis nigrescens* - 2,0 экз.; *Mermis* sp. I - 1,6 экз.; *Oesophagomermis paramonovi* - 40,2 экз. В группе специфичных видов численность особей следующая: *Eurymermis krasnitskyi* - 6,6 экз.; *Terrommermis pratensis* - 61,0 экз.; *Mesomermis acuticauda* - 2,4 экз.; *Mesomermis* sp. - 2,0 экз.; *Oesophagomermis brevivaginata* - 6,6 экз.; *Oesophagomermis terricola* - 1,5 экз. Таким образом, по частоте встречаемости обычными для пойменных лугов следует считать: *Hexameris albicans*, *Terrommermis brevis*, *Terrommermis pratensis*, *Oesophagomermis brevivaginata*, *Oesophagomermis paramonovi*, *Amphimermis elegans*, *Amphibiomermis ghilarovi*, *Hexameris pussardi*, т.е. большинство видов, паразитирующих преимущественно в суходольных беспозвоночных.

Основой фауны мермитид карпатских полонин также являются вышеперечисленные виды. Кроме того, здесь можно встретить и ряд видов, характерных для целинной степи (*Hexameris stepposis*, *Psammomermis alechini*). Число специфичных видов значительно (12), и в настоящее время описаны как новые для науки.

### **Регулярно пересыхающие водоёмы и водотоки**

Берега и дно регулярно пересыхающих водоёмов и водотоков в середине лета покрываются луговой и болотной растительностью. Влажность дна даже в периоды полного пересыхания остается, как правило, чрезвычайно высокой (выше полной влагоёмкости).

Фауна мермитид пересыхающих водоёмов и водотоков в высшей степени своеобразна. Пять из девяти встреченных здесь видов относятся к специфичным: *Amphimermis litoralis*, *Terrommermis artjukhovskii*, *Hexameris latioesophaga*, *Hexameris* sp. I, *Oesophagomermis* sp. I. Остальные четыре вида свойственны также и для пойменных лугов, но здесь они, как будет показано далее, более многочисленны. Для большинства этих видов хозяева остаются не выявленными.

Численность мермитид в пересыхающих водоемах и водотоках сравнительно невысокая (64,3 экз. на 1 м<sup>2</sup>) и по видам распределяется следующим образом: *Amphimermis hydrophila* - 6,6 экз.; *Amphibiomeremis rivalis* - 4,0 экз.; *Amhimermis litoralis* - 4,8 экз.; *Eurymermis tuberculata* - 13,0 экз.; *Terromeremis artjukhovskii* - 28,4 экз.; *Hexameremis latioesophaga* - 2,0 экз.; *Hexameremis* sp. I - 1 экз.; *Hexameremis* sp. II - 1,0 экз.; *Oesophagomeremis* sp. I - 2 экз. Господствующим видом является *Terromeremis artjukhovskii*.

### Постоянные водоёмы и водотоки

Из этой группы местообитаний изучались пруды, озёра и реки в среднем течении Дона, а также некоторые водоёмы Прикарпатья. Всего обнаружено 8 видов: *Gastromeremis gastrostoma*, *Gastromeremis boophthorae*, *Gastromeremis viridis*, *Gastromeremis* sp., *Isomeremis wiskonsiensis*, *Octomyomeremis itascensis*, *Mesomeremis fluminalis*, *Parameremis ascaroides*. Большая часть видов обнаружена в единичных экземплярах. К наиболее многочисленным следует отнести *Parameremis ascaroides* (свыше 100 экз. на 1 м<sup>2</sup>) в водоемах поймы рек Хопёр и Усманка и *Octomyomeremis itascensis* (более 200 экз. на 1 м<sup>2</sup>) в водоемах оросительной системы близ села Московское Воронежской области.

Характер распределения мермитид по основным группам местообитаний приведен в таблице 2.12. Анализ таблицы показывает на довольно высокую специфичность группировок мермитид по рассматриваемым местообитаниям. Попарные коэффициенты фаунистического сходства группировок мермитид приведены в таблице 2.11.

Таблица 2.11

Попарные коэффициенты фаунистического сходства группировок мермитид по рассматриваемым местообитаниям

Группировки	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж
А	100	27	33	33	18	0	0
Б		100	17	32	50	0	0
В			100	8	12	0	0
Г				100	24	0	0
Д					100	16	0
Е						100	0
Ж							100

Из таблицы видно, что наивысшей (100 %) специфичностью выделяются группировки мермитид, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водоемов. Фауна мермитид пересыхающих водоемов также весьма своеобразна, однако здесь уже обнаруживается некоторое сходство (16 %) с фауной пойменных и горных лугов. Наивысшее фаунистическое сходство (50 %) характерно для группировок мермитид целинной степи, пойменных и горных лугов. Таким образом, фауна мермитид лугов, и в первую очередь пойменных, является промежуточным звеном между соответствующими фаунами суходольных и водных групп местообитаний. Сходство между группировками мермитид типично суходольных местообитаний колеблется в пределах 8 – 33 %.

Приведенный анализ биотопического распределения мермитид на относительно большой территории является первой попыткой подобного рода. Установлено, что преобладающее число видов мермитид (65 – 70 %) встречается лишь в определенных местообитаниях и может быть отнесено к специфичным. Пятая часть фауны мермитид (20 %) свойственна близкородственным и примыкающим друг к другу местообитаниям (пойменные луга и пересыхающие водоемы и т. д.). Виды-убиквисты составляют 10 – 15 % от общей фауны мермитид.

Таблица 2.12

Встречаемость мермитид по группам местообитаний

№ пп	Вид мермитид	Типы местообитаний							час- тога встре- чае- мос- ти
		па- хот- ные зем- ли	це- лин- ные сте- пи	хвой- ные леса	ду- бо- вые леса	пой- мен- ные и гор- ные луга	пере- сыхаю- щие водо- ёмы	непере- сыхаю- щие водо- ёмы	
1	2	(А)	(Б)	(В)	(Г)	(Д)	(Е)	(Ж)	10
1.	<i>Agamermis decaudata</i> Cobb, Steiner, Christie, 1923	-	-	-	+	-	-	-	1
2.	<i>Allomermis trichotopson</i> Steiner, 1925	-	-	-	+	-	-	-	1

## Продолжение табл. 2.12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
3.	<i>Amphibiomerms ghilarovi</i> Pologenzev, Artjukhovsky, 1958	-	+	-	+	+	-	-	3
4.	<i>Amphibiomerms hydrophilis</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	+	-	2
5.	<i>Amphibiomerms kirjanovae</i> Pologenzev, Artjukhovsky, 1958	-	-	-	+	-	-	-	1
6.	<i>Amphibiomerms rivalis</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	+	-	2
7.	<i>Amphibiomerms silvatica</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	+	-	-	-	1
8.	<i>Amphibiomerms</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	1
9.	<i>Amphibiomerms tenuis</i> Hagmeier, 1912	-	-	+	-	+	-	-	2
10.	<i>Amphibiomerms pologenzevi</i> Ipatjeva, 1963	-	-	+	-	-	-	-	1
11.	<i>Amphimerms elegans</i> Hagmeier, 1912	+	+	-	+	+	-	-	4
12.	<i>Amphimerms litoralis</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	-	+	-	4
13.	<i>Amphimerms</i> sp. I	-	+	-	+	-	-	-	2
14.	<i>Amphimerms</i> sp. II	-	-	-	+	-	-	-	1
15.	<i>Eurymerms krasnitskyi</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	-	-	1
16.	<i>Eurymerms tuberculata latebrosa</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	+	-	2
17.	<i>Eurymerms tuberculata</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	+	-	2
18.	<i>Gastromerms gastrostoma</i> Steiner, 1918	-	-	-	-	-	-	+	1
19.	<i>Gastromerms viridis</i> Welch, 1963	-	-	-	-	-	-	+	1
20.	<i>Gastromerms</i> sp.	-	-	-	-	-	-	+	1
21.	<i>Gastromerms boophthorae</i> Welch, Rubzov, 1965	-	-	-	-	-	-	-	1

Продолжение табл. 2.12

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
22.	<i>Hexameris albicans</i> Siebold, 1848	+	+	-	+	+	-	-	4
23.	<i>Terrormeris artjukhovskii</i> Khartshenko, 1966	-	-	-	-	-	+	-	1
24.	<i>Terrormeris brevis</i> Hagmeier, 1912	+	+	+	+	+	-	-	5
25.	<i>Hexameris latioesophaga</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	-	+	-	1
26.	<i>Terrormeris pratensis</i> Pologenzev, Artjukhovsky, Khartshenko, 1965	-	-	-	-	+	-	-	1
27.	<i>Hexameris pussardi</i> Baylis, 1933	-	-	-	+	+	-	-	2
28.	<i>Hexameris stepposis</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1965	+	+	-	+	-	-	-	3
29.	<i>Hexameris</i> sp. I	-	-	-	-	-	+	-	1
30.	<i>Hexameris</i> sp. II	-	-	-	-	-	+	-	1
31.	<i>Isomeris wisconsiensis</i> Welch, 1963	-	-	-	-	-	-	+	1
32.	<i>Mermis nigrescens</i> Dujardin, 1942	+	-	+	+	+	-	-	4
33.	<i>Mermis</i> sp. I	-	+	-	-	+	-	-	2
34.	<i>Mermis</i> sp. II	+	-	-	-	-	-	-	1
35.	<i>Mesomeris acuticauda</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1974	-	-	-	-	+	-	-	1
36.	<i>Mesomeris fluminalis</i> Welch, 1963	-	-	-	-	-	-	+	1
37.	<i>Mesomeris</i> sp.	-	-	-	-	+	-	-	1
38.	<i>Neomeris</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	1
39.	<i>Oesophagomeris brevivaginata</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	+	-	-	1
40.	<i>Oesophagomeris paramonovi</i> Pologenzev, Artjukhovsky, 1958	-	+	-	+	+	-	-	3
41.	<i>Oesophagomeris terricola</i> Hagmeier, 1912	-	-	-	-	+	-	-	1
42.	<i>Oesophagomeris</i> sp. I	-	-	-	+	-	+	-	2
43.	<i>Oesophagomeris</i> sp. II	-	-	-	-	+	+	+	1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
44.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963	-	-	-	-	-	-	+	1
45.	<i>Paramermis ascaroides</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1971	-	-	-	-	-	-	+	1
46.	<i>Pologenzevimermis kulagini</i> Pologenzev, 1941	-	+	+	-	-	-	-	2
47.	<i>Psammomermis alechini</i> Artjukhovsky, Khartshenko, 1965	-	+	-	-	-	-	-	1
48.	<i>Psammomermis busuluk</i> Pologenzev, 1941	-	+	+	-	-	-	-	2
49.	<i>Psammomermis korsakowi</i> , Pologenzev, 1941	-	-	+	-	-	-	-	1
50.	<i>Psammomermis</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	1
51.	<i>Skrjabinomermis sukatshevi</i> Pologenzev, 1952	-	-	+	-	-	-	-	1
52.	<i>Skrjabinomermis tolski</i> Pologenzev, 1952	-	-	+	-	-	-	-	1
<b>Итого</b>		<b>7</b>	<b>12</b>	<b>9</b>	<b>17</b>	<b>19</b>	<b>10</b>	<b>8</b>	

## 2.2. Пространственная организация популяций мермитид

Рассмотрение характера распределения особей и популяций по территории ареала показывает, что в целом у животных господствует тип крупно- и мелкопятнистого распределения. Большая неравномерность, пятнистость и даже спорадичность распространения крайне характерны и для большинства беспозвоночных. В свою очередь, локальная популяция, как правило, разбита на большие или меньшие отдельные разобщенные группы особей, что и представляет ее существенную структурную особенность (Арнольди, 1957; Беклемишев, 1957; Гиляров, 1954; Наумов, 1967; Шварц, 1965, 1967 и др.). Среди наиболее общих причин отмеченных особенностей пространственной организации популяций можно назвать эволюционно сложившееся разнообразие условий в биосфере, а также разнообразие биоценозов в пределах даже одного ландшафта. Чем мельче и менее подвижен организм, тем больше он реагирует на неоднородность среды, образуя местные сгущения и разрежения популяции (Беклемишев, 1960).

Для мермитид свойственна сложная популяционная структура, представляющая собой видовые комплексы популяций, занимающих нередко



громадный географический ареал. Многие виды имеют голарктическое распространение, а некоторые зафиксированы почти во всех зоогеографических областях.

Как и большинство других организмов, мермитиды не занимают всю площадь своего огромного ареала. Многими авторами всегда подчеркивалась выраженная локальность в их распространении (Филипьев, 1934; Положенцев, 1941; Кирьянова, 1959; Артюховский, 1955; Артюховский и Харченко, 1965, 1971; Харченко, 1966, 1975 и многие др.). Локальность мермитидных очагов связывалась с пестротой распространения их хозяев (Артюховский, 1955; Харченко, 1966); с влажностью почвы и механической структурой ее генетических горизонтов (Артюховский и Харченко, 1965; Харченко, 1966, 1968); со свойственной для мермитид малой подвижностью и их пассивным расселением (Харченко, 1968, 1976а). По всей вероятности, отмеченные факторы оказывают определенное влияние на характер пространственной организации популяций мермитид в пределах ареалов. Однако основой их локального распространения является все же экологическая организация мермитид с малой подвижностью. Существенное влияние, в этом отношении, оказывает также хозяйственная деятельность человека.

Пространственная организация самих популяций, их размеры и взаимное удаление зависят от характера и однородности биотопа. В крупных лесных массивах («Шипов лес», «Усманский бор» Воронежской обл.), на обширных участках лугостепи (Центрально-Черноземный госзаповедник, Курской обл.) и в больших водоемах (водохранилища, озера) обнаруживается чередование участков с повышенной и резко пониженной плотностью особей мермитид. Такого рода популяционные единицы, намечающиеся внутри единой, сложной популяции Беклемишев (1960) обозначает как «субпопуляции». Естественно, что всякие влияния, возникающие в одной точке таких популяций, могут изменить лишь близлежащую часть популяции и очень медленно распространяются на более отдаленные ее точки. В периоды массовых размножений насекомых-хозяев субпопуляции паразитов практически сливаются и образуют одну огромную популяцию.

На лесных полянах, полонинах (субальпийские луга), а также на пойменных лугах, чередующихся с крупными участками леса и кустарниковых зарослей, численность особей мермитид всегда высокая. Очень резких перепадов в распространении особей здесь не наблюдается. За

пределами лесных полян число особей паразитов сразу же заметно сокращается, поэтому контуры таких участков очень легко прослеживаются. Даже в годы массовых размножений насекомых-хозяев мермитиды на лесных полянах остаются достаточно изолированными. Кроме того, на лесных полянах, в полонинах и на участках пойменных лугов имеются виды, характерные исключительно для этих местообитаний, в связи с чем их границы могут рассматриваться как границы отдельных видов мермитид.

Наибольшие расстояния между субпопуляциями наблюдаются в лесных массивах. В Шиповой дубраве, например, расстояние между субпопуляциями в среднем равно 1,5 - 2 км (max 4 км, min 0,5 км), в Стрелецкой лугостепи некосимые участки - 100 м (max 150 м, min 80 м), а в Бурштынском (Ивано-Франковская обл., Украина) и Воронежском водохранилищах - 550 м (max 850 м, min 250 м). Размеры субпопуляций мермитид также изменчивы. В лесных массивах они колеблются в пределах 0,1 - 1,5 га и более; в лугостепи - 0,01 - 0,5 га; а в крупных водоемах - 0,5 - 2,0 га.

Чем дальше друг от друга расположены популяции и чем менее способен к расселению определенный вид, тем слабее оказывается взаимодействие его популяций. И все же, иммиграция особей из одной популяции в другую - явление неизмеримо более частое, чем приходится наблюдать (Шварц, 1967).

Взаимодействие популяций у видов различных экологических групп мермитид выражено в неравной степени. Приток особей, получаемых популяциями сухоходольных видов извне, не играет существенной роли, они обладают полной способностью самовоспроизведения и являются в этом смысле независимыми. У видов мермитид нет ярко выраженной мигрирующей стадии. Расселение возможно лишь пассивное, в зараженных личинках хозяев, которые в связи с быстротечностью паразитической фазы очень быстро сами становятся малоподвижными. Имаго же сухоходольных насекомых являются носителями мермитид лишь в относительно редких случаях поздних заражений. У ряда видов мермитид из водных хозяев паразитическая фаза является продолжительной, и паразиты развиваются в насекомых до их половозрелости. Из зараженных насекомых, при их попытках отложить яйца, паразит снова попадает в воду. В подобных случаях происходит значительное перемешивание состава локальных субпопуляций мермитид. Эволюция таких сходных групп субпопуляций происходит, таким

образом, как единое целое, что и является следствием их незначительной дифференциации.

Для иллюстрации популяционной структуры и пространственного распределения мермитид был выбран участок в пойме реки Хопёр вблизи центральной усадьбы Хоперского госзаповедника (пос. Варварино Новохоперского р-на Воронежской обл.). Обследования проводились путем равномерного покрытия территории густой сетью проб ( $0,05 \text{ м}^2$ ) с помощью ручного почвенного бура, сконструированного и изготовленного В. В. Поповым (1975). Таким образом пробы были взяты на 5 сенокосных полях, характеризующихся различными размерами, микрорельефом и местоположением в пределах поймы; в примыкающей к ним по всему периметру 10-метровой полосе древесной и кустарниковой растительности; в центре лесного массива; в постоянных (река, озера: Б. Голое, В. Подпесочное, М. Подпесочное) и временных (ручьи, протоки, «мочажины») водотоках и водоемах. На суходольных участках заложено в среднем по 40 проб (40 - 44) на глубину 80 см; такое же количество проб было взято со дна озер, реки, проток и ручьев. Выборка червей на суходольных участках проводилась послойно в соответствии с генетическими горизонтами почвы, в связи с этим, на каждом из них предварительно закладывался и описывался почвенный разрез.

Видовой состав и численность мермитид на суходоле показаны в таблице 2.13.

Анализ полученных индексов показывает, что сходство между рассматриваемыми группировками невысокое и лишь в редких случаях приближается к 50 %. Причем фаунистическое сходство более существенно, чем количественное. Непосредственно за пределами лесных полей под пологом леса и кустарниковой растительности мермитиды встречаются весьма редко, а в ряде случаев и вообще отсутствуют. Индексы сходства группировок мермитид лесных полей и смежных, прилегающих к ним участков леса, очень незначительные (табл. 2.14; 2.15).

Таблица 2.13

Видовой состав и численность мермитид лесных полян  
и окружающих их участков леса в пойме р. Хопёр (у пос. Варварино)

№ пп	Виды	Число особей на 1 м <sup>2</sup> по пробам										
		№ 1		№ 2		№ 3		№ 4		№ 5		№ 6
		пол.	лес	пол.	лес	пол.	лес	пол.	лес	пол.	лес	лес
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1.	<i>Amphibiomermis ghilarovi</i> Pol. et Art., 1958.	1,5	-	-	-	1,0	0,5	-	-	2,5	-	1,5
2.	<i>Amphibiomermis hydrophillis</i> Art. et Khar., 1971.	-	-	-	-	2,0	-	5,0	-	-	-	-
3.	<i>Amphibiomermis rivalis</i> Art. et Khar., 1971.	-	-	-	-	1,0	-	2,0	-	-	-	-
4.	<i>Amphibiomermis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	-	-
5.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912.	23,0	-	2,0	-	13,5	0,5	9,5	-	1,5	-	2,5
6.	<i>Amphidomermis tenuis</i> Hagm., 1912.	-	-	-	-	1,0	-	0,5	-	-	-	-
7.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i> Art. et Khar., 1971.	1,5	-	-	-	1,5	-	1,5	-	1,5	-	-
8.	<i>Eurymermis tuberculata</i> Art. et Khar., 1971.	1,0	-	1,5	-	3,0	-	-	-	2,0	-	-
9.	<i>Eurymermis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	2,0	-	-	-	-
10.	<i>Hexamermis albicans</i> Sieb., 1848.	46,0	1,0	9,0	-	107,5	2,0	24,5	-	24,0	-	2,0
11.	<i>Terromermis artjukhovskii</i> Khar., 1966.	-	-	-	-	2,5	-	3,0	-	4,0	-	-
12.	<i>Terromermis brevis</i> Hagm., 1912.	-	1,0	43,5	1,5	220,0	2,0	35,0	-	67,0	1,5	3,0
13.	<i>Terromermis pratensis</i> Pol., Art., Khar., 1965.	3,0	0,5	-	-	2,0	-	-	-	2,0	-	2,0
14.	<i>Hexamermis pussardi</i> Baylis, 1933.	1,0	-	-	-	1,0	-	-	-	-	-	1,0
15.	<i>Mesomermis acuticauda</i> Art. et Khar., 1971.	-	-	-	-	-	-	2,0	-	1,5	-	-
16.	<i>Mesomermis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	2,0	-	-	-	-

Окончание табл. 2.13

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
17.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i> Art. et Khar., 1971.	23,5	-	17,5	-	24,0	-	24,0	-	10,5	-	-
18.	<i>Oesophagomermis paramonovi</i> Pol. et Art., 1958.	-	-	-	-	1,5	-	-	-	1,0	-	1,0
19.	<i>Oesophagomermis</i> sp. I.	2,0	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-
20.	<i>Oesophagomermis</i> sp. II.	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-
21.	<i>Psammomermis alechini</i> Art., Khar, 1965.	-	-	-	-	1,0	0,5	1,5	-	-	-	-
22.	<i>Oesophagomermis terricola</i> Hagm., 1912.	-	-	-	-	1,0	-	1,0	-	-	-	-
23.	Mermithidae sp. I.	2,5	-	-	-	1,0	-	4,0	-	-	-	2,0
24.	Mermithidae sp. II.	-	-	-	-	-	-	1,5	1,5	-	-	-
<b>Итого:</b>		<b>105,0</b>	<b>2,5</b>	<b>73,5</b>	<b>1,5</b>	<b>384,5</b>	<b>5,5</b>	<b>120,0</b>	<b>2,5</b>	<b>120,0</b>	<b>1,5</b>	<b>15,0</b>

Таблица 2.14

Индексы сходства сухоходольных группировок мермитид  
на участках поймы р. Хопёр

Группировки	№1	№2	№3	№4	№5	№6
№1	100	36	50	25	46	54
№2	20	100	29	20	41	30
№3	23	19	100	50	52	47
№4	38	49	26	100	34	17
№5	23	51	29	48	100	42
№6	10	9	4	8	9	100

Таблица 2.15

Индексы сходства группировок мермитид  
лесных полян и смежных с ними участков леса

Индексы сходства	Пробные площади				
	№1/№1а	№2/№2а	№3/№3а	№4/№4а	№5/№5а
Коэф. фаунист. сходства ( $K_f$ )	18	20	29	10	8
Коэф. количествен. сходства ( $K_n$ )	1,4	2,0	1,4	2,0	1,2

В центре лесных массивов формируется своя фауна мермитид, которая отличается, главным образом, плотностью особей на единицу площади. На лесных полянах, кроме видов-убиквистов, встречаются и сугубо специфичные для них виды, среди которых наиболее многочисленные и обычные *Amphibiomermis hydrophilis*, *Eurymermis krasnitskyi*, *Eurymermis tuberculata*, *Mesomermis acuticauda*, *Oesophagomermis brevivaginata* и ряд других. Таким образом, имеется полное основание рассматривать группировки мермитид на лесных полянах, изолированных друг от друга участками леса, кустарниковой растительностью и другими естественными преградами, как субпопуляции.

Видовой состав и численность мермитид водных местообитаний показаны в табл. 2.16.

Всего здесь обнаружено 15 видов мермитид, которые, в отличие от сухоходольных, проявляют более высокую степень приуроченности к отдельным местообитаниям.

Таблица 2.16

Видовой состав и численность мермитид постоянных и временных водотоков и водоемов поймы р. Хопра

№ п/п	Виды	Численность особей (в шт.) на 1 м <sup>2</sup>					
		русло р. Хопра	пере- сыха- ющий ручей	про- тока р. Хопёр - оз. Б. Голое	озёра		
Б. Голое	Б. Под- песоч- ное				М. Под- песоч- ное		
1	2	3	4	5	6	7	8
1.	<i>Amphibiomermis hydrophilis</i> Art., Khar., 1971.	-	6,5	1,5	-	-	-
2.	<i>Amphibiomermis rivalis</i> Art. et Khar., 1971.	-	4,0	-	-	-	-
3.	<i>Amphibiomermis litoralis</i> Art. et Khar.,	-	4,5	1,0	1,5	1,0	1,5
4.	<i>Eurymermis tuberculata</i> Art. et Khar., 1971.	-	13,0	-	-	-	-
5.	<i>Hydromermis</i> sp.	2,5	-	-	-	-	-
6.	<i>Terromermis artjukovskii</i> Khar., 1966.	-	28,5	2,0	-	-	-
7.	<i>Hexamermis latioesophaga</i> Art., Khar., 1971.	-	2,0	1,0	-	-	-
8.	<i>Hexamermis</i> sp.	2,0	-	1,5	-	-	-
9.	<i>Gastromermis gastrostoma</i> Steiner, 1918.	5,5	-	-	3,0	1,0	1,0
10.	<i>Gastromermis boophthorae</i> Rub., Welch, 1965.	2,0	-	-	1,5	1,5	1,0
11.	<i>Gastromermis viridis</i> Welch, 1963.	1,0	-	-	1,5	1,5	1,5
12.	<i>Mesomermis flumenalis</i> Welch, 1963.	3,0	3,0	-	-	-	-
13.	<i>Mesomermis</i> sp.	-	1,5	-	-	-	-

Окончание табл. 2.16

1	2	3	4	5	6	7	8
14.	<i>Octomyomermis Itascensis</i> Johnson, 1963.	-	-	-	2,0	3,0	4,5
15.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar., 1971.	48,0	-	1,0	22,5	17,0	10,5
	<b>Итого</b>	<b>64,0</b>	<b>63,0</b>	<b>8,0</b>	<b>32,0</b>	<b>25,0</b>	<b>20,0</b>

Таблица 2.17

Индексы сходства группировок мермитид из водных местообитаний на участке поймы р. Хопра

	<b>А.</b>	<b>Б.</b>	<b>В.</b>	<b>Г.</b>	<b>Д.</b>	<b>Е.</b>
<b>А.</b>	100	7,1	18,1	44,4	44,4	44,4
<b>Б.</b>	2,4	100	4,0	7,6	7,6	7,6
<b>В.</b>	3,6	8,4	100	20,0	20,0	20,0
<b>Г.</b>	41,2	1,6	5,3	100	100,0	100,0
<b>Д.</b>	30,9	1,1	6,5	72,7	100	100,0
<b>Е.</b>	20,0	1,8	7,7	50,7	66,7	100

Анализ полученных индексов (табл. 2.17) указывает на существенные различия в сходстве между отдельными группировками мермитид из водных местообитаний. Высокая фаунистическая общность и сходство удельного обилия обнаруживаются для различных пойменных озёр. Наиболее специфичной является фауна мермитид временных водотоков (ручьи, протоки).

Таким образом, группы мермитид в пределах конкретных обособленных сухоходольных и водных местообитаний (лесные поляны, озера, ручьи и др.) можно рассматривать как самостоятельные субпопуляции. На сухоходе субпопуляции мермитид более обособлены, чем это имеет место в водной среде. На обширных однородных участках лесных массивов, лугостепи, сельхозугодий, крупных озер, водохранилищ и рек субпопуляции мермитид разделены более значительными расстояниями, однако коэффициенты общности между ними обычно достаточно высокие.



## **Пространственное распределение особей мермитид в пределах субпопуляций**

Одной из важнейших характеристик структуры популяций организмов является их размещение по определенной территории. Установление характера пространственного размещения организмов проливает свет на многие стороны их биологии, а при анализе внутривидовых и межвидовых отношений, позволяет усовершенствовать методику учетов и многое другое.

На основании проведенных исследований в отношении пространственного распределения мермитид (Харченко, 1999), установлено следующее:

1. Коэффициент вариации численности особей для различных видов колеблется в пределах 80 – 300 %. В условиях средней поймы р. Хопёр наиболее высокий коэффициент вариации отмечен для лугового вида *O. brevivaginata*. Наименьший коэффициент вариации свойственен видам-убиквистам (*H. albicans* и *T. brevis*), заселяющим практически все сухоходольные местообитания.

2. Для мермитид характерно агрегированное распределение особей, соответствующее трехпараметрическому.

3. Все вычисленные индексы агрегированности (Ллойда, Морисита, Лексиса, Смурова) отчетливо согласуются между собой, т. е. их наибольшие и наименьшие значения свойственны, как правило, одним и тем же видам.

4. Обычно наиболее высокая агрегированность обнаруживается у *H. albicans* и *O. brevivaginata*, однако в рассмотренных условиях она может колебаться в значительных пределах.

5. Участки повышенной плотности у различных видов мермитид занимают от 10 до 50 % от общей площади местообитаний. В целом по полянам они колеблются практически в тех же пределах.

6. Плотность мермитид в агрегациях достаточно высокая и может насчитывать несколько десятков особей. На фоне число особей в пробах площадью в 0,05 м<sup>2</sup> обычно меньше единицы.

### **Размещение самцов и самок по территории и возрастной состав мермитид рассматриваемых субпопуляций**

Пол и возраст особи являются важнейшими признаками, непосредственно связанными с протекающими в популяции процессами

размножения и гибели. Изменение половой и возрастной структуры популяций приводит к изменению ее генетической структуры. Колебания «качества» популяции - столь же характерное ее свойство, как и колебание численности (Шварц, 1967).

Вопросы механизма реализации пола и соотношения полов у мермитид подробно рассмотрены в предшествующей главе. В качестве примера, иллюстрирующего половую структуру субпопуляций мермитид, приведем соотношение полов для ряда видов из лесных полян поймы р. Хопёр (рис.2.1). Как видим, составляющие субпопуляции виды характеризуются неодинаковым соотношением полов. Соотношение полов близкое 1:1 свойственно для *Terromermis brevis*. У *Oesophagomermis brevivaginata* чаще самки численно преобладают над самцами, а у *Amphimermis elegans* и *Nexamermis albicans* более многочисленны самцы. Соотношение полов в одни и те же сроки на различных полянах также неодинаково, что еще раз указывает на прямую зависимость образования пола у данных паразитов от условий среды.

Возрастная структура субпопуляций мермитид также сложна. В настоящем разделе будет рассмотрен возрастной состав лишь половозрелых мермитид, выполняющих одну из основных функций вида – размножение.

Динамика возрастного состава половозрелых мермитид, на протяжении жизненного цикла иллюстрируется на примере четырех наиболее массовых видов из поляны № 3 в пойме р. Хопёр (рис. 2.2).

Анализ приведенных материалов показывает, что в любой из периодов жизненного цикла среди половозрелых мермитид встречаются все возрастные стадии, в летние месяцы (июнь - июль) резко увеличивается численность молодых особей, покинувших хозяев, а уже к осени (август - сентябрь) наблюдается преобладание средневозрастных и старых экземпляров. В процессе зимовки происходит массовый отбор старых самцов и самок, и к весне следующего года субпопуляция вновь значительно «омолаживается». Второй пик массовой элиминации старых особей наступает сразу же после весеннего тура спаривания и яйцекладки. Отродившиеся первыми самцы нового поколения спариваются с продолжающими яйцекладку и молодыми самками предшествующих поколений. Среди особей малочисленных видов в данных условиях

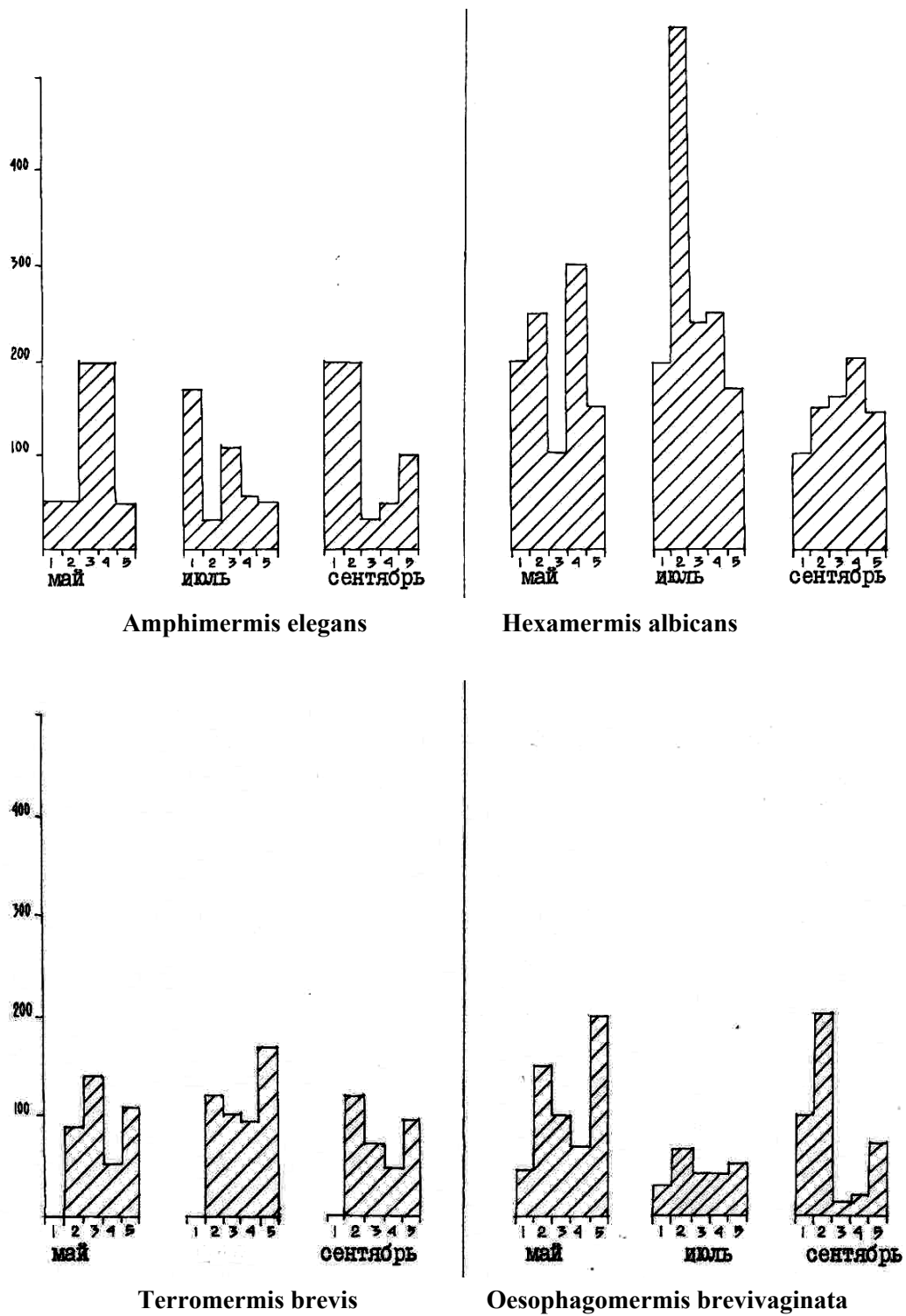


Рис. 2.1. Соотношение полов у различных видов мермитид\ из лесных полян поймы р. Хопёр:

1 – поляна № 1; 2 – поляна № 2; 3- поляна № 3; 4 – поляна № 4;  
5 – поляна № 5.

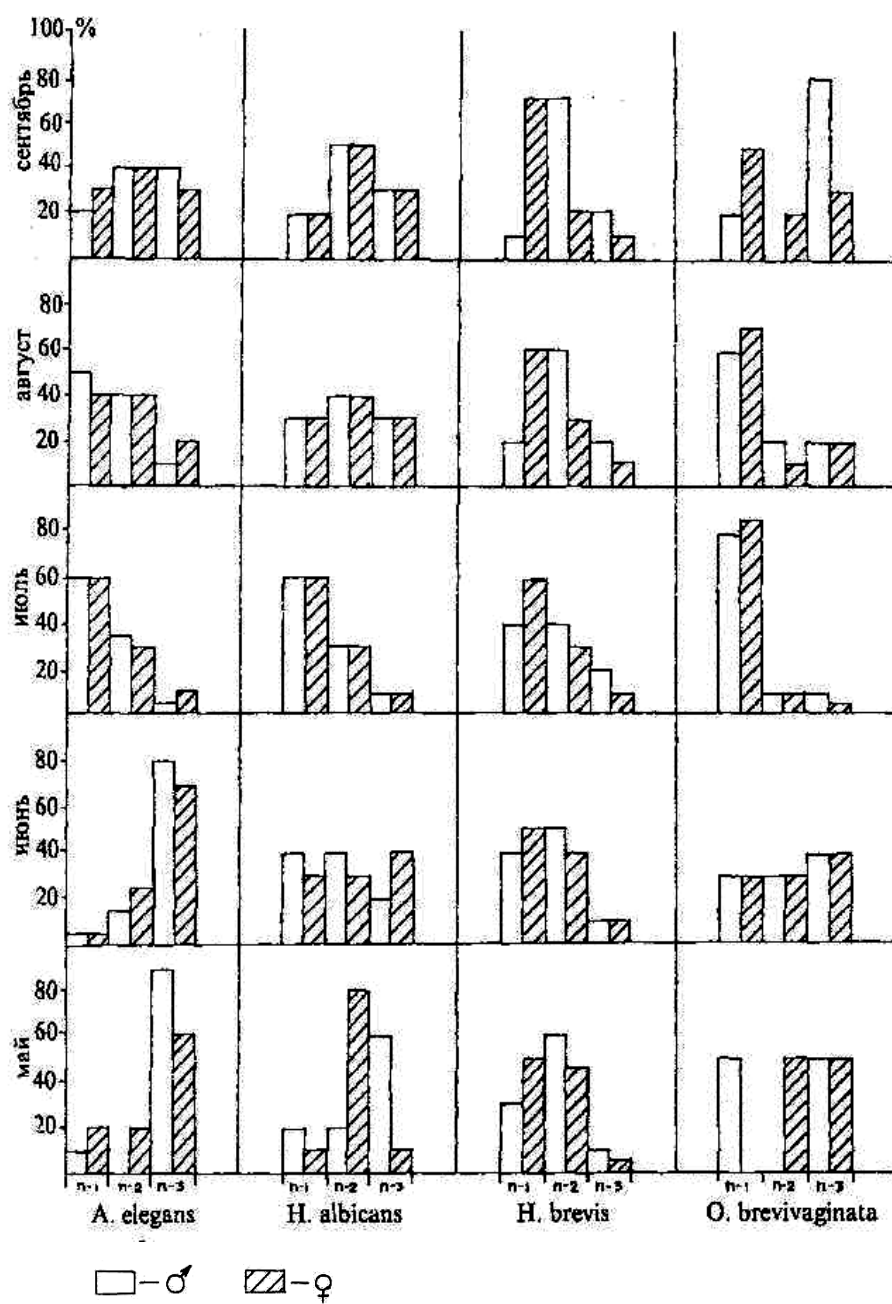


Рис. 2.2. Динамика численности половозрелых особей мермитид различного возраста на протяжении жизненного цикла (поляна № 3, пойма р. Хопёр)  
 Условные обозначения: половозрелые особи (п-1 – молодые, п-2 – средневозрастные, п-3 – старые)

(*Amphimermis elegans*, *Oesophagomermis brevivaginata*) постоянно преобладают молодые экземпляры, т. к. составление видовых брачных пар и клубков у них происходит с наибольшим напряжением.

Таким образом, для мермитид свойственен тип возрастного состава, сформулированный как состав различных возрастных групп из особей более чем одного поколения. Возрастной состав может значительно различаться в пределах субпопуляций с различной численностью особей. В периоды массового размножения мермитид возрастной состав субпопуляций упрощается и состоит преимущественно из особей текущего поколения. В периоды малой численности особей субпопуляции происходит усложнение возрастного состава за счет накопления разобщенных по территории молодых неспаривающихся самцов и самок предшествующих поколений.

Мермитиды имеют сложную пространственную популяционную структуру, представляющую собой видоые комплексы субпопуляций. На суходоле субпопуляции более обособлены, чем в водной среде. В пределах субпопуляций для мермитид характерно агрегированное распределение особей, соответствующее трехпараметрическому распределению Смурова (1975). Участки повышенной плотности у различных видов занимают от 10 до 50 % общей площади.

При малочисленности особей для мермитид свойственна разобщенность самцов и самок по территории субпопуляции. За счет увеличения продолжительности жизни неспаривавшихся особей в субпопуляциях из года в год происходит их накапливание. Таким образом, в субпопуляциях мермитид во время отдельных репродуктивных периодов бывает представлено несколько поколений молодых половозрелых особей.

### **2.3. Экологическое группирование и биологические типы мермитид**

Экологическое группирование мермитид впервые провел Филиппев (1954), разделив их на две группы: водных и почвенных. Он писал: «Среди довольно многочисленных родов мермитид можно различать по строению кутикулы две главные группы - с толстой и тонкой кутикулой. Первые живут в наземных насекомых, вторые - в водных. У водных форм амфиды больше, иногда огромные и сложно устроенные, со щетинками внутри. У сухопутных они невелики...». Такое деление мермитид, принятое как у нас, так и за рубежом, вошло в определительные таблицы Положенцева и Артюховского

(1959) и даже в названия монографий (Рубцов, 1972, 1974; Артюховский, 1990).

При изучении мермитид паразитирующих в беспозвоночных из различных местообитаний установлено, что отдельные «почвенные» виды имели амфиды значительно большие, нежели некоторые типично «водные». Не обнаруживалось также четкого разграничения между представителями данных экологических групп и по толщине кутикулы. В связи с изложенным, был предпринят сравнительный анализ морфологии наиболее часто встречающихся видов мермитид, описанных в различное время зарубежными и отечественными авторами. Сведения о толщине кутикулы и размерах амфидов для ряда представителей, выделенных Филиппевым (1945) экологических групп, приводятся в таблице 2.18.

Таблица 2.18

Размеры амфидов и толщина кутикулы у видов из «водных»  
и «почвенных» групп мермитид

№ пп	Виды мермитид	Размеры $\frac{\text{самцов}}{\text{самок}}$ в мм		
		толщина кутикулы у нервного кольца	длина полости амфидов	диаметр полости амфидов
1	2	3	4	5
<b>Водные мермитоида</b>				
1.	<i>Amphimermis litoralis</i> Art. et Khar., 1971.	$\frac{0,058}{0,068}$	$\frac{0,023}{0,017}$	$\frac{0,016}{0,010}$
2.	<i>Bathymermis fuhrmanni</i> Daday, 1911.	$\frac{0,020}{0,023}$	–	$\frac{0,018}{0,030}$
3.	<i>Eumermis gracilis</i> Daday, 1911.	$\frac{0,010}{-}$	–	$\frac{0,112}{-}$
4.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i> Art. et Khar., 1971.	$\frac{0,019}{0,026}$	$\frac{0,013}{0,010}$	$\frac{0,006}{0,006}$
5.	<i>Gastromermis gastrostoma</i> Steiner, 1916.	$\frac{0,030}{0,040}$	–	–
6.	<i>Hydromermis rivicola</i> Corti, 1902.	$\frac{0,004}{0,005}$	–	–
7.	<i>Terromermis artjukhovskii</i> Khar., 1966.	$\frac{0,026}{0,032}$	$\frac{0,016}{0,013}$	$\frac{0,010}{0,006}$

Окончание табл. 2.18

1	2	3	4	5
8.	<i>Isomermis wiskonsiensis</i> Welch, 1963.	$\frac{0,006}{0,008}$	$\frac{0,019}{0,014}$	$\frac{0,015}{0,013}$
9.	<i>Limnomermis macronuclei</i> Rudz., 1967.	$\frac{0,008}{0,008}$	$\frac{0,020}{0,008}$	$\frac{0,015}{0,008}$
10.	<i>Mesomermis bursata</i> Steiner, 1929.	$\frac{0,010}{0,010}$	$\frac{0,026}{0,014}$	$\frac{0,018}{0,012}$
11.	<i>Mesomermis formosa</i> Schmas., 1914.	$\frac{0,025}{0,025}$	$\frac{0,040}{0,030}$	$\frac{0,017}{0,014}$
12.	<i>Octomyomermis itascensis</i> Johnson, 1963.	$\frac{0,010}{0,013}$	$\frac{0,013}{0,012}$	$\frac{0,012}{0,015}$
13.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i> Art., Khar., 1971.	$\frac{0,022}{0,022}$	$\frac{0,019}{0,019}$	$\frac{0,013}{0,007}$
14.	<i>Paramermis ascaroides</i> Art. et Khar., 1971.	$\frac{-}{0,048}$	$\frac{-}{0,026}$	$\frac{-}{0,010}$
<b>Почвенные мермитоида</b>				
1.	<i>Amphimermis elegans</i> Hagm., 1912.	$\frac{0,023}{0,023}$	$\frac{0,036}{0,028}$	$\frac{0,022}{0,020}$
2.	<i>Hexamermis albicans</i> Siebold, 1948.	$\frac{0,029}{0,039}$	$\frac{0,016}{0,010}$	$\frac{0,006}{0,006}$
3.	<i>Terrormermis brevis</i> Hagm., 1912.	$\frac{0,026}{0,032}$	$\frac{0,018}{0,010}$	$\frac{0,006}{0,006}$
4.	<i>Hexamermis stepposis</i> Art., et Khar., 1965.	$\frac{0,026}{0,029}$	$\frac{0,019}{0,010}$	$\frac{0,009}{0,006}$
5.	<i>Mermis kirgisisica</i> Kir., Kar., Rom., 1959.	$\frac{-}{0,035}$	$\frac{-}{-}$	$\frac{-}{-}$
6.	<i>Oesophagomermis terricola</i> Hagm., 1965.	$\frac{0,026}{0,026}$	$\frac{0,020}{0,020}$	$\frac{0,014}{0,014}$
7.	<i>Psammomermis alechini</i> Art., Khar., 1965.	$\frac{0,022}{0,022}$	$\frac{0,016}{0,013}$	$\frac{0,013}{0,010}$
8.	<i>Psammomermis korsakowi</i> Polog., 1941.	$\frac{0,010}{0,030}$	$\frac{0,016}{0,008}$	$\frac{0,007}{0,005}$
9.	<i>Skrjabinomermis tolski</i> Polog., 1953.	$\frac{0,016}{0,016}$	$\frac{0,024}{0,013}$	$\frac{0,007}{0,007}$

Данные таблицы показывают, что толщина кутикулы у самок водных видов колеблется в пределах 0,005 - 0,040; у самок видов из временных

водоемов и водотоков - 0,022 - 0,068 и у самок почвенных видов - 0,015 - 0,039 мм. Кутикула самцов несколько тоньше. У водных видов она составляет 0,004 - 0,030; у видов из временных водоемов и водотоков - 0,016 - 0,058 и у почвенных видов - 0,010 - 0,029 мм. Следовательно, предельно толстая кутикула встречается как у водных, так и почвенных мермитид. Толщина кутикулы менее 0,010 мм характерна лишь для водных видов. Отмечая, таким образом, общую тенденцию к утолщению кутикулы у почвенных мермитидей, следует признать, что рассматриваемые виды ряда водных (*Bathymermis*, *Gastromermis*, *Mesomermis* и др.) и почвенных (*Amphimermis*, *Hexamermis*, *Psammomermis*, *Oesophagomermis* и др.) родов совершенно не отличаются по этому признаку.

Величина амфидов у самцов водных мермитид колеблется в пределах 0,026 x 0,012 - 0,040 x 0,018, у самцов видов из временных водоемов и водотоков - 0,013 x 0,006 - 0,016 x 0,010 и у самцов почвенных видов - 0,016 x 0,006 - 0,036 x 0,022 мм. Амфиды у самок сравнительно меньше. У водных видов они составляют 0,012 x 0,009 - 0,030 x 0,030; у видов из временных водоемов и водотоков - 0,010 x 0,006 - 0,023 x 0,013 и у почвенных видов - 0,008 x 0,005 - 0,028 x 0,020 мм. Следовательно, пределы колебания размеров амфидов у мермитид из данных экологических групп также в значительной степени перекрываются. Как среди водных, так и среди почвенных мермитид имеются виды с одинаково большими и маленькими амфидами. Приходится признать, что мермитиды «водных» и «почвенных» родов по рассмотренным морфологическим признакам практически не различимы. Фауна мермитид временных водотоков и водоемов включает в равной мере виды из водных и почвенных родов. Пределы колебаний толщины кутикулы и размеров амфидов у них полностью совпадают.

Таким образом, разделение мермитид на водных и почвенных ставит исследователей этой группы паразитов нередко в затруднительное положение. Виды ряда родов, например, обнаруживаются в различного типа водных, а также суходольных местообитаниях (*Amphimermis*, *Bathymermis*, *Hexamermis*, *Oesophagomermis* и многие др.). Имеются и виды мермитид (*Paramermis ascaroides*), живущие в свободном состоянии в водной среде, а паразитирующие в типично суходольных насекомых (пчелы и другие), заражающихся во время водопоя. Наконец, во временных (пересыхающих) водоемах и водотоках в свободном состоянии обнаруживаются представители как водных, так и суходольных фаун мермитид.



Поэтому можно согласиться с мнением Парамонова (1952, 1959), указывавшего, что экологическое группирование рациональнее всего строить на основе хозяино-паразитных отношений. Подобный принцип экологического группирования приближает нас к запросам практики использования энтомопаразитических нематод; дает возможность представить пути развития отношений между паразитами и их хозяевами; облегчает изучение направлений адаптиогенезов, приведших к формированию современных мермитид. Кроме того, основные положения концепции сапробиотического пути происхождения паразитических нематод почвы, обоснованной Парамоновым (1962) для фитогельминтов, можно применить для построения гипотезы возникновения паразитизма мермитид.

Тип и особенности онтогенетического развития, выраженная связь с открытой внешней средой указывают на прямое происхождение мермитид от свободноживущих нематод почвы. Становлению паразитизма у мермитид предшествовало предварительное освоение ими трупов беспозвоночных животных. Являясь, как и фитонематоды, вторичными пришельцами в сапробиотическую среду, предки мермитид первоначально всецело находились в трофической зависимости от гнилостных бактерий, используя их химическую активность по гидролизации углеводов, расщеплению белков, клетчатки и других органических веществ. Именно уже на данном этапе эволюции возникло и закрепилось впоследствии внекишечное, кожное пищеварение мермитид. Прием же пищи в сапробиотической среде был единственно возможным только через ротовое отверстие и пищевод, исключать их роль при питании мермитид в полости тела хозяев преждевременно.

Способность к активному проникновению в живого хозяина возникла на основе антагонистических отношений с другими микроорганизмами - потребителями трупов беспозвоночных и, в первую очередь, с бактериями. Известно, что процесс бактериального гниения животных тканей чрезвычайно быстротечен. Следовательно, для того, чтобы закончить накопительное питание, предки мермитид вынуждены были активно проникать в больного хозяина, прежде чем туда попадали бактерии. Возник отбор на активный поиск и проникновение нематод в больного хозяина. С возможностью активного проникновения нематод в хозяев, трофическая связь с бактериями постепенно терялась и усиливалась их собственная биохимическая активность. Дальнейший отбор на независимость от

бактериальной флоры привел мермитид к самостоятельной биохимической активности, к способности активно проникать в полость тела, а следовательно, и к полостному паразитизму в беспозвоночных животных.

Паразитирование мермитид первоначально возникло на поверхности почвы и в ее верхнем горизонте, где наиболее обильным бывает скопление трупов и ослабленных, отмирающих беспозвоночных. Таким образом, виды паразитирующие в наземных беспозвоночных, должны относиться к группе наиболее древних мермитид. В дальнейшем через литораль, временные водотоки и водоемы паразитизм мермитид распространился и на беспозвоночных, населяющих водные местообитания. Увеличение плодовитости в процессе паразитической жизни обеспечило и возможность пассивного заражения хозяев некоторыми видами мермитид. Следовательно, у мермитид пассивное заражение хозяев вторично и не случайно, в связи с этим, оно наиболее часто встречается именно в водной среде.

Таким образом, именно бактерии «открыли», скорее всего, для мермитид путь к паразитизму в беспозвоночных животных. В конкуренции с бактериями и другими потребителями трупов беспозвоночных и возник паразитизм мермитид. Паразитическая жизнь лишь одной личиночной стадии (личинка-3), относительная кратковременность этой стадии, обитание в открытой внешней среде на абсолютно большей части жизненного цикла - подтверждает сапробиотический путь становления паразитизма мермитид.

Считающийся наиболее распространенным (Догель, 1947) путь становления паразитизма через случайное заглатывание хозяевами яиц свободноживущих нематод, кажется нам неприемлемым для мермитид. В подобном случае отбор был бы сразу направлен на дальнейшее увеличение плодовитости нематод и, как следствие этого, - на уменьшение размеров тела на всех стадиях развития. Возникновение активного способа заражения, как вторичного, объяснить в данном случае было бы чрезвычайно трудно. В соответствии с изложенной схемой становления паразитизма, можно выделить основные экологические группы мермитид:

1. Пассивные паразиты наземных беспозвоночных (заражают хозяев пассивным способом).
2. Активные паразиты наземных беспозвоночных (заражают хозяев активным способом).
3. Паразиты почвенных беспозвоночных.

4. Паразиты беспозвоночных из временных водоемов и водотоков.
5. Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов и водотоков.

### **Активные паразиты наземных беспозвоночных**

Наиболее древняя группа мермитид, включающая представителей семейства Paramermithidae, способных активно инвазировать хозяев на поверхности почвы и на кормовых растениях: *Agameremis decaudata?* Cobb, Steiner et Christie, 1923; *Amphimermis bogongae* Welch, 1963; *Amphimermis elegans* Hagmeier, 1912; *Hexameremis albicans* Siebold, 1848; *Hexameremis cavicola* Welch, 1963; *Hexameremis ferghanensis* Kirjanowa, Karawaewa et Romanenko, 1959; *Hexameremis stepposis* Artjukhovskiy et Khartschenko, 1965 и др. Среди хозяев чаще других встречаются: непарный шелкопряд, зимняя пяденица, бересклетовая паутиновая и другие моли, краснохвост, боярышница, лунка серебристая, различные виды совок, колорадский жук и многие другие виды насекомых, моллюсков и т. д.

Данные виды мермитид отличают прежде всего крупные размеры тела на всех стадиях морфофизиологического развития. Характерный представитель группы *Hexameremis albicans* имеет самок, длина тела которых достигает 420 - 480 мм; размеры яиц (0,212 x 0,240 мм) и инвазионных личинок-2 (3-4 мм) у него также наибольшие. Половой диморфизм здесь, по сравнению с мермитидами из других экологических групп, достиг своего максимального выражения и, помимо общих размеров тела и амфидов, проявляется в размерах и форме переднего (головного) конца тела. Амфиды, как и у свободных фазмидиевых, расположены на шейной перетяжке (ниже круга головных бугров).

Жизненные циклы большинства видов завершаются в течение одного года. Исключение представляет *Agameremis decaudata?*, для которого Кристи (Christie, 1936) отмечает 2-летнюю генерацию. Партеногенез для данной группы не установлен.

Самки откладывают яйца в почву, в пределах почвенной колыбельки, где могут находиться и различного возраста самцы, составляющие брачный клубок. Нормальная яйцекладка начинается при температуре около 10°, однако может продолжаться и при пониженной до 5°. Период яйцекладки чрезвычайно растянут и длится с мая по август, достигая наивысшей интенсивности при температуре почвы 15 - 20°. Имеются значительные по

времени перерывы в откладывании яиц, во время которых происходит дополнительное спаривание. Плодовитость сравнительно незначительная. Число яиц у *Hexameris albicans* и *Amphimermis elegans* достигает 2000 - 4000. Число синхронных яиц невелико (до 40 шт.).

Нижний порог эмбрионального развития равен 1°, но для дальнейшего развития после стадии 8-клеточного эмбриона требуется температура не ниже 8 - 10°. Всем видам, составляющим данную экологическую группу, свойственен промежуточный тип начального дробления яйца, отмеченный также у многих представителей отряда Rhabditidae. Для развития эмбриона и первой личиночной стадии (до выхода из яйца личинки-2) необходима относительно высокая сумма эффективных температур (*Hexameris albicans* - 2000°, *Amphimermis elegans* - 1760°, *Hexameris stepposis* - 1240°).

Одной из основных особенностей рассматриваемой группы является выход инвазионных личинок-2 за пределы почвы на дневную поверхность для инвазирования хозяев. Заражение хозяев активным способом происходит непосредственно на поверхности почвы, а также на травянистой, кустарниковой и древесной растительности. Температурный порог выхода личинок-2 из яиц колеблется в пределах 10 - 12°. Существование температурного порога отрождения личинок-2 играет важную роль в синхронизации жизненных циклов паразитов и их хозяев. Период массового выхода личинок-2 совпадает по срокам с отрождением из яиц и основной массы личинок насекомых-хозяев.

Именно этим и следует объяснять отмеченную Артюховским (1955) закономерность преимущественного заражения мермитидами из данной экологической группы весенних видов бабочек (90 %). Продолжительность жизни личинок-2 и их инвазионной способности у паразитов, активно заражающих наземных беспозвоночных, также наибольшая (30 - 45 суток).

Паразитическая стадия очень непродолжительна по времени (около 30 суток) и заканчивается, как правило, в личинках насекомых-хозяев. Велчем (Welch, 1963) отмечен паразитизм мермитид этой группы в имаго хозяев (*Agrostis infusa* Bois), однако и в этом случае паразиты развивались не более срока, указанного выше.

Массовое появление постпаразитических личинок-4 в природе наблюдается в июле – августе. Обычно паразиты покидают хозяев во время дождя или утренних рос, так как очень чувствительны к дефициту влажности. Личинки-4 отличаются высокой локомоторной активностью.

Попадая на почву, они начинают углубляться в ее слои, пока не достигают оптимальных для себя условий температуры и влажности.

Соотношение полов чрезвычайно изменчиво. В пределах отдельных субпопуляций могут встречаться исключительно самцы или же только самки паразитов. При образовании брачных клубков большую подвижность проявляют самцы. В брачном клубке вокруг одной самки встречается до 11 самцов. Присутствие в одном клубке нескольких самок - редкое явление. В общем для данных видов многочисленные брачные клубки не характерны.

Продолжительность жизни половозрелых особей паразитов из данной экологической группы по сравнению с другими парамермитидами считается наибольшей.

### **Пассивные паразиты наземных беспозвоночных**

Пассивные паразиты наземных беспозвоночных представлены исключительно видами из семейства Mermithidae (род *Mermis*). Основной особенностью, отличающей их от других экологических групп мермитид, является выход половозрелых самок на дневную поверхность для откладки яиц на кормовых растениях хозяев. Половозрелые самки во время дождя или в период утренних рос поднимаются на травянистые растения, обвивают их своим довольно длинным телом (150 мм и более) и головным концом производят вращательные и колебательные движения, направляя его к источнику света. Яйцекладка является рефлекторным ответом на освещение преимущественно передней части тела источником лучистой энергии, содержащим красные или инфракрасные лучи. То, что здесь имеет значение световое раздражение, а не нагревание тела, доказывается тем, что самка окруженная льдом, с еле заметными от окоченения движениями, реагирует так же (Cobb, 1929). Фоточувствительность подтверждается наличием под кутикулой у шейной перетяжки многочисленных пигментных клеток, которые у живых червей могут быть ярко окрашенными.

Яйца у видов рода *Mermis* имеют особую многослойную оболочку (скорлупку) с разветвленными отростками, тогда как оболочка яиц у всех других мермитид гладкая. Внутри матки эти отростки плотно прижаты к оболочке яйца, хотя все же и хорошо заметны. Когда яйца попадают в открытую внешнюю среду, они (отростки или биссусы) быстро распрямляются и плотно прикрепляются к субстрату. Самки откладывают

яйца «инвазионные», т. е. содержащие уже развитых личинок-2, которые в случае освобождения их от оболочки способны к заражению хозяев. Таким образом, представители этой экологической группы мермитид имеют закрытый тип начального развития, при котором личинка не покидает яйцо до того, как оно будет проглочено хозяином. Плодовитость самок Mermithidae относительно высокая (свыше 50000), синхронные яйца по числу соответствуют суммарным. Кобб (Cobb, 1926) отмечает партеногенез у мермитид из этой экологической группы, что подтверждается и редкостью самцов у ряда видов.

Заражение паразитами совершается в стадии яйца, которые беспозвоночные заглатывают вместе с пищей. В кишечнике хозяина скорлупка яйца паразита раскрывается и освободившаяся личинка, прокалывая ротовым копьём стенку кишечника, попадает в полость тела.

Продолжительность паразитической стадии у различных видов неодинакова: у *Mermis nigrescens* она может длиться до 3 месяцев, тогда как у *Mermis* sp. I выход паразитов из хозяев происходил на 35 - 40 день с момента заражения. По исследованиям Султанова и Лысиковой (1974), паразитическая фаза *Mermis kirgisica* продолжалась 22 - 25 дней. После выхода из хозяина постпаразитическая личинка-4 углубляется в почву, где вскоре (через 30 -50 дней) линяет и превращается в половозрелую особь. Эмбриональное развитие происходит в матке. Самки *Mermis nigrescens* приступают к откладке «инвазионных» яиц иногда через 3-4 года. У других видов *Mermis* sp. I, *Mermis* sp. II, *Mermis kirgisica* возможен одногодичный жизненный цикл.

Следует особо остановиться на одном из моментов биологии *Mermis kirgisica*, приведенном в работе Султанова и Лысиковой (1974). Названные авторы наблюдали массовое отрождение «...инвазионных личинок в чашках Петри с водой» на 22 - 26 сутки со дня откладки яиц с развитыми эмбрионами. Данный факт сообщается авторами как рядовое явление и не сопровождается какими-либо комментариями по этому поводу. Отрождение личинок из яиц (у представителей рода *Mermis*) вне кишечника хозяина не типичное. Из яиц, приспособленных к длительному пребыванию в открытой внешней среде, личинки представителей рода *Mermis* вне тела хозяина не отрождаются. Наблюдаемый авторами случай был спровоцирован, возможно, длительным содержанием яиц в застоявшейся воде в условиях высокой температуры (26 - 28°).

## Паразиты почвенных беспозвоночных

Типичные представители группы: *Terrormermis brevis* Hagmeier, 1912; *Psammomermis alechini* Art. et Khar., 1965; *Psammomermis korsakowi* Polog., 1941; *Pologenzevimermis kulagini* Pol., 1941 и многие другие. Хозяева: личинки жуков (долгоносики, проволочники, хрущи и др.), двукрылых, обитающих в почве, а также многоножки и другие беспозвоночные.

Генерация у мермитид, паразитирующих в почвенных беспозвоночных, однолетняя. Характерной чертой жизненного цикла является то, что все стадии развития протекают в почве. Размножение происходит только с оплодотворением.

Представители данной экологической группы имеют мелкие и средние размеры тела. Половой диморфизм отчетливо выражен. Локомоторная активность червей заметно ниже, чем у представителей предыдущих групп. Обращают на себя внимание хорошо развитые органы химического, чувства - амфиды. Для некоторых видов данной группы характерно некоторое гетеротопическое смещение химических органов вперед, усиливающее их функцию. Расположение амфидов в кругу и выше круга головных бугров, как у свободных фазмидиевых, свойственно эволюционно молодым видам и является адаптацией к условиям почвенной среды.

Яйцекладка еще более растянута, чем у видов из первой экологической группы. В связи с этим, с мая по октябрь можно находить мермитид во всех без исключения стадиях развития. На протяжении других 6 месяцев (ноябрь - апрель) личинки-2 и личинки-3 в почве и в хозяевах не встречаются. Яйцекладка начинается в мае при температуре почвы 5 - 10° и заканчивается в конце октября. Особенно интенсивно она идет при температуре около 20°. В осенней яйцекладке участвует свыше 90 % половозрелых самок. Каждая самка откладывает до 2000 яиц; число синхронных яиц колеблется в пределах 1 - 30 шт.

Термальный порог эмбрионального развития у *Terrormermis brevis* равен 1°, а у *Psammomermis alechini* - 4°. Сумма положительных температур, необходимых для развития эмбриона до выхода инвазионных личинок-2 у *Nexamermis brevis* равна 1200 - 1400°, а у *Psammomermis alechini* - 600 - 640°, т.е. заметно ниже, чем у видов из первой экологической группы.

Отрождение личинок-2 происходит при температуре почвы не ниже 10°. Массовый выход их наблюдается дважды в году: ранней весной и в

конце лета, Личинки-2 достаточно подвижны, но на поверхность почвы не выходят. Они уступают в размерах тела личинкам-2 мермитид предыдущей группы, их длина колеблется в пределах 1 мм.

Заражение хозяев происходит активно; однако контакт личинок-2 с хозяевами носит случайный характер. Для *Psammomermis korsakowi* Положенцев (1941) предполагает пассивное заражение хозяев. По его мнению, личинки майского хруща первых трех возрастов, поедая корешки растений, заглатывают яйца *Psammomermis korsakowi*; вышедшие из яиц инвазионные личинки через стенки кишечника активно проникают в полость тела хозяина. Однако такой путь инвазии в данном случае мало вероятен. Как отмечает сам автор «... максимумы числа личинок жука и их паразитов псаммомермисов несколько не совпадают; у личинок максимум приходится на горизонты 0 - 30 см, у псаммомермисов - на горизонт 50 - 80 см. Если учесть, что яйцекладущие самки очень малоподвижны и откладывают яйца непосредственно в брачном клубке, то непонятен путь, каким они попадают в горизонт питания майского хруща. Кроме того, установлено, что все псаммомермисы откладывают яйца, не приступившие к дроблению; яйцекладка у них, как и у других представителей группы, очень растянута. Следовательно, в кишечник хозяина должна попадать масса недоразвитых, т. е. «не инвазионных» яиц. Закономерное заражение хозяев в подобном случае становится невозможным.

Инвазия почвенных хозяев очень сильно зависит от степени увлажненности почвы. Экспериментально установлено, что с увеличением относительной влажности почвы срок наступления инвазии сокращается, а интенсивность и экстенсивность заражения значительно возрастают.

Паразитическая стадия непродолжительная (15 - 20 суток). Массовое появление постпаразитических личинок этих нематод наблюдается в июле – сентябре. Личинки-4 мермитид из почвенных насекомых крайне малоподвижны. Нередко они сворачиваются в клубок рядом с останками своих хозяев. Миграцию в более глубокие горизонты могут вызвать лишь сильное пересыхание и нагревание поверхностных слоев почвы. Концентрируются черви в более глубоких горизонтах почвы. В мощных черноземах глубина их залегания равна 80 - 120 см, а в песчаных почвах достигает 200 см. Массовое спаривание наблюдается в июле – октябре. Соотношение полов также динамично, однако по сравнению с



представителями первой экологической группы отличается большей выравненностью и стабильностью.

### **Паразиты беспозвоночных из временных водоемов и водотоков**

Типичные представители группы: *Eurymermis krasnitskyi* Art. et Khar., 1971; *Eurymermis tuberculata* Art. et Khar., 1971; *Terrormermis artjukhovskii* Khar., 1966; *Oesophagomermis brevivaginata* Art. et Khar., 1971 и многие другие. Хозяева: личинки слепней, многих других двукрылых, полужесткокрылых и т. д.

Генерация одногодичная. Черви мелких, редко средних размеров. Половой диморфизм выражен слабее, чем у представителей предшествующих групп. Размеры амфидов также средних размеров; расположены непосредственно под кругом головных бугров.

Самки откладывают яйца в илистом дне пересыхающих водоемов и водотоков. Процесс яйцекладки интенсивный и не продолжительный по времени (июнь - июль). В указанный период участвуют в яйцекладке все 100% самок. Плодовитость самок не высокая (до 2000 яиц); число синхронных яиц такое же, как у паразитов почвенных беспозвоночных.

Для данной группы характерен очень короткий период эмбриогенеза. Температурный порог эмбрионального развития выше 5°. Эмбриональное развитие успешно начинается при температуре 10 - 12°, эта же температура является и порогом отрождения инвазионных личинок из яиц. При температуре 25° (предельно высокая температура, при которой происходит нормальное развитие эмбриона) развитие идет так быстро, что уже на 7 - 10 сутки личинка, свернутая в три оборота, начинает шевелиться в яйце. Сумма тепла, необходимого для развития эмбриона до выхода инвазионной личинки колеблется в пределах 110 - 220°. Для всех исследованных видов характерен промежуточный тип начальных стадий развития эмбриона.

Очень короткий период эмбрионального развития способствует выходу инвазионных личинок-2 в том же году из всех отложенных яиц. В сентябре - октябре инвазионные личинки в естественных условиях уже не обнаруживались. Высокая активность личинок-2, их величина и хорошо развитое «ротовое копьё» позволяют предположить, что они активно проникают в хозяев. Инвазия, по-видимому, происходит с июля по сентябрь,

и паразитические личинки зимуют в хозяине, т. к. постпаразитические личинки-4 всегда встречались только весной (май - начало июня).

Личинки-4 залегают в илистом дне водоемов не глубже 5 см и превращаются в половозрелую особь вскоре после выхода из хозяина. Процесс сбрасывания личиночных кутикул длится около 2 суток.

Массовое спаривание наблюдается в мае – июне. Обычно встречаются брачные пары (клубки очень редкие), самцы после спаривания, утратив способность к активному передвижению, остаются в поверхностных слоях ила, что ускоряет их гибель при пересыхании водоемов в жаркие летние месяцы. Оплодотворенные самки погружаются в илистое дно водоемов до глубины 20 - 40 см и уже здесь приступают к откладке яиц.

### **Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов и водотоков**

Типичные представители: *Gastromermis viridis* Welch, 1963; *Isomermis wiskonsiensis* Welch, 1963; *Octomyomermis itascensis* Johnson, 1963 и многие другие. Хозяева: мошки, комары, ручейники, моллюски и другие беспозвоночные постоянных водотоков и водоемов.

Генерация обычно однолетняя. Черви мелких, редко средних размеров. Половой диморфизм у видов, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водотоков и водоемов выражен наиболее слабо; даже в размерах тела самцов и самок различия часто бывают недостоверными. Данная группа мермитид имеет также более низкое расположение амфидов (у шейной перетяжки, реже под кругом головных бугров).

Яйца откладываются на поверхности дна водоемов. Процесс яйцекладки чрезвычайно бурный (в одну минуту «вытекает» 5-10 и более яиц), прерывистый. Общая продолжительность яйцекладки не превышает обычно одного месяца. Плодовитость самок огромная - до 800 000 - 900 000 штук. Число синхронных яиц насчитывает также сотни и тысячи штук. Для абсолютного большинства видов отмечено размножение с оплодотворением, однако встречаются виды и с партеногенетическим размножением (*Paramermis ascaroides* Art. et Khar., 1971). В ходе исследований обнаружено заражение названным видом пчел во время их водопоя. Хозяева его из водных обитателей не установлены. Поэтому *Paramermis ascaroides* числится условно среди видов данной экологической группы мермитид. Тип начальных стадий эмбрионального развития изучен лишь у одного вида

*Octomyomermis itascensis*. Установлен своеобразный тип дробления, который не относится ни к одному из четырех основных типов дробления нематод. Он несколько напоминает начальный ход дробления яйца у *Prionchulus*, описанный Дроздовским (1969). Таким образом, мы не имеем данных в настоящее время для характеристики эмбрионального развития этой экологической группы мермитид.

Отрождение инвазионных личинок-2 из яиц происходит при температуре не ниже 5 - 8°. Личинки-2 обычно малоподвижные. Заражение хозяев возможно как активное, так и пассивное, однако явно преобладает последнее.

Продолжительность паразитической фазы, по сравнению с видами из других экологических групп, наибольшая, паразитическая фаза *Strelkowimermis singularis* Str., 1964 длится с августа - сентября до июня - июля следующего года (Стрелков, 1964). Проникнув в полость тела хозяина (с пищей через кишечник), личинки-2 внедряются в брюшную нервную цепочку, по которой мигрируют до надглоточных ганглиев, где и остаются до весны. В начале мая, когда хозяин переходит к активному питанию, паразит выходит из надглоточных ганглиев в полость тела, где до июня продолжается дальнейшее развитие. К концу июня черви достигают максимальных размеров. Личинки хозяина в это время окукливаются, затем вылетают имаго. Из зараженных комаров, при их попытках отложить яйца, паразит снова попадает в воду.

Постпаразитические личинки-4 также малоподвижны. Они залегают в дне водоемов не глубже 10-15 см, где и превращаются в половозрелых особей. Динамика соотношения полов не столь значительная, как у представителей рассмотренных выше групп, массовое спаривание наблюдается в летние месяцы почти непосредственно после четвертой линьки, период спаривания короткий, не более одного месяца.

### **Биологические типы мермитид**

Категории «биологический тип» придается смысл, сформулированный и обоснованный Мазохиным-Поршняковым (1954). В основу классификации биологических типов мермитид положен способ заражения хозяев как одна из основных жизненных функций паразитических организмов. Наименование биологических типов произведено по систематической принадлежности

представителей и жизненной форме личинки-2, осуществляющей функцию заражения.

### **Мермитидный пассивный, закрытый тип**

Свойственен всем представителям семейства Mermithidae, пассивно заражающим наземных беспозвоночных. Самки выходят для яйцекладки на дневную поверхность. Хозяева заражаются «инвазионными яйцами» (покоящаяся стадия личинки-2), заглатывая их во время питания с кормом. Жизненная форма яиц - «прикрепляющаяся». Совокупность биологических признаков соответствует приведенной выше для экологической группы «пассивных паразитов наземных беспозвоночных».

### **Парамермитидный активный, наступательный, открытый тип**

Свойственен всем представителям из экологической группы «активных паразитов наземных беспозвоночных» и части «паразитов беспозвоночных из постоянных водотоков и водоемов». Личинки-2 относятся к высоко- или среднеподвижным формам. Последние обладают наступательной миграцией, т. е. выходят на дневную поверхность, или в водной среде активно разыскивают хозяев и заражают их перкутанно. Для сухоходольных обитателей характерна жизненная форма «сконцентрированных», а для водных - «агрегированных яиц». Видам характерны относительно крупные размеры тела на всех стадиях развития, невысокая плодовитость и число синхронных яиц до 40 - 50 шт. Подробная биологическая характеристика видов, обладающих данным биологическим типом, описана в пределах соответствующих экологических групп мермитид.

### **Парамермитидный активный, миграционный, открытый тип**

Характерен для представителей экологической группы «паразитов почвенных беспозвоночных», а также для «паразитов беспозвоночных из временных водотоков и водоемов». Личинки-2 относятся к среднеподвижным жизненным формам, обладающим защитными миграциями, т.е. они передвигаются в пределах горизонтов почвы или же «бывшего» дна водоемов под воздействием изменяющихся условий температуры и влажности. Встретившихся хозяев в процессе защитных

миграций личинки-2 инвазируют перкутанно. Яйца откладывают в колыбельках почвы или дна водоемов («сконцентрированная» жизненная форма). Виды парамермитид, обладающих данным биологическим типом, имеют преимущественно средние, реже мелкие размеры тела на всех стадиях развития. Плодовитость их также невысокая, число синхронных яиц не превышает одной сотни.

### **Парамермитидный пассивный, открытый тип**

Данный биологический тип свойственен исключительно водным обитателям, объединенным в экологической группе «паразитов беспозвоночных из постоянных водоемов и водотоков». Личинки-2 относятся к малоподвижным (парящим) и неподвижным жизненным формам. Заражение хозяев происходит через рот в процессе питания. Личинки-2 заглатываются с илом или детритом субстрата дна водоемов. Могут ими заражаться также немногие сухоходольные насекомые (пчёлы) во время водопоя. Жизненные формы яиц - «рассеянная», реже «агрегированная». Размеры тела на всех стадиях развития данных парамермитид мелкие и средние. Плодовитость очень высокая. Число синхронных яиц исчисляется сотнями и тысячами. Возможно развитие как с оплодотворением, так и партеногенетическое.

#### **2.4. Отношение мермитид к абиотическим факторам открытой внешней среды**

Основными факторами, определяющими жизнеспособность мермитид в открытой внешней среде являются: влажность, температура и рН среды. В настоящем разделе рассматриваются воздействия указанных факторов на развитие паразитов, а также реакции последних на изменяющиеся условия среды.

#### **Влияние влажности**

В сухих местообитаниях мермитид заметно меньше. Отсюда распространено мнение о характерном для них влаголюбии. Каких-либо экспериментов или более конкретных, обоснованных сведений по данному вопросу в специальной научной литературе практически нет.

Отношение мермитид к влажности среды изучалось на массовых видах, паразитирующих в сухоподольных беспозвоночных. Для паразитов беспозвоночных из постоянных и даже временных водотоков и водоемов вопрос сам по себе в принципе ясен. В процессе исследований проведена серия лабораторных и полевых наблюдений и экспериментов. Для определения сравнительной устойчивости мермитид к высыханию, проводилось высушивание их на открытом воздухе (температура воздуха 15 - 16°, относительная влажность 60 – 70 %). Черви помещались на промокательную бумагу, а затем, после удаления воды с поверхности их тела, переносились на предметное стекло и выдерживались на воздухе в течение различных отрезков времени. Характер воздействия той или иной экспозиции окончательно устанавливался после суточного вымачивания мермитид в воде с последующим определением их состояния (табл. 2.19.).

Таблица 2.19

Продолжительность жизни мермитид на различных стадиях развития при высушивании на воздухе

№ пп	Виды мермитид	Продолжительность жизни, мин.			
		яйца	личинки- 2	личинки- 4	полово- зрелые
1	2	3	4	4	6
Активные паразиты наземных беспозвоночных					
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	60 - 65	20 – 22	10 - 12	9 – 10
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	62 - 80	20 - 25	20 - 90	10 – 90
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	55 - 60	9 - 11	9 - 10	9 - 10
Пассивные паразиты наземных беспозвоночных					
4.	<i>Mermis</i> sp. II.	более 50 суток	-	-	180 - 250
Паразиты почвенных беспозвоночных					
5.	<i>Terrormermis brevis</i>	60 - 65	10 - 11	10 - 11	9 – 10

1	2	3	4	5	6
6.	<i>Psammomermis alechini</i>	50 - 55	8 - 9	9 - 10	9 - 10
Паразиты беспозвоночных из временных водоемов					
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	30 - 40	6 - 8	8 - 10	8 - 10
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	20 - 25	5 - 6	8 - 10	8 - 10
9.	<i>Terrommermis artjukhovskii</i>	20 - 25	5 - 7	8 - 9	8 - 9
10.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	15 - 18	5 - 6	8 - 10	8 - 10
Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов					
11.	<i>Gastromermis viridis</i>	2 - 3	1 - 2	4 - 8	4 - 8
12.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	3 - 5	2 - 3	5 - 9	5 - 9
13.	<i>Paramermis ascaroides</i>	4 - 5	2 - 3	8 - 9	8 - 9

Анализ результатов эксперимента показывает, что устойчивость к высыханию у мермитид из различных экологических групп в общем невелика. Исключение составляют пассивные паразиты наземных беспозвоночных (виды рода *Mermis*), которые на стадии яйца и половозрелых особей могут оставаться живыми на воздухе в течение многих суток. Устойчивость к высыханию снижается с увеличением количества влаги (воды) в открытой внешней среде обитания, свойственной для той или иной экологической группы мермитид. Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов практически высушивания на воздухе не переносят.

У всех исследованных видов, за исключением паразитов беспозвоночных из постоянных водоемов, наиболее устойчивы к высыханию яйца. Последнее не случайно, ибо у неподвижных яиц под воздействием постоянно изменяющихся условий увлажнения почвы в процессе эволюции происходил отбор в сторону наиболее устойчивых к высыханию форм, тогда как у обитателей водоемов в условиях постоянного избыточного увлажнения приспособительные реакции совершенно противоположные.

Инвазионные личинки-2 у видов из различных экологических групп при высушивании остаются живыми от 1 до 25 минут. Наибольшей устойчивостью к высыханию обладают активные паразиты наземных беспозвоночных, чьи личинки-2 выходят на дневную поверхность для инвазии хозяев. В естественных условиях такие личинки-2 на дневной поверхности (мох, напочвенный живой и мертвый покров) остаются жизнеспособными значительно большее время.

Продолжительность жизни при высушивании у личинок-4 и половозрелых особей находится в прямой зависимости от их размеров тела; в среднем она очень непродолжительна и колеблется в пределах 4 - 90 минут (исключая виды рода *Mermis*). При высушивании половозрелых особей к концу первых двух минут вес червей уменьшается вдвое. Заметная морщинистость кутикулы при этом появляется сначала у хвоста и головы, а затем распространяется по всему телу. По-видимому, кутикула в области переднего и заднего концов тела червя наиболее влагопроницаема.

Экспериментами и наблюдениями в естественной обстановке установлено, что при пересыхании почвы дольше других сохраняются экземпляры, собравшиеся в клубки из нескольких особей. Образуются такие клубки активно в брачный период. В условиях сухой почвы мермитиды теряют способность передвигаться и сразу же сворачиваются в плотный одиночный клубочек. В пересушенной пылевидной почве (относительная влажность не более 1,5 - 2,0 %) личинки-2 гибнут почти мгновенно; половозрелые черви и личинки-4 остаются живыми не более суток, и только отложенные яйца могут оставаться жизнеспособными 2 - 3 месяца, однако ход эмбрионального развития резко замедляется. Гибель в данных условиях наступает независимо от пола, возраста и размеров тела. Среди половозрелых червей быстрее других отмирают особи, полностью израсходовавшие запасы трофозомы.

Реакцией на переувлажненность почвы является выползание червей на стенки и крышку садков. Подобное поведение свойственно для мермитид из всех экологических групп, содержащихся в садках в условиях лаборатории, что связано, скорее всего, с аэробным дыханием этих паразитов. Потребление мермитидами кислорода колеблется в пределах 0,100 - 1,050 мм<sup>3</sup>/мг.час. Наиболее чувствительны к переувлажнению активные паразиты наземных беспозвоночных (*Nexameris albicans*, *Amphimermis elegans* и др.). Покидают переувлажненную почву черви независимо от их возраста, более того, старые самцы и самки оказываются всегда первыми на стенках и крышках садков. При высыхании пленки воды на поверхности почвы мермитиды сразу же углубляются, но при закрытой крышке сосуда выползают вновь на поверхность.

В переувлажненной почве локомоторная активность мермитид также резко снижается, но если в пересушенной почве черви сворачивались в очень плотные клубки, то при избыточной влаге они вытягиваются во всю свою



длину, стремясь к максимальному испарению. При подсыхании поверхностной пленки воды, вглубь почвы уходят только молодые половозрелые особи. Старые экземпляры остаются на стенках и крышках садков, где и засыхают.

В переувлажненной почве брачные клубки не составляются. Однако откладывание яиц, эмбриональное развитие и заражение хозяев протекают нормально. При очень длительном содержании самок в воде возможно снижение активности яйцекладки; задерживающиеся в половых путях оплодотворенные яйца приступают к дроблению. В пойме очень часто приходится встречать таких самок с яйцами, приступившими к дроблению в половых путях (обычно в матке), осенью такие экземпляры нередко составляют до 5 – 10 %. Гибель мермитид в переувлажненной почве и в воде при температуре 18 - 20° наступает через 1,5 - 2 месяца, как правило, от грибных болезней.

Половозрелые мермитиды всегда движутся в почве в сторону большей влажности, при этом наблюдаются как вертикальные, так и горизонтальные миграции. В горизонтальной трубке с почвой самец *Terronermis brevis* преодолевает расстояние в сторону оптимальной влажности до 10 см в сутки. Наибольшая скорость движения - 2 см в час (при вертикальном положении трубки). Максимальный радиус индивидуальной активности - 1,0 - 1,5 м.

### **Влияние температуры**

В условиях обитания в почвенных горизонтах, и в меньшей мере в воде, мермитиды постоянно подвергаются воздействию изменяющихся температур. Влияние температур на скорость индивидуального развития было показано в предшествующей главе. В настоящем разделе будут рассмотрены летальные температурные пороги мермитид на различных стадиях развития.

Влияние низких температур на мермитид исследовалось как в лабораториях, так и в полевых условиях. Мермитиды из различных экологических групп помещались на часовых стеклах с водой в холодильную камеру с температурой -2 - -3°. Все варианты имели по 20 повторностей. Действие низких температур контролировалось на протяжении первого часа экспозиции через каждые 15 минут; затем на протяжении первых суток - через каждый час, а далее - один раз в сутки; изъятые для просмотра часовые

стекла из опыта исключались. Оттаивание происходило при температуре 16 - 18°. Результаты эксперимента показаны в таблице 2.20.

Таблица 2.20

Продолжительность жизни мермитид в воде при температуре -3 °С

№ пп	Виды мермитид	Продолжительность жизни, час.			
		яйца	личинки- 2	личинки- 4	полово- зрелые
Активные паразиты наземных беспозвоночных					
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	20	1	40	40
2.	<i>Hexamermis albicans</i>	24	14	140 - 150	140 - 150
3.	<i>Hexamermis stepposis</i>	25	1	50	48
Пассивные паразиты наземных беспозвоночных					
4.	<i>Mermis</i> sp. II.	38	-	-	200
Паразиты почвенных беспозвоночных					
5.	<i>Terromermis brevis</i>	18	1	1	1
6.	<i>Psammomermis alechini</i>	17	1	1	1
Паразиты беспозвоночных из временных водоемов					
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	5	1	1	1
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	0,5	0,5	0,5	0,5
9.	<i>Terromermis artjukhovskii</i>	1	0,5	1	1
10.	<i>Oesophagomermis brevivaginata</i>	1	1	1	1
Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов					
11.	<i>Gastromermis viridis</i>	0,5	0,5	0,5	0,5
12.	<i>Octomyomermis itascensis</i>	0,5	0,5	0,5	0,5
13.	<i>Paramermis ascaroides</i>	0,25	0,5	0,25	0,25

Оказалось, что мермитиды совершенно не переносят замораживания в воде. Наиболее вероятная причина гибели - механическое сдавливание, обусловленное расширением воды, превращающейся в лед. Просматриваемые под микроскопом оттаявшие нематоды имели поврежденную кутикулу, а в полости их тела ярко выделялись отдельные скопления воды в виде светлых неправильной формы вкраплений.

Сравнивая продолжительность жизни при замораживании видов из различных экологических групп, необходимо отметить некоторую устойчивость к низким температурам у паразитов наземных беспозвоночных

(*Mermis* sp. II, *Hexameris albicans*, *Hexameris stepposis*, *Amphimermis elegans*)» Виды, паразитирующие в почвенных беспозвоночных (*Terrormermis brevis*, *Psammomermis alechini*) заметно уступают первым двум экологическим группам мермитид в морозостойкости. Здесь сравнительно высокая устойчивость характерна лишь для неподвижных стадий (яйцо). Виды, паразитирующие в беспозвоночных из временных и постоянных водотоков и водоемов, гибнут при замораживании уже в течение первого часа. Паразитизм в водных беспозвоночных и обитание под водой на протяжении всего жизненного цикла ограждают этих нематод от влияния низких температур, чем и объясняется отсутствие у них морозостойкости.

Промораживание почвы в природных условиях путем регулярной уборки растительного опада и снега с пробных площадок также привело к гибели мермитид в поверхностных слоях почвы (до 20 - 30 см).

Таким образом, в местах, где промерзание почвы достигает 50 - 70 см, существует реальная угроза хотя бы частичного вымерзания мермитид. Поэтому глубину промерзания почвы следует признать одним из факторов, определяющих видовое разнообразие и численность мермитид в конкретных условиях.

О результатах опытов по воздействию на мермитид высоких положительных температур можно судить по данным таблицы 2.21.

Таблица 2.21.

Продолжительность жизни мермитид при температуре 30 °С

№ пп	Виды мермитид	Продолжительность жизни, час.			
		яйца	личинки- 2	личинки- 4	полово- зрелые
1	2	3	4	5	6
Активные паразиты наземных беспозвоночных					
1.	<i>Amphimermis elegans</i>	200	145	100 - 125	120 - 125
2.	<i>Hexameris albicans</i>	250	160	125 - 150	100 - 125
3.	<i>Hexameris stepposis</i>	100	57	50 - 60	50 - 5
Пассивные паразиты наземных беспозвоночных					
4.	<i>Mermis</i> sp. II.	286	-	-	150
Паразиты почвенных беспозвоночных					
5.	<i>Terrormermis brevis</i>	150	125	150	125
6.	<i>Psammomermis alechini</i>	100	43	52	50

1	2	3	4	5	6
Паразиты беспозвоночных из временных водоемов					
7.	<i>Amphimermis litoralis</i>	85	53	60 - 62	60 - 65
8.	<i>Eurymermis krasnitskyi</i>	63	28	50 - 55	50 - 55
9.	<i>Terrommermis artjukhovskii</i>	72	31	48 - 50	48 - 50
10.	<i>Oesophagommermis brevivaginata</i>	58	25	50 - 55	50 - 55
Паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов					
11.	<i>Gastromermis viridis</i>	30	15	27	28
12.	<i>Octomyommermis itascensis</i>	42	22	30	30
13.	<i>Paramermis ascaroides</i>	36	18	25	23

Мермитиды, паразитирующие в суходольных беспозвоночных, значительно устойчивее к высоким положительным температурам, чем паразиты беспозвоночных из временных и постоянных водотоков и водоемов. Вновь на первом месте в этом отношении находится группа мермитид из наземных беспозвоночных, а на последнем - паразиты из беспозвоночных постоянных водотоков и водоемов. Как и в предыдущих случаях, наибольшую устойчивость обнаруживают яйца мермитид, а наименьшую - личинки-2.

Температура порядка 30° на глубине залегания мермитид в почве практически никогда не наблюдается. Поэтому гибель данных паразитических нематод непосредственно от высоких положительных температур в естественных условиях не фиксируется.

### Влияние рН среды

Реакция почвенной влаги и в водоемах колеблется в довольно широких пределах. Особенно низкие величины рН (до 3,5) встречаются в кислых болотных почвах. Подзолистые и дерново-подзолистые почвы дают реакцию почвенного раствора от 4,0 до 6,0; черноземы - от 5,8 до 7,5. Почвы, содержащие карбонаты, могут иметь рН 8,0 - 9,0 и выше. Хвойные леса и сфагнум усиливают кислотность благодаря кислым свойствам их органических остатков (водная вытяжка из хвои имеет рН 4,0, а вытяжка из сфагнума - около 3,6). Лиственные леса и травянистая растительность способствуют накоплению оснований; рН пресноводных водоемов никогда не остается постоянной, а испытывает суточные и годовые колебания и

обнаруживает различия по вертикали. Диапазон колебаний в одном и том же бассейне может доходить до 2,6 единицы рН даже в течение одного дня.

Влияние рН почвы и воды на половозрелых особей мермитид изучалось в лабораторных условиях. Для этого при помощи HCL и NaOH был получен ряд растворов с величиной рН 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, куда и помещались представители мермитид из различных экологических групп. Наблюдения за поведением нематод в первые сутки велись через каждый час, а в последующее время - не чаще двух-трех раз в сутки. Результаты наблюдений показаны в таблице 2.22.

Таблица 2.22

Продолжительность жизни мермитид в растворах с различной рН

№ пп	Виды мермитид	Продолжительность жизни, час.								
		рН-2	рН-3	рН-4	рН-5	рН-6	рН-7	рН-8	рН-9	рН-12
1.	<i>Hexameris albicans</i>	20	20	20	25	оставались живыми до естественной гибели			150	30
2.	<i>Hexameris stepposis</i>	20	20	20	30	-“-			150	20
3.	<i>Terrormeris brevis</i>	20	20	20	30	-“-			150	20
4.	<i>Psammomeris alechini</i>	15	15	15	25	-“-			520	100
5.	<i>Terrormeris artjukhovskii</i>	15	15	15	25	-“-				
6.	<i>Parameris ascaroides</i>	10	10	10	15	-“-				

Опытами установлено, что кислая среда (с величиной рН до 5) оказывает губительное действие на представителей всех экологических групп мермитид. Продолжительность жизни в подобных условиях не превышала двух суток (10 - 30 часов). Причем, в первую очередь погибали паразиты беспозвоночных из временных и постоянных водотоков и водоемов. Оптимальной реакцией среды для всех мермитид является рН = 6 – 8. Виды, паразитирующие в сухоподольных беспозвоночных, тяготеют к слабокислой и нормальной реакции среды, а обитатели водоемов явно предпочитают среду со щелочной реакцией.

### Влияние света

В естественных условиях мермитиды большую часть жизненного цикла проводят в темноте. Для установления влияния освещенности на

жизнеспособность мермитид в лабораторных условиях параллельно воспитывались в полной темноте и на свету различные виды паразитов от яйца до половозрелой особи. В обоих вариантах развитие шло без каких-либо существенных отклонений. В процессе работы с парамермитидами не приходилось отмечать ни положительного, ни отрицательного фототаксиса, т. е. мермитиды проявляли полное безразличие к условиям освещения. О реакции на освещение представителей *Mermithidae* говорилось в предшествующих разделах.

### **Глава 3. Мермитиды в системе класса нематод, их филетические связи и таксономическое группирование**

#### **3.1. Положение мермитид в системе нематод и их филетические связи**

В отношении происхождения мермитид существуют различные точки зрения, что связано с рядом обстоятельств. Главным недостатком филогенетических исследований вообще, как считает Б.Б.Родендорф (1980), оказывается невнимание к функционально-экологической оценке филетических изменений: это приводит к нарушению основного положения систематики – оценки отношений таксонов по глубине различий. Сказанное в определённой мере отражает и занимаемые нередко противоположные позиции исследователей в отношении филетических связей мермитид. При этом следует также подчеркнуть, что источником установления истинных гомологических сходств является «прототип», а не сумма общих признаков (Парамонов, 1962).

Нематоды принадлежат к типу первичнополостных (Schisocoeliidae); для всех представителей этого типа характерна первичная полость тела – схизоцель.

Тело нематод вытянутое (длина во много раз больше диаметра). Ротовое отверстие терминальное, иногда вентротерминальное. Анус на брюшной стороне, позади него одновершинный хвост. Кутикула чаще тонкая, плотная, эластичная, имеющиеся в ней отверстия сообщаются с внутренними органами, но не со схизоцелем. Гиподерма клеточная или синцитиальная; по бокам её расположены типичные боковые валики, идущие продольно; им соответствуют боковые поля кутикулы; боковые поля глубоко вдаются в схизоцель, прерывая мышечные массы по бокам тела. Мышцы гладкие, продольные. Центральная нервная система субэпителиальная; представляет типичный нервный ортагон; самый крупный ствол – брюшной. Имеются танго-хемо- и фоторецепторы. Пищеварительная система трёхраздельная: передняя кишка (стомодеум) охвачена радиальными мышцами и сопровождается фарингеальными железами эктоферментативного типа. Передняя кишка, гомологичная фаринксу прочих схизоцелиид, именуется пищеводом. Передний отдел пищевода образует стому, или ротовую полость, прикрытую подвижными придатками – губами, и составляющими второй околоротовой круг неподвижными головными

буграми. На границе пищевода и средней кишки у многих форм выделяется обособленный кардий. Средняя кишка (мезодеум) имеет стенку, состоящую из одного слоя клеток. Кишечных мышц нет. Эпителий средней кишки одноядерный или много ядерный. Задняя кишка (аналог проктодеума), как и стомодеум, выстлана кутикулой и открывается наружу у самок – анусом, а у самцов – клоакальным отверстием. Дыхание осуществляется через кутикулу и кишечник. Осморегуляторная и экскреторная функции выполняются кожными железами и пищеводной тканью, но главное значение в качестве осморегуляторного и экскреторного аппарата имеет шейная железа (ренета), представленная одной или двумя клетками с одним общим клеточным экскреторным протоком, открывающимся наружу на брюшной стороне тела в области передней кишки (пищевода или стомы). Протонефридии всегда отсутствуют. Половая система нематод раздельная: у самок она состоит из двух яичников, двух маток и одной вагины, открывающейся наружу женским половым отверстием, расположенным медиально на брюшной стороне тела; у самцов она также парная (иногда непарная) состоит из семенника, семяпровода и семяизвергательного канала, впадающего в заднюю кишку, и функционирует как клоака; в клоаке лежат совокупительные органы – одна пара спикул (реже одна непарная). Каудально от них расположен регулятор их движений – рулѐк. Яйца в оболочках, овальные или круглые; дробление билатеральное, детерминированное, завершается формированием личинки. Личинки претерпевают полный или неполный метаморфоз и четыре линьки, которым соответствуют пять возрастов.

Распространены по всему земному шару, захватили всю биосферу, в том числе в качестве паразитов животных и растений; наблюдаются всюду, где вспыхивают сапробиотические процессы, с которыми тесно связана эволюция нематод. Почва и донный грунт водоёмов для фито- и энтомопаразитических нематод имеют значение «станции переживания» (Наумов, 1936).

В архитектонике нематод много элементов сходства с другими схизоцелиидами. А.А.Парамонов (1962) наиболее естественным считает сопоставление организации нематод с организацией гастротрих (*Gastrotricha*). Гастротрихи в современном состоянии насчитывают всего около 200 видов, встречаются они в бентосе морей и пресноводных водоёмов, питаются микроорганизмами, паразитирующих форм нет.



Рассматривая, например, основные направления эволюции фитонематод отрядов Rhabditida и Tylenchida, Парамонов (1958) указывает, что анализ эволюции нематод не может быть ограничен морфологическим аспектом и что изучение отдельных групп должно быть связано с формами экологических отношений, с причинным исследованием адаптоморфозов и факторов определяющих пути их филетического развития. «Всегда надо помнить, что фитонематоды произошли от свободных нематод почвы и биологически связаны с ними и почвой» (Парамонов, 1962). Сказанное относится и к энтогельминтам, в том числе и мермитидам в самом широком смысле, т.е. организацию их следует рассматривать с причинным анализом организации свободных нематод.

Известно, что изучение происхождения и филетического родства таксономических групп обычно основывается на трёх источниках: палеонтологических свидетельствах, особенностях эмбрионального развития, сравнительных морфо-анатомических данных.

Палеонтологические факты имеют большое, а иногда и решающее значение для изучения вопросов филогении. Палеонтологические находки в отношении мермитид с их «нежным» телом, не защищенным от быстрого разрушения вне хозяина, чрезвычайно скудны, но всё же таковые имеются. Обзор литературы об ископаемых нематодах выполнен Тэйлором (Taylor, 1935), который нашёл по этому вопросу три заметки и дополнительно сам описывает один новый объект. Первая ископаемая мермитида, судя по нитевидной форме, длине тела и особенностям выхода из хозяина (жук *Nesthesis immortua* Heydon) найдена в Рейнских каменноугольных отложениях эоцена (третичного периода) и описана Гейдоном (V. Heydon, 1862) под названием *Mermis antiqua*. Другую мермитиду (по тем же признакам), покидающую взрослую особь хирономиды, обнаруженную в янтарных скоплениях Прибалтики, Менге (Menge, 1866) описывает под названием *Mermis matutina*; возраст балтийского янтаря определяется миоценом – олигоценом (рис. 3.1). В янтарных отложениях Прибалтики обнаруживались и другие нематоды. Дуисбург (Duisburg, 1862) пишет об обнаружении в янтаре трёх экземпляров нематод, относящихся также к третичному периоду (олигоцену). Эти нематоды описаны автором как *Anguillula succini*. По исследованиям Тэйлора они отнесены к сем. Plectidae – для них, как и для других ископаемых нематод этого семейства, предлагается родовое обозначение *Oligoplectus*. Менге обнаружил ещё и два других вида

нематод в кусочках янтаря (*Anguillula pristina* и *A. capillaca*). Тейлор обе эти формы относит к роду *Vetus*, который в качестве сборного предлагается им для всех ископаемых свободноживущих нематод (рис. 3.1).

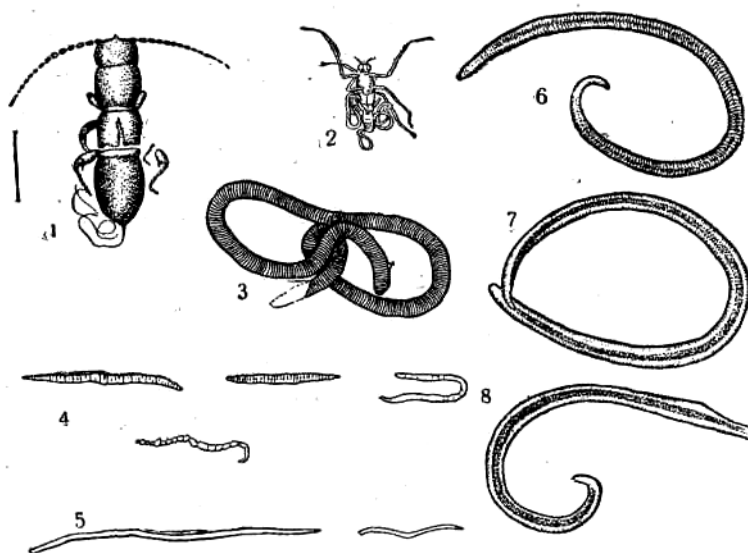


Рис. 3.1. Ископаемые формы нематод:

1. *Heydonius antiquus*. 2 - 3. *Heylonus matutinus*. 4. *Vetus pristinus*. 5. *Vetus capil-laceus*. 6. *Oligoplectus succini*. 7 - 8. *Vetus duisburgi*. по Taylor'y, 1935.

Даже приведенных случаев палеонтологических находок паразитирования насекомых мермитидами достаточно, чтобы допустить древность этих отношений. Тесная связь хозяина и паразита обуславливает очевидную взаимосвязь их филогенезов. «...Эволюция любых групп животных протекала как коэволюционный процесс – такой вывод неизбежен уже вследствие самой природы животных, как гетеротрофных организмов» (Родендорф, 1980). При наличии паразитических связей взаимоотношения соответствующих таксонов оказываются весьма тесными и продуктивными.

Учитывая общие закономерности перехода членистоногих к жизни на суше, предполагается, что первым промежуточным биотопом здесь были морские береговые выбросы, откуда предки насекомых могли мигрировать в скопления растительного детрита наземного происхождения: подстилка, гниющая древесина и т.д. (Гиляров, 1949). Относительно времени возникновения насекомых (а следовательно и их полостных паразитов – нематод) можно сказать только, что оно имело место до конца раннего карбона, когда в отложениях появились первые остатки насекомых

(Родендорф, 1980). Вообще они могли появиться в любой момент после возникновения наземной растительности, по-видимому, ранний девон (Мейен, 1970) и далее существовать в условиях, способствовавших выпадению их из палеонтологической летописи. Известно, что филогенез насекомых протекает крайне замедленно; все палеогеновые насекомые относятся к современным отрядам. Это свойство филогенеза вполне правомерно относить, исходя из общих характеристик онтогенеза, и к паразитам насекомых – мермитидам.

Связь нематод с сапробиосом неоднократно подчёркивалась (Парамонов, 1962). Таким образом, ранние насекомые (а вероятно всего и членистоногие в целом) оказались со свободноживущими нематодами и гнилостными бактериями объединены общей биотопической нишей. Прекрасным примером этих отношений могут служить представители рода *Neoaplectana* (*Rhabditida*, *Steinernematidae*). Нематоды рода *Neoaplectana*, заражая насекомых, проникают из кишечника в гемоцель, там созревают и после гибели хозяина размножаются. Таким образом эти нематоды вначале являются паразитами, а затем некрофагами. Датки и Хоу (Dutky, Hough, 1955) нашли, что неоплектана является переносчиком болезни личинок насекомых. В дальнейшем было установлено, что эта болезнь вызывается бактериальной септициемией, переносчиком которой служат нематоды. Гибель хозяев приписывается действию бактерий, которые также служат источником питания нематод, при этом бактерии являются необходимым элементом питания нематод, без которого не происходит их размножения (Poinar, Thomas, 1966). Цитируемые авторы рассматривают взаимоотношения неоплектан и ахромобактеров как мутуалистические (вид симбиотических отношений, формирующихся на основе общности биотопических ниш).

Рассмотренные выше биоценотические отношения могут служить условием для перехода от кишечного к внекишечному пищеварению у нематод.

Обнаружение мермитид и плектид в ранних палеонтологических находках может служить поводом для дальнейшего рассмотрения их филетических связей, формирующихся на основе общности экологического типа (совокупность представителей разных систематических групп, обладающих общими или сходными приспособлениями к условиям жизни).

Филиппьев (1934), ссылаясь на Штейнера (Steiner, 1917), писал: «Мермитиды по личинкам, амфидам и строению половиков самца могут

быть сравнены с *Dorylaimidae*, от которых, вероятно, и происходят». Упоминание о филогенетических связях мермитоидей с дорелеймидами имеются и в других работах, но, как правило, со ссылками на вышеназванных авторов.

Уорд (Ward, 1917) предложил разделить всех паразитических нематод на две группы: *Myosyringata* и *Trichosyringinae*. К последним были отнесены *Trichuridae* и *Trichinellidae*, имевшие вместо мускулистого пищевода бациллярные ленты (гомологичные стихосоме). На основании этого И.А.Рубцов (1977) заключает, что «...*Mermithoidae* в самом существенном ближе к некоторым семействам *Trichosyringida* (паразиты позвоночных)». ...«Вопрос о происхождении мермитид – это вопрос о предковых формах трихосирингид, которые, вероятно, были близки к предкам эноплид и дорилаймид».

А.К.Гафуров (1997) на основе сравнительно-анатомического анализа нематод полагает, «что предками мермитид были примитивные эноплиды; это неспециализированные пресноводные нематоды, имеющие в ротовой полости три онха – производные кутикулярной выстилки фаринкса, простой цилиндрический фаринкс с окружающей мышечной тканью, три пищеводные железы, среднюю кишку и ректум. Формирование современных мермитид, также и дорилаймид, шло по пути их трофической специализации и связанных с нею морфологических преобразований».

В связи с накопившимися за последнее время данными в специальной научной литературе, будет целесообразно обратиться вновь к рассмотрению настоящего вопроса с целью уточнения, а порой и пересмотра ряда положений и выводов.

Совершенно естественно, что в первую очередь мы обращаемся к данным сравнительной эмбриологии, т. к. именно эта наука, как справедливо отмечает Иванова-Казас (1975), «...дала ряд доказательств эволюции и нередко представляет ценные аргументы для решения проблем филогенеза». Особый интерес представляют варианты начального дробления яиц нематод, которые совершенно определенно приурочены к разным таксономическим группам (Иванова-Казас, 1975).

Дробление яиц мермитид, как и у большинства нематод, относится к билатеральному типу, полное, неравномерное. Почти для всех рассмотренных здесь видов характерен промежуточный тип начального дробления яйца, отмеченный к настоящему времени только у представителей

отряда Rhabditida. Причем наиболее четко данный тип начального дробления проявляется у эволюционно древних видов мермитид (*Hexameris albicans*, *Terromermis brevis*, *Hexameris stepposis*, *Psammomermis alechini* и у многих других). Исключение составляет *Octomyomermis itascensis*, обитающий в нетекущих, постоянных водоёмах, у которого тип начального дробления яйца напоминает начальный ход дробления у *Prionchulus*, описанный Дроздовским (1969). Таким образом, мермитиды обнаруживают в этом отношении наибольшее сходство с представителями отрядов Rhabditida и Dorylaimida (*Mononchidae*).

По числу хромосом и их структуре мермитиды наиболее близки к рабдитидам и тиленхидам (табл. 3.1).

Таблица 3.1

Число хромосом у некоторых нематод

Вид	Число хромосом
<b>Rhabditida</b>	
<i>Rhabditis aberrans</i>	24
<i>Rhabditis aspera</i>	14
<i>Rhabditis nigugnardi</i>	10
<i>Rhabditis nigrovenosa</i>	12
<i>Rhabditis pelio</i>	14
<b>Tylenchida</b>	
<i>Meloidogyne hapla</i>	20
<i>Meloidogyne incognita</i>	16
<i>Heterodera</i> sp.	16
<i>Ditylenchus dipsaci</i> v. <i>fiagariae</i>	16
<i>Ditylenchus destructor</i>	24
<b>Mermithidae</b>	
<i>Hexameris albicans</i>	16
<i>Terromermis brevis</i>	16
<i>Hexameris stepposis</i>	12
<i>Octomyomermis itascensis</i>	24

Филогенетически древние виды имеют меньшее число хромосом. Хромосомы мермитид, как и у рабдитид и тиленхид, мелкие, как правило, овальной или же слегка удлинённой формы.

Яйца абсолютно большего числа видов мермитид имеют коротко- или удлинённо-овальную форму, типичную также для рабдитид, диплогастерид и некоторых других нематод. По форме, строению и расположению скорлупковых протуберанцев яйца некоторых мермитид (*Allomermis trichotopsor*) напоминают яйца плектид (*Anaplectus granulatus*). Размеры яиц мермитид также широко варьируют, как и у свободноживущих форм нематод, однако сравнение с определенной таксономической группой последних в этом отношении затруднительно. В оценке филогенеза немаловажное значение имеет определение типа линьки (Парамонов, 1962). Как уже отмечалось, у мермитид зафиксирован денударный, или закрытый тип линьки, характеризующийся первой линькой в яйцевых оболочках. Среди представителей других отрядов закрытый тип линьки наиболее часто встречается у тиленхид.

Первичным для мермитид является активное заражение с перкутаным проникновением в полость тела хозяев. Подобный путь заражения сохранился до настоящего времени у большинства представителей парамермитид, паразитирующих в наземных и почвенных беспозвоночных. Из других нематод, согласно Шульцу и Гвоздеву (1972), «... способностью к перкутанному внедрению обладают, главным образом, некоторые представители подотрядов рабдитид, стронгилид и филиариат».

В процессе определения филогенетического родства мермитид должно быть широко использовано строение различных органов личинок-2, выполняющих функцию заражения хозяев. Строение стомы в этом отношении представляет наибольший интерес.

В результате работ Филиппьева (1918 - 1921), Читвудов (*Chitwood a. Chitwood*, 1950) и Парамонова (1954, 1962 и др.) достигнуто совершенно четкое понимание различных типов колюще-сосущих аппаратов нематод. «С сравнительно морфологической точки зрения, копьё дорилаймин гомологично зубу в стоме, тогда как «копьё» тиленхид - самой стоме, т. е. представляет собою преобразованную стому рабдитоидного типа» (Парамонов, 1962). Соответственно этим различиям, колюще-сосущий орган дорилаймин получил наименование одонтостиля (копьё), а подобный же аппарат тиленхид - стоматостиля (стиллет).

Как уже отмечалось, в отношении морфологической сущности колющего аппарата мермитид, различаемого на стадии личинки-2, ясности не существует и по настоящее время. Ему присвоены и продолжают присваиваться самые различные названия, которые никогда не сопровождаются какими-либо объяснениями: жало (Steiner, 1917), ротовое копьё (Филипьев, 1934 и многие др.), стилет (Положенцев, 1941), онхостиль (Poinar, 1968), зуб (Nickle, 1972), а у некоторых авторов (Рубцов, 1972) стилет и одонтостиль отождествляются.

Штейнер (Steiner, 1917) одним из первых предпринял попытку привлечь к филогенетическим построениям морфологическую организацию личинок-2, ограничившись при этом довольно беглым сравнением колюще-сосущего органа мермитид и дорилаймид. Он считал, что помимо мермитид среди известных в то время нематод «...только *Dorylaimidae* имеют такое жало; оно является у них устойчивым органом».

В большой работе о нематодах Севастопольской бухты Филипьев (1918 - 1921) отмечает существенную разницу в строении копьё дорилаймин и тиленхид: «Копьё первых принадлежит ротовой полости и сравнимо с гусиным пером - косо срезано в спинном направлении. Копьё тиленхид сложено из трех частей». Не рассматривая деталей строения копьё личинок-2 мермитид, Филипьев (1934) вопрос его происхождения оставляет открытым: «В передней части пищевода имеется копьё, очень напоминающее таковое *Dorylaimus* или *Tylencholaimus*».

Впервые внимание на строение копьё мермитид обращено Кирьяновой (1959), которая считает, что образование его произошло путем утолщения трех секторов ротовой полости (рис. 3.2). Свое заключение автор строит на анализе прекрасно выполненных, детальных оригинальных рисунков передней части тела личинок-2 парамермитиды *Oesophagomermis ferghanensis*.

Таким образом, колюще-сосущий орган мермитид гомологичен самой стоме и представляет собою стилет (стоматостиль). По особенностям строения колюще-сосущего органа мермитид его можно отнести к простым стилетам, которые состоят из дистального острия, корпуса стилета и его основания. Дистальное острие имеет коническую форму и косо срезано на брюшной стороне (рис. 3.2). Толщина стенок острия неравномерная и уменьшается к его вершине и основанию. Корпус цилиндрический.

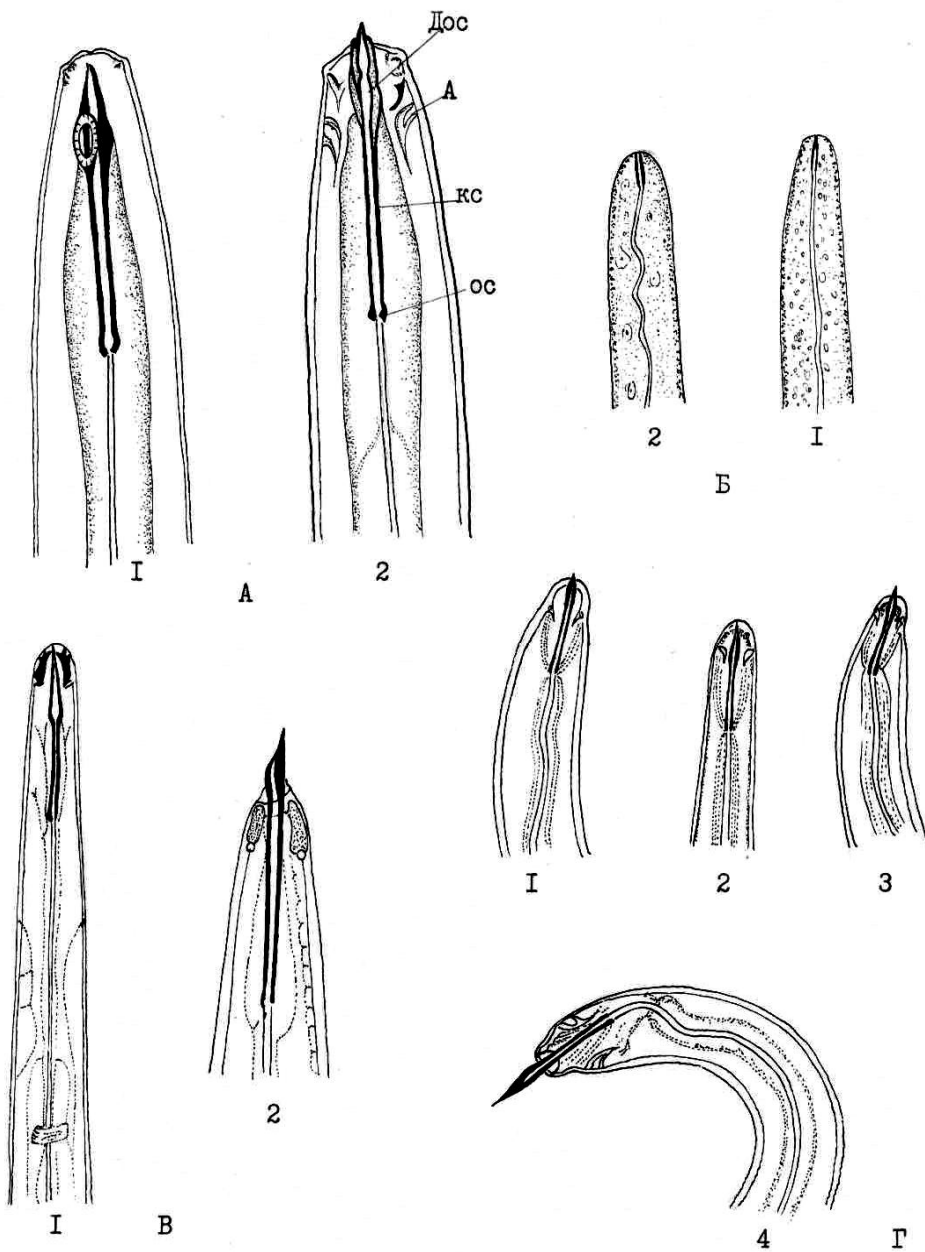


Рис. 3.2. Передние концы тела личинок-2 и личинок-3:  
 а - *Hexameris ferghanensis* (по Кирьяновой и др., 1959);  
 б - растущая личинка-3 *H. albicans* (по Артюховскому, 1960);  
 в - *Hexameris albicans* (по Nagmeier, 1912);  
 г - личинки-2 ряда видов *Paramermithidae*.  
 Условные обозначения: А - амфид, Дос - острое стилета, КС - корпус стилета, ОС - основание стилета.



Основание стилета, его проксимальная часть имеет слегка утолщенные стенки. Протракторы стилета (специальная мускулатура) заметно выражены. В аналогичном виде стилет описывается Парамоновым (1962) для представителей родов *Aphelenchus*, *Paraphelenchus*, *Aphelenchoides* (Tylenchida).

Основной функцией стилета мермитид является прокалывание покровов тела и стенок кишечника в процессе проникновения паразитов в полость тела хозяев. В ходе второй линьки, уже в полости тела хозяев, стилет сбрасывается вместе с кутикулой. У паразитической личинки-3 первоначально формируется хейлостома (рис. 3.2б), а затем намечается зачаток стомы мермитид, имеющий выраженную рабдитоидную форму (рис. 3.2б-2).

Организация каудального отдела тела личинок-2 мермитид весьма сильно напоминает таковую у плектид (*Plectidae*). У мермитид, как и у плектид, имеется три терминальных хвостовых железы, однако экскреторная трубка у первых не выражена (рис. 3.3). В то же время, экскреторная трубочка, а иногда и серия протоков хорошо различимы у половозрелых червей (рис. 3.4). Среди дорилаймид хвостовые терминальные железы имеются только у представителей *Mononchoidea*.

Стома у половозрелых мермитид многообразна. В связи с утратой функции питания в постпаразитической фазе, стома этих паразитов претерпела ряд изменений, однако почти все ее отделы остаются различимыми и могут быть использованы для гомологизации с другими группами нематод. Мы различаем четыре основных типа стомы мермитид: копьевидная (характерна для наиболее древних видов); длинная воронковидная; короткая воронковидная и цилиндрическая или визуально едва выраженная (рис. 3.5). Всем перечисленным типам стомы свойственны черты воронкообразной стомы *Plectidae*. Стома у мермитид и плектид погружена полностью или частично в мышечную ткань; хейлостома свободна. Так же, как и абсолютное большинство плектид, мермитиды имеют невооруженную стому с тонкими рабдионами. У дарилляймоидей стома либо узкая «доридаймоидная», вмещающая лишь копьё; либо широкая - «ниголаймоидная», с копьём, лежащим свободно.

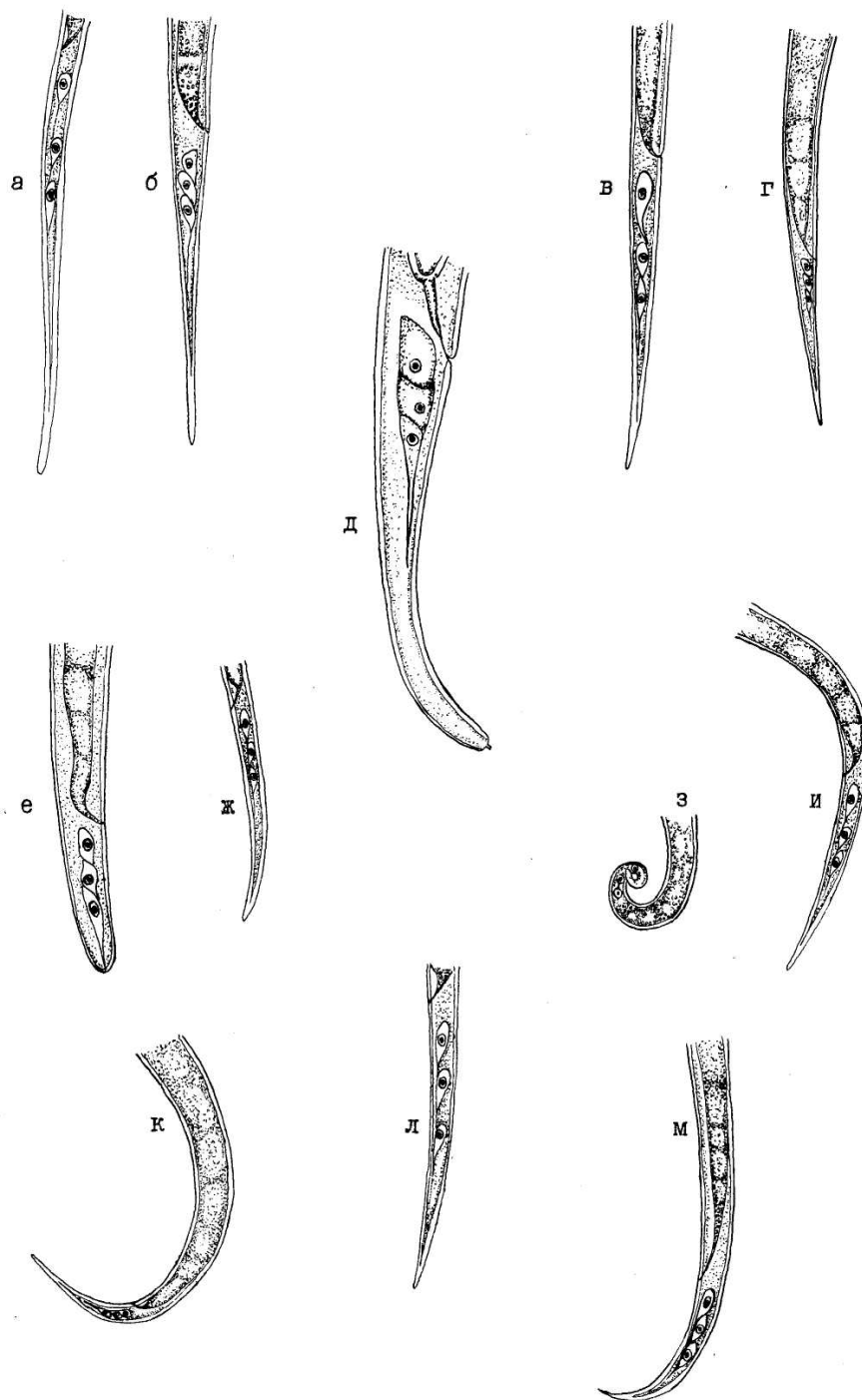


Рис. 3.3. Организация каудального отдела личинок-2  
мермитид и плектид:

а - *Amphimermis litoralis*; б - *Psammomermos alechini*; в - *Hexameris stepposis*; г - *Terrormermis brevis*; д - *Plectidae*; е - *Hexameris artyukhovskii*; ж - *Eurymermis tuberculata*; з - *Paramermis ascaroides*; и - *Eurymermis krasnitskyi*; к - *Oesophagomermis brevivaginata*; л - *Gastromermis viridis*; м - *Hexameris albicans*.

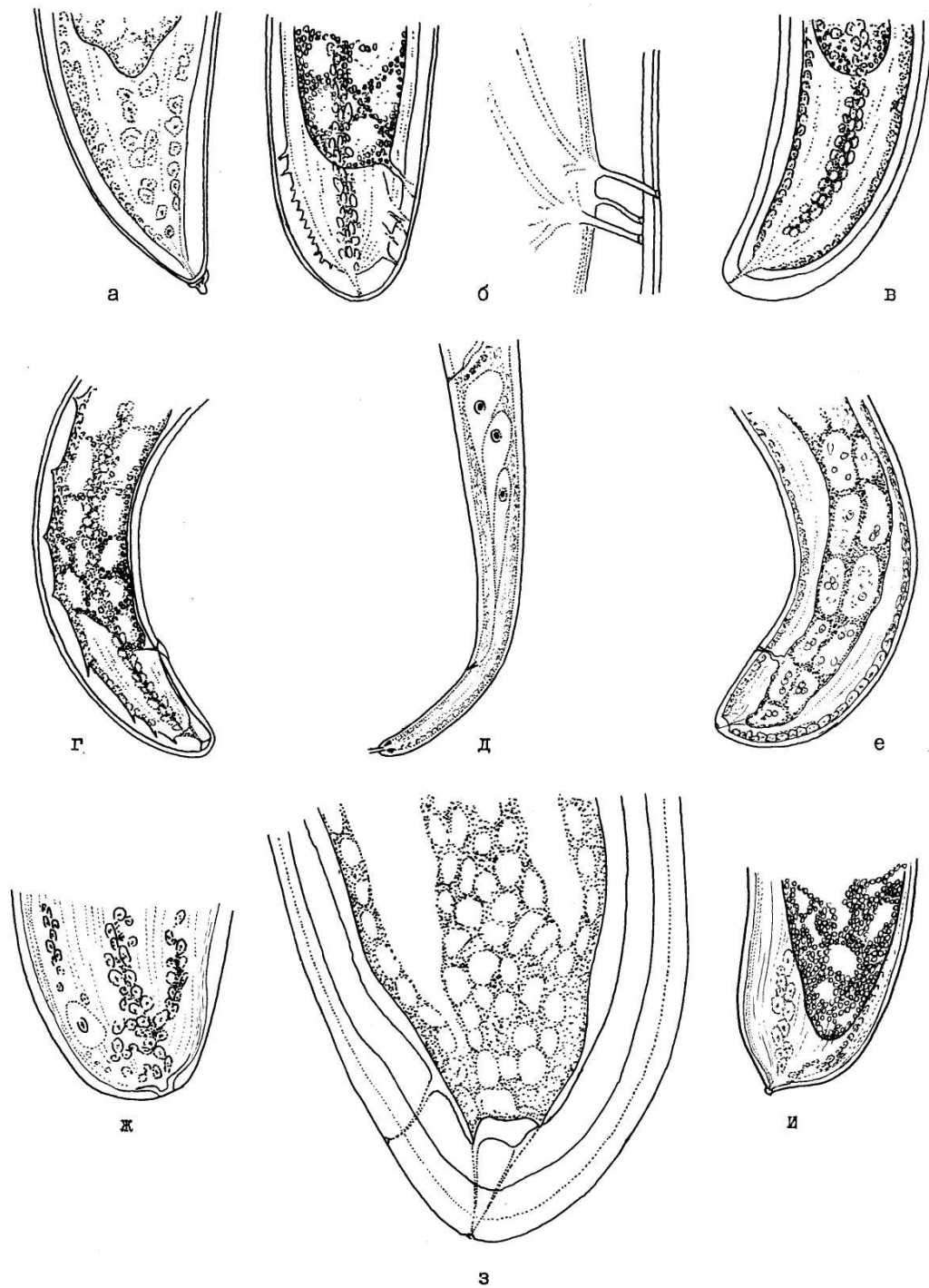


Рис. 3.4. Организация каудального отдела половозрелых особей различных видов мермитид и плектид:

а, б, в, г, е, ж, з, и – мермитиды;

д – плектиды.

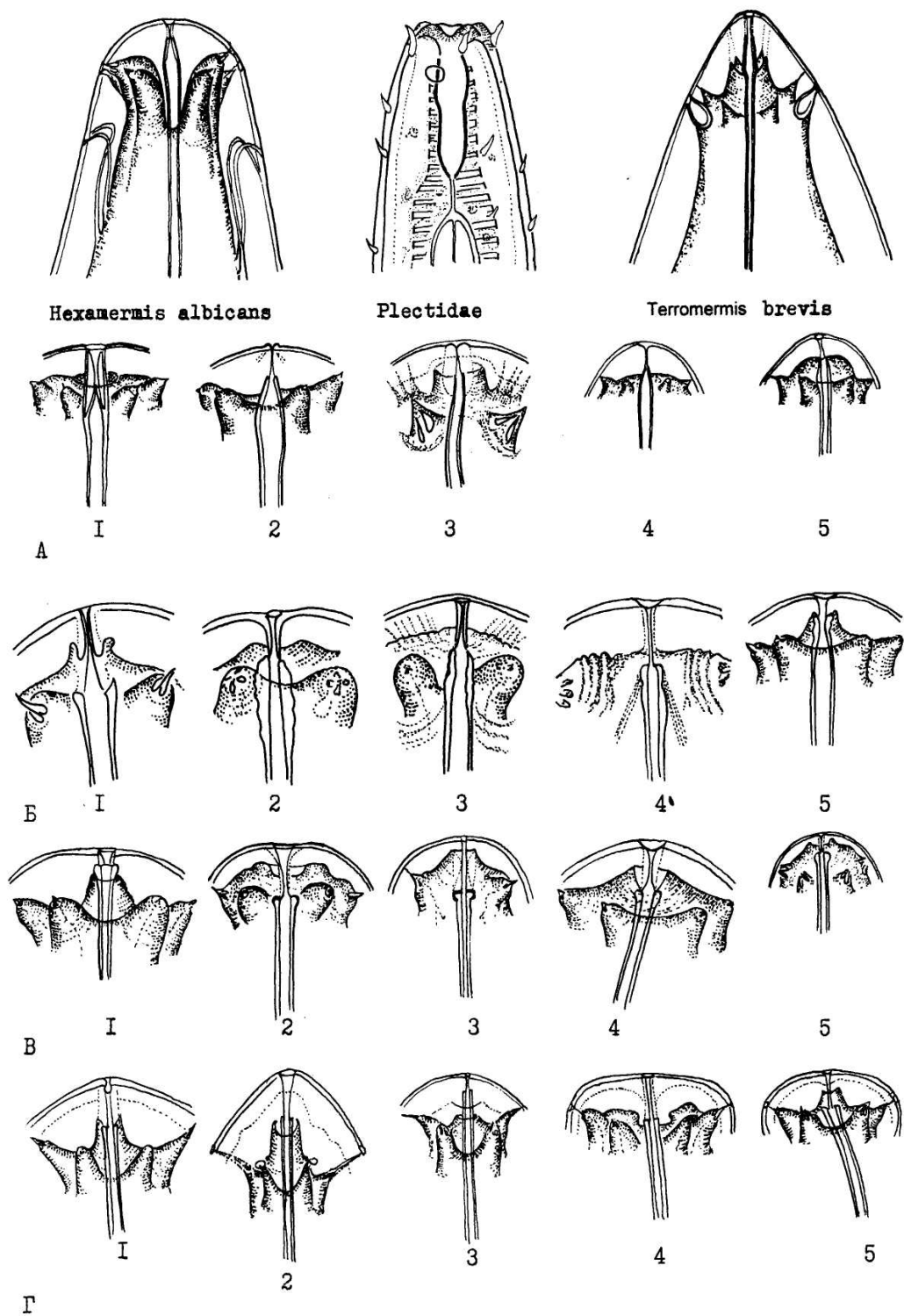


Рис. 3.5. Строение стомы у половозрелых особей различных видов мермитид и плектид:

- а - копьевидный тип стомы;
- б - длинная воронковидная стома;
- в - короткая воронковидная стома;
- г - цилиндрическая (едва выраженная) стома.

Средняя кишка у мермитид, как и у плектид, полицитная, т. е. многоклеточная; преобразованная под воздействием паразитического образа жизни (в полости тела хозяев) в «жировое тело» (трофозома). Средняя кишка дорилаймоидей чаще объемистая и состоит обычно из полигональных клеток, характер которых меняется в области преректума. Анальное отверстие у личиночных форм мермитид имеется, у половозрелых особей оно, как правило, заросшее (рис. 3.6).



Рис. 3.6. Кутикулярный чехол паразитической личинки *Nematemmis albicans* с явственно выраженной прямой кишкой и анальным отверстием

Организация половой системы мермитид типичная для нематод: половые трубки их парные, т. е. всегда имеются две женские и две мужские. Таким образом, женская половая система дидельфная с продольно-оппонирующим расположением половых трубок. У мермитид, как у плектид и тиленхид, за яичником следует непосредственно яйцевод. У филогенетически древних видов (род *Nematemmis*, *Psatomermis* и др.) яйцевод в большинстве случаев функционально и морфологически дифференцирован на отделы (рис. 3.7а). Вслед за яичником располагается специально дифференцированный участок яйцевода (продолговатый или конусовидный по форме), выполняющий функции семяприемника. Ближе к матке находится собственно яйцевод. Вагина и щель вульвы могут быть самыми различными. У филогенетически молодых видов яйцевод не дифференцирован на отделы,

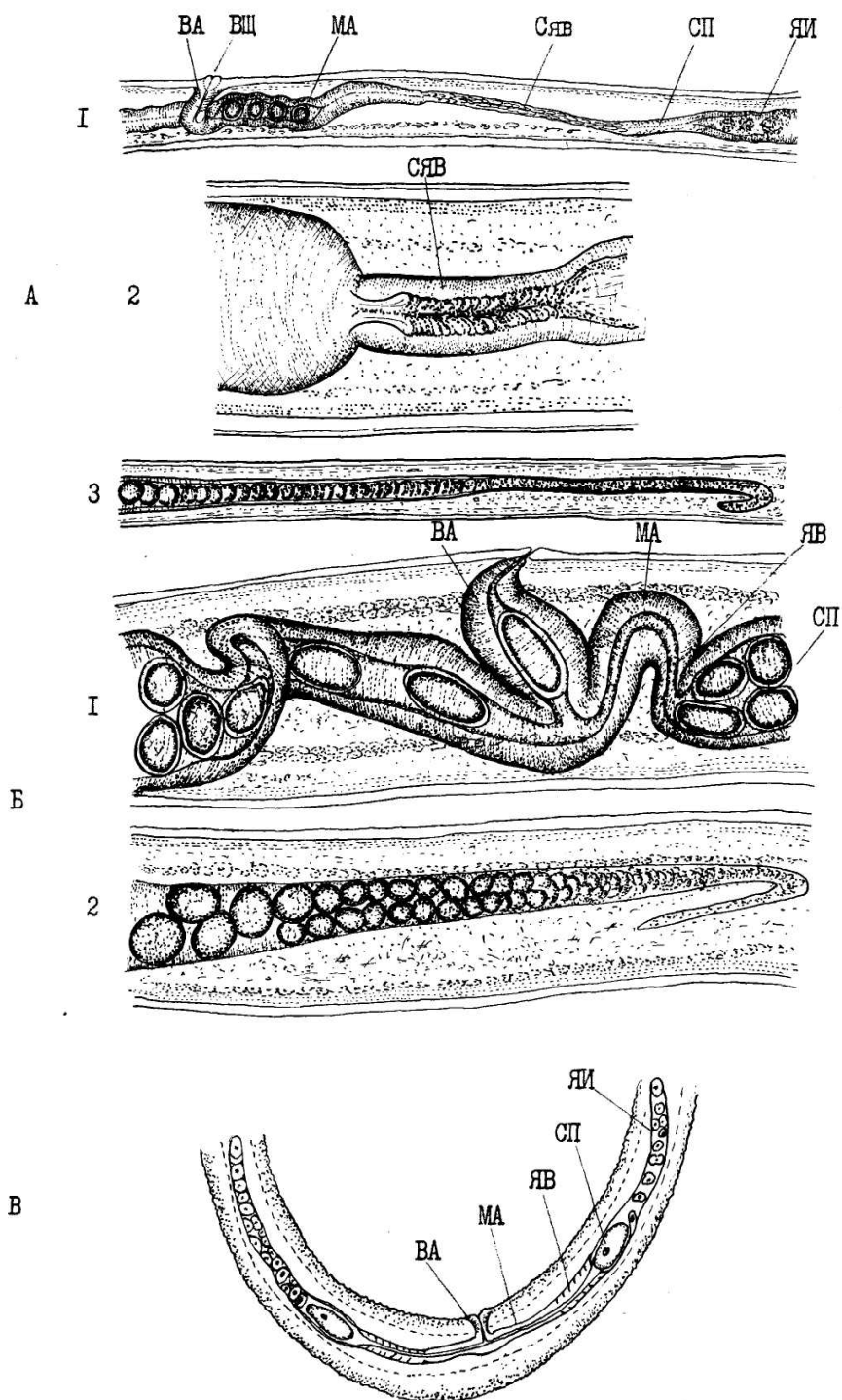


Рис. 3.7. Типы половой системы самок мермитид:

- а - половая система с яйцеводом, дифференцированным на отделы;
- б - половая система с яйцеводом, не дифференцированным на отделы;
- в - половая система *Notolaimidae* (Парамонов, 1962).

Условные обозначения: ВА - вагина; ВЩ - вульварная щель; МА - матка; СЯВ - собственно яйцевод; СП - семяприемник; ЯИ - яичник.

обычно он очень короткий и скорее имеет вид сфинктера (рис. 3.7б). Для ряда видов визуальное определение границ матки, яйцевода, семяприёмника и яичника становится почти невозможным. У партено-генетических видов яйцевод не выражен совершенно (*Mermis nigrescens*, *Paramermis ascaroides*). Всем мермитидам свойственен полипропагаторный яичник. По строению женской половой системы мермитиды наиболее близки к *Plectidae*, *Noplolaimidae*, *Dolichodorinae* и отчасти - к *Tylenchidae*.

Описание мужской половой трубки мермитид приведено в главе I. Подчеркивалось чрезвычайное разнообразие формы и размеров спикул. Общим для всех видов является слабо отдифференцированная, обычно прямо срезанная или вогнутая (но не округлая) головка, которая лишь немногим толще или того же диаметра, что и тело спикулы. Рулѐк всегда отсутствует. Подобное строение спикул наиболее близко к гоппололаймоидному типу (*Noplolaimidae*, *Dolichodorinae*, *Tylenchidae*). Однако форма и строение спикул у некоторых плектид и дорилаймид также чрезвычайно сильно напоминают спикулы мермитид. По-видимому, установление филогенетических связей по данному признаку без применения анатомо-гистологических исследований в настоящее время просто невозможно.

При установлении филогенетических связей большое значение уделяется строению бурсальной системы (Парамонов, 1962). У мермитид бурсальные крылья полностью отсутствуют, но бурсальная мускулатура развита хорошо. Натяжением бурсальной мускулатуры в период составления брачной пары на брюшной стороне хвоста самцов некоторых видов (*Terrormermis brevis*) создается вогнутая целость с боковыми стенками, напоминающими крылья бурсы (рис. 3.8). Мермитиды имеют преанальные и постанальные половые папиллы, расположенные обычно в три парных или одиночных ряда (рис. 3.8).

Архитектоника расположения половых папилл мермитид совершенно отличается от таковой у дорилаймид. Последние имеют перед анальным отверстием только один вентромедиальный ряд половых папилл. Постанальные папиллы единичны или же отсутствуют вообще. Штейнер (Sterner, 1917), проводя гомологизацию между половыми папиллами дорилаймид и мермитид, объясняет образование трех рядов этих органов у последних увеличением тела в результате паразитизма в беспозвоночных животных. Подобное объяснение бездоказательно. Предки мермитид более

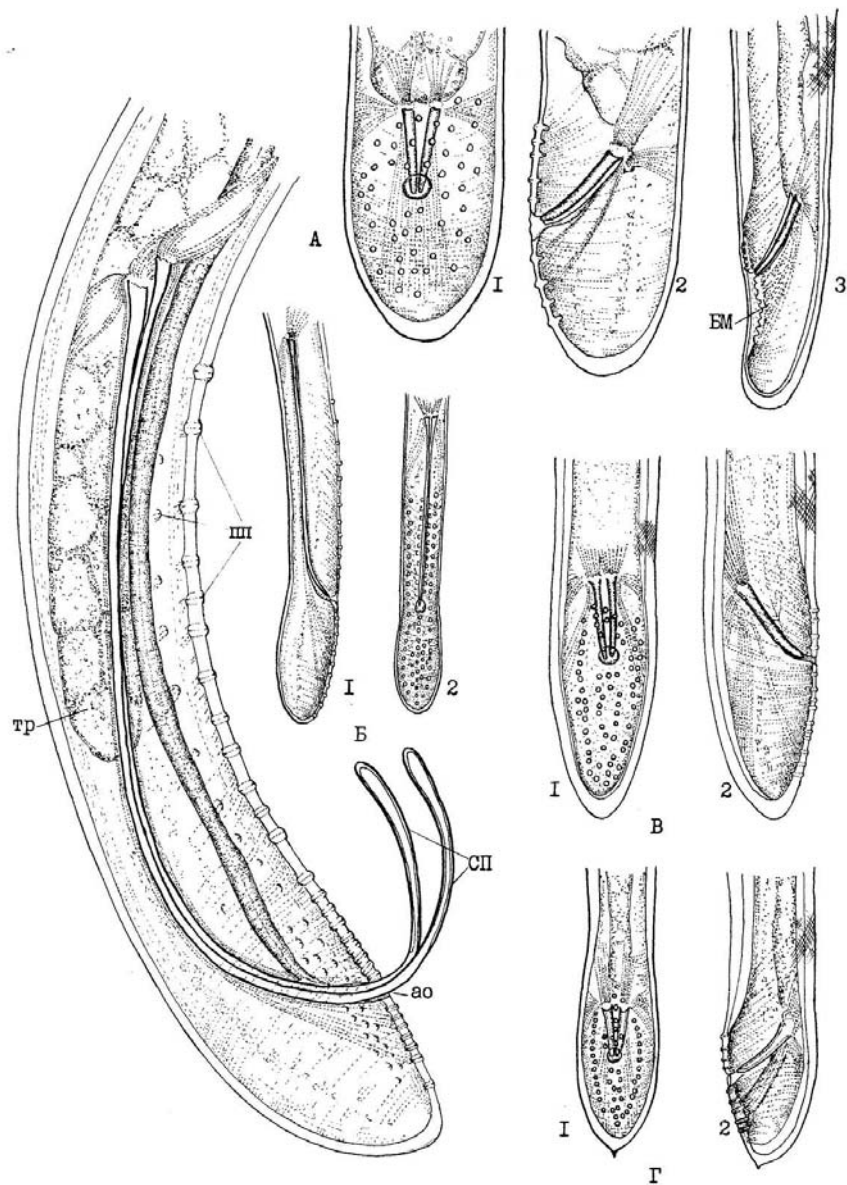


Рис. 3.8. Архитектоника расположения половых папилл самцов почвенных мермитид:

- а - *Terromermis brevis*;
- б - *Psammomermis alechini*;
- в - *Hexamermis albicans*;
- г - *Hexamermis stepposis*.

Условные обозначения: ПП - половые папиллы; СП - спикулы; АО - анальное отверстие (клоака); ТР - трофозома; БМ - бурсальная мускулатура.



чем вероятно имели развитую бурсу. В настоящее время мы наблюдаем олигомеризованную систему тангорецепторов хвоста самцов мермитид, состоящую из про-, постанальных и терминальных папилл, как и у афеленхоидид, происшедших от Rhabditidae (Парамонов, 1962).

Головная капсула мермитид округлая, в некоторых случаях лишь слабо склеротизированная. Как и у большинства плектид, у мермитид всегда имеются папиллоидные губные и головные танго-рецепторы, расположенные соответственно четырех-шести- и восьмилучевой симметрии.

Амфиды мермитид многообразные как по строению, так и по их расположению. Встречаются виды с формой амфидальной полости от трубчатой и воронкообразной до карманообразной. У данных паразитов возможно и гетеротопическое смещение амфидов на губы (выше круга головных бугров). Форма и расположение амфидов мермитид совпадают с таковыми у Plectidae. Схожесть боковых органов мермитид и дорилаймид не вытекает из их филогенетического родства, а должна быть отнесена к категории параллелизмов.

Мермитиды из всех аденофорей имеют наиболее развитую осморегуляторно-выделительную систему. Наличие ренетты с хорошо выраженной выделительной порой, расположенной обычно под нервным кольцом; дейридов (шейных сосков, свойственных наиболее древним видам: *Nexameris albicans*, *Nexameris stepposis* и др.); хвостовых терминальных и прочих пока неизвестного происхождения желез и их протоков свидетельствуют о том, что в истории их развития была сапробиотическая фаза. Интенсивность дыхания мермитид, способность их длительное время пребывать в среде бедной кислородом (водопроводная вода) подтверждают данное предположение.

Изложенное позволяет поставить под сомнение гипотезы происхождения мермитид от дорилаймид, трихосирингид и энопид. Мермитиды, скорее, являются ветвью плектид, специализировавшихся первоначально на питании трупами беспозвоночных и развивавшихся параллельно с рабдитидами. Читвуд (Chitwood, 1937) высказал мысль о наличии связей между семействами плектид и рабдитид. Фактически этим намечаются связи между фазмидиевыми и афазмидиевыми. Происхождение мермитид и рабдитид от одного общего корня (Plectidae, Oerley, 1880) представляется, на основании рассмотренных выше материалов, убедительным. Не случайно еще Филиппьевым (1934) среди аберрантных

родов, примыкающих к мермитидам, названы *Colpurella* Cobb, 1920 и *Isolaimium* Cobb, 1920, входящие, как и *Plectidae*, в состав отряда *Araelolaimida* (Кирьянова и Кралль, 1969).

Мермитиды относятся к четвёртой группе партимальных гельминтов, развитие которых протекает преимущественно во внешней среде, с часто весьма короткой по времени стадией паразитической личинки (личинка-3). Чтобы избежать опасностей, связанных с колебаниями условий среды второго порядка и продлить своё существование во времени, мермитиды вынуждены ограничить своё пребывание выбором наиболее стабильных сред (вода, почва). В свой жизненный цикл они не включают длительной неактивной стадии; в этом плане может рассматриваться лишь стадия яйца, которая, кстати, не обладает ярко выраженными защитными приспособлениями (исключая представителей рода *Mermis*). Отмеченное является прямым доказательством филогенетической связи мермитид со свободноживущими нематодами.

### **3.2. Таксономическое группирование мермитид**

На основании изучения нескольких нитевидных червей, полученных в качестве представителей *Gordius*, Дюжарден в 1842 году обосновал род *Mermis* (Dujardin, 1842). Паразитизм в насекомых мермитид и волосатиков позволил Зибольду (Siebold, 1848) объединить этих червей в семейство *Gordiacea*, отнесённое им же к нематодам. Шнейдер (Schneider, 1860), ознакомившись с анатомическим строением мермитид, высказал мысль о необходимости выделения рода *Mermis* в самостоятельное семейство *Mermitheae*. К подобному же выводу пришёл и Дизинг (Dising, 1861), обосновав для рода *Mermis* семейство *Mermidea*. В 1883 г. Браун (Braun, 1883) для обозначения семейства предложил новое название - *Mermithidae* (соединив два прежних - *Mermitheae* и *Mermidea*), которое соответствует правилам зоологической номенклатуры и сохранилось до настоящего времени.

В 1934 году Вюлькером (Wulker, 1934) обосновывается надсемейство *Mermithoidea* с семействами *Mermithidae* Braun, 1883 и *Tetradonematidae* Cobb, 1919. Артюховский (1971) разделил *Mermithidae* на два подсемейства: *Mermithinae* с типовым родом *Mermis* Duj., 1842 и *Paramermithinae* с типовым родом *Paramermis* Linstow, 1898. Согласно системе Скрыбина и Шульца

(1940), надсемейство *Mermithoidea* Wulker, 1934 включено в подотряд *Dorylaimata* De Man, 1876, который вместе с подотрядом *Trichoccephalata* Skrjabin et Schulz, 1928 включён в отряд *Enoplida* Baird, 1853. Кларк (Clark, 1961, 1962), проведшая ревизию отряда *Enoplida*, вывела надсемейство *Mermithoidea* из состава *Dorylaimata* и на основании сходства в строении пищевода и пищеводных желёз объединила его с надсемейством *Trichuroidea* Railliet, 1915 (паразиты позвоночных животных) в подотряд *Trichosyringina* Ward, 1917 (*Trichoccephalata* по Скрябину и Шульцу). Впоследствии подотряды *Dorylaimata* и *Trichoccephalata* были возведены в ранги самостоятельных отрядов - *Dorylaimida* de Man, 1976 и *Trichoccephalida* (Skrjabin et Schulz, 1928) Spassky, 1954. Шульц и Гвоздев (1970), признавая самостоятельность отрядов *Dorylaimida* и *Trichoccephalida* не нашли возможным принять точку зрения Кларк и сохранить надсемейство *Mermithoidea* в отряде *Trichoccephalida*. Указанное надсемейство по-прежнему числится ими в составе отряда *Dorylaimida*. Таким образом, до 1976 года имелось две точки зрения на положение мермитид в системе нематод. Согласно одной из них (Clark, 1961 и др.) надсемейство *Mermithoidea* следует числить в составе *Trichosyringida* (*Trichoccephalida* по Спасскому, 1974), согласно другой (Скрябин и Шульц, 1940; Шульц и Гвоздев, 1970) - в составе *Dorylaimida*.

Е. С. Кирьянова неоднократно высказывала устное мнение о необходимости возведения надсемейства *Mermithoidea* в ранг самостоятельного отряда *Mermithida*. В связи с этим, в 1976 году было проведено обоснование самостоятельности отряда *Mermithida* (Артюховский, Харченко, 1977). В основу доказательства самостоятельности отряда *Mermithida* положена сравнительная морфо-анатомическая и биологическая характеристика рассматриваемых отрядов.

В таблице 3.2 приводится сравнительная характеристика некоторых морфо-анатомических и биологических признаков мермитид и трихоцефалид.

Некоторые морфо-анатомические и биологические  
признаки мермитид и трихоцефалид

№ пп	Трихоцефалиды	Мермитиды
1.	Хозяин - позвоночные животные	Хозяин – беспозвоночные животные
2.	Передний отдел пищевода мышечный	Пищевод представлен тонкой трубкой, на всем протяжении лишенной мускулатуры
3.	Пищевод переходит в кишечник	Пищевод не переходит в кишечник, заканчивается слепо
4.	Половые органы самцов и самок одинарные	Половые органы самцов и самок парные
5.	Вульва расположена в передней части тела	Вульва расположена около середины тела
6.	Ректум имеется	Ректум отсутствует
7.	Клоака расположена терминально или субтерминально	Клоака расположена вентрально
8.	Для кутикулы характерно наличие бациллярных лент	Бациллярные ленты в кутикуле отсутствуют

Как видно из таблицы, мермитиды по совокупности морфо-анатомических и биологических признаков заметно отличаются от трихоцефалид и не могут быть объединены вместе с ними в одном отряде.

Среди дорилаймид, представленных свободноживущими формами, сапробионтами, хищниками и частично эктопаразитическими фитогельминтами, мермитиды как паразиты беспозвоночных остаются обособленной группой. В отличие от дорилаймид они имеют своеобразное строение пищевода, представленного тонкой кутикулярной трубкой, лишённой на всём протяжении мускулатуры и окружённой стихозомой; редуцированный кишечник превращен в «жировое тело». Многие виды мермитид имеют выделительную пору, расположенную вентрально у нервного кольца, у *Terrormermis brevis* Nagm., 1912, например, хорошо развита железа, аналогичная ренетте. Последний признак, по мнению Парамонова (1962), «несомненно атипичен для форм отряда Dorylaimida». Для изученных видов мермитид характерен промежуточный тип начального дробления яйца, отмеченный пока лишь у представителей отряда Rhabditida.

Таким образом, даже близкое филогенетическое родство мермитид и дорилаймид может быть поставлено под сомнение.

Следовательно, мермитиды в морфо-анатомическом и биологическом отношениях являются чётко очерченной группой гельминтов, хорошо отличающейся от представителей отрядов *Trichosephalida* и *Dorylaimidae*. Приведённое и послужило основанием рассматривать мермитид в системе аденофорей в качестве самостоятельного отряда *Mermithida* (Артюховский, Харченко, 1977).

В системе мермитид были произведены следующие преобразования: семейство *Tetradonematidae* Cobb, 1919 выделено из надсемейства *Mermithoidea* Wulker, 1934 в самостоятельное надсемейство *Tetradonematoidea* Art. et Khar., 1977. В составе *Mermithoidea* установлены два семейства: *Mermithidae* Braun, 1883 с единственным подсемейством *Mermithinae* (Filipjev, 1934) Art., 1971 (типовой род *Mermis*) и *Paramermithidae* Art., 1971 с подсемействами *Paramermithinae* Art., 1971 (типовой род *Paramermis*) и *Agamermithinae* Art. et Khar., 1977 (типовой род *Agamermis*). В последнее подсемейство включены роды *Agamermis?* и *Hexamermis*, виды которых (*A. decaudata* Cobb, Steiner, Christie, 1936; *H. albicans* Siebold, 1848; *H. pussardi* Baylis, 1933; *H. stepposis* Art. et Khar., 1965 и др.) паразитируют в личинках беспозвоночных, ведущих наземный образ жизни. Из рода *Hexamermis* выделяется группа видов, для которой обоснован самостоятельный род *Terrormermis* gen. nov. с типовым видом *T. brevis* Hagm., 1912. Выделение мермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, в особое подсемейство преждевременно. Представители такого подсемейства в морфо-анатомическом отношении практически не отличаются от мермитид, паразитирующих в личинках насекомых, ведущих почвенный образ жизни. Крупные амфиды, тонкая кутикула и другие признаки, указанные Филипьевым (1934) как отличительные для водных мермитид, являются характерными и для многих форм, обитающих в почве (*Amphidomermis*, *Psammomermis* и др.).

Надсемейство *Tetradonematoidea* подразделено на два семейства: *Tetradonematidae* Cobb, 1919 с типовым родом *Tetradonema* Cobb, 1919 и *Heterogonematidae* Art. et. Khar., 1977 с типовым родом *Heterogonema* Waerbecke et Remillet, 1971. Представители последнего семейства в отличие от тетрадонематид характеризуются свободным циклом развития -

чередованием поколений с партеногенетическим и половым размножением; имеются отличия и в их морфо-анатомическом строении.

Таким образом, предложенная система мермитид выглядит следующим образом:

Отряд Mermithida Art., Khar., 1977.

Надсемейство Mermithoidea Wulker, 1934.

Семейство Mermithidae Braun, 1883.

Подсемейство Mermithinae (Filipjev, 1934) Art., 1971.

Род Mermis Dujardin, 1842.

Семейство Paramermithidae. Art., 1971.

Подсемейство Agamermithinae Art. et Khar., 1977.

Роды: Agamermis? Cobb, Steiner et Christie, 1923;

Hexamermis Steiner, 1924.

Подсемейство Paramermithinae Art., 1971.

Роды: все остальные.

Надсемейство Tetradonematoidea Art. et Khar., 1977.

Семейство Tetradonematidae. Cobb. 1919.

Роды: Tetradonema Cobb, 1919;

Aproctonema Keilin, 1917;

Mermithonema Coodey, 1941.

Семейство Heterogonematidae Art. et Khar., 1977.

Род Heterogonema Waerebecke et Remillet, 1971.

Ниже приводятся диагнозы конкретных таксонов мермитид.

***Отряд Mermithida Art., Khar., 1977.***

**Диагноз:** Тело нитевидное, его задний конец по сравнению с передним несколько утолщён. Ресничек нет. Ротовое отверстие терминальное или слегка смещено на вентральную сторону. Препаразитические (инвазионные) личинки имеют стилет, с помощью которого они проникают в полость тела хозяина. Пищевод лишён мускулатуры, заканчивается слепо, его окружают два слоя пищеводных желез: эпизома и над ней стихозома из крупных железистых клеток (стихоцитов). Кишка, обращенная в «жировое тело» - запас питательных веществ, лежит вдоль пищевода. Ректум и анус у половозрелых особей отсутствует. След последнего обнаруживается на вентральной стороне у личинки-3 (паразитическая) и личинки-4 (постпаразитическая). У некоторых видов имеется экскреторная пара и органы, аналогичные ренетте других нематод. Кутикула гладкая, для многих

форм характерны слои перекрещивающихся волокон. Половые органы самцов и самок парные, половое отверстие у самок расположено посередине тела, у самцов - вентрально на заднем конце его и совмещено с анусом (клоака). Спикул одна или две. Рулѳк отсутствует. Яйца округлые или слегка овальные, для видов рода характерны биссусы. Сперматозоиды продолговатые со слегка выраженными хвостиками. Паразитируют в беспозвоночных животных, обычно в личиночных стадиях. Место локализации - полость тела хозяев. Геогельминты.

Типовое надсемейство: *Mermithoidea* Wulker, 1934.

***Надсемейство Mermithoidea Wulker, 1934.***

Диагноз: Голова полусферическая и несѳт различное число папилл - 4 - 6 - 8 (6 головных и 2 околоротовых). У ряда форм выражена гетероцефальность (голова в спинно-брюшном направлении апикально разделена на правую и левую половины). Ротовое отверстие терминальное или смещено на вентральную сторону. Стома редуцирована, но в ней возможно различить хейлостому, протостому и телостому. У некоторых видов трубка пищевода выступает далеко за пределы внутренней головной капсулы. У большинства видов амфиды хорошо развиты, у мермитин и агамермитин они обычно невелики. Стихоциты, образующие в совокупности стихозому, располагаются в один или два ряда под эпизомой вдоль пищевода. Продольные гиподермальные хорды в числе 6 - 8, реже 2 - 4. Спикул 1 или 2. Вагина прямая или изогнутая; последние подразделяются на  $\gamma$ -образную, s-образную. Яйца округлые или слегка овальные. Паразитирует только личинка-3. Остальные стадии развиваются в открытой внешней среде.

Типовое семейство: *Mermithidae* Braun, 1883.

***Семейство Mermithidae Braun, 1883.***

Диагноз: Мермитиды с булавовидной головой. Рот терминальный. Амфиды незаметны. Имеются фоторецепторы, представленные скоплением пигментных клеток. Стилѳт личинки-2 с расщеплѳнным проксимальным кольцом. Матки очень длинные, заполняют почти все тело нематоды, яичники петлеобразно изогнуты. Яйца с биссусами. Самки в период яйцекладки выходят на поверхность почвы и откладывают яйца на кормовые растения хозяев. Заражение хозяев осуществляется путѳм заглатывания яиц гельминта с кормом в процессе питания, следовательно, заражение хозяев пассивное. В составе семейства имеется только одно подсемейство

Mermithinae (Filipjev, 1934) Art., 1971, включающее типовой и единственный род *Mermis* Duj., 1842.

***Семейство Paramermithidae Art., 1971.***

Диагноз: Голова гомо- или гетероцефальная, не булавовидная. Рот терминальный или смещённый на вентральную сторону. Амфиды более или менее развиты. Фоторецепторы отсутствуют. Матки относительно небольшие, яичники прямые или с загнутыми концами (обратные). Яйца не имеют биссусов. Стиллет личинки-2 с простым проксимальным концом. Самки откладывают яйца в почве или в воде. Заражение хозяев осуществляется только инвазионными личинками путём активного их проникновения через покровы тела, реже - пассивно вместе с пищей.

Типовое подсемейство: *Paramermithinae* Art., 1971.

Другие подсемейства: *Agamermithinae* Art. et Khar., 1976.

***Подсемейство Paramermithinae Art., 1971.***

Диагноз: Голова гомоцефальная. Амфиды хорошо заметны, средней или крупной величины. Вульва в форме поперечной щели (вентральный обзор). Инвазионные личинки более короткие и менее подвижные. Заражение хозяев и выход из них гельминтов происходит в воде или в почве; возможно как активное, так и пассивное заражение. Пассивное заражение более обычно в водной среде.

Типовой род: *Paramermis* Linstow, 1898.

Другие роды: все остальные

***Подсемейство Agamermithinae Art. et Khar., 1976.***

Диагноз: Голова гетероцефальная, разделена в спинно-брюшном направлении на правую и левую половины. Амфиды маленькие и потому малозаметные, для некоторых видов характерна серия мелких амфидов, а также шейные папиллы с длинными, сильно изогнутыми и зачастую разветвлёнными протоками. Кутикула толстая с мощным слоем перекрещивающихся волокон. Вульварная щель зачастую имеет крестообразную форму (вентральный обзор). Яйца крупные, их диаметр может достигать 4/5 диаметра тела и более. Инвазионные личинки длинные и тонкие, с хорошо развитым стилетом. Заражение хозяев и выход из них гельминтов осуществляется на поверхности почвы, растений (в воздушной среде). При проникновении в хозяина у ряда видов задняя часть тела (5/6) отбрасывается. Паразитические (личинка-3) и постпаразитические (личинка-



4) личинки у таких видов не имеют шиловидного придатка на заднем конце тела.

Типовой род: *Agameremis* Cobb, Steiner, Christie, 1923.

Другие роды: *Hexameremis* Steiner, 1924.

***Надсемейство Tetradonematoidea Art. et Khar., 1977.***

Диагноз: Относительно мелкие мермитиды с тонкой прозрачной кутикулой, лишённой слоя перекрещивающихся волокон и со слабо развитой мускулатурой. Тело мягкое, головные папиллы неясные, амфиды редуцированы, гиподермальных хорд 8. У личинок и взрослых особей пищеводные железы представлены гигантскими клетками, расположенными в форме тетрад. Спикул 1. Вагина прямая. Яйца мелкие. Сперматозоиды с короткими и толстыми хвостами. Для некоторых видов характерна гетерогония. Личинки и взрослые паразитируют в видах *Diptera*.

Типовое семейство: *Tetradonematidae* Cobb, 1919.

Другие семейства: *Heterogonematidae* Art. et Khar., 1977.

***Семейство Tetradonematidae Cobb, 1919.***

Диагноз: Нематоды в полости тела хозяина развиваются в одном поколении. Половые органы самок хорошо развиты. Самки яйцекладущие, откладка яиц происходит через половое отверстие. Гермафродитизм у самцов отсутствует.

Типовой род: *Tetradonema* Cobb, 1919.

Другие роды: *Aproctonema* Keilin, 1917; *Mermithonema* Coodey, 1941; *Corethrellonema* Nickle, 1969.

***Семейство Heterogonematidae Art. et Khar., 1976.***

Диагноз: Развитие нематод в хозяине происходит с чередованием партеногенетического и обоеполого поколений. Самки первой генерации живородящие, размножаются партеногенетически; наружные половые органы, влагалище и матки отсутствуют. Личинки покидают самку через разрывы кутикулы. Самки второй генерации размножаются с оплодотворением, то есть яйцекладущие. Наружные половые органы служат только для совокупления, а не для откладки яиц. Самцы гермафродиты с 2 гонадами и 1 спикулой: передняя гонада продуцирует сперматозоиды, задняя - яйца, из которых в полость тела самца выходят личинки, покидающие нематоду через анальное отверстие. Паразиты *Coleoptera*.

Типовой род: *Heterogonema* Waerebecke et Remillet, 1971.

Из вышесказанного можно сделать вывод о том, что мермитиды следует рассматривать в системе аденофорей в качестве самостоятельного отряда. Предлагаемая система данной группы гельминтов выглядит следующим образом: Отряд Mermithidae. et Khar., 1977. Надсемейство Mermithidae Wulker, 1934. Семейство Mermithidae Braun, 1883. Подсемейство Mermithidae Filipjev, 1934 (Род Mermis Duj., 1942). Семейство Paramermithidae Artykhovskiy., 1971. Подсемейство Agamerminthinae Art. et Khar., 1977. (Роды: Agamerminis Cobb, Steiner et Chistie, 1923; Hexamerminis Steiner, 1924). Подсемейство Paramermithidae Art., 1971 (все остальные роды). Надсемейство Tetradonematoidea Art. et Khar., 1977. Семейство Tetradonematidae Cobb, 1919. (Роды: Tetradonema Cobb, 1919; Aproctonema Keilin, 1917; Mermithonema Coodey, 1941). Семейство Heterogonematidae Art. et Khar., 1977 (роды: Heterogonema Waerebecke et Remillet, 1971).

Существуют и иные варианты структуры отряда Mermithida (И.А.Рубцов, 1978; Г.К.Гафуров, 1997 и др.). Основным отличием между ними является структура подсемейств. Учитывая современное состояние систематики мермитид, мы считаем преждевременным выделение подсемейств хотя бы на том основании, что многие роды остаются недостаточно описанными, их самостоятельность сомнительна, имеет место значительная синонимика на родовом уровне.

## Глава 4. Морфо-анатомический очерк мермитид

Задачи систематики заключаются в выяснении сходств и различий единиц системы, т.е. таксонов различного ранга иерархической классификации. Этим путём устанавливается схема системы соподчинённых таксонов, отражающая реально существующие в природе отношения организмов (Родендорф, 1980).

Основная задача настоящей главы состоит в рассмотрении организации морфо-анатомических особенностей строения тела половозрелых мермитид в связи с функциональным значением их отдельных систем и органов.

Морфо-анатомическая структура паразитических организмов в значительной степени зависит от уровня их партимальности и условий сред обитания, в которых протекают паразитическая и внепаразитические фазы развития.

Пути становления мермитид как паразитических организмов определяют естественно и современное формирование их морфо-анатомической организации. По В.А.Догелю (1975) переход нематод к паразитизму оказывается возможным «...посредством приспособления к новым условиям жизни внутри случайно проглотившего их организма». Для мермитид пассивное (пероральное) заражение хозяев многими авторами рассматривается как вторичное, формирующееся в условиях ограниченного круга хозяев, а активный (перкутанный) путь заражения и направленный поиск хозяев – как первичное. Активное проникновение в хозяев возникло в процессе конкурентных отношений нематод и бактерий-сапротрофов. Чтобы конкурировать с быстротекущим разложением мёртвой органики бактериями, свободно живущие нематоды вынуждены были опережать их путём активного проникновения в полость тела первоначально больных, а затем ослабленных и даже здоровых особей беспозвоночных животных. Так как на поверхности своего тела предковые формы мермитид заносили в полость тела беспозвоночных бактерий, а способ пищеварения первоначально не соответствовал паразитическому образу жизни, вероятно наличие и полупаразитического этапа в становлении мермитид как полостных паразитов.

Преобладание пассивного пути становления паразитизма мермитид более характерно в водной среде. Здесь и сейчас сохраняется преимущественным пассивный способ заражения хозяев – заглатывание с

кормом парящих (во взвешенном состоянии) или прикрепленных к субстрату мало подвижных инвазионных личинок, проникающих затем в полость тела хозяина через стенку кишечника.

В почвенных горизонтах или на поверхности почвы логичнее предположить преимущество активного пути становления паразитизма мермитид. Здесь уже и в настоящее время преобладает активное проникновение паразита в полость тела хозяина, в процессе которого относительно более длинные (длина хвоста составляет значительную часть тела) инвазионные личинки перкутанно или через дыхальца проникают в полость тела хозяина, и сразу же после линьки образовавшаяся паразитическая личинка приступает к накопительному питанию. Среди почвенных мермитид пассивное проникновение в хозяев сформировалось только лишь у видов рода *Mermis*. Самки в период продолжительных тёплых дождей массово покидают почву, закрепляются на травянистой и иной низкорослой растительности, совершая змеевидные движения телом, откладывают яйца с полностью развитыми эмбрионами на поверхность растений. Яйца этих видов имеют прочную слабо прозрачную защитную оболочку с разнообразными по форме выростами (биссусами), служащими для надёжного прикрепления к растительности. Попадая в кишечник беспозвоночных с поедаемым растительным кормом, яйца быстро вскрываются под воздействием кишечных соков и освободившиеся инвазионные личинки уже активно через тонкие стенки кишечника проникают в полость тела хозяина. Древние народы степи, наблюдая массовое появление откладывающих яйца самок мермисов на растениях, слагали легенды о выпадении «дождя из змей», а о массовом выходе паразитов из хозяев говорили: «Саранча породила змею».

У мермитид в процессе эволюции сформировалось внекишечное пищеварение, как наиболее оптимальное при паразитизме в полости тела беспозвоночных животных.

Пищеварительная система полностью формируется в процессе эмбрионального развития и начинает работать вскоре после проникновения инвазионной личинки (Л-2) в полость тела хозяина (сразу же после третьей линьки и образования паразитической личинки-Л-3). Паразитическая личинка – единственная стадия развития, представляющая паразитическую фазу, в сравнительно сжатые сроки завершает своё развитие в полости тела хозяина. Учитывая выраженную полигостальность мермитид, стабильность

среды обитания первого порядка (полость тела беспозвоночных), широкой адаптивной радиации здесь ожидать не приходится, а, следовательно, и возможности использования морфо-анатомического строения паразитической личинки в целях диагностики остаются ограниченными.

В постпаразитической личинке идёт интенсивный процесс морфогенеза, да к тому же и завершается он в очень сжатые сроки. Защищённость личинки-4 во внешней среде обеспечивается слоем двойной кутикулы (личинки-3 и личинки-4), который сбрасывается одновременно при последней линьке на половозрелую особь. Поэтому её внутреннее строение очень изменчиво, за исключением размеров и формы хвостового шипика (бывшая хвостовая часть инвазионной личинки), на этой стадии развития уже полностью утратившего своё функциональное предназначение. Органы постпаразитической личинки представляют собой органы будущей половозрелой особи, находящиеся в процессе формирования. Отсюда строение органов на этой стадии развития в любой момент представляется в процессе формирования, а, следовательно, очень изменчиво и не может служить основой для целей диагностики.

Имаго мермитид являются абсолютными афагами. То есть функция имаго полностью исключает питание (оно уже завершено на предыдущей фазе развития) и ограничивается единственно обеспечением половой репродукции в открытой внешней среде. Адаптивная радиация обеспечивает процессы направляющие: разнообразные миграции в открытой внешней среде и естественное расселение; половую репродукцию (поиск брачных партнеров, спаривание, формирование половой продукции, яйцекладка); защита от биотических и абиотических факторов внешней среды и др. Учитывая, что имаго мермитид является ещё и самой продолжительной во времени стадией развития, значение особенностей её морфо-анатомического строения может рассматриваться как основа для построения системы этих паразитических червей.

#### **4.1 Форма, пропорции и размеры тела мермитид.**

Происхождение от гастротрих определило прежде всего мелкие размеры тела большинства нематод. Крупные нематоды всегда филетически вторичны. В целом для зоопаразитических нематод характерны тенденции к увеличению размеров тела (Догель, 1947).

Размеры и форма тела мермитид достаточно изменчивы (рис. 4.1).

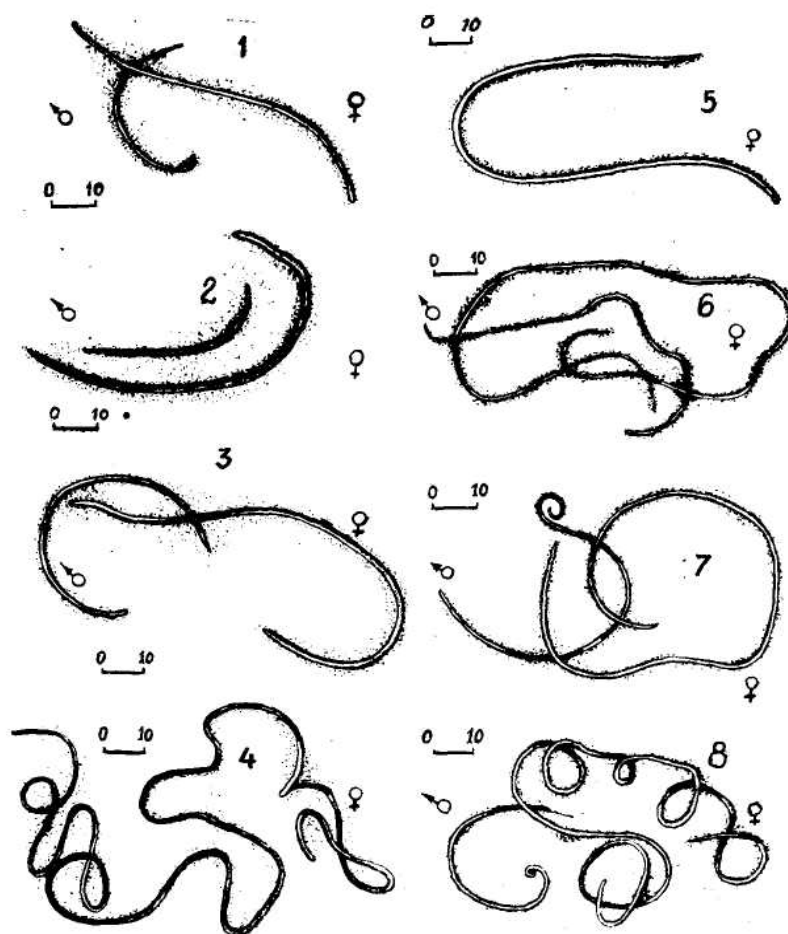


Рис. 4.1. Общий вид мермитид:

- 1 - *Terrormermis artyukhovskii* Khar., 1966;
- 2 - *T. brevis* Hagm., 1912; 3 - *Hexamermis stepposis* Art. et Khar., 1965;
- 4 - *H. albicans* Sieb., 1848; 5 - *Pheromermis ascaroides* Art. et Khar., 1971;
- 6 - *Psammomermis alechini* Art et Khar., 1965; 7 - *Amphimermis litoralis* Art. et Khar., 1971;
- 8 - *A. elegans* Hagm., 1912 (по Артюховскому, 1990).

Длина тела колеблется в очень значительных пределах: 3,8 мм (самцы *Terrormermis brevis*) – 420 мм (самки *Hexamermis albicans*), т.е. разница составляет более чем в 100 раз. Диаметр на середине тела у тех же самцов *T. brevis* достигает 0,112 мм, а у самок *H. albicans* – 0,220 мм; это уже менее значительная разница, т.е. в пределах только 2-х раз. Подобные параметры придают телу мермитид выраженную нитевидную форму. При этом можно отметить следующие закономерности:

1. Самцы мермитид всегда мельче самок.
2. По длине тела самки различных видов отличаются более существенно (1,8 – 11,1 раза); пределы колебания самцов менее выражены (1,2 – 7,4 раза).
3. Диаметры на середине тела колеблются в меньших пределах: 0,077 мм (самцы *Psammotermis alechini*) – 0,220 мм (самки (*Nexatermis albicans*); т.е. примерно в 3 раза.
4. Колебания размеров тела в пределах вида менее значительны, чем между отдельными видами.
5. Чем меньше диаметр на середине тела этих червей, тем в больших пределах колеблется их длина.
6. В крупных хозяевах вырастают и больших размеров паразиты.
7. С увеличением интенсивности заражения хозяев паразиты закономерно измельчаются.

Из других внешних характеристик мермитид можно выделить следующие:

1. Передние концы тела обычно слегка конусообразные, закруглённые; задние – тупо закруглённые, но у отдельных видов обнаруживается и явное сужение (до заострённых).

2. Внутренняя головная капсула гомо- или гетероцефальная, разделённая в спинно-брюшном направлении на 2 половины. Апикальная вершина головы при терминальном расположении рта имеет радиальную симметрию, а при смещении ротового отверстия на вентральную сторону – билатеральную симметрию.

3. Тело белое, иногда слегка окрашенное (розоватое, зеленоватое, желтоватое и др.) под цвет гемолимфы насекомого-хозяина. По мере расходования жировой ткани тело становится сероватым, прозрачным, с хорошо просматривающимися органами внутреннего строения.

4. Тело мермитид в почве обычно находится в состоянии спирали или клубка различной степени рыхлости. Чем суше почва, тем в более плотный клубок сворачивается червь. Постоянно «перетекая» в пределах клубка, мермитиды формируют вокруг себя небольшие, соответствующие размеру клубка, почвенные колыбельки, позволяющие им сохранять влагу или избегать высыхания (рис. 4.2). В воде обычно более мелких размеров мермитиды, плотных клубков не образуют и находятся в расслабленном, вытянутом (слегка изогнутом) состоянии. Задний конец тела самцов чаще

бывает подвёрнут, и всё тело червя в этом случае образует вид «запятой». В рыхлых лёгких почвах основанием для образования клубка могут служить тонкие корешки растений, вокруг которых сохраняется определённая влажность; мермитиды рефлекторно оборачиваются вокруг обнаруженных на своём пути других экземпляров этих червей.



Рис. 4.2. Клубок мермитид в почвенной колыбельке

5. Клубки содержат, как правило, ряд особей, обычно самку и несколько самцов. Клубки могут состоять из особей одного вида и разных видов. Последние обычны для зимнего времени, когда локомоторная подвижность мермитид резко снижается. Поступление атмосферной влаги или от таяния снега ведёт к распадению многовидовых клубков. Наиболее массово клубки мермитид формируются у пределов плотных горизонтов почвы, где черви находят оптимальные условия увлажнения и встречаются с механическим препятствием на пути дальнейшего проникновения вглубь почвы.

Таким образом, уже размеры тела могут широко использоваться при диагностике мермитид. «Резкое различие в размерах может послужить отличной подсказкой, что следует поискать других отличий, и часто такие отличия находятся» (Филиппьев, 1934).



## 4.2. Кутикула

Кутикула – полифункциональная живая ткань. К основным её функциям относятся: опорные, защитные, связанные с обменом веществ между внутренней жидкостью псевдоцеля и внешней средой. Естественно, что строение кутикулы, её функции имеют существенные различия по отдельным стадиям развития мермитид. В настоящем разделе нас интересует строение кутикулы именно половозрелых особей мермитид на предмет оценки возможности использования этого признака с целью диагностики.

Изученность строения кутикулы мермитид нельзя считать достаточной. Боле или менее на профессиональном уровне этим вопросом занимались Ф.Дюжарден (F.Dujardin, 1842), Де Ли (Lee, 1970) и ряд других исследователей; обычно же исследования в этом направлении фрагментарны.

По имеющимся данным можно представить следующий общий план строения кутикулы мермитид (рис. 4.3). По А.К.Артюховскому (1990) в кутикуле половозрелых мермитид можно выделить «...экзокутикулу, состоящую из прозрачной мембраны (эпикутикулы) и коркового слоя (кортекса), слоя перекрещивающихся волокон и толстого гомогенного матрикса, который отделяется от кутикулы (гиподермы) тонким базальным слоем с мембраной». Анализируя строение кутикулы у представителей разных родов мермитид А.К.Артюховский (1990) отмечает, что мермитиды, обитающие в чернозёмах, чернозёмовидных, тёмно-серых лесных почвах и паразитирующие в личинках беспозвоночных, ведущих наземный образ жизни (*Mermis*, *Hexameris*, *Amphimeris*), имеют в кутикулах хорошо развитый слой перекрещивающихся волокон, а также мощный слой мышечных волокон. Виды, обитающие в лёгких супесчаных и песчаных почвах и паразитирующие в личинках, не выходящих на поверхность почвы, имеют в кутикуле очень слабый слой перекрещивающихся волокон (*Psammomermis*, *Amphidomermis*). У многих пресноводных видов и родов перекрещивающиеся фибриллярные слои неясны, но вероятно, что они существуют, хотя из-за особенностей своего строения неразличимы под световым микроскопом (Рубцов, 1977).

Следовательно, в настоящее время представляется возможность в диагностических целях использовать лишь наличие, а скорее степень выраженности перекрещивающихся волокон в кутикуле различных видов мермитид.

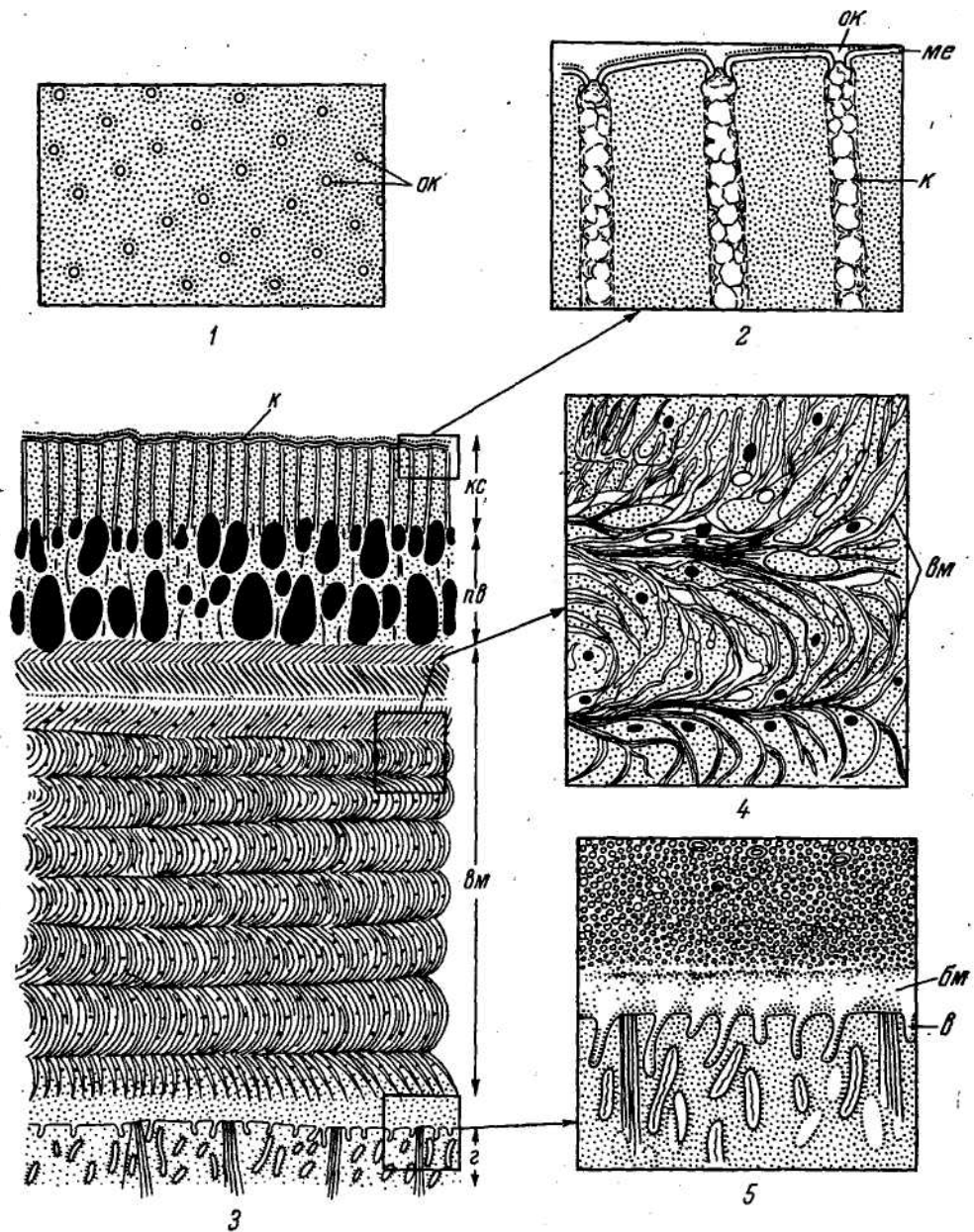


Рис. 4.3. Кутикула *Mermis nigrescens* (по электронным микрофотографиям): 1 - кутикула снаружи, с отверстиями ( x 30000); 2 - каналы кутикулы на поперечном срезе (x 60000); 3 - общая схема строения кутикулы; 4 - фибриллярная сеть матрикса (x 11500); 5 - поперечное сечение кутикулы в области базальной мембраны (x 27300); бм - базальная мембрана; в - выросты базальной мембраны в гиподерму; вм - волокнистость матрикса; г - гиподерма; к - канал в кутикуле; кс - кортекс; ме - мембрана эпикутикулы; ок - отверстие кутикулы; пв – перекрестная волокнистость под кортексом (по фотографии: Lee, 1970).

### 4.3. Гиподермальные валики

Гиподерма залегает под кутикулой; она включает субкутикулярный слой, лежащий между кутикулой и соматической мускулатурой, а также продольные утолщения субкутикулы, тянущиеся вдоль всего тела нематоды. Этот субкутикулярный слой без резких границ переходит в ткань продольных утолщений. Для обозначения рассматриваемых утолщений используются наименования: «продольные поля», «продольные линии», «гиподермальные поля», «гиподермальные хорды». Поскольку гиподермальные утолщения представляют собой объёмные образования, характеризующиеся определёнными размерами (шириной и толщиной) А.К.Артюховский (1990) по аналогии с Ю.К.Богоявленским предложил термин «гиподермальные (продольные) валики».

К настоящему времени нематодологии пришли к заключению, что гиподерма нематод выполняет следующие функции:

1. Поддерживает соматическую мускулатуру и нервные стволы.
2. Продуцирует кутикулу.
3. Является местом накопления запасных питательных веществ (жира и гликогена).
4. Служит барьером, задерживающим вредные для гельминта вещества.

Мнение о том, что выделения железистых клеток гиподермальных валиков принимают активное участие в процессе внекишечного питания путём начальной диссоциации жировых клеток и гемолимфы хозяина, поступающих затем через кутикулу гельминта в его псевдоцель (Рубцов, 1977) остаётся экспериментально не подтверждённым.

У мермитид гиподермальных валиков бывает 8 – 6 – 4 – 2 (рис. 4.4). Наиболее распространены мермитиды с шестью гиподермальными валиками: 2 латеральных, 2 сублатеральных, 1 дорсальный и 1 вентральный. При этом субдорсальные валики сдвигаются с дорсальным, сливаясь с ним; латеральные также смещаются дорсальнее. Дорсальные мышечные поля несколько шире сублатеральных и вентральных. При наличии 8 гиподермальных валиков они располагаются строго симметрично: 2 латеральных, 2 медиальных, 2 субвентральных и 2 субдорсальных. Каждый латеральный валик равноудалён от дорсального и вентрального, при этом мышечные поля на середине тела являются одинаковой ширины. Мермитиды

с четырьмя гиподермальными валиками имеют 2 латеральных и 2 медиальных; субдорсальные и субвентральные валики у них отсутствуют.

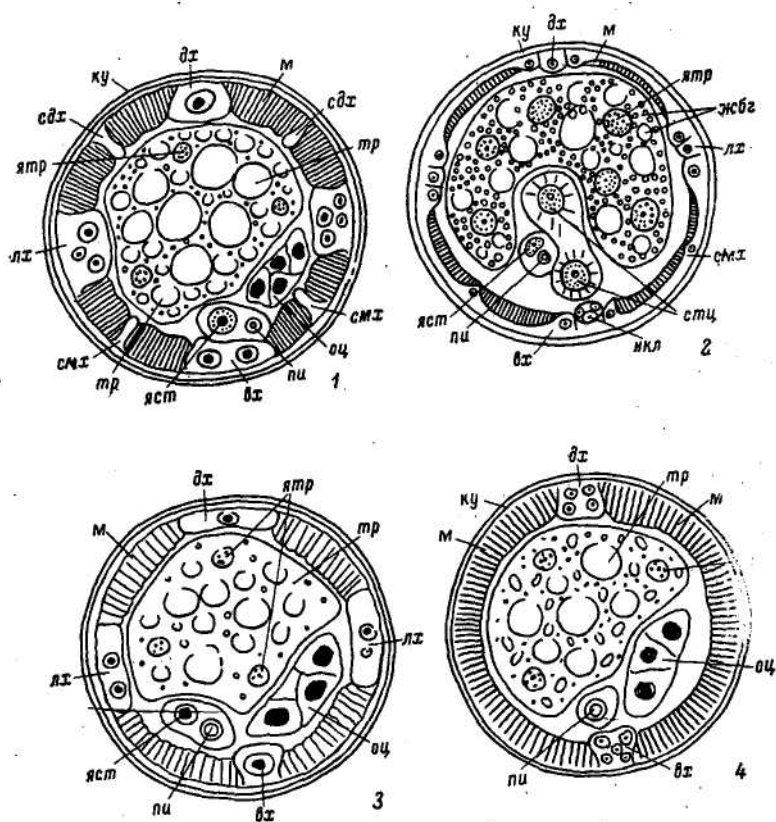


Рис. 4.4. Схема расположения продольных валиков и продольной мускулатуры на поперечных срезах:

1 - роды с 8; 2 - роды с 6; 3 - роды с 4; 4 - роды с 2 гиподермальными валиками (По: Рубцов, (1977)).

Несмотря на неоднозначность мнений, в настоящее время большинством мермитологов число гиподермальных валиков рассматривается как диагностический признак родового ранга.

Что же касается числа железистых клеток на гиподермальных валиках, характера их расположения, величины, то какой-либо системы (классификации) к настоящему времени не создано. Включение этих характеристик в описание видов вносит путаницу в диагностику мермитид, так как многие известные и широко распространённые виды не содержат в своих дифференциальных диагнозах этих данных. Выделение новых видов по рассматриваемому признаку в сложившейся ситуации не правомочно, тем

более, что функциональную роль железистых клеток, направление их эволюции, адаптивной радиации ещё только предстоит исследовать.

#### **4.4. Нервная система мермитид**

Нервная система нематод, паразитирующих в беспозвоночных, несмотря на их многообразие и повсеместное распространение, почти не подвергалось изучению (Богоявленский и др., 1974). Описание кожно-нервно-мышечного мешка мермитид выполнено Раутером (Rauter, 1906) для одного единственного вида – *Hexameris albicans* (Sieb., 1848).

Установлено, что в переднем отделе тела вокруг пищевода сконцентрированы головные ганглии, объединяющиеся эзофагеальным нервным кольцом. От кольца к губам направляются головные папиллярные нервы. От нейронов латеральных головных ганглиев также по направлению к головному кольцу отходят парные амфидальные нервы. От нервного кольца назад отходят продольные соматические нервные стволы, залегающие либо в ткани гиподермальных валиков, либо непосредственно в гиподерме. Строение нервного аппарата хвостового отдела тела самцов значительно сложнее, чем у самок. Усложнение происходит за счёт присутствия генитальных чувствительных сосочков и соответствующих им ганглиев.

Не изученной остаётся роль нервной системы в регуляции экскреторной функции кожных желез и их дериватов; роль нервного аппарата в исполнении функции внекишечного пищеварения и в целом функции питания путём всасывания питательных веществ через покровные ткани и многое другое.

Естественно, что при подобном уровне изученности, использование строения нервной системы мермитид с целью диагностики и построения системы отряда на данном этапе представляется невозможным.

#### **4.5. Органы чувств (папиллы и амфиды)**

Органами осязания у мермитид являются папиллы: на голове – головные, а у клоаки самцов – половые. Они имеют вид конусовидных бугорков – «сосочков», слегка возвышающихся над поверхностью тела.

Число головных папилл у мермитид может быть от 4 до 10 (рис. 4.5). нормальное, наиболее обычное число головных папилл – 6, а в них 16 сенсилл, по 2 в латеральных и по 3 в остальных дорсо- и вентральных.

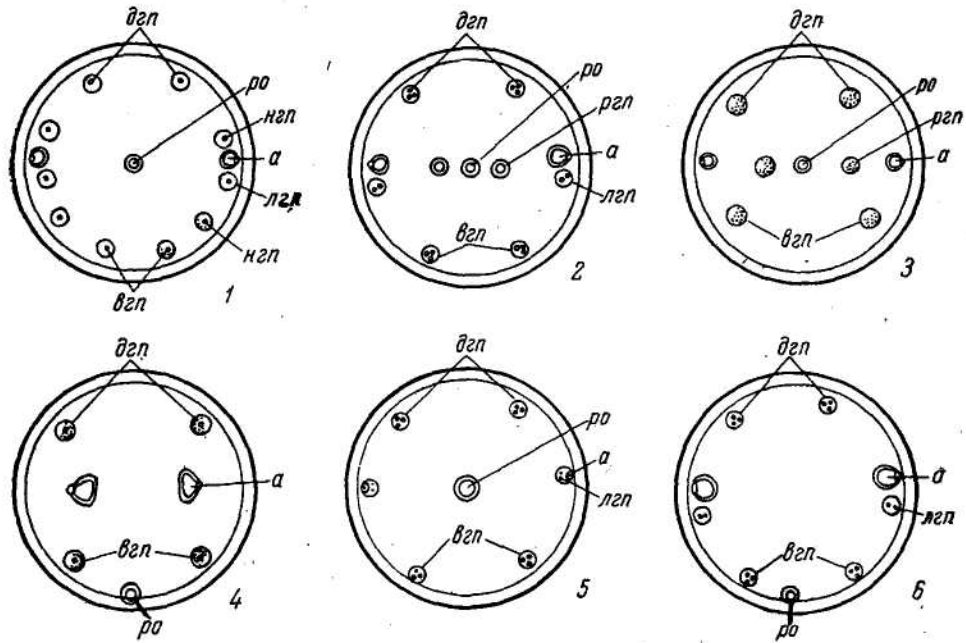


Рис. 4.5. Схема расположения ротового отверстия, папилл и амфидов у Decameris (1), Octomeris (2), Mermis (3), Allomeris (4), Ovomeris (5), Gastromermis (6) и большинства родов сем. Mermithidae. (по Рубцову, 1978).

А.И.Рубцов (1977) считает, что в подобном числе и расположении папилл и сенсилл можно усматривать исходную схему расположения щетинок нематод спереди на головной капсуле: две сенсиллы в боковых папиллах возникли в результате слияния внутренних и наружных губных щетинок (папилл), а три в дорсо- и вентральных возникли путём сближения и объединения дорсо- и вентральных внутренних и наружных губных плюс головных щетинок. Этот же автор допускает, что уменьшение (до 1) или увеличение (иногда до 5 – 6 и более сенсилл в 6 папиллах) следует признать вторичными ароморфными признаками. Ещё более существенно и очевидно также вторичное уменьшение числа папилл до 4 (у родов Tetromermis? Pseudomeris и Allomeris) или до 4+2 (2 дорсо- и 2 вентральных) + 2 латеральные (у Mermis nigrescens). Эти признаки, как считает автор, хотя и плезиоморфные, но безусловно результат длительного сосуществования паразита и хозяина и имеют важное таксономическое значение.

Известно, что не у всех мермитид сохраняется доминирующий план: 6 папилл с 16 сенсиллами. У мермитид реализуется ещё 4 возможности: 6+2; 4+2; 4 и 10 папилл. Наряду с предположениями о рудиментации существуют и иные толкования этих явлений (Рубцов, 1977). Латеральная внутренняя

губная сенсилла могла трансформироваться в околотротовой чувствительный пояс, как это наблюдается с особой отчётливостью у рода *Aguaemermis* и менее явственно у других. Наружная губная сенсилла могла слиться с амфидами (Steiner, 1929). Так у рода *Hexamermis* латеральные папиллы сильно сближены с амфидами, точнее – амфиды почти объединены с папиллами. Какова бы не была трактовка эволюционных трансформаций и перемещений 16-ти исходных нематодных сенсилл у мермитид, тот факт, что определённое число и расположение головных папилл сопровождается своеобразием во всей организации группы видов и родов – очевиден.

У ряда родов отмечаются шейные сенсиллы, нередко также называемые папиллами. У видов рода *Hexamermis* они более или менее отчётливы. Это конические выпячивания из гиподермы в кутикулу, иногда переходящие в сенсилообразные окончания, возможно, гомологичные шейным щетинкам нематод.

Головные папиллы у мермитид могут быть слабо выраженными или явственными, в соответствии с чем голова может быть гомоцефальной или гетероцефальной (апикально разделена на правую и левую половины); могут быть тупоконечными (закруглёнными) или приострёнными; по форме в виде овальных бугорков, конусовидные, пальцевидные, иногда существенно расширяющиеся к вершине (булавовидные) (рис. 4.6). Снаружи, как правило, без кутикулярного возвышения, редко с выпуклостью, иногда с воронкой против сенсилл. Эти признаки имеют существенное диагностическое значение, поэтому не допускается лишь схематическое изображение головных папилл, фиксирующее только их количество и местоположение.

Особенности строения и расположения половых папилл будут рассмотрены при характеристике половой системы самцов мермитид.

Амфиды, или хеморецепторы (боковые органы) у мермитид расположены по бокам головы. Боковое положение амфид для нематод считается первичным (Парамонов, 1962). Хеморецепторная функция амфид у нематод в целом ни у кого не вызывает сомнения. Амфиды всегда имеют полость, в которой разветвлён мощный нерв, что вполне соответствует обонятельному органу. Нематоды с полной очевидностью (экспериментально доказано, см. А.А.Парамонов, 1964) реагируют на химические вещества. У имаго мермитид, являющихся абсолютными афагами, хеморецепторная функция амфид лежит в основе этологической репродуктивной изоляции,

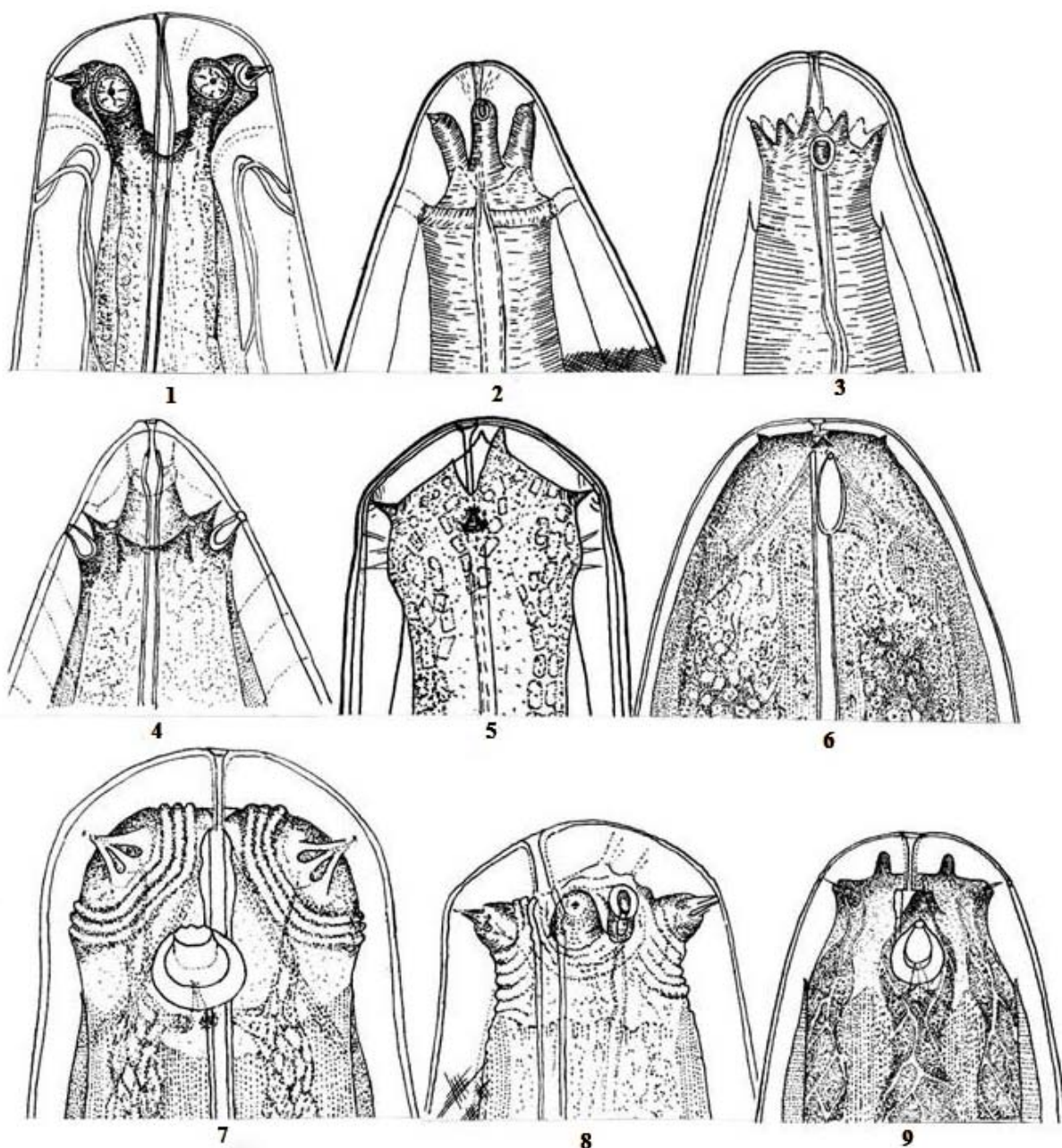


Рис. 4.6. Разнообразие форм головных папилл (бугров) у мермитид:  
 1 – булавовидные (*H. albicans* Siebold, 1848); 2 – пальцевидные удлинённые (*H. stepposis* Art. et khar., 1965); 3 – конусовидные с закруглённой вершиной (*Decamermis* sp.); 4, 5, 6 – конусовидные с заострённой вершиной (*T. brevis*, Hagm., 1912; *Mermis* sp; *Psammomermis* sp.); 7 – подушковидные (*Melolonthinimermis* sp.); 8, 9 – овальные (*Artjuhovskimermis* sp., *Oesophagomermis* sp.).



исключающей массовую межвидовую гибридизацию в природной среде. Крайз (Kreis, 1934) считает, что амфиды имеют двойную функцию – хоморецепторную и экскреторную. А.А.Парамонов (1951, 1954, 1962) также придерживается этой точки зрения, подчёркивая, что амфиды и фазмиды – гомодинамные органы: «...амфиды и фазмиды железистого типа в равной мере имеют полость, в которой разветвлён нерв. Это как бы обесценивает аналогию полости амфиды с обонятельной, но, с другой стороны, находит своё объяснение в том, что и амфиды и фазмиды связаны с соответствующей кожей железой».

По форме амфиды мермитид многообразны, но все они относятся к типу карманообразных (в соответствии с классификацией И.Н.Филиппева, 1921) (рис. 4.7). Наружные отверстия амфидов могут быть широкими и овальными, поровидными, щелевидными и др.

Общие размеры амфидов мермитид варьируют в довольно широких пределах. Относительно размеров головных папилл и диаметра тела у шейной перетяжки их можно разделить на три группы (рис. 4.8 – 4.9): мелкие (мельче размеров головных папилл); средние (соизмеримые с размерами головных папилл или незначительно их превосходящие по высоте и диаметру); крупные (значительно превосходящие размеры головных папилл и приближающихся по ширине к диаметру тела у шейной перетяжки). В последнем случае собственно амфиды и образуют сужение диаметра переднего конца тела, т.е. так называемую «шейную перетяжку».

Обычно амфиды располагаются ниже уровня головных папилл, но для мермитид свойственна и гетеротопия (смещение в сторону губ), что рассматривается как адаптация к условиям почвенной среды (рис. 4.8). В связи с этим выделяются следующие уровни расположения амфидов: существенно ниже головных папилл; непосредственно под кругом головных папилл (у их основания); в кругу головных папилл (строго на их уровне); непосредственно на теле головных папилл; выше уровня головных папилл. Для водных видов мермитид характерно расположение амфид у шейной перетяжки. Преобладают чашевидные и овально-округлые амфиды с широким латерально приплюснутым отверстием. У некоторых видов (*Mesomermis formosa*, Coman, 1961) выделяется наружная складка, объединяющая отверстия обоих амфидов. Эволюция амфид водных видов мермитид направлена в сторону увеличения их размеров при сохранении положения у шейной перетяжки (ниже круга головных бугров) (рис. 4.9).

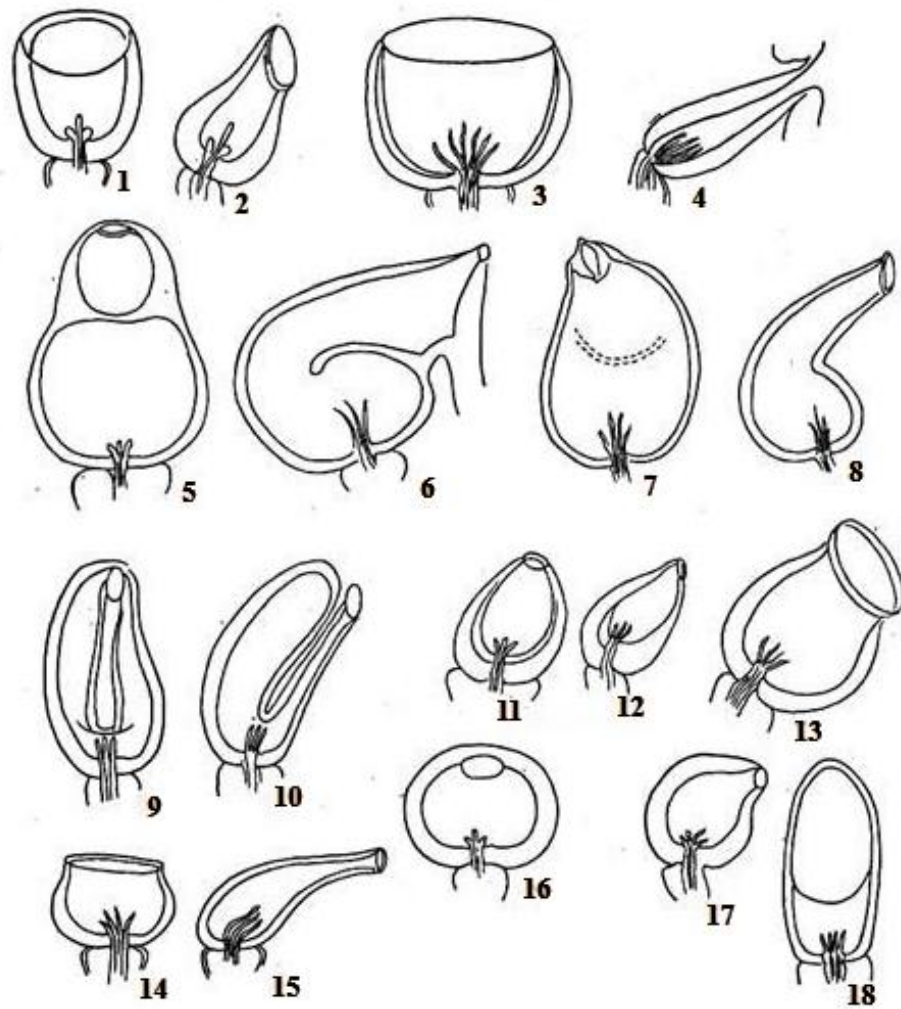


Рис. 4.7. Основные формы амфи́дов (по Рубцов, 1977):

1, 2 – овально-округлые у *Isotermis rossica* (1 - латерально, 2 - дорсально);  
 3, 4 - чашевидные, латерально приплюснутые у *Lanceimermis austriaca*;  
 5, 6 - двухкамерные у *Limnomermis styophili*; 7,8 – овально-колбовидные у  
*Gastromermis boophthorae*; 9, 10 - V-образно изогнутые, колбовидные у  
*Gastromermis aquatilis*; 11, 12 - яйцевидные, с мелким отверстием у  
*Bathymermis brevicauda*; 13 - округлые, с крупным отверстием у *Brevimermis*  
*rosea*; 14, 15 - чашевидные, латерально приплюснутые у *Lanceimermis*  
*lanceicarpa*; 16, 17 - округлые у *Limnomermis* spp.; 18 – вытянуто-овальные,  
 крупные у *Abathymermis* spp. (3, 5, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18 - сбоку, 4, 6, 8, 10,  
 12, 15, 17 - сверху).

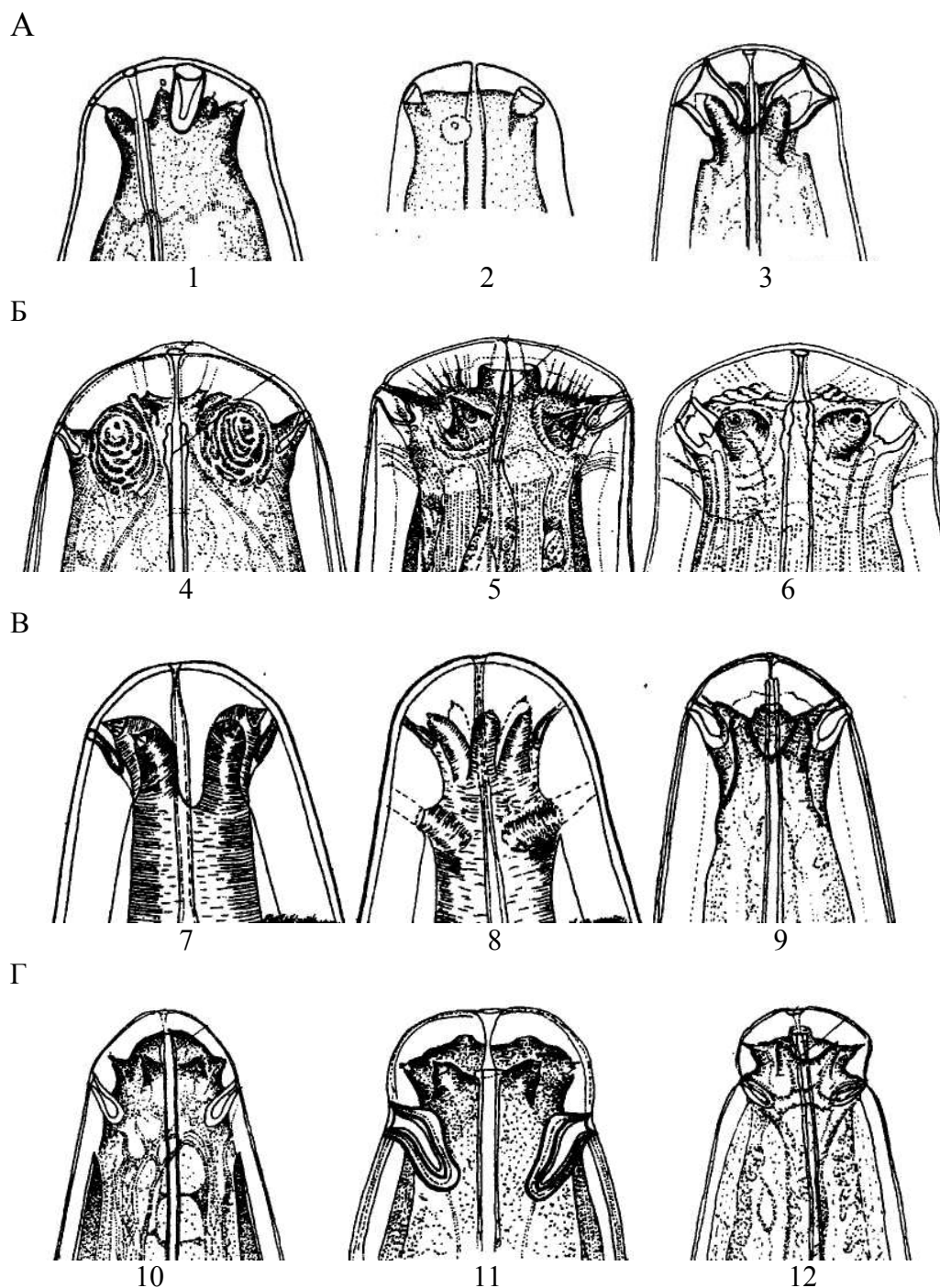


Рис. 4.8. Местоположение и форма амфид у почвенных видов мермитид:

А. Расположение амфид выше круга головных бугров (1- *Allomermis trichotopson*, Steiner, 1925; 2 – *Thaumamermis cosgrovei*, Poinar, 1981; 3 – *Artyukhovskimermis khartschenkovi*, Popov, 1981;

Б. Расположение амфид в кругу головных бугров (4 – *Melolontinimermis* sp.; 5 – *Amphibiomermis* sp.; 6 – *Art. longispicula*, Popov, 1978);

В. Расположение амфид ниже круга головных папилл (7 – *Hexamermis albicans*, Sieb., 1848; 8 – *Hexamermis stepposis* Art. et Khar., 1965; 9 – *Terromermis* sp.);

Г. Расположение амфид у шейной перетяжки (10 – *Eurymermis krasnitsky*, Art. et Khar., 1965; 11 – *Psammomermis pologenzevi*, Popov, 1978; *Commanimermis* sp.).

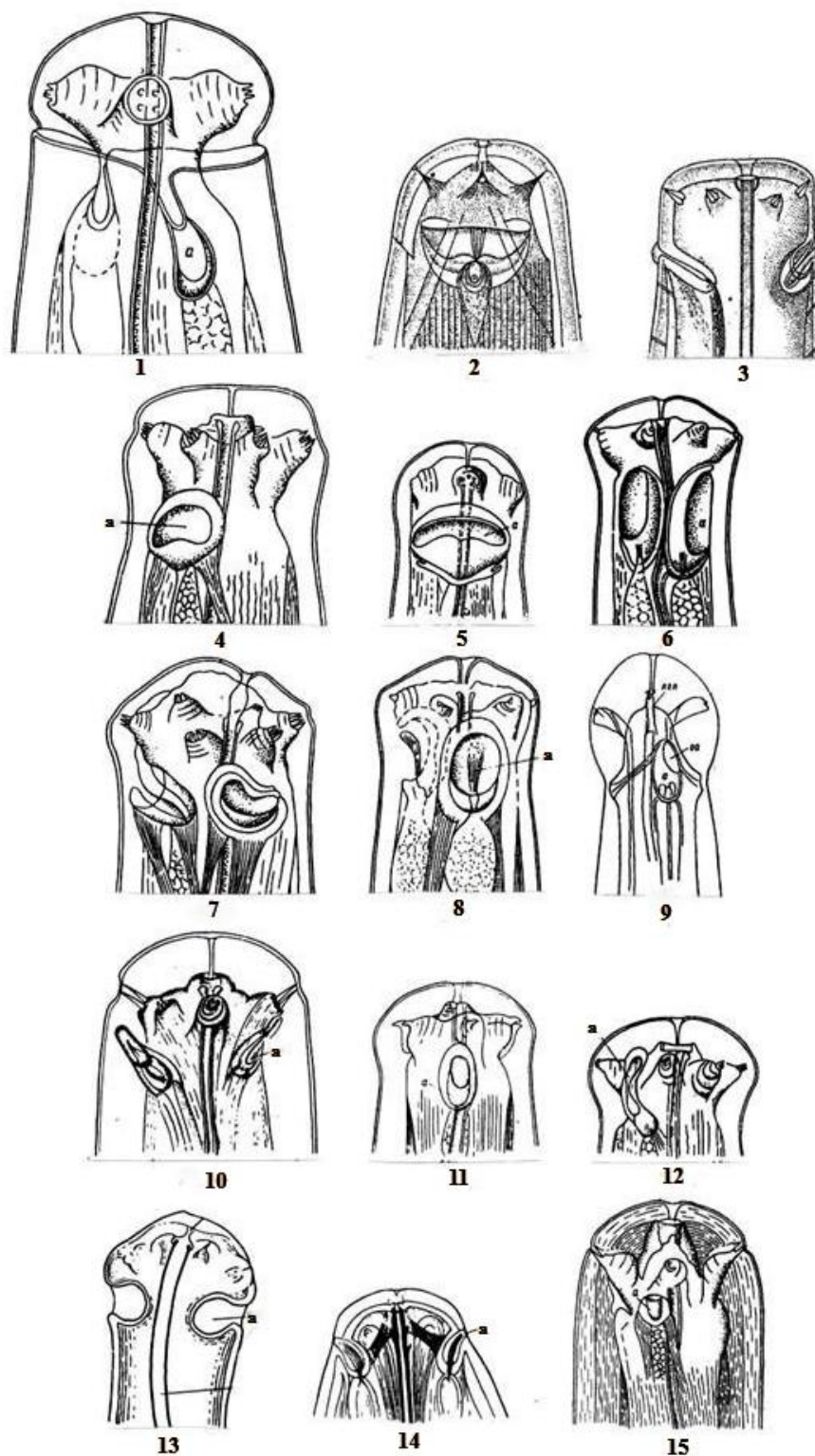


Рис. 4.9. Форма и расположение амфид у водных видов мермитид:  
 1- *Mesomermis Formosa*, Coman, 1961; 2 – *Amphidomermis tenuis* Hagmeier, 1912; 3 - *Amphidomermis tenuis* Hagmeier, 1912 (вид сбоку); 4 – *Mesomermis bitruncata* Coman, 1961; 5 – *Spiculimermis acuta*, Coman, 1961; 6 – *Abathymermis arenaria*, Coman, 1961; 7 – *Gastromermis serbuni*, Coman, 1961; 8 – *Hydromermis dacica*, Coman, 1961; 9 – *Capitomermis crassiderma*, Rubzov, 1978; 10 – *Phreatomermis bihirica*, Coman, 1961; 11 – *Quadrimermis coramnica*, Coman, 1961; 12 – *Isomermis herculanensis*, Coman, 1961; 13 – *Limnomermis borealis*, Steiner, 1932; 14 – *Pseudomermis aorista*, Steiner, 1919; 15 – *Strelkovimermis viridipenis*, Coman, 1961.

Из общих закономерностей, характеризующих уровни этого органа хеморецепции можно выделить следующее:

1. Почвенные виды мермитид имеют, как правило, относительно более мелкие размеры амфидов со щелевидными или поровидными наружными отверстиями. Гетеротопическое перемещение амфидов – адаптация, обеспечивающая перемещение мермитид в ограниченном пространстве почвы. Мелкие самцы почвенных видов мермитид, по сравнению со значительно более крупными самками, отличаются заметно более крупными амфидами, что даёт им преимущество при составлении брачных пар. Активное использование хеморецепции, видимо, ограничивается пределами многовидовых клубков мермитид, составление которых в условиях почвы является безусловным рефлексом и осуществляется в процессе вертикальных миграций.

2. Самцы мермитид из временных водоёмов и водотоков также имеют тенденцию к увеличению амфидов по сравнению с самками, но уже не так выраженную, как у предыдущей группы. Расположены амфиды обычно непосредственно под кругом головных бугров (папилл).

3. Высокая подвижность половозрелых особей в водной среде требует иной, более быстрой реакции на химические стимулы. К тому же в этом случае подвижны не только мермитиды, но и среда. В связи с этим формируются значительно более крупные амфиды, обычно бочонковидные, бокало- или чашеобразные, т.е. имеющие широкое овальное наружное отверстие расположены они, как правило, у шейной перетяжки, но не выше круга головных бугров. По размерам амфиды чаще равновеликие у самцов и самок, но возможно и преобладание самок по этому признаку. Следовательно, самцы и самки водных видов с одинаковой энергией участвуют в составлении брачных пар.

Таким образом, местоположение амфидов и их расстояние от латеральных папилл, относительные размеры, форма, характер наружного отверстия – характерные признаки родов мермитид. Относить их к видовым признакам неправомерно, так как они имеют явную адаптивную направленность.

*Фоторецепторы.* Как отмечает А.К.Артюховский (1990), ссылаясь на Н.Кобба (Cobb, 1926, 1929), у представителей рода *Mermis* в качестве фоторецепторов, способных воспринимать различную степень освещённости, следует рассматривать скопление пигментных клеток оранжево-красного или

коричневого цвета, расположенных позади головы, у шейного сужения. Эти пигментные клетки имеются только у половозрелых самок рода *Mermis*, откладывающих яйца на поверхности травянистых растений утром по росе или во время дождя. В момент яйцекладки самка обвивает задним концом тела растение головной конец тела при этом остаётся свободным и совершает колебательные движения в направлении света. Пигмент легко растворяется под воздействием консервирующих жидкостей, однако сами клетки остаются чётко выраженными.

#### 4.6. Пищеварительная система

Рассматривая пищеварительную систему мермитид, следует снова напомнить, что в фазе половозрелых особей они являются абсолютными афагами. Афагия имаго ведёт к существенной однотипности редуцированных органов пищеварения. Сказанное прекрасно иллюстрируется схемой провизорной гомологизации стомы и рабдионов у неспециализированных форм свободных нематод и мермитид (рис. 4.10).

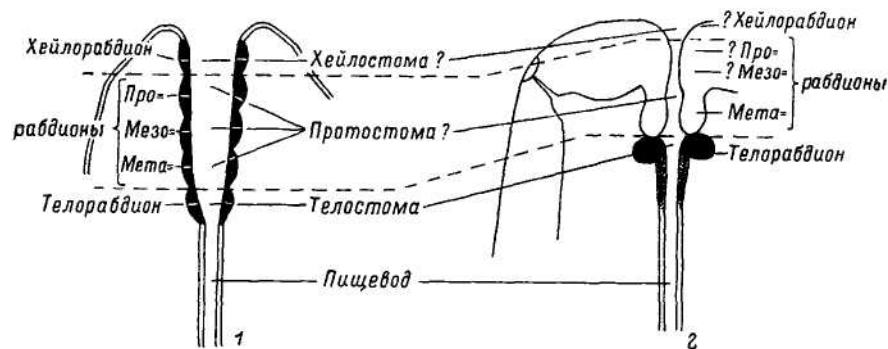


Рис. 4.10. Провизорная гомологизация стомы и рабдионов у неспециализированных форм свободных нематод (1) и мермитид (2) (По: Рубцов, 1977).

Из рисунка следует, что у мермитид (некоторых видов) различим лишь телорабдион.

А.К.Артюховский (1969) обращает особое внимание на строение стомы. Согласно И.Н.Филипьеву (1934), в составе стомы половозрелых мермитид он выделяет вестибулум (узкую трубковидную полость, проходящую от ротового отверстия через покровы головы до начала пищевода) и ротовую капсулу («... переднее расширение пищеводной

трубки, кутикула которой иногда сильнее хитинизирована или иным способом отличается от кутикулы пищевода далее кзади»). При отсутствии переднего расширения пищевода ротовая капсула может хорошо отграничиваться от пищеводной трубки заметным утолщением кутикулярных стенок с образованием особого кантика рабдиона или без него. Подтверждение того, что в стому следует включать расширенную переднюю часть пищеводной трубки А.К.Артюховский иллюстрирует рисунками головных концов *Plectus* и *Panagrodontus* (рис. 4.11), на которых изображена ротовая полость и начало мышечного пищевода нематод.

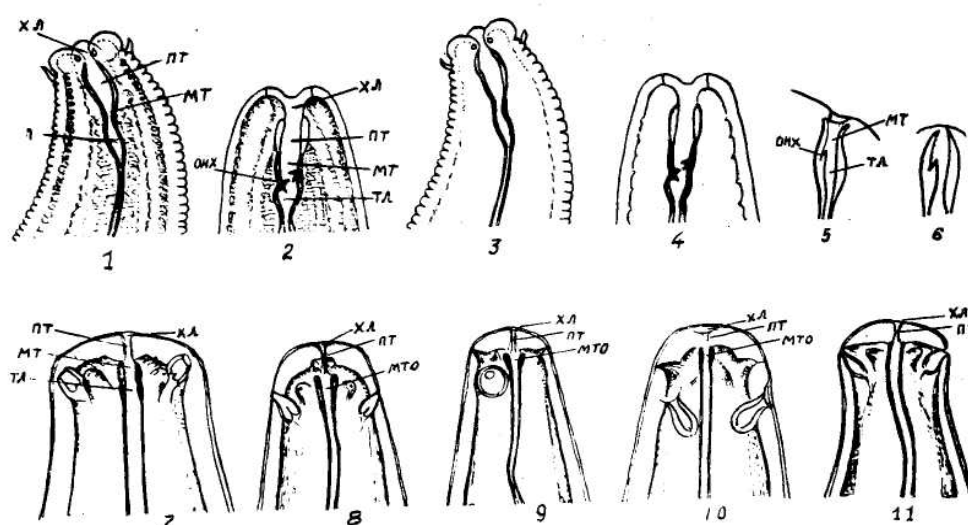


Рис.4.11. Стомы плектид, панагролаймид и мермитид:

1 - стома *Plectus parietinus* Bastian, 1865 [по Andrassy, 1958 ]; 3 - то же без мышечной ткани пищевода; 2 - стома *Panagrodontus armatus* Thorne (по Thorne, 1937); 4 - то же без мышечной ткани пищевода; 5 - 11 - стомы мермитид: 5 - *Diximermis peterseni* Nickle (по Nickle, 1972); 6 - *Perutilimermis culicis* Nickle (по Nickle, 1972); 7- *Artyukhovskimermis longispicula* Popov (по Попову, 1977); 8 - *Melolonthinimermis popovi* Artyukhovsky (по Артюховскому, 1978); 9 - *Paramermis lepnevae* Filipjev (по Филиппеву, 1933); 10 - *Romanomermis iyengari* Welch (по Welch, 1964); 11 - *Amphibiomermis kirjanovae* Pol. et Art. [по Положенцеву, Артюховскому, 1958]; хл - хейлостома, пт - протостома (промезостома), мт - метастома; тл - телостома; мто - метателостомный отдел, онх - онхостиль (по Артюховскому, 1990).

Автор приходит к выводу, что в составе стомы мермитид следует различать хейлостому, длинный или короткий протостомный цилиндр (ротовая трубка – по Г.Хагмейеру), вестибулум – по И.Н.Филиппеву и метателостомный отдел (ротовая капсула – по И.Н.Филиппеву). Выделяется группа видов мермитид, у которых ротовая капсула не выражена и её кутикулярные стенки ничем не отличаются от пищеводной трубки (рис. 4.11, 11). Именно эту группу мермитид имел в виду И.Н.Филиппев (1934),

писавший, что «... при наличии трубкообразной ротовой капсулы можно говорить даже об её полном отсутствии, если кутикула её не отличается от кутикулы пищевода». Таким образом, идёт дальнейшее редуцирование стомы, в данном случае она представлена только хейлостомой и протостомной трубкой (ротовая трубка – по Г.Хагмейеру). Форма хейлостомы у разных видов варьирует, и её границу А.К.Артюховский (1990) рекомендует устанавливать на уровне ротовой воронки.

Ротовое отверстие у мермитид терминальное или смещённое на вентральную сторону. Терминальное расположение ротового отверстия первично. У видов одного рода оно может несколько варьировать (в пределах, характерных для рода).

Пищевая трубка к заднему концу постепенно сужается, и её диаметр становится заметно меньше. По длине пищевода выделяются три группы мермитид (Артюховский, 1990):

1. Виды с коротким пищеводом, простирается не более, чем на  $\frac{1}{3}$  длины тела (*Mermis*, *Terrormermis* и др.).
2. Виды с пищеводом средней величины, длина которого достигает от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  длины тела (*Amphimermis* и др.).
3. Виды с длинным пищеводом, достигающим основания спикул (*Eurymermis*, *Romanomermis*, *Oesophagomermis* и др.).

Различия в длине пищевода рассматриваются как родовые таксономические признаки мермитид.

Предполагается, что функции стомы, судя по слепому концу пищеводной трубки, связаны с выделением секрета железистых клеток, каналы которых выделяются в стому.

Для диагностики половозрелых мермитид рассмотрение особенностей строения других органов пищеварительной системы, функционирующих на стадии паразитической личинки, не имеет смысла. Следует лишь напомнить, что трофосома (средняя кишка) представляет собой замкнутый мешок, состоящий из отдельных камер, разделённых тонкими мембранами. В течение паразитической фазы развития средняя кишка плотно заполняется жировыми и белковыми гранулами, которые затем расходуются в процессе жизнедеятельности постпаразитической личинки и половозрелой особи. В связи с тем, что у половозрелых особей, расходующих запасы жирового тела, форма переднего и заднего концов трофосомы, удаление её от вершины



головы и конца хвоста постоянно изменяется, использовать эти признаки в целях диагностики нецелесообразно.

#### 4.7. Выделительная система

У мермитид, как полостных паразитов беспозвоночных, продукты метаболизма не выделяются в гомоцель хозяина; они накапливаются в камерах средней кишки в виде кристаллических включений. Ренета у мермитид обычно отсутствует и сохраняется как рудимент её выводного канала. Исключение составляют лишь немногие виды (*Terrormermis brevis* Nagm. и некоторые другие), ренета у которых хорошо развита и состоит из одной или двух железистых клеток, открывающихся наружу несколько ниже уровня нервного кольца.

#### 4.8. Половая система

Мермитиды - раздельнополые паразитические черви, обладающие относительно ясным внешним половым диморфизмом. Среди представителей этой группы паразитов встречаются и виды с партеногенетическим размножением. Половые органы имеют форму парных трубок, лежащих в полости тела и содержащих половые клетки на различных стадиях развития.

Половая система самки начинается непарным половым отверстием, расположенным на брюшной стороне ближе к середине тела (рис. 4.12). Вульварная щель может быть прямой или же кривой. У всех видов обычно хорошо заметны губы вульвы. Половое отверстие ведет в относительно короткий, узкий канал – вагину. Сечение канала вагины может быть не только узким, щелевидным, а и широким многоугольным; в последнем случае виды характеризуются обычно крупными яйцами. Вагина имеет хорошо развитые мышцы и по форме может быть прямой или изогнутой. Половые трубки ориентированы параллельно длине оси тела (рис. 4.12а). Матки связаны протоками с вагиной; у молодых и яйцекладущих самок наполнены оплодотворенными яйцами; выделяются хорошо развитым мышечным слоем. Каждая матка через сужение (сфинктер) переходит, как правило, без резких границ в яйцевод. Однако у ряда видов, и в особенности у представителей *Nexamerms*, яйцевод бывает очень хорошо выражен. В последнем случае яйца очень быстро проходят через яйцевод, как бы

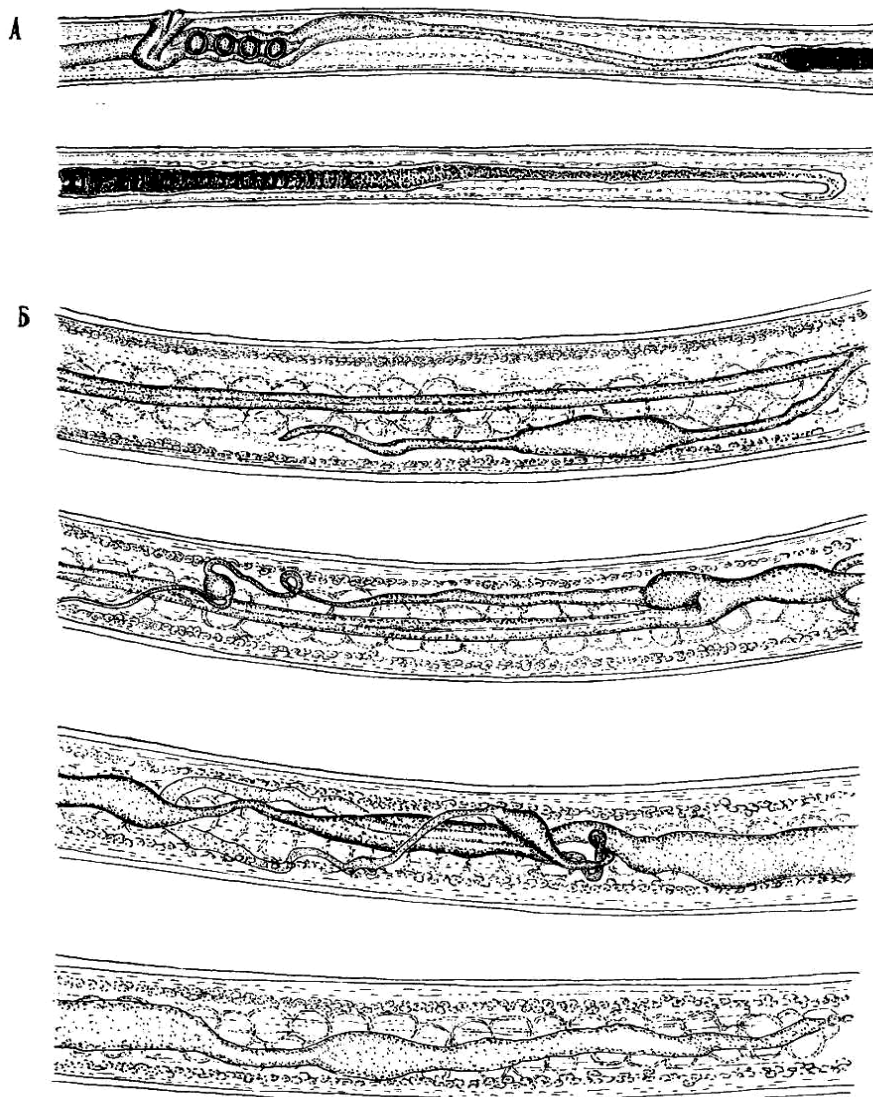


Рис. 4.12. Строение половой системы мермитид:

а - половая система самки *H. albicans*;

б - половая система самца *T. brevis*.

Условные обозначения: В - вагина, МА - матка, ЯВ - яйцевод, ЯИ - яичник, СН - семенник, СП - семяпровод, СК - семяизвергательный канал, СПз - семенной пузырь.

выбрасываются, и никогда в нем не задерживаются. Попадающие в матку яйца уже одеты скорлупкой. Яйцеводы, в свою очередь, также через сужение переходят в яичники. Каждый яичник образует половую гонаду и состоит из трех зон: 1) герминативной, содержащей овогонии; 2) зоны роста с овоцитами; 3) зоны созревания и оплодотворения. В герминативной зоне в 1 - 2 ряда расположены мелкие овогинии. Некоторые виды (*Eurymermis*

krashitskyi, *Oesophagomermis brevivaginata*, *Psammomermis alechini* и др.) имеют хорошо заметные клеточные границы и крупные ядра с округлой кариосомой. В зоне роста клетки значительно крупнее, овоциты здесь достигают максимальной величины. Далее открывается полость, где встречаются сперматозоиды. Эту полость обозначают как семяприемник (Парамонов, 1962). В пределах данного участка происходит оплодотворение яиц. Мейоз протекает, видимо, уже в матке, т. к. дробление яиц начинается некоторое время спустя после их откладки.

Дистальный конец каждой половой трубки у многих видов лишь слегка загнут. Нередко в пределах одних и тех же видов встречаются особи с прямыми и загнутыми дистальными концами яичников. У мермитид, паразитирующих в водных беспозвоночных, чаще встречаются виды с явно выраженно загнутыми дистальными концами яичников.

Таким образом, не для всех мермитид свойственны так называемые «обращенные половые трубки». Вероятно, что такого типа половые трубки образуются в процессе эволюционного уменьшения размеров тела и увеличения плодовитости данной группы червей и свойственны эволюционно более молодым видам.

Для яичника мермитид рахис (*rachis*) не характерен. В зоне роста овоциты испытывают солитерный (одиночный) рост без сколько-нибудь заметных временных биофизических связей.

У самок весьма часто встречаются аномалии половой системы (рис. 4.13) Среди наиболее распространенных можно назвать загиб одной из половых трубок в районе ветви матки и, как результат этого, их взаимное параллельное расположение в какой-либо половине тела нематоды (рис. 4.13а). Обнаружена самка *Hexameris albicans* лишь с одной, да к тому же и неполной половой трубкой: к вагине непосредственно примыкал яйцевод, таким образом, матка отсутствовала вообще (рис. 4.13б). Среди самок *Tetromermis brevis* встречен экземпляр, имеющий в районе соединения вагины с ветвями матки образование, напоминающее третью матку (рис. 4.13в), нередкими являются находки самок с несколькими вагинами или же их зачатками (рис. 4.13г,д). Перечисленные аномалии не нарушали половых функций самок, и они откладывали оплодотворенные, жизнеспособные яйца, из которых впоследствии отраждались инвазионные личинки. Травматические повреждения половой системы (разрыв матки, яйцеводов, яичников) встречались очень часто (рис. 4.13е). Подобные травмы являются,

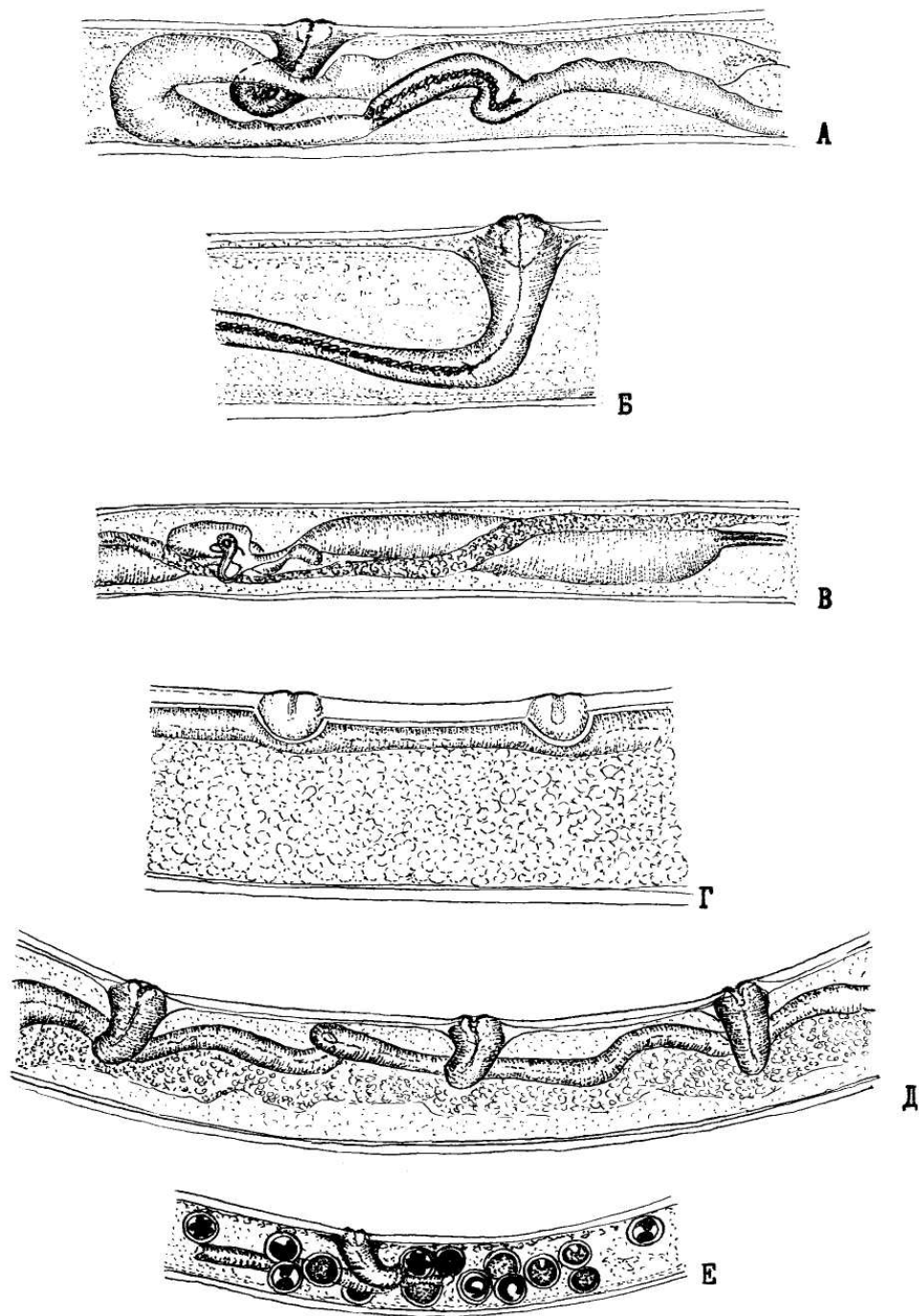


Рис. 4.13. Аномалии половой системы самок:

- а - параллельное расположение половых трубок;
- б - слияние яйцевода непосредственно с вагиной (матка отсутствует);
- в - экземпляр *T. brevis* с зачатком третьей ветви матки;
- г - зачатки нескольких маток;
- д - экземпляр *T. brevis* с тремя вагинами;
- е - разрыв половых трубок, в результате чего эмбриональное развитие яиц начинается в полости тела самки.

вероятно, результатом ручной выборки червей из мокрых тяжелых суглинистых почв. В таких случаях яйца попадают в полость тела самок и, не имея выхода в открытую внешнюю среду, приступают к дроблению. В полости тела самок эмбрионы всегда развивались нормально до отрождения инвазионных личинок-2. Если к этому времени тело самки успевало разрушиться, личинки-2 легко попадали в открытую внешнюю среду. Среди мермитид в отдельные годы (1964, 1974, 1976) встречалось значительное количество интерсексов (до 10 %).

Способ фиксации и вид фиксирующей жидкости также могут исказить особенности строения отдельных органов мермитид. В качестве примера можно привести факт исчезновения на фиксированном материале губ вульвы, хорошо различаемых у живых экземпляров (рис. 4.14).

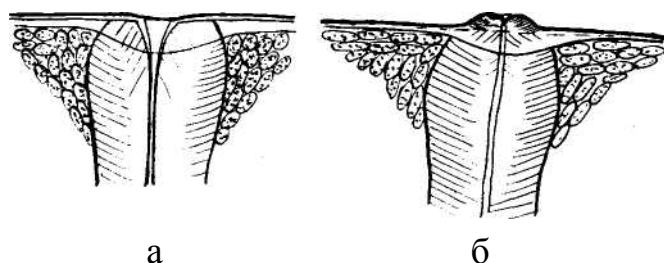


Рис. 4.14. Выраженность губ вульвы у *Nematemmis albicans*:  
а – фиксированная особь;  
б – живая особь.

Мужская половая трубка состоит из парных семенников, семяпроводов и семяизвергательного канала (рис. 4.12б). Семенник (*testis*) также имеет три зоны: 1) герминативную зону (сперматогонии); 2) зону сперматоцитов; 3) зону созревания спермы. У места слияния семенников с семяпроводом имеется продолговатый семенной пузырь, служащий для накопления в нем спермы (рис. 4.12б). Семяпровод состоит из сравнительно крупных клеток, Семяизвергательный канал толстостенный, содержит скопления сперматозоидов. Наиболее оригинальны у мермитид спиккулы, обычно они парные, но встречаются виды и с одной спиккулой. По величине и форме спиккулы очень разнообразны. Рулька нет совсем. Вокруг клоаки у самцов располагаются в несколько рядов половые сосочки, способствующие отысканию вульварной цели и закреплению самца в момент копуляции. Бурсальная мускулатура у большинства видов хорошо развита.

Аномалии половой системы самцов относительно более редкое явление. Встречаются особи с недоразвитыми двумя или же одной из спикул. Участие таких самцов в оплодотворении самок не установлено.

Для мермитид характерно большое разнообразие форм копулятивных органов, обеспечивающих эффективную механическую репродуктивную изоляцию видов в соответствии с особенностями среды их обитания.

Вагины по их форме мы делим на 3 основных типа: прямые, V-образные и S-образные, которые в свою очередь подразделяются на 12 подтипов (рис. 4.15). Число последних может быть увеличено с учётом таких признаков, как длина, выраженность колен изгибов, вариациями ширины по телу вагины и др. Первичными для мермитид, как и других нематод, следует считать прямые короткие вагины с прямой вульварной щелью. Изогнутые вагины и косая щель вульвы возникли в связи с необходимостью в условиях различных сред и уровней гостальности откладки синхронных яиц в сжатые сроки.

Короткие прямые вагины (бочонкообразная, цилиндрическая и др.) характерны как для почвенных, так и водных видов, но среди последних они более распространены. Яйца откладываются одиночными экземплярами или небольшими синхронными группами.

V-образные вагины (равномерные по ширине, булавовидные) всегда имеют более или менее прямую вульварную щель. Характерны они преимущественно для почвенных видов и видов из временных (пересыхающих) водотоков и водоёмов (*Hexameris*, *Tetrameris* и др.). Яйца откладываются преимущественно одиночными экземплярами, небольшими порциями с перерывами.

S-образные вагины распространены также как среди почвенных, так и водных видов, но в водной среде они характерны для большинства родов мермитид. Удлинение тела вагины, как правило, связано с откладкой большого числа синхронных яиц. У видов с удлинённой S-образной вагиной яйца откладываются непрерывным сплошным потоком, буквально «изливаясь».

Тип и подтипы вагины, положение вульварной щели следует рассматривать на уровне родовых признаков. Выраженность отдельных колен, варьирование ширине – видовые признаки.

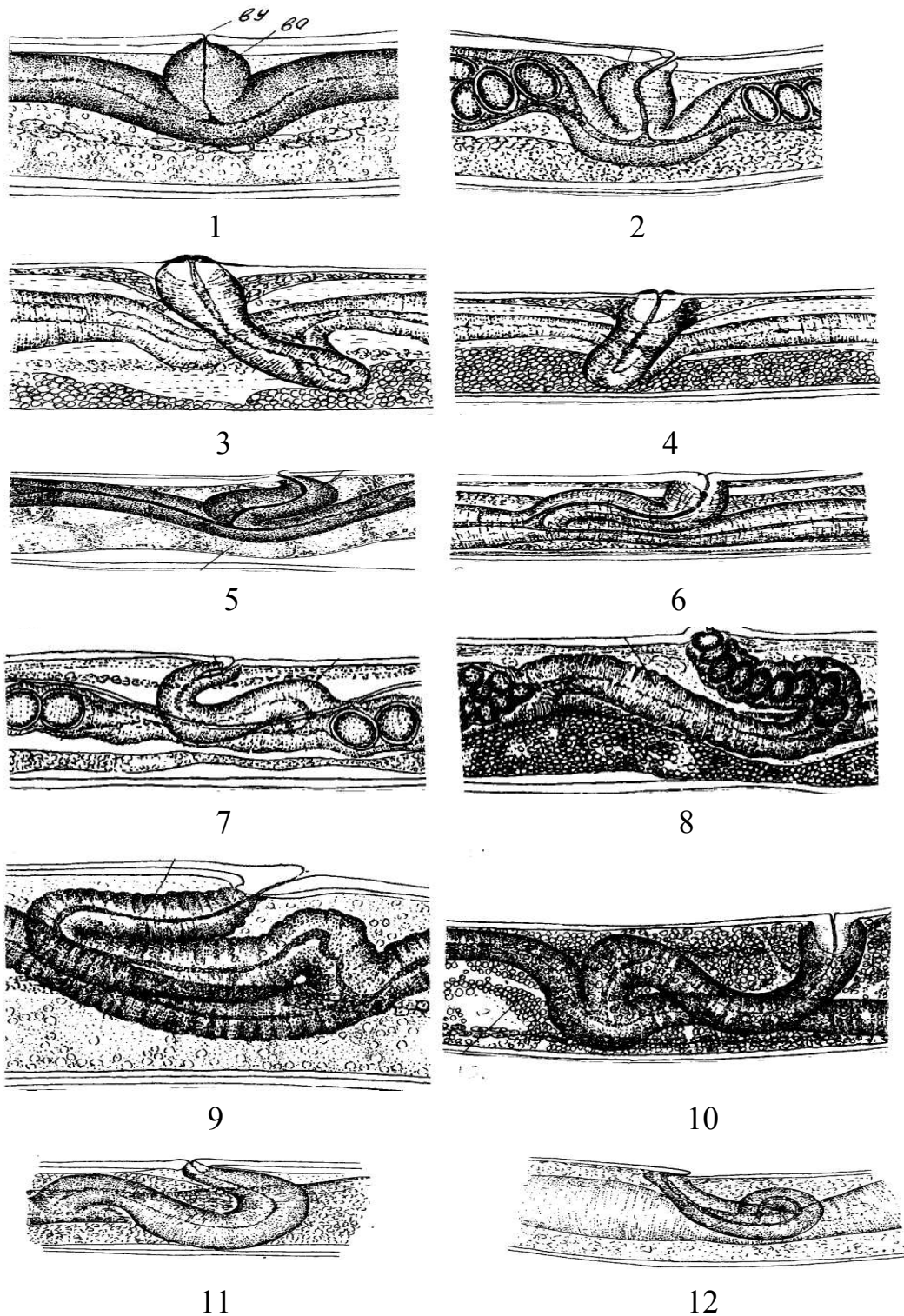


Рис. 4.15. Типы вагин мермитид (ориг.):

1 - бочонкообразная с прямой вульварной щелью; 2 – то же с косой вульварной щелью; 3, 4 – V-образная; 5 – S-образная короткая с косой вульварной щелью; 6 – S-образная удлинённая с прямой вульварной щелью; 7 – S-образная длинная с косой вульварной щелью; 8, 10 – S-образная вытянутая с косой вульварной щелью; 9 – S-образная вытянутая с прямой вульварной щелью; 11 – S-образная с неравномерной шириной по всей длине с прямой вульварной щелью; 12 – S-образная с неравномерной шириной по всей длине с косой вульварной щелью.

Копулятивные органы (спикулы) самцов мермитид также довольно разнообразны по форме, длине, расположению половых папилл, развитости бурсальной мускулатуры и другим признакам (рис. 4.16; 4.17; 4.18; 4.19). Самцы почвенных видов, известных к настоящему времени, имеют 2 спикулы, у большинства водных видов – одна спикула.

По форме спикул выделяется также три основных типа: 1 – короткие прямые (рис. 4.16), 2 – серповидно изогнутые (рис. 4.17), 3 – удлинённые (рис. 4.18).

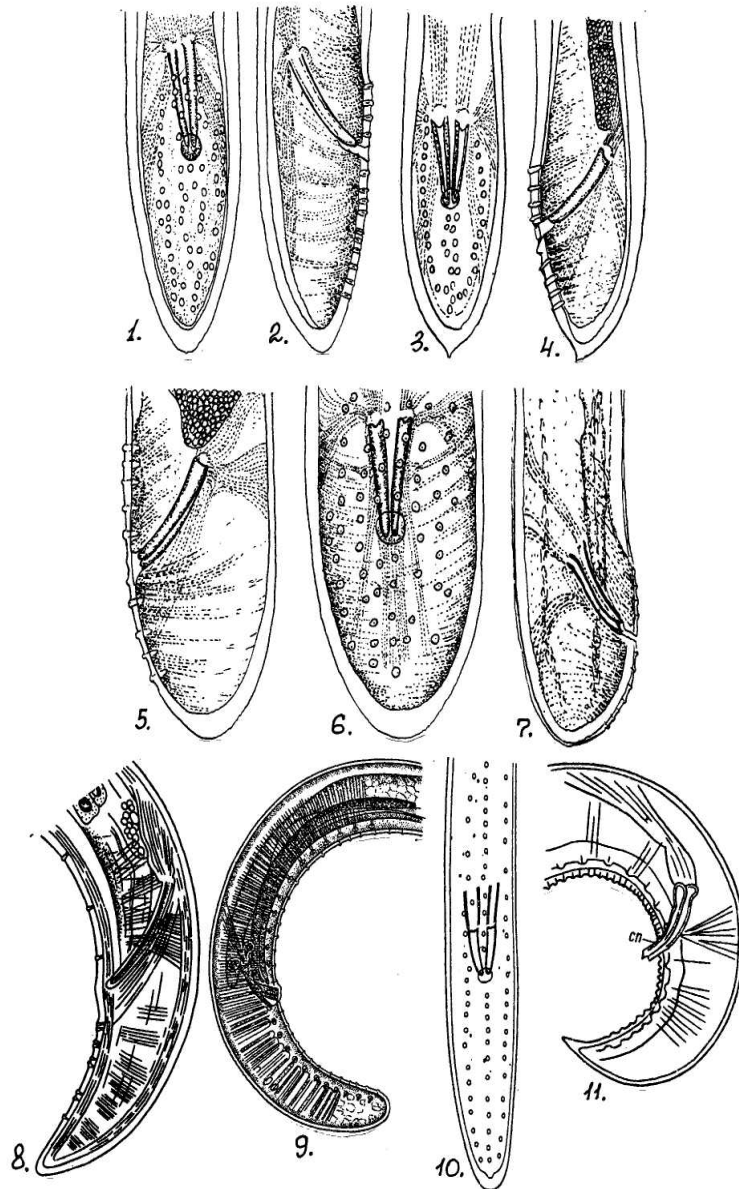


Рис. 4.16. типы коротких прямых спикул мермитид (ориг.):

1,2 – *Hexameris albicans*; 3,4 – *Hexameris stepposis*; 5,6 – *Terromermis brevis*; 7 – *Oesophagomermis microamphidis*; 8 – *Abathymermis arenaria*; 9, 10 – *Amphidomermis tenuis*; 11 – *Mesomermis formosa*.



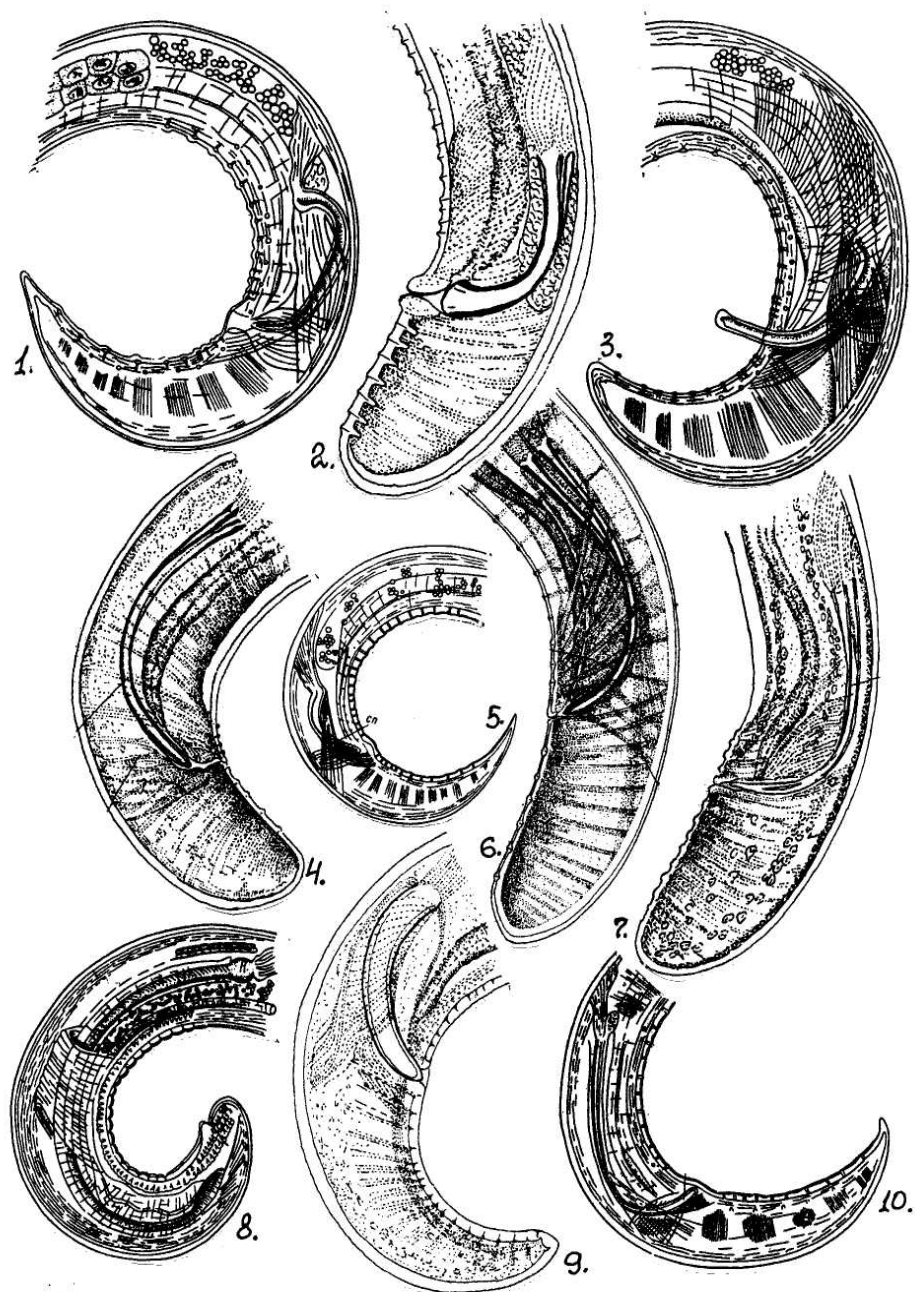


Рис. 4.17. Типы серповидноизогнутых спикул мермитид (ориг.):  
 1.- *Hydromermis dacica*; 2 – *Amphbiomermis apostolovi*; 3 – *Lanzeimermis sorbani*; 4 – *Mesomermis* sp.; 5 – *Quadrimermis coramnica*; 6 – *Oesophagomermis* sp.; 7 – *Psammomermis* sp.; 8 – *Strelkovimermis viridipenis*; 9 – *Octomiomermis itascensis*; 10 – *Spiculimermis acuta*.

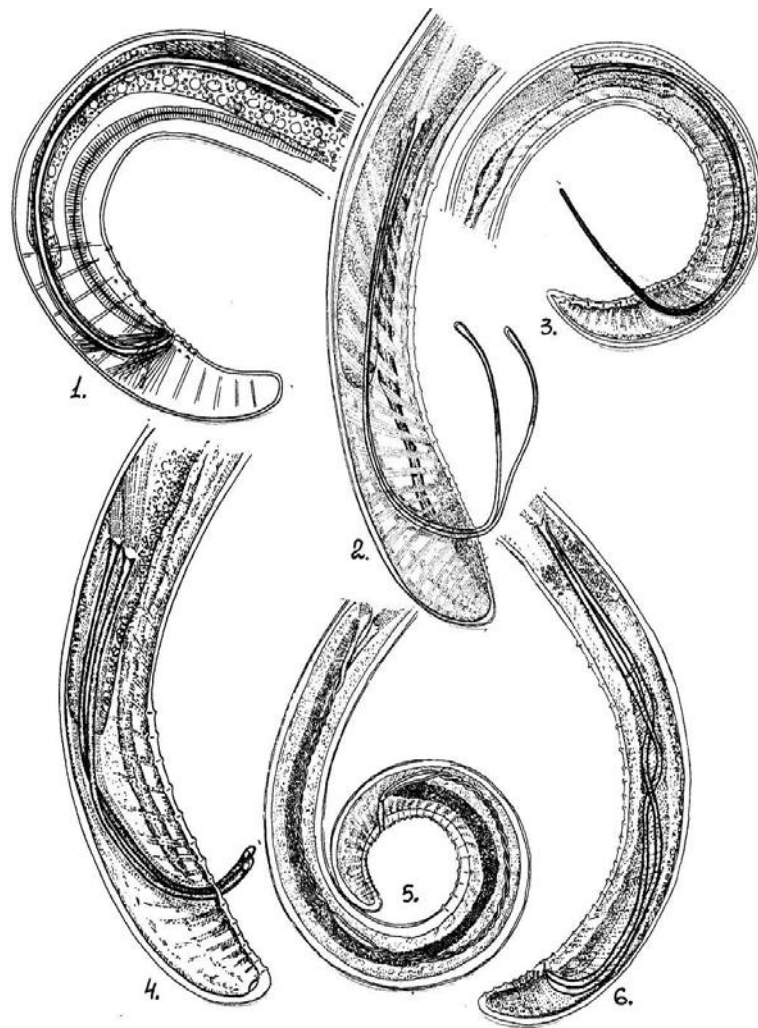


Рис. 4.18. Типы длинных спикул мермитид (ориг.):

1 – *Gastromermis longispicula*; 2 – *Artjukhovskimermis longispicula*; 3 – *Skrjabinomermis longioesophaga*; 4 – *Artjukhovskimermis khartschenkovi*; 5 – *Amphimermis elegans*; 6 – *Artjukhovskimermis blinova*.

Короткие прямые спикулы, именуемые иногда палочковидными, характерны для почвенных видов с V-образной вагиной; часто они принадлежат видам, самки которых имеют короткие S-образные вагины. В направлении к корням спикулы плавно расширяются; дистальные их вершины сближаются и, таким образом, пара спикул по их взаимному положению образуют остроугольный треугольник. Дистальный конец (вершина) спикул может быть заострённой, косо срезанной, закруглённой и даже с выраженным утолщением. У почвенных видов половые папиллы образуют три в разной степени рассеянных ряда, которые не поднимаются по поверхности тела выше уровней корней спикул. У водных видов три ряда половых папилл более отчётливые, поднимаются они выше уровня корней

спикул, при этом средний ряд бывает наиболее длинным. Бурсальная мускулатура у водных видов развита сильнее, в результате чего хвостовые концы тела самцов часто загнуты в брюшном направлении, образуя закруглённую несомкнутую петлю, обеспечивающую охват тела самки в процессе спаривания.

Серповидно изогнутые спикулы обычно длиннее коротких прямых и являются самым массовым типом среди мермитид. Он характерен как для почвенных, так и для водных видов, но среди последних наиболее распространён. Преимущественно принадлежат видам, самки которых имеют прямую вагину или короткую S-образную. Корни спикул выражено расширяются при более или менее равном диаметре по всей длине спикул. Дистальные концы могут быть заострёнными, закруглёнными. Нередко образуют чётко различимые утолщения различной формы. Половые папиллы могут простираться несколько выше ануса, до уровня корней спикул и даже значительно выше его. Хвост самцов, имеющих серповидные спикулы практически всегда загнут на брюшную сторону.

Удлиненные спикулы (*longispicula*) встречаются и у почвенных, и у водных видов мермитид, но чаще всё же у первых. На всём протяжении они имеют примерно равный диаметр с относительно незначительным утолщением корней. Дистальные концы чаще закруглены, а иногда имеют и выраженное, обычно незначительное утолщение. Удлиненные спикулы характерны для видов, самки которых имеют также длинные S-образные вагины, хотя в этом отношении нередки и исключения (*Psammomermis rologenzevi*). Мнение о том, что при спаривании спикула погружается в канал вагины не более, чем на  $\frac{1}{3}$  (Рубцов, 1978) не подтверждено массовыми наблюдениями и потому недостаточно обосновано для мермитид с различными типами копулятивных органов. Удлинение спикул часто сопровождается их синхронным искривлением, при чём у особей одного и того же вида они могут иметь различное направление (рис. 4.19). Перекрещивание удлиненных спикул обычно намечается в средней части их тела (один и более оборотов); завершающей формой этого процесса является полное переплетение спикул по всей их длине (*Amphimermis*) (рис. 4.18). Характерно, что именно посередине переплетённых спикул остаётся участок их параллельного расположения, т.е. процесс их переплетения идёт с этой точки одновременно к корням спикул и к их дистальным концам. Половые папиллы у видов с удлиненными спикулами обычно не простираются выше

уровня корней спикул. Загнутость хвостового конца тела на брюшную сторону также характерна для самцов с удлинёнными спикулами.

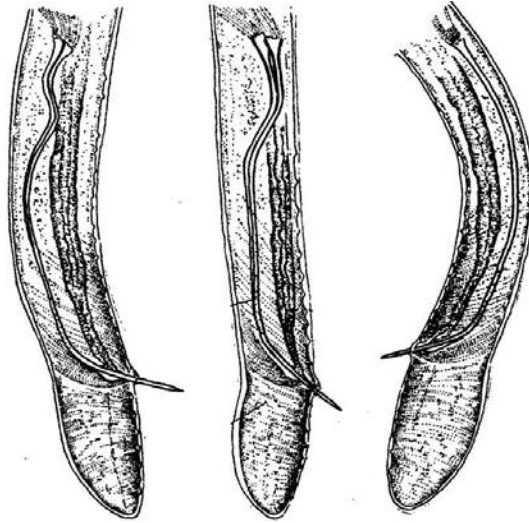


Рис. 4.19. Деформация удлинённых спикул и различных особей *Psammomermis pologenzevi* (ориг.)

Тип спикул, их количество, длина, взаимное положение, характер размещения половых папилл имеют статус родовых признаков. В качестве видовых признаков могут рассматриваться: характер изогнутости того или иного типа спикул, особенности строения их корней, дистального конца, чёткость рядов половых папилл, степень загиба заднего конца тела в брюшном направлении и др.

Исходя из анализа морфо-анатомического строения мермитид, в качестве родовых признаков мы принимаем следующие: 1 – положение ротового отверстия (термальное, смещённое вентрально); 2 – наличие в кутикуле явственно выраженного слоя перекрещивающихся волокон; 3 – количество гиподермальных валиков (8 – 6 – 4 – 2); 4 – число головных папилл (10 – 8 – 6 – 4); 5 – форма и величина головных папилл (пальцевидно удлинённые, булавовидные; конусовидные с закруглённой вершиной и широким основанием, конусовидные с заострённой вершиной и основанием, равным их высоте, лепестковидные); 6 – особенности внутренней головной капсулы (гомо- и гетероцефальная); 7 – наличие шейных сенсилл; 8 – величина амфид (мелкие, средние, крупные); 9 – расположение амфид (выше уровня головных папилл, в кругу головных папилл, в т.ч. на их теле, ниже круга головных папилл, в области шейной перетяжки); 10 – наличие фоторецепторов (пигментных клеток); 11 – пределы простираения пищевода

( $\frac{1}{3}$ ,  $\frac{1}{2}$ ,  $\frac{2}{3}$ , более  $\frac{2}{3}$  длины тела); 12 типы вагины (прямая короткая, удлинённая V-образная, S-образная, γ-образная); 13 – количество спикул (парные одиночные); 14 – длина спикул (короткие: не превышающие диаметр основания хвоста; удлинённые: превышающие в 2 – 3 раза диаметр основания хвоста; длинные: превышающие более чем в 3 раза диаметр основания хвоста); 15 – форма спикул (прямые, изогнутые, перекрещивающиеся, переплетённые); 16 – пределы простираения половых папилл (до уровня клоаки, до уровня корней спикул, выше уровня корней спикул); 17 – длина хвоста (короткий: не превышающий диаметр его основания; удлинённый: равный 2 – 3 диаметрам основания; длинный: более чем в 3 раза превышающий диаметр основания).

Видовые признаки: 1 - форма переднего конца тела; 2 – форма заднего конца тела; 3 – форма амфидов; 4 – размеры и форма амфидальных отверстий; 5 – собственно размеры головных папилл (соотношение длины и диаметра их основания); 6 – развитие ренеты; 7 – соотношение длины и диаметра тела; 8 – форма и степень загиба заднего конца тела; 9 – вариации формы и строения отдельных органов (типы изогнутости спикул, количество и величина колен вагины, выраженность губ вульвы, степень наклона вульварной щели; вариации толщины тела отдельных органов, чёткость рядов половых папилл, другие особенности строения органов и систем органов).

Применённый кластерный анализ (метод Варда; Евклидово расстояние) 45-ти родов (по основным 16 признакам) показал довольно чёткое их разделение на две группы: «почвенных» и «водных».

Первая группа объединяет 24 рода. Из них 50% (12 родов) включают виды, паразитирующие в наземных беспозвоночных, а развитие этих мермитид в открытой внешней среде связано с почвой; вторая половина (12 родов) тяготеет к пересыхающим водоёмам, ручьям и пойменным затопляемым микропонижениям (хозяева: комары, мокрецы, слепни, клопы; реже – хирономиды).

Вторая группа объединяет 21 род. Развитие входящих в них видов связано с зообентосом и зоопланктоном. Среди хозяев этих мермитид преобладают хирономиды и мошки. Виды двух «почвенных» родов (*Amphimermis* и *Amphidomermis*), входящих по морфо-анатомическим признакам в данную группу, больше известны как паразиты бабочек пойменно-лесных и луговых местообитаний.

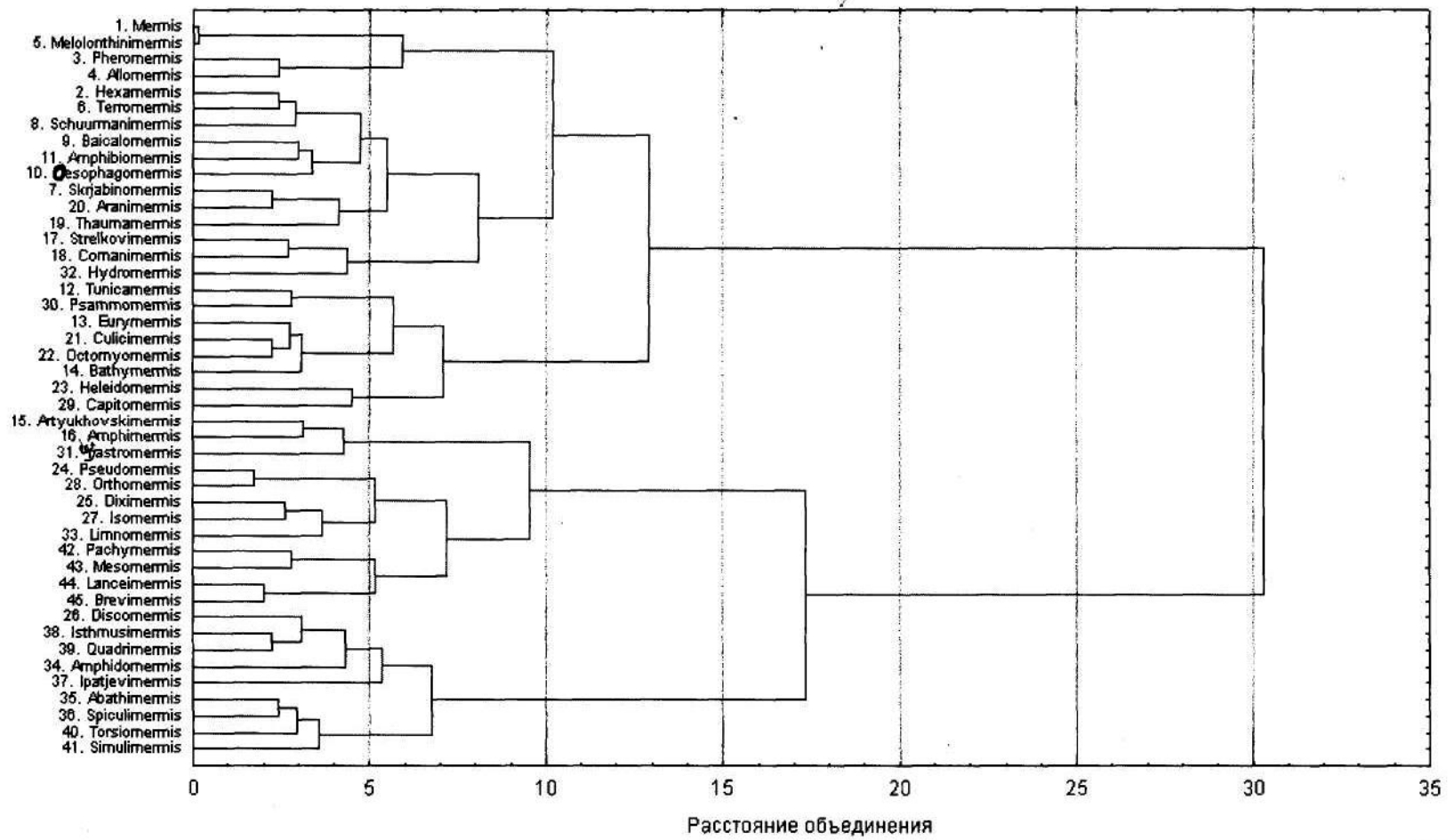


Рис. 4.20. Дендрограмма для 45 родов (метод Варда, Евклидово расстояние)

## Глава 5. Систематика мермитид

К настоящему времени в составе семейств отряда Mermithida насчитывается более 90 родов, многие из которых основаны только по личинкам; немало из них оцениваются как недостаточно описанные; ряд относится к синонимам других родов.

На основании проведенной ревизии А.К.Гафуров (1990, 1997) в качестве валидных называет 52 рода, объединяющих 702 вида. Не прибегая в рамках настоящей работы к тщательному рассмотрению данного вопроса (по нашему мнению он требует значительной по времени и объёму проработки), мы полностью исключаем из списка родовых названий все 19 родов, обоснованных только по личинкам: *Odonatormermis* Rubzov, 1973; *Dentormermis* Rubzov et Politschuk, 1975; *Dipterormermis* Rubzov, 1976; *Onchormermis* Rubzov, 1976; *Notonectormermis* Rubzov, 1977; *Tipulormermis* Rubzov, 1977; *Welchormermis* Rubzov, 1978; *Cocinellormermis* Rubzov, 1978; *Arachnormermis* Rubzov, 1978; *Steinormermis* Rubzov, 1978; *Rhynohormermis* Rubzov, 1978; *Pentatomormermis* Rubzov, 1978; *Chrysomelormermis* Rubzov et Salmanov, 1979; *Gammormermis* Rubzov et Bekman, 1979; *Aphanormermis* Rubzov, 1981; *Pulicormermis* Rubzov, 1981; *Imosormermis* Rubzov, 1981; *Psyllormermis* Rubzov, 1981. Все перечисленные роды сводятся в синонимы рода *Agamormermis* Stiles, 1903, к которому принято относить все виды мермитид, описанные по личинкам.

К недостаточно описанным относятся следующие 16 родов, типовые виды которых характеризуются лишь признаками только одного пола или описаны поверхностно: *Paramermis* Linstow, 1898; *Neormermis* Linstow, 1904; *Eumermis* Daday, 1911; *Nanormermis* Cobb, 1924; *Eormermis* Steiner, 1929; *Octormermis* Steiner, 1929; *Megalormermis* Müller, 1931; *Geomermis* Ayyar, 1940; *Phreatormermis* Coman, 1953; *Aguamermis* Rubzov, 1973; *Tetramermis* Steiner, 1925; *Schmassmanormermis* Rubzov, 1978; *Lugormermis* Rubzov, 1978; *Decamermis* Rubzov, 1978; *Campanotormermis* Ipatieva et al., 1980; *Perutilormermis* Nickle, 1972.

В синонимы сведены 13 родов: *Ovomermis* Rubzov, 1976 и *Agamormermis* Cobb et al., 1923 к роду *Hexamermis* Steiner, 1924; *Romanormermis* Coman, 1961 и *Reesormermis* Tsai et Grundman, 1969 – к *Euryormermis* Müller, 1931; *Neolimnomermis* Rubzov, 1978 – к *Hydromermis* Corti, 1902; *Gubernaculormermis* Ipatieva et Pimenova, 1985 – к *Thaumamermis* Poinar, 1981;

Rubzovimermis Gafurov, 1990 – к Mermis Dujardin, 1842; Lugamermis Rubzov, 1978 – к Bathymermis Daday, 1911; Empidomeremis Poinar, 1977 – к Culicimeremis Rubzov et Issajeva, 1975; Drilomeremis Poinar et Petersen, 1978 – к Artyukhovskimeremis Попов, 1977; Tokobaevimeremis Gafurov et all, 1989 и Pologenzevimeremis Kirjanova et all, 1959 – к Psammomeremis Pologenzev, 1941; Linstovimeremis Rubzov, 1978 – к Amphimeremis Kaburaki et Imamura, 1932.

К числу валидных мы относим 45 родов: Mermis Dujardin, 1842; Melolonthinimeremis Artyukhovsky, 1963; Allomeremis Steiner, 1925; Pheromeremis Poinar et all, 1976; Thaumameremis Poinar, 1981; Octomyomeremis Johnson, 1963; Pseudomeremis De Man, 1903; Culicimeremis Rubzov et Issajeva, 1975; Diximeremis Nickle, 1972; Capitomeremis Rubzov, 1968; Heleidomeremis Rubzov, 1970; Hexameremis Steiner, 1924; Tunicameremis Schuurmans-Stekhoven et all, 1955; Terromeremis Artyukhovsky et Lisicova, 1977; Amphibiomeremis Artyukhovsky, 1969; Oesophagomeremis Artyukhovsky, 1969; Baikalomeremis Rubzov, 1976; Schuurmanimeremis Rubzov, 1978; Artyukhovskymeremis Попов, 1977; Amphimeremis Kaburaki et Imamura, 1932; Skrjabinomeremis Pologenzev, 1952; Amphidomeremis Filipjev, 1934; Ipatjevimeremis Muchamedzjanovae, 1980; Torsiomeremis Kaiser et Schwank, 1985; Comanimeremis Artyukhovsky, 1969; Strelkovimeremis Rubzov, 1969; Aranimeremis Poinar et Benton, 1986; Mesomeremis Daday, 1911; Abathymeremis Rubzov, 1971; Spiculimeremis Artyukhovsky, 1963; Discomeremis Coman, 1969; Quadrimeremis Coman, 1961; Isthmusimeremis Gafurov, 1980; Hydromeremis Corti, 1902; Isomeremis Coman, 1953; Limnomeremis Daday, 1911; Gastromeremis Micoletzky, 1923; Brevimeremis Rubzov, 1972; Lanceimeremis Artyukhovsky, 1969; Psammomeremis Pologenzev, 1941; Pachymeremis Gafurov, 1990; Eurymeremis Müller, 1931; Orthomeremis Poinar, 1965; Simulimeremis Gafurov et all, 1990; Bathymeremis Daday, 1911. Названные в приведённом списке роды объединяют 615 видов, из которых 215 (как наиболее полно отвечающие диагнозам родов) мы сочли возможным включить в определительные таблицы.



### Определительная таблица родов

- 1(34) Слой перекрещивающихся волокон в кутикуле отчётливо выраженный
- 2(3) Губные папиллы имеются. Головных папилл 4. Амфиды мелкие (иногда поровидные). Вагина S-образная с расширенной головкой. Спиккулы короткие, слегка изогнутые. В районе шейной перетяжки у ряда видов имеются светочувствительные клетки.

*Mermis Dujardin, 1842.*

- 3(2) Губные папиллы отсутствуют.
- 4(7) Голова под кутикулой гетероцефальная.
- 5(6) Пищевод достигает середины тела. Головных папилл 6. Амфиды мелкие, расположены в кругу головных папилл или непосредственно под ним. Вагина V-образная. Спиккулы короткие. Половые папиллы простираются не выше уровня корней спиккул.

*Hexamermis Steiner, 1924.*

- 6(5) Пищевод более длинный ( $\frac{2}{3}$  длины тела). Вагина длинная, постепенно расширяющаяся кпереди, S-образная. Щель вульвы косая.

*Schuurmanimermis Rubzov, 1978.*

- 7(4) Голова под кутикулой гомоцефальная.
- 8(13) Головных папилл 4.
- 9(12) Гиподермальных валиков 6.
- 10(11) Рот терминальный. Амфиды толстостенные, овальные или чашевидные; расположены ниже круга головных папилл (иногда в районе шейной перетяжки).

*Melolonthinimermis Artyukhovsky, 1963.*

- 11(10) Рот смещён на вентральную сторону, но не достигает уровня окружности по головным папиллам. Амфиды мелкие, расположены выше круга головных папилл.

*Pheromermis Poinar, Lane et Thomas, 1976.*

12(9) Гиподермальных валиков 8. Рот сильно смещён на вентральную сторону (ниже уровня головных папилл). Амфиды бочонковидные, расположены почти на вершине головы.

*Allomermis Steiner, 1925*

13(8) Головных папилл 6.

14(31) Амфиды мелкие.

15(18) Пищевод достигает  $\frac{1}{3}$  длины тела.

16(17) Вагина цилиндрическая, S-образная; щель вульвы косая. Спикулы удлинённые, серповидные. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый.

*Baikalomermis Rubzov, 1976.*

17(16) Вагина короткая бочонковидная, щель вульвы прямая. Спикулы короткие, прямые или слегка изогнутые. Половые папиллы простираются до уровня корней спикул. Хвост короткий.

*Bathymermis Daday, 1911.*

18(15) Пищевод иной длины.

19(20) Пищевод достигает половины ( $\frac{1}{2}$ ) длины тела.

20(21) Вагина V-образная с расширенной головкой. Спикулы короткие. Слегка изогнутые. Половые папиллы простираются до уровня корней спикул. Хвост короткий.

*Terrormermis Artyukhovsky et Lisicova, 1977.*

21(24) Вагина S-образная.

22(23) Спикулы длинные, крючкообразные. Половые папиллы не достигают уровня корней спикул.

*Skrjabinomermis Pologenzev, 1952.*

23(22) Спикулы короткие, серповидные. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул.

*Amphibiomermis Artyukhovsky, 1969.*

24(21) Вагина иной формы.

- 25(26) Вагина короткая, цилиндрическая, прямая. Спиккулы короткие, слегка изогнутые. Половые папиллы простираются выше уровня корней спиккул. Хвост удлинённый.

*Tunicamermis Schuurmans-Stekhoven, Mawson et Couturier, 1955.*

- 26(19) Пищевод иной длины.

- 27(28) Пищевод достигает основания хвоста.

- 28(29) Вагина S-образная, щель вульвы прямая. Спиккулы короткие, серповидные. Половые папиллы простираются выше уровня корней спиккул.

*Oesophagomermis Artyukhovsky, 1969.*

- 29(28) Вагина иной формы.

- 30(29) Вагина короткая, прямая, бочонкообразная; щель вульвы прямая. Спиккулы от коротких до удлинённых. Половые папиллы простираются значительно выше корней спиккул. Хвост короткий.

*Eurymermis Müller, 1931.*

- 31(14) Амфиды средних размеров.

- 32(33) Расположены амфиды в кругу головных папилл. Вагина цилиндрическая, S-образная, щель вульвы прямая. Спиккулы длинные, перекрещивающиеся по середине. Половые папиллы не достигают уровня корней спиккул. Хвост короткий.

*Artyukhovskimermis Popov, 1977.*

- 33(32) Расположены амфиды непосредственно под головными папиллами. Вагина S-образная, расширяющаяся кпереди; щель вульвы косая. Спиккулы переплетённые на всём протяжении. Половые папиллы не достигают уровня корней спиккул. Хвост короткий или слегка удлинённый.

*Amphimermis Kaburaki et Imamura, 1932.*

- 34(1) Слой перекрещивающихся волокон в кутикуле не выражен.

- 35(51) Амфиды мелких размеров.

- 36(44) Гиподермальных валиков 6.

37(38) Пищевод простирается не далее  $\frac{1}{3}$  длины тела. Амфиды располагаются на уровне шейной перетяжки. Вагина цилиндрическая, S-образная. Спикулы короткие, слегка изогнутые. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, заострённый.

***Strelkovimermis Rubzov, 1969.***

38(39) Длина пищевода иная.

39(40) Пищевод достигает  $\frac{1}{2}$  длины тела. Амфиды расположены выше круга головных папилл. Вагина очень длинная, цилиндрическая, с расширением на переднем конце, S-образная. Спикулы неравной длины (одна – короткая, другая – очень длинная). Хвост короткий.

***Thaumamermis Poinar, 1981.***

40(39) Пищевод иной длины.

41(42) Пищевод достигает  $\frac{2}{3}$  длины тела. Амфиды расположены в области шейной перетяжки. Вагина короткая, S-образная. Спикулы длинные, по середине (на дорсальной стороне) имеют овальное отверстие. Хвост очень короткий.

***Aranimermis Poinar et Benton, 1986.***

42(43) Пищевод иной длины.

43(42) Пищевод достигает основания хвоста. Амфиды расположены на уровне шейной перетяжки. Вагина S-образная с косою вульварной щелью. Спикулы удлинённые, серповидные. Половые папиллы до клоаки образуют двойные ряды; далее одиночными рядами простираются значительно выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, заострённый.

***Comanimermis Artyukhovsky, 1969.***

44(36) Число гиподермальных валиков иное.

45(46) Гиподермальных валиков 8.

46(47) Пищевод очень короткий ( $\frac{1}{5}$  длины тела). Вагина цилиндрическая, короткая, прямая. Половые папиллы сгруппированы вокруг клоаки (образуют крестообразную фигуру). Хвост слегка удлинённый.

***Culicimermis Rubzov et Issaeva, 1975.***

47(46) Пищевод иных размеров.

48(49) Пищевод составляет  $\frac{1}{3}$  длины тела. Вагина прямая, короткая, бочонкообразная. Спикулы короткие, толстые, саблевидные. Половые папиллы поднимаются выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, закруглённый; на вершине имеется папиллярный отросток.

***Octomyomermis Johnson, 1963.***

49(48) Длина пищевода иная.

50(49) Пищевод длинный (достигает основания хвоста). Вагина короткая, грушевидная. Спикулы очень короткие, палочковидные. Половые папиллы простираются до уровня клоаки. Хвост очень длинный (равен 4-м диаметрам его основания).

***Heleidomermis Rubzov, 1970.***

51(35) Амфиды иных размеров.

52(73) Амфиды средних размеров.

53(67) Спикулы парные.

54(63) Пищевод короткий ( $\frac{1}{3}$  длины тела).

55(56) Вагина прямая, клиновидная, короткая. Спикулы короткие, дугообразные. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост короткий.

***Pseudomermis De Man, 1903.***

56(55) Вагина иной формы.

57(58) Вагина S-образная.

58(59) Амфиды расположены под кругом головных папилл. Вагина короткая, суженная к основанию. Спикулы короткие, палочковидные. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост короткий.

*Diximermis Nickle, 1972.*

59(60) Вагина цилиндрическая, длинная, слабо изогнутая. Спикулы короткие, серповидные. Половые папиллы простираются выше корней спикул.

*Isomermis Coman, 1953.*

60(61) Голова дискообразная. Амфиды расположены в области шейной перетяжки. Вагина цилиндрическая, короткая. Спикулы короткие.

*Discomermis Coman, 1969.*

61(57) Форма вагины иная.

62(61) Вагина прямая, короткая, бочонковидная. Спикулы короткие дугообразные. Амфиды трубковидные. Пара губных папилл существенно крупнее головных.

*Orthomermis Poinar, 1965.*

63(54) Пищевод достигает середины тела.

64(65) Вагина прямая, бочонковидная.

65(66) Голова округлая, почти шаровидная. Головные папиллы имеют форму вытянутых лепестков. Спикулы короткие, слегка изогнутые. Половые папиллы редкие, простираются только до уровня клоаки. Хвост очень длинный, заострённый.

*Capitomermis Rubzov, 1968.*

66(65) Головные папиллы имеют вид небольших конических бугорков. Спикулы длинные, загнутые. Ряды половых папилл достигают уровня корней спикул (иногда несколько выше). Хвост относительно короткий, закруглённый.

*Psammomermis Pologenzev, 1941.*

- 67(53) Спикулы одиночные.  
68(69) Вагина S-образная.  
69(72) Гиподермальных валиков 8.  
70(71) Рот вентрально смещён иногда до уровня головных папилл. Пищевод короткий ( $\frac{1}{3}$  длины тела). Спикула длинная, саблевидная, с расширенным корнем. Половые папиллы не достигают уровня корня спикул. Хвост короткий, тупозакруглённый.

***Gastromermis Micoletzky, 1923.***

- 71(70) Рот термальный. Пищевод удлинённый ( $\frac{2}{3}$  длины тела). Спикула короткая, скобковидная. Половые папиллы простираются много выше корня спикулы. Хвост удлинённый, заострённый.

***Hydromermis Corti, 1902.***

- 72(69) Гиподермальных валиков 6. Пищевод достигает  $\frac{1}{2}$  длины тела. Спикула короткая, изогнутая. Половые папиллы простираются выше уровня корня спикулы. Хвост удлинённый, по форме от тупо закруглённого до приострённого.

***Limnomermis Daday, 1911.***

- 73(52) Амфиды крупных размеров, расположенные в области шейной перетяжки.

- 74(75) Рот конечный, пищевод укороченный ( $\frac{1}{2}$  длины тела).

- 75(76) Вагина относительно короткая; S-образная с короткими коленами.

- 76(79) Гиподермальных валиков 4.

- 77(78) Голова гетероцефальная. Амфиды чашеобразные, широко открывающиеся. Спикулы парные, крючковидные, удлинённые. Половые папиллы простираются не выше корней спикул. Хвост удлинённый, тупозакруглённый.

***Ipatjevimermis Muchamedzanova, 1980.***

- 78(77) Голова гомоцефальная. Амфиды яйцевидные, с такой же формы отверстием, смещенным к их середине. Спикулы дуговидно изогнутые. Половые папиллы простираются значительно выше уровня корней спикул. Хвост заострённый.

***Quadrimermis Coman, 1961.***

- 79(76) Гиподермальных валиков иное количество.  
80(94) Гиподермальных валиков 6.  
81(88) Пищевод короткий ( $\frac{1}{3}$  длины тела).  
82(87) Вагина короткая, прямая.  
83(84) Амфиды округлые или чашевидные, толстостенные, с относительно широким отверстием. Вагина несколько наклонённая, щель вульвы косая. Спикулы короткие серповидные. Половые папиллы простираются существенно выше уровня корней спикул.

***Mesomermis Daday, 1911.***

- 84(85) Амфиды пиалообразные, с широким отверстием, края которого неровные. Вагина бочонкообразная с прямой вульварной щелью. Спикулы удлинённые, крючковидно изогнутые. Половые папиллы простираются чуть выше уровня корней спикул.

***Spiculimermis Artyukhovsky, 1963.***

- 85(86) Амфиды яйцевидные с узким отверстием. Вагина грушевидная с утолщёнными губами вульвы. Щель вульвы прямая. Спикулы крючкообразные, длинные. Половые папиллы простираются до уровня корней спикул.

***Pachymermis Gafurov, 1990.***

- 86(87) Амфиды чашеобразные. Вагина бочонкообразная. Щель вульвы прямая. Спикулы короткие, слабо изогнутые. Половые папиллы достигают уровня корней спикул.

***Simulimermis Gafurov, Bekturganov, Gubaidulin, 1990.***

- 87(82) Вагина цилиндрическая S-образная, относительно короткая. Спикулы короткие, палочковидные. Амфиды овальные, с большим овальным отверстием, мелкие. Хвост заострённый.

***Istmusimermis Gafurov, 1980.***

- 88(81) Пищевод достигает  $\frac{1}{2}$  длины тела.  
89(91) Вагина прямая, бочонковидная.



90(91) Амфиды вытянуто овальные, широко открывающиеся. Спикулы от удлинённых до длинных, иногда с перетяжкой посередине. Половые папиллы простираются несколько выше уровня корней спикул. Хвост конусовидно приострѐнный.

*Abathymermis Rubzov, 1971.*

91(89) Вагина S-образная.

92(93) Вагина короткая, со слабо выраженными коленами. Спикулы короткие. Слабо изогнутые. Передний конец тела прямо срезан. Амфиды очень большие, пиалообразные.

*Amphidomermis Filipjev, 1934.*

93(92) Вагина длинная, цилиндрическая. Спикулы длинные, по середине дважды перекрученные. Голова под кутикулой неровно волнистая. Амфиды пиалообразные.

*Torsiomermis Kaiser et Schwank, 1985.*

94(80) Гиподермальных валиков 8.

95(96) Спикула одиночная.

96(97) Вагина S-образная.

97(98) Пищевод короткий ( $\frac{1}{3}$  длины тела). Амфиды расположены в области шейной перетяжки. Спикула удлинённая, скобкообразная.

*Lanceimermis Artjukhovsky, 1969.*

98(97) Пищевод доходит до середины тела. Амфиды расположены в кругу головных папилл. Спикула короткая, толстая, дуговидно изогнутая.

*Brevimermis Rubzov, 1972.*

1. Род *Mermis Dujardin, 1842.*

*Типовой вид:* *Mermis nigrescens Dujardin, 1842* (рис. 5.1).

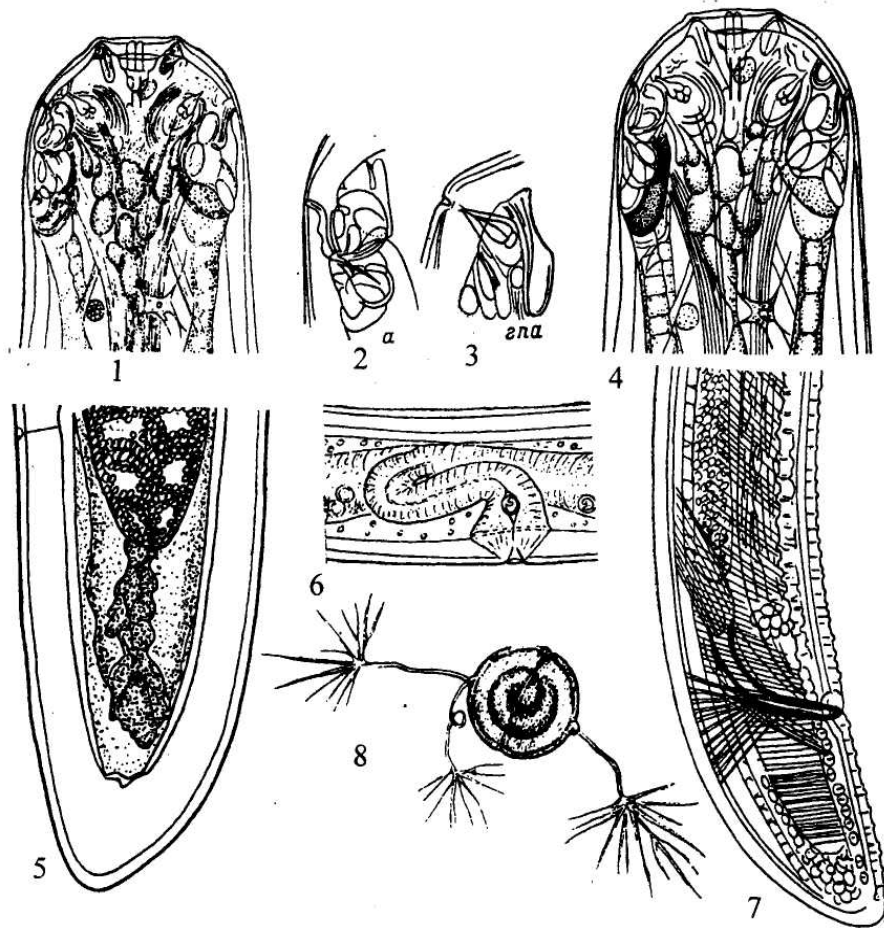


Рис. 5.1. *Mermis nigrescens* Duj., 1842 (по Hagmeier, 1912):

1 – головной конец самки; 2 – амфид; 3 – головная папилла; 4 – головной конец самца; 5 – хвостовой конец самки; 6 – вагина (ориг.); 7 – хвостовой конец самца; 8 – яйцо.

*Диагноз рода:* Мермитиды средних или крупных размеров (до 200 мм). Ротовое отверстие терминальное. Форма головного конца тупо закруглённая. Голова под кутикулой вытянуто-булавовидная. Кутикула толстая с выраженным слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, из которых 4 субмедиальные и 2 околоротовые. Последние по величине не уступают головным, а иногда даже превосходят их. В целом и головные и околоротовые папиллы относятся к категории мелких, имеют вид конуса с широким основанием, вершины остроконечные или слегка закруглённые, иногда усечённые. Шейные сенсиллы отсутствуют. Амфиды мелкие, поровидные; реже лампочковидные, но с поровидным отверстием; открываются в кругу субмедиальных папилл или непосредственно под ним. У отдельных видов они не просматриваются вообще. Как правило, амфиды выражены у видов с устойчивым половым

размножением. У видов со склонностью к партеногенезу, чередующемуся с половым размножением, амфиды очень мелкие, поровидные, практически слабо проявляющиеся. Это лишний раз подтверждает их хеморецепторную функцию, обеспечивающую формирование клубков и образование брачных пар. Роль развитых околотротоваых папилл в этом случае усиливает осязательную функцию, компенсируя относительно слабую хеморецепцию. На переднем конце тела в районе шейной перетяжки имеются фоторецепторы в виде многочисленных пигментных клеток. Пищевод короткий, не достигает середины тела. Вагина S-образная с явно расширенной булавовидной головкой; вульварная щель прямая. Спикул 2, короткие, прямые или слабо изогнутые, с несколько расширенными корнями. Половые папиллы тремя чёткими рядами простираются выше уровня корней спикул, средний ряд всегда длиннее. Задний конец тела тупо конусовидный, закруглённый, слегка вогнут в брюшном направлении.

У видов рода *Mermis* на яйцевой оболочке характерны так называемые биссусы – выросты, обеспечивающие, по мнению многих авторов, прикрепление отложенных яиц к субстрату (травяному покрову) на дневной поверхности. Мы считаем, что функция биссусов этим не ограничивается. Разнообразие форм биссусов и, прежде всего, особенности их архитектоники свидетельствуют о том, что отложенные яйца на поверхность растений способны в дальнейшем распространяться в пространстве с помощью ветра (рис. 5.2). На роль ветра в распространении яиц мермисов указывает характер образований выростов, напоминающий по форме и строению анемохоры (древовидные выросты, напоминающие таковые у перекатипоя; крылатки ильмовых; парашютики одуванчиков и др.). Их формы объединяются общей способностью переноситься в потоке воздуха. Для целей только прикрепления достаточно было бы крючковатых выростов или покрытия поверхности яиц клейким веществом. И это направление адаптации здесь присутствует (*M. athysanota*), яйца с шероховатой, бугристой поверхностью могут успешно растаскиваться многочисленным и разнообразным животным населением травянистого покрова.

Особенности строения биссусов яиц видов рода *Mermis* являются достаточно характерным диагностическим признаком. Но в определительных таблицах видов рода он может рассматриваться лишь в качестве вспомогательного, подтверждающего отличительные особенности в строении органов половозрелых особей.

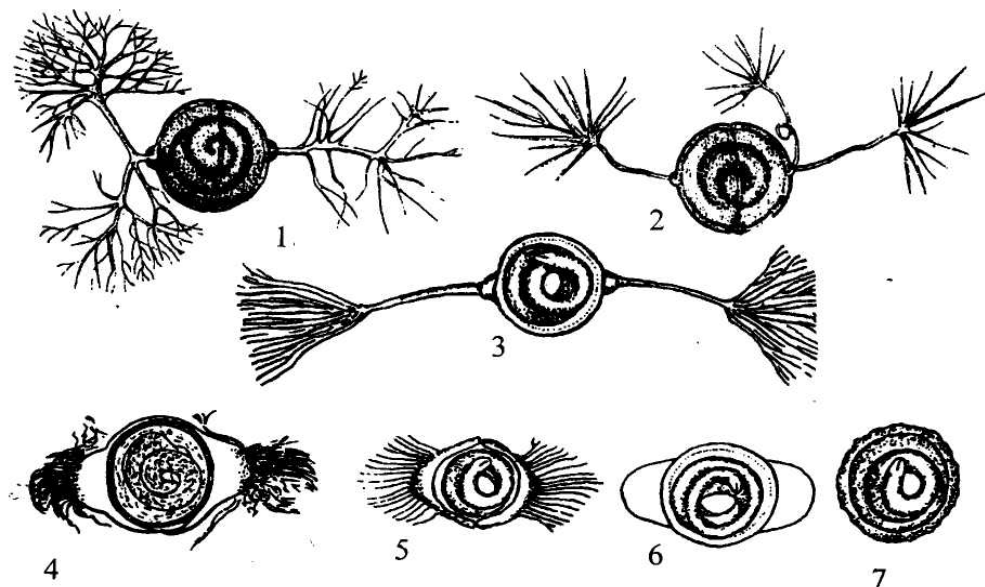


Рис. 5.2. Типы биссусов у яиц различных видов из рода *Mermis*: 1, 2 – древовидные (*M. subnigrescens* Cobb, 1926; *M. nigrescens* Dujardin, 1842); 3 – кисточковидные (*M. meissneri* Cobb, 1926); 4, 5 – щетинковидные (*M. tahitiensis* Baylis, 1944; *M. mirabilis* Linstow, 1903); 6 – крыльчатковидные (*M. species*); 7 – бугристые (*M. athysonata* Steiner, 1922).

*Хозяева*: прямокрылые, чешуекрылые, др. беспозвоночные.

*Распространение*: обнаружены в Старом и Новом Свете.

*История рода Mermis*. Род был установлен Ф.Дюжарденом (Dujardin, 1842) для мермитид, обнаруженных в почве в окрестностях г. Ренна (Франция), и описан им под видовым названием *M. nigrescens*. До XX столетия все мермитиды включались в род *Mermis*, что и породило в дальнейшем чрезвычайно запутанную синонимику. Качество описания многих видов было настолько низким, что одни до настоящего времени остаются неузнаваемыми; другие впоследствии отнесены к иным родам; большому числу мермитид были присвоены видовые названия исключительно в соответствии с видом хозяина, в котором они были обнаружены.

*Mermis albicans* (Siebold, 1848), как имеющий 6 головных папилл, расположенных в один круг, Штейнером (Steiner, 1924) был использован как гомотип для нового рода *Hexameris* (Steiner, 1924).

Г. Штейнер (1929) для вида *M. arenicola* (Lauteborn) Hagmeier 1912 обосновал новый род *Octomermis*, включенный И.Н.Филипьевым (1934) в определительную таблицу родов сем. Mermithidae.

И.Н. Филипьев (1934) для вида *M. elegans* Hagm., самцы которого характеризуются длинными переплетёнными спикулами, обосновал род *Complexomermis*, а для вида *M. tenuis* Hagm., имеющего большие амфиды, - род *Amphidomermis*.

Вид *M. terricola* Hagm. избран А.К.Артюховским в качестве типового для рода *Oesophagomermis* Art., 1969, а вид *M. brevis* Hagm., для рода *Terromermis* Art. et Lis., 1977. Для вида *M. subtilis* Schmas., самцы которого имеют длинные, частично переплетённые спикулы и крупные амфиды А.К.Артюховским (1963) был обоснован новый род *Spiculimermis* Art., 1963.

На основании вида *M. formosa* Schmas. И.А.Рубцовым (1978) описан новый род *Schmassmanimermis* Rubz., 1978.

Большое количество видов рода *Mermis* в процессе ревизии различными авторами было переведено в другие роды.

К.Дизинг (Diesing, 1851; 1961) видовое название мермитид устанавливал исключительно по наименованию их хозяев, что исключает всякие возможности их диагностирования: *M. acidaliae* (*Acidalia delutata*), *M. barbitistidis* (*Barbitistidis autumnalis*), *M. blättae* (*Blätta orientalis*), *M. chironomi* (*Chironomi* sp.), *M. coccinellae* (*Coccinella septempunctata*), *M. dectici* (*Decticus brevipennis*), *M. gallerucae* (*Galleruca alni*), *M. gastropachae* (*Gastropachae rubi*), *M. gomphoceri* (*Gomphocerus elegans*), *M. mantidis* (*Mantis religiosa*), *M. micryphantidis* (*Micryphantis bicuspidatus*), *M. notodontae* (*Notodontae dromedarii*), *M. polyodontis* (*Polyodontis* sp.), *M. ptilophorae* (*Ptilophora plumigera*), *M. scarabaei* (*Scarabaeus stercorarius*), *M. simuliae* (*Simulacra reptantis*), *M. tracheae* (*Trachea piniperda*) и др.

А.К.Артюховский (1990) на основании проведенной им ревизии рода *Mermis* и, ссылаясь на других авторов, к неузнаваемым (недостаточно описанным) видам относит следующие: *M. truncatula* Rudolphi, 1819; *M. elongate* Leidy, 1851; *M. ferruginea* Leidy, 1851; *M. crassicauda* Leidy, 1851; *M. robusta* Leidy, 1851; *M. spiralis* Baird, 1853; *M. tenerzima* Creplin, 1851; *M. tenissima* Creplin, 1851; *M. lacinula* Schneider, 1866; *M. longissima* Федченко, 1874; *M. explicans* Федченко, 1874; *M. acuminate* Linstow, 1883; *M. rotundata* Linstow, 1883; *M. drassi* Linstow, 1883; *M. hyalinae* Linst., 1889; *M. praematura* Linst., 1897; *M. acrididarum* Linst., 1897; *M. brasiliensis* linst., 1898; *M.*

setiformis Linst., 1898; *M. australis* Linst., 1898; *M. Africana* Linst., 1898; *M. costa-ricensis* Linst., 1898; *M. gammari* Linst., 1898; *M. sialidis* Linst., 1898; *M. indica* Schultz, 1900; *M. nigra* Linst., 1903; *M. piscinalis* Linst., 1904; *M. pachysoma* Linst., 1905; *M. gracilis* Linst., 1906; *M. guardripartita* Linst., 1906; *M. involuta* Linst., 1906; *M. pachyderma* Linst., 1906; *M. namatanaiensis* St., 1922; *M. pussilla* linst., 1906. Данный список мы дополняем видами: *M. papillus* Gafurov, 1982 и *M. pterostichiensis* Rubzov, 1977, описанных только по личинкам; *M. paranigrescens* Rubzov, 1976, строение вагины и косая щель вульвы, а также невыраженные ротовые папиллы которого не позволяют отнести вид к роду *Mermis*.

К данному роду мы относим следующие виды (рис. 5.3, 5.4): *M. nigrescens* Dujardin; *M. maroccana* Baylis; *M. mirabilis* Linstow; *M. athysanota* Steiner; *M. savaiiensis* Ortowilliams; *M. kenyensis* Baylis; *M. meissneri* Cobb; *M. gigantean* Artyukhovski, Lisikovae; *M. kirgisica* Kirjanova et all.; *M. subnigrescens* Cobb; *M. tahitiensis* Baylis; *M. guakensis* Gafurov; *M. changodudus* Poinar et all. (всего 13 видов).

#### **Определительная таблица видов *Mermis* (рис. 5.1; 5.3; 5.4).**

1(2) Околоротовые папиллы с многочисленными сенсиллами на вершинах

***M. maroccana* Baylis, 1935,  
Марокко**

2(1) Околоротовые папиллы без многочисленных сенсилл.

3(17) Пищевод не выходит за пределы внутренней головной капсулы.

4(5) Выделительная пора заметна.

***M. mirabilis* Linstow, 1903,  
Гавайские острова (горная местность)**

5(4) Выделительная пора не заметна.

6(9) Околоротовые папиллы массивные, заметно крупнее головных папилл.

7(8) Амфиды открываются в кругу головных папилл. Околоротовые папиллы расположены ближе к ротовому отверстию.

***M. athysanota* (Steiner, 1922) Baylis, 1944  
Новая Зеландия**

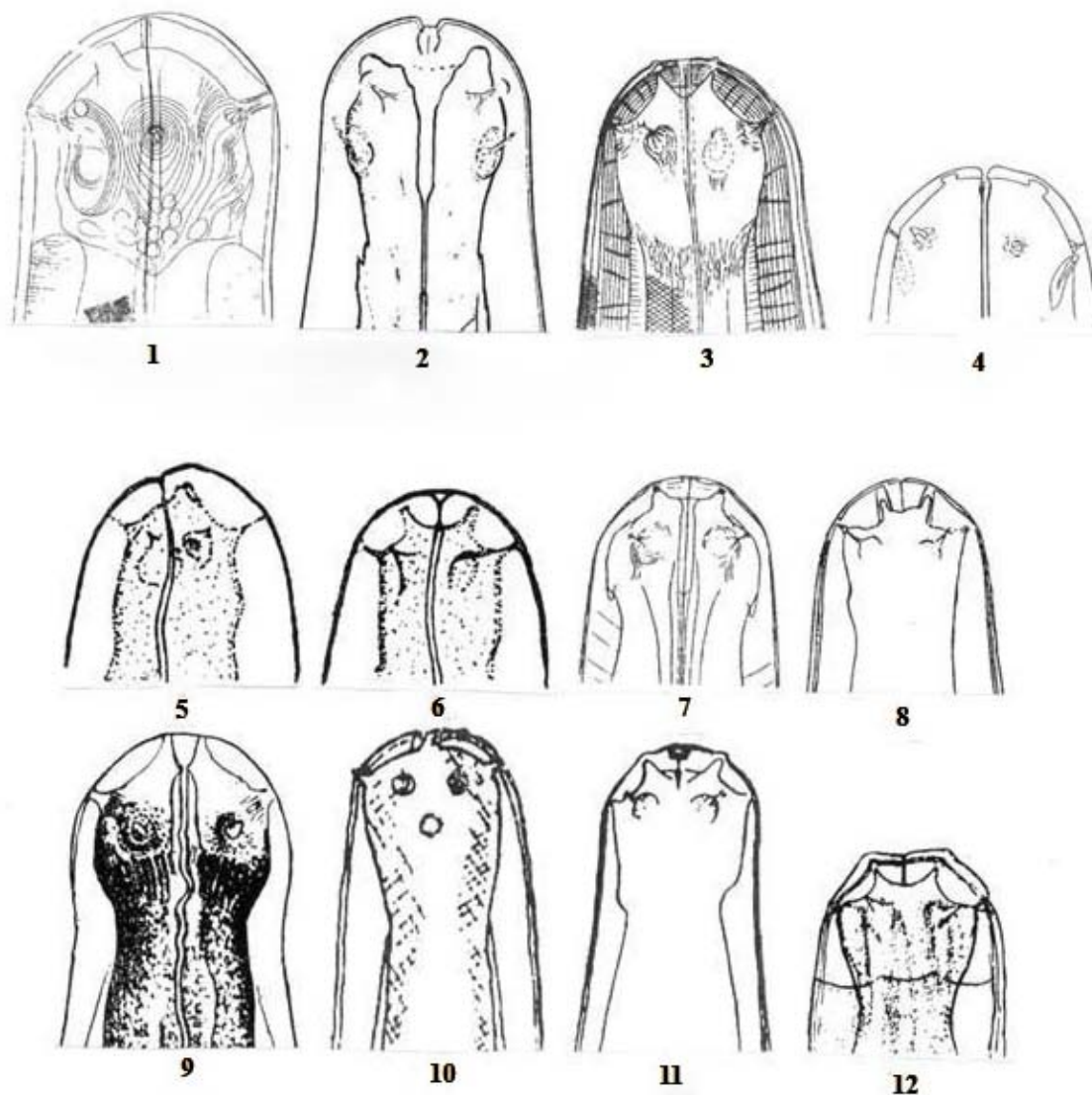


Рис. 5.3. Особенности строения головного конца различных видов  
рода *Mermis*:

1.- *M. athysanota* Steiner, 1922; 2.- *M. savaiiensis* Orton Williams, 1984; 3.- *M. gigantean* Artyukhovsky Lisikovaе, 1977; 4.- *M. guakensis* Gafurov, 1984; 5, 6.- *M. changodudus* Poinar e.a., 1978; 7.- *M. marocana* Baylis, 1935; 8.- *M. kenyensis* Baylis, 1944; 9.- *M. meissneri* Cobb, 1926; 10.- *M. mirabilis* Linstow, 1903; 11.- *M. tahitiensis* Baylis, 1944; 12.- *M. subnigrescens* Cobb, 1926.

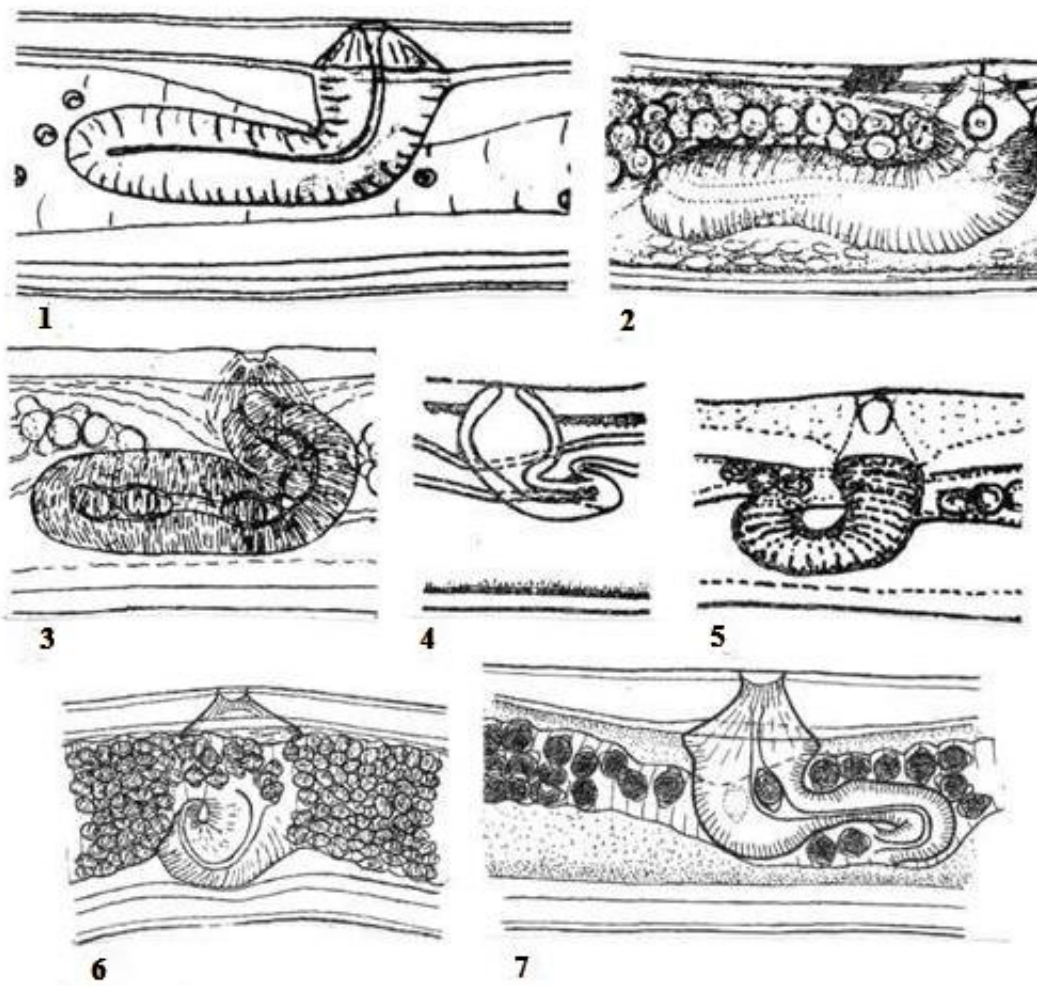


Рис. 5.4. Строение вагины видов рода *Mermis*:

- 1 – *M. gigantean* Artyukovsky Lisikovaе, 1977;
- 2 – *M. kirgistica* Kirjanovae e. a., 1959;
- 3 – *M. tahitiensis* Baylis, 1944;
- 4 – *M. guakensis* Gafurov, 1982;
- 5 – *M. changodudus* Poinar e.a., 1978;
- 6 – *M. meissneri* Cobb, 1926 (ориг.);
- 7 – *M. savaiiensis* Orton Williams, 1984 (ориг.).



8(7) Амфиды открываются заметно позади головных папилл. Околоротовые папиллы смещены латерально от ротового отверстия и располагаются на значительном удалении друг от друга.

*M. savaiiensis Orton Williams, 1984,*  
*Западное Самоа.*

9(6) Околоротовые папиллы не крупнее головных папилл. Голова под кутикулой относительно высокая, её наибольший диаметр заметно меньше высоты.

*M. kenyensis Baylis, 1944,*  
*Африка: Кения.*

10(11) Голова под кутикулой (при медиальном положении особи) заметно отделена от туловища. Головные папиллы расположены в передней трети головы. Ротовые папиллы сближены.

*M. meissneri Cobb, 1926,*  
*Средняя Европа.*

11(10) Переход головы в туловище (при медиальном положении особи) постепенный, нерезкий. Головные папиллы расположены в передней трети головы.

12(15) Вагина с расширенным первым коленом.

13(14) Третье колено вагины хорошо выражено. Латеральные хорды с тремя рядами клеток.

*M. nigrescens (Dujardin, 1842) Hagmeier, 1912,*  
*Хозяин: саранчовые, бабочки и др.*  
*Франция, Россия (ЦЧР и др. области).*

14(13) Третье колено вагины слабо заметное. Латеральные хорды с четырьмя рядами клеток.

*M. gigantean Artyukhovski Lisikovaе, 1977,*  
*Узбекистан, Таджикистан.*

- 16(15) Вагина цилиндрическая, компактная. Голова под кутикулой выделяется резко выраженной шейной перетяжкой.  
*M. tahitiensis Baylis, 1944,*  
*Полинезия: Таити.*
- 17(3) Пищевод выходит за пределы внутренней головной капсулы. Вершины ротовых папилл прямо срезанные.  
*M. guakensis Gafurov, 1982,*  
*Таджикистан.*
- 18(19) Шейный воротничок выражен в виде волнистой линии.  
*M. subnigrescens Cobb, 1926,*  
*Хозяева: различные виды саранчовых.*  
*Северная Америка.*
- 19(18) Шейный воротничок не выражен. Ротовое отверстие слегка смещено вентрально.  
*M. changodudus Poinar e.a., 1978,*  
*Остров Мадагаскар.*

## 2. Род *Melolonthinimermis Artyukhovsky, 1963.*

*Типовой вид:* *Melolonthinimermis hagmeieri Schuurmans-Stekhoven et Mawson, 1955* (рис. 5.5).

*Синоним:* *Pseudomermis hagmeieri Schuur.-Stekh. et Maw., 1955.*

*Диагноз рода.* Мермитиды относительно крупных размеров (55-125 мм). Ротовое отверстие терминальное или несколько смещено вентрально. Метателостома хорошо выражена: она заметно шире и более хитинизирована, чем остальная трубка пищевода. Сам пищевод короткий, не достигает середины тела ( $1/5$  -  $1/10$  длины мермитиды). Кутикула имеет слой перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 4. Головные бугры чаще массивные, лепёшковидные, у основания складчатые; расположены в один круг. Амфиды мелких размеров, овальные (слабо вытянутые); при поровидном амфидальном отверстии имеют яйцевидную форму, при более широком – бокалообразную и даже чешееобразную.

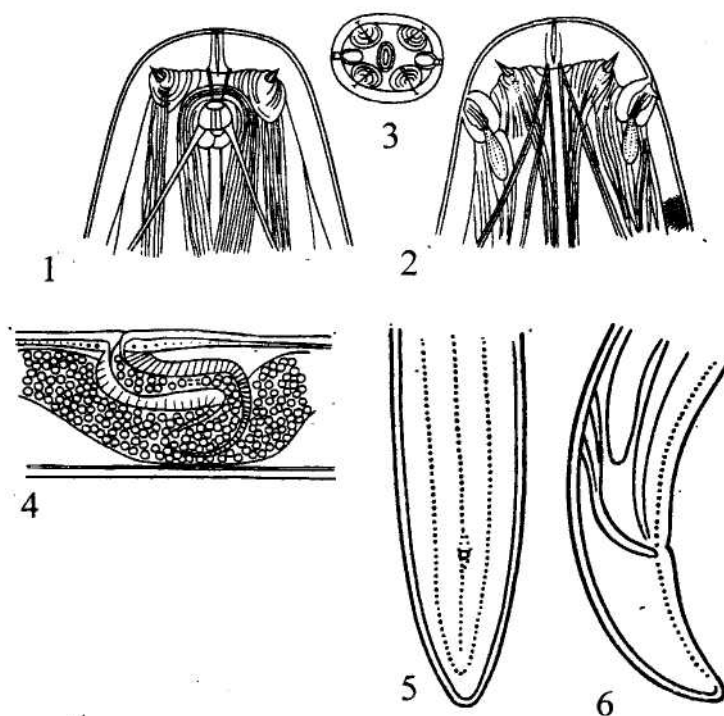


Рис. 5.5. *Melolonthimermis hagmeieri* Schuur.-Stekh. et Maw., 1955:  
1, 2, 3 – передний конец тела; 4 – половая система самки; 5, 6 – половая система самца.

Располагаются амфиды обычно непосредственно под головными папиллами, но иногда в их кругу или наоборот – ближе к шейной перетяжке. По форме Вагина занимает промежуточное положение между V-образной и S-образной, в процессе яйцекладки может вытягиваться или компактно группироваться. Щель вульвы обычно прямая, но может быть слегка наклонённой, а при вытянутом положении вагины даже косой. Матка не уже среднего размера вагины. Яйцеводы короткие. Спикулы парные, короткие, (слегка по длине превышают диаметр тела на уровне клоаки; их дистальные концы закруглённые или приострённые. Половые папиллы образуют три чётких ряда, которые простираются существенно выше уровня корней спикул. Хвостовой конец тела приострённый, иногда тупозакруглённый, обычно слегка удлинённый. Наибольшее сходство прослеживается с родом *Mermis*, от которого отличается: слегка смещённым ртом; отсутствием шейных папилл; несколько удлинённым хвостом.

*Хозяева:* личинки хрущей.

*История рода и анализ видов.* Род *Melolonthimermis* установлен А.К.Артюховским (1963) на основании изучения мермитиды *Pseudomermis*

*hagmeieri* Schuurmans-Stekhoven et Mawson, обнаруженной в качестве паразита личинок майского жука во Франции. К этому же роду был причислен вид *Pseudomermis vanderlindei* Steiner, 1937, описание которого полностью соответствует диагнозу *Melolonthinimermis*. В наших карпатских сборах (1966 – 1968 гг.) были обнаружены в почве горных лугов (полонин) ряд видов, относящихся к рассматриваемому роду. Ряд некоторых из них (*M. karpatica*, *M. bukovinae*, *M. porovi*) были описаны А.К.Артюховским (1978) как новые для науки виды; ещё три вида (*M. amphibia*, *M. myrmecophola*, *M. sp. (poloninae)*) описаны В.В.Поповым (1978). Своеобразие этих видов и их принадлежность к роду *Melolonthinimermis* зафиксированы в оригинальных рисунках.

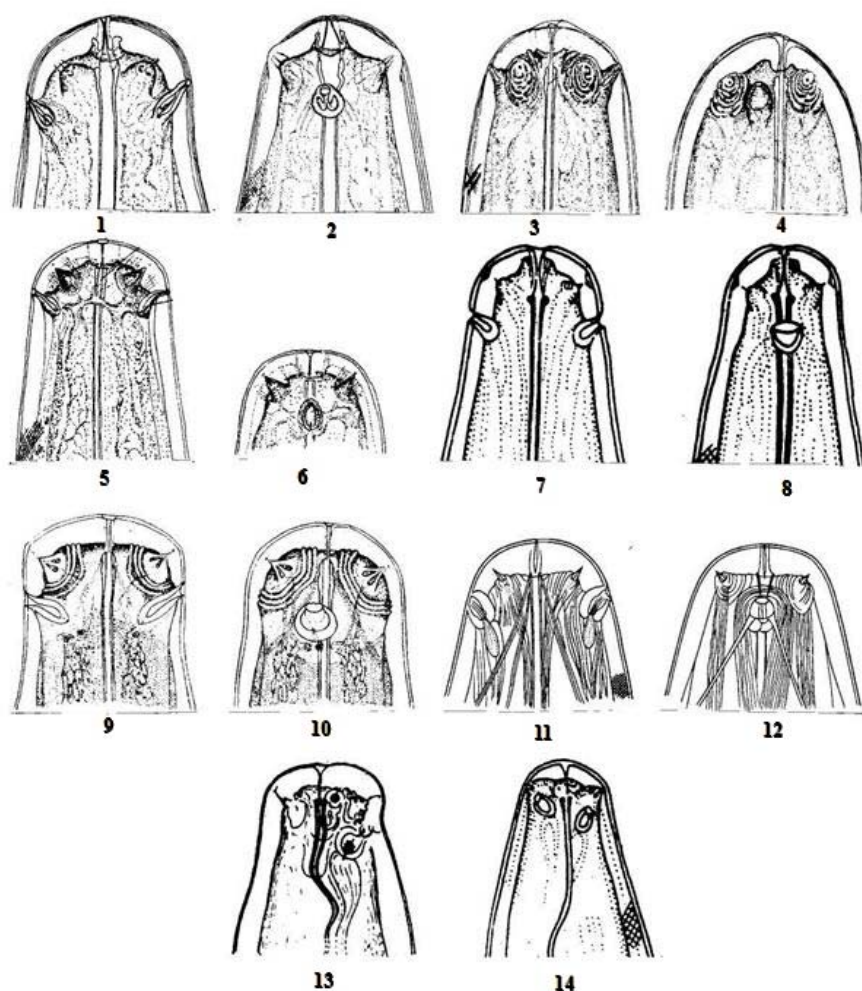


Рис. 5.6. Строение головных концов видов *Melolonthinimermis*:

1, 2 – *Mel. porovi* Art., 1978; 3, 4 – *Mel. myrmecophola* Popov, 1978; 5, 6 – *Mel. amphibia* Popov, 1978; 7, 8 – *Mel. bukovinae* Art., 1978; 9, 10 – *Mel. sp.* Popov, 1978; 11, 12 – *Mel. hagmeieri* Schuur.-Stekh. et Maw., 1955; 13 – *Mel. vanderlindei* Steiner, 1937; 14 – *Mel. karpatica* Art., 1978.

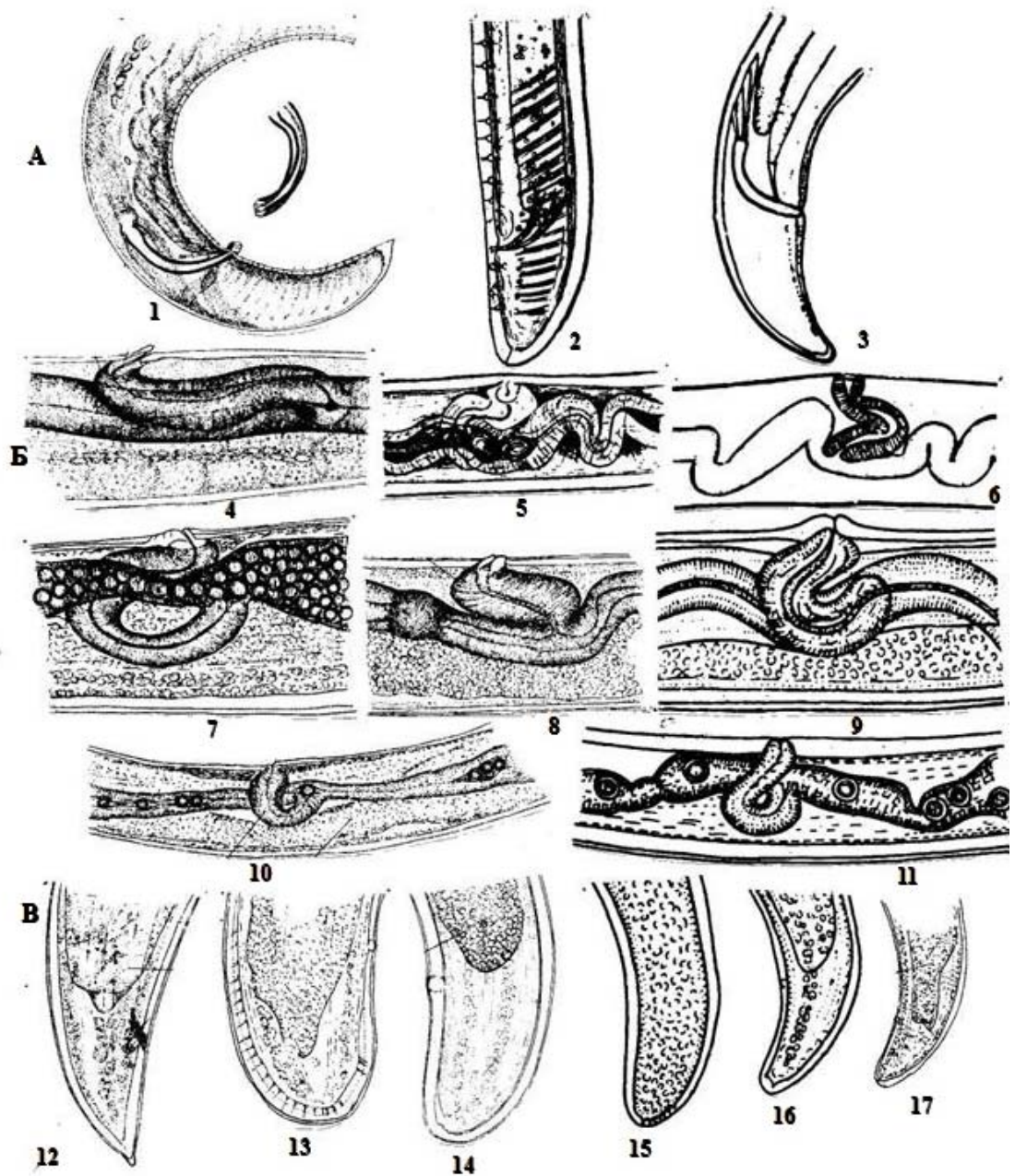


Рис. 5.7. Виды рода *Melolonthinimermis*:

А – Хвостовые концы тела самцов: 1 – *M. sp.* Popov, 1978; 2 – *M. vanderlindei* Steiner, 1937; 3 – *M. hagmeieri* Schuur.-Stekh. et Maw.

Б – Половая система самок: 4 – *M. sp.* Popov, 1978; 5 – *M. vanderlindei* St., 1937; 6 – *M. hagmeieri* Schuur.-Stekh. et Maw; 7 – *M. popovi* Art., 1978; 8 – *M. mirmecophola* Popov, 1978; 9 – *M. bucovinae* Art., 1978; 10 – *M. amphibia* Popov, 1978; 11 – *M. karpatica* Art., 1978.

В – Хвостовые концы тела самок: 12 – *M. sp. nov.*; 13 – *M. popovi* Art., 1978; 14 – *M. myrmecophola sp. nov.*; 15 – *M. karpatica* Art., 1978; 16 – *M. bucovina* Art., 1978; 17 – *M. amphibia sp. nov.*

- Определительная таблица видов *Melolonthinimermis*** (рис. 5.5, 5.6, 5.7).
- 1(9) Головной апикальный бугор имеется.
- 2(3) Амфиды расположены в кругу головных папилл. Форма амфида яйцевидная, амфидальное отверстие поровидное. Вагина S-образная, щель вульвы наклонённая.  
***M. tirmecophola* Popov, 1978,  
Украина (Карпаты).**
- 3(2) Расположение амфидов иное.
- 4(7) Амфиды расположены непосредственно под кругом головных папилл.
- 5(6) Полость амфида трёхкамерная. Щель вульвы наклонённая.  
***M. porovi* Artyukhovsky, 1978,  
Россия (Воронежская область). Украина (Карпаты).**
- 6(5) Полость амфида простая, однокамерная. Форма амфида яйцевидная. Щель вульвы прямая.  
***M. amphibia* Popov, 1978,  
Украина (Карпаты).**
- 7(4) Амфиды расположены на уровне шейной перетяжки.
- 8(9) Амфиды чашеобразные. Губы вульвы утолщённые.  
***M. bicovinda* Artyukhovsky, 1978,  
Украина (Буковина).**
- 9(1) головной апикальный бугор не выражен.
- 10(11) Головные бугры массивные, при латеральном положении мермитиды сильно сближены и достигают основаниями трубки пищевода. Амфиды бочонковидные с поровидным отверстием.  
***M. hagmeieri* Schuurmans-Stekhoven et Mawson, 1955,  
Франция.**

11(12) Амфиды бокаловидные. Вагина S-образная, вытянутая. Щель вульвы косая. Хвостовой конец тела приострѐнный.

*M. sp. (poloninae) Popov, 1978,*  
*Украина (Карпаты).*

12(13) Головные бугры слабо выступают над поверхностью головы. Амфиды бокаловидные. Вагина с расширенной головкой.

*M. vanderlindei Steiner, 1937,*  
*Европа.*

13(12) Амфиды яйцевидные. Вагина цилиндрическая.

*M. karpatica Artyukhovsky, 1978,*  
*Украина (Карпаты).*

3. Род *Pheromermis Poinar, Lane et Thomas, 1976* (рис. 5.8).

Типовой вид – *Mermis pachysoma* Linstow, 1976, США (Калифорния).

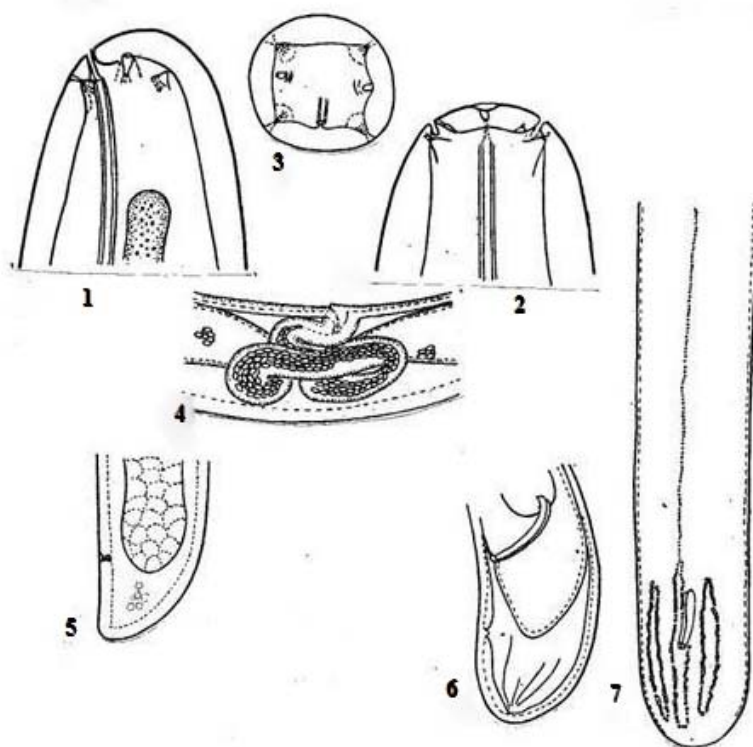


Рис. 5.8. *Ph. pachysoma* Linstow (По Poinar et al., 1976):

1, 2 – передний конец тела; 3 – апикальный срез головы; 4 – половая система самки; 5 – задний конец тела самки; 6, 7 – половая система самца.

*Диагноз рода.* Тело относительно короткое, но толстое. Передний конец тела тупозакруглённый. Рот сдвинут вентрально, но не достигает уровня окружности по головным папиллам. Передний конец пищеводной трубки не образует кантика и не достигает кутикулы. Сам пищевод короткий и составляет  $\frac{1}{4}$  -  $\frac{1}{7}$  части тела. Кутикула с выраженной перекрестной волокнистостью. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 4, околоротовые – отсутствуют. Амфиды небольшие, но хорошо выражены, по форме напоминают узкую вазу, расширенную кпереди; их отверстие округлое, равно по величине наибольшему диаметру органа; расположены на одном уровне и даже несколько выше круга головных папилл. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, с несколько наклонённой вульварной щелью; крылья матки относительно широкие. Спикул 2, очень короткие, чуть более  $\frac{1}{2}$  диаметра тела на уровне ануса; слегка изогнутые и разделены на всём протяжении. Половые папиллы образуют 3 двойных густо расположенных ряда. Которые простираются практически до уровня корней спикул, а затем медиальный ряд густой строкой одиночных папилл уходит вверх на расстояние, равное более четырёх длин хвоста. Хвост короткий, тупозакруглённый. Личинки с едва заметным шиповидным отростком. Сходен с родом *Allomermis*, от которого отличается меньшим количеством гиподермальных валиков. Также близок к *Thaumamermis*.

*Хозяева:* осы, личинки слепней, муравьи.

*История рода и анализ видов.* В настоящее время в составе рода числится 16 видов: *Ph. pachysoma* Linstow, 1905; *Ph. ascaroides* Artyukhovsky et Khartschenko, 1971; *Ph. montanus* Gafurov et Muratowa, 1983; *Ph. myopis* Poinar et Lane, 1978; *Ph. myrmecophila* Crawleg et Baylis, 1921; *Ph. robustus* Gafurov et Muratowa, 1983; *Ph. tabanivora* Rubzov et Andreeva, 1974; *Ph. tenuiloba* Rubzov et Andreeva, 1974; *Ph. terriforma* Artyukhovsky et Lisikova, 1977; *Ph. turgenica* Rubzov et Wakker, 1976; *Ph. vesparum* Kaiser, 1987; *Ph. villosa* Kaiser, 1986; *Ph. zaamini* Gafurov et all., 1979; *Ph. tabani* Rubzov et Andreeva, 1980; *Ph. vernalis* Rubzov et Andreeva, 1980; *Ph. hybomitrae* Rubzov et Bei-Bienko, 1974.

Составление определительной таблицы видов рода нам представляется в рамках данной монографии невозможным, так как многие из выше приведённых видов описаны по личинкам, а дифференциальные диагнозы других из них (*Ph. robustus* и др.) настолько неубедительны, что практически неотличимы от типового.



#### 4. Род *Allomermis* Steiner, 1925.

Типовой вид: *Allomermis trichotopson* Steiner 1925 (рис. 5.9).

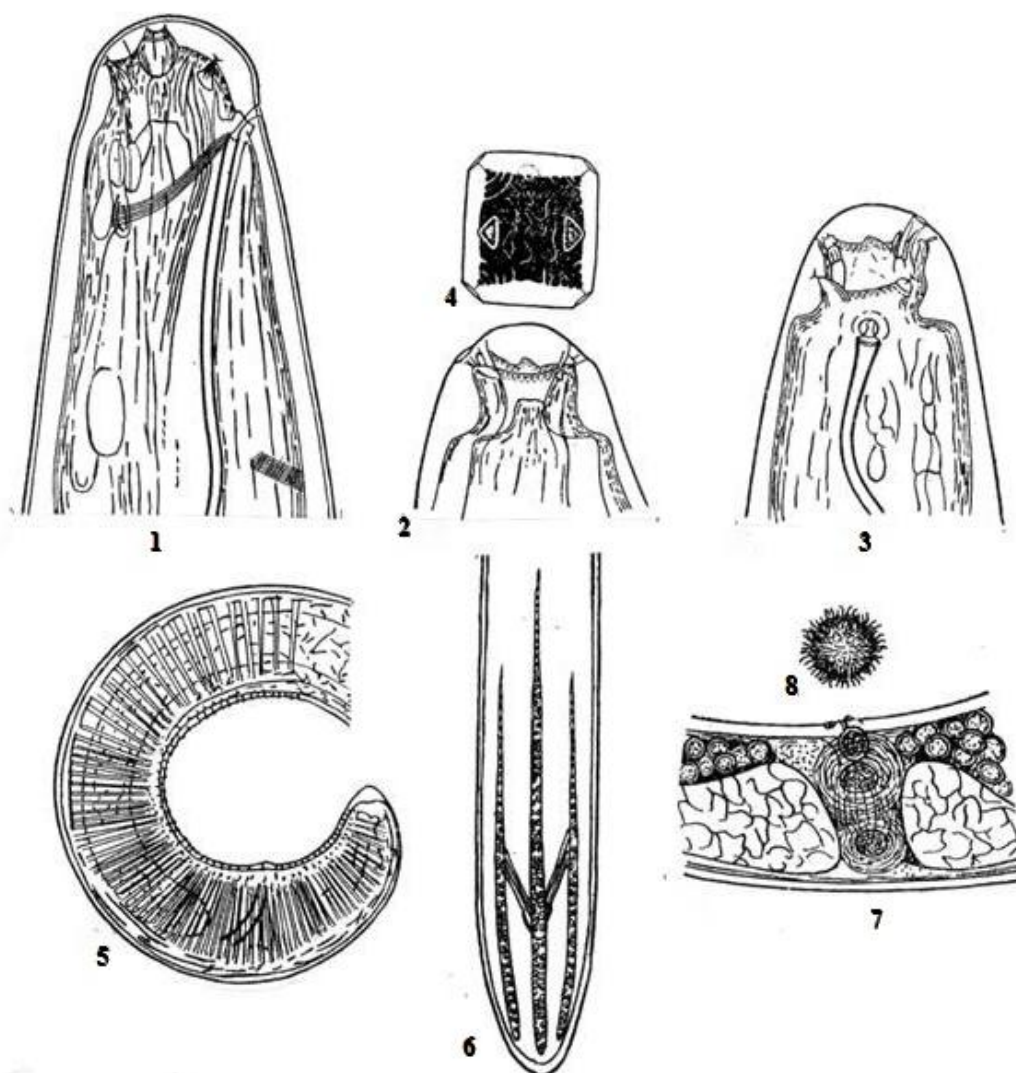


Рис. 5.9. *Allomermis trichotopson* St., 1925 (по Steiner, 1925):

1, 2, 3 – головной конец тела; 4 – то же апикально; 5, 6 – половая система самца (хвостовой конец тела); 7 – половая система самки; 8 – отложенное яйцо.

*Диагноз рода:* Мермитиды относительно мелкие (10 – 16 мм). Передний конец головы округлый. Ротовое отверстие сильно смещено на вентральную сторону, расположено значительно ниже уровня головных папилл. Кутикула с выраженным слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 8. Ротовая трубка хорошо выражена, относительно длинная и узкая. От переднего конца пищевода к дорсальной стороне отходит мощная ретракторная мышца. Длина пищевода прослежена до середины передней ветви матки. Головных папилл 4, представляют собой

они мелкие бугорки с хорошо выраженными сенсиллами; образуют четырёхугольник, близкий к квадрату. Амфиды мелких размеров; апикальные, расположены на вершине головы; при латеральном положении мермитиды имеют бочонковидную форму, при вентральном положении более вытянутые. Вагина дуговидно изогнутая, булавовидная. Вульва – прямая щель. Спикулы парные, слабо изогнутые, короткие (длиной менее диаметра хвоста). Половые папиллы расположены тремя удвоенными рядами и заходят далеко выше уровня корней спикул. Бурсальная мускулатура хорошо развита, в результате чего хвостовой конец тела самца постоянно загнут в брюшном направлении. Хвост короткий (коэффициент – 1,5), куполовидный. Отложенные яйца имеют множество коротких биссусов (ежиковидные).

Входит в группу родов, имеющих 4 головных папиллы, но в ней занимает достаточно обособленное положение, отличаясь мелкими размерами тела, количеством (8) гиподермальных валиков, высоким расположением амфидов (выше круга головных папилл); сильно смещённым ртом (почти до уровня шейной перетяжки); прямой по форме вагиной.

*История рода и анализ видов.* Г.Штейнер в 1925 г. описал новый род и вид *Allomermis trichotopson* gen. et sp. nov. Из Ямайки. Признаки типового вида настолько своеобразны, что все последующие, вводимые в состав рода виды в конечном итоге оказываются несоответствующими его диагнозу. Причисленный к *Allomermis* Р.Дольфусом (Dollfus, 1945), а позднее И.А.Рубцовым (1978) вид *Mermis myrmecophila* (Crawley et Baylis, 1921) из Франции переведён А.К.Артюховским (1990) в состав *Camponotimermis* Ipat. et all., 1980 (6 гиподермальных валиков, ротовое отверстие располагается перед кругом головных папилл, а амфиды открываются в их кругу и т.д.). Описание *Allomermis lasiusi* Rubz., 1970 по тем же признакам также не соответствует диагнозу рода, и, в свою очередь, вид переведен А.К.Артюховским (1990) в состав рода *Camponotimermis* Ipat. et all., 1980.

Нами предлагается в составе рода числить вид *Tetramermis lacustrus* Rubz., 1978 (рис. 5.10). Вид по всем признакам соответствует роду *Allomermis*. Не совпадает только количество гиподермальных валиков, которых у последнего вида 6 (против 8). Поскольку рисунка поперечного среза тела для *A. trichotopson* Штейнер (1925) не приводит, вопрос о достоверности этого признака остается открытым. Явное несоответствие рассматриваемого вида роду *Tetramermis* очевидно, к тому же этот род

совершенно справедливо многими авторами относится к группе недостаточно описанных.

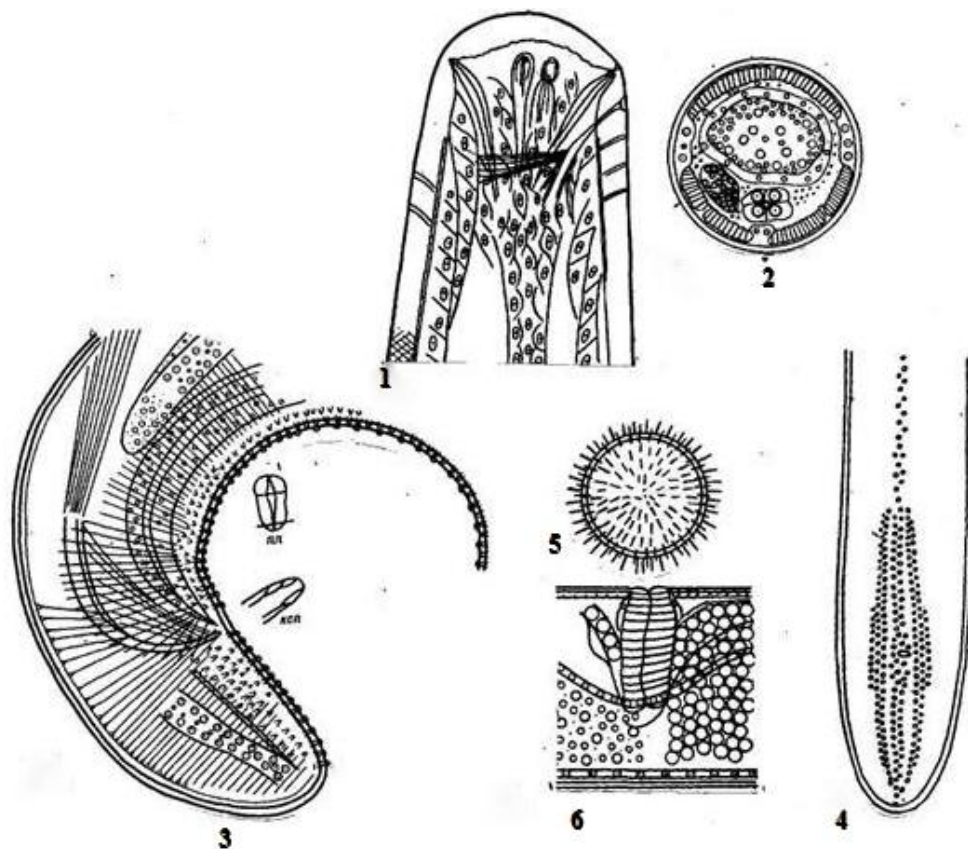


Рис. 5.10. *Allomermis lacustris* Rubzov, 1978:

1 – передний конец тела; 2 – поперечный разрез тела; 3, 4 – половая система самца; 5 – яйцо; 6 – половая система самки.

### 5. Род *Hexamermis* Steiner, 1924.

*Синонимы:* *Agamermis* Cobb, Steiner et Christie, 1923; *Ovomermis* Rubzov, 1976.

Типовой вид: *Hexamermis albicans* Siebold, 1848 (рис. 5.11).

Диагноз рода: Мермитиды крупные с длиной тела до 420 мм и более. Ротовое отверстие терминальное. Форма головного конца тела закруглённая. Голова под кутикулой гетероцефальная, разделена в спинно-брюшном направлении на две половины. Кутикула толстая, имеет хорошо выраженный слой перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головные папиллы массивные, пальцевидные или булавовидные в количестве 6-ти, расположены в один круг. Амфиды мелкие, вытянуто каплевидные или поровидные, в ряде случаев незаметные; расположены под головными

папиллами или непосредственно на них; обычно открываются в кругу головных папилл. У многих видов позади головных папилл хорошо развиты протоки соматических сенсилл, часто они достаточно длинные и коленчато изогнутые.

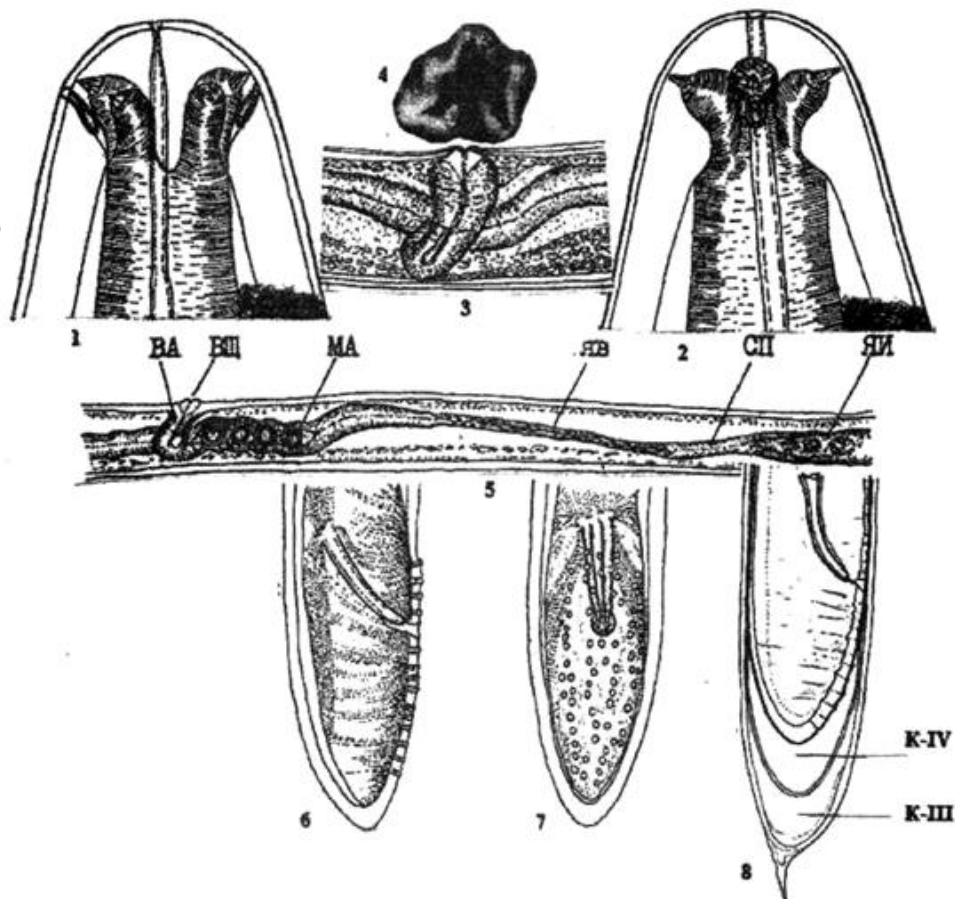


Рис. 5.11. *Hexameris albicans* Siebold, 1848 (ориг.):

1 – головной конец самки; 2 – головной конец самца; 3 – вагина; 4 – щель вульвы; 5 – половая система самки; 6, 7 – хвостовой конец тела самца; 8 – хвостовой конец тела постпаразитической личинки во время последней линьки.

Г.Штейнер (1924) эти образования склонен был рассматривать в качестве боковых органов (амфидов), что вполне вероятно, т.к. при их выраженности амфиды, как правило, совершенно не заметны. Ротовая трубка короткая. Пищевод средних размеров (до  $\frac{1}{2}$  длины тела); его

дистальный конец более или менее сужен и далеко выступает за пределы внутренней головной капсулы. Вагина V-образная с расширенной головкой; вульва прямая. При рассмотрении с вентральной стороны часто имеет крестообразную форму, что является адаптацией к откладыванию относительно крупных яиц. Матка мускулистая; яйцевод хорошо выражен (рис. 5.12).

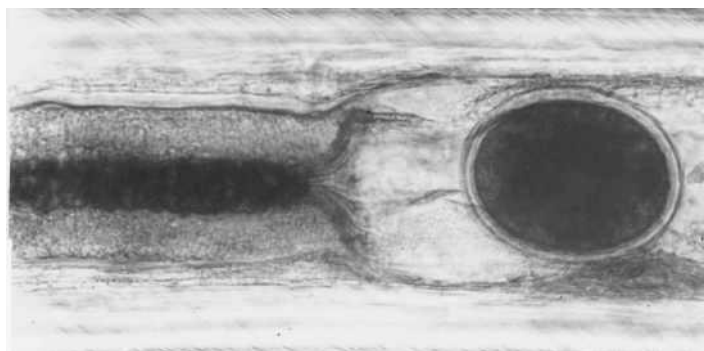


Рис. 5.12. Участок половой трубки *N. albicans* на границе яйцевода и матки; в матке только что прошедшее яйцевод яйцо.

Спикулы парные, короткие, прямые или слегка изогнутые. Половые папиллы образуют три, иногда несколько рассеянных ряда, поднимаются за пределы клоаки, но выше уровня корней спикул. Хвост короткий, закруглённый. Препаразитические (инвазионные) личинки, по сравнению с видами других родов, самые длинные (до 3,7 мм). Паразитические личинки имеют шиповидный терминус, или он отсутствует.

По мнению большинства мермитологов виды двух родов, а именно *Agamermis* и *Hexamermis*, «... морфологически неразличимы по половозрелым формам» (Артюховский, 1990). Названные роды различаются только «... по строению личинок и, в частности, по наличию или отсутствию шрама на конце хвоста – следа сброшенной части тела» (Филипьев, 1934). В результате этого обстоятельства появилось немало количество «видов-двойников» (*Hexamermis albicans* Siebold, 1948 – *Agamermis decaudata* Cobb, Steiner et Christie, 1923; *Hexamermis cavicola* Wech, 1963 – *Agamermis papillata* Artjukhovsky, 1990 и т.д.), т.е. морфологически неразличимых, но принадлежащих к разным родам. К сожалению, в сложившейся ситуации многие авторы (Рубцов, 1978; Артюховский, 1990; Гафуров, 1997 и др.)

пытаются сохранить оба рода, что и на будущее обеспечивает возможность порождения массовой синонимии.

В связи с тем, что род *Agamerms* объявляется синонимом рода *Nexamerms*, остановимся подробнее на данном вопросе.

Род *Agamerms* обоснован Н.Коббом, Г.Штейнером и Дж.Кристи в 1923 г. для мермитид, найденных в качестве паразитов саранчовых в Северной Америке и описанных ими под новым видовым названием *A. decaudata*. Этот вид, по мнению авторов, отличался одной биологической особенностью инвазионных личинок, которые при проникновении в хозяина «сбрасывали» заднюю часть тела. При этом авторы указывали, что диагностические признаки половозрелых особей *A. decaudata* (из-за отсутствия таковых?) иллюстрируются рисунками вида *N. albicans*! (выполненными Г.Хагмейером, 1912), но подчёркивалось, что у представляемого нового вида «... иные боковые органы и отсутствуют шейные папиллы». В последующей работе Г.Штейнер (1923) по сборам Дж. Кристи уточняет дифференциальный диагноз *Agamerms*, указывая, что типовой вид рода отличается от *N. albicans* структурой и расположением амфидов. На рисунках головных концов *A. decaudata* Г.Штейнер изображает наличие у мермитид до трёх пар? амфидов с различным удалением их от круга головных папилл. А.К.Артюховский (1990) сопоставляя приводимый рисунок головного конца *A. decaudata* и таковой *N. albicans*, а также рисунки головных концов других представителей рода *Nexamerms* пришел к выводу о их практически полной идентичности «... поскольку вторую и третью пары амфидов личинки легко принять за обычные шейные папиллы». В конечном итоге Г.Штейнер высказывает мнение о том, что *N. albicans* Sieb. является сложным видом и представляет собой группу морфологически сходных и родственных форм, одной из которых, возможно, является *A. decaudata*. По словам Г. Штейнера (1923) взрослые особи *A. decaudata* «... в сильной степени похожи на *M. albicans*», который в указанной работе причисляется автором к роду *Agamerms*.

По вопросу «самоампутации хвоста» или «отбрасывания части тела» инвазионной личинкой сразу же после её проникновения в полость тела хозяев также имеется ряд соображений, которые ставят под сомнение обоснование нового рода по данному признаку. Дж. Кристи (1936) пишет, что место самоампутации хорошо заметно у инвазионных личинок в виде небольшой перетяжки тела под кутикулой (*node*), а уже у паразитических личинок – в виде шрама на заднем конце тела. Если имеет место «...

широкий разрыв тела ... бывшей инвазионной личинки», то трудно себе представить как «... место разрыва постепенно затягивается кутикулой тела»? (рис. 5.7). Автотомия хвоста у нематод – вещь загадочная, не ясной остаётся и адаптивная сущность этого явления. Скорее всего, сущность этого явления заключается в том, что для мермитид активно заражающих хозяев (перкутанно или через дыхальца) не последнее значение имеет удлинение тела инвазионной личинки, увеличивающее её локомоторные возможности, что наиболее вероятно реализуется за счёт удлинения хвоста. В процессе питания и роста (а не сразу же после проникновения в хозяина) паразитическая личинка увеличивается в размерах, а не растущий удлинённый кутикулярный вырост (шип) хвоста отваливается уже в теле хозяина, оставив на месте своего пребывания так называемую «пробочку». Подтверждением такой возможности может служить строение хвостового шиповидного терминуса личинок многих видов мермитид (рис. 5.13). Видимо, рассматриваемое явление связано с размерами хозяина и темпами роста паразитической личинки, что совершенно не может служить при полигостальности мермитид признаком родового статуса. Обнаружение А.К.Артюховским в почве в пределах очага непарного шелкопряда (Воронежская обл., Калачеевский лесхоз, 1982 год) среди многочисленных половозрелых экземпляров *H. albicans* особей «... со следами самоампутации в виде хорошо заметной пробочки» на хвосте постпаразитической личинки привело к очередному описанию по данному признаку нового вида *Agameremis papillata* Art., 1990.

Учитывая вышеизложенное, мы считаем род *Agameremis* Cobb, Steiner et Christie, 1923 не сосостоятельным и переводим его в состав синонимов рода *Hexameremis* Steiner, 1924.

В 1924 году Г.Штейнер (Steiner, 1924) обосновал род *Hexameremis* с включением в него двух видов: *H. meridionalis* sp. nov. и *H. albicans* Siebold, 1848. В соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры в качестве типового вида *Hexameremis* следует рассматривать вид *H. meridionalis* St., 1924, под рисунком которого сделано обозначение «gen. n., sp. n.». И здесь снова просматривается выше разбираемая ситуация. Описание типового вида приводится Г.Штейнером по двум постпаразитическим личинкам из Парагвая без указания на тип вагины, число и тип спикул, число гиподермальных валиков, строение амфидов и т.д.

Тем не менее, в родовом диагнозе автор (1924, С. 107) приводит признаки половозрелых форм, снова используя описание вида *H. albicans*, впервые

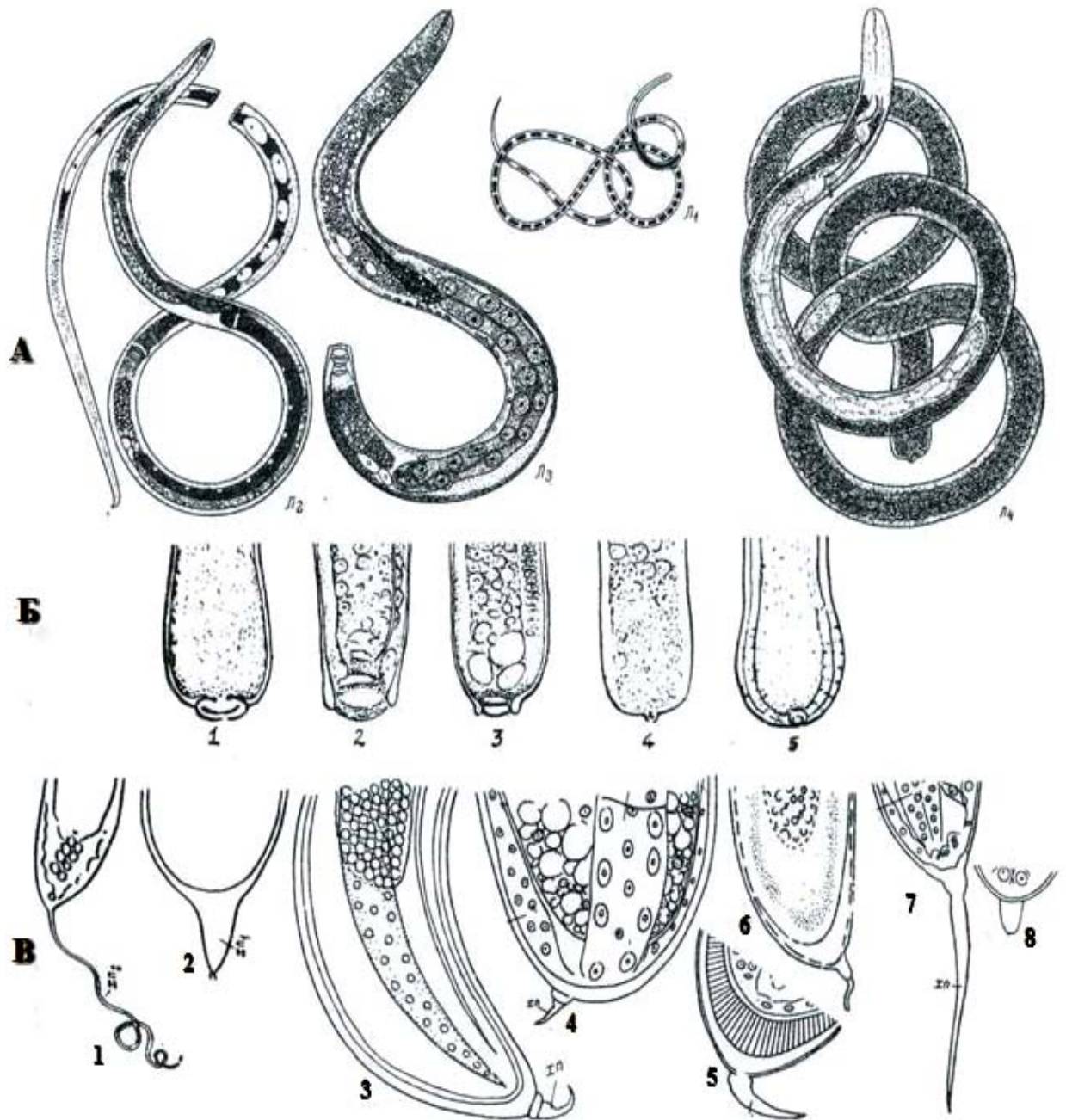


Рис. 5.13. Формирование и особенности строения шиповидного терминуса у паразитических и постпаразитических личинок мермитид:

А, Б – сбрасывание хвостового придатка паразитической личинкой в ходе её развития в хозяине (*Hexameris* sp.);

В – сбрасывание хвостового придатка на стадии постпаразитической личинки (1, 2 – *Mesomermis* sp.; 3 – *Limnomermis* sp.; 4, 5 – *Isomermis* sp.; 6 – *Gastromermis* sp. I; 7, 8 – *Gastromermis* sp. II).



упомянутого автором в этой же работе как представителя теперь рода *Hexameris*. Таким образом, *Hexameris albicans* Siebold, 1848 оказался *de facto* типовым видом сразу двух родов. Сохранение рода *Hexameris* с типовым видом *H. albicans* мы считаем в этой ситуации объективным «Если описаниями серии видов создано определённое представление об объёме и характере рода, а типовой вид не указан или описан неудовлетворительно, следует его переисследовать, а при невозможности сделать это, избрать хорошо описанный вид в качестве такового, но не менять родовое название» (Рубцов, 1976). В данном случае мы так и поступаем.

И.А.Рубцов (1976а), как бы воздавая дань незаслуженно обойдённому, давно и хорошо описанному *H. albicans*, создаёт новый род *Ovomermis* Rubz., 1967 также с использованием этого вида в качестве типового, что, по мнению А.К.Артюховского (1990), не имеет достаточных оснований, и мы полностью разделяем эту точку зрения, объявляя, в свою очередь, род *Ovomermis* Rubzov, 1976 синонимом рода *Hexameris* Steiner, 1924.

Общий список видов рода *Hexameris*, включая его синонимы (*Agameris*, *Ovomermis*) содержит более 50 наименований: *h. albicans* Sieb., 1848; *H. acuminata* Leidy, 1875; *H. brevis* Hagm., 1912; *H. arsenoidae* Hagm., 1912; *A. decaudata* Cobb, Steiner et Christie, 1923; *A. dubia* St., 1924; *A. angusticephala* St., 1924; *H. paraguayensis* St., 1924; *H. miridionalis* St., 1924; *A. paradecaudata* St., 1925; *H. microamphidis* St., 1925; *A. unka* Kaburaki et Jamamura, 1932; *H. alaskensis* St., 1932; *H. pussardi* Baylis, 1933; *H. tomalensis* Baylis, 1933; *H. polina* St., 1934; *H. cornuta* Gleiss., 1955; *A. cobbi* Schurm., Stekh., mawson, 1955; *H. kirjanovae* Pol. et Art., 1958; *H. ferganensis* Kir. et all., 1959; *H. arvalis* Poinar et Gyrisko. 1962; *H. cavicola* Welch, 1963; *H. pratensis* Pol., Art et Khar., 1965; *H. artyukhovski* Khar., 1966; *H. stepposis* Art., Khar., 1966; *H. latioesophaga* Art., Khar., 1971; *H. paraalbicans* Rubz., 1971; *H. abbrevis* Rubz., 1971; *H. otusa* Rubz., 1971; *H. coccinellae* Rubz., 1971; *H. sujdae* Rubz., 1971; *H. angustata* Rubz. et Koval, 1975; *H. cornuta* Rubz. et Koval, 1975; *H. angusta* Rubz. et Koval, 1975; *H. parabrevis* Rubz. et Koval, 1975; *H. pussila* Rubz. et Koval, 1975; *H. pussila* Rubz. et Koval, 1975; *H. capitata* Rubz., 1976; *H. minutissima* Rubz., 1976; *H. vaginata* Rubz., 1976; *H. parastepposis* Art. et Lis., 1977; *H. incisura* Kaiser, 1977; *H. alongata* Kaiser, 1977; *H. lineate* Kaiser, 1977; *H. microoova* Rubz., 1978; *H. sitonae* Rubz. et Dev., 1980; *H. glossinae* Poin. et all., 1981; *H. dactylocercus* Poin. et Linares, 1985; *H. grotis* Wang, Bac. et Chen, 1986; *H. fengchengensis* Bac., 1989; *H. hortensis* Camino et Stock, 1989; *H.*

*faihuenensis* Wang, 1990; *H. heterocephalus* Wang et Wang, 1990; *A. papillata* Art., 1990.

Многие виды из приведённого перечня описаны только по личинкам; значительное количество переведено в синонимы, ряд других – в иные роды мермитид. На основе проведенных ревизий И.А.Рубцов (1978) в составе рода числит 41 вид; А.К.Гафуров (1997) – 32 вида; А.К.Артюховский (1990) – 14 видов:

1. *H. albicans* Sieb., 1848 (гомотип рода);
2. *H. acuminata* Ledy, 1875 (син. *H. meridionalis* St., 1924);
3. *H. arsenoidea* Hagm., 1912;
4. *H. angustata* Rubz. et Koval, 1975;
5. *H. cavicola* Welch, 1963;
6. *H. glossinae* Poinar et al., 1981;
7. *H. microamphidis* St., 1925;
8. *H. paraalbicans* Rubz., 1971;
9. *H. paraguayensis* St., 1924;
10. *H. pussardi* Baylis, 1933;
11. *H. parastepposis* Art. et Lisik., 1977;
12. *H. stepposis* Art. et Khar., 1965;
13. *H. sitonae* Rubz. et Dev., 1980;
14. *H. tomalensis* Baylis, 1933.

Среди названных видов два (*H. acuminata* и *H. sitonae*) описаны по личинкам, а *H. microamphidis* отнесён к недостаточно описанным. В связи с этим в определительную таблицу включено 11 видов (рис. 5.14; 5.15).

Как видим, вся история рода *Nexameris* связана с его типовым видом (гомотипом) – *H. albicans* Sieb., 1848. Его космополитное распространение, чрезвычайно широкая полигостальность, определяемая возможностью активного заражения хозяев в почве на её поверхности и даже на растениях, в том числе и древесных, позволяет предполагать существование большого числа географических подвидов и форм. Увлечение отдельных исследователей массовым описанием новых видов исключительно по личинкам, единичным половозрелым особям одного пола, достаточно необоснованное использование в качестве видовых признаков отклонений в строении органов, имеющих возможную патологическую природу, а также несовершенство самой системы мермитид, находящейся в состоянии её становления, породили массовую синонимику, образовался перечень

большого числа недостаточно описанных видов, часто не соответствующих диагнозу рода, и, в результате чего, просто неузнаваемых.

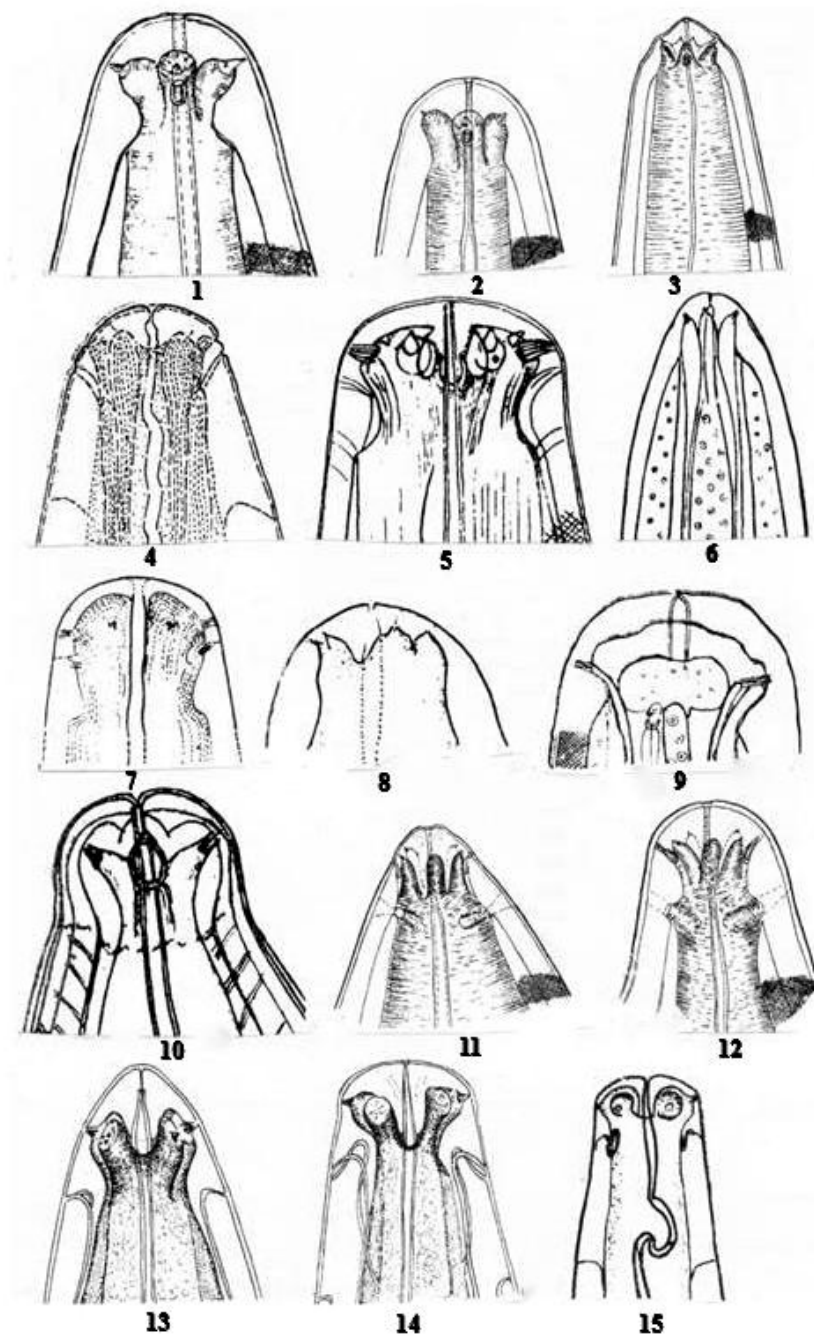


Рис. 5.14. Головные концы тела видов рода *Hexameris*:

1, 2, 3 – *H. albicans* (ориг.)(син.: *A. gobbi*; *A. decaudata*; *A. unca*; *O. albicans*); 4 – *H. cavicola*; 5 – *H. arsenoidea*; 6 – *H. angustata*; 7 – *H. paraguayensis*; 8 – *H. glossinae*; 9 – *H. paralbicans*; *H. parastepposis*; 11, 12 – самка и самец *H. stepposis* (ориг.); 13, 14 – самка и самец *H. pussardi* (ориг.) (син.: *A. paradecaudata*; *A. papillata*); 15 – *H. tomalensis*.

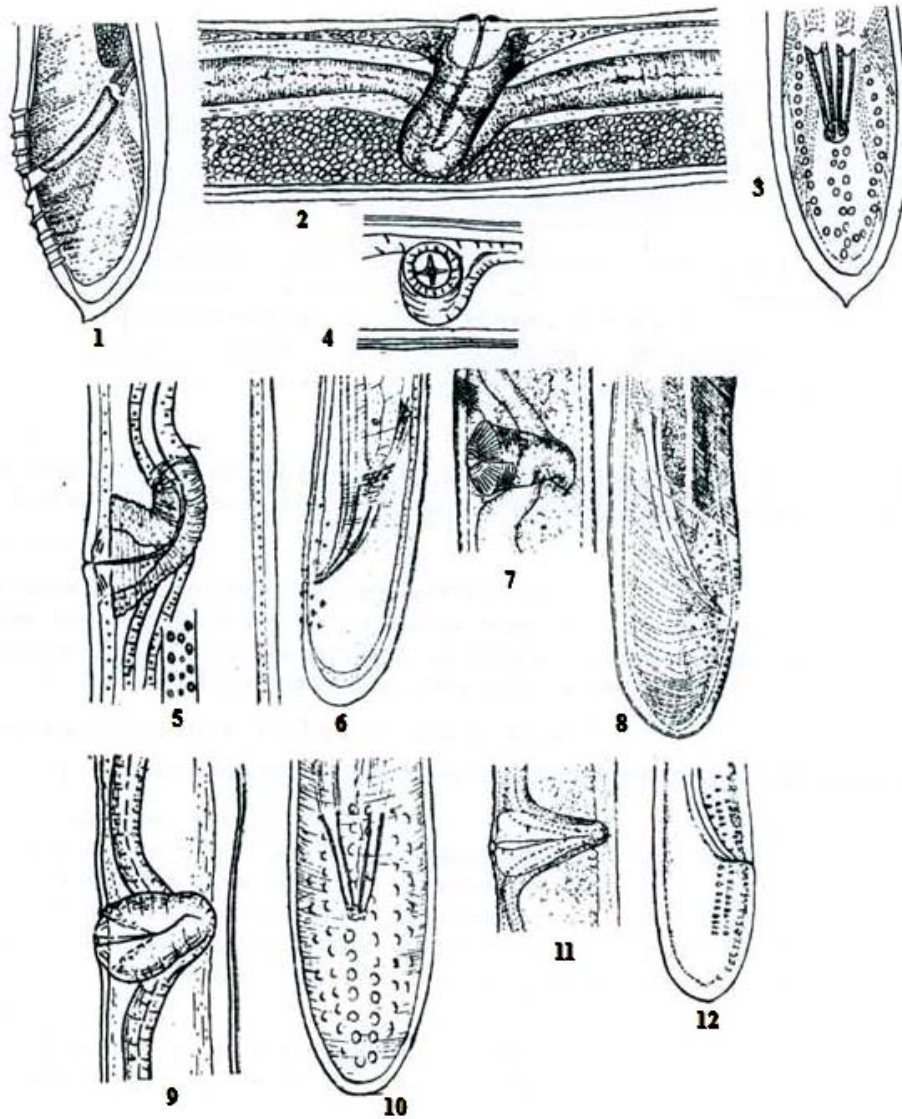


Рис. 5.15. Половые органы самцов и самок видов рода *Nexamermis*:  
 1, 2, 3 – *N. stepposis* (ориг.); 4 – *N. parastepposis* (щель вульвы); 5, 6 – *N. angustata*; 7, 8 – *N. cavicola*; 9, 10 – *N. pussardi*; 11, 12 – *N. glossinae*.

Тщательная ревизия рода *Nexamermis* уже в настоящее время стала практически невозможной из-за разбросанного первичного материала (голотипов) в коллекциях научных учреждений мира, их массовой потери по различным причинам и другим обстоятельствам. В сложившейся ситуации мы считаем целесообразным ограничить список видов рода только более или менее достаточно узнаваемыми, встречаемость которых подтверждена другими исследованиями хотя бы демонстрацией оригинальных рисунков.

**Определительная таблица видов рода *Hexameris*  
(по А.К.Артюховскому, 1990) (рис. 5.11; 5.14; 5.15):**

- 1(2) Головные латеральные бугры заметно крупнее медиальных и несут до 10 сенсилл каждая. Имеется ренета.  
***H. paraalbicans, Rubzov, 1971.***  
***Россия: Южное Приморье.***
- 2(1) Головные латеральные бугры не крупнее медиальных и несут значительно меньшее число сенсилл. Ренетта отсутствует.
- 3(6) Амфиды открываются немного позади головных папилл, хорошо заметные.
- 4(5) Шейные протоки соматических сенсилл имеются. Спикулы имеют длину 0,47 – 0,55 мм.  
***H. cavicola Welch, 1963.***  
***Хозяин: имаго совки *Agrotis infusa* (Lepidoptera). Австралия.***
- 5(4) Шейные протоки соматических сенсилл отсутствуют. Спикулы длиной 0,15 – 0,19 мм.  
***H. paraguayensis (Steiner) comb. nov.***  
***Парагвай.***
- 6(3) Амфиды открываются у головных папилл, в ряде случаев незаметные.
- 7(8) Головные латеральные бугры клещеобразной формы, их вершины направлены внутрь медиальной выемки.  
***H. arsenoidea Hagmeier, 1912.***  
***Средняя Европа: Предкарпатье.***
- 8(7) Головные латеральные бугры направлены вперёд или в стороны.
- 9(12) На конце хвоста половозрелых особей имеется кутикулярный сосковидный выступ.
- 10(11) Шейные утолщения подкутилярной части туловища имеются.  
***H. stepposis Artyukhovsky et Khartschenko, 1965.***  
***Россия: Курская область.***

- 11(10) Шейные утолщения подкутикулярной части туловища отсутствуют.

*H. parastepposis Artyukhovsky et Lisikovae.*

*Хозяин: личинки долгоносика *Phytonomus variabilis* Нб., гусеницы пяденицы (*Geometridae* sp.), саранча *Stauroderus scalaris* F.-W. Узбекистан.*

- 12(9) Конец хвоста без сосковидного кутикулярного выступа.

- 13(18) Шейные протоки соматических сенсилл имеются.

- 14(17) Среди протоков соматических сенсилл имеются коленчато- или кольцеобразно-изогнутые.

- 15(16) Головные бугры округлые. Каналы соматических сенсилл кольцеобразно изогнуты.

*H. tomalensis Baylis, 1933.*

*Западная Европа.*

- 16(15) Головные бугры вытянутые, пальцевидные. Каналы соматических сенсилл коленчато-изогнутые.

*H. pussardi Baylis, 1933.*

*Хозяин: медяницы *Psylla alni* и др. Франция, Россия (Воронежская область).*

- 17(14) Все протоки соматических сенсилл простые, прямые или слегка изогнутые.

*H. albicans Siebold, 1848.*

*Хозяин: личинки различных бабочек (волнянки, коконопряды, листовертки, пяденицы и др.), жуков (колорадский жук), прямокрылых (кобылки, травянки, скакуны) и др., а также наземные моллюски. Средняя Европа, Россия (повсеместно).*

- 18(13) Шейные протоки соматических сенсилл отсутствуют.

- 19(20) Головные бугры вытянутые, пальцевидной формы. Головные папиллы с двумя сенсиллами.

*H. angustata Rubzov et Koval., 1975.*

*Хозяин: личинки колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* F.). Европа: Предкарпатье.*

20(19) Головные бугры широкие, массивные. Головные папиллы с одной сенсиллой.

*H. glossinae Poinar et all., 1981.*

*Хозяин: муха-цеце, виды Glossina: G. palpalis, G. fusca и др.*

*Западная Африка.*

6. Род *Terrormermis Artyukhovski et Lisicova, 1977.*

Syn.: *Hexamermis Steiner, 1924.*

*Типовой вид Hexamermis brevis Hagmeier, 1912 (рис. 5.16).*

*Синонимы: Mermis brevis Hagm., 1912; Terrormermis silvestris Artyukhovski, 1990.*

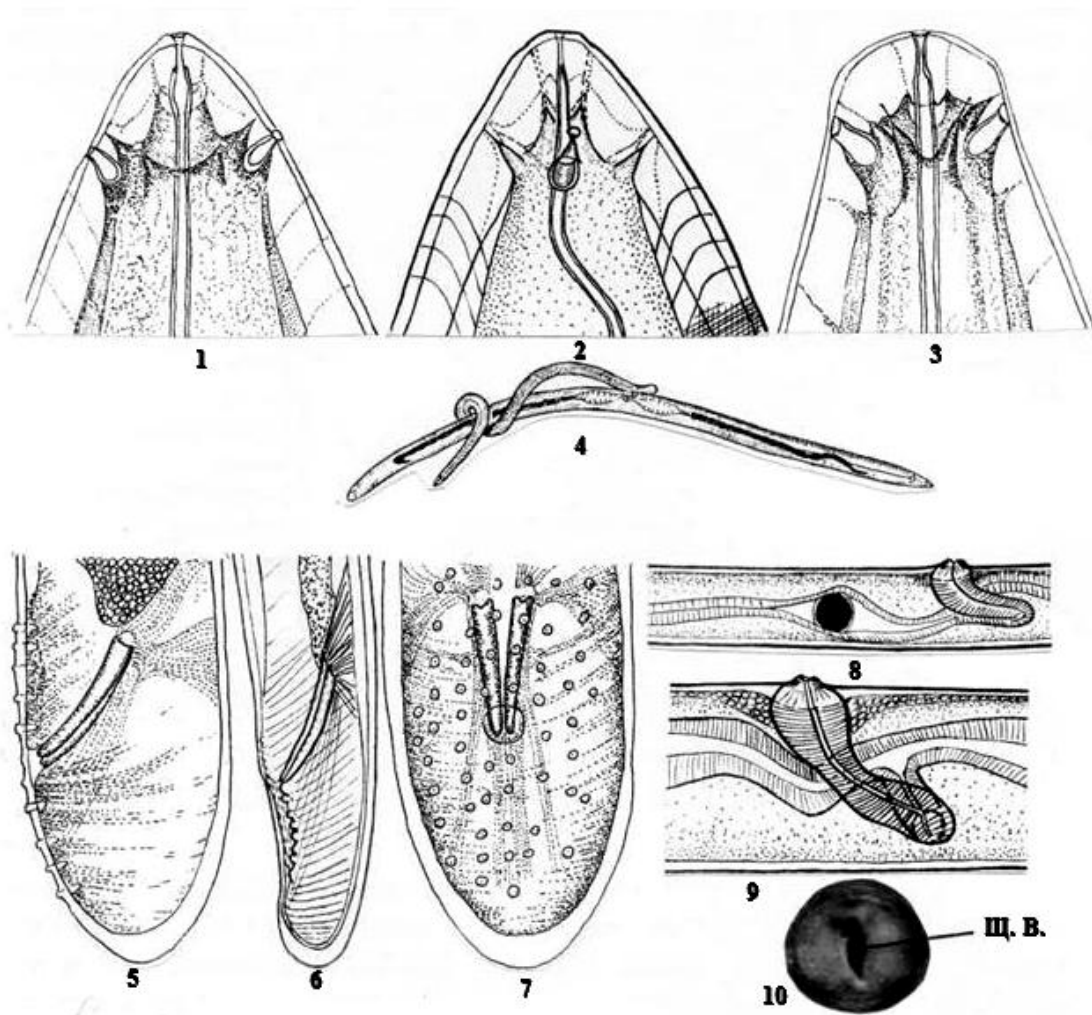


Рис. 5.16. *Terrormermis brevis* (Hagm.) Art. et Lisik., 1977 (ориг.):  
1, 2 – головной конец тела самки; 3 – головной конец тела самца; 4 – спаривающиеся особи; 5, 6, 7 – хвостовой конец тела самца; 8, 9 – половая система самки; 10 – щель вульвы.

*Диагноз рода:* Мермитиды мелких и средних размеров, форма тела аскаридообразная. Ротовое отверстие терминальное. Кутикула имеет развитый слой перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Передний конец тела по сравнению с задним несколько заужен (особенно у самок). Голова гомоцефальная. Головных папилл 6, расположены они в один круг. Форма головных бугров конусовидная, с заострённой или слегка закруглённой вершиной. Амфиды мелких размеров, хорошо выраженные, бочковидной формы с отверстием, меньшим их диаметра, на середине. Расположены амфиды непосредственно под кругом головных папилл, иногда несколько ниже его. Ротовая трубка короткая. Дистальный конец пищевода сужен и далеко выступает за пределы внутренней головной капсулы. Вагина V-образная, с расширенной головкой (булавовидная). Вульва прямая, с вентральной стороны имеет вид поперечной щели. Матка относительно короткая, мускулистая. Яйцеводы хорошо выражены, имеют вид узкой толстостенной трубки. Спикулы парные, короткие, слабоизогнутые, с разной степенью утолщения корней. Половые папиллы расположены в три ряда, которые лишь немного поднимаются выше уровня корней спикул. Хвост короткий, закруглённый. Паразитические личинки имеют шиповидный короткий терminus.

*Хозяева:* личинки почвенных насекомых и других беспозвоночных.

*Распространение:* космополитное.

*История рода и анализ видов.*

В состав рода *Terrormermis* авторами из рода *Hexameris* выделена группа видов, главным отличительным признаком которой явился гомоцефальный тип головы. Их список содержит 16 видов: *H. brevis* Hagm., 1912; *H. artyukhovskii* Khar., 1966; *H. pratensis* Pol., Art. et Khar., 1965; *H. pusilla* Rubz. et Kov., 1975; *H. parabrevis* Rubz. et Kov., 1975; *H. abbrevis* Rubz., 1971; *H. angusta* Rubz., 1971; *H. obtuse* Rubz., 1971; *H. sujdae* Rubz., 1971; *H. minutissima* Rubz., 1976; *H. capitata* Rubz., 1976; *H. vaginata* Rubz., 1976; *H. capillacea* Rubz., 1976; *H. spiralis* Pop., 1978; *T. brevisoides* Art. et Lis., 1977; *T. silvestris* Art., 1990. А.К.Артюховский (1990) при этом отмечает, что большая их часть «... несомненно является видами рода *Terrormermis*», но при «... их описании были использованы признаки, таксономическая ценность которых вызывает сомнение». И, тем не менее, в определительную таблицу видов рода, составленную цитируемым автором, все они (кроме *H. sujdae*) были помещены, что значительно ограничивает пользование ею.



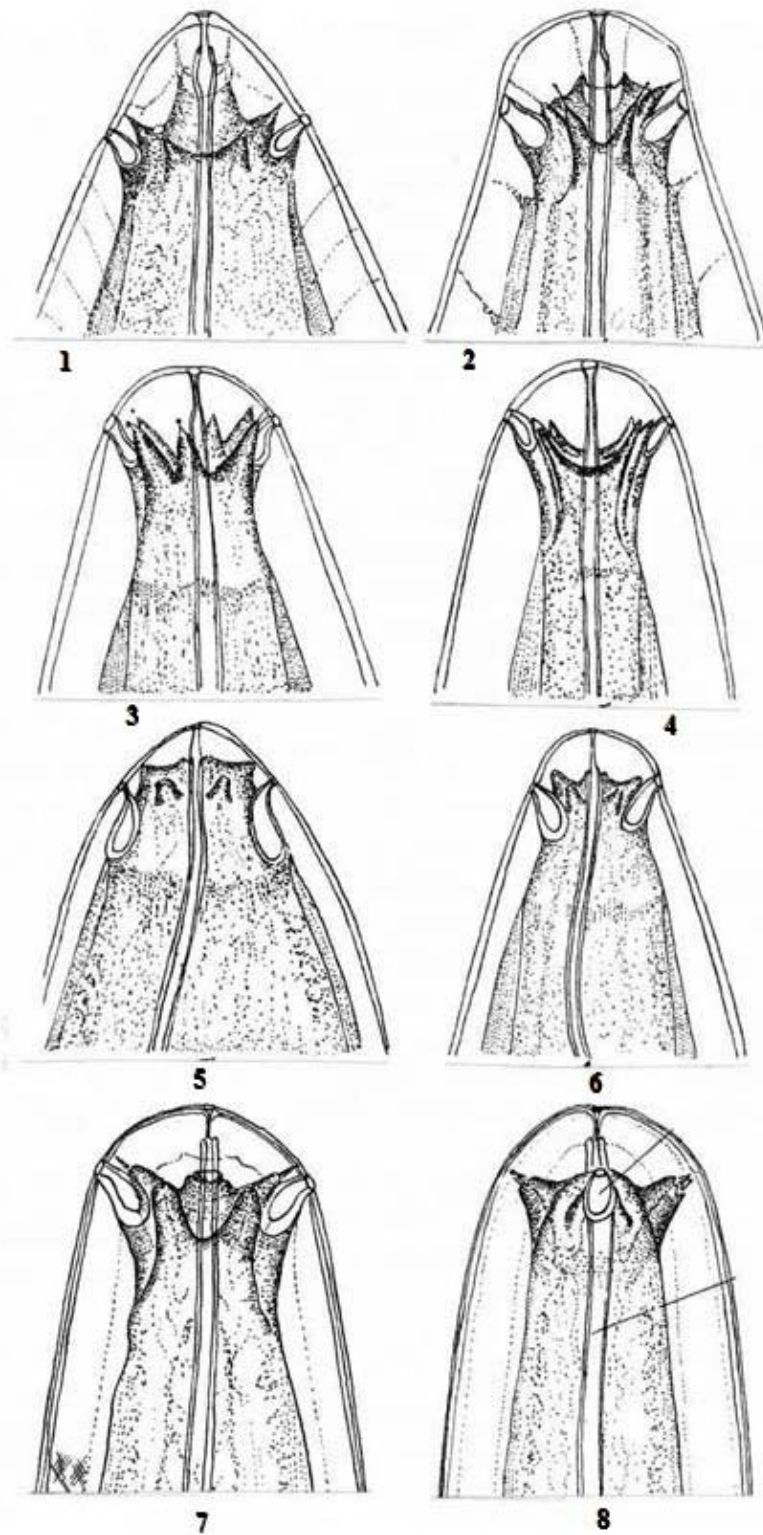


Рис. 5.17. Головные концы видов рода *Terrormermis*:  
 1 – *T. brevis* (самка); 2 – *T. brevis* (самец); 3 – *T. artyukhovskii* (самка); 4 – *T. artyukhovskii* (самец); 5 – *T. pratensis* (самка); 6 – *T. pratensis* (самец); 7 – *T. spasskii* (самец, вентральный обзор); 8 – *T. spasskii* (ориг.) (самец, латеральный обзор).

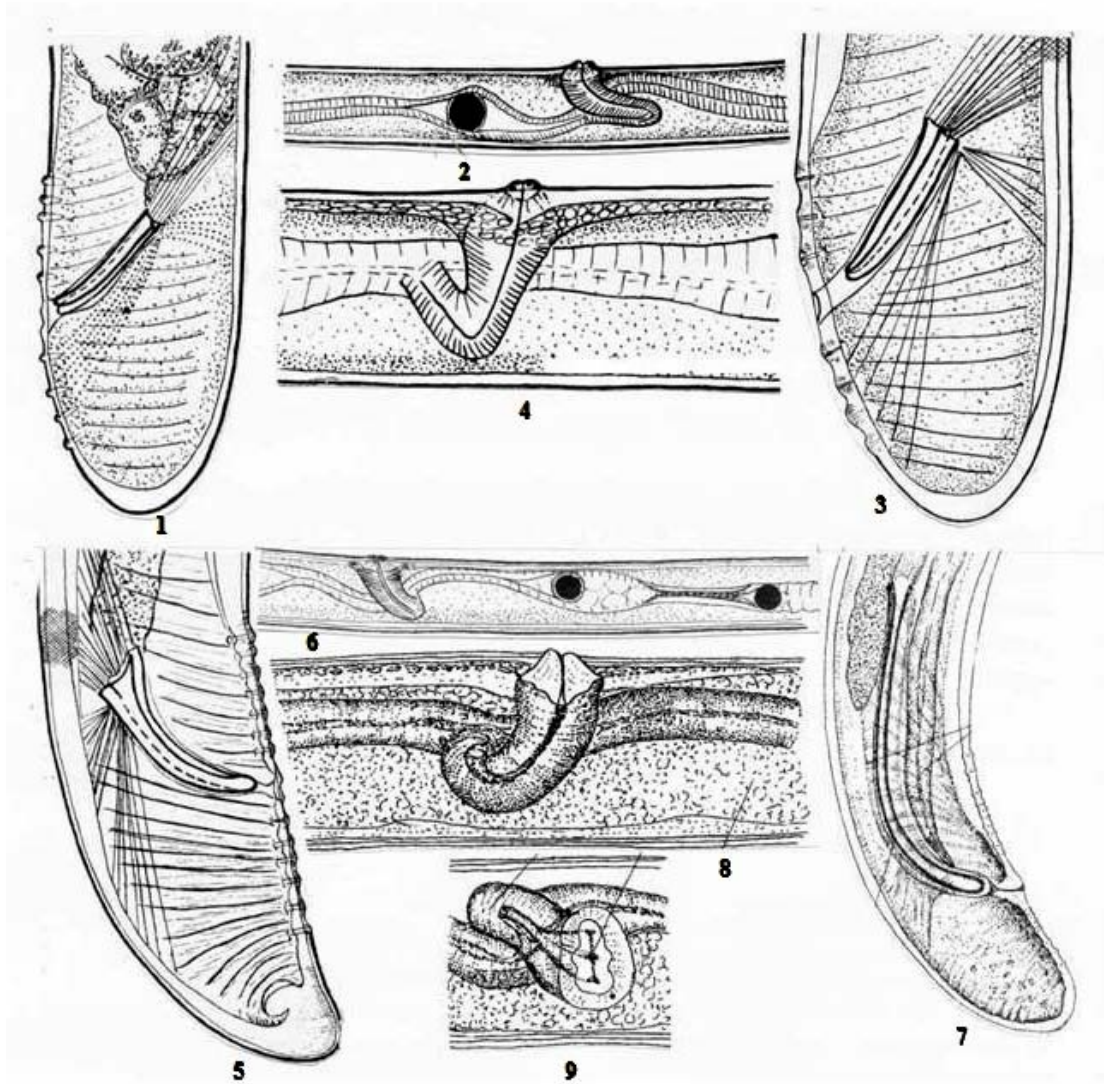


Рис. 5.18. Половая система видов рода *Terrormermis*:

1 – спикулы и половые папиллы на хвостовом конце тела самца *T. brevis*; 2 – матка и вагина *T. brevis*; 3 – спикулы и половые папиллы на хвостовом конце самца *T. pratensis*; 4 – матка и вагина *T. pratensis*; 5 – спикулы и половые папиллы на хвостовом конце самца *T. artyukhovskii*; 6 – яичник, яйцевод, матка, вагина *T. artyukhovskii*; 7 – спикулы и половые папиллы на хвостовом конце тела самца *T. spasskii*; 8 – матка, вагина *T. spasskii*; 9 – щель вульвы *T. spasskii*.

Наше знакомство с описанием рассматриваемых видов показало, что ряд из них по основным признакам не относится к данному роду, а другие не узнаваемы из-за некачественного описания: виды *T. vaginata*, *T. capillacea*, *T. pussila*, *T. spiralis* – имеют тип вагины, не характерный для рода; виды *T. minutissima*, *T. carinata*, *T. angusta* отличаются от других, главным образом, наличием реннеты или длиной её канала, при этом для многих видов рода наличие реннеты не установлено, что совсем не подтверждает её отсутствие; *T. obtusa* отличается от других видов рода округлой формой головы самки, таксономическая ценность этого признака сомнительна, тем более, что установлен он на основании некачественно выполненного рисунка; в дифференциальном диагнозе *T. parabrevis* указывается, что амфиды самца расположены значительно ниже круга головных папилл (рисунок небрежный), но у самки они расположены как и у других видов рода; *T. abrevis* отличается количеством сенсилл, но у других видов рода этот признак не указывается; *T. sujda* описан по паразитической личинке; выделение *T. silvestris* (*H. brevis*) в качестве *comb. nov.* мы считаем достаточно необоснованным, так же, как и обоснование нового вида *T. brevisoides*, отличающегося от типового несколько более широкими корнями спикул.

Из рассмотренных видов в роде *Terrormermis* нами оставлены хорошо описанные и чётко диагностируемые 4 вида: *T. brevis* Hagm., 1912; *T. artjukhovskii* Khar., 1966; *T. pratensis* Pol., Art. et Khar., 1965 и *T. spasskii* Popov, 1978.

### Определительная таблица видов рода *Terrormermis*

(рис. 5.16; 5.17; 5.18).

- 1(4) Головные папиллы конусовидные с заострёнными вершинами.
- 2(3) Хвостовой конец тела тупозакруглённый. Спикулы короткие палочковидные.

***T. brevis* Hagm., 1912**

***Хозяева: личинки почвенных беспозвоночных.***

***Средняя Европа, Россия.***

- 3(2) Хвостовой конец конусовидный, вентрально вогнутый. Спикулы изогнутые с расширенными корнями, основания слегка выямчатые.

*T. artyukhovskii Khar., 1966/*

*Хозяева: саранчовые, полынный листоед.*

*Россия, Узбекистан.*

- 4(5) Головные папиллы пальцевидные, с закруглённой вершиной. Амфиды несколько вытянутые, каплевидные, с поровидным отверстием. Спикулы палочковидные, по длине равны диаметру хвоста.

*T. pratensis Pol., Art. et Khar., 1965.*

*Россия: ЦЧР, Горный Алтай.*

- 5(4) Амфиды бочонковидные с поровидным отверстием. Спикулы серповидно изогнутые, по длине в два раза превышают диаметр хвоста.

*T. spasski Popov, 1978.*

*Украина: Карпаты, Днепропетровская область.*

## 7. Род *Schuurmanimermis* Rubzov, 1978.

*Типовой вид:* *Schuurmanimermis couturieri* Schuurmans-Stekhoven et Mawson, 1955 (рис. 5.19).

*Синоним:* *Agameremis couturieri* Schuur.-Stekh. et Maw., 1955.

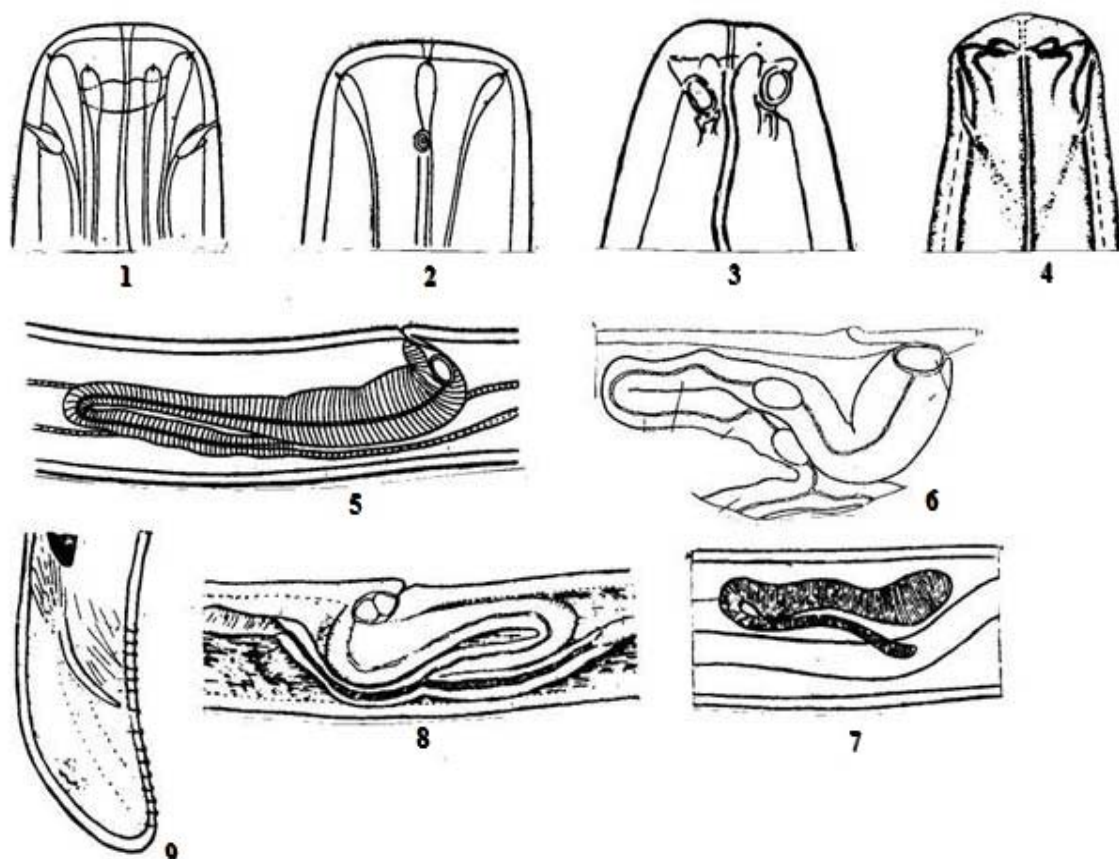


Рис. 5.19. Виды рода *Schuurmanimermis*:

1, 2 – головной конец тела *Sch. couturieri* (по Рубцову, 1978); 3 – головной конец *Sch. romarevi* Ipatjeva et Pimenova, 1985; 4 – головной конец *Sch. arvalis* Poinar et Gyrisco, 1962; 5 – вагина *Sch. couturieri* (по Рубцову, 1978); 6, 7 – вагина *Sch. arvalis* Poin. et Gyr., 1962; 9 – хвостовой конец самца *Sch. arvalis* Poin. et Gyr., 1962.

*Диагноз рода:* Мермитиды крупные (1 тела – 164-360 мм). Голова гетероцефальная. Рот терминальный. Ротовая трубка длинная, проходит через всю кутикулу головы. Метателостома не выражена. Передний край пищевода образует слабое утолщение. Пищевод прослеживается за середину

тела. Кутикула толстая, с перекрещивающимися волокнами. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, тупо конусовидной формы. Расположены головные папиллы на различном уровне: латеральные выступают несколько вперёд за дорсо- и вентролатеральные, т.е. не образуют единого круга. Амфиды мелких размеров, грушевидные, вытянутые. Амфидальное отверстие поровидное. Расположены амфиды и открываются у основания головных папилл. Вагина очень длинная, S-образная; образует три колена; диаметр её увеличивается существенно от задней к передней части (форма головастика). Вульварная щель косая. Ветви матки цилиндрические, короткие, каждая из них короче длины вагины почти в 2 раза. Спикул 2, короткие; по длине не превышают диаметр хвоста. Половые папиллы достигают лишь уровня корней спикул. Хвост короткий, округлый. У паразитических личинок имеется рогообразный терминус.

Хозяева: преимущественно личинки жуков.

История рода и анализ видов. Род установлен И.А.Рубцовым (1978) на основании типового вида *Agamerms couturieri* Schuurm.-Stekh. et Maw., 1955 из Франции. А.К.Артюховский причислил к нему вид *Hexamerms arvalis* Poinar et Gyrisco, 1962. Г.В.Ипатьева и И.Н.Пименова (1985) дополнили список рода новым видом из Горного Алтая – *Sch. ponomarevi* Ipat. et Pim., 1985.

**Определительная таблица видов *Schuurmanimerms*  
(по А.К.Артюховскому, 1990) (рис. 5.19).**

- 1(4) Амфиды открываются под головными папиллами.  
2(3) Амфиды при медиальном положении мермитиды удлинённые, трубковидной формы.

*Sch. arvalis* Poinar et Gyrisco, 1962.

*Синоним: Hexamerms arvalis* Poin. et Gyr.,  
*Amphibioimerms arvalis* Poin. et Gyr.

*Хозяин: долгоносик *Hypera postica* (coleoptera). США.*

- 3(2) Амфиды при медиальном положении мермитиды овальные.

*Sch. ponomarevi* Ipat. et Pim., 1985/

*Россия: Горный Алтай.*

- 4(1) Амфиды открываются ближе к шейному сужению, при медиальном положении имеют грушевидную форму.

*Sch. couturieri* Schuur.- Stekh. et Maw., 1955.

Франция.

8. Род *Baikalomermis* Rubzov, 1976.

Типовой вид: *Baikalomermis okunevae* Rubz., 1976 (рис. 5.20).

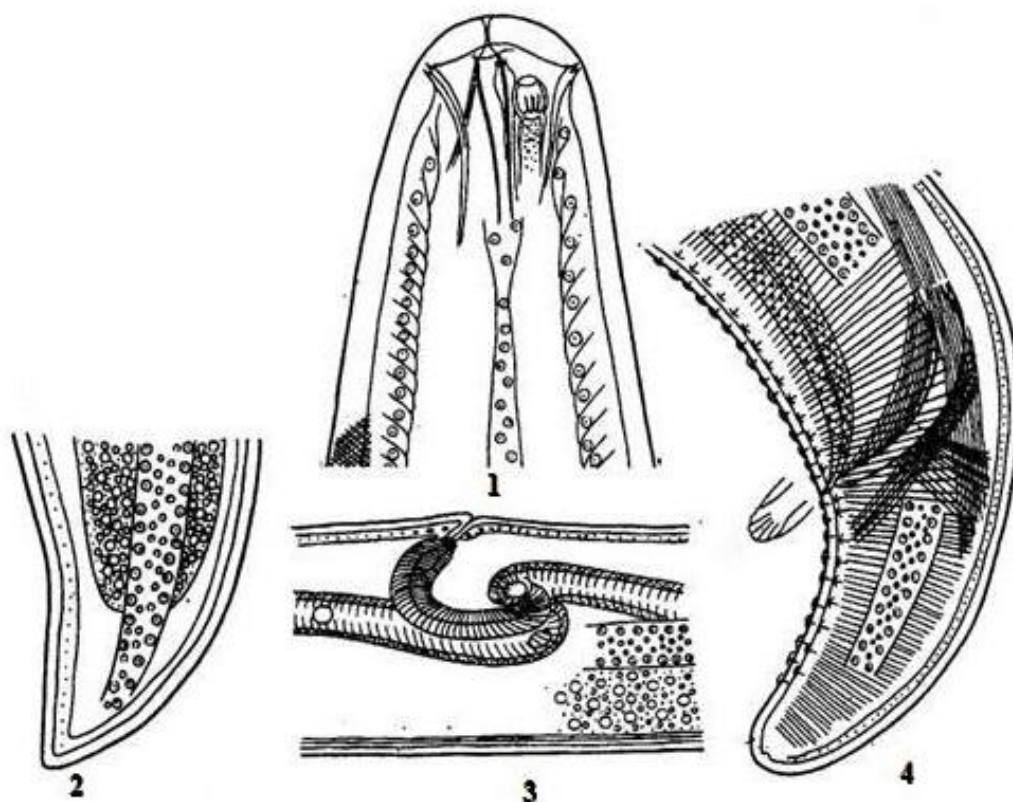


Рис. 5.20. *Baikalomermis okunevae* (по Rubz., 1976):

1 – передний конец тела; 2 – задний конец тела самки; 3 – половая система самки; 4 – половая система самца.

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров. Передний конец тела закруглённый. Рот конечный или слегка сдвинут вентрально. Передний край пищевода имеет утолщённые стенки, не достигающие кутикулы, без кантика. Длина пищевода составляет около  $\frac{1}{3}$ - $\frac{1}{6}$  длины тела. Кутикула с отчётливой перекрещивающейся волокнистостью. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6: по форме в виде невысоких конусовидных бугорков. Амфиды средних размеров, бочонковидные. Амфидальное отверстие округлое;

расположены непосредственно под кругом головных папилл. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая. Щель вульвы косая. Крылья матки цилиндрические, равные по диаметру с вагиной. Спикул 2, короткие, плавно сужаются от корней к дистальному концу, серповидно изогнутые. К вершине они слиты, на кончике с зубчиками, головка без вентрального вздутия. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвостовой конец тела тупозакруглённый, у самок сужен. Хвост несколько удлинённый. хвостовой придаток у постпаразитических личинок едва намечен или отсутствует. Вероятный хозяин – личинки хирономид.

По совокупности признаков род *Baikalomermis* Rubz. ближе всего к роду *Oesophagomermis* Art., от которого отличается более коротким пищеводом и удлинённой цилиндрической вагиной.

*История родов и анализ видов.* Основан род И.А.Рубцовым (1976) для видов, собранных со дна озера Байкал: *B. okunevae* Rubz., 1976; *B. hubsugulensis* Rubz., 1974; *B. obtusa* Rubz., 1974; *B. parapusila* Rubz., 1974; *B. pusilla* Rubz., 1976 и др. Видовой статус многих из них требует уточнения.

#### 9. Род *Amphibiomermis* Artyukhovsky, 1969.

*Типовой вид:* *Amphibiomermis kirjanovae* Pologenzev et Artyukhovsky, 1958 (рис. 5.21).

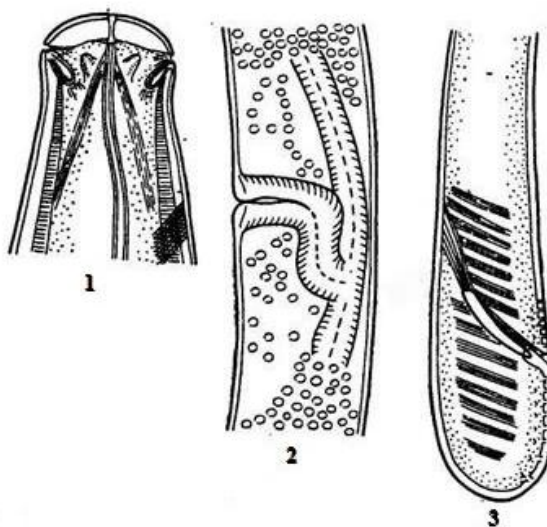


Рис. 5.21. *Amphibiomermis kirjanovae* Pol. et Art., 1958:

1 – головной конец тела самки; 2 – половая система самки; 3 – хвостовой конец тела самца.



*Диагноз рода.* Мермитиды относительно крупные с округлым передним концом тела. Ротовое отверстие терминальное. Голова гомоцефальная. Кутикула с хорошо выраженным слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Ротовая трубка длинная, достигает дна околоротовой воронки; дистальный конец пищевода не выступает за пределы подкутикулярной части головы. Головных папилл 6; их форма пальцевидная, с закруглённой или остроконечной вершиной; расположены в один круг. Амфиды мелких размеров, толстостенные, по форме овально округлые, при вентральном обзоре несколько сплюснутые; отверстие по размерам приближается к диаметру полости; расположены непосредственно под кругом головных папилл. Пищевод оканчивается около середины тела. Вагина длинная, по форме приближается к S-образной, на всём протяжении примерно равного диаметра; щель вульвы прямая или слегка наклонённая. Матка цилиндрическая, в поперечнике примерно равна среднему диаметру вагины или слегка его превосходит. Спикулы парные, короткие, прямые или серповидно изогнутые, дистальный их конец у ряда видов закруглённый. Половые папиллы достигают уровня корней спикул или простираются выше их. Форма заднего конца тела закруглённая или с незначительным сужением. Хвост короткий. Паразитические личинки с шиповидным хвостовым терминусом.

*История рода и анализ видов.* Род основан А.К.Артюховским (1960) на основании анализа мермитид, найденных в почве дубрав Воронежской области и описанных под видовым названием *Nexameris kirjanovae*. Последующие находки позволили пополнить род новыми видами из других регионов (Украинские Карпаты, Днепропетровская область).

На основании проведенной А.К.Артюховским (1990) ревизии рода в его составе были оставлены: *A. kirjanovae*, *A. hydrophilis*, *A. apostolovi*, *A. ghilarovi* и *A. polycentrus*. Последний вид, судя по рисункам автора (Рубцов, 1973), имеет гетероцефальную голову и булавовидные головные папиллы, что не соответствует диагнозу рода *Amphibiomeris*, качество же описания не позволяет с достаточной надёжностью определить его место и в системе рода *Nexameris*.

В состав *Amphibiomeris* нами также включен вид *Terromerispiralis* Роров, 1978, самки которого имеют длинную S-образно изогнутую вагину и другие признаки рассматриваемого рода. К *Amphibiomeris*, безусловно,

принадлежит и вид *Terrormermis vaginata* Rubzov, 1976, но одного

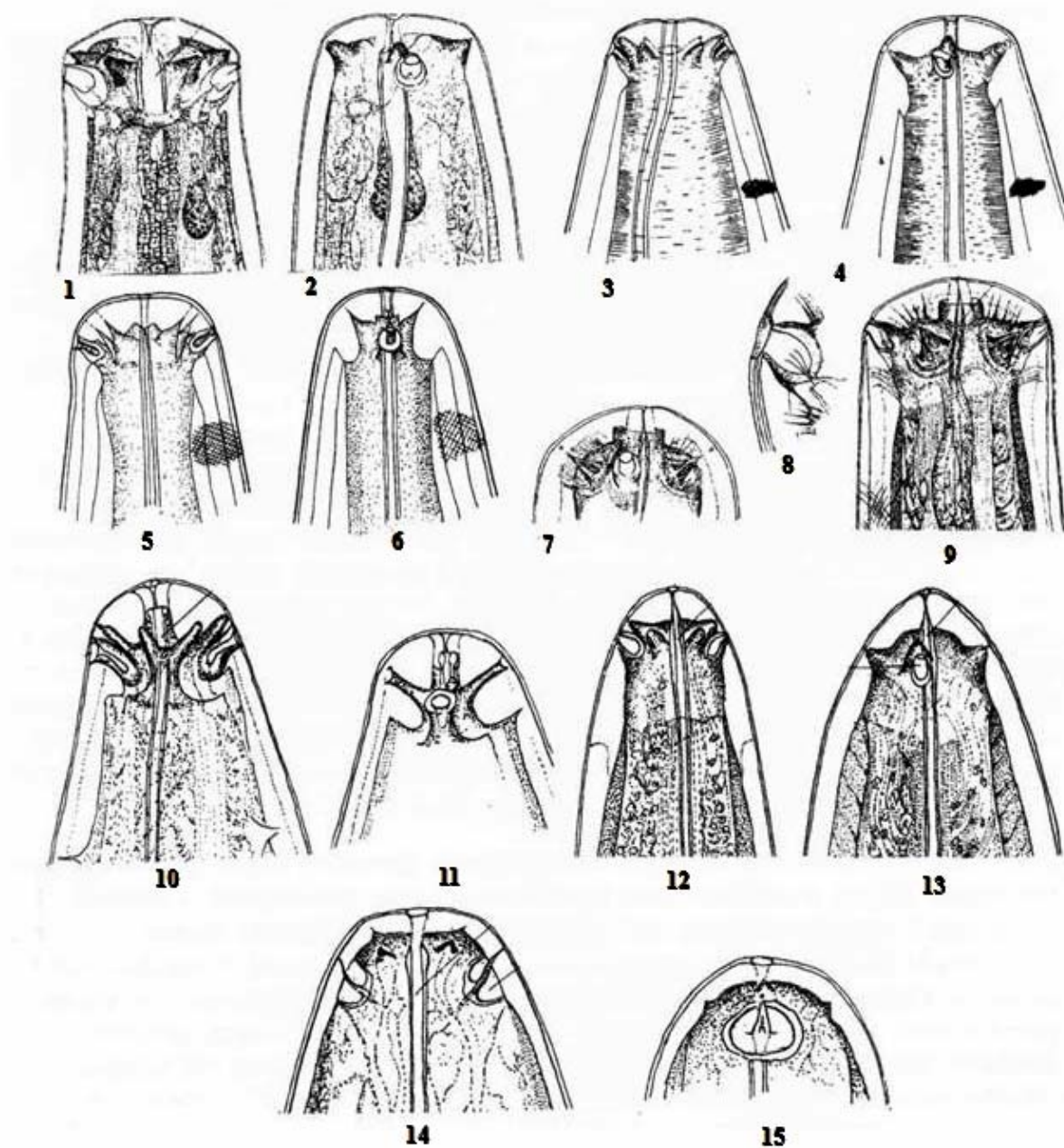


Рис. 5.22. Головные концы видов рода *Amphibiomermis* (ориг.):  
1, 2 – *A. apostolovi* (самка); 3, 4 – *A. ghilarovi* (самка); 5, 6 – *A. hydrophilis* (самка); 7, 8, 9 – *A. hydrophilis* (самец); 10, 11 – *A. longituberculata* (самка); 12 – *A. spiralis* (самец); 13 – *A. spiralis* (самка); 14, 15 – *A. microtuberculata* (самка).

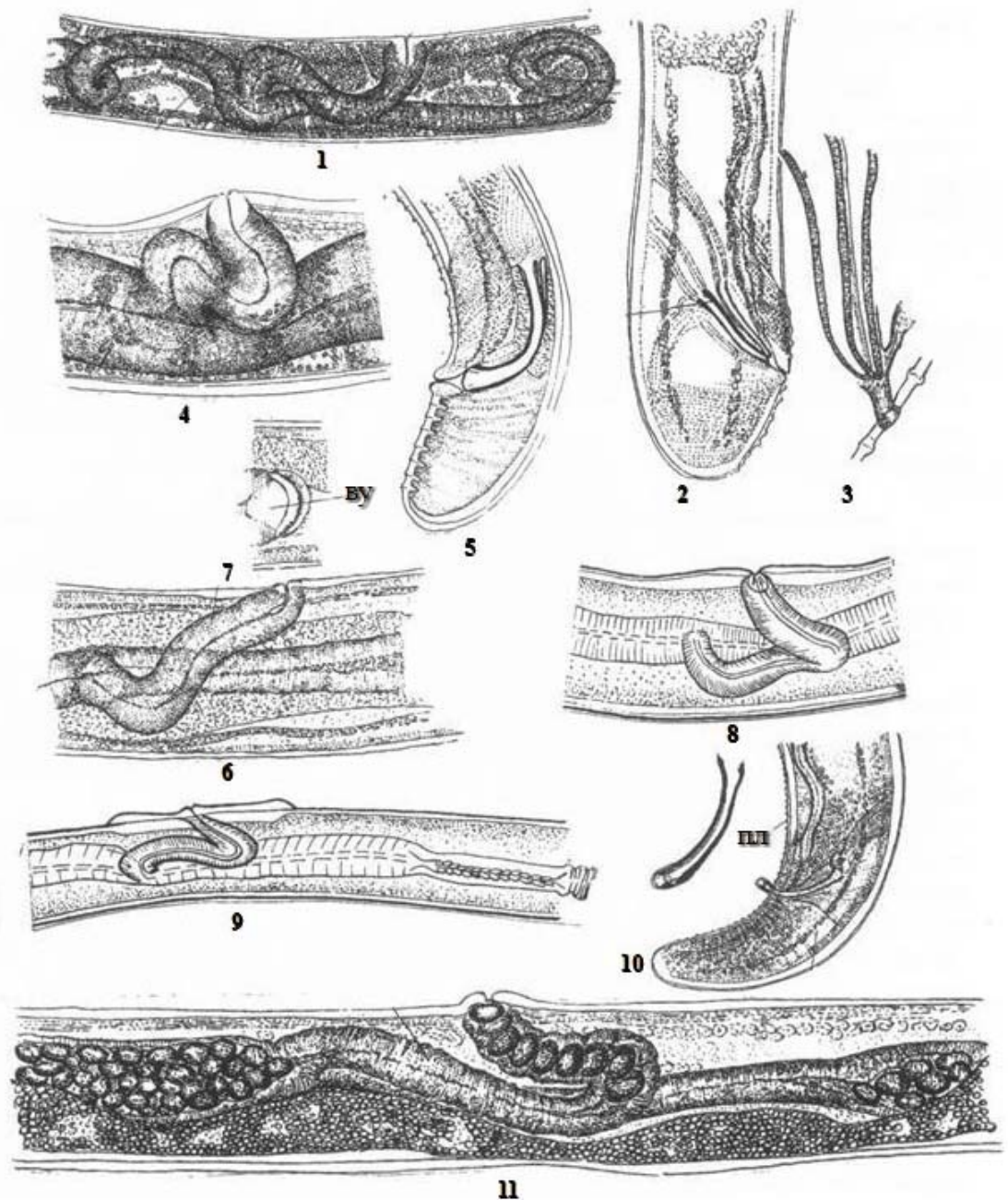


Рис. 5.23. Половая система видов рода *Amphibiomeris* (ориг.):  
 1 – половая система самки *A. spiralis*; 2, 3 – половая система самца *A. spiralis*;  
 4 – половая система самки *A. apostolovi*; 5 – половая система самца *A. apostolovi*;  
 6, 7 – половая система самки *A. longituberculata*; 8 – половая система самки *A. ghilarovi*;  
 9 – половая система самки *A. hydrophilis*; 10 – половая система самца *A. hydrophilis*;  
 11 – половая система самки *A. microtuberculata*.

представления, хотя и явно типичной для рода вагины, изображённой к тому же в процессе откладывания яиц (положение существенно меняется) не достаточно, чтобы провести вид по определительной таблице. В состав рода включены новые, ранее не опубликованные виды *A. longituberculata* Popov и *A. microtuberculata* Popov.

Таким образом, в состав рода *Amphibiomermis* мы включаем следующие виды: *A. kirjanovae*, *A. hydrophilis*, *A. ghilarovi*, *A. apostolovi*, *A. longituberculata*, *A. spiralis*, *A. microtuberculata*.

### Определительная таблица видов *Amphibiomermis*

(рис. 5.21; 5.22; 5.23).

- 1(4) Головной апикальный бугор имеется.
- 2(3) Головные папиллы конусовидные с заострённой вершиной. Вульварные губы широкие, щель вульвы слегка наклонённая. Дистальные концы спикул закруглённые.

*A. hydrophilis* Artyukhovsky et Khartschenko, 1971.

*Россия (Воронежская обл.), Украина (Днепропетровская обл.).*

- 3(4) Головные папиллы удлинённо пальцевидные. Вагина без выраженного первого колена, с прямой щелью вульвы. Вульварные губы обычные.

*A. longituberculata* Popov, 1978.

*Украина (Днепропетровская обл.).*

- 4(1) Головной апикальный бугор не выражен.
- 5(6) Амфиды вытянуто эллипсовидные; амфидальное отверстие узкое, почти поровидное. Спикулы короткие, по длине не превышают диаметр хвоста, палочковидные.

*A. kirjanovae* Pologenzev et Artyukhovsky, 1958.

*Россия (Воронежская обл.).*

- 6(7) Амфиды заметно уплощённые с широким (равным наибольшему диаметру) отверстием.

*A. ghilarovi* Pologenzev et Artyukhovsky, 1958.

*Россия (Курская обл.), Украина (Донецкая обл.).*

- 7(8) Амфиды крупнее головных бугров, овально округлые, амфидальное отверстие равно половине их диаметра. Тело вагины утолщённое, компактное. Спикулы имеют выраженное дистальное утолщение.

*A. apostolovi Popov, 1978.*

*Россия (ЦЧР), Украина (Днепропетровская обл.).*

- 8(9) Амфиды мелкие (равные по величине, с короткими пальцевидно закруглёнными головными папиллами). Вагина вытянутая. Ветви матки на границе с яйцеводами петлевидно загнутые. Спикулы короткие, по размерам уступают диаметру хвоста.

*A. spiralis Popov, 1978*

*Россия (ЦЧР).*

- 9(8) Амфиды крупные, многократно превышают по размерам головные папиллы; по форме почти шаровидные, с отверстием, равным их наибольшему диаметру. Вагина вытянутая, с наиболее явственно выраженным вторым коленом.

*A. microtuberculata Popov sp. nov.*

*Россия (ЦЧР).*

#### 10. Род *Oesophagomermis Artyukhovsky, 1969.*

*Типовой вид:* *Oesophagomermis terricola* Hagmeier, 1912 (рис. 5.24).

*Синоним:* *Mermis terricola* Hagmeier, 1912.

*Диагноз рода:* Мермитиды средних размеров (14,0 – 109,4 мм). Ротовое отверстие терминальное или несколько смещённое на вентральную сторону. Кутикула толстая, со слабо выраженным слоем перекрещивающихся волокон. Количество гиподермальных валиков 6 (у ряда видов перед нервным кольцом их 8). Голова гомоцефальная, округлая. Головных папилл 6. Расположены они в один круг. Форма головных папилл пальцевидная с закруглённой вершиной и относительно широким основанием; сенсиллы крупные, хорошо заметные. Головной апикальный бугор часто имеет пальцевидные выросты. Ротовая трубка длинная, метателостома имеется. Пищевод очень длинный, проходит по всей длине тела, почти достигая уровня корней спикул (у самцов). Амфиды мелких размеров, вытянуто

овальные; обычно расположены непосредственно под кругом головных папилл, но иногда образуют и общий с ними круг.

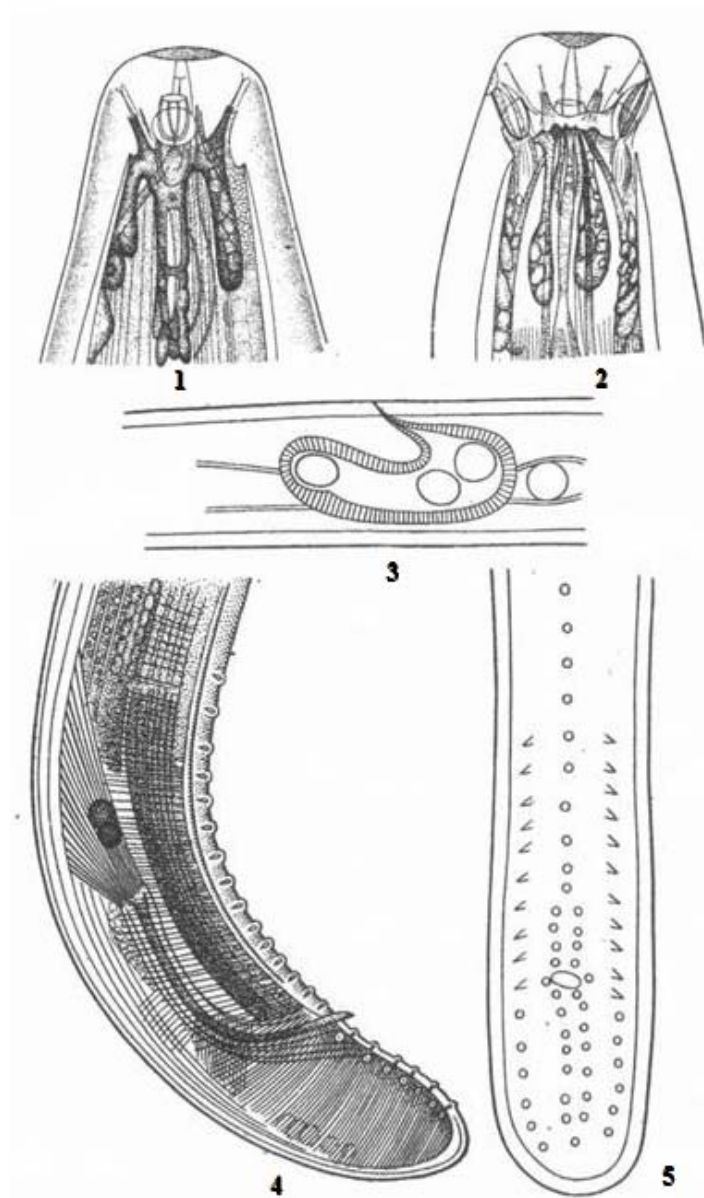


Рис. 5.24. *Oesophagomermis terricola* Nagm., 1912:

1, 2 – головной конец тела; 3 – половая система самки; 4,5 – половая система самца.

Амфидальные отверстия менее среднего диаметра амфид. Вагина S-образная, относительно короткая, с неявно выраженными коленами. Щель вульвы косая. Матка средних размеров, практически равного с вагиной диаметра; яйцеводы короткие. Спикулы парные, короткие, серповидно изогнутые; их длина превосходит диаметр хвоста не более, чем в 2 раза. Дистальные концы спикул заострённые. Половые папиллы самцов образуют три ряда (средний ряд частично двойной), заходят далеко вверх за корни

спикул. Хвост короткий, его длина не более, чем в 2 раза превышает диаметр, закруглённый. Паразитические личинки с небольшим шиповидным терминусом.

*История рода и анализ видов.* Род основан А.К.Артюховским (1969) с типовым видом *Mermis terricola* Hagm., 1912, обнаруженном в Германии. В последующем в его состав были включены ряд новых видов из России и переведены из других родов виды, отвечающие диагнозу рода *Oesophagomermis*. На основании ревизии, проведённой А.К.Артюховским (1990), в состав рода *Oesophagomermis* были включены следующие 13 видов: *O. terricola* Hagm., 1912; *O. amphidis* Art. et Lis., 1977; *O. brevivaginata* Art. et Khar., 1971; *O. coriacea* Rubz., 1972; *O. ferghanensis* Kir. et all., 1959; *O. jaylensis* Ipat., Pim., 1985; *O. leipsandra* Poin et Welch, 1968; *O. longicorpus* Ipat., Pim., 1985; *O. longivaginata* Rubz., 1976; *O. microamphidis* Popov, 1978; *O. paramonovi* Pol. et Art., 1958; *O. silvatica* Art. et Khar., 1971; *O. veremtschukovae* Popov, 1978.

На основании знакомства с рисунками и описанием видов, *O. longicorpus* переведён нами в син. *O. brevivaginata*. Дополнительно в состав рода включены *O. variaderma* Popov, 1978. Для большинства видов хозяева не известны.

**Определительная таблица видов рода *Oesophagomermis***  
**(по А.К.Артюховскому, 1990 с дополнениями и изменениями)**  
(рис. 5.24; 5.25; 5.26).

- 1(4) Амфиды расположены в кругу головных папилл.  
2(3) Амфиды бочонковидные с широким отверстием, т.е. почти равным их среднему диаметру. Длина первого колена вагины не менее  $\frac{1}{2}$  длины второго.

***O. terricola* Hagm., 1912/**

***Средняя Европа, Россия (Воронежская обл.).***

- 3(2) Амфиды к вершине расширенные, бокаловидные. Длина первого колена вагины не более  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{4}$  длины второго.

***O. leipsandra* Poinar et Welch, 1968.**

***США. Хозяин – *Diabrothica* sp.***

- 4(1) Амфиды расположены и открываются непосредственно под кругом головных папилл.



Рис. 5.25. Головные концы видов рода *Oesophagomermis*:

1, 2 – *O. silvatica* (ориг.); 3, 4 – *O. microamphidis*; 5, 6 – *O. variaderma* (ориг.); 7, 8 – *O. brevivaginata* (ориг.); 9, 10 – *O. veremtschukovi*; 11 – *O. paramonovi*; 12 – *O. jaylensis*; 13 – *O. coriacea*; 14 – *O. leipsandra*; 15 – *O. longivaginata*; 16 – *O. amphidis*.



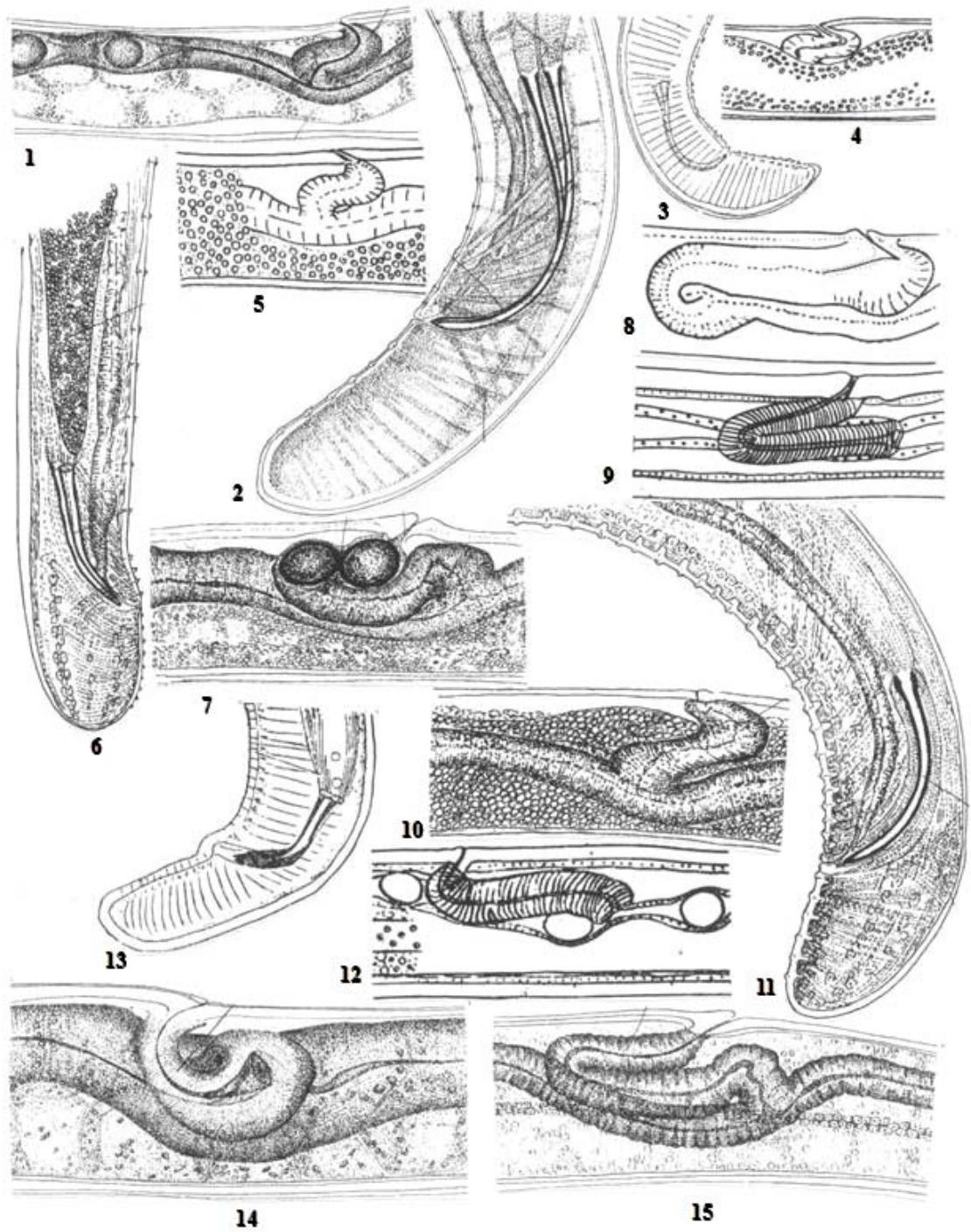


Рис. 5.26. Половая система видов *Oesophagomermis*:

1, 2 – *O. brevivaginata* (ориг.); 3, 4 – *O. amphidis*; 5 – *O. paramonovi*; 6, 7 – *O. microamphidis* (ориг.); 8 – *O. leipsandra*; 9 – *O. coriacea*; 10, 11 – *O. veremtschukovi*; 12 – *O. longivaginata*; 13 – *O. ferghanensis*; 14 – *O. variaderma* (ориг.); 15 – *O. silvatica* (ориг.).

- 5(6) Амфиды открываются наружу двумя поровидными отверстиями.  
***O. jaylensis Ipatjeva et Pimenova, 1985.***  
***Россия (Горный Алтай).***
- 6(5) Амфиды открываются наружу одним отверстием.
- 7(8) Внутренняя полость амфида с сосковидным сужением в нижней части.  
***O. amphidis Artyukhovsky et Lisikovaе, 1977.***  
***Узбекистан.***
- 8(7) Внутренняя полость амфида без сосковидного сужения.
- 9(14) Головной апикальный бугор имеется.
- 10(11) Амфиды открываются под головными папиллами. Длина первого колена вагины не более  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{4}$  длины второго. Спикулы в 2 раза превышают длину хвоста.  
***O. brevivaginata Artyukhovsky et Khartschenko, 1971.***  
***Россия (Воронежская обл.).***
- 11(12) Амфидальное отверстие поровидное. Длина первого колена вагины не менее  $\frac{1}{2}$  длины второго. Спикулы незначительно (1,25) превышают длину хвоста.  
***O. microamphidis Popov, 1978.***  
***Россия (Воронежская обл.).***
- 12(13) Амфидальное отверстие округлое, хорошо выраженное. Вагина с характерным вздутием перед вторым коленом.  
***O. variaderma Popov, 1978.***  
***Россия (Воронежская обл.).***
- 13(14) Амфидальное отверстие при латеральном положении мермитиды щелевидное.  
***O. veremtschukovae Popov, 1978.***  
***Россия (Воронежская и Курская обл.).***
- 14(9) Головной апикальный бугор отсутствует.

- 15(16) Дистальные концы спикул расширенные, а средняя их часть заметно сужена.  
***O. ferghanensis Kirjanova, Karavaeva, Romanenko, 1959.***  
***Киргизия.***
- 16(17) Амфидальное отверстие при латеральном положении мермитиды близкое к поровидному. Вагина с длинным первым коленом.  
***O. silvatica Artyukhovsky et Khartschenko, 1971.***  
***Россия: ЦЧР, Горный Алтай.***
- 17(18) Наружное отверстие амфида при латеральном положении мермитиды щелевидное.  
***O. coriacea Rubzov, 1972.***  
***Россия (Башкирия).***
- 19(20) наружное отверстие амфида поровидное. Вагина короткая (0,12 – 0,13 мм).  
***O. paramonovi Pologenzev et Artyukhovsky, 1958.***  
***Россия (Воронежская обл.).***
- 20(19) Вагина удлинённая, вытянутая (l = 0,30 – 0,32 мм).  
***O. longivaginata Rubzov, 1976.***  
***Киргизия.***

11. Род ***Skrjabinomermis Pologenzev, 1952*** (рис. 5.27, 5.28).

*Типовой вид:* *Skrjabinomermis tolski Polog.*, 1952.

*Диагноз рода.* Мермитиды крупные. Ротовое отверстие терминальное. Ротовая трубка длинная, проходит через всю кутикулу вершины головы. Дистальный конец пищевода не достигает переднего края внутренней головной капсулы. Метателостома имеется. Кутикула со слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, расположены они в один круг. Головные бугры небольшие. Амфиды мелких или средних размеров; форма грушевидная вытянутая или бочонковидная. Амфидальное отверстие меньше среднего диаметра амфидов. Расположены амфиды и открываются ближе к кругу головных папилл.

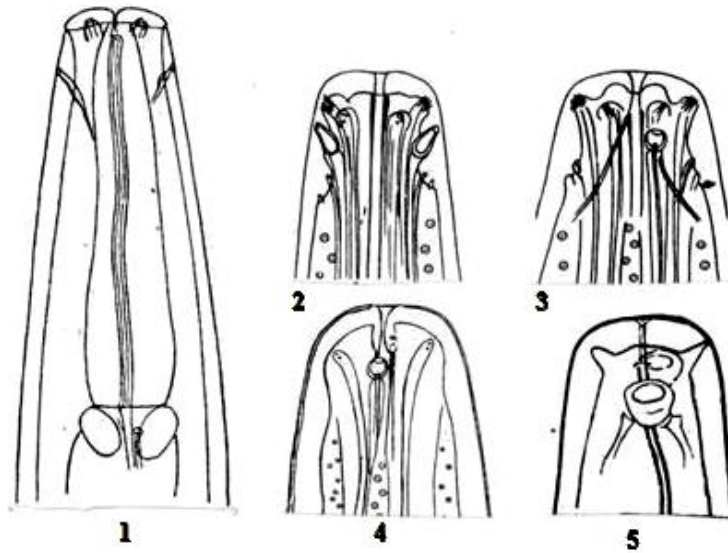


Рис. 5.27. Головные концы видов рода *Skryabinomermis*:  
 1 – *Sk. tolski* Pol., 1952; 2, 3 – *Sk. apiculiformis* Rubz., 1972; 4 – *Sk. latidens* Rubz., 1972; 5 – *Sk. longioesophaga* Ipat., Pim., 1985.

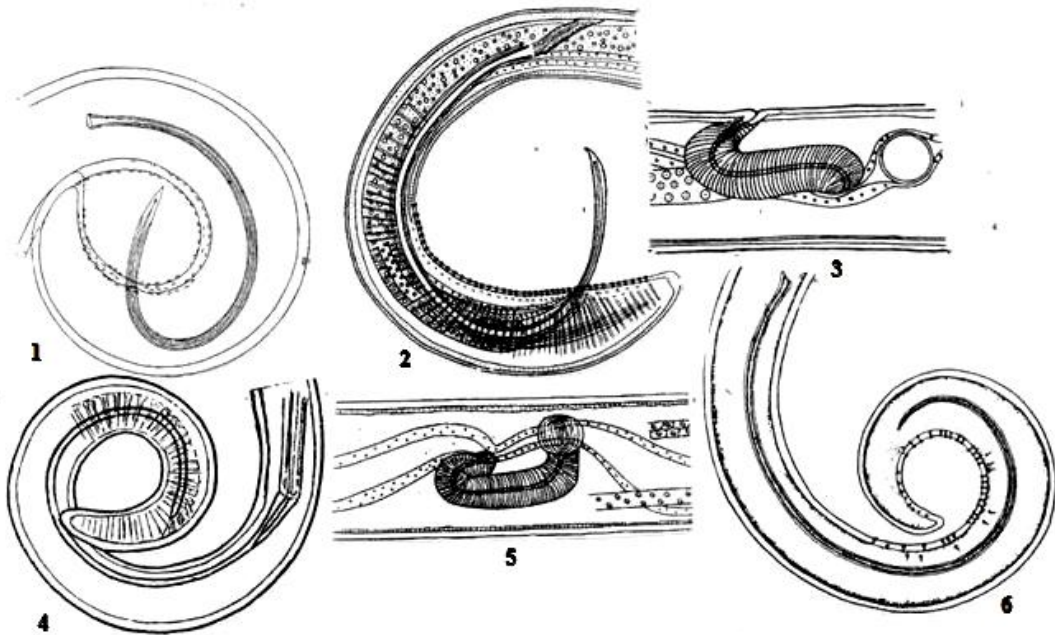


Рис. 5.28. Половая система видов рода *Skryabinomermis*:  
 1 – спикулы самца *Sk. tolski* Polog.; 2, 3 – спикулы и вагина *Sk. apiculiformis* Rubz.; 4 – спикулы *Sk. longioesophaga* Ipat.et Pim.; 5 – вагина *Sk. latidens* Rubz.; 6 – спикула *Sk. sukatschevi* Polog.

Вагина S-образная, цилиндрическая, с коротким первым и третьим коленами. Щель вульвы наклонная. Спиккулы парные, очень длинные (превышают диаметр хвоста более, чем в 10 раз); остроконечные; почти на всём протяжении слитые. Половые папиллы простираются выше клоакального отверстия, но не достигают уровня корней спиккул. Хвост короткий (хвостовой коэффициент равен 1,5 – 2), закруглённый.

*Хозяева:* личинки хрущей (предположительно).

*История рода и анализ видов.* Род основан П.А.Положенцевым (1952) для мермитид, обнаруженных в песчаной почве под сосновыми посадками и описанных под видовыми названиями *Sk. tolski* (типовой вид) и *Sk. sukatschevi*. При более тщательном описании П.А.Положенцев и А.К.Артюховский (1959) внесли поправку в диагноз рода («вагина S-образная, длинная, с коротким первым и третьим коленами, вульва наклонная»). В последующем в состав рода были включены: *Sk. apikuliformis* Rubz., 1972; *Sk. latidens* Rubz., 1972; *Sk. longioesophaga* Ipatjeva et Pimenova, 1985.

**Определительная таблица видов *Skrjabinomermis*  
(по А.К.Артюховскому, 1990) (рис. 5.27, 5.28).**

1(2) Голова под кутикулой шарообразно-округлая. Околоротовая воронка очень глубокая, почти достигает амфида.

***Sk. latidens* Rubzov, 1972.**

***Россия (Башкирия).***

2(1) Голова под кутикулой иной формы. Околоротовая воронка не достигает амфида или отсутствует.

3(6) Экскреторная пора имеется.

4(5) Спиккула длиной 0,925 – 1,062 мм.

***Sk. tolski* Pologenzev, 1952.**

***Россия.***

5(6) Спиккулы длиной 1,86 мм.

***Sk. sukatschevi* Pologenzev, 1952.**

***Россия.***

6(3) Экскреторная пора отсутствует.

- 7(8) Амфиды при латеральном положении бочонковидные, относительно широко открытые. Имеются шейные протоки соматических сенсилл.

*Sk. apiculiformis* Rubzov, 1972.

Россия (Башикирия).

- 8(7) Амфиды при латеральном положении мермитиды крупные, овально чашевидные. Шейные протоки соматических сенсилл отсутствуют.

*Sk. longioesophaga* Ipatjeva et Pimenova, 1985.

Россия (Горный Алтай).

12. Род *Aranimermis* Poinar et Benton, 1986 (рис. 5.29).

Типовой вид – *Aranimermis aptispiculata* Poinar et Benton, 1986.

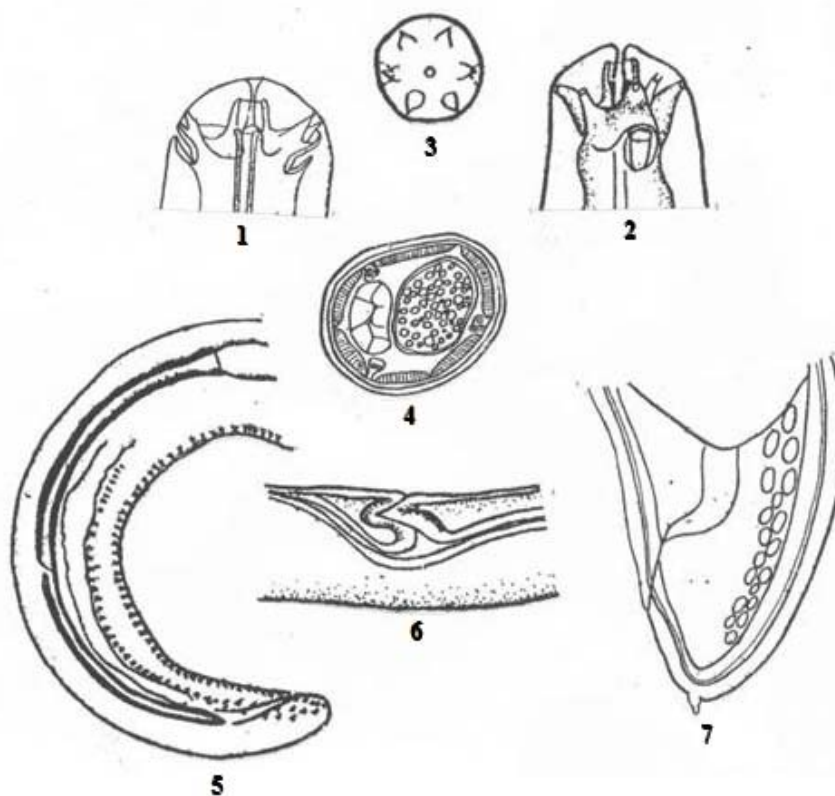


Рис. 5.29. *Aranimermis actereci* (По Gafurov et al., 1987):

- 1, 2 – передний конец тела; 3 – апикальный срез головы; 4 – поперечный срез тела; 5 – половая система самца; 6 – половая система самки; 7 – задний конец тела постпаразитической личинки.

*Диагноз рода.* Мермитиды крупные. По цвету тела: желтоватые, зеленоватые, светло-розовые и светло-серые. Форма переднего конца тела – куполообразная. Рот конечный. Пищевод составляет  $\frac{1}{2}$  -  $\frac{2}{3}$  длины тела. Кутикула толстая, без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6; по форме они вытянуто-конусовидные с широким основанием. Амфиды мелких размеров, бочонковидные, с округлым отверстием; расположены в области шейной перетяжки. Вагина короткая, S-образно изогнутая с широким основанием. Вульварная щель наклонённая. Спикулы параллельные, тесно прижаты друг к другу, длинные; по середине на дорсальной стороне имеют овальное отверстие. Половые папиллы образуют три ряда, которые в районе ануса раздвоены. Хвост очень короткий, тупозакруглённый. У постпаразитических личинок имеется небольшой (кнопковидный) хвостовой придаток.

*Хозяева* – пауки.

По совокупности признаков наиболее близок к *Comanomermis* Art., от которого отличается короткой вагиной и значительно более длинными спикулами.

В составе рода насчитывается три вида: *A. aptispicula* Poinar et Benton, 1986 (типовой вид рода); *A. actereki* Gaf. et all., 1987; *A. giganteus* Poinar et Early, 1990.

### 13. Род *Thamamermis* Poinar, 1981.

*Сyn.*: *Mermis* Dujardin, 1842; *Bathymermis* Daday, 1911; *Octomermis* Johnson, 1963; *Linstowimermis* Rubzov, 1978; *Gubernaculimermis* Ipatjeva et Pimenova, 1985.

*Типовой вид* – *Thamamermis cosgrovei* Poinar, 1981 (рис. 5.30).

*Диагноз рода.* Мермитиды среднего и крупного размера. Голова тупо закруглённая. Рот слегка смещён на вентральную сторону. Кутикула без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6 в виде бугорков с широким основанием. Амфиды мелких размеров, по форме – чашеобразные; расположены на одном уровне или несколько впереди головных папилл. Вагина цилиндрическая, сильно удлинённая, с расширенной головкой; по форме относится к S-образно изогнутым. Крылья матки узкие, цилиндрические. Спикул 2; резко отличаются по размерам и форме: одна короткая и толстая (по длине менее диаметра основания хвоста),

вторая – очень длинная и нитевидная. Постпаразитические личинки на заднем конце тела с маленьким шиповидным придатком.

*Хозяева:* мокрицы (Isopoda, Oniscoidea).

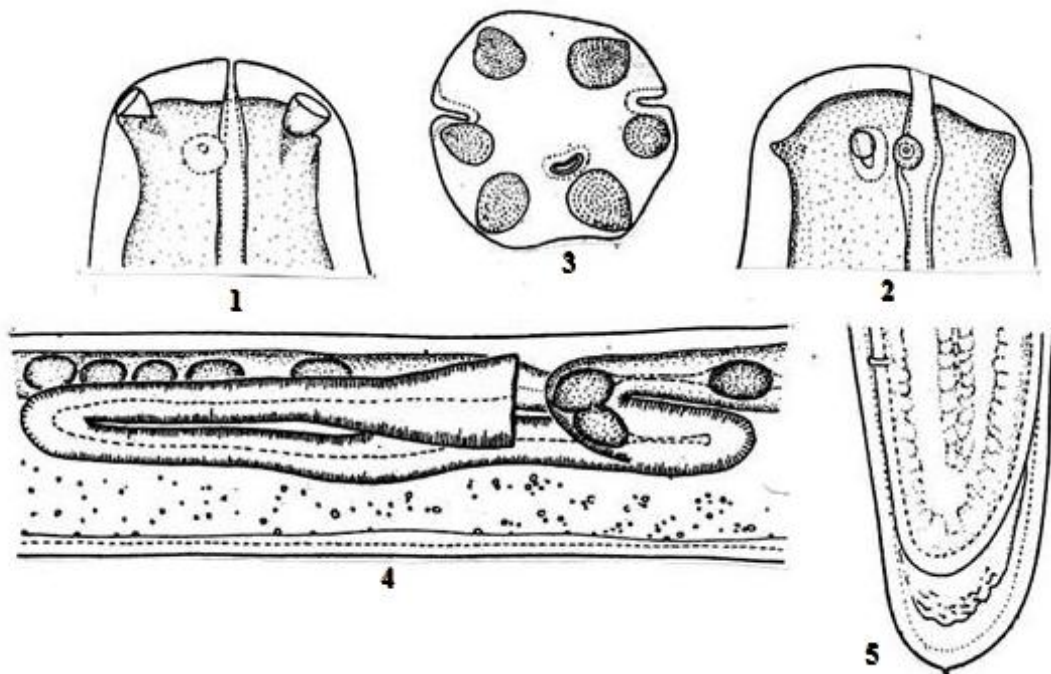


Рис. 5.30. *Thamanimermis cosgrovei* Poinar, 1981:

1. 2 – передний конец тела; 3 - апикальный срез головы; 4 – половая система самки; 5 – задний конец тела линяющей постпаразитической личинки.

Рассматриваемый род наиболее близок по совокупности признаков к *Pheromermis*, от которого отличается количеством головных папилл (6 против 4-х), а также более длинным пищеводом, достигающим середины тела.

*История рода и анализ видов.* А.К.Гафуров (1997) в составе рода числит 3 вида: *Th. cosgrovei* Poinar, 1981; *Th. paludicola* Linstow, 1883 и *Th. paradoxus* Ipatjeva et Pimenova, 1985. Два последних вида приняты в качестве типовых при обосновании новых родов: *Linstowimermis* Rubzov, 1978 (*Mermis paludicola* Linstow, 1883) и *Gubernaculimermis* Ipatjeva et Pimenova, 1985 (*G. paradoxus* Ipat. et Pim., 1985). Оценивая эти роды как недостаточно описанные (по одному экземпляру самца), А.К.Гафуров (1997) переводит их в синонимы рода *Thaumanimermis* Poinar, 1981. Знакомство с оригинальными рисунками рассматриваемых видов и, прежде всего, половой системы самцов



(рис. 5.31) допускает подобное решение, что не исключает необходимости их переисследования.

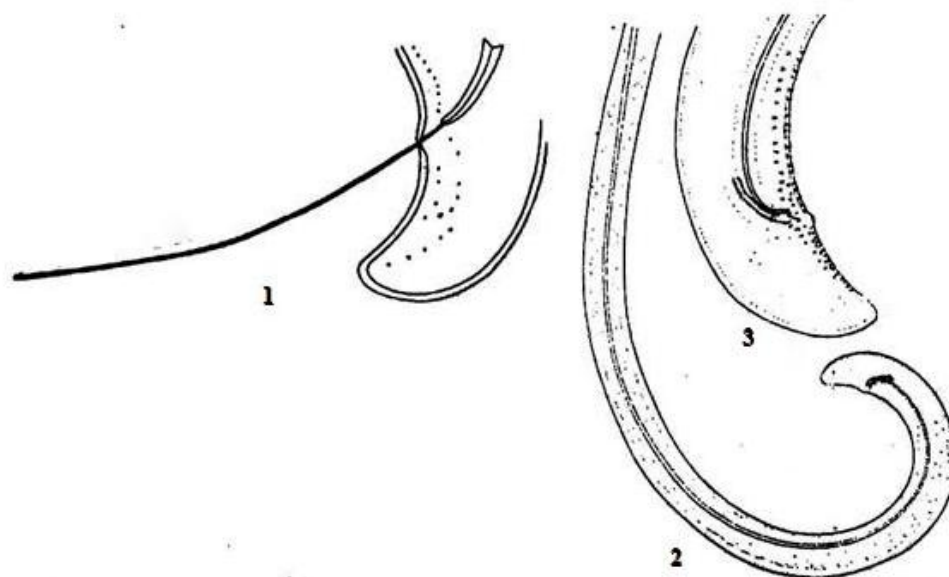


Рис. 5.31. Половая система самцов вида рода *Thaumamermis* Poin.:  
1 – *Th. paludicola* (по Linstow, 1883); 2, 3 – *Th. cosgrovei* Poin., 1981.

14. Род *Strelkovimermis* Rubz., 1969 (рис. 5.32).

*Типовой вид* – *S. singularis* Stelkov, 1964.

*Суп.*: *Filipjevimermis singularis* Str., 1964.

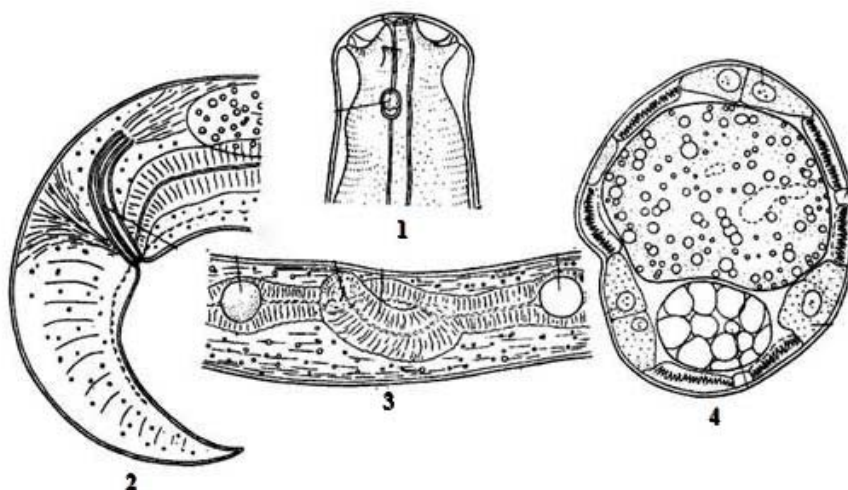


Рис. 5.32. *Strelkovimermis singularis* Str., 1964:

1 – головной конец; 2 – половая система самца; 3 – половая система самки; 4 - поперечный срез тела.

*Диагноз рода.* Тело тонкое, длинное (243 – 450 мм), голова гомоцефальная, отделена явственной шейной перетяжкой. Рот конечный. Ротовая воронка выражена. Протяжённость пищевода достигает  $\frac{1}{3}$  длины тела. Кутикула тонкая, без видимых перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6; сильнее других развиты латеральные и вентральный. Головных папилл 6, расположены они гексагонально; по форме приострэнно конусовидные. Амфиды маленькие, бочонковидные или яйцевидные; расположены ниже круга головных папилл, а именно на уровне шейной перетяжки. Амфидальное отверстие округлое, равное внешнему диаметру органа. Вагина цилиндрическая, S-образная с относительно короткими 1-м и 3-м коленами; щель вульвы наклонённая. Спикул 2, по длине они равны или незначительно превышают диаметр основания хвоста; по форме дугообразные, отчётливо отдельные, с закруглённым проксимальным концом. Половые папиллы расположены в 2 ряда и простираются выше уровня корней спикул (позади ануса их 17 пар). Хвост удлинённый, равен не менее 2-м диаметрам его основания, заострэнный. В развитии связаны с водой.

*Хозяева:* личинки, куколки и имаго хирономиды *Tenolipes plumosus*.

Типовой вид обнаружен в Рыбинском водохранилище (Россия).

Рассматриваемый род наиболее близко стоит к роду *Comanimermis* Art., 1969, от которого отличается меньшими размерами амфидов и коротким пищеводом.

*История рода и анализ видов.* Род основан И.А.Рубцовым (1969). В его составе числились *Mermis rasovitzai* Coman, 1953 и *Mermis viridipenis* Coman, 1955. Первый из этих видов был положен в качестве типового А.К.Артюховским для рода *Comanimermis* Art., 1969; второй по строению половых органов явно не соответствует диагнозу этого рода. И.А.Рубцов (1978) в составе рода числит 7 видов, А.К.Гафуров (1997) – 11 видов: *S. singularis* Str., 1964; *S. dacica* Coman, 1961; *S. formosa* Schmassman, 1914; *S. leptodermis* Rubz. et Gaf., 1977; *S. limnoformis* Rubz., 1974; *S. longiscapus* Rubz., 1971; *S. longisoma* Rubzov, 1982; *S. polystschukovi* Rubzov, 1969; *S. pumila* Rubz., 1977; *S. reparda* Rubzov, 1974; *S. viridis* Zachidov et Poinar, 1970. Систематическое положение большинства этих видов требует более глубокой аргументации.

15. Род *Comanimermis* Artyukhovsky, 1969.

Типовой вид: *Comanimermis racovitzai* Coman, 1953 (рис. 5.33).

Синоним: *Mermis racovitzai* Coman, 1953.

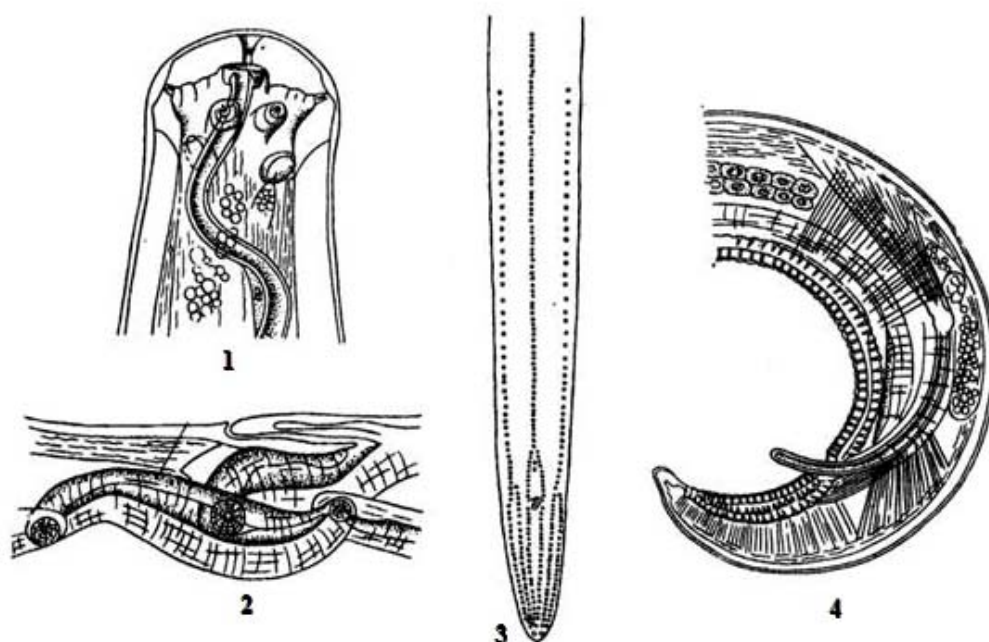


Рис. 5.33. *Comanimermis racovitzai* Coman, 1953:

1 – головной конец тела самки; 2 – половая система самки; 3, 4 – половая система самца.

*Диагноз рода:* Крупные мермитиды ( $l = 50 - 105$  мм). Голова гомоцефальная. Рот конечный. Стома узкая. Ротовая трубка проходит через всю толщину кутикулы вершины головы. Дистальный конец пищевода с утолщёнными кутикулярными стенками на вершине в кутикулу головы не проходит. Пищевод широкий и длинный; составляет около 90% длины мермитиды. Кутикула толстая, слой перекрещивающихся волокон не выражен. Гиподермальных валиков на середине тела 6. Головных папилл 6; хорошо выражены, конусовидной формы с закруглённой вершиной, расположены в один круг. Амфиды мелких размеров; при латеральном обзоре имеют бочонковидную или чашевидную форму; располагаются ниже круга головных папилл (на уровне шейной перетяжки). Амфидальное отверстие широкое. Вагина S-образная. Щель вульвы косая, с утолщённой верхней вульварной губой. Ветви матки короткие. Яйцеводы в виде вздутий, превосходящих диаметр ветвей матки. Спикулы парные, серповидно изогнутые, с закруглённым дистальным концом; по длине в 2 раза

превышают диаметр хвоста. Половые папиллы образуют три ряда (двойных до уровня клоаки, а выше – одинарных); простираются далеко вверх за основания спикул. Хвост несколько удлинённый (коэф. 1,7), остроконечный или слегка закруглённый; у личинок с небольшим терминусом.

*История рода и анализ видов.* Д.Коман (1953) наряду с типовым видом рода описывает и его подвид под названием *M. gasovitzai* v. *clyjensis*. И типовой вид, и его подвид найдены в почве береговой зоны и отмечены в качестве паразитов муравьев. Поповым (1978) описывается новый вид *S. brevivulvata*, обнаруженный в почве пойменных лугов р. Хопёр (Россия: Воронежская область).

**Определительная таблица видов *Comanimermis* (рис. 5.33; 5.34):**

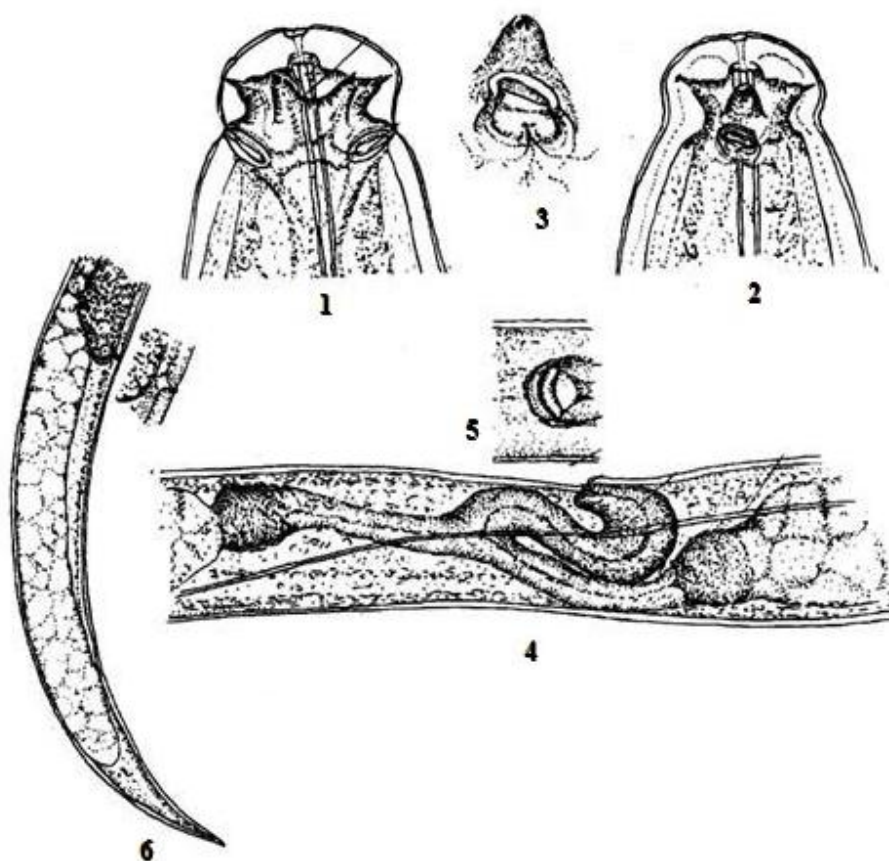


Рис. 5.34. *Comanimermis brevivulvata* Popov, 1978:

1, 2 – головной конец тела самки; 3 – амфид; 4, 5 – половая система самки; 6 – хвостовой конец тела самки.

- 1(2) Шейная перетяжка слабо выражена. Амфидальное отверстие поровидное. Щель вульвы косая, длинная.

*C. racovitzai* Coman, 1953.

**Синоним: *Mermis racovitzai* Com., 1953.**

**Румыния.**

- 2(1) Шейная перетяжка хорошо выражена. Амфидальное отверстие широкое, овальное. Щель вульвы косая, короткая.

*C. brevivulvata* sp. nov.

**Россия (Воронежская обл.).**

### 16. Род *Hydromermis* Corti, 1902.

*Син.* *Mermis* Linstow, 1889.

*Типовой вид:* *Mermis contorta* Linstow, 1889 (рис. 5.35).

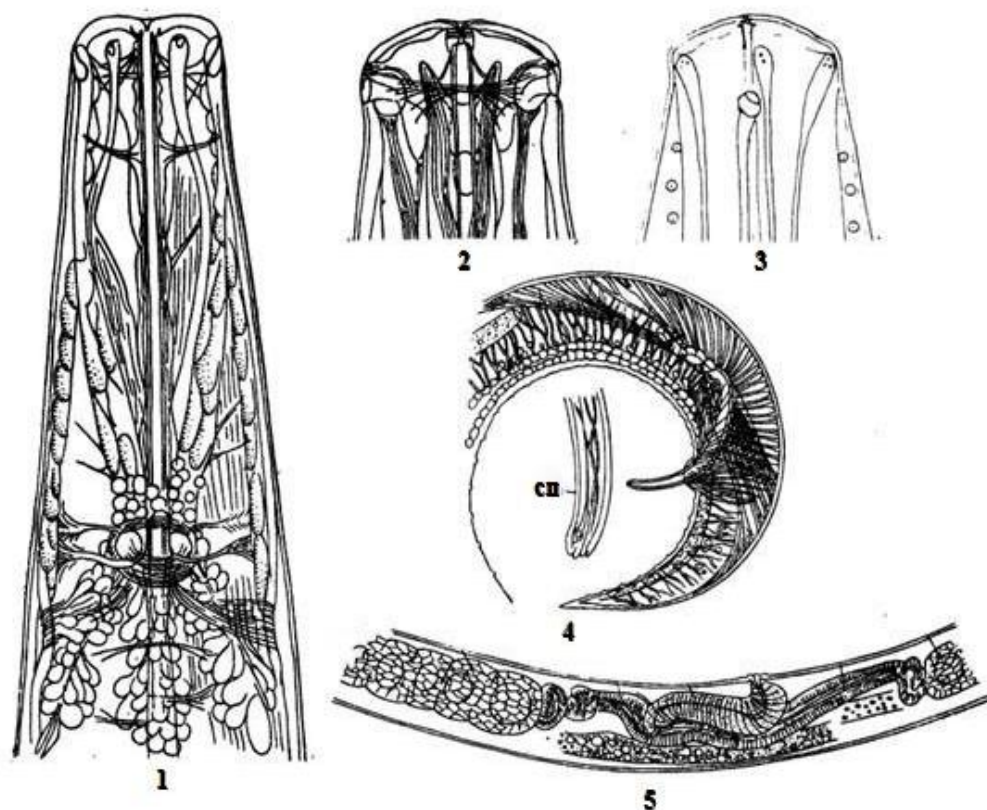


Рис. 5.35. *Hydromermis contorta* Linstow, 1889

(По: Nagmeier, 1912; Рубцов, 1972):

- 1, 2, 3 – головной конец самца (1,2) и самки (3); 4 – половая система самца; 5 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких и средних размеров (10 – 50 мм). Преобладает белая окраска тела, иногда – светлорозовая. Передний конец тела чаще шатрообразный, с закруглённой вершиной. Рот конечный или слегка смещённый. Ротовая трубка короткая; ротовая воронка выражена в различной степени. Пищевод относительно длинный и заходит за середину тела. Кутикула тонкая, без видимой поперечной волокнистости (исчерченности). Гиподермальных валиков 8. Головных папилл 6; расположены они в один круг. Головные папиллы средних размеров, конусовидные, тупо закруглённые или заострённые, диаметр основания равен примерно их высоте. Амфиды обычно средних размеров, реже крупные; преобладает их округлая или бочонковидная форма; чем крупнее амфиды, тем относительно шире их отверстие. Амфидальная комиссура отчётливая. Располагаются амфиды ниже круга головных папилл, достигая иногда шейной перетяжки. Вагина S-образная, длинная, обычно с более или менее равным диаметром на протяжении всего её тела. Щель вульвы прямая или слегка наклонённая. Матка короткая, расширяется в сторону короткого яйцевода. Спикула одна, обычно расщеплённая к её основанию, чаще короткая (по длине не превышает двух диаметров хвоста). Форма спикулы серповидно изогнутая; дистальный конец закруглённый. Половые папиллы поднимаются существенно выше уровня корня спикулы. Хвост удлинённый, равен 2 – 3 его диаметрам; на вершине приострёрный. Хвостовой терминус постпаразитических личинок имеет вид длинного остроконечного шипа. Живут в водоёмах и водотоках.

*Хозяева:* личинки хирономид, реже комаров.

Наибольшее сходство обнаруживается с *Isomermis Coman*, 1953, от которого отличается более длинной трубкой пищевода, одной удлинённой спикулой, равной 2 – 3 диаметрам хвоста, и заострённой формой вершины хвоста.

*История рода и анализ видов.* Род *Hydromermis* был предложен Корти (Corti, 1902) для видов, обладающих 8 гиподермальными валиками, кутикулой без видимой волокнистости, одной спикулой и приострёрным хвостом. Выделение видов, обладающих совокупностью отмеченных признаков, в отдельный род ставили под сомнение Хагмейер (1912), Штейнер (1919). Становлению рода в современном его описании способствовали работы И.Н.Филиппева (1934), П.А.Положенцева и А.К.Артюховского (1959), Г.Велча (Welch, 1960), А.Джонсона (Johnson, 1966), И.А.Рубцова

(1967), а также ряда других исследователей. В современном списке рода числится 57 видов. Около половины из них описаны И.А.Рубцовым с использованием в качестве отличительных таких признаков, как «... имеют острый и относительно удлинённый хвост», что сильно затрудняет их диагностику. Полный список видов рода, как уже отмечалось, включает около 60 наименований: *H. acuminata* Daday, 1911; *H. acutipennis* Rubz., 1972; *H. achororovi* Rubz. et Gaf., 1977; *H. albicola* Stein., 1918; *H. alibaevae* Gaf., 1982; *H. altaica* Ipat. et Pim., 1980; *H. ambliospiculata* Rubz., 1972; *H. amphidis* Gaf., 1981; *H. angusticauda* Rubz., 1972; *H. angusta* Rubz., Doby. 1970; *H. annulosa* Daday, 1911; *H. bathycola* Dad., 1911; *H. berdi* Gaf. et all., 1981; *H. borokii* Rubz., 1972; *H. bostrycodes* Stein., 1918; *H. brevicaudata* Art. et Kisel., 1975; *H. catena* Rubz., 1972; *H. chasmogama* Rubz., 1976; *H. churchilensis* Welch, 1960; *H. cognate* Rubz., 1982; *H. conopophaga* Poin., 1968; *H. contorta* Linst., 1889; *H. conura* Dad., 1911; *H. crassispioula* Gaf., 1982; *H. dacica* Coman, 1961; *H. floridensis* John., 1971; *H. fluviatilis* Hagm., 1912; *H. gastrofaga* Rubz., 1976; *H. grandis* Rubz., 1973; *H. gracilis* Dad., 1911; *H. illiesi* Kaiser et Schwank, 1985; *H. lanceicephalata* Gaf., 1981; *H. leptoposthia* Stein., 1929; *H. longicaudata* Rubz., 1981; *H. macrospiculatus* Mulvey et Nickle, 1979; *H. muticauda* Rubz., 1980; *H. kirjanovae* Rubz., 1971; *H. micronura* Rubz., 1973; *H. orbicaudata* Rubz., 1976; *H. palustris* Hom. et Welch, 1971; *H. pamirensis* Rubz. et Gaf., 1977; *H. philopsychra* Stein., 1923; *H. polycarpa* Rubz., 1973; *H. porosamphidis* Rubz. et kok., 1973; *H. pratensis* Rubz., 1972; *H. rivicola* Corti, 1902; *H. sibirica* Rubz., 1976; *H. sitaensis* Rubz., 1980; *H. soodlensis* Rubz., 1981; *H. tanytarsis* Rubz., 1973; *H. tenuis* Gaf. et all., 1989; *H. transversalis* Rubz., 1976; *H. tshudskoensis* Rubz., 1973; *H. uralensis* Art. et Kisel., 1975; *H. uterina* Rubz., 1981.

В определительную таблицу рода *Hydromermis* мы включаем 12 видов, имеющих более или менее чёткие отличительные признаки: *H. annulosa* Daday, 1911; *H. bathycola* Daday, 1911; *H. conura* Daday, 1911; *H. contorta* Linstow, 1889; *H. acuminata* Daday, 1911; *H. dacica* Coman, 1961; *H. churchilensis* Welch, 1960; *H. leptoposthia* Steiner, 1929; *H. alibaevae* Gaf., 1982; *H. borokii* Rubz., 1972; *H. grandis* Rubz., 1973; *H. minutissima* Rubz., 1973. Род *Hydromermis* наряду с другими, имеющими обширный список видов, требует тщательной ревизии, что с каждым последующим годом становится всё более трудно осуществимо из-за потери или практической недоступности первичного материала.

## Определительная таблица видов *Hydromermis*

(рис. 5.35; 5.36; 5.37)

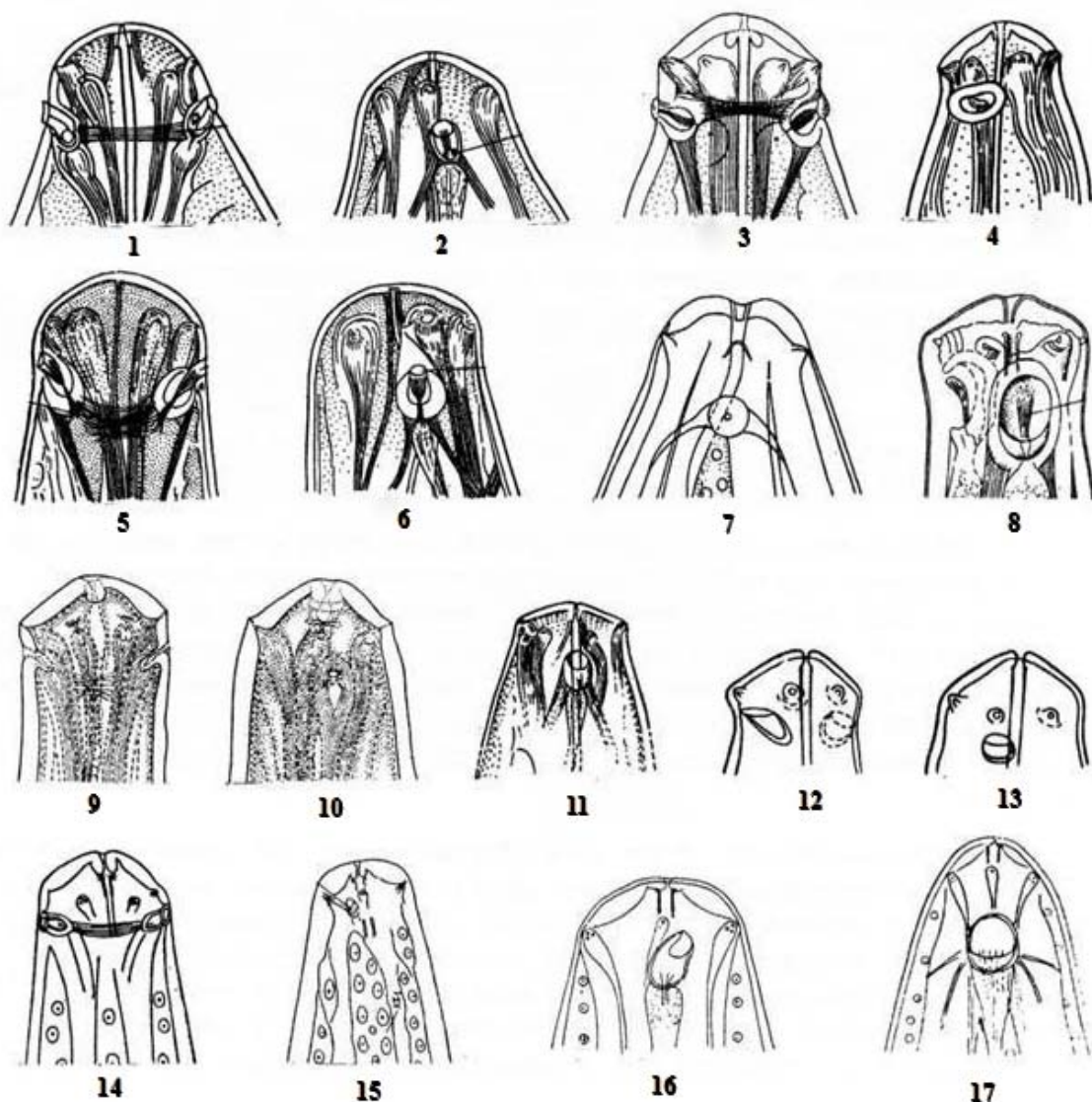


Рис. 5.36. Головные концы видов рода *Hydromermis*:

1, 2 – *H. annulosa* Daday, 1911; 3, 4 – *H. bathycola* Daday, 1911; 5, 6 – *H. conura* Daday, 1911; 7 – *H. acuminata* Daday, 1911; 8 – *H. dacica* Coman, 1961; 9, 10 – *H. churchilensis* Welch, 1960; 11 – *H. leptoposthia* Steiner, 1929; 12, 13 – *H. alibaevae* Gafurov, 1982; 14, 15 – *H. borokii* Rubz., 1972; 16 – *H. grandis* Rubz., 1973; 17 – *H. minutissima* Rubz., 1973.



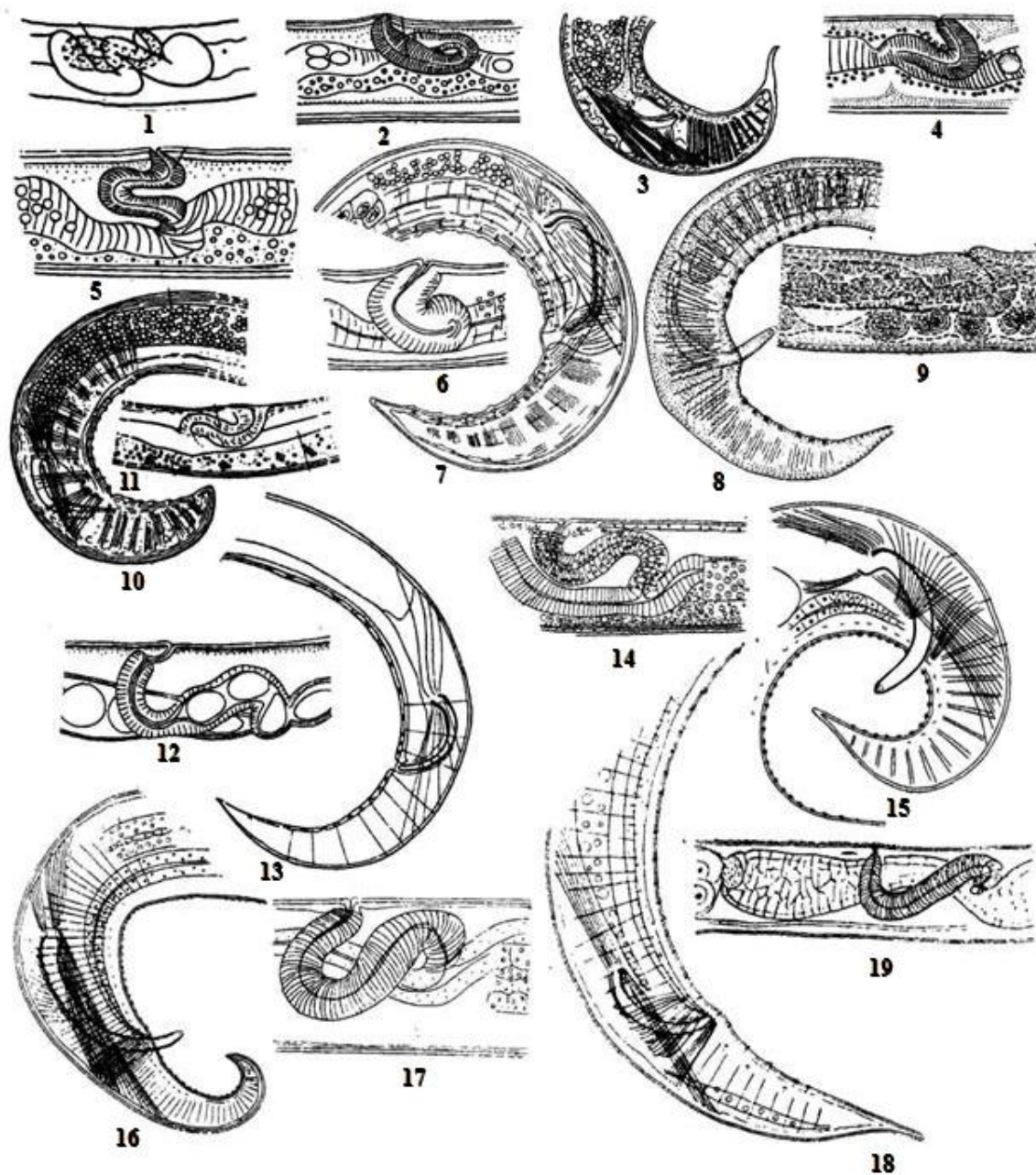


Рис. 5.37. Половая система видов рода *Hydromermis*:

1 – *H. annulosa* Daday, 1911 (самка); 2 – *H. bathycola* Daday, 1911 (самка); 3, 4 – *H. conura* Daday, 1911 (самец, самка); 5 – *H. acuminata* Daday, 1911 (самка); 6, 7 – *H. dacica* Coman, 1961 (самка, самец); 8, 9 – *H. churchilensis* Welch, 1960 (самец, самка); 10, 11 – *H. leptoposthia* Steiner, 1929 (самец, самка); 12, 13 – *H. alibaeva* Gaf., 1982 (самка, самец); 14, 15 – *H. borokii* Rubz., 1972 (самка, самец); 16, 17 – *H. grandis* Rubz., 1973 (самец, самка); 18, 19 – *H. minutissima* Rubz., 1973 (самец, самка).

- 1(5) Амфиды относительно крупные; кармановидные, широко открывающиеся; расположены в области шейной перетяжки.
- 2(3) Ротовая воронка имеется, трубка пищевода явственная.

***H. bathycola* Daday, 1911.**

***Хозяин не известен. Швейцария (озеро Фирвальдштетское).***

- 3(2) Ротовая воронка слабо выражена. Амфидальное отверстие большого размера, смещено на брюшную сторону. Вагина толстостенная. Спикула скобкообразной формы.

***H. dacica* Coman, 1961.**

***Хозяин не известен. Румыния (районы Кришана и Банат).***

- 4(3) Ротовая воронка отсутствует. Трубка пищевода не явственная. Головной конец конусовидно закруглённый. Вагина тонкостенная по всей длине. Спикула короткая, дуговидно изогнутая.

***H. minutissima* Rubz., 1973.**

***Хозяин не известен. Эстония (оз. Выртсъярв).***

- 5(1) Амфиды средних размеров, бочонковидные или округлые; расположены под основанием головных туберкул.

- 6(11) Ротовая воронка не выражена. Трубка пищевода короткая.

- 7(8) Головной конец тела тупозакруглённый. Вагина относительно короткая. Спикула слабо изогнутая, по длине равна диаметру хвоста.

***H. conura* Daday, 1911.**

***Хозяин не известен. Швейцария (озеро у Нейенбурга).***

- 8(9) Головной конец тела прямо срезан. Вагина удлинённая. Спикула скобкообразной формы; по длине почти в 2 раза превышает диаметр основания хвоста.

***H. contorta* Linstow, 1889.**

***Хозяин: Chironomus plumosus* L.**

***Россия (Ленинградская обл.), Германия Австрия, Италия, Англия, Северная Америка (США).***

- 9(10) Головной конец тела суженный, куполовидно закруглённый. Хвостовой конец закруглённый с коротким шипиком.

*H. annulosa Daday, 1911.*

*Хозяин не известен. Швейцария (озеро у Нейенбурга).*

- 10(11) Головной конец тела кровлеобразный. Вагина удлинённая, со слегка наклонной щелью вульвы. Спикула дуговидно изогнутая, лишь незначительно по длине превышает диаметр основания хвоста.

*H. alibaevae Gafurov, 1982.*

*Хозяева: хирономиды. Таджикистан.*

- 11(6) Ротовая воронка выраженная. Трубка пищевода явственная.

- 12(13) Головной конец конусовидно закруглённый. Ротовое отверстие в углублении. Вагина с явственно выраженными коленами, её тело в области вульвы сужается.

*H. acuminate Daday, 1911.*

*Хозяин не известен. Швейцария (озеро Фирвальдштетское).*

- 13(14) Головной конец кровлеобразный. Губы вульвы отчётливо выражены, щель вульвы наклонённая. Спикула серповидно изогнутая, по длине почти в 2 раза превышает диаметр хвоста.

*H. churchilensis Welch, 1960.*

*Хозяин: личинки комаров. Канада (шт. Манитоба).*

- 14(15) Головной конец тела закруглённый. Тело вагины равномерное по всей её длине. Спикула скобкообразная (с утолщённым корнем); по длине в 2 раза превышает диаметр основания хвоста.

*H. borokii Rubzov, 1972.*

*Хозяин: личинки хирономид.*

*Россия (Ярославская обл., водохранилище у пос. Борок).*

- 15(16) Головной конец тела кровлеобразный. Вагина с расширенной головкой. Спикула изогнутая, короткая.

*H. leptostia Steiner, 1929.*

*Хозяин не известен. Россия (бассейн реки Кама).*

- 16(15) Головной конец тела тупозакруглённый. Вагина удлинённая, с равномерной толщиной на всём протяжении. Спикула изогнутая, относительно длинная (более 2-х диаметров основания хвоста).

*H. grandis* Rubzov, 1973.

*Хозяин не известен. Россия (Кольский п-ов, оз. Чудское).*

17. Род *Tunicamermis* Schuurmans-Stekhoven, Mawson et Couturier, 1955.

*Типовой вид:* *Tunicamermis melolonthae* Schuur.-Stekh., Maw. et Cout., (рис. 5.38).

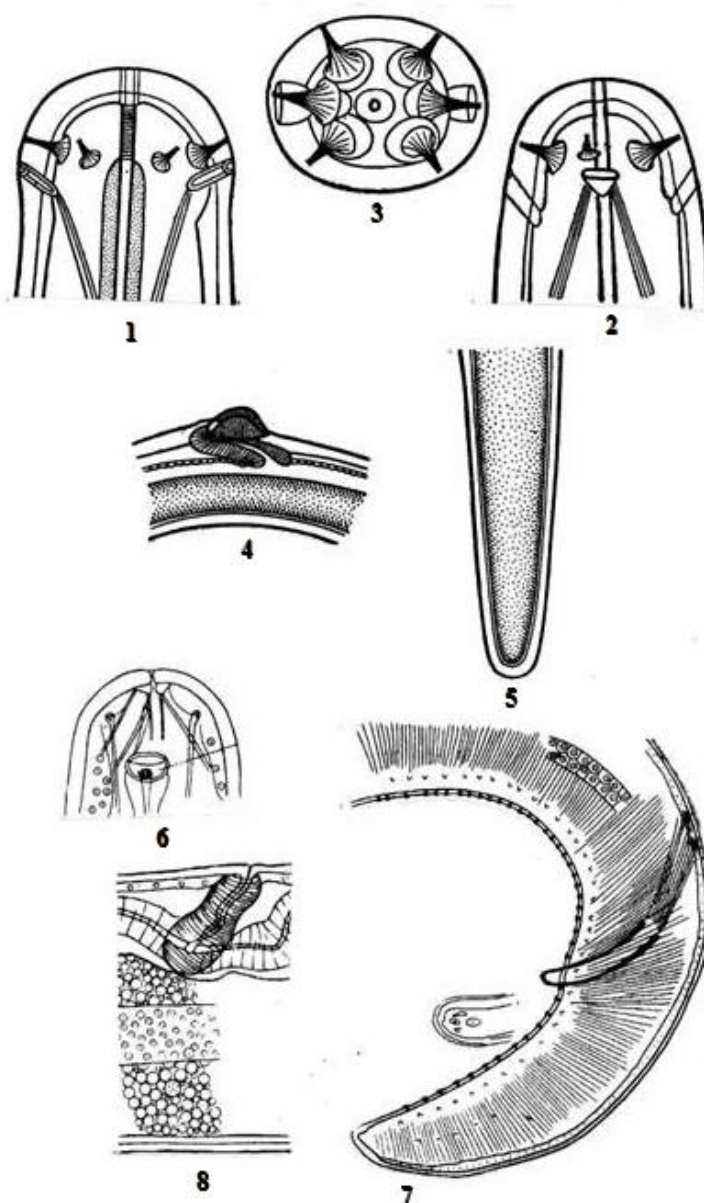


Рис. 5.38. Виды рода *Tunicamermis*:

- 1 – 5 – *Tunicamermis melolonthae* Schuur.-Stekh., Maw. et Cout., 1955;  
6 – 8 – *Tunicamermis membranacea* Rubzov, 1976.

*Диагноз рода:* Мермитиды относительно крупных размеров ( $l = 80 - 350$  мм). Ротовое отверстие терминальное. Ротовая трубка длинная, проходит через всю кутикулу вершины головы. Дистальный конец пищевода не выступает за пределы внутренней головной капсулы. Кутикула со слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, они имеют форму остrokонечных конусов, расположены в один круг. Амфиды мелких размеров. При латеральном положении мермитиды имеют чашевидную форму; располагаются под кругом головных папилл. Вагина короткая, цилиндрическая, с неявственными коленами. Щель вульвы наклонённая или косая, у типового вида сильно развиты губы вульвы. Спиккулы короткие (не превышают диаметр хвоста), парные, слегка изогнутые, дистальный конец закруглённый. Половые папиллы простираются выше корней спиккул. Хвостовой конец тела удлинённый ( $d = 2,2$ ), конический.

По основным морфологическим признакам род наиболее близок к *Nexamermis*, от которого отличается несколько более крупными (средних размеров) амфидами, прямой и короткой вагиной, более высоким простираем половых папилл (выше уровня корней спиккул) и несколько удлинённым, суженным к вершине хвостом.

*История рода и анализ видов.* Помимо типового вида *T. melolonthae* Schuurm.-Stekh., Maw. et Cout., 1955 в состав рода А.К.Артюховским (1990) переведен из рода *Amphidomermis* вид *A. membranacea* Rubz., 1971, для которого известны и самки, и самцы.

### **Определительная таблица видов *Tunicamermis***

**(по А.К.Артюховскому, 1990) (рис. 5.38).**

- 1(2) Амфиды конусо-чашеобразные (воронкообразные). Вульва с хорошо развитыми, выступающими губами.

***T. melolonthae* Schuurmans-Stekhoven, Mawson et Couturier, 1955.**

***Хозяин: личинки хрущей Melolontha melolontha L.*  
*и Amphimallon solstitialis L. Франция (Эльзас).***

2(1) Амфиды округло-чашеобразные (пиалообразные). Вульварные губы не выражены.

*T. membranacea* Rubzov, 1976;

Синоним *Amphidermis membranacea* Rubz., 1976.

Россия (Приморский край)

18. Род *Psammomermis* Pologenzev, 1941.

*Syn.*: Pologenzevimermis Kirjyanovae et al., 1959; Tokobaevimermis Gafurov et al., 1989.

*Типовой вид* – *Psammomermis korsakovi* Pologenzev, 1941 (рис. 5.39).

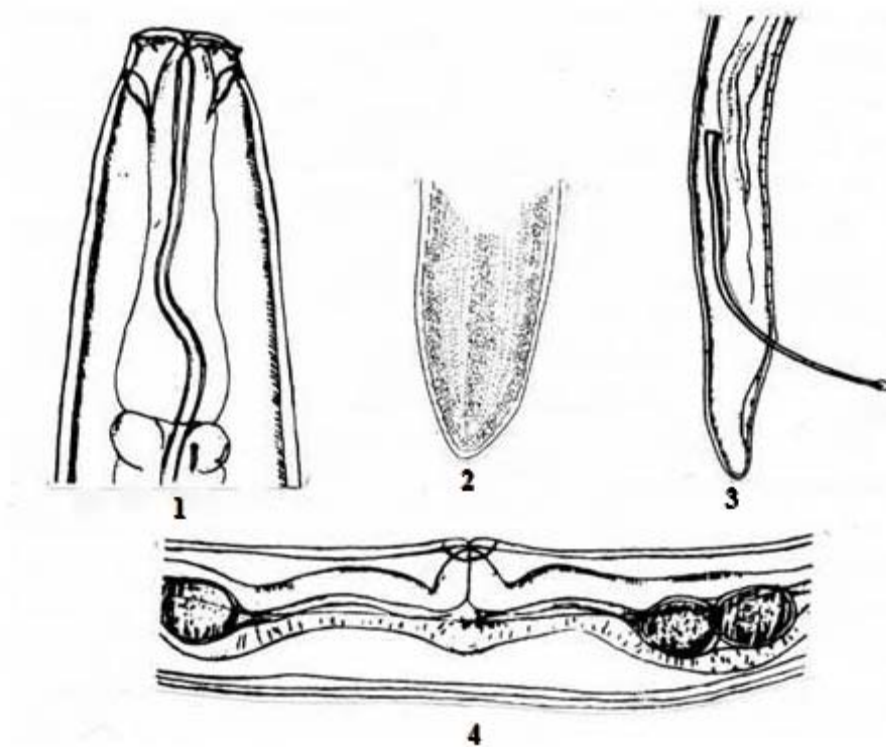


Рис. 5.39. *Psammomermis korsakovi* Polog., 1941 (по Положенцеву, 1941):  
1 – головной конец тела; 2 – задний конец самки; 3 – задний конец тела самца; 4 – половая система самки.

*Диагноз рода:* Мермитиды крупных размеров с гомоцефальной и, обычно, слабо обособленной головой. Ротовое отверстие терминальное или слабо смещённое. Околоротовая воронка имеется. Ротовая трубка длинная, достигает дна околоротовой воронки. Дистальный конец пищевода не

выступает за пределы внутренней головной капсулы. Кутикула тонкая, без явно выраженного слоя перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, расположены они в один круг. Головные бугры очень мелкие. Амфиды средних размеров. При медиальном положении мермитиды амфиды в зависимости от размеров амфидального отверстия могут быть чашеобразными (широкое амфидальное отверстие), овальными (амфидальное отверстие меньше среднего диаметра амфид) и каплевидными (амфидальное отверстие в виде поры). Расположены амфиды и открываются ближе к шейной перетяжке. Вагина короткая, бочонковидная или тупоконическая. Щель вульвы прямая, но при сильно развитых губах вульвы может быть наклонённой и даже кривой. Спикулы парные, тонкие, суживающиеся к вершине. Длина спикул варьирует в широких пределах: от равной диаметру хвоста до превышающей его почти в 5 раз. Хвост несколько удлинённый (коэффициент 2), на конце округлый. Паразитические личинки с небольшим хвостовым терминусом.

*Хозяева:* личинки хрущей.

*История рода и анализ видов.* Род обоснован П.А. Положенцевым (1941) для мермитид *Ps. korsakovi* Pol. и *Ps. kulagini*, найденных и описанных им в качестве паразитов личинок майского хруща в Бузулукском бору (юго-восток европейской части России). В настоящее время к роду *Psammotermis* относится 15 видов. Из их числа А.К. Артюховским (1990) исключены *Ps. tiliae* Rubz., 1972 и *Ps. agrotinae* Rubz. et Pukh., 1980, описанные по личинкам и отнесенные этим автором к видам с неясным систематическим положением. В известной степени род *Psammotermis* приобрёл статус сборного, т.к. объединяет виды с короткими и длинными спикулами, прямой и кривой щелью вульвы, разнообразными по величине и форме амфидами и т.д. Характер описания и схематические рисунки новых видов, выполненные И.А. Рубцовым и Г.В. Ипатьевой, не дают возможности без знакомства с голотипами видов определить их истинное систематическое положение. Поэтому мы видовой состав рода временно сохраняем в объёме, представленном А.К. Артюховским (1990), с включением в него вида *Tokobaevimermis issykkulensis* Gaf. et all., 1990.

## Определительная таблица видов *Psammomermis*

(по А.К. Артюховскому, 1990)

(рис. 5.39; 5.40; 5.41; 5.42; 5.43).

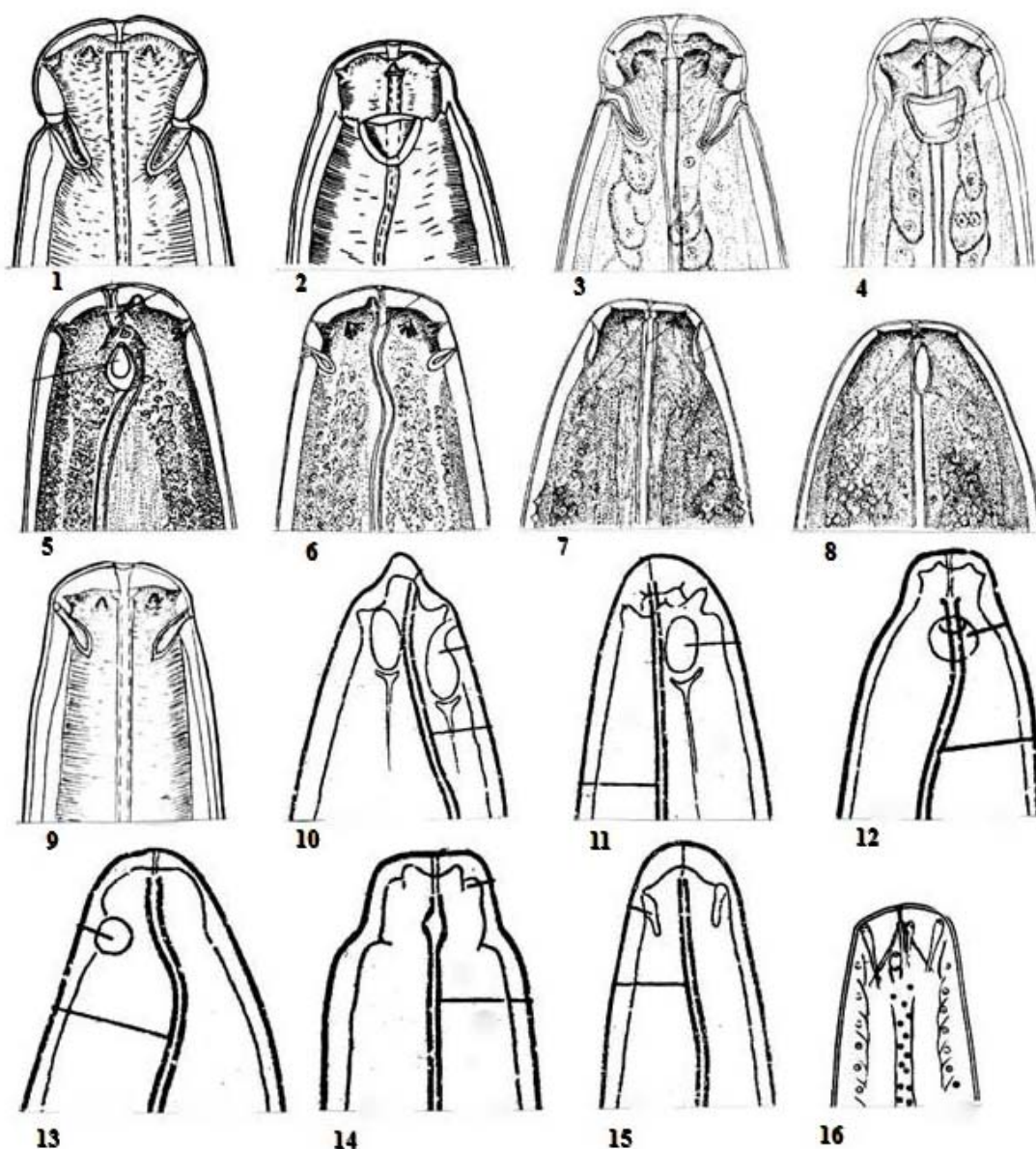


Рис. 5.40. Головные концы видов рода *Psammomermis*:

1, 2 – *Ps. alechini* Art. et Khar., 1965; 3, 4 – *Ps. pologenzevi* Popov, 1978; 5, 6 – *Ps. communis* Popov, 1978; 7, 8 – *Ps. ipatjevi* Popov, 1978; 9 – *Ps. kulagini* Polog., 1941 (ориг.); 10, 11 – *Ps. acricephala* Ipat. et Pim., 1985; 12 – *Ps. oesophaga* Art. et Lis., 1977 (по Ипатьевой, Пименовой, 1985); 13 – *Ps. parvula* Rubz., 1976 (по Ипатьевой, Пименовой, 1985); 14 – *Ps. montana* Ipat. et Pim., 1985; 15 – *Ps. guffeldi* Ipat. et Pim., 1985; 16 – *Ps. byssina* Rubz., 1976.



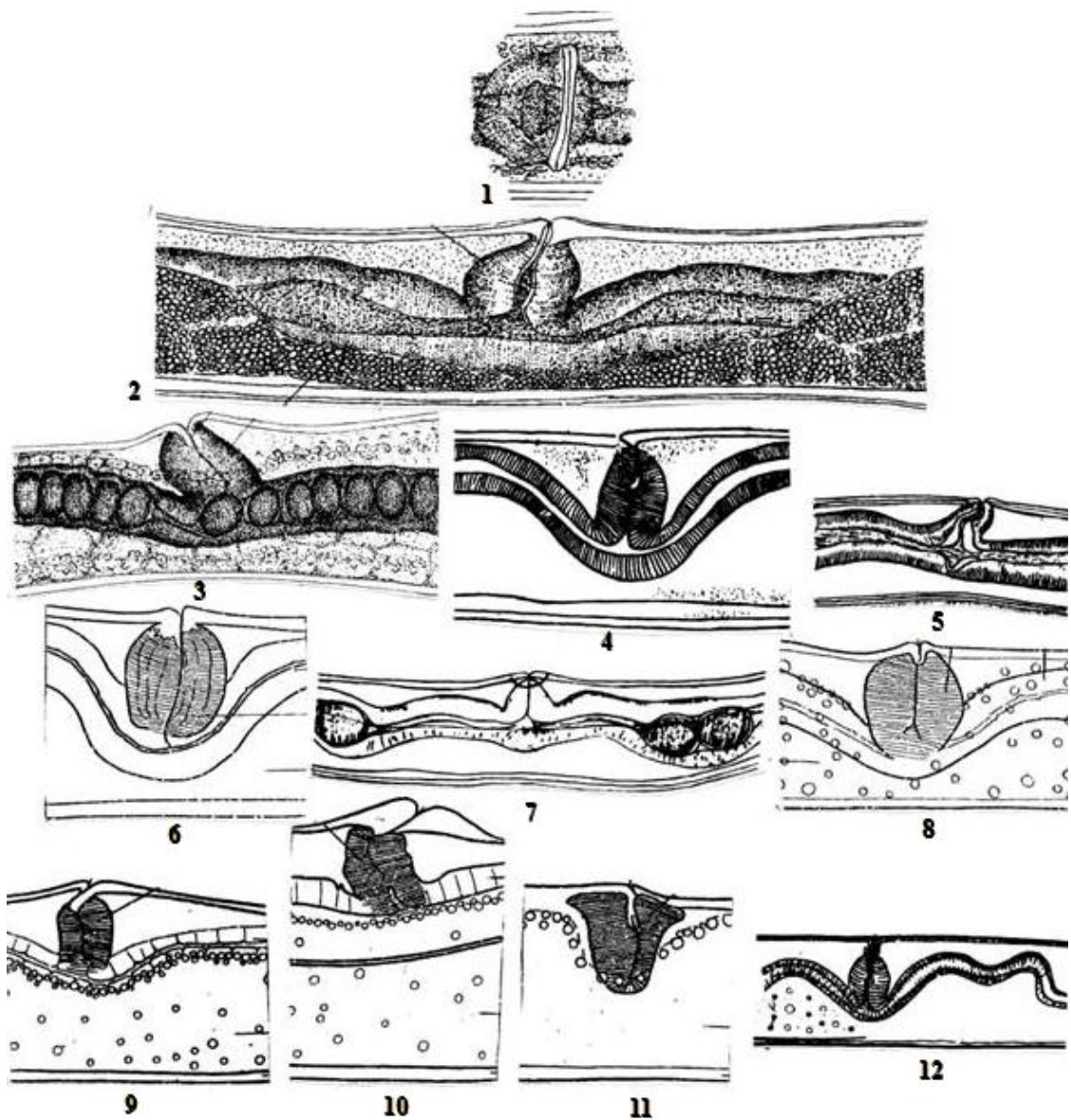


Рис. 5.41. Строение органов половой системы самок рода *Psammomermis*:  
 1, 2 – *Ps. communis* Попов, 1978; 3 – *Ps. ipatjevae* Попов, 1978; 4 – *Ps. kulagini* Pol., 1941 (по Ипатьевой, Пименовой, 1985); 5 – *Ps. alechini* Art. et Khar., 1965; 6 – *Ps. acricephala* Ipat. et Pim., 1985; 7 – *Ps. korsakovi* Pol., 1941 (по Артюховскому, 1990); 8 – *Ps. guffeldi* Ipat. et Pim., 1985; 9 – *Ps. montana* Ipat. et Pim., 1985; 10 – *Ps. oesophaga* Art. et Lis., 1977 (по Ипатьевой, Пименовой, 1985); 11 – *Ps. parvula* Rubz., 1976 (по Ипатьевой, Пименовой, 1985); 12 – *Ps. byssina* Rubz., 1976.

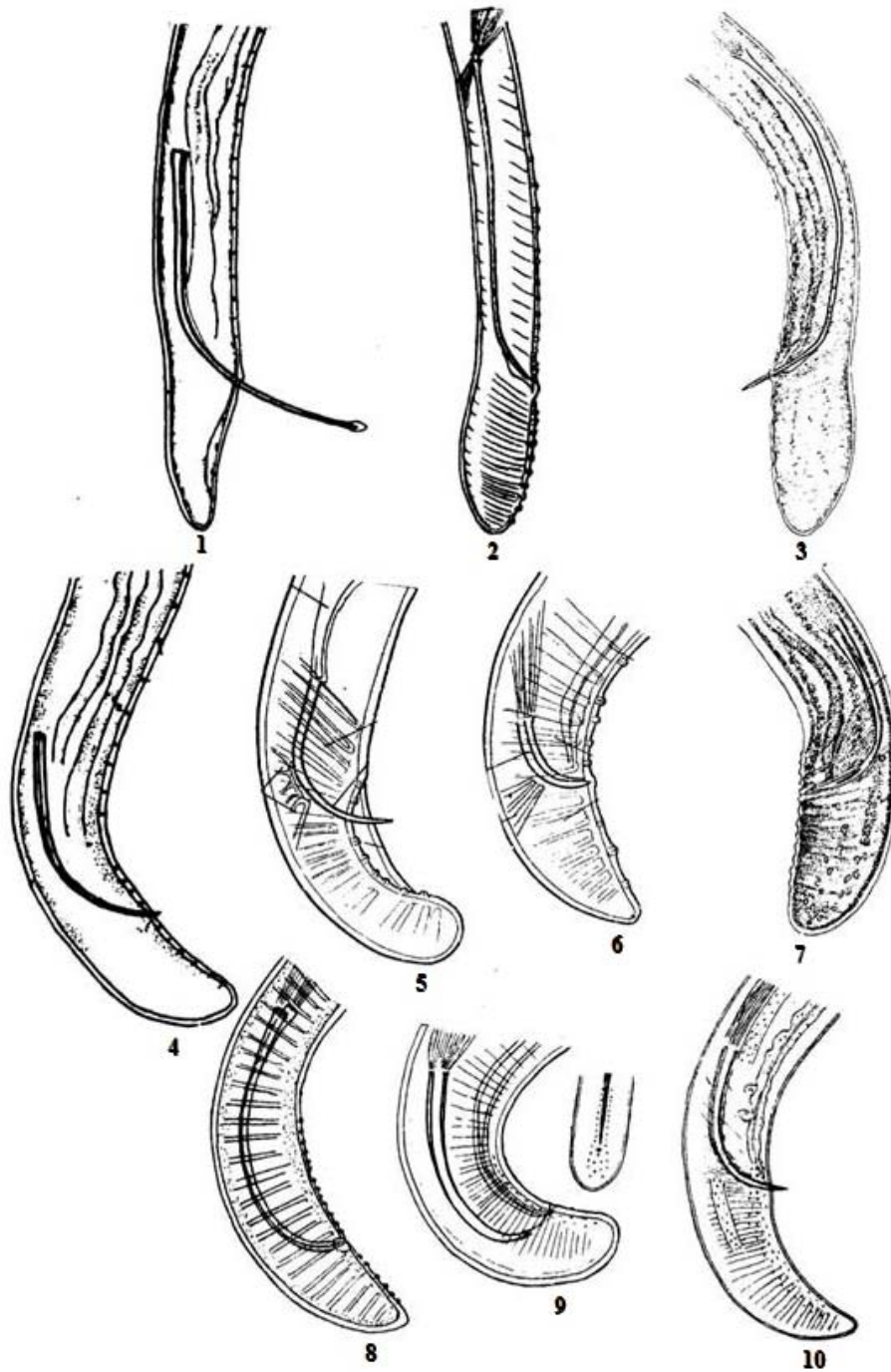


Рис. 5.42. Хвостовые концы самцов видов рода *Psammomermis*:

1 – *Ps. korsakovi* Pol., 1941; 2 – *Ps. alechini* Art. et Khar., 1965; 3 – *Ps. pologenzevi* Popov, 1978; 4 – *Ps. kulagini* Pol., 1941; 5 – *Ps. montana* Ipat. et Pim., 1985; 6 – *Ps. guffeldi* Ipat. et Pim., 1985; 7 – *Ps. communis* Popov, 1978; 8 – *Ps. oesophaga* Art. et Lis., 1977; 9 – *Ps. parvula* Rubz., 1976; 10 – *Ps. byssina* Rubz., 1976.

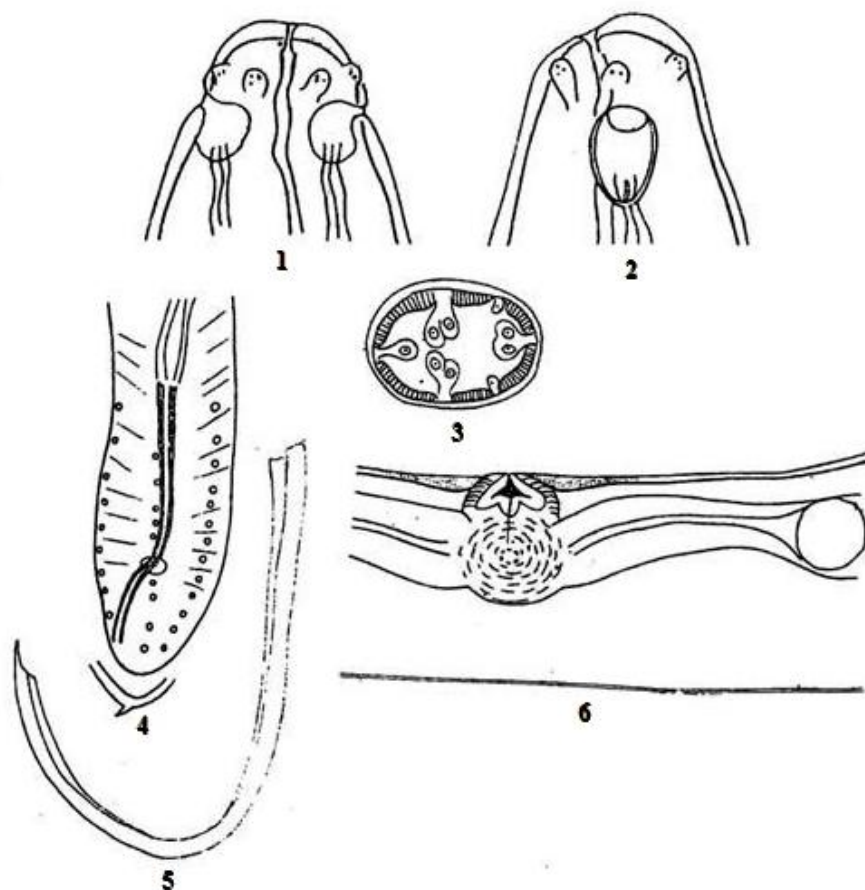


Рис. 5.43. *Psammomermis issykkulensis* (По: Gaf. et all, 1989):

1, 2 – передний конец тела; 3 – поперечный срез тела; 4, 5 – половая система самца; 6 – половая система самки.

- 1(6) Экскреторная пора имеется.  
 2(3) Хвост короткий, его длина и диаметр основания равны. Спикула длиной 0,567 мм.

***Ps. busuluk Pologenzey, 1952.***

***Россия.***

- 3(2) Хвост удлинённый ( $d = 1,5 - 2,0$ ). Размеры спикул иные.  
 4(5) Вульва прямая. Спикулы длиной 0,31 – 0,47 мм, спикулярный чехлик имеется.

***Ps. korsakovi Pologenzey, 1941.***

***Россия.***

- 5(4) Вульва наклонная. Спикула длиной 0,217 – 0,249 мм.  
Спикулярный чехлик отсутствует.

***Ps. kulagini Pologenzev, 1941.***

***Россия.***

- 6(1) Экскреторная пора отсутствует.

- 7(12) Рот смещён вентрально.

- 8(9) головной апикальный бугор сильно развит.

***Ps. acricephalata Ipatjeva et Pimenova, 1985.***

***Сyn.: Ps. issykkulensis Gaf. et all., 1989.***

***Россия (Горный Алтай).***

- 9(8) Головной апикальный бугор отсутствует, голова округлая.

- 10(11) Хвост короткий ( $d = 0,8 - 1,0$ ). Спикула длиной 0,150 мм, вагина с расширенной головкой.

***Ps. parvula Rubzov, 1976.***

***Монголия.***

- 11(10) Хвост удлинённый ( $d = 1,5 - 2,0$ ). Вагина короткая. Спикула длиной 0,240 мм.

***Ps. communis Popov, 1978.***

***Россия (Воронежская обл.).***

- 12(7) Рот терминальный.

- 13(14) Наружный край головы прямой.

***Ps. ipatjevae Popov, 1978.***

***Россия (Воронежская обл.).***

- 14(13) Наружный край головы выпуклый.

- 15(18) Амфиды чашеобразные (при латеральном положении мермитиды).

- 16(17) Амфиды конусо-чашеобразные. Спикулы длиной 0,37 – 0,38 мм.

***Ps. alechini Artyukhovsky et Khartschenko, 1965.***

***Хозяин: личинки западного майского хруща Melolontha melolontha L.***

***Россия (Курская обл.).***

- 17(16) Амфиды округло-чашеобразные. Спиккулы длиной 0,45 – 0,51 мм.  
*Ps. pologenzevi Popov, 1978.*  
*Россия (Воронежская обл.).*
- 18(15) Амфиды иной формы.
- 19(20) Хвост широко округлый. Вульва наклонная. Спиккулы длиной 0,16 – 0,17 мм.  
*Ps. montana Ipatjeva et Pimenova, 1985.*  
*Россия (Горный Алтай).*
- 20(19) Хвост тупоконический, не вздутый. Вульва прямая. Спиккулы иных размеров.
- 21(22) Спиккулы короткие, длиной 0,054 мм.  
*Ps. guffeldi Ipatjeva et Pimenova, 1985.*  
*Россия (Горный Алтай).*
- 22(21) Длина спиккул иная.
- 23(24) Хвост короткий (коэф. = 1). Спиккулы длиной 0,26 мм.  
*Ps. oesophaga Artyukhovsky et Lisikova, 1977.*  
*Узбекистан.*
- 24(23) Хвост удлинённый (коэф.= 2,0). Спиккулы длиной 0,08 – 0,10 мм.  
*Ps. byssina Rubzov, 1976.*  
*Монголия.*

19. Род *Eurytermis Müller, 1931* (рис. 5.44; 5.45).

*Синоним:* Romanomermis Coman, 1961; Reesimermis Tsai et Grundman, 1969.

*Типовой вид:* Eurytermis chrysopidis Müller, 1931.

По основным диагностическим признакам род Eurytermis очень близок к Romanomermis и Reesimermis (средние размеры тела; длинный пищевод; 8 гиподермальных валиков; 6 головных папилл, расположенных в один круг; небольшие по размерам бочонковидные амфиды, расположенные и открывающиеся ниже круга головных папилл; прямая короткая бочонковидная вагина с прямой вульварной щелью; небольшие или средних

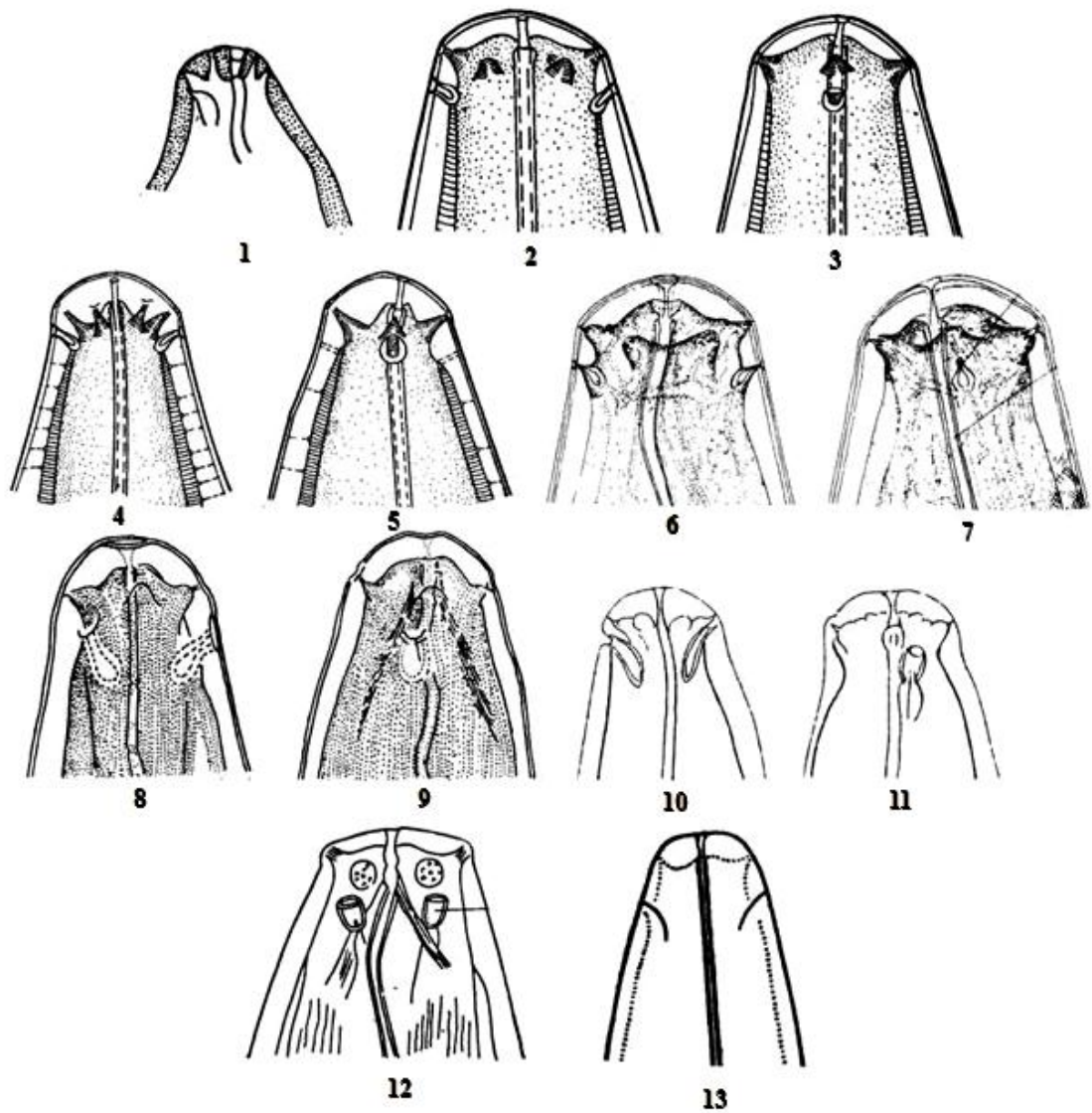


Рис. 5.44. Головные концы тела видов рода *Eurymermis*:

1 – *E. chrysopidis* Müller, 1931; 2, 3 – *E. krasnitskyi* Art. et Khar., 1971; 4, 5 – *E. tuberculata* Art. et Khar., 1971; 6, 7 – *E. amphoroides* Popov, 1978; 8, 9 – *E. iyengari* Welch, 1964 (син. *Romanomermis iyengari* Welch, 1964); 10, 11 – *E. rubzovi* Khar., 1966 (син. *Romanomermis rubzovi* Khar., 1966); 12 – *E. cazanica* Bacescu, 1948 (син. *Romanomermis cazanica* Bacescu, 1948); 13 – *E. nielseni* Tsai et Grundm., 1969 (син. *Reesimermis nielseni* Tsai et Grundm., 1969).

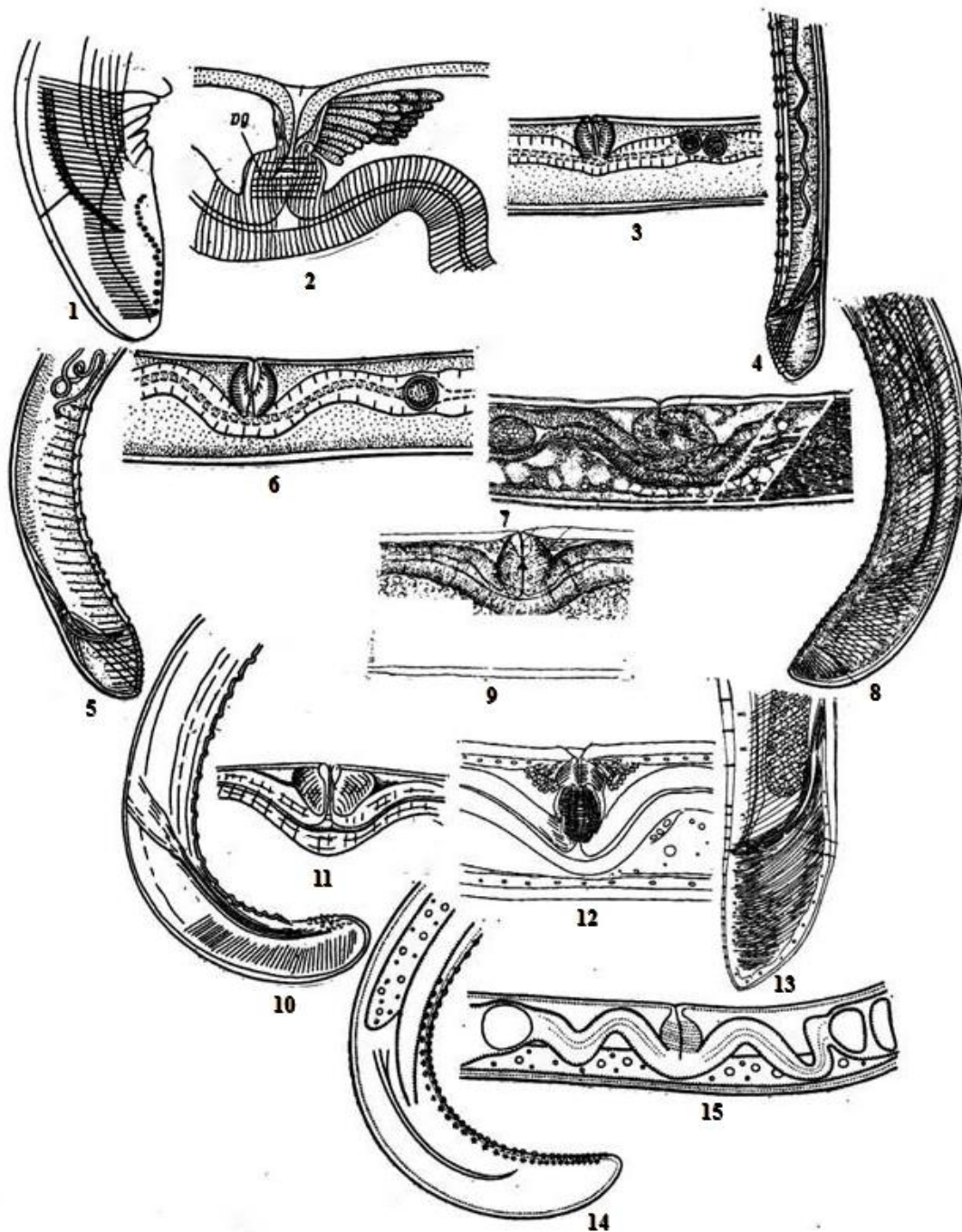


Рис. 5.45. Половая система видов рода *Eurymermis*:

1, 2 – *E. chrysopidis*; 3, 4 – *E. krasnitskyi*; 5, 6 – *E. tuberculata*; 7, 8 – *E. iyengari*;  
 9 – *E. amphoroides*; 10, 11 – *E. cazanica*; 12, 13 – *E. rubzovi*; 14, 15 – *E. nielsenii*.

размеров слабо изогнутые с заострёнными дистальными концами спикулы и т.д.). Основным отличием между рассматриваемыми родами является длина спикул, которая даже в рамках каждого из них сильно варьирует. А.К. Артюховский (1990) числит роды *Eurymermis*, *Romanomermis* и *Reesimermis* в составе единого подсемейства *Eurymermithinae* Rubzov, 1978. В результате этого многие авторы постоянно переводят некоторые виды из одного рода в другой, те же, в свою очередь, неоднократно объявляются несостоятельными с последующим восстановлением их статуса. В пределах каждого из этих родов описано большое количество видов, отличительные признаки которых достаточно расплывчаты, что затрудняет включение многих из них в определительные таблицы.

*Род* *Reesimermis* Tsai et Grundman, 1969, син. *Romanomermis* Coman, 1961.

*Типовой вид*: *Rees. nielseni* Tsai et Grundman, 1969.

*Другие виды*: *R. chapmani* Chapman, Pant, Mathis, Nelson, Phantomachinda, 1972; *R. culicis* (stiles) Welch, 1960.

*Род* *Romanomermis* Coman, 1961, син. *Eurymermis* Müller, 1931.

*Типовой вид*: *Rom. cazanica* bacescu, 1948.

*Другие виды*: *R. iyengari* Welch, 1964; *R. komi* Rubzov, 1972; *R. muspratti* Obiamive et Macdonald, 1973; *R. trogloditis* Poinar et Sanders, 1974; *R. culicivorax* Ross et Smith, 1976; *R. hermaphrodita* Ross et Smith, 1976; *R. kiktoreak* Ross et Smith, 1976; *R. kommunensis* Galloway et Brust, 1977; *R. jindeensis* Vang, Chen, 1983; *R. sichuanensis* Peng, Song, Liu, 1984; *R. jianensis* Zhang, 1986; *R. chenzhouensis* Fu et Lin, 1987.

*Род* *Eurymermis* Müller, 1931.

*Синоним* *Eumermis* daday, 1911 (part.).

*Типовой вид*: *E. chrysopidis* Müller, 1931.

*Другие виды*: *E. rubzovi* Khartschenko, 1966; *E. elongata* Rubzov, 1969; *E. krasnitsky* Artyukhovsky et Khartschenko, 1971; *E. tuberculata* Artyukhovsky et Khartschenko, 1971; *E. isolateralis* Rubzov, 1972; *E. intermedia* Rubzov, 1973; *E. ventricosa* Rubzov, 1973; *E. habermanii* Rubzov, 1973; *E. polycentrus* Rubzov, 1973; *E. boschkoii* Rubzov, 1976; *E. amphoroides* Popov, 1978; *E. muticata* Rubzov, 1980; *E. pangodiensis* Rubzov, 1980; *E. arkhanhelsis* Rubzov, 1981.

В связи с изложенным, мы переводим все виды *Reesimermis* и *Romanomermis* в состав рода *Eurymermis*, а в определительную таблицу помещаем только типовые виды и виды с достаточно полными описаниями



половозрелых особей, сопровождающимися чёткими оригинальными рисунками, иллюстрирующими их дифференциальные диагнозы. К ним мы относим следующие 8 видов: *E. chrysopidis* Müller, 1931; *E. cazanica* Bacescu, 1948; *E. nielsenii* Tsai et Grundman, 1969; *E. krasnitskyi* Art. et Khar., 1971; *E. tuberculata* Art. et Khar., 1971; *E. amphoroides* Popov, 1978; *E. iyengari* Welch, 1964; *E. rubzovi* Khar., 1966.

Диагноз рода *Eurymermis* Müller, 1931 уточнён с учётом переведенных в него видов *Reesimermis* Tsai et Grundman, 1969 и *Romanomermis* Coman, 1961.

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров (15 – 30 мм). Ротовое отверстие терминальное или слегка сдвинуто вентрально. Пищевод длинный, простирается до конца хвоста. Стенки переднего края пищевода слегка утолщены. Кутикула с выраженной или не чётко выраженной перекрестной волокнистостью. Гиподермальных валиков 8. Головная капсула округлая с шейной перетяжкой. Головных папилл 6; обычно они небольших размеров, имеют форму конусов с закруглённой вершиной; расположены в один круг. Амфиды мелких размеров, бочонкообразные. Амфидальное отверстие меньше среднего диаметра самих амфидов. Расположены амфиды ниже круга головных папилл, ближе к шейной перетяжке, что указывает на связь половозрелых особей с водной средой или переувлажнённой почвой. Вагина короткая, прямая, бочонкообразной формы. Вульварная щель прямая; губы вульвы слабо выражены. Ветви матки цилиндрические, имеют волнообразную изогнутость, вагина, как бы, утопает между двух первых колен ветвей матки. Яйцеводы короткие. Спикулы парные, параллельные, слегка изогнутые с заострённым дистальным концом. По длине спикулы равны диаметру тела у клоаки или превышают его, но не более, чем в три раза. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул; от вершины хвоста до клоаки они скорее рассеянные, т.е. не образуют чётких рядов. Хвост короткий ( $d = 1 - 1,3$ ), тупозакруглённый или куполообразный. Хвостовой придаток паразитической личинки удлинённый, что указывает на повышенную локомоторность инвазионных личинок, необходимую при активном способе заражения хозяев.

**Определительная таблица видов *Eurymermis* (рис. 5.44; 5.45).**

- 1(11) Амфиды бочонковидные.
- 2(15) Папилльные туберкулы конусовидные, вытянутые.

- 3(4) Пищеводный воротничок высокий. Длина спикул равна диаметру хвоста (коэф. 1,0).  
*E. tuberculata Art. et Khar., 1971.*  
*Хозяин: личинки слепней.*  
*Россия (Воронежская обл., пойма р. Хопёр).*
- 4(3) Пищеводный воротничок слабо выражен. Длина спикул несколько превышает диаметр хвоста (коэф. 1,4).  
*E. chrysopidis Müller, 1931.*  
*Хозяин: личинки златоглазиков. Европа.*
- 5(2) Папиллярные туберкулы конусовидные, короткие, с тупо закруглённой вершиной.
- 6(7) Длина спикул равна диаметру хвоста (коэф. 1,0).  
*E. krasnitskyi Art. et Khar., 1971.*  
*Хозяин: личинки слепней. Россия (ЦЧР).*
- 7(8) Длина спикул существенно превосходит диаметр хвоста (коэф. 3,0). Вагина широкая, с искривлённым каналом вульвы.  
*E. jüengari Welch, 1964.*  
*Хозяин: личинки комаров. Северная Америка, Канада.*
- 8(9) Длина спикул лишь незначительно превышает диаметр хвоста (коэф. 1,25). Вагина вытянутая, бочонкообразная.  
*E. rubzovi Khartschenko, 1966.*  
*Хозяин: личинки слепней.*  
*Россия (Воронежская обл.), Украина (Днепропетровская обл.).*
- 9(10) Длина спикул в 2 раза превышает диаметр хвоста (коэф. 2,0). Вагина грушевидная с расширенной головкой.  
*E. sazanica Bacescu, 1948.*  
*Хозяин: Corophium sp.*  
*Румыния (бенгос р. Дунай).*

- 10(11) Длина спикул в 3 раза превышает диаметр хвоста (коэф. 3,0).  
Вагина бочонкообразная с зауженной вершиной (головкой).

*E. nielseni Tsai et Grundman, 1969.*

*Хозяин: личинки комаров. США.*

- 11(1) Амфиды каплевидные.

*E. amphoroides Popov, 1978.*

*Хозяин: не известен.*

*Россия (ЦЧР, пойма р. Хопёр),*

*Украина (Днепропетровская обл., ольховые леса).*

20. Род *Culicimermis Rubzov et Issajeva, 1975* (рис. 5.46).

*Типовой вид* – *Culicimermis schachovii Rubzov et Issajeva, 1975.*

*Распространение* – Украина.

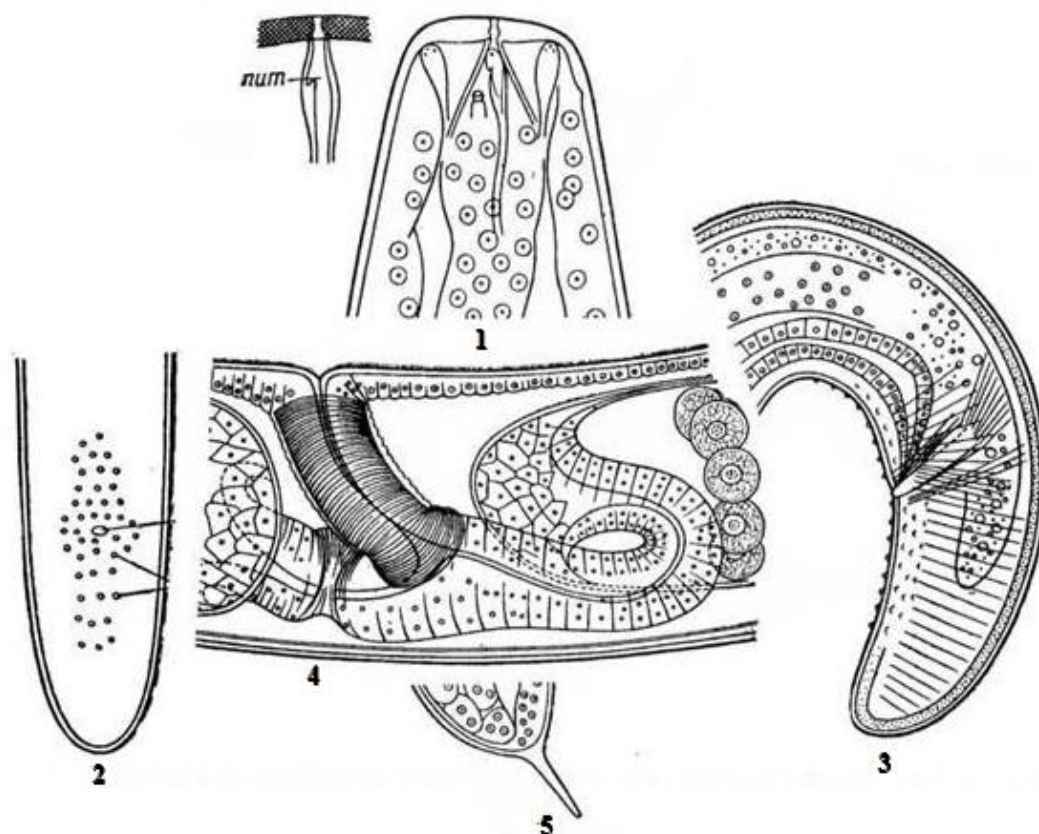


Рис. 5.46. *Culicimermis schachovii* (по Rubz. et Iss., 1975):

- 1 – передний конец тела; 2, 3 – половая система самца; 4 – половая система самки; 5 – хвостовой конец постпаразитической личинки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (10 – 15 мм). Форма головы прямо срезанная. Рот конечный. Передний конец пищевода расширен, достигает кутикулы. Длина пищевода составляет  $\frac{1}{5}$  общей длины тела. Гиподермальных валиков 8. Кутикула тонкая, без видимой волокнистости. Головных папилл 6. Амфиды очень маленькие, почти поровидные, находятся позади и чуть дорсальнее латеральных папилл. Вагина цилиндрическая, прямая, короткая. Щель вульвы прямая. Крылья матки неравномерно расширенные. Спиккулы парные, короткие (менее диаметра тела на уровне клоаки) и отдельные, прямые (клинообразные). Головные папиллы беспорядочными рядами сконцентрированы вокруг клоаки и простираются чуть выше корней спиккул. Хвостовой конец тела тупозакруглённый. Постпаразитическая личинка на заднем конце тела имеет прямой, приострѐнный придаток.

*Хозяева* – Culicidae.

Род наиболее близок к *Diximermis*, от которого отличается очень мелкими (поровидными) амфидами и короткой S-образной вагиной, резко расширяющейся к своей вершине.

Кроме типового, род включает ещё два вида: *S. cozii* Poinar, 1977 и *S. giouchi* Doucet, Laimond et Vain, 1979. Их родовая принадлежность требует уточнений.

## 21. Род *Octomyomermis* Johnson, 1963.

*Син.* *Bathymermis* Daday, 1911 (part.); *Amphibiomermis* Artyukhovsky, 1969 (part.).

*Типовой вид:* *Octomyomermis itascensis* Johnson, 1963 (рис. 5.47).

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров (20 – 40 мм). Передний конец тела кровлевидный. Ротовое отверстие терминальное, круглое, с плавным переходом в короткую ротовую трубку. Пищевод с утолщением дистального конца (стомы), не доходит до середины тела, на всѐм протяжении имеет капиллярные отверстия, заканчивается слепо (заросший). Вокруг пищевода хорошо просматриваются рыхлые клетки стихосомы. Кутикула без слоя перекрещивающихся волокон, с некоторым утолщением у нервного кольца и на середине тела. Гиподермальных валиков 8. Головных папилл (туберкул) 6, по форме они конусовидные, с тупо закруглёнными вершинами, расположены в один круг. Поверхность кутикулы повторяет

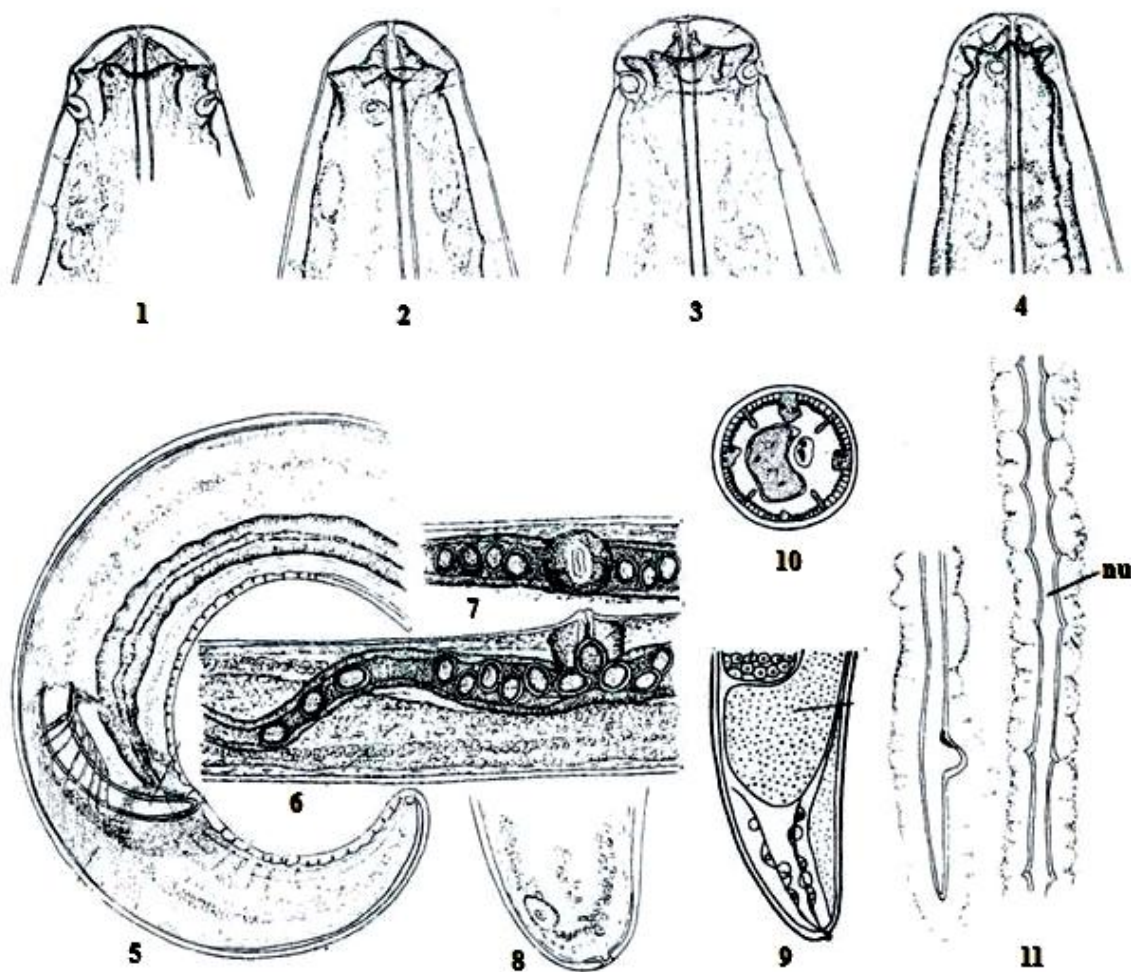


Рис. 5.47. *Octomyermis itascensis* John., 1963 (ориг.):

1, 2 – головной конец самки; 3, 4 – головной конец самца; 5 – половая система самца; 6, 7 – половая система самки; 8, 9 – хвостовой конец тела самки (по Johnson, 1963); 10 – поперечный срез тела (по Johnson, 1963); 11 – пищевод.

форму туберкул у их вершины. В латерально-медиальной плоскости находятся две приротовые туберкулы (папиллы). Позади круга головных папилл наблюдаются редкие протоки, достигающие до поверхности кутикулы. Амфиды мелких размеров, шарообразные, с отверстиями, равными плоскости карманов или несколько меньше их, т.е. широко открытые. Стенки амфид толстые (особенно у самок). Лежат амфиды не строго в латеральной плоскости, а несколько смещены; располагаются непосредственно под кругом головных папилл (у их основания). Вагина прямая, короткая, бочонкообразная. Ветви матки широкие, длинные. Яйцеводы явственные. Щель вульвы прямая, поперечная. Губы вульвы выраженные. Спикулы

парные, короткие (коэф. 1,25), широко саблевидные, дистальные концы их несколько сужены. Большую часть спикул охватывает широко выраженная мышечная муфта. Половые папиллы простираются значительно выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый ( $d = 1,7 - 1,9$ ), загнут на брюшную сторону (особенно у самцов). На вершине хвоста половозрелых особей имеется папиллярный отросток. Паразитические личинки имеют маленький закруглённый терминус, следы которого сохраняются на вершине хвоста половозрелых особей под кутикулой.

*Хозяева*: личинки, куколки и имаго хирономид.

*Распространение*: США (шт. Миннесота, озеро Итаска), Россия (ЦЧР, пойменные озёра и пруды оросительных систем).

Наиболее близок к роду *Pseudomermis*, от которого отличается несколько большими размерами тела; наличием 6 головных папилл (против 4-х у *Pseudomermis*) и несколько удлинённым хвостом.

*История рода и анализ видов*. Типовой вид описан из США в озёрных экосистемах. В России (Центральное Черноземье) также встречается в пойменных озёрах и в прудах оросительных систем.

Другие виды рода: *O. polycentrus* Rubz., 1973; *O. kralli* Rubz., 1973; *O. longissima* Rubz., 1973; *O. macrocapitis* Rubz., 1973; *O. troglodytis* Poinar et Sanders, 1974; *O. miassi* Art. et Kiselev, 1975; *O. excaudate* Rubzov, 1977; *O. minutiovis* Rubz., 1977; *O. daublensis* Rubz., 1980; *O. minuta* Rubz., 1980; *O. tchaunensis* Wosylite et Kontrimavitschus, 1981. Перечисленные виды в большинстве своем описаны по личинкам, часто по экземплярам одного пола, или дифференциальные диагнозы неубедительны. Примером может служить вид *O. miassi* Artyukhovski et Kiselev, 1975, который отличается от типового рода «... более длинным хвостом». Необходима тщательная ревизия видов данного рода, имеющих достаточно широкое географическое распространение.

## 22. Род *Bathymermis* Daday, 1911 (рис. 5.48).

*Суп.* *Lugamermis* Rubzov, 1978.

*Типовой вид*: *B. fuhrmanni* Daday, 1911.

*Диагноз рода*. Мермитиды мелкие и средних размеров (8 – 36 мм). Цвет тела (трофозомы) от белого до коричневого. Передний конец тела округлый или треугольно закруглённый. Рот конечный. Воротничок слабо выражен. Пищевод простирается до  $\frac{1}{3}$  длины тела. Кутикула относительно толстая,

отчётливо трёхслойная, средний слой с перекрещивающимися волокнами. Головных папилл 6, имеют вид тупо закруглённых конусов с широким основанием. Гиподермальных валиков 6. Амфиды мелких размеров, имеют форму несколько вытянутых овалов (яйцевидные или бочонковидные); амфидальное отверстие небольшое, округлое (до поровидного). Расположены амфиды чуть позади латеральных папилл.

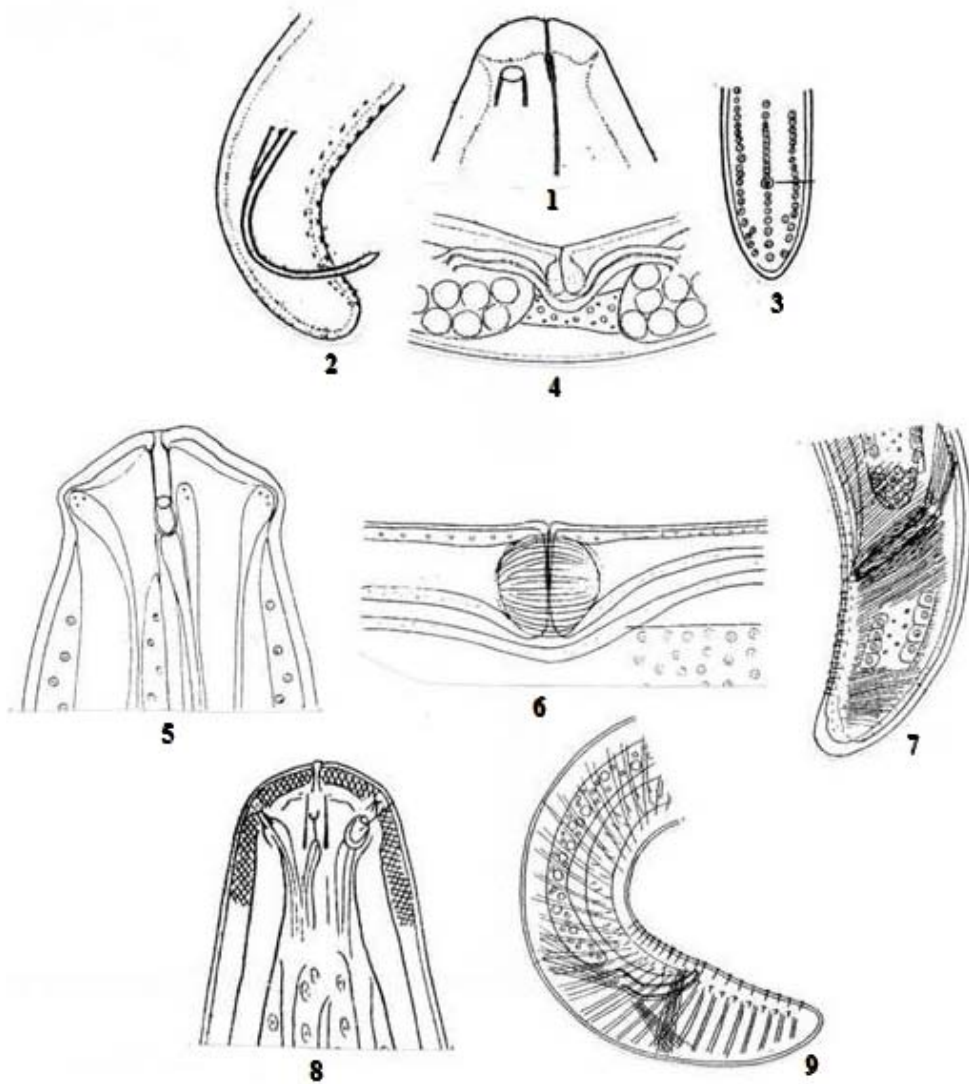


Рис. 5.48. Виды рода *Bathymermis* Dad., 1911:

1 – 4 – *B. fuhrmani* Dad., 1911 (по Nickle, 1972); 5 – 7 – *B. longissima* Rubzov, 1973; 8, 9 – *B. brevicauda* Rubzov, 1974.

Вагина короткая, бочонковидная, щель вульвы прямая. Крылья матки узкие, извилистые. Спикул 2; по форме прямые, дуговидно изогнутые или крючковидные. Длина спикул примерно равна диаметру основания хвоста, но у типового вида они относительно длиннее. Половые папиллы

простираются до уровня корней спикул (незначительно выше) и представлены тремя более или менее чёткими рядами. Хвост короткий, его диаметр и длина примерно равны; по форме – тупозакруглённый. Хвостовой терминус (придаток) постпаразитических личинок короткий, шиповидный.

Развитие видов рода связано с водной средой. Хозяева остаются не известными (предположительно личинки хирономид).

Род *Bathymermis* наиболее близок к родам *Simulimermis* и *Orthomermis*. Их объединяют средние размеры тела; терминальное расположение рта; количество головных папилл; протяженность пищевода; тип вагины и положение вульварной щели; количество спикул, их размеры и форма; форма и длина хвоста. От рода *Simulimermis* отличается толщиной кутикулы и наличием слоя перекрещивающихся волокон, более высоким расположением амфид; меньшей протяженностью половых папилл. Род *Orthomermis*, помимо названных признаков, отличается от двух предыдущих ещё и большим (8) количеством гиподермальных валиков.

*История рода и анализ видов.* Род обоснован Дейди в 1911 году. Недостаточно полное описание и некачественные (выражено схематические) рисунки типового вида привели к неоднократным его переописаниям (Steiner, 1919; Nickle, 1972), которые не согласуются. Отличия прежде всего касаются размеров и формы амфидов: на рисунке Штейнера (1919) они очень крупные, тогда как у Никля (1972) они существенно мельче. Это принципиальное различие требует новых уточнений. Мы склоняемся к варианту рисунков, представленных Никлем (1972).

В составе рассматриваемого рода И.А.Рубцов (1978) числит 10 видов; А.К.Гафуров (1997) – 5 видов: *B. brevicauda* Rubzov, 1972; *B. helvetica* Daday, 1911; *B. longissima* Rubz., 1973; *B. fuhrmanni* Daday, 1911. В определительную таблицу мы помещаем 3 из них: *B. fuhrmani* Dad., 1911 (по Nickle, 1972); *B. brevicauda* Rubz., 1974; *B. longissima*, Rubz., 1973.

#### **Определительная таблица видов рода *Bathymermis* (рис. 5.32):**

- 1(2) Голова кровлеобразная (треугольная). Спикулы короткие, прямые с закруглённым дистальным концом.

***B. longissima* Rubzov, 1973.**

***Хозяин не известен. Эстония (озеро Кавади).***



- 2(1) Голова закруглённая.  
 3(4) Спикулы короткие, дуговидно изогнутые, дистальный конец закруглённый.

***V. brevicauda* Rubz., 1974.**

*Хозяин не известен. Россия (Ленинградская обл., р. Луга).*

- 4(3) Спикулы иной формы.  
 5(4) Спикулы удлинённые ( $L = 2,3$  диаметра основания хвоста), крючковидно изогнутые, дистальный конец приострённый.

***V. fuhrmanni* Daday, 1911 (no Nickle, 1972).**

*Хозяин не известен. Швейцария (озеро Нейенбургское).*

23. Род *Heleidomermis* Rubzov, 1970.

*Типовой вид: Heleidomermis vivipara* Rubz., 1970 (рис. 5.49).

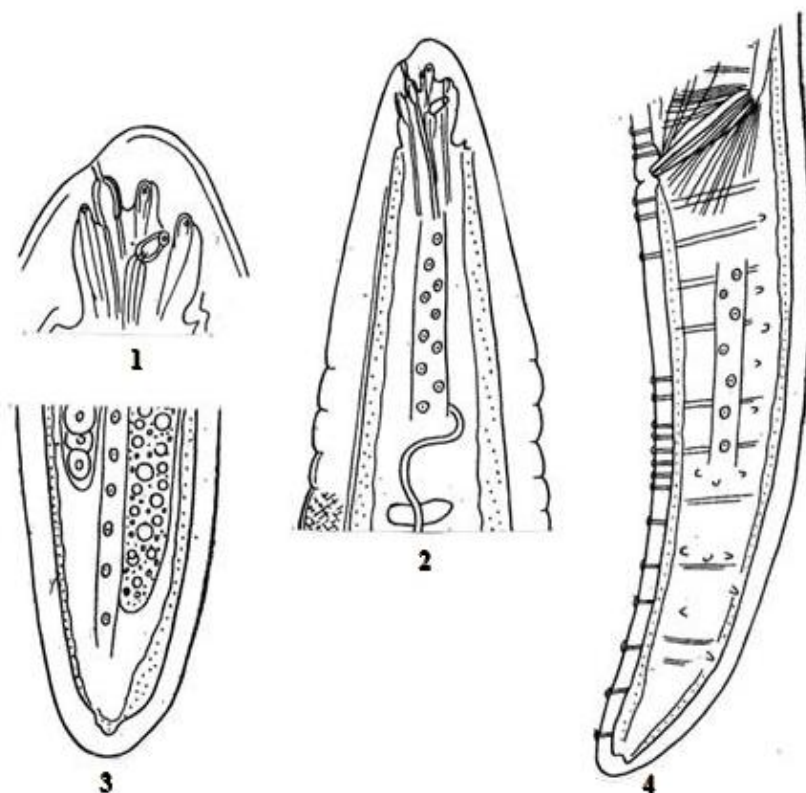


Рис. 5.49. *Heleidomermis vivipara* (по Rubz., 1970):

- 1, 2 – передний конец тела; 3 – задний конец самки; 4 – половая система самца.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелкие. Голова коническая, закруглена на вершине. Рот сдвинут на вентральную сторону. Кутикула с неясными перекрещивающимися волокнами. Гиподерсальных валиков 8; боковые имеют 2–3 ряда клеток, дорсальный и вентральный – 1-2 ряда. Пищевод очень длинный, почти достигает заднего конца тела. Головных папилл 6 и размещены они на разном уровне; по форме вытянутые пальцеобразные. Амфиды мелких размеров, овально-округлые, толстостенные, с поровидным отверстием, которое сдвинуто назад на половину их наибольшего диаметра. Вагина короткая, грушевидная. Ветви матки короткие. Спикулы парные, короткие, суженные к дистальному концу и корням, палочковидные. Половые папиллы простираются лишь незначительно выше анального отверстия; расположены они не только на вентральной стороне, но латерально и дорсолатерально. Хвост тупо-конический, сравнительно очень длинный (достигает 4-х диаметров его основания). Постпаразитические личинки хвостового придатка не имеют.

*Хозяин* – личинки мокрецов.

Наибольшее сходство род обнаруживает с *Capitormermis*, отличаясь от него более высоким расположением амфидов, длинным пищеводом и весьма своеобразным расположением половых папилл.

Кроме типового вида, обнаруженного в Карелии, в составе рода числится *H. ovipara* Rubzov, 1974 из Бурятии (Россия).

#### 24. Род *Capitormermis* Rubzov, 1968 (рис. 5.50).

*Типовой вид* – *Capitormermis crassiderma* Rubzov, 1968.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (4,6 – 7,8 мм). Окраска светло розовато-белая. Голова близка к шаровидной, с сильно утолщённой кутикулой (в 3-5 раз превосходит среднюю толщину кутикулы на остальной части тела). Рот конечный. Ротовая трубка удлинённая. Пищевод тонкий, не образует петли, оканчивается на середине (1/2) тела перед вагиной. Кутикула тонкая, без поперечной исчерченности. Гиподермальных валиков 8. Головных папилл 6, каждая с одной сенсиллой; расположены по правильному шестиугольнику, по форме лепестковидные, относительно крупные. Амфиды овальные, небольшие или средних размеров; амфидальное отверстие небольшое, округлое. Вагина короткая, прямая овально-бочонковидная; щель вульвы несколько наклонённая. Длина крыльев матки, яйцеводов и яичников варьирует у отдельных видов. Спикул 2, они короткие

по длине (не длиннее диаметра основания хвоста), слабо изогнутые с закруглённым дистальным концом. Половые папиллы редкие, простираются ниже уровня корней спикул. Хвост длинный, равен 4,7 диаметрам его основания, заострённый. Хвостовой придаток постпаразитических личинок заострённый и с широким основанием, нередко подвёрнут в сторону.

*Хозяева* – личинки хирономид.

*Распространение* – Европа, Азия, Сев. Америка.

Род наиболее близок с *Heleidomermis* Rubzov, 1970, от которого отличается формой переднего конца тела, термальным ротовым отверстием, более коротким пищеводом, заострённым хвостовым концом и редко расположенными половыми папиллами.

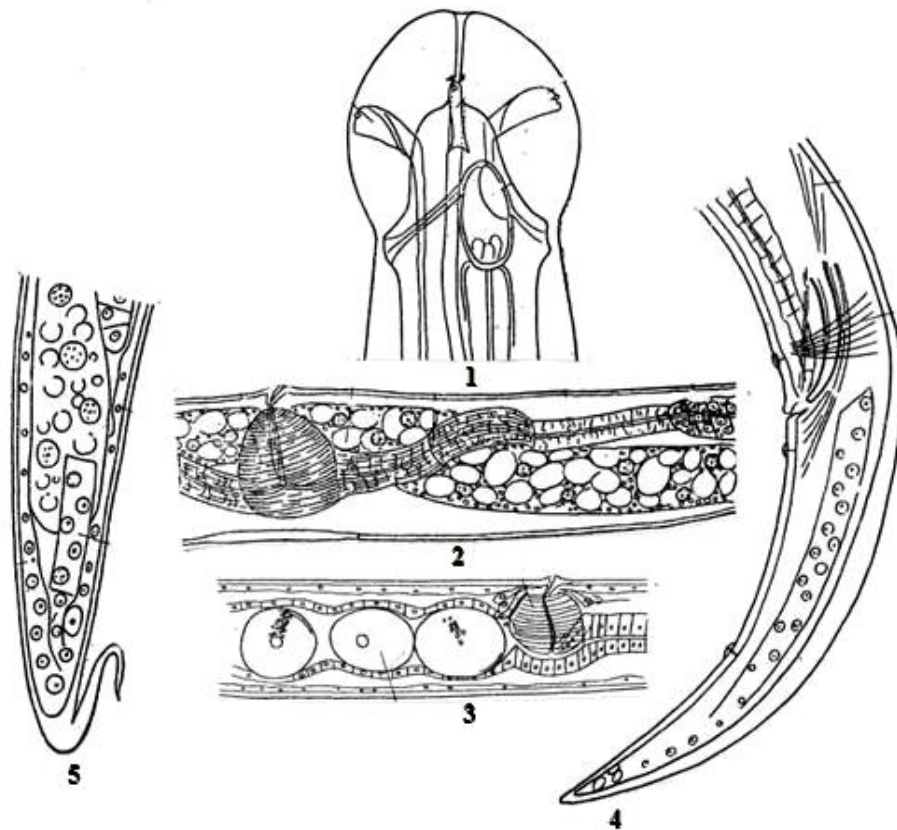


Рис. 5.50. *Capitomermis crassiderma* Rubz., 1968:

1 – передний конец тела; 2, 3 – половая система самки; 4 – половая система самца; 5 – задний конец постпаразитической личинки.

*История рода и анализ видов.* Обоснован И.А. Рубцовым в 1968 году. И.А. Рубцовым (1978) в составе рода числится 8 видов; А.К. Гафуровым (1997) – 9 видов: *C. crassiderma* Rubz., 1968; *C. asymetrica* Rubz., 1972; *C.*

*brevis* Rubz., 1972; *C. delicate* Rubz., 1972; *C. brevivariae* Rubz., 1972; *C. micropcos* Mulvey et Nickle, 1978; *C. petschorensis* Rubz., 1972; *C. solovkinae* Rubz., 1972; *C. variaderma* Rubz., 1972. Большая часть этих видов описана по единичным экземплярам самок, а в основу их дифференциальных диагнозов положены различия в длине крыльев матки, яйцеводов и яичников. Вариабильность этих показателей не изучена, более того, для мермитид характерны патологии половых органов (завернутость в одну сторону крыльев матки, наличие одного её крыла и т.д.) в зависимости от интенсивности заражения хозяев, их видовой принадлежности и т.п. Учитывая отмеченное, и при абсолютной идентичности строения других органов, видовая самостоятельность названных видов, с нашей точки зрения, остаётся сомнительной.

### 25. Род *Artyukhovskimermis* Popov, 1977.

*Типовой вид*: *Artyukhovskimermis khartschenkovi* Popov, 1977 (рис. 5.51).

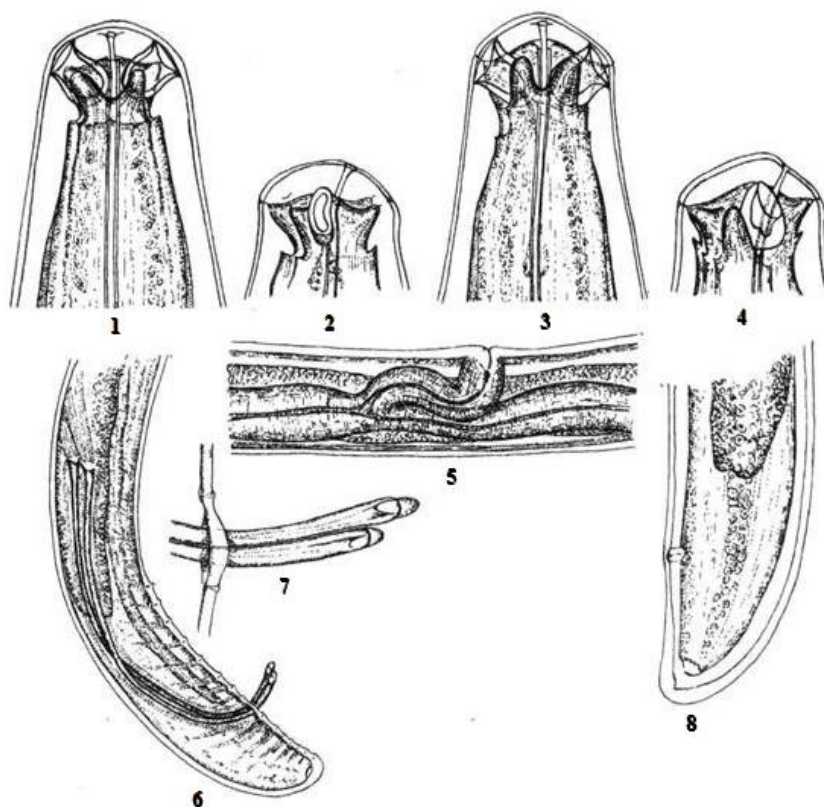


Рис. 5.51. *Artyukhovskimermis khartschenkovi* Popov, 1977:

1, 2 – головной конец тела самца; 3, 4 – головной конец тела самки; 5 – половая система самки; 6, 7 – половая система самца; 8 – хвостовой конец тела самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров (около 50,0 мм). Голова гомоцефальная. Форма головного конца тела тупо закруглённая. Рот несколько смещён вентрально. Ротовая трубка длинная, пищевод оканчивается около середины тела, его дистальный конец не выступает за пределы подкутикулярной части головы. Кутикула имеет хорошо выраженный слой перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, их форма пальцевидная с закруглённой вершиной и широким основанием, расположены в один круг. Амфиды крупные, бокаловидные с широким амфидальным отверстием, расположены и открываются в кругу головных папилл. Вагина S-образная, вытянутая, со слегка утолщённой головкой; щель вульвы прямая; в процессе откладки яиц изменяет своё положение от вытянутого до компактно сгруппированного. Ветви матки средних размеров, яйцеводы короткие. Спикулы парные, длинные (в 6 и более раз превышают диаметр тела на уровне клоаки); проявляют тенденцию к перекрещиванию и переплетению (в 2 витка) в средней части; дистальные концы спикул закруглённые или слегка приострённые с небольшим утолщением. Половые папиллы расположены в три ряда, далеко простирающихся вверх, но не выше уровня корней спикул. Хвост короткий (коэффициент 1,0), куполовидный.

*История рода и анализ видов.* Род обоснован В.В. Поповым (1977) для ряда видов (*A. khartschenko*, *A. longispicula*, *A. blinovae*) из луговых местообитаний. В состав рода А.К.Артюховским (1990) был переведен *Amphidomermis rivalis* Art. et Khar., 1971, а также в качестве нового описан *A. poliporosa* Art. et Lis., 1977. Последний выделяется от других видов терминальным положением ротового отверстия и количеством сенсилл в медиальных головных папиллах. В связи с тем, что смещение ротового отверстия вентрально хотя и устойчивое у остальных видов, но незначительное, а количество сенсилл в медиальных головных папиллах для других видов не указывается, мы ставим под сомнение самостоятельность *A. poliporosa* и в определительную таблицу вид не включаем. Вид *A. parakhartschenkovi* Ipatjeva, Pimenova, 1985 А.К.Артюховский (1990) оценивает как недостаточно описанный, что затрудняет окончательное определение его систематического положения.

*Хозяева:* травяные блошки, клопы.

## Определительная таблица видов *Artyukhovskimermis*

(рис. 5.51; 5.52; 5.53).

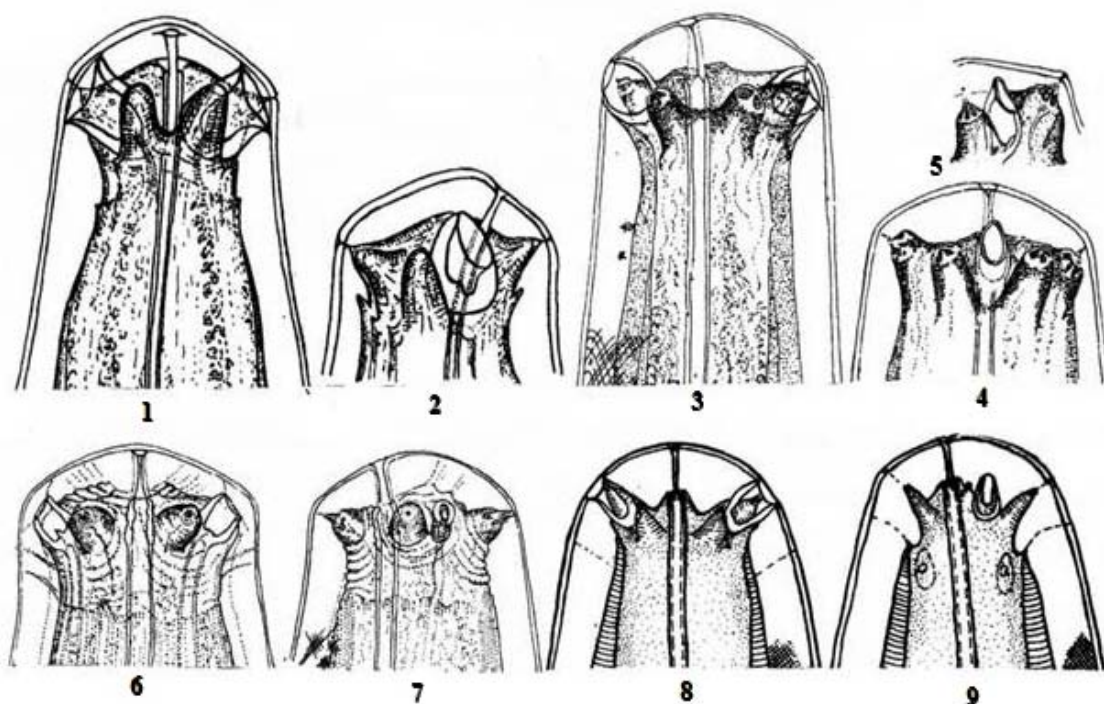


Рис. 5.52. Виды рода *Artyukhovskimermis*:

1, 2 – *A. khartschenkovi*; 3, 4, 5 – *A. blinovae*; 6, 7 – *A. longispicula*; 8, 9 – *A. rivalis*.

1(2) Головной апикальный бугор имеется. Охватывает плотно начало пищевода наподобие воротничка.

*A. rivalis* *Artyukhovsky et Khartschenko, 1971.*

**Синоним:** *Amphibiomeris rivalis* *Art. et Khar., 1971.*

**Россия (Воронежская обл.).**

2(1) Головной апикальный бугор не выражен.

3(6) Спикулы длиной более 1 мм.

4(5) Спикулы длиной 1,17 – 1,20 мм. Анус имеет запирающий кутикулярный наплыв. Амфидальное отверстие не превышает диаметр амфида на его середине. Вагина со слегка расширенной головкой.

*A. blinovae* *Porov, 1977.*

**Хозяин:** травянистые блошки пойменных лугов.

**Россия (Воронежская обл.).**

- 5(6) Спикулы длиной 1,45 – 1,50 мм, параллельные. Амфиды стаканообразные. Длина головных папилл почти равна диаметру их основания. Выражена складчатость тела головы у основания головных папилл.

*A. longispicula Popov, 1977.*

*Украина (Днепропетровская обл.).*

- 6(3) Спикулы длиной 0,50 – 0,52 мм. Головка вагины не утолщена. Амфиды крупные, с широким амфидальным отверстием (бокаловидные).

*A. khartschenkovi Popov, 1977.*

*Хозяин: различные виды клопов Pentatomidae и травянистых блошек Phyllotreta. Украина (Украинские Карпаты).*

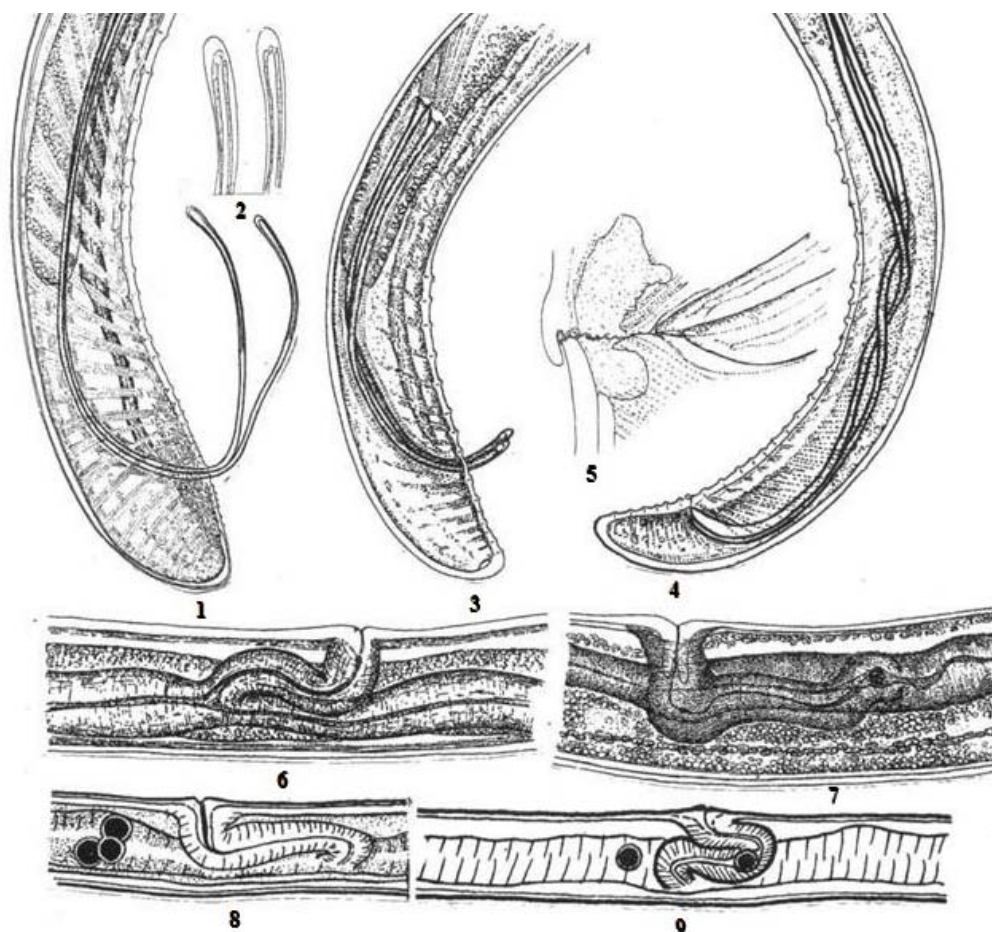


Рис. 5.53. Половая система видов *Artyukhovskimermis*:

- 1, 2 – *A. longispicula* (самец); 3 – *A. khartschenkovi* (самец); 4, 5 – *A. blinovae* (самец); 6 – *A. khartschenkovi* (самка); 7 – *A. blinovae* (самка); 8, 9 – *A. rivalis* (положение вагины самки в процессе откладки яиц).

26. Род *Amphimermis* Kaburaki et Imamura, 1932.

Синоним: *Complexomermis* filipjev, 1934.

Типовой вид: *A. zuimuschi* Kaburaki et Imamura, 1932 (рис. 5.54).

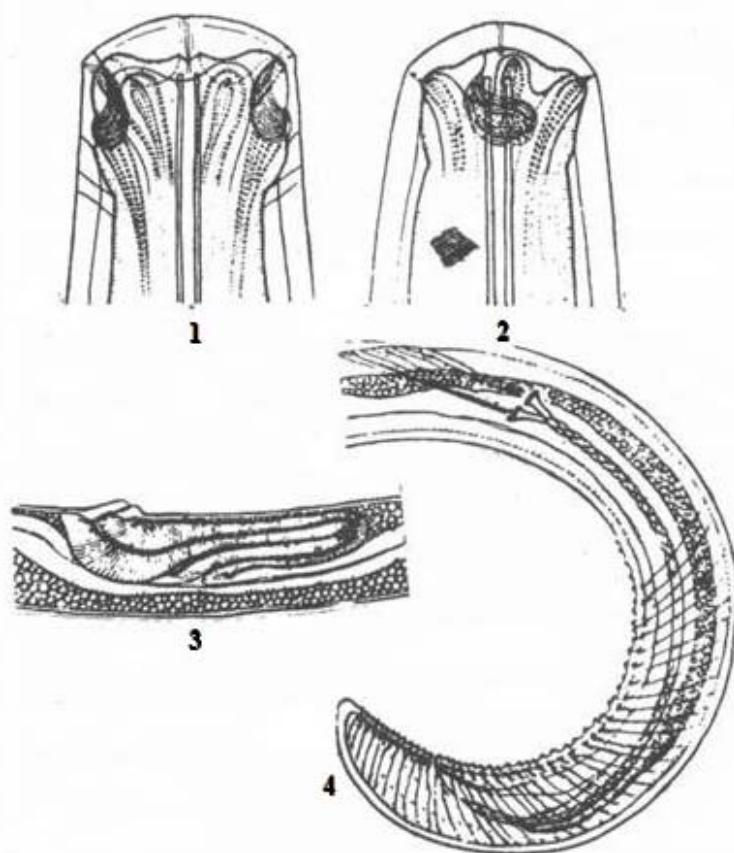


Рис. 5.54. *Amphimermis zuimuschi* Kaburaki et Imamura, 1932

( по Kab. et Imam., 1932):

1, 2 – головной конец тела; 3 – половая система самки; 4 – половая система самца.

*Диагноз рода.* Мермитиды крупных размеров (30 – 260 мм). Голова гомоцефальная. Ротовое отверстие терминальное. Ротовая трубка длинная; дистальный конец пищевода у половозрелых особей обычно выступает далеко за пределы внутренней головной капсулы. Слой перекрещивающихся волокон в кутикуле хорошо выражен. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6; чаще имеют вытянутую пальцевидную форму; расположены в один круг. Шейные сенсиллы имеются, у ряда видов хорошо выражены. Амфиды по величине от средних до крупных размеров. Преобладают 2 формы амфидов: бочонковидные (средних размеров) и вытянутые бутылковидные или колбовидные (крупных размеров). Амфидальное отверстие всегда меньше среднего диаметра самих амфидов. Для видов рода характерно



расположение амфидов непосредственно под кругом головных папилл. Открываются амфиды несколько ниже круга головных папилл. Вагина S-образная, трёхколенная, вытянутая, часто расширенная в передней части. Щель вульвы косая, её передняя губа развита сильнее. В связи с тем, что яйца у всех видов рода мелкие, положение вагины в процессе откладки яиц всегда более или менее стабильно. Диаметр ветвей матки уступает среднему диаметру вагины. Яйцеводы слабо дифференцированы. Спикулы парные, длинные, взаимно переплетённые на всём протяжении (за исключением небольшого участка на их середине. Их дистальный конец объединяет тонкая оболочка, оканчивающаяся приострением. Половые папиллы расположены, как обычно, в три ряда, нижняя половина среднего ряда сдвоенная. Простираются половые папиллы не выше середины длины спикул. Хвост относительно короткий, его длина превышает диаметр не более, чем в 2 раза; конец хвоста сужено закруглённый, под кутикулой имеет вагину с неровными краями. Паразитические личинки с шиповидным терминусом на конце хвоста.

*Хозяева:* гусеницы бабочек.

*История рода и анализ видов.* По результатам изучения мермитид, массово (до 76 %) паразитирующих в полости тела рисовой огнёвки (*Chilo simplex*, Япония), был обоснован новый род *Amphimermis* и вид *A. zuimuschi* Kaburaki et Imamura, 1932. Новый род характеризовался четырьмя головными и двумя ротовыми папиллами, терминальным ртом, длинной S-образной вагиной и двумя длинными, переплетёнными на всём протяжении спикулами. Авторы указывали на близость типового вида рода к *M. elegans* Nagm., 1912, что подтверждается даже манерой выполнения рисунков, перенятой у Хагмейера. И.Н.Филипьевым в 1934 году был обоснован новый род *Complexomermis* Fil., 1934 с типовым видом *M. elegans* Nagm., 1912 (рис. 5.55), который в отличие от *Amphimermis* имел 6 головных папилл, расположенных в один круг. В дальнейшем Г.Велч (Welch, 1963), переисследовав экземпляры *A. zuimuschi*, присланные из Японии, пришел к выводу об отсутствии у данного вида ротовых папилл. Таким образом Г.Велчем была доказана идентичность родов *Amphimermis* и *Complexomermis*.

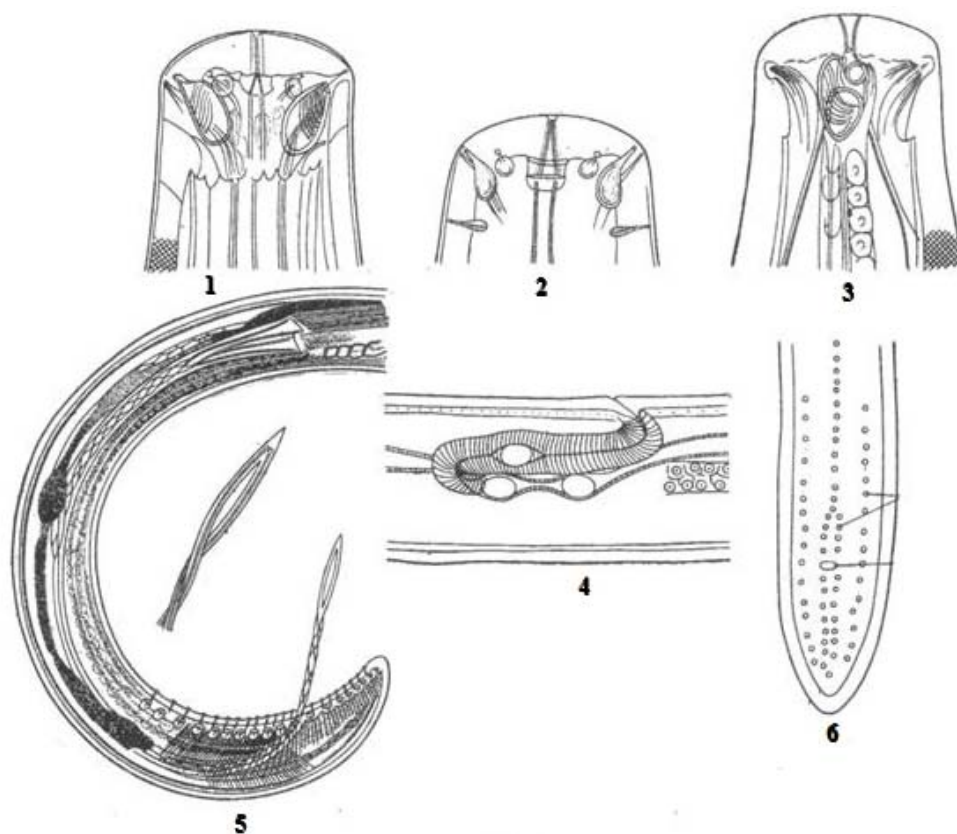


Рис. 5.55. *Amphimermis elegans* Hagm., 1912.

Синоним: *Mermis elegans* (по Hagm. 1912):

1, 2, 3 – головной конец тела; 4 – половая система самки; 5, 6 – половая система самца.

Со временем род *Amphimermis* был пополнен рядом новых видов. В результате ревизии рода А.К.Артюховским (1990) в его составе были оставлены следующие: *A. zuimuschi* Kab. et Imam., 1932; *A. elegans* Hagm., 1912; *A. lagidzae* Rubz., 1975; *A. mongolica* Rubz., 1976; *A. rotundicephalata* Art., 1990; *A. avoluta* Rubz. et Kov., 1975; *A. volubilis* Rubz., Kov., 1975; *A. litoralis* Art. et Khar., 1971; *A. bogongae* Welch, 1963; *A. maritime* Rubz., 1971; *A. longiscapus* Rubz., 1976.

Знакомство с описанием и рисунками перечисленных видов даёт нам основание:

1. Считать *A. rotundicephalata* Art., 1990 синонимом *a. elegans* Hagm., 1912 по той причине, что шейные соматические сенсиллы, «... имеющие вид дополнительных амфидов» не являются особенностью только первого из рассматриваемых видов; присутствие их и у второго вида было отмечено в своё время Хагмейером.

2. Линяющая постпаразитическая личинка, представленная И.А.Рубцовым как новый вид *A. mongolica* Rubz., 1976 по признаку низко опущенных (до уровня шейной перетяжки) амфидов – следствие заблуждения. В данном случае автором нового вида перепутаны местами шейные сенсиллы («вторые амфиды») и настоящие амфиды, что хорошо прослеживается на представленном рисунке 5.56(4). В связи с этим мы также переводим *A. mongolica* Rybz., 1976 в синоним *A. elegans* Hagm., 1912.

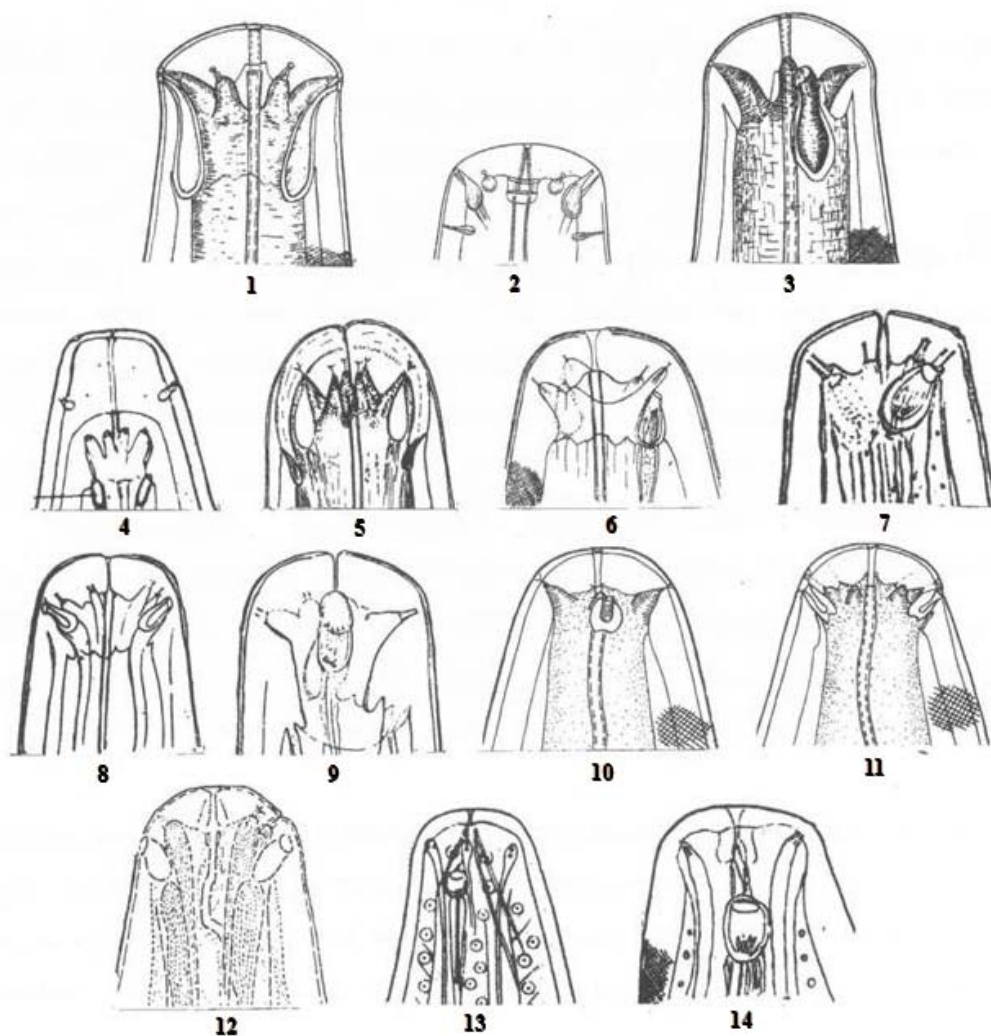


Рис. 5.56. Передние концы тела видов *Amphimermis*:

1, 2, 3 – *A. elegans* (1, 3 – ориг., 2 – Hagm., 1912); 4 – *A. mongolica* (Rubz., 1976); 5 – *A. rotundicephalata* (Art., 1990); 6 – *A. lagidzae* (rubz., 1975); 7 – *A. avoluta* (rubz. et Kov., 1975); 8, 9 – *A. volubilis* (Rubz. et Kov., 1957); 10, 11 – *A. litoralis* (Art. et Khar., 1971); 12 – *A. bogongae* (Welch, 1963); 13 – *A. maritima* (Rubz., 1971); 14 – *A. longiscapus* (Rubz., 1976).

3. Вид *A. avolita* Rubz. et Koval, 1975 отличается от других видов рода длинными, но не переплетёнными спикулами. Этот признак не отвечает диагнозу рода. Есть основания считать «... слитые спикулы с неравномерно утолщёнными стенками результатом патологии при определённых условиях развития». В любом случае это явление должно быть подтверждено, либо доисследовано, только после этого его можно будет использовать как диагностический признак для видов рода *Amphimermis*.

На основании изложенного 3 выше рассмотренных вида мы не включаем в определительную таблицу.

### Определительная таблица видов рода *Amphimermis*

(рис. 5.54; 5.55; 5.56; 5.57; 5.58).

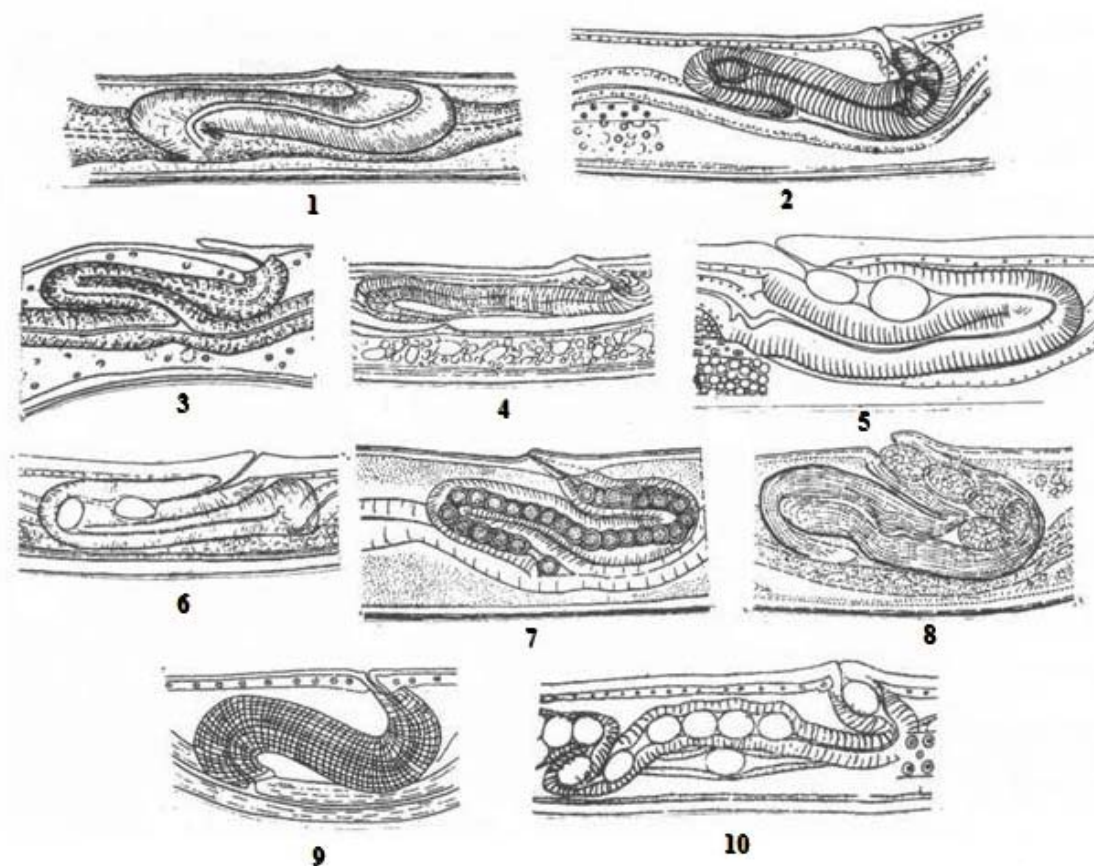


Рис. 5.57. Половая система самок видов *Amphimermis*:

1 – *A. elegans* (ориг.); 2 – *A. mongolica* (Rubz., 1976); 3 – *A. rotundicephalata* (Art., 1990); 4 – *A. lagidzae* (Rubz., 1975); 5 – *A. avolita* (Rubz. et Kov., 1975); 6 – *A. volubilis* (Rubz. et Kov., 1957); 7 – *A. litoralis* (Art. et Khar., 1971); 8 – *A. bogongae* (Welch, 1963); 9 – *A. maritime* (Rubz., 1971); 10 – *A. longiscapus* (Rubz., 1976).

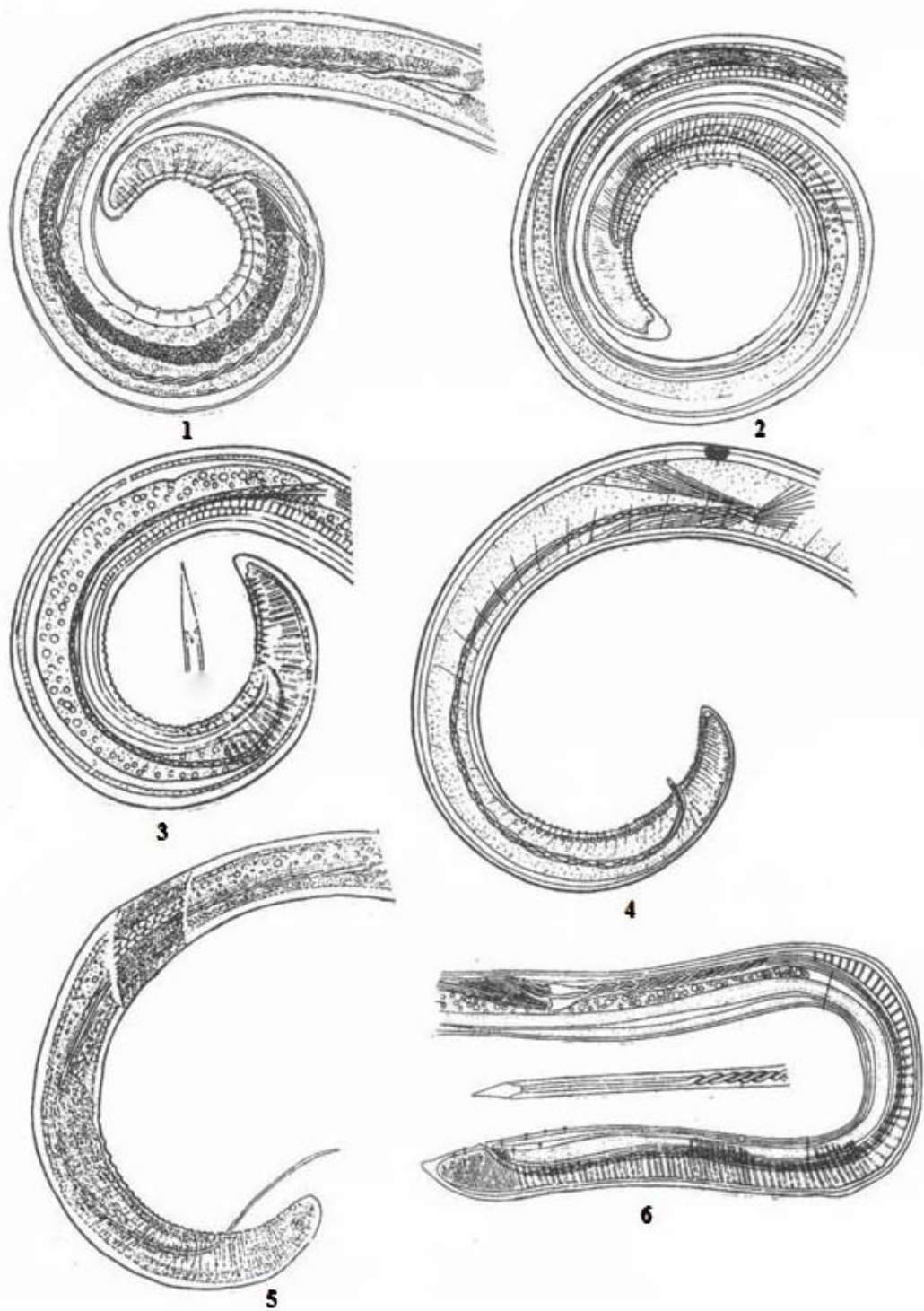


Рис. 5.58. Половая система самцов видов *Amphimermis*:  
 1 – *A. elegans* (ориг.); 2 – *A. avoluta* (Rubz. et Kov., 1975); 3 – *A. volubilis*  
 (Rubz. et Kov., 1957); 4 – *A. litoralis* (Art. et Khar., 1971); 5 – *A. bogongae*  
 (Welch, 1963); 6 – *A. maritime* (Rubz., 1971).

- 1(6) Амфиды крупные, колбовидные. Вагина расширена в передней части.
- 2(5) Амфиды открываются непосредственно под кругом головных папилл. Шейные сенсиллы присутствуют.
- 3(4) Спикулы длиной 1,05 – 1,45 мм.  
*A. zuimushi Kaburaki et Imamura, 1932.*  
*Хозяин: рисовая огневка. Япония.*
- 4(5) Спикулы длиной 1,5 – 2,0 мм.  
*A. elegans Hagmeier, 1912.*  
*Хозяин: различные виды саранчовых, чешуекрылых.*  
*Средняя Европа, Россия (ЦЧР, Горный Алтай),*  
*Южная Киргизия, Узбекистан.*
- 5(2) Амфиды открываются несколько позади головных папилл. Шейные сенсиллы отсутствуют.  
*A. lagidzae Rubzov, 1975.*  
*Россия (Горный Алтай), Грузия.*
- 6(1) Амфиды средней величины, бочонковидные. Вагина не расширена в передней части.
- 7(10) Амфиды открываются непосредственно под кругом головных папилл.
- 8(9) Длина спикул менее 1,0 мм.  
*A. volubilis Rubzov et Koval, 1975.*  
*Украина (Прикарпатье).*
- 9(10) Длина спикул 2,9 – 3,6 мм.  
*A. litoralis Artyukhovsky et Khartschenko, 1971.*  
*Россия (Воронежская обл., озёра поймы р. Хопёр).*
- 10(7) Амфиды открываются несколько ниже уровня головных папилл.
- 11(12) Вагина длиной 1,3 – 1,6 мм.  
*A. bogongae Welch, 1963.*  
*Хозяин: гусеницы совки Agrotis infusa (Lepidoptera). Австралия.*

- 12(13) Вагина длиной 0,5 – 1,0 мм.  
 13(14) Хвост на конце приострѐн. Ротовая капсула имеется.

***A. maritima Rubzov, 1971.***  
***Россия (Приморский край).***

- 14(13) Хвост округлый. Ротовая капсула отсутствует.

***A. longiscapus Rubzov, 1976.***  
***Киргизия.***

27. Род ***Gastromermis Micoletzky, 1923.***

*Син.* Mermis Hagmeier, 1912; Agamomermis Rubzov, 1974.

*Типовой вид* *Gastromermis gastrostoma Steiner, 1918.*

*Син.* *Gastromermis hibernalis Rubzov, 1974 (рис. 5.59).*

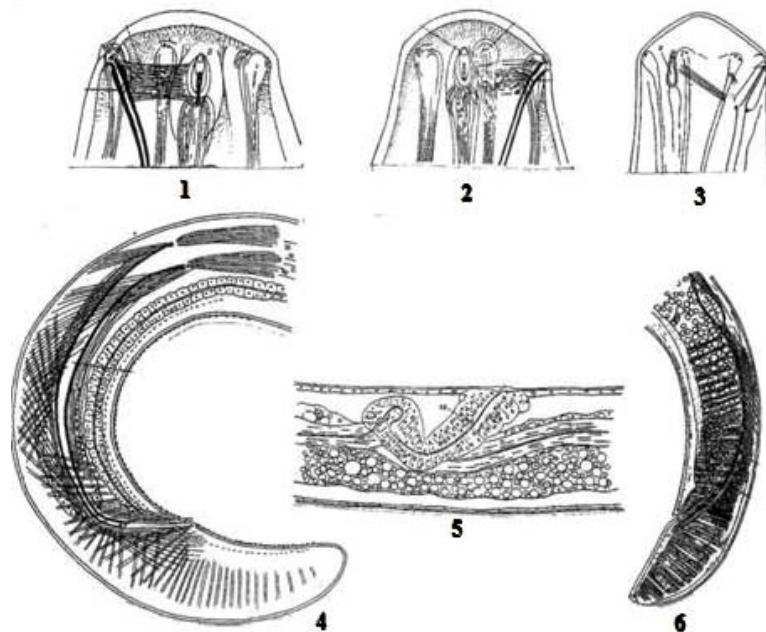


Рис. 5.59. *Gastromermis gastrostoma Steiner, 1918*

(По Steiner, 1912; Рубцову, 1974):

1, 2, 3 – передний конец тела; 4, 6 – половая система самца; 5 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды средних и крупных размеров (до 100 мм). Окраска тела от белой, розоватой, светло-зеленоватой до светло-желтовато-коричневой. Вершина переднего конца тела обычно закруглённая. Шейная

перетяжка слабо выражена или отсутствует. Ротовое отверстие вентрально смещено, иногда до уровня головных туберкул. Ротовая трубка обычно хорошо выражена, расположена в овальном углублении (ротовая воронка). Пищевод по длине составляет около  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{4}$  длины тела. Кутикула тонкая, без видимых следов перекрёстной волокнистости. Гиподермальных валиков 8. Головных папилл (туберкул) 6, расположенных гексагонально с 16 сенсиллами (по 2 на латеральных папиллах и по 3 на остальных). Головные папиллы мелкие или средних размеров, тупоконусовидные. Амфиды средних или крупных размеров; по форме овальные, яйцевидные, бочонковидные, грушевидные, реже карманообразные. Расположены амфиды обычно непосредственно под кругом головных туберкул или на их уровне. Вагина цилиндрическая, реже с расширенной головкой, относительно длинная, S-образно изогнутая, с тремя коленами, из которых 1-е и 3-е прилегают ко 2-му (наиболее длинному). Щель вульвы наклонённая. Спикула одна, относительно длинная (достигает от 2 – 3 до 9 диаметров основания хвоста). По форме спикула обычно дуговидно изогнутая, её толщина постепенно снижается от корней к дистальному концу, как правило, заострённому. Половые папиллы редко поднимаются выше уровня корня спикулы, обычно же не достигают его. Хвост короткий, не превышает по длине двух диаметров его основания, на конце обычно тупозакруглённый. Личинки имеют длинный остrokонический (иногда кольцеобразно загнутый) хвостовой придаток. Развиваются в воде. Все известные хозяева – личинки мошек и хирономид.

Наибольшее сходство обнаруживают с *Brevimermis* Rubz., 1972 и *Lanzeimermis* Artyukhovsky, 1969. Мермитиды рода *Brevimermis* отличаются крупными амфидами, более длинной трубкой пищевода (до  $\frac{1}{2}$  длины тела), относительно короткой спикулой и суженным задним концом тела. Мермитиды рода *Lanzeimermis* имеют в отличие от *Gastromermis* не столь выраженное смещение ротового отверстия, крупные амфиды, расположенные в области шейной перетяжки, средние (не более 2 – 3 d основания хвоста) по длине спикулы и удлинённый хвост (2 – 3 d его основания).

*История рода и анализ видов.* Первоначально *Gastromermis* как подрод был выделен Миколецким (Micoletzky, 1923) из рода *Paramermis* Linstow (1898) для видов, у которых ротовое отверстие сдвинуто на вентральную сторону. Филиппев (1934) возвёл этот подрод в ранг рода, включив в его диагноз наличие 8 гиподермальных валиков, одной длинной спикулы и



длинной S-образной вагины. В последствии обособленность рода по указанной совокупности признаков стала общепризнанной, а в его составе выделены подроды *Lanceimermis* Artyukhovsky, 1969 и *Brevimermis* Rubzov, 1972, которым затем был присвоен статус самостоятельных родов.

В настоящее время род *Gastromermis* включает 116 видов: *G. abaguatilis* Rubz. et Gaf., 1977; *G. acroamphidis* Stein., 1929; *G. acutipapilata* Rubz., 1976; *G. acutiuscula* Rubz., 1977; *G. acutiscula* Rubz., 1974; *G. alekseevi* Rubz., 1977; *G. ambianensis* Rubz. et Doby, 1970; *G. apudos* Rubz., 1974; *G. aguatilis* Dujar., 1845; *G. arosea* Rubz., 1973; *G. aurita* Rubz., 1976; *G. basalis* Rubz., 1973; *G. bezzii* Rubz., 1974; *G. biophila* Rubz., 1972; *G. birosea* Rubz., 1973; *G. bissina* Rubz., 1981; *G. bivitata* Rubz., 1972; *G. bobrovae* Rubz., 1974; *G. boophthorae* Welch et Rubz., 1965; *G. bretschkoi* Kaiser, 1986; *G. brevicuspis* Rubz., 1971; *G. brevispiculatus* Vosyl. et Kontr., 1981; *G. brevissima* Rubz., 1972; *G. brevivaginata* Popov, 1978; *G. brevispiculatus* Vosyl. et Kontr., 1981; *G. clinogaster* Rubz., 1967; *G. cloacachilus* Poin. et Takaoka, 1981; *G. comta* Rubz., 1972; *G. crassicauda* Rubz., 1967; *G. crassicarpus* Rubz., 1974; *G. crassifrons* Rubz., 1967; *G. cuspidata* Rubz., 1972; *G. danubensis* Rubz., 1969; *G. deltensis* Hominick et Welch, 1971; *G. dobrovolski* Khar., 1966; *G. dorsospicularis* Kaiser et Schwank, 1985; *G. gastrostoma* Steiner, 1918; *G. gastrovittata* Rubz., 1972; *G. gluchovae* Rubz., 1974; *G. haempeli* Micol., 1923; *G. hexachordalis* Vosyl. et Kontr., 1981; *G. hibernalis* Rubz., 1974; *G. humilistoma* Rubz., 1972; *G. inferios* Rubz., 1973; *G. inferistoma* Rubz., 1973; *G. inflata* Rubz., 1976; *G. insularis* Rubz., 1972; *G. interstitialis* Kais. et Kirch., 1979; *G. isochordalis* Rubz., 1977; *G. isolateralis* Rubz., 1976; *G. fibrocaudata* Rubz., 1976; *G. cagulensis* Rubz., 1969; *G. kolymensis* Rubz., 1973; *G. kolleonis* Douc. et Poinar, 1984; *G. lanceiformis* Rubz., 1973; *G. languidis* Khar., 1966; *G. latisecta* Rubz., 1973; *G. likhovosi* Rubz., 1976; *G. leberrei* Mond. et all., 1977; *G. leptopeos* Mulv. et Nickle, 1978; *G. longicauda* Rubz., 1974; *G. longifagus* Rubz., 1973; *G. longispicula* Rubz., 1974; *G. longiscapa* Rubz., 1972; *G. longivaginata* Rubz., 1973; *G. macrocephalata* Rubz., 1972; *G. macroposthia* Stein., 1919; *G. metamfidis* Rubz., 1976; *G. melostoma* Poin. et Bent., 1986; *G. metae* Curr. et Hom., 1981; *G. multifaria* Rubz., 1972; *G. obiensis* Rubz., 1977; *G. obtusicauda* Rubz., 1981; *G. odagmiae* Rubz., 1967; *G. onegaensis* Rubz., 1981; *G. mutica* Rubz., 1971; *G. memaranacea* Rubz., 1977; *G. orbiculata* Rubz., 1972; *G. orthocauda* Rubz., 1973; *G. pachycarpa* Rubz., 1977; *G. pachycauda* Rubz., 1973; *G. pachyura* Rubz., 1973; *G. palea* Rubz., 1973; *G. pangodiensis* Rubz., 1973; *G. peipsiensis* Rubz., 1973; *G.*

piritensis Rubz., 1973; *G. philippeni* Mong. et all., 1977; *G. pachopcos* Mulk. et Nickle, 1978; *G. pletheos* Mulk. et Nickle, 1978; *G. pinoipenis* Gaf., 1979; *G. pseudorozea* Rubz., 1973; *G. renettensis* Rubz. et Gaf., 1977; *G. rosabus* Rubz., 1967; *G. seligeri* Rubz., 1973; *G. shakhristani* Gaf., 1992; *G. steineri* Kreis., 1924; *G. striatella* Rubz. et Kork., 1973; *G. tenuisoma* Rubz., 1974; *G. terekjavris* Rubz., 1973; *G. terminalistoma* Rubz., 1976; *G. thienemannielli* Rubz., 1974; *G. tirolensis* Kaiser, 1986; *G. transiensis* Rubz., 1976; *G. transilvanica* Coman, 1953; *G. trivittata* Rubz., 1972; *G. tschubarovae* Rubz., 1974; *G. tuberspiculae* gaf., 1979; *G. variabilis* Rubz., 1972; *G. violettiae* Gaf. et all., 1991; *G. virescens* Rubz., 1967; *G. viridis* Welch, 1962; *G. vittata* Rubz., 1981; *G. zelenetskoensis* Rubz., 1976.

Как видим из приведенного списка видов рода, 84 вида (72,4 %) описаны И.А.Рубцовым. Среди них преобладают описания видов по личиночным формам, единственным экземплярам одного из полов; диагнозы многих часто настолько расплывчаты и не конкретны, что провести их через определительную таблицу просто невозможно. Здесь явно требуется тщательная ревизия и переописание многих видов.

Учитывая сказанное, в определительную таблицу включены следующие 18 видов: *G. gastrostoma* Micol., 1923; *G. macroposthia* Stein., 1919; *G. haempeli* Micol., 1923; *G. aguatis* Duj. (по Hagm., 1912); *G. steineri* Keis., 1924; *G. transsylvanica* Coman, 1961; *G. viridis* Welch, 1962; *G. boophthorae* Welch et Rubz., 1965; *G. virescens* Rubz., 1967; *G. minuta* Rubz., 1967; *G. rosabus* Rubz., 1967; *G. longispicula* Rubz., 1967; *G. clinogaster* Rubz., 1967; *G. orassicauda* Rubz., 1967; *G. arosea* Rubz., 1973; *G. crassicorpus* Rubz., 1974; *G. brevivaginata* Popov, 1978; *G. tuberspiculae* Gafurov, 1979.

### **Определительная таблица видов рода *Gastromermis***

(рис. 5.59; 5.60; 5.61).

- 1(20) Амфиды крупные, овально-грушевидные или карманообразные.
- 2(10) Ротовое отверстие сдвинуто вентрально менее, чем на  $\frac{1}{2}$  радиуса окружности по головным папиллам.

- 3(4) Длина спикулы равна около 8 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела закруглённый; шейная перетяжка выражена.

***G. boophthorae Welch et Rubz., 1965.***

***Хозяин: личинки мошек.***

***Россия (Ленинградская и Волгоградская области, Западная Сибирь),  
Белоруссия.***

- 4(3) Длина спикулы иная.

- 5(6) Длина спикулы равна около 5 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела закруглённый.

***G. macroposthia Steiner, 1919.***

***Хозяин не известен. Германия (озеро у Нейенбурга).***

- 6(5) Длина спикулы иная.

- 7(8) Длина спикулы равна 4 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела куполообразный.

***G. tuberspicula Gafurov, 1979.***

***Хозяин: личинки мошек. Таджикистан.***

- 8(7) Длина спикулы иная.

- 9(10) Длина спикулы равна 2 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела асимметричный; шейная перетяжка выражена.

***G. transsylvanica Coman, 1961.***

***Хозяин не известен.***

***Румыния (водоёмы в районе Плоешти, Клуж, Кришана).***

- 10(2) Ротовое отверстие сдвинуто вентрально более, чем на  $\frac{1}{2}$  радиуса окружности по головным папиллам, достигая иногда её уровня.

- 11(14) Длина спикулы равна 5 диаметрам основания хвоста.

- 12(13) Головной конец тела куполообразный, шейная перетяжка не выражена.

***G. aguatilis Dujardin, 1845.***

***Хозяин: личинки хирономид. Германия (Заальвах).***

- 13(14) Головной конец куполообразный, шейная перетяжка выражена. Спикула крючковидно загнута.

***G. crassicarpus Rubz., 1974.***

***Хозяин не известен. Казахстан.***

- 14(11) Длина спикулы иная.

- 15(18) Длина спикулы равна 4 диаметрам основания хвоста.

- 16(17) Головной конец тела прямо срезан или овальный. Спикула расширена проксимально и приострена к вершине, имеет неравные по толщине стенки.

***G. virascens Rubz., 1967.***

***Хозяин: личинки *Boophthora erythrocephalata* De Geer.***

***Россия (Ленинградская обл., рр. Обла и Луга).***

- 17(18) Головной конец тела куполообразный. Спикула с неровными краями, на конце расщеплена надвое.

***G. minuta Rubz., 1967.***

***Хозяин: личинки хирономид.***

***Россия (Ленинградская обл., р. Обла).***

- 18(15) Длина спикулы иная.

- 19(18) Длина спикулы равна 3 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела закруглённый; шейная перетяжка выражена.

***G. haempeli Micoletzky, 1923.***

***Хозяин не известен. Австрия (оз. Амтер).***

- 20(1) Амфиды средних размеров, яйцевидные или бочонковидные.

- 21(29) Ротовое отверстие сдвинуто вентрально менее, чем на  $\frac{1}{2}$  радиуса окружности по головным папиллам.

- 22(23) Длина спикулы равна около 9 диаметрам основания хвоста. Головной конец прямо срезан, шейная перетяжка не выражена.

***G. longispicula Rubz., 1967.***

***Хозяин: личинки мошки *Simulium morsitans* Edw.***

- 23(24) Длина спикулы иная.

- 24(25) Длина спикулы равна около 6 диаметрам основания хвоста. Форма переднего конца тела закруглённая, шейная перетяжка не выражена.

***G. viridis Welch, 1962.***

***Хозяин: Simulium vittatum Zett.***

***США (водоёмы шт. Висконсин, Онтарио).***

- 25(26) Длина спикулы иная.

- 26(27) Длина спикулы равна 4 диаметрам основания хвоста. Форма головного конца тела куполообразная с хорошо выраженной шейной перетяжкой.

***G. clinogaster Rubz., 1967.***

***Син. G. crassicauda Rubz., 1967.***

***Хозяин: Eusimulium aureum Fries.***

***Россия (Ленинградская обл., водотоки).***

- 27(26) Длина спикулы иная.

- 28(27) Длина спикулы равна 3 диаметрам основания хвоста. Форма спикулы крючкообразная. Головной конец тела куполообразный, шейная перетяжка слабо выражена.

***G. steineri Kreis, 1924.***

- 29(21) Ротовое отверстие сдвинуто вентрально более чем на  $\frac{1}{2}$  радиуса окружности по головным папиллам, достигая иногда её уровня.

- 30(31) Длина спикулы равна 8 диаметрам основания хвоста. голова куполообразная с выраженной шейной перетяжкой.

***G. arosea Rubz., 1973.***

***Хозяева: личинки мошек. Эстония (водотоки).***

- 31(32) Длина спикулы иная.

- 32(33) Длина спикулы равна 4 диаметрам основания хвоста.

- 33(34) Голова тупозакруглённая; шейная перетяжка не выражена.

***G. rosalbus Rubz., 1967.***

***Хозяева: Eusimulium securiforte Rubz., Simulium verecundum St. et J.***

***Россия (Ленинградская обл.).***

- 34(33) Голова закруглённая с выраженной шейной перетяжкой.  
***G. gastrostoma Steiner, 1918.***  
***Хозяин не известен. Германия (Р.Эльба).***
- 35(32) Длина спикулы иная.
- 36(35) Длина спикулы равна 3 диаметрам основания хвоста. Головной конец тела тупозакруглённый, без шейной перетяжки.  
***G. brevivaginata Popov, 1978.***  
***Хозяин не известен.***  
***Россия (водотоки Воронежской и Курской областей).***

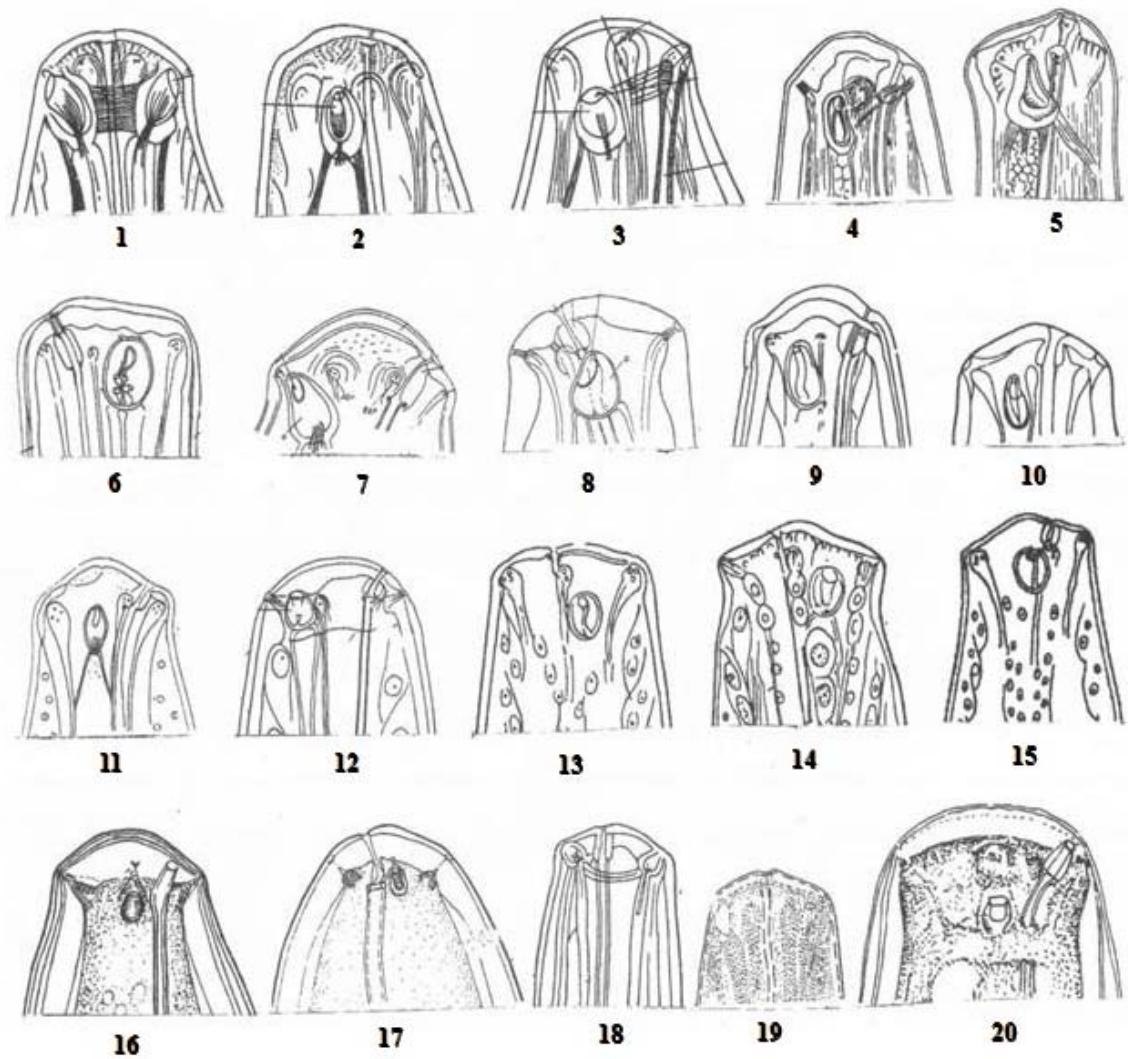


Рис. 5.60. Головные концы видов рода *Gastromermis*:

1, 2 – *G. macroposthia* Steiner, 1919; 3 – *G. haempeli* Micoletzky, 1923; 4 – *G. aguatis* (Duj.) (по Hagmeier, 1912); 5 – *G. transsylvanica* Coman, 1961; 6 – *G. virescens* Rubzov, 1967; 7 – *G. crassicorpus* Rubz., 1974; 8 – *G. boophthorae* Welch et Rubz., 1965; 9 – *G. minuta* Rubz., 1967; 10 – *G. tuberspiculae* Gafurov, 1979; 11 – *G. rosea* Rubz., 1973; 12 – *G. rosalbus* Rubz., 1967; 13 – *G. longispiculae* Rubz., 1967; 14 – *G. clinogaster* Rubz., 1967; 15 – *G. crassicauda* Rubz., 1967; 16 – *G. dobrovolski* Khart., 1966; 17 – *G. viridis* Welch, Khart., 1966; 18 – *G. steineri* Kreis, 1924; 19 – *G. viridis* Welch, 1962; 20 – *G. brevivaginata* Popov, 1978.

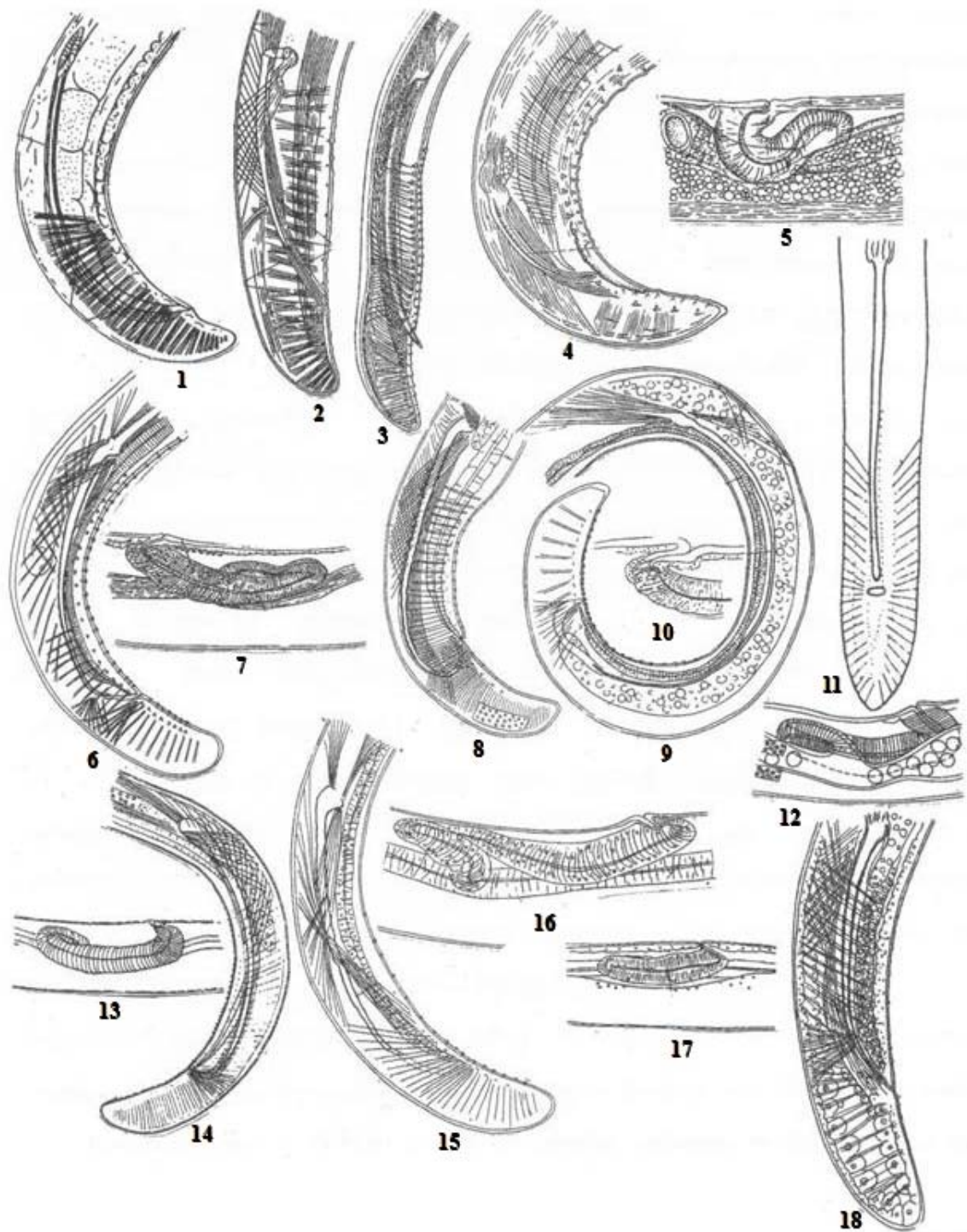
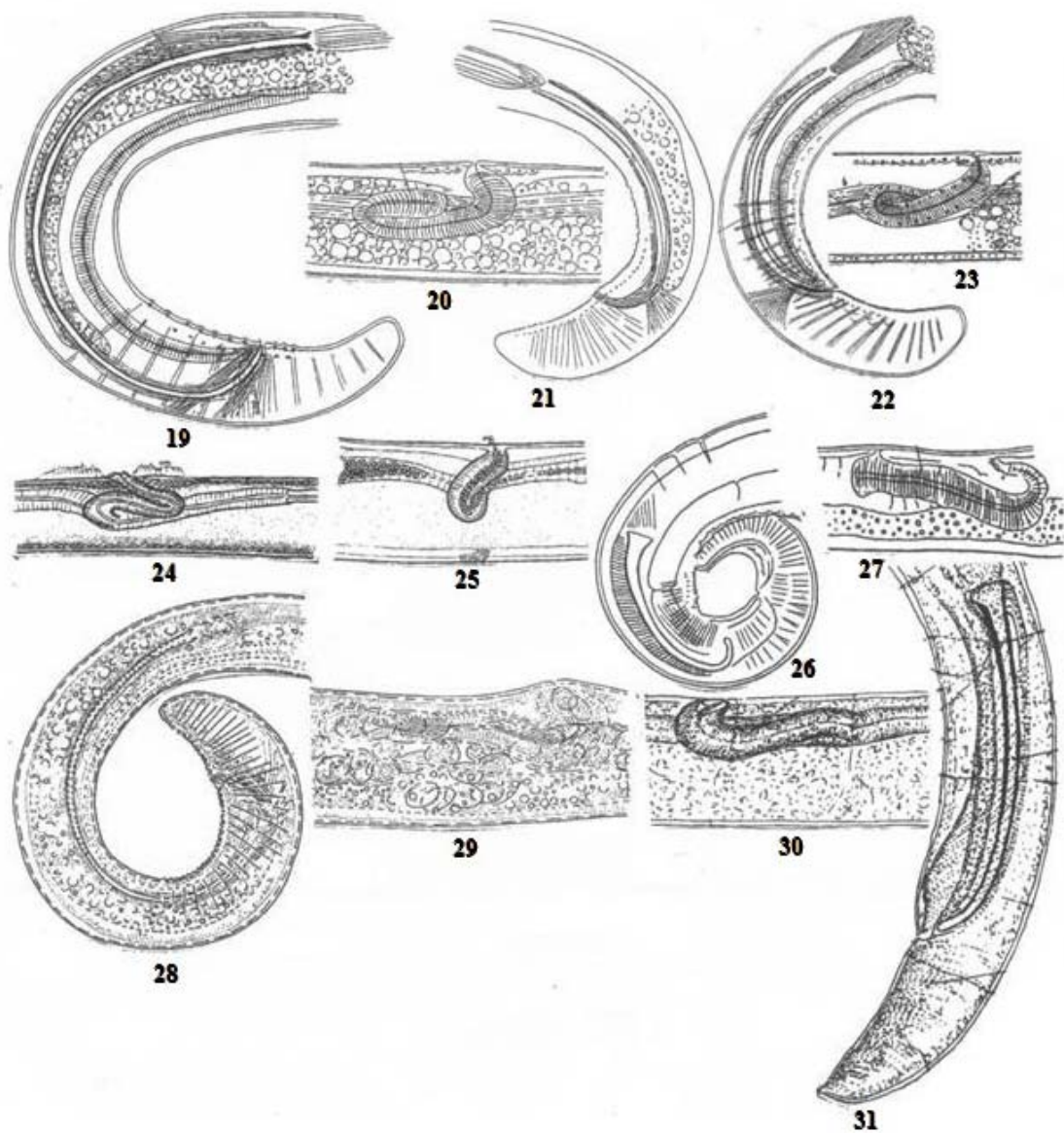


Рис. 5.61. Половая система видов рода *Gastromermis*:

1 – *G. macroposthia* Steiner, 1919; 2 – *G. haempeli* Micol., 1923; 3 – *G. aguatalis* (Duj.) (по Hagmeier, 1912); 4, 5 – *G. transsylvanica* Coman, 1961; 6, 7 – *G. virescens* Rubz., 1967; 8 – *G. crassicarpus* Rubz., 1974; 9, 10 – *G. boophthorae* Welch et Rubz., 1965; 11, 12 – *G. tuberspicula* Gafurov, 1997; 13, 14 – *G. arosea* Rubz., 1973; 15, 16 – *G. minuta* Rubz., 1967; 17, 18 – *G. rosalbus* Rubz., 1967.





Продолжение рис. 5.61:

19 – *G. longispicula* Rubz., 1967; 20, 21 – *G. clinoaster* Rubz., 1967; 22, 23 – *G. crassicauda* Rubz., 1967; 24 – *G. dobrovolski* Khart., 1966; 25 – *G. languidae* Khart., 1966; 26, 27 – *G. steineri* Kreis, 1924; 28, 29 – *G. viridis* Welch, 1962; 30, 31 – *G. brevivaginata* Popov, 1978.

### 28. Род *Pseudomermis* De Man, 1903.

*Syn.*: *Mermis* Steiner, 1919.

*Типовой вид* – *Pseudomermis zykoffi* De Man, 1903 (рис. 5.62).

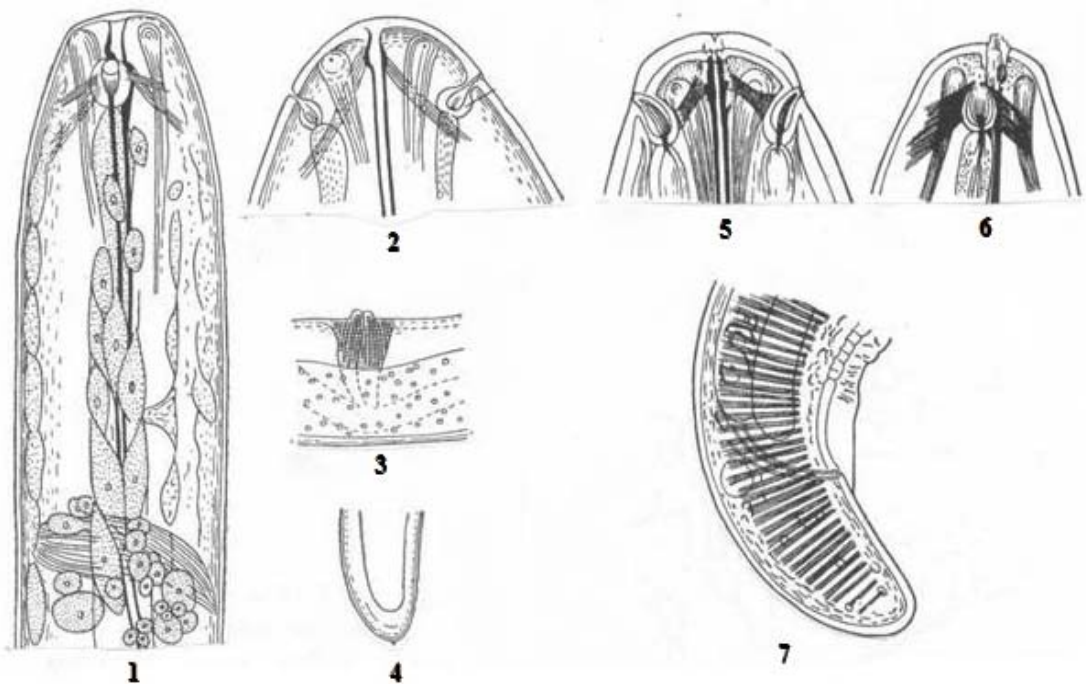


Рис. 5.62. Виды рода *Pseudomermis* De Man, 1903:

1 – 4 – *P. zykoffi* (по: De Man, 1903 и Steiner, 1923); 5 – 7 – *P. aorista* (по Steiner, 1919).

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (7 – 11 мм). Голова тупозакруглённая, без выраженной шейной перетяжки. Рот конечный. Воротничок не отчётливо выражен. Длина пищевода около  $\frac{1}{3}$  длины тела. Кутикула без отчётливо видимых перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 8. Головных папилл 6; они имеют вид тупозакруглённых бугорков. Амфиды средних размеров; по форме округлые или яйцевидные, толстостенные, с округлым небольшим отверстием; расположены непосредственно под кругом головных папилл. Вагина прямая, расширяющаяся к её вершине. Губы вульвы хорошо выражены; щель вульвы прямая. Крылья матки цилиндрические, равные по диаметру с основанием вагины. Спикул 2, короткие, отдельные, дуговидно-изогнутые, с закруглённым дистальным концом. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост короткий, тупозакруглённый. Постпаразитические личинки имеют едва различимый хвостовой шипик.

*Хозяева* – личинки хирономид. Распространение голарктическое.

По основным признакам половозрелых особей наиболее близок к роду *Ostomyermis*, от которого отличается, главным образом, меньшим числом головных папилл.

*История рода и анализ видов.* Род включает 4 вида: *P. zykoffi* De Man, 1903; *P. aorista* Steiner, 1919; *P. musculensis* Rubzov et Gafurov, 1977; *P. pachysoma* Steiner, 1919. Все названные виды недостаточно полно описаны, как правило, по одному из полов.

### 29. Род *Orthomermis* Poinar, 1965 (рис. 5.63).

*Типовой вид:* *Orthomermis oedobanchus* Poinar, 1965.

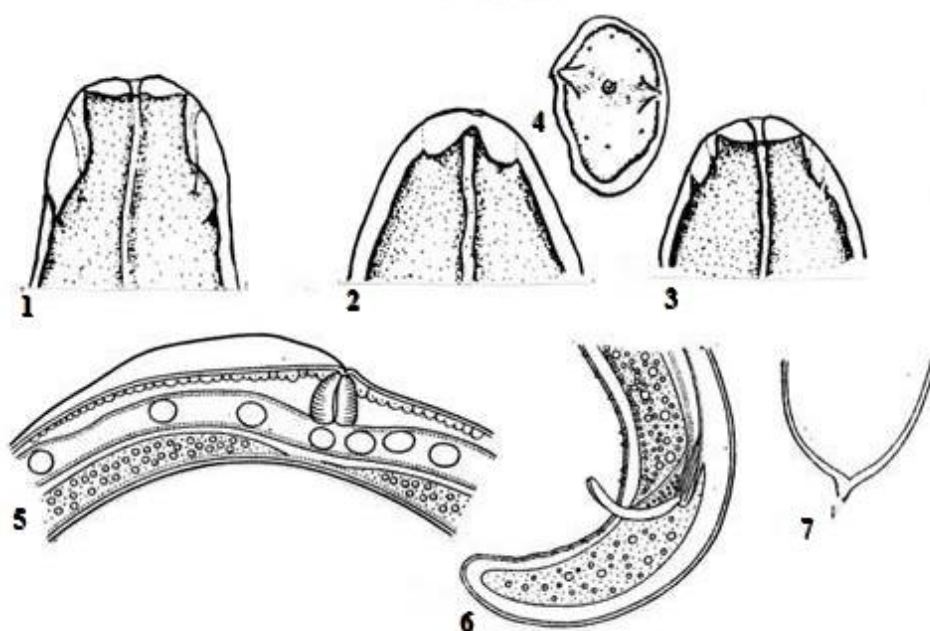


Рис. 5.63. *Orthomermis oedobanchus* (по Poinar, 1965):

1 – передний конец тела самца; 2, 3 – передний конец тела самки; 4 – апикальный срез переднего конца тела самки; 5 – половая система самки; 6 – половая система самца; 7 – хвостовой конец паразитической личинки.

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров. Ротовое отверстие терминальное с незначительным вентральным смещением. Голова гомоцефальная. При вентральном положении мермитиды внутренняя головная капсула имеет почти прямоугольную форму (передний край прямой, боковые стороны параллельные), резко сужена, у самцов она более высокая. Длина пищевода не установлена. Гиподермальных валиков и мышечных полей 8. Ширина мышечных полей на поперечном срезе

примерно одинаковая. Латеральные валики состоят из двух рядов клеток. Кутикула без видимого слоя перекрещивающихся волокон. Головных папилл 6, они очень мелкие (на апикальном срезе заметны в виде точек), но выделяются относительно крупные две ротовые папиллы. Амфиды сильно вытянутые, трубковидной формы, открываются на уровне головных папилл у самцов или несколько позади них у самок. Вагина прямая, тупоконическая (грушевидная по Пойнару); щель вульвы прямая или слегка наклонённая. Ветви матки узкие, цилиндрические, в поперечнике почти равные диаметру яиц. Яйцеводы на рисунке не изображены. Спикулы парные, небольшие (примерно равны диаметру тела у клоаки); дуговидно изогнуты и относительно толстые, на конце закруглённые. Половые папиллы располагаются тремя продольными рядами, в каждом ряду содержится по 8 преанальных и 7 постанальных папилл. Хвост тупоконический, слегка удлинённый (его длина составляет 1,7 диаметра). Паразитическая личинка имеет хорошо развитый шиповидный придаток.

*Хозяин:* личинки почвенных хирономид (*Smittia aterrima* Mg.), стафилинид (*Omalium caesum* Grav.) и грибных комариков (*Lycoriella solani* Winn.).

Распространение: Англия, США.

Известен один типовой вид: *O. oedobranthus* Poinar, 1965.

По наличию двух хорошо выраженных ротовых папилл сходен с родами *Mermis* Duj. и *Octomermis* Steiner, но отличается от них мелкими головными папиллами, трубковидными амфидами и прямой (тупоконической) вагиной, а также рядом других признаков.

### 30. Род *Diximermis* Nickle, 1972 (рис. 5.64).

*Типовой вид* – *Diximermis peterseni* Nickle, 1972 (США).

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (5 – 15 мм). Головной конец тела конусовидно закруглённый. Ротовое отверстие слегка сдвинуто вентрально. Ротовая полость с зубцом. Кутикула (вероятно) без перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков – 6. Данные о характере головных папилл отсутствуют. В описании указывается, что амфиды широкие, среднего размера, но на рисунке переднего конца тела они не изображены, и судить даже об их расположении невозможно. Вагина короткая, S-образная, расширяющаяся кпереди. Крылья матки широкие. Спикулы парные, короткие, слегка изогнутые. Половые папиллы

поднимаются выше уровня корней спикул тремя чётко обозначенными рядами (центральный – у клоаки раздвоен). Задний конец тела тупозакруглённый. Постпаразитические личинки с явственным хвостовым придатком (шипом).

*Хозяева* – комары рода *Anopheles*.

Род описан неудовлетворительно, и его диагноз требует уточнений. Кроме типового в составе рода числится *D. spiculatus* (Poinar et Camino, 1986).

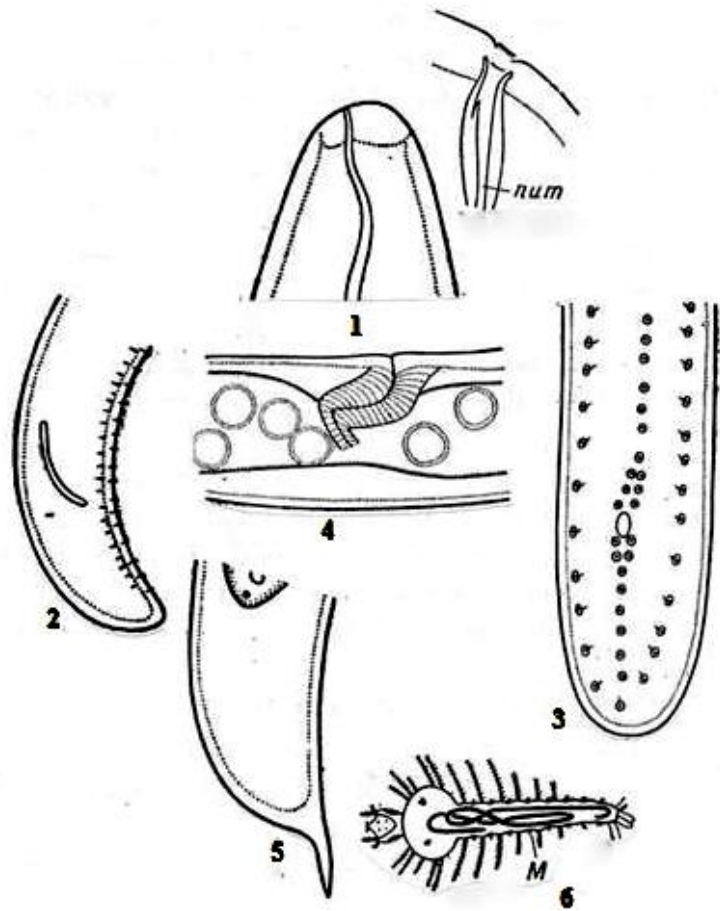


Рис. 5.64. *Diximermis peterseni* (по Nickle, 1972):

1 – передний конец тела; 2, 3 – половая система самца; 4 – половая система самки; 5 – хвостовой конец тела постпаразитической личинки; 6 – положение паразитической личинки в полости тела хозяина.

### 31. Род *Isomermis* Coman, 1953 (рис. 5.63).

*Син.*: *Eumermis* Daday, 1911; *Mesomermis* Daday, 1911.

*Типовой вид*: *I. herculanensis* Coman, 1953.

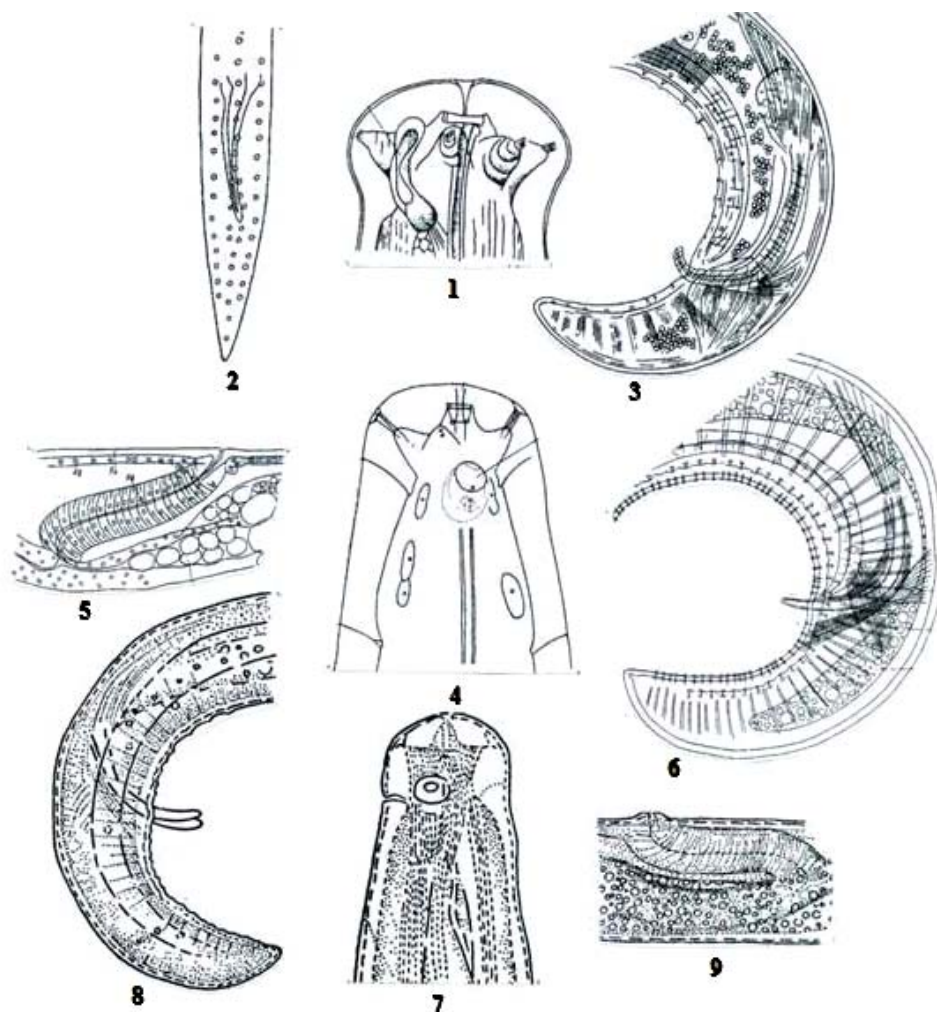


Рис. 5.65. Виды рода *Isomermis* Coman, 1953:

1 – 3 – *I. herculanensis* Coman, 1953 (по Coman, 1961); 4 – 6 – *I. rossica* Rubzov, 1963; 7 – 9 – *I. wisconsinensis* Welch, 1962.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (8 – 21 мм). Передний конец тела закруглённый. Рот конечный. Воротничок слабо выражен. Пищевод около  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{4}$  длины тела. Кутикула без видимых следов перекрёстной волокнистой исчерченности. Головных папилл 6; имеют вид тупозакруглённых конусов с широким основанием. Гиподермальных валиков 8. Амфиды средних размеров, иногда крупные; овальные и удлинённые; их отверстия располагаются позади головных папилл. Вагина цилиндрическая, удлинённая, слабо S-образно изогнутая (1-е и 3-е колена короткие, не заходящие за концы 2-го; 2-е более длинное, расположено косо). Крылья матки цилиндрические (без выраженных вздутий). Спикул две, серповидно изогнутые, параллельнокрайные. Их длина незначительно превышает

диаметр основания хвоста. Половые папиллы трёхрядные, простираются существенно выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, к вершине сбежисто-закруглённый. Терminus постпаразитических личинок короткий, шиповидный.

Развитие видов связано с водной средой, они являются распространёнными паразитами мошек.

Род *Isomermis* наиболее близок с родом *Hydromermis*, от которого отличается более коротким пищеводом, наличием парных спикул и суженозакруглённым хвостом (против заострённого).

*История рода и анализ видов.* Род описан Команом в 1953 году (Coman, 1953) по одному виду (*I. herculanensis* Coman, 1953), обнаруженному в водотоках (Румыния). В настоящее время установлено широкое распространение видов рода в Европе, Азии и Северной Америке, являющихся паразитами личинок мошек. И.А.Рубцов (1978) в составе рода числит 6 видов; А.К.Гафуров (1997) – 14 видов: *I. herculanensis* Coman, 1953; *I. benovolus* Poinar et Takaoka, 1979; *I. bipapillatus* Poinar et Takaoka, 1986; *I. brevis* Rubz., 1972; *I. lairdi* Mondet, Poinar et Bernardou, 1977; *I. latistoma* Rubz., 1976; *I. ornate* Rubz., 1966; *I. papillata* Rubz., 1977; *I. rossica* Rubz., 1963; *I. vulvachila* Poinar et Takaoka, 1981; *I. wiskonsiensis* Welch, 1962; *I. murmanica* Rubz., 1979; *I. soleamphidis* Steiner, 1929; *I. tansaniensis* Rubz., 1972.

В определительную таблицу мы включаем следующих 3 вида: *I. herculanensis* Coman, 1953; *I. rossica* Rubz., 1963; *I. wiskonsiensis* Welch, 1962.

#### **Определительная таблица видов рода *Isomermis* (рис. 5.65).**

- 1(2) Амфиды крупные, существенно вытянутые по длине, с дуговидно изогнутым узким отверстием.

##### ***I. herculanensis* Coman, 1953.**

***Хозяин не известен. Румыния (долина Гернеи в р-не Баната).***

- 2(1) Амфиды средних размеров и иной формы.

- 3(4) Амфиды бочонковидные, амфидальное отверстие округлое.

##### ***I. rossica* Rubzov, 1963.**

***Массовый паразит личинок мошек.***

***Россия (Вологодская и Ленинградская области). Беларусь.***

4(3) Амфиды округлые (шаровидные) с поровидным отверстием.

*I. wisconsinensis* Welch, 1962.

Хозяин – *Simulium vittatum* Zett.

Канада (шт. Висконсин, Блек Крик).

32. Род *Limnomermis* Daday, 1911.

Суп. Paramermis Linstow, 1898.

Типовой вид: *L. limnobia* Daday, 1911 (рис. 5.66).

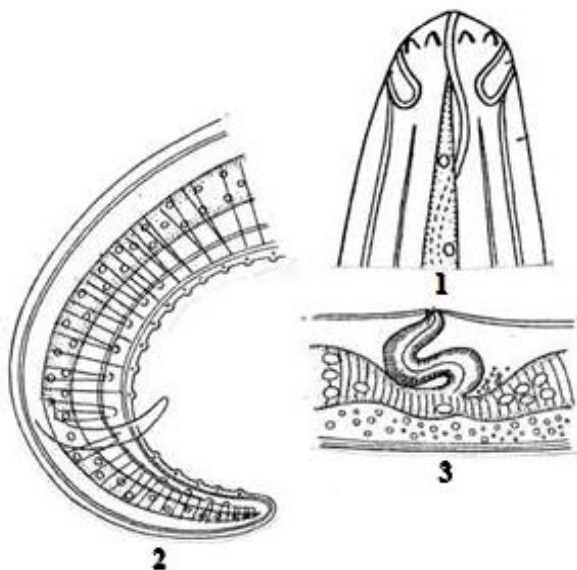


Рис. 5.66. *L. limnobia* Daday, 1911:

1 – головной конец тела; 2 – половая система самца; 3 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелкие и средних размеров. Окраска тела от белой до светло-розоватой. Передний конец тела закруглённый. Рот конечный, редко незначительно сдвинут на вентральную сторону. Ротовая трубка короткая; ротовая воронка неглубокая. Пищевод немного не достигает середины тела. Кутикула тонкая, без видимых перекрещивающихся волокон. Головных папилл 6. По форме преобладают тупоконусовидные (с широким основанием), но для некоторых видов характерны пальцевидные головные папиллы. Гиподермальных валиков 6. Амфиды средних или крупных размеров, иногда мелкие. Форма амфидальных карманов округлая или овально грушевидная. Амфидальное отверстие обычно небольшое, но наиболее крупные амфиды открываются широко. Обычно амфиды расположены непосредственно под головными папиллами, реже



открываются в их кругу, или несколько сдвинуты в область шейной перетяжки. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая (напоминает по форме знак вопроса). Щель вульвы прямая или слегка наклонённая. Диаметр вагины (толщина) и крыльев матки примерно равные. Яйцевод петлеобразный. Спикула одна, относительно короткая (не достигает по длине двух диаметров основания хвоста). По форме слегка изогнутая, у основания слабо расширенная с закруглённым кончиком. Половые папиллы поднимаются выше уровня корней спикул. Хвостовой конец тела закруглённый или приострёрный; его длина почти в 2 раза превышает диаметр основания. Паразитические личинки имеют шиповидный придаток, обычно короткий по длине и с относительно широким основанием.

Виды рода распространены в Старом и Новом Свете.

Все известные хозяева – водные насекомые, преимущественно хирономиды.

Род *Limnomermis* наиболее близок к *Hydromermis* и *Isomermis*. Их объединяет, преимущественно, терминальное положение рта; отсутствие исчерченности кутикулы; размеры и расположение амфидов; форма вагины и положение вульварной щели; длина спикул; положение половых папилл по отношению к уровню корней спикулы; длина хвоста. Различия с родом *Isomermis* фиксируются по количеству гиподермальных валиков (6 против 8-ми); по длине пищевода ( $\frac{1}{2}$  против  $\frac{1}{3}$  длины тела) и количеству спикул (1 против 2-х). Различия с родом *Hydromermis* также сводятся к количеству гиподермальных валиков (6 против 8-ми) и длине трубки пищевода ( $\frac{1}{2}$  против  $\frac{2}{3}$  длины тела).

История рода и анализ видов. Род обоснован Дэйди в 1911 году. Типовым видом рода И.А.Рубцовым (1974) был предложен *Limnomermis limnobia* Daday, 1911, как наилучше и ранее других описанный по обоим полам. Позднее Никль (Nickle, 1972) предложил в качестве типового вида *Limnomermis bathibia* Daday, 1911, переисследованный Штейнером (Steiner, 1919), и подробное описание которого сопровождается качественно выполненными рисунками. Последнее предложение, с нашей точки зрения, заслуживает внимания при последующей ревизии рода, т.к. диагностирование в настоящее время принятого в качестве типового вида – *L. limnobia* Dad., 1911 остаётся весьма затруднительным. Выделение особого рода *Neolimnomermis* Rubz., 1974 мы считаем безосновательным.

В составе рода *Limnomermis* И.А.Рубцов, 1974 числит 40 видов; А.К.Гафуров, 1997 – 33 вида: *L. limnobia* Dad., 1911; *L. acutiloba* Rubz., 1982; *L. acuticapitis* Rubz., 1976; *L. alolensis* Rubz., 1980; *L. angustifrons* Rubz., 1974; *L. bekmaniae* Rubz., 1976; *L. borealis* Steiner, 1923; *L. caudate* Gaf., 1982; *L. crassisoma* Rubz., 1977; *L. cryophilic* Rubz., 1967; *L. curvicauda* Daday, 1911; *L. cuspicaudata*, Rubz., 1974; *L. cyclocauda* Rubz., 1976; *L. ensicauda* Dad., 1911; *L. falcate* Rubz., 1973; *L. gracilis* Dad., 1911; *L. lepnevae* Filipjev, 1934; *L. limnetica* Dad., 1911; *L. limnophila* Dad., 1911; *L. longituberculata* Popov, 1978; *L. macronuclei* Rubz., 1967; *L. microcarpa* Rubz. et Ipat., 1975; *L. minutiovis* Rubz., 1977; *L. microtuberculata* Popov, 1978; *L. narvaensis* Rubz., 1973; *L. orbicauda* Rubz., 1973; *L. ovalis* Rubz., 1972; *L. phreatica* Coman, 1961; *L. psychrophila* Rubz., 1976; *L. rotundata* Rubz., 1973; *L. stenocephala* Rubz., 1971; *L. stenoloba* Rubz., 1982; *L. teuissima* Rubz., 1974; *L. zverevae* Rubz., 1971.

В определительную таблицу мы включаем 9 из них: *L. limnobia* Daday, 1911; *L. bathibia* Daday, 1911 (по Steiner, 1919); *L. limnetica* Daday, 1911 (по Steiner, 1919); *L. borealis* Steiner, 1923; *L. fluviatilis* Hagm., 1912; *L. tenuissima* Rubz., 1974; *L. angustifrons* Rubz., 1974; *L. rotundata* Rubz., 1973; *L. cryophilic* Rubz., 1967.

### Определительная таблица видов рода *Limnomermis*

(рис. 5.66; 5.67; 5.68).

- 1(19) Головные папиллы хорошо сформированы, ширококонусовидные.
- 2(8) Ротовая воронка отчётливо выражена.
- 3(4) Амфиды крупные, овально-продолговатые, с небольшим округлым отверстием. Голова закруглённая. Третье колено вагины почти не выражено. Спикула слабоизогнутая, напоминает по форме заострённый клык.

***L. bathibia* (Daday, 1911)(no Steiner, 1919).**

***Хозяин не известен.***

***Швейцария (озеро Нейенбургер).***

- 4(3) Амфиды иной формы.
- 5(6) Амфиды крупные, чашевидные, широко открывающиеся, с высоко поднимающимся зубцом по их верхнему краю. Голова куполообразная. Вагина с хорошо выраженными тремя коленами.

Спикула тонкая, равномерная по толщине, изогнута под прямым углом.

***L. limnetica (Dad., 1911)(no Steiner, 1919).***

***Хозяин не известен.***

***Швейцария (оз. Фирвальдштетское).***

6(5) Амфиды иной формы.

7(8) Амфиды средних размеров, овально вытянутые с небольшим отверстием. Голова треугольная со срезанной вершиной. Вагина цилиндрическая, тонкостенная.

***L. tenuissima Rubzov, 1974.***

***Хозяин не известен.***

***Россия (респ. Коми, р. Уса).***

8(2) Ротовая воронка не выражена.

9(10) Амфиды чашеобразные с широким отверстием. Голова куполообразная асимметричная. Спикула тонкая, удлинённая, крючковидно изогнутая.

***L. borealis Steiner, 1923.***

***Хозяин не известен.***

***Северная Швеция (горные озера).***

10(9) Амфиды иной формы.

11(12) Амфиды крупные шарообразные с небольшим отверстием по центру кармана. Голова закруглённая. Хвост заострённый. Спикула короткая, толстая с закруглением дистального конца.

***L. fluviatilis Hagmeier, 1912.***

***Хозяева: личинки хирономид.***

***Германия (р. Рейн).***

12(11) Амфиды иной формы.

13(14) Амфиды средних размеров; эллипсоидной формы с относительно широким отверстием. Голова постепенно сужающаяся, закруглённая. Вагина цилиндрическая, все три её колена хорошо

выражены. Спикула слабо изогнутая, сужается к дистальному закруглённому концу.

***L. limnobia* Daday, 1911.**

***Хозяин не известен.***

***Швейцария (оз. Фирвальдштетское).***

15(16) Амфиды иной формы.

16(17) Амфиды мелкие, яйцевидные, с поровидным отверстием. Форма головы куполовидная с заметной шейной перетяжкой. Хвостовой конец приострѐнный. Спикула серповидно изогнутая. Вагина цилиндрическая с хорошо выраженными тремя коленами.

***L. angustifrons* Rubz., 1974.**

***Хозяин не известен. Россия (р. Печора).***

17(16) Амфиды иной формы.

18(17) Амфиды очень мелкие, шаровидные, с поровидным отверстием. Голова тупозакруглённая. Хвост тупозакруглённый. Вагина цилиндрическая, дуговидно-изогнутая. Спикула слабо изогнутая, слегка заострѐнная к вершине.

***L. rotundata* Rubz., 1973.**

***Хозяин не известен. Эстония.***

19(1) Головные папиллы иной формы.

20(19) Форма головных папилл пальцевидная с закруглённой вершиной. Амфиды средней величины, округлые, с небольшим отверстием. Головной конец закруглённый. Вагина цилиндрическая, относительно короткая. Спикула тонкая, удлинѐнная (1,8 d основания хвоста).

***L. cryophilic* Rubz., 1967.**

***Хозяин Eusimulium cryophilum* Rubz.**

***Россия (Ленинградская обл., р. Луга).***

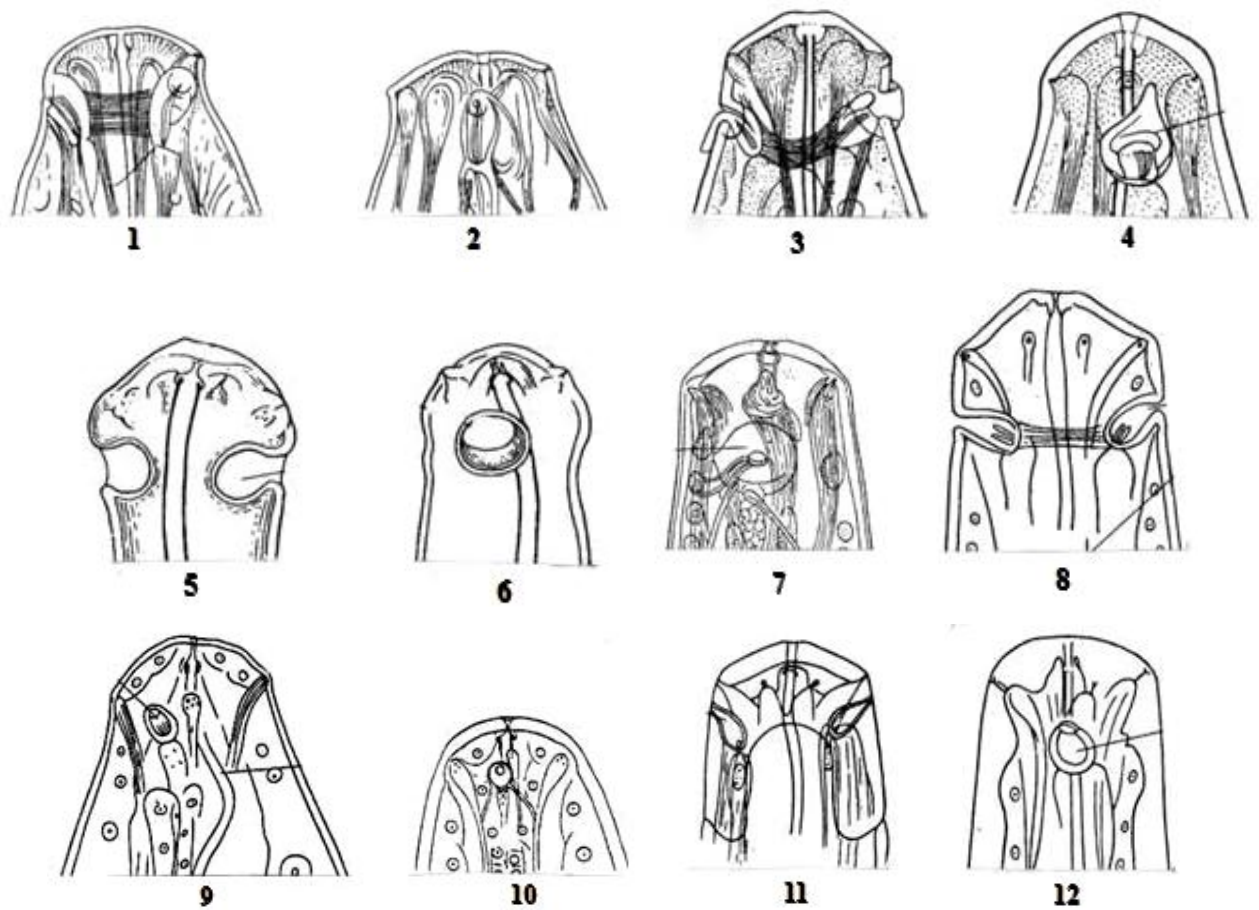


Рис. 5.67. Головные концы видов рода *Limnomermis*:

1, 2 – *L. bathibia* Dad., 1911 (по Steiner, 1919); 3, 4 – *L. limnetica* Dad., 1911 (по Steiner, 1919); 5, 6 – *L. borealis* Steiner, 1923; 7 – *L. fluviatilis* Hagm., 1912; 8 – *L. tenuissima* Rubz., 1974; 9 – *L. angustifrons* Rubz., 1974; 10 – *L. rotundata* Rubz., 1973; 11, 12 – *L. cryophilic* Rubz., 1967.

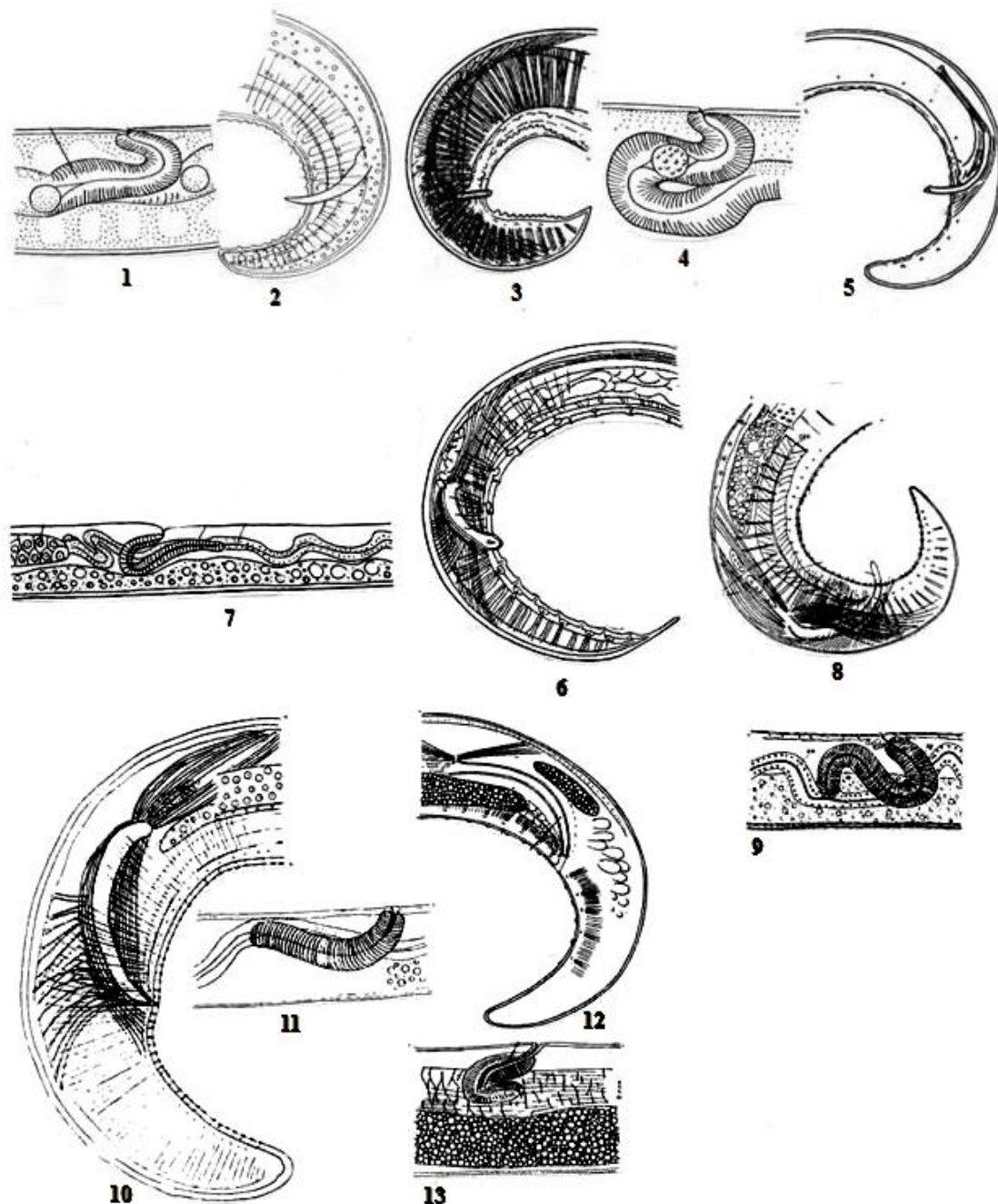


Рис. 5.68. Половая система видов рода *Limnomermis*:

1, 2 – *L. bathibia* Dad., 1911 (по Steiner, 1919); 3, 4 – *L. limnetica* Dad., 1911 (по Steiner, 1919); 5 – *L. borealis* Steiner, 1923; 6 – *L. fluviatilis* Hagm., 1912; 7 – *L. tenuissima* Rubz., 1974; 8, 9 – *L. angustifrons* Rubz., 1974; 10, 11 – *L. rotundata* Rubz., 1973; 12, 13 – *L. cryophilic* Rubz., 1967.

33. Род *Pachymermis* Gafurov, 1990.

*Syn.*: Octomermis Steiner, 1929; Aguamermis Rubzov, 1973.

*Типовой вид* – *Pachymermis kokschiensis* Ipatjeva et Pimenova, 1980 (рис. 5.69).

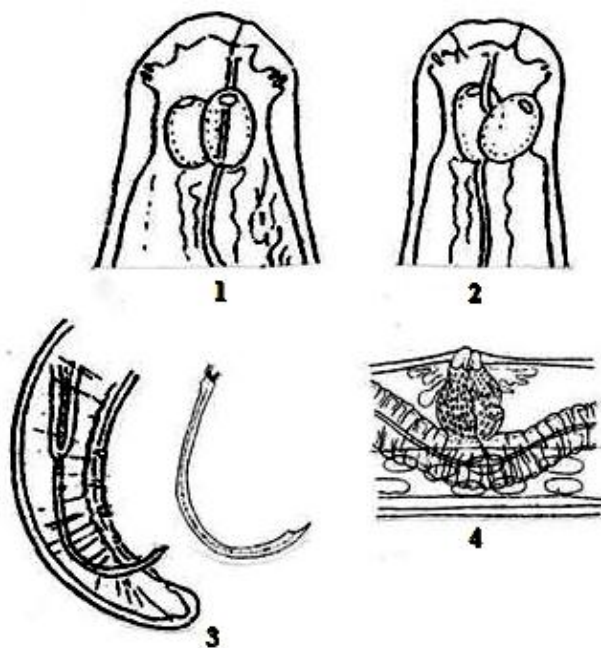


Рис. 5.69. *Pachymermis kokschiensis* Ipat. et Pim., 1980:

1, 2 – передний конец тела; 3 – половая система самца; 4 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров. Голова закруглённая; шейная перетяжка выражена. Рот слегка сдвинут на вентральную сторону. Длина пищевода – менее половины тела. Кутикула без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6; они имеют вид тупозакруглённых бугорков с широким основанием, расположены в один круг. Амфиды крупные, яйцевидные с небольшим (почти поровидным) округлым отверстием, расположены в области шейной перетяжки. Вагина прямая с зауженной головкой и основанием (бочонковидная), губы вульвы хорошо выражены, вульварная щель слегка наклонная. Ветви матки цилиндрические, изогнутые. Спиккулы парные; удлинённые, с приострэнным дистальным концом; по форме напоминают рыболовный крючок. Половые папиллы простираются лишь до уровня корней спиккул. Хвост короткий, несколько суженный, тупозакруглённый.

Развитие связано с пресноводными водоёмами (озёрами). Хозяева не известны. Россия (Горный Алтай).

По совокупности признаков наиболее близок к роду *Psammomermis* Pol., от которого отличается мелкими размерами тела, более коротким пищеводом, яйцевидной формой амфидов с очень мелким отверстием и др.

Кроме типового вида в составе рода числится *P. macrocarpus* Rubzov, 1979.

### 34. Род *Mesomermis* Daday, 1911.

*Син.* *Neomermis* Nickle, 1972; *Dentomermis* Rubzov et Polischuk, 1975.

*Типовой вид:* *Mesomermis zschokkei* Daday, 1911 (рис. 5.70).

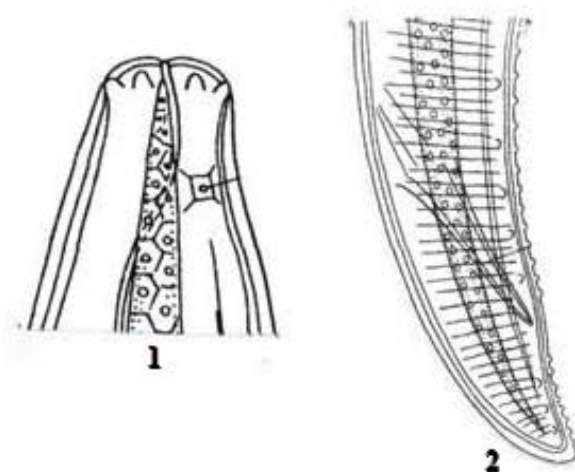


Рис. 5.70. *Mesomermis zschokkei* Daday, 1911 (по Daday, 1911):

1 – головной конец самца; 2 – хвостовой конец тела самца.

*Диагноз рода.* мермитиды относятся к категории мелких (в среднем самцы – около 10 мм; самки – 20 мм). Преобладает белая окраска тела, но возможна от светло-желтовато-коричневой до чёрной. Передний конец тела закруглённый, с выраженной у некоторых видов шейной перетяжкой. Рот конечный. Длина пищевода доходит до  $\frac{1}{3}$  -  $\frac{1}{5}$ , иногда – до  $\frac{1}{2}$  части тела. Кутикула толстая, без выраженной перекрестной волокнистости (у личинок исчерченность кутикулы явственная). Гиподермальных валиков 6. Головных папилл (туберкул) 6; по форме они конусовидные с заострённой или закруглённой вершиной; основание их примерно равно высоте. Головные папиллы расположены в один круг. Амфиды средних размеров или крупные, по форме от круглых до чашевидных, обычно широко открывающиеся;



расположены ниже круга головных папилл (нередко на уровне шейной перетяжки). Вагина короткая, прямая; бочонковидная, грушевидная или слегка вытянутая. Щель вульвы выражено косая, в поперечнике дуговидно изогнутая. Спикул 2, на всём протяжении разделённые, дуговидно изогнутые; основания спикул (корни) несколько утолщены, дистальные концы закруглённые; по длине спикулы в два раза превышают диаметр хвоста. Половые папиллы простираются значительно выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, по длине равен 2 – 3 диаметрам его основания; умеренно заострённый, на конце закруглённый. Хвостовой придаток паразитических личинок удлинённый, часто отпадает (отламывается) при выходе их из хозяев.

*Хозяева* – мошки, реже слепни. Виды рода обнаружены в Европе, Азии, Сев. Америке, Африке.

*История рода и анализ видов.* Род обоснован Дейди (Daday, 1911) по экземпляру самца, обнаруженного проф. Чокеем в пробе донного ила с глубины 50 м озера Фирвальдштетского (Швейцария). Автором поверхностное описание типового вида и нового рода сопровождается схематическими рисунками переднего и заднего концов тела (рис. 4.83), фиксирующими положение отдельных органов, но не отображающими особенностей их строения. На таком же уровне Дейди представлен в качестве нового вида *M. lacustris* (Daday, 1911), что затрудняет их диагностику. В последствии Команом (Coman, 1961), Велчем (Welch, 1962), Рубцовым (1966); Артюховским и Харченко (1971), Поповым (1978) и рядом других авторов описаны новые виды рода, иллюстрируемые тщательно выполненными оригинальными рисунками, что позволило уточнить и дополнить его диагноз. Наибольшее сходство обнаруживается между родами *Mesomermis* Dad., 1911; *Spiculimermis* Art., 1963 и *Abathymermis* Rubz., 1971, среди которых первый отличается проявлением слоя исчерченности кутикулы (особенно у постпаразитических личинок) и явственной косою щелью вульвы.

К настоящему времени род включает более 70-ти наименований видов, из которых 42 вида (около 60%) описаны И.А.Рубцовым: *M. albicans* Rubz., 1966; *M. ammophila* Rubz., 1972 (лич.); *M. arctica* Rubz., 1972 (лич.); *M. adultus* Gaf., 1979; *M. acuta* Coman, 1961; *M. acuticauda* Art. et Khar., 1971; *M. acutata* Rubz., 1973 (лич.); *M. baicalensis* Rubz., 1966 (лич.); *M. bilateralis* Rubz., 1976 (лич.); *M. biseriata* Rubz., 1966 (лич.); *M. bistrata* Rubz., 1966

(лич.); *M. bitruncata* Coman, 1961; *M. brevis* Rubz., 1966 (лич.); *M. canescens* Rubz., 1966 (лич.); *M. camdenensis* Molloy, 1979; *M. caucasica* Rubz., 1972 (лич.); *M. caydata* Rubz. et Kokord., 1973; *M. comosa* Rubz., 1973 (лич.); *M. crassivaginae* Camino, 1985; *M. disimilis* Camino, 1985; *M. crenamphidis* Rubz., 1976 (лич.); *M. ethiopica* Rubz., 1972 (лич.); *M. eurychordata* Rubz., 1973 (лич.); *M. guatemalae* Poinar et Takaoka, 1981; *M. japonicus* Poinar et Saito, 1979; *M. fluminalis* Welch, 1962; *M. Formosa* Coman, 1961; *M. khodzhiken* Gaf. et Lebod., 1988; *M. kondarensis* Gaf., 1979; *M. lacustris* Daday, 1911; *M. latifasciata* Rubz., 1976 (лич.); *M. leptoderos* Mulvey et Nickle, 1978; *M. litoralis* Rubz., 1976 (лич.); *M. longicaudata* Coman, 1961; *M. longicorpus* Rubz., 1972 (лич.); *M. макроамфидис* Coman, 1961; *M. macroforameni* Gaf. et all., 1989; *M. marginulata* Rubz., 1972 (лич.); *M. markevitschi* Rubz. et Blitschuk, 1975; *M. mediterranea* Rubz., 1971 (лич.); *M. melusinae* Rubz., 1966; *M. membranacea* Rubz., 1976 (лич.); *M. minuta* Rubz., 1972; *M. nigra* Rubz., 1972; *M. ochrae* Camino, 1985; *M. odeshti* Gaf., 1979; *M. ornate* Rubz., 1966; *M. охусерса* Steiner, 1929 (лич.); *M. охуасанта* Rubz., 1976 (лич.); *M. pachyderma* Rubz., 1972 (лич.); *M. paradises* Poinar et Hess, 1979; *M. parallela* Rubz., 1972 (лич.); *M. paraornata* Popov, 1978; *M. patrushevae* Rubz., 1972 (лич.); *M. platygonia* Rubz., 1973 (лич.); *M. pollycella* Rubz., 1972 (лич.); *M. prisjaznoi* Rubz., 1972 (лич.); *M. robusta* Gaf. et all., 1989; *M. sibirica* Rubz., 1972 (лич.); *M. simuliae* Muller, 1961; *M. similes* Rubz., 1972 (лич.); *M. subandina* Camino, 1985; *M. sulcata* Rubz., 1976; *M. terminalis* Rubz., 1973 (лич.); *M. travizi* Vargas et all., 1979; *M. tumanensis* Rubz. et Novitzkaja, 1979; *M. vashkovii* Rubz. et Novitz., 1979; *M. vernalis* Rubz., 1966; *M. ventralis* Rubz., 1976 (лич.); *M. welchi* Mulvey et Nickle, 1978; *M. yukovenski* Mul. et Nick., 1978; *M. zschokkei* Daday, 1911. Абсолютное большинство новых видов рода *Mesomermis* описаны И.А.Рубцовым по личинкам; многие виды этого рода описаны только по самцам, что ставит под сомнение их родовую принадлежность.

В определительную таблицу нами помещены следующие 9 видов, имеющие достаточно полное описание, сопровождаемое более или менее информативными рисунками: *M. bitruncata* Coman, 1961; *M. longicaudata* Coman, 1961; *M. fluminalis* Welch, 1962; *M. albicans* Rubzov, 1966; *M. biseriata* Rubzov, 1966; *M. melusinae* Rubzov, 1966; *M. vernalis* Rubzov, 1966; *M. acuticaudata* Art. et Khar., 1971; *M. paraornata* Popov, 1978.

## Определительная таблица видов *Mesomermis*

(рис. 5.70; 5.71; 5.72).

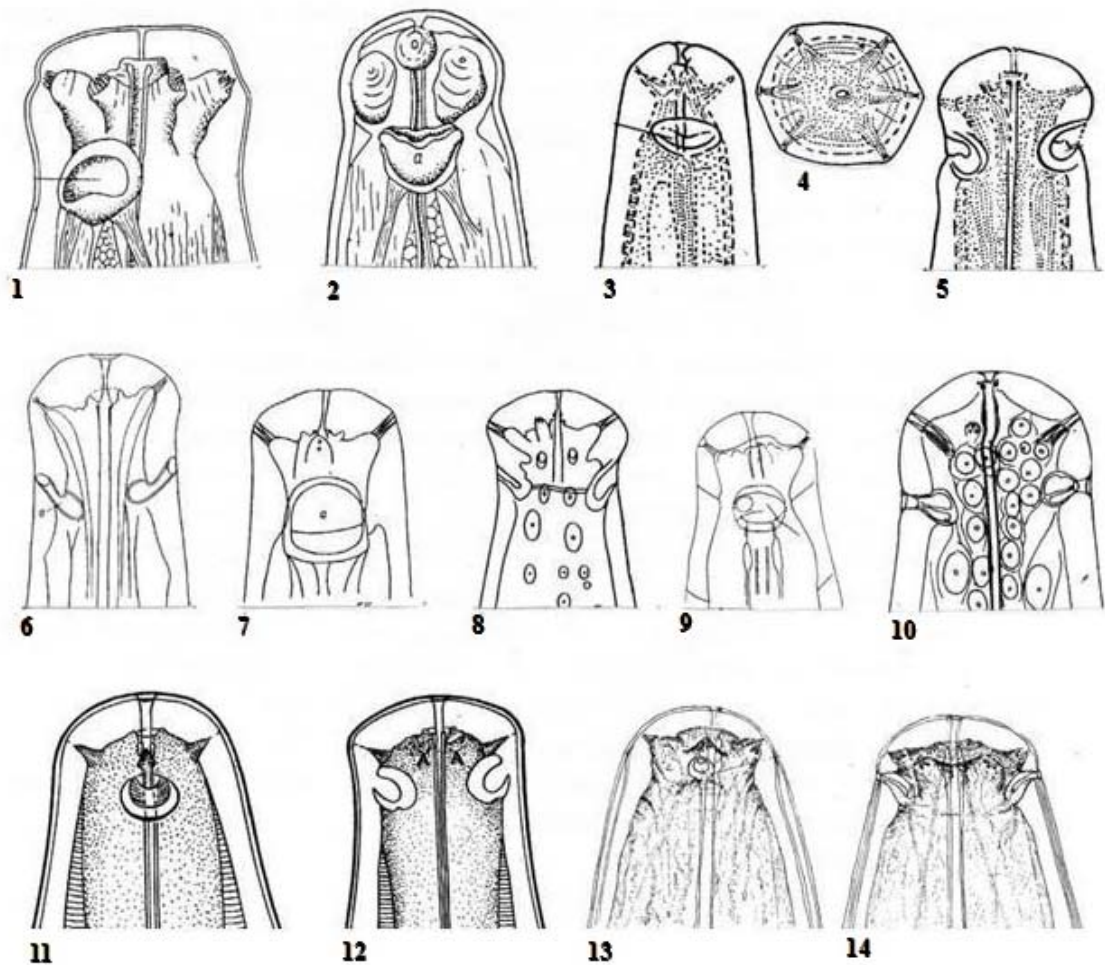


Рис. 5.71. Головные концы видов рода *Mesomermis*:

1 – *M. bitruncata* Coman, 1961; 2 – *M. longicaudata* Coman, 1961; 3, 4, 5 – *M. flumenalis* Welch, 1962; 6 – *M. albicans* Rubzov, 1966; 7, 8 – *M. biseriata* Rubzov, 1966; 9 – *M. melusinae* Rubzov, 1966; 10 – *M. vernalis* Rubzov, 1966; 11, 12 – *M. acuticaudata* Art. et Khar., 1971; 13, 14 – *V. paraornata* Popov, 1978.

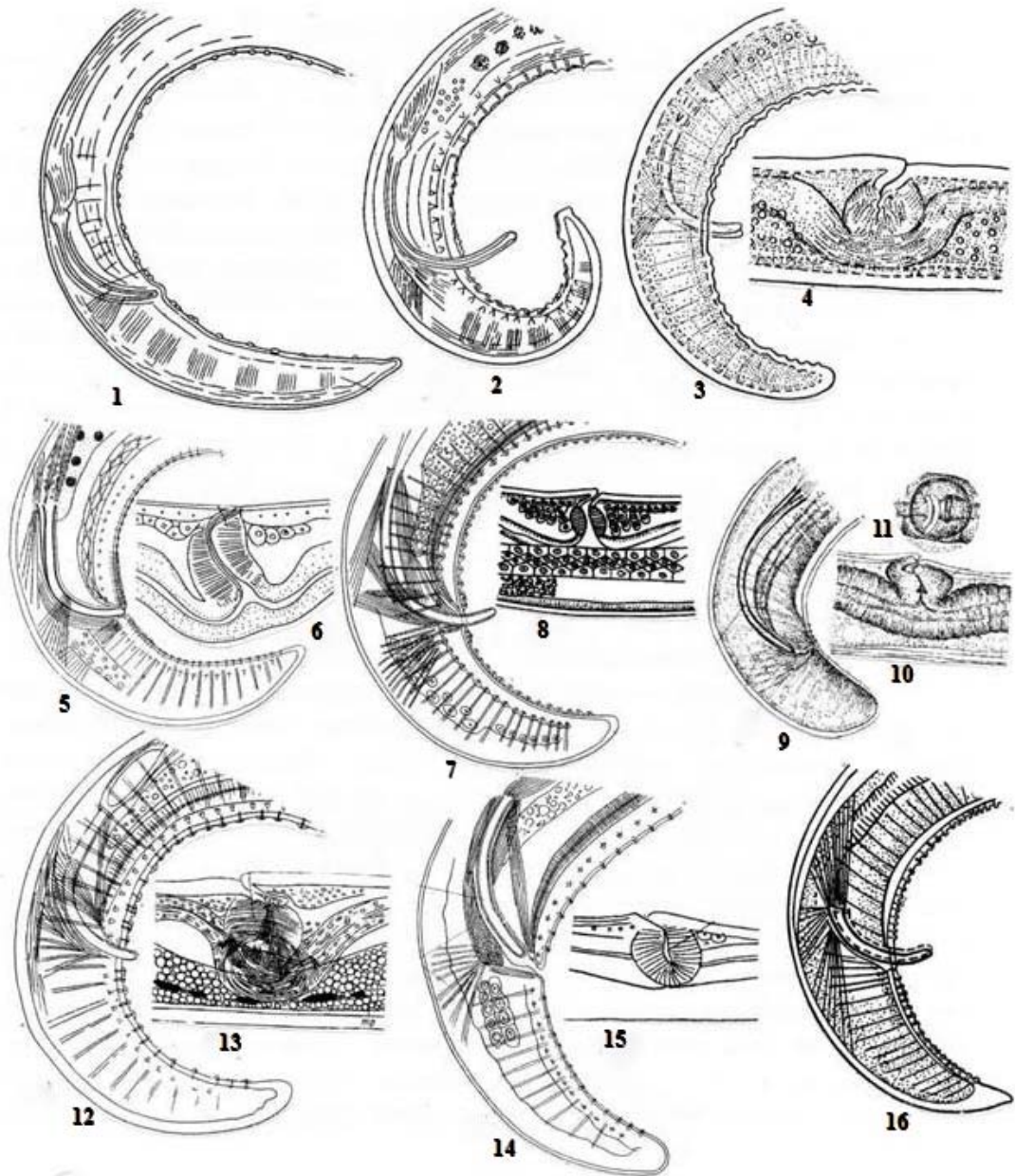


Рис. 5.72. Половая система видов *Mesomermis*:

1 – *M. longicaudata* Coman, 1961 (самец); 2 – *M. bitruncata* Coman, 1961 (самец); 3, 4 – *M. flumenalis* Welch, 1962 (самец, самка); 5, 6 – *M. albicans* Rubzov, 1966 (самец, самка); 7, 8 – *M. biseriata* Rubz., 1966 (самец, самка); 9, 10 – *M. acuticauda* Popov, 1978 (самец, самка); 12, 13 – *M. melusinae* Rubz., (самец, самка); 14, 15 – *M. vernalis* Rubz., 1966 (самец, самка); 16 – *M. acuticauda* Popov, 1978.

- 1(4) Амфиды средних размеров, расположены непосредственно под кругом головных туберкул.
- 2(3) Амфиды округлые с поровидным отверстием; головные туберкулы массивные, выражено закруглённые.  
***M. paraornata* Popov, 1978.**  
**Хозяин не известен.**  
**Украина (Днепропетровская обл., пойма р. Днепр).**
- 3(2) Амфиды округлые, но с более широким отверстием (около половины их наибольшего диаметра). Головные туберкулы несколько вытянутые, с заострённой вершиной.  
***M. acuticaudata* Art. et Khar., 1971.**  
**Хозяин не известен.**  
**Россия (Воронежская обл., пойма р. Хопёр).**
- 4(1) Амфиды крупные, расположены на уровне шейной перетяжки.
- 5(9) Амфиды чашеобразные, широко открывающиеся.
- 6(7) Головные туберкулы лепёшковидные (с широким основанием).  
***M. longicaudata* Coman, 1961.**  
**Хозяин не известен. Румыния.**
- 7(8) Головные туберкулы пальцевидные, приострённые.  
***M. flumenalis* Welch, 1962.**  
**Хозяин: личинки *Simulium venustum* Say.**  
**Канада (штат Онтарио).**
- 8(9) Головные туберкулы тупозакруглённые, с большим количеством сенсилл.  
***M. bitruncata* Coman, 1961.**  
**Хозяин не известен. Румыния.**
- 9(5) Амфиды иной формы.
- 10(11) Амфиды карманообразные. Головные туберкулы закруглены (с тремя сенсиллами).  
***M. biseriata* Rubzov, 1966.**  
**Хозяин: личинки: *Simulium morsitans* Edw.**  
**Россия (реки и их притоки Ленинградской обл.).**

- 11(10) Амфиды иной формы.  
 12(16) Амфиды колбовидные.  
 13(14) Ротовая трубка удлинённая.

*M. albicans Rubzov, 1966.*

*Хозяин: личинки мошек. Россия (Ленинградская обл.).*

- 14(15) Ротовая трубка короткая.

*M. vernalis Rubzov, 1966.*

*Хозяин: личинки мошек. Россия (Ленинградская обл.).*

- 16(12) Амфиды иной формы.

- 17(16) Амфиды округлые с поровидным отверстием.

*M. melusinae Rubzov, 1966.*

*Хозяин: личинки мошек.*

*Россия (Ленинградская обл., республика Коми, Байкал).*

### 35. Род *Lanceimermis Artyukhovsky, 1969.*

*Син.* *Gastromermis* Mycoletzky, 1923; *Limnomermis* Daday, 1911;  
*Paramermis* Linstow, 1898.

*Типовой вид:* *L. prolata* Coman, 1961 (рис. 5.73).

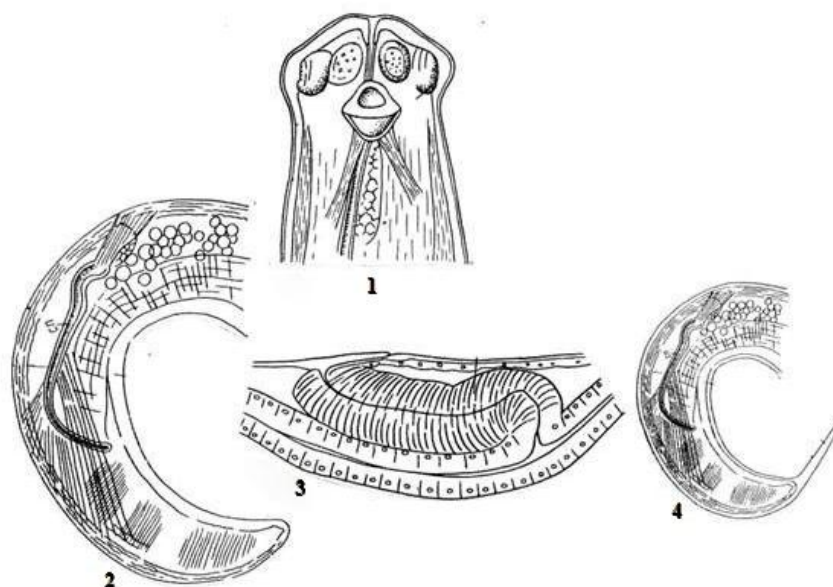


Рис. 5.73. *L. prolata* Coman, 1961:

1 – передний (головной) конец тела; 2, 4 – половая система самца; 3 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких и средних размеров. Окраска тела от бело-розоватой до светло-желтоватой. Передний конец тела закруглённый, часто с выраженной шейной перетяжкой. Рот почти конечный, обычно незначительно сдвинут на вентральную сторону. Ротовая воронка у большинства видов хорошо выражена. Пищевод не достигает середины тела. Кутикула тонкая, без волокнистой исчерченности. Гиподермальных валиков перед нервным кольцом 8, посреди тела различается 6. Головных папилл – 6; обычно они хорошо выражены, конусовидной формы с широким основанием. Амфиды большие или средних размеров; характерна для них чашевидная форма, приближающаяся к пиалообразной (ширина больше глубины). Расположены амфиды преимущественно на уровне шейной перетяжки, реже в кругу головных папилл. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, с длинным 2-м и короткими 1-м и 3-м коленами. Вульварная щель косая или наклонённая. Ветви матки длинные, цилиндрические, почти равные по толщине с вагиной. Спикула одна, по длине не достигает 2-х диаметров тела в области клоаки. По форме преобладают спикулы скобкообразные и дугообразные, корни их расширены, дистальные концы закруглены и несколько утолщены (с пузыревидными вздутиями). Половые папиллы простираются выше уровня корня спикулы. Хвост слегка приострён, с закругленным концом. Личинки имеют средней длины остроконический хвостовой придаток. Развиваются в воде.

*Хозяева:* личинки хирономид.

От видов рода *Gastromermis* Mic. отличаются почти коническим, слабо сдвинутым вентрально ртом; крупными пиалообразными или овальными амфидами; скобковидно загнутой вершинной частью спикулы со вздутым кончиком; длинным вторым и коротким первым и третьим коленами вагины и частичной редукцией субдорсальных гиподермальных валиков.

*История рода и анализ видов.* Род *Lanceimermis* выделен из рода *Gastromermis* в качестве самостоятельного А.К.Артюховским в 1969 году на основе совокупности выше приведенных признаков. К настоящему времени в составе рода И.А.Рубцов (1974) числит 23 вида, а А.К.Гафуров (1997) – 20 видов: *L. prolata* Coman, 1961; *L. alimovi* Rubz., 1979; *L. austriaca* Mic., 1914; *L. cephalomyrmecida* Stein., 1923; *L. cylindrica* Rubz., 1979; *L. exilis* Rubz., 1971; *L. gastrolonga* Gaf., 1981; *L. lanceicapita* Rubz., 1967; *L. longa* Rubz., 1982; *L. oligoamphidis* Rubz., 1973; *L. pusilla* Rubz., 1972; *L. scapoidea* Rubzov, 1972; *L. schlitzensis* Kais. et Schwank., 1985; *L. trachelata* Stein., 1929; *L. unica*

Rubz., 1974; *L. zschokkei* Schms., 1914; *L. baikalensis* Rubz., 1976; *L. fontinalis* Rubz., 1982; *L. jaskilkuiensis* Rubz. et Gaf., 1977; *L. minuta* Rubz., 1979 (последние 4 вида описаны только по личинкам).

В определительную таблицу мы нашли возможность включить только 10 следующих видов: *L. austriaca* Mic., 1914; *L. cephalomycecida* Stein., 1923; *L. euvaginata* Stein., 1926; *L. lanceicapita* Rubz., 1967; *L. phreatica* Com., 1961; *L. prolata* Com., 1961; *L. serbani* Com., 1961; *L. trachelata* Stein., 1929; *L. zschokkei* Schmas., 1914; *L. gastrolonge* Gaf., 1981.

### Определительная таблица видов *Lanceimermis*

(рис. 5.73; 5.74; 5.75).

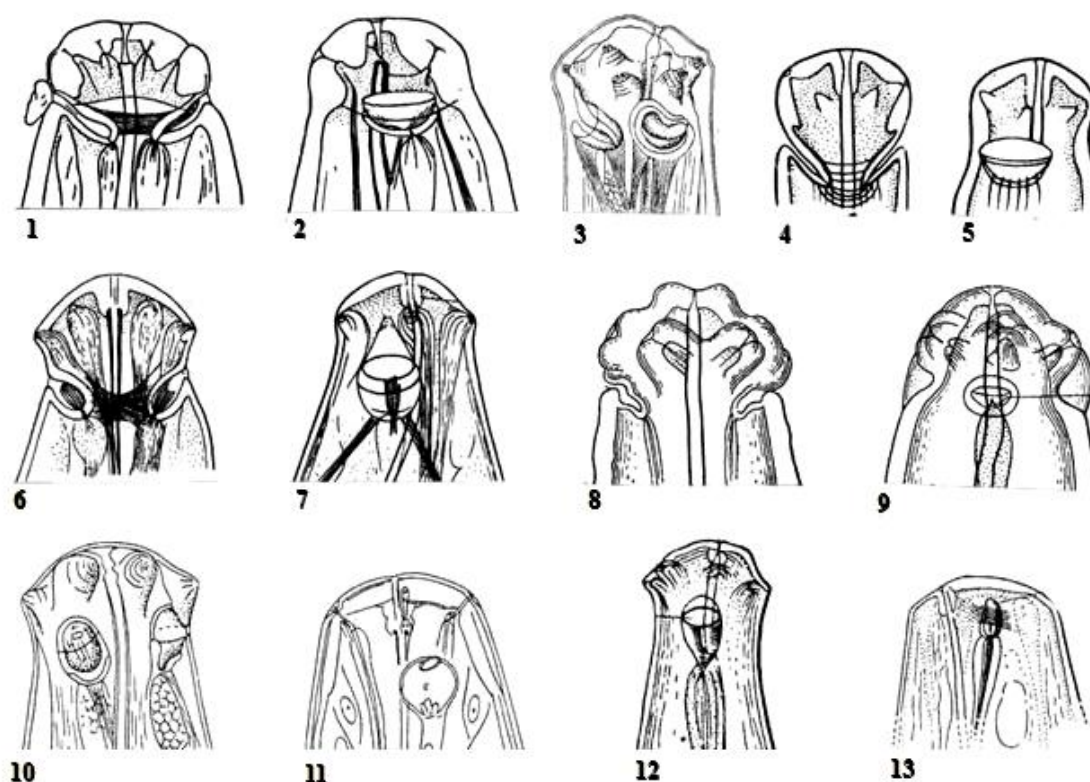


Рис. 5.74. Передние концы тела видов рода *Lanceimermis*:

1, 2 – *L. austriaca* Micoletzky, 1914; 3 – *L. serbani* Coman, 1961; 4, 5 – *L. gastrolonge* Gafurov, 1981; 6, 7 – *L. zschokkei* Schmassman, 1914; 8, 9 – *L. cephalomycecida* Steiner, 1923; 10 – *L. phreatica* Coman, 1961; 11 – *L. lanceicapita* Rubzov, 1967; 12 – *L. trachelata* Steiner, 1929; 13 – *L. euvaginata* Steiner, 1932.



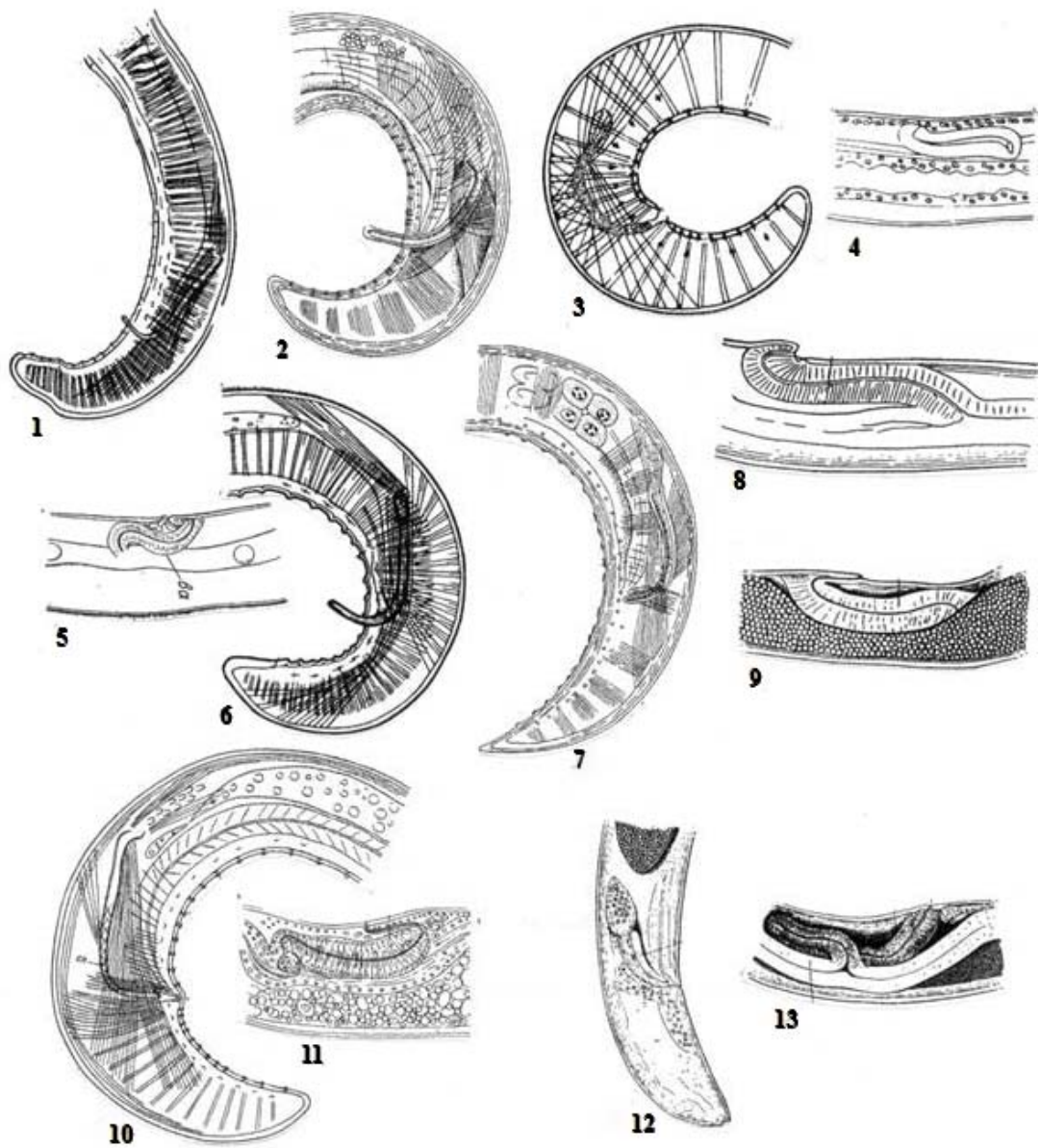


Рис. 5.75. Половая система видов рода *Lanceimermis*:

1 – *L. austriaca* Micol., 1914; 2 – *L. serbani* Stein., 1923; 3, 4 – *L. gastrolonge* Gaf., 1981; 5, 6 – *L. zschokkei* Schmassman, 1914; 7 – *L. phreatica* Coman, 1961; 8 – *L. cephalomyrmecida* Steiner, 1923; 9 – *L. trachelata* Steiner, 1929; 10, 11 – *L. lanceicapita* Rubzov, 1967; 12, 13 – *L. euvaginata* Steiner, 1932.

- 1(16) Ротовое отверстие терминальное или слегка смещено на вентральную сторону.
- 2(12) Ротовая воронка выражена.
- 3(4) Амфиды пиалообразные, крупные; амфидальное отверстие широкое.

***L. gastrolonge Gafurov, 1981.***

***Хозяева: личинки хирономид. Таджикистан.***

- 4(3) Амфиды иной формы.
- 5(6) Амфиды бокаловидные, крупные; амфидальное отверстие широкое.

***L. zschokkei Schmas., 1914.***

***Хозяин не известен.***

***Швейцария (крупные и глубоководные озера).***

- 6(5) Амфиды иной формы.
- 7(6) Амфиды овально-округлые; амфидальное отверстие узкое.

***L. lanceicapita Rubz., 1967.***

***Хозяева: личинки хирономид.***

***Россия (Ленинградская обл., р. Луга).***

- 8(7) Амфиды иной формы.
- 9(8) Амфиды вытянуто-овальные с широким отверстием.

***L. trachelata Steiner, 1929.***

***Хозяин не известен.***

***Россия (бассейн реки Кама).***

- 10(9) Амфиды иной формы.
- 11(10) Карман амфидов ромбической формы с округло-треугольным отверстием.

***L. prolata Coman, 1961.***

***Хозяин не известен. Румыния.***

- 12(2) Ротовая воронка не выражена.
- 13(14) Амфиды крупные, пиаловидные с широким отверстием.  
*L. austriaca Micoletzky, 1914.*  
*Хозяин не известен. Австрия (оз. Люцерн).*
- 14(13) Амфиды иной формы.
- 15(14) Амфиды плоскочашевидные, толстостенные. Голова бугристая.  
*L. cephalomyrmecida Steiner, 1923.*  
*Хозяин не известен. Швейцария (глубоководные озёра).*
- 16(1) Ротовое отверстие смещено на вентральную сторону не более  $\frac{1}{2}$  радиуса окружности по папиллам.
- 17(21) Ротовая воронка не выражена.
- 18(19) Амфиды крупные округло-чашевидные с вогнутым передним краем, толстостенные.  
*L. serbani Coman, 1961.*  
*Хозяин не известен. Румыния.*
- 19(18) Амфиды иной формы.
- 20(19) Амфиды овальные крупные с узким отверстием.  
*L. phreatica Coman, 1961.*  
*Хозяин не известен. Румыния.*
- 21(17) Ротовая воронка имеется.
- 22(21) Амфиды средних размеров, овально-грушевидные, расположены в кругу головных папилл.  
*L. euvaginata Steiner, 1923.*  
*Хозяева: личинки хирономид.*  
*Россия (Новая Земля, бассейн реки Кама).*

36. Род *Brevimermis Rubzov, 1972* (рис. 5.76).

*Син. Gastromermis Micoletzky, 1923.*

*Типовой вид: Mermis rosea Hagmeier, 1912.*

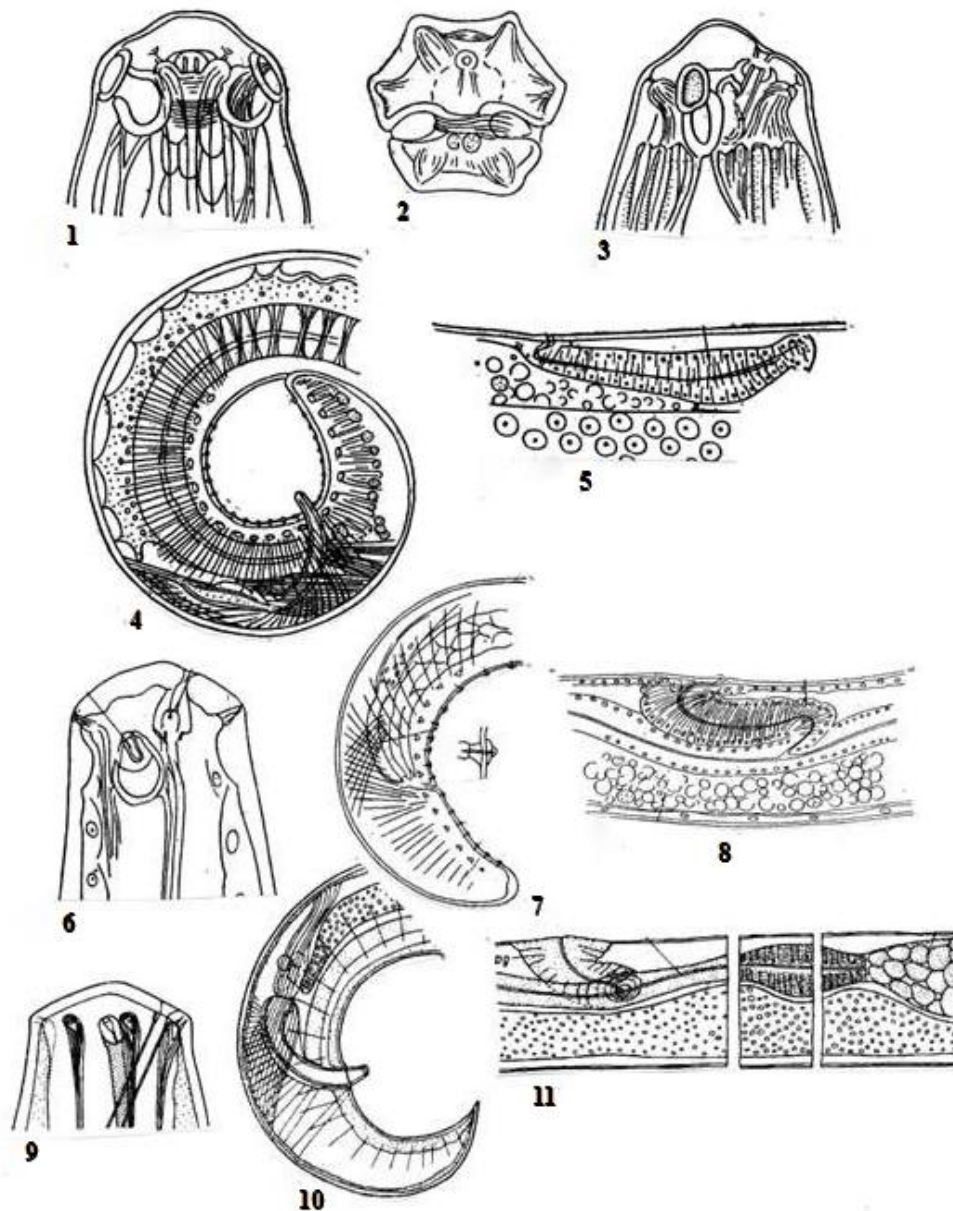


Рис. 5.76. Виды рода *Brevimermis*:

1 – 5 – *B. rosea* Hagm., 1912 (по: Hagm., 1912; Рубцову, 1974); 6 – 8 – *B. pararosea* Rubz., 1974 (по Рубцову, 1974); 9 – 11 – *B. itascensis* Johnson, 1965 (по Johnson, 1965).

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (4 – 9 мм). Окраска тела от белой до розовой. Вершина переднего (головного) конца тела закруглённая, куполовидная. Рот сдвинут на вентральную сторону примерно на  $\frac{1}{2}$  (иногда более  $\frac{1}{2}$ ) радиуса от центра переднего края головы до окружности по папиллам. Ротовая трубка окаймлена выраженной ротовой воронкой. Длина пищевода около  $\frac{1}{2}$  длины тела. Кутикула средней толщины

без видимой волокнистости. Гиподермальных валиков 8. Головных папилл 6; они расположены в один круг, хорошо выражены, имеют форму бугров с закруглённой вершиной и широким основанием. Амфиды крупные, колбовидные или грушевидные, с округлым входным отверстием, которое открывается на уровне головных папилл. Вагина S-образная, имеет тенденцию к расширению головки. Крылья матки относительно узкие с расширением на границе с яйцеводами. Спикула одна, дуговидно изогнутая, с закруглённым дистальным концом. Спикула короткая (примерно равна диаметру хвоста (диаметр тела у ануса). Половые папиллы поднимаются несколько выше уровня корней спикул. Хвост короткий (незначительно превосходит диаметр его основания); вершина хвоста закруглённая или приострённая. Свободно живущие паразитические личинки имеют длинный хвостовой придаток, заострённый к вершине, иногда почти в 2 раза превосходящий длину самого хвоста. Развиваются в воде.

*Хозяева* – личинки хирономид.

Отличается от *Gastromermis* несколько более крупными амфидами, относительно длинной (до  $\frac{1}{2}$  длины тела) трубкой пищевода и короткой, с закруглённым дистальным концом, дуговидно изогнутой спикулой.

*История рода и анализ видов.* Род основан И.А. Рубцовым в 1972 году, который на основе выше отмеченных признаков возвёл подрод *Brevimermis* (род *Gastromermis*) в ранг самостоятельного. А.К.Гафуров (1997) в составе рода числит 22 вида: *B. acutiuscula* Rubz., 1977; *B. albicola* Steiner, 1918; *B. anthracini* Kaiser et al., 1987; *B. brevicaudata* Art. et Kis., 1975; *B. conopophaga* Poinar, 1968; *B. floridensis* Johnson, 1965; *B. gastrofaga* Rubz., 1977; *B. itascensis* Johnson, 1965; *B. muticata* Rubz., 1976; *B. obovata* Rubz., 1972; *B. orthocauda* Rubz., 1981; *B. orthovaginata* Rubz., 1973; *B. pachycauda* Rubz., 1973; *B. pararosea* Rubz., 1974; *B. paraguatilis* Rubz., 1972; *B. potamophila* Steiner, 1929; *B. pseudorosea* Rubz., 1973; *B. serbani* Coman, 1961; *B. tchaunensis* Vosylite, 1987; *B. trachytubus* Rubz., 1981; *B. zelenetskoensis* Rubzov, 1976. Описание многих названных видов выполнено по личинкам или единственным экземплярам одного пола, что затрудняет их диагностику. В определительную таблицу рода мы помещаем следующие три вида, имеющих всю совокупность признаков их родовой принадлежности.

#### **Определительная таблица видов рода *Brevimermis* (рис. 5.76).**

1(4) Амфиды крупные. Хвостовой конец тела закруглённый.

- 2(3) Форма амфидов колбовидная. Вагина неравномерная по толщине (с утолщением посередине).

*B. rosea* Hagm., 1912.

*Хозяин не известен. Германия (р. Рейн).*

- 3(2) Форма амфидов овально грушевидная. Вагина плавно утолщается к своей вершине. Щель вульвы выражено косая.

*B. pararosea* Rubz., 1974.

*Хозяева: личинки хирономид.*

*Россия (Ленинградская обл., р. Луга).*

- 4(1) Амфиды средних размеров, бочонковидные. Вагина резко утолщается к своей вершине. Щель вульвы прямая.

*B. itascensis* Johnson, 1965.

*Син. Hydromermis itascensis* Johnson, 1965.

*Хозяин: имаго Glyptotendipes lobiferus.*

*США (шт. Миннесота, оз. Итаска).*

### 37. Род *Discomermis* Coman, 1969.

*Типовой вид* – *Discomermis motasi* Com., 1969 (рис. 5.77).

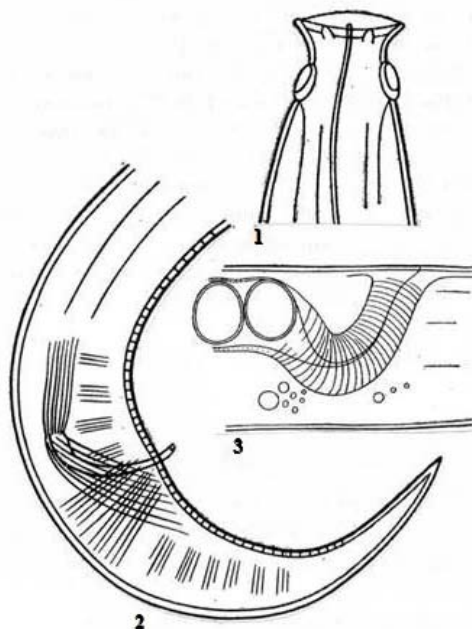


Рис. 5.77. *Discomermis motasi* (по Coman, 1969):

1 – передний конец тела; 2 – половая система самца; 3 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров. Головная капсула по переднему краю сильно расширена, прямо срезана, образуя форму диска, который спереди внутрь слегка вогнут. Рот конечный (расположен в центре диска). Кутикула тонкая, без слоя перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. По краям диска 6 групп сенсилл, соответствующих по своему положению головным папиллам. Шейная перетяжка выражена. Амфиды округлые, с небольшими округлыми же отверстиями. Вагина цилиндрическая с несколько расширенной головкой; S-образно изогнутая, сравнительно короткая. Спикулы парные, короткие, дуговидные. Половые папиллы простираются много выше уровня корней спикул. Хвост длинный, заострённый. Хозяин не известен.

Известен один типовой вид, обнаружен в пещерах (Румыния).

### 38. Род *Isthmusimermis* Gafurov, 1980.

*Син.*: *Mermis* Dujardin, 1842; *Abathymermis* Rubzov, 1971.

*Типовой вид* – *Isthmusimermis rubzovi* Gafurov, 1980 (рис. 5.78).

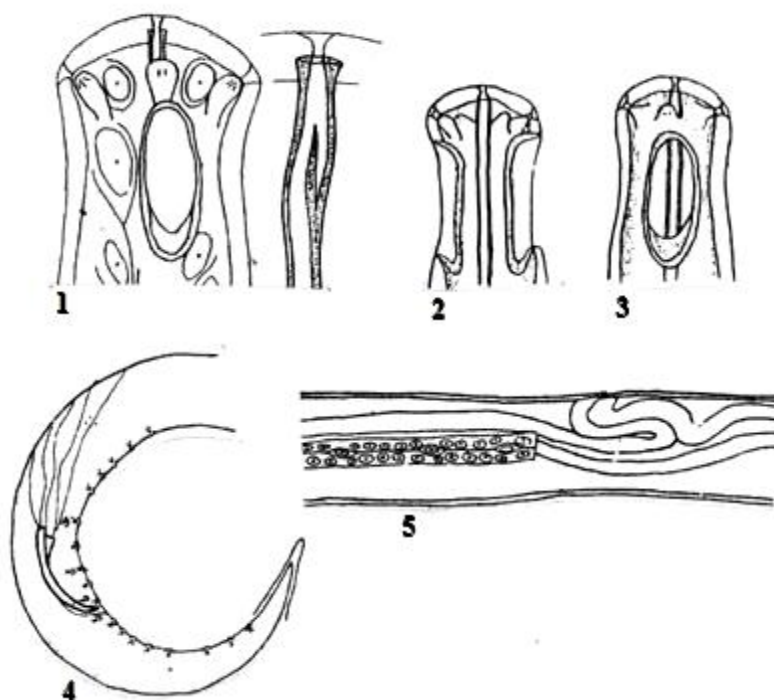


Рис. 5.78. *Isthmusimermis rubzovi* (По: Gafurov, 1980):

1, 2, 3 – передний конец тела; 4 – половая система самца; 5 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров. Голова с явственной шейной перетяжкой. Рот конечный. Длина пищевода около  $\frac{1}{3}$  тела. Кутикула тонкая, без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6. Амфиды очень крупные, в виде вертикально вытянутого овала; амфидальное отверстие повторяет форму самого органа и составляет почти  $\frac{2}{3}$  его длины, следовательно, собственно карман амфида очень мелкий. Вагина короткая, цилиндрическая, S-образно изогнутая. Спикулы парные, палочковидные, короткие. Половые папиллы простираются выше уровня корней спикул. Хвост длинный, заострённый. Хвостовой придаток постпаразитической личинки небольшой.

*Хозяева* – хирономиды.

По совокупности признаков род близок к *Quadrimermis* Coman, от которого отличается 6-ю гиподермальными валиками, формой и размерами амфидов.

В составе рода 3 вида: *I. rubzovi* Gaf., 1980; *I. vanohi* Gaf., 1980; *I. spiculi* Gaf., 1980. Распространены в водоёмах Таджикистана.

### 39. Род *Quadrimermis* Coman, 1961 (рис. 5.79).

*Типовой вид* – *Quadrimermis coramnica* Coman, 1961.

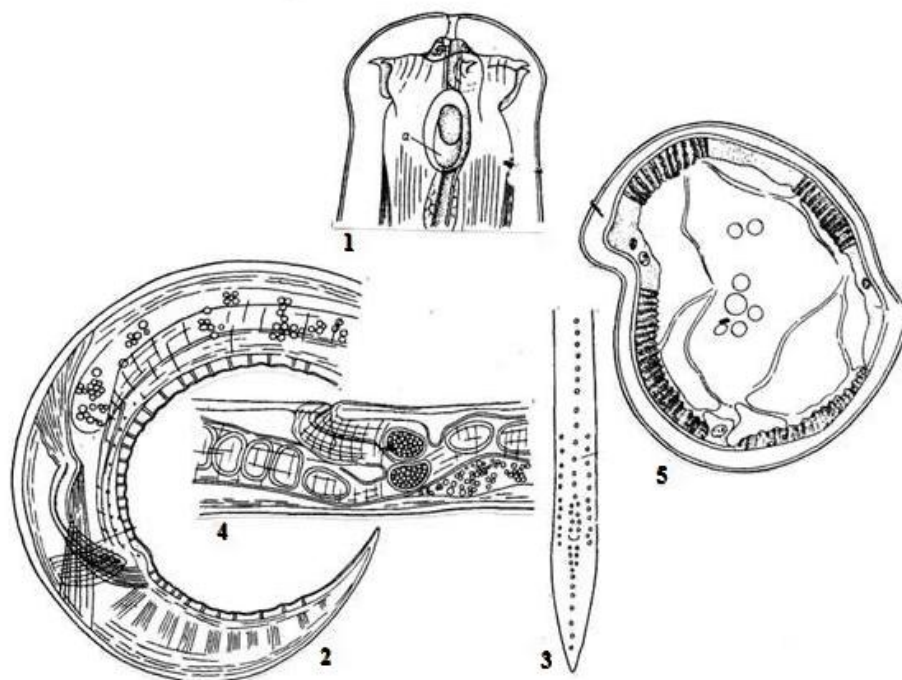


Рис. 5.79. *Quadrimermis coramnica* Coman, 1961:

1 – передний конец тела; 2, 3 – половая система самца; 4 – половая система самки; 5 – поперечный срез тела.



*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (11 – 20 мм). Голова тупозакруглённая, гомоцефальная, отделена шейной перетяжкой. Длина пищевода не выявлена. Кутикула тонкая, без слоя перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 4: дорсальный, вентральный и 2 латеральных. Головных папилл 6, расположены они на одном уровне; по форме напоминают закруглённые бугры с широким основанием. Амфиды относительно крупные, вытянуто овальные, толстостенные, с овальным отверстием, равным по диаметру внутренней полости их кармана; расположены и открываются позади головных папилл на уровне шейной перетяжки. Вагина короткая, S-образно изогнутая; щель вульвы наклонённая. Крылья матки узкие. Спикулы парные, отдельные на всём протяжении, дуговидные, с закруглёнными дистальными концами; несколько удлинённые, равные 1,7 диаметрам основания хвоста. Половые папиллы простираются значительно выше уровня корней спикул; концентрируются вокруг клоаки, где образуют полных 3 ряда (средний – двойной), вверх и вниз от клоаки – однорядные. Хвост длинный (около 3-х диаметров его основания), заострённый. Обитатели текучих водоёмов. Румыния. Хозяева не известны.

Отличается от всех других родов наличием только 4-х гиподермальных валиков. По большинству других признаков наиболее близок к *Discomermis Coman*, 1969 и *Isthmusimermis Gafurov*, 1980.

*История рода и анализ видов.* Род основан Команом (Coman, 1961) для видов с 4-мя гиподермальными валиками. Второй вид рода – *Q. crisensis* Coman, 1961 отличается от типового только количеством половых папилл в рядах. Причисляемые к этому роду *Q. virtsjarvi* Rubzov, 1979 (2 самки) и *Q. pikkjarvensis* Rubzov, 1979 (1 самец) описаны по личинкам. Неясное положение имеет и *Q. lovatensis* Rubzov, 1979 (2 самца).

#### 40. Род *Amphidomermis Filipjev*, 1934.

*Типовой вид:* *Amphidomermis tenuis* Hagmeier, 1912 (рис. 5.80).

*Синоним:* *Mermis tenuis* Hagm., 1912; *Filipjevimermis tenuis* (Hagm.) Pologenzev et Artyukhovsky, 1958.

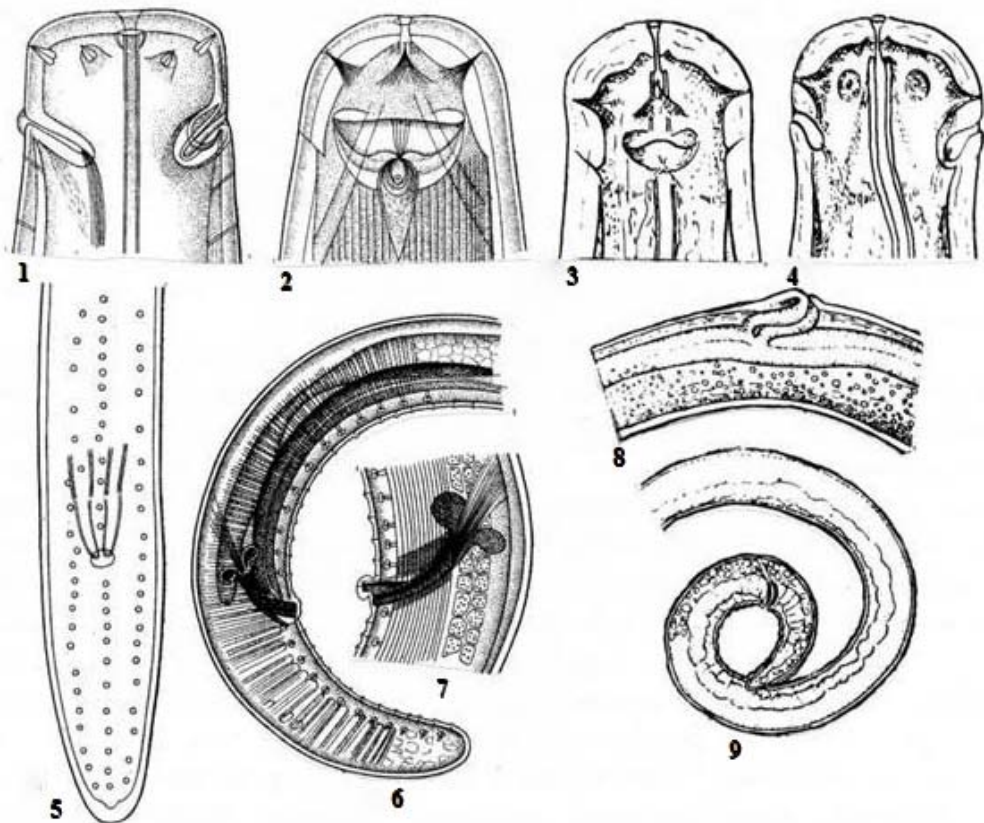


Рис. 5.80. Виды рода *Amphidomermis*:

1, 2, 5, 6, 7 – *Amphidomermis tenuis* Hagm. (по Hagmeier, 1912); 3, 4, 8, 9 – *Amphidomermis pologenzevi* Ipatjeva (по Ипатьевой, 1963).

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров с округлой головой. Ротовое отверстие терминальное. Ротовая трубка длинная. Околоротовая воронка не глубокая. Дистальный конец пищевода может заходить внутрь околоротовой воронки, но не выступает за пределы внутренней головной капсулы. Кутикула толстая, с незаметным слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, они мелкие, имеют форму конуса с остроконечной вершиной, расположены в один круг. Амфиды крупные, толстостенные. При латеральном положении мермитиды, благодаря широкому амфидальному отверстию, имеют форму чаши (пиалы); при медиальном положении – вид вытянутых полостей, глубоко вдающихся внутрь тела. Открываются амфиды ниже круга головных папилл, почти на уровне шейного сужения. Вагина короткая, S-образная, со слабо выраженными коленами. Вульва имеет вид косой щели, с сильно развитыми вульварными губами. Спикулы парные, слегка изогнутые, короткие (длина не превышает диаметра тела мермитиды у клоаки). Половые папиллы расположены в три одиночных ряда, простирающихся далеко выше уровня

корней спикул. Хвост конусовидный с закруглением на конце, длинный (хвостовой коэффициент превышает 2,0).

*История рода и анализ видов.* Род образован И.Н. Филиппьевым в 1934 г. Автор не дал родового диагноза *Amphidomermis*, поместив его в определительную таблицу со следующими признаками: ротовое отверстие терминальное, перекрещивающиеся волокна в кутикуле отсутствуют, головных папилл 6, амфиды крупные, вагина короткая, спикулы парные. А.К. Артюховский (1990) в состав рода перевёл *Filipjevimermis pologenzevi* Ipat., 1963, и на основании имеющихся у него сборов этого вида, паразитирующего в личинках восточного майского хруща, дополнил диагноз рода *Amphidomermis*.

**Определительная таблица видов *Amphidomermis* (рис. 5.80).**

- 1(2) Кутикулярные протоки соматических сенсилл у шейного сужения имеются. Спикулы длиной 0,048 – 0,066 мм, у их основания имеются округлые железистые клетки.

*A. tenuis* Hagm., 1912.

**Синоним: *Mermis tenuis* Hagm., 1912;**

***Filipjevimermis tenuis* (Hagm.) Pol. et Art., 1958.**

**Средняя Европа.**

- 2(1) Кутикулярные протоки соматических сенсилл у шейного сужения и округлые железистые клетки у основания спикул отсутствуют. Спикулы длиной 0,076 мм.

*A. pologenzevi* Ipatjeva, 1963.

**Синоним: *Filipjevimermis pologenzevi* Ipat., 1963.**

**Хозяин: личинки *Melolontha hippocastani* F.**

**Россия (Брянская и Воронежская области).**

**41. Род *Ipatjevimermis Muchamedzjanovae*, 1980.**

*Типовой вид: Ipatjevimermis macroamphidis* Much., 1980 (рис. 5.81).

*Диагноз рода.* Мермитиды средних размеров (35,0 – 42,9 мм). Ротовое отверстие терминальное. Ротовая трубка длинная, проходит через кутикулу головы. Дистальный конец пищевода не выходит за пределы внутренней головной капсулы, его кутикулярные стенки на вершине утолщены. Длина

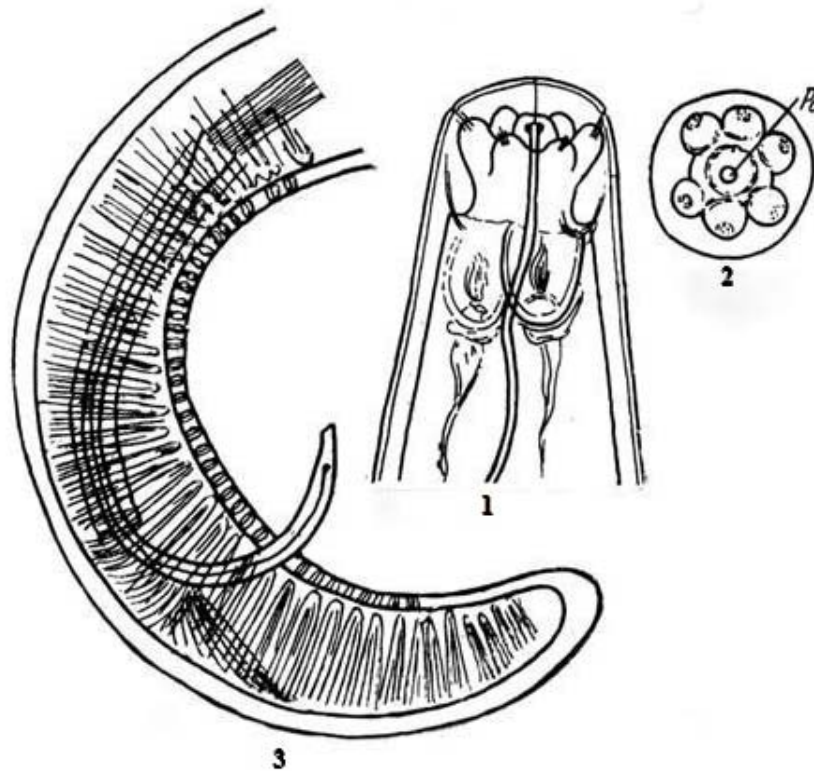


Рис. 5.81. *Ipatjevimermis macroamphidis* Much., 1980:

1 – головной конец тела самца; 2 – апикальный срез головы; 3 – хвостовой конец тела самца.

пищевода составляет около половины длины тела. Кутикула тонкая с неясно выраженным слоем перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 4. Головных папилл 6, их форма округлая, расположение в один круг. Амфиды крупные, стакановидной формы, амфидальное отверстие широкое (равно наибольшему диаметру амфид). Расположены амфиды ниже шейной перетяжки, а раскрываются под её основанием. Вагина S-образно изогнутая, её тело выражено утолщено кпереди, первое и третье колена короткие, положение компактное. Щель вульвы косая. Диаметр ветвей матки уступает среднему диаметру вагины. Спикулы парные, серповидно изогнутые, относительно длинные и сросшиеся на всём протяжении; дистальный конец спикул прямо срезан. Половые папиллы простираются несколько выше корней спикул. Хвост плавно заострённый (конический), удлинённый (коэф. 1,67).

По совокупности признаков род наиболее близок к *Amphidomermis* Fil., от которого отличается: гетероцефальной головой, длинными спикулами.

В состав рода входят 2 вида: *I. macroamphidis* Much., 1980 и *I. gorbatschevi* Ipat. et Pim., 1985.

**Определительная таблица видов *Ipatjevimermis* (рис. 5.81; 5.82).**

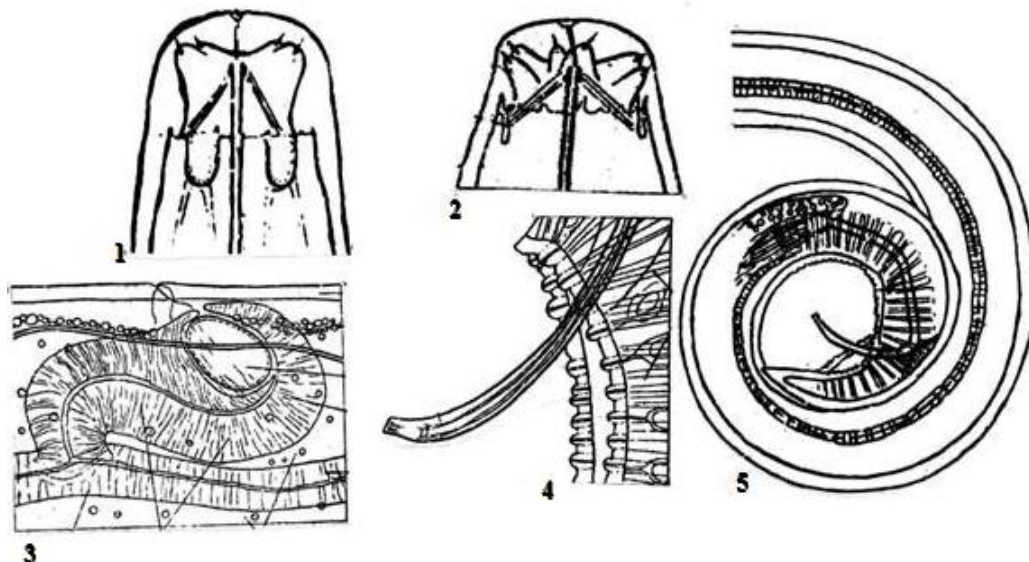


Рис. 5.82. *Ipatjevimermis gorbatschevi* Ipat. et Pim., 1985:

1, 2 – головные концы тела; 3 – половая система самки; 4, 5 – половая система самца.

1(2) Головной апикальный бугор имеется. Спикулы длиной 0,545 – 0,583 мм.

***I. macroamphidis* Muchamedzjanova, 1980.**

**Россия (Башкирия).**

2(1) Головной апикальный бугор отсутствует. Спикулы длиной 0,595 – 0,690 мм.

***I. gorbatschevi* Ipatjeva et Pimenova, 1985.**

**Россия (Горный Алтай).**

**42. Род *Abathymermis* Rubzov, 1971.**

*Syn.*: *Mermis* Dujardin, 1842; *Mesomermis* Daday, 1911; *Limnomermis* Daday, 1911.

*Типовой вид*: *A. tenuicauda* Rubzov, 1967 (рис. 5.83).

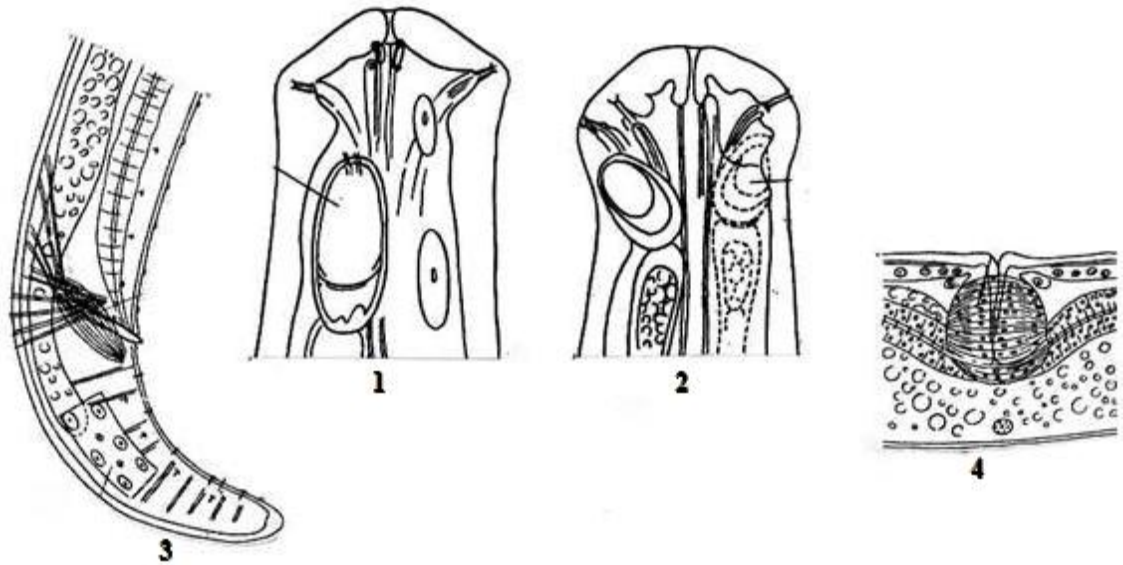


Рис. 5.83. *Abathymermis tenuicauda* Rubzov, 1967:

1, 2 – головной конец тела; 3 – половая система самца; 4 – половая система самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров ( $l =$  до 12 мм). Окраска трофозомы от белой до светло-розовато-сиреневой. Голова спереди округло выпуклая; шейная перетяжка отчётливая. Рот конечный. Длина пищевода составляет от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  длины тела. Кутикула тонкая, без перекрещивающихся волокон. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6; они отчётливо обособлены, тупозакруглённые, с широким основанием. Амфиды очень крупные (по длине могут превышать диаметр головы; овально-вытянутые, с относительно коротким округлым карманом. Амфидальное отверстие повторяет форму самого органа, сильно удлинённое, достигает  $\frac{3}{4}$  длины амфида. Вагина бочонковидная, её диаметр превышает диаметр крыльев матки. Щель вульвы прямая. Спикул 2; серповидно изогнутые с закруглённым дистальным концом, у ряда видов (примерно посередине спикул) имеется перетяжка. Длина спикул колеблется от коротких (равных диаметру основания хвоста) до удлинённых (3,5 диаметра основания хвоста), причём именно для удлинённых спикул характерна перетяжка на середине их тела. Половые папиллы простираются до уровня корней спикул или незначительно выше их. Хвостовой конец тела сужено-закруглённый или приострённый. Хвостовой шип постпаразитических личинок несколько удлинённый, с широким основанием, часто завернут набок. Развитие связано

с водотоками. Среди известных хозяев преобладают личинки хирономид. Распространение широкое.

Род *Abathymermis* наиболее близок с *Spiculimermis*. Рассматриваемый род отличают крупные, своеобразно устроенные амфиды; несколько более длинный пищевод и относительно короткие спикулы.

*История рода и анализ видов.* Род выделен в качестве самостоятельного И.А.Рубцовым (1971) на основании особенностей выше рассматриваемых признаков. В его состав И.А.Рубцов (1978) включает 13 видов; А.К.Гафуров – 9 видов: *A. acuticauda* Rubz., 1974; *A. arenaria* Coman, 1961; *A. bissoidea* Rubzov, 1972; *A. ivaschkini* Gafurov, 1980; *A. microamphidis* Rubzov, 1972; *A. oesophaga* Gafurov et all., 1989; *A. ovtschinnikovi* Iptjeva et Pimenova, 1980; *A. oxycerca* Steiner, 1929; *A. tenuicauda* Rubzov, 1967.

Нами в определительную таблицу включаются следующие 4 вида: *A. tenuicauda* Rubz., *A. arenaria* Coman, 1961; *A. paucipapila* Coman, 1961; *A. jugulate* Coman, 1961.

### **Определительная таблица видов рода *Abathymermis***

(рис. 5.83; 5.84).

1(2) Амфиды удлинённо-овальные. Спикулы прямые, короткие (длина менее диаметра основания хвоста; у основания явно раздвоенные, к вершине слитые).

***A. tenuicauda* Rubzov, 1967.**

***Хозяева: личинки хирономид.***

***Россия (Ленинградская обл., р. Луга).***

2(1) Форма амфид и их размеры иные.

3(4) Амфиды овально-эллиптические. Спикулы прямые, по длине несколько превышают диаметр основания хвоста.

***A. arenaria* Coman, 1961.**

***Хозяин не известен. Румыния.***

4(3) Форма амфид иная.

5(6) Амфиды карманообразные; карманы имеют двойную полость. По длине амфиды равны диаметру головы. Спикулы удлинённые,

серповидные; на расстоянии  $\frac{1}{4}$  длины от основания образуют перетяжку.

*A. paucirapila* Coman, 1961.

*Хозяин не известен. Румыния.*

6(5) Форма амфид и их размеры иные.

7(6) Амфиды кармановижные, сильно вытянутые, их длина превышает в 1,5 раза диаметр головы. Собственно карманы амфидов неглубокие и составляют около  $\frac{1}{4}$  общей протяжённости органа. Спикулы серповидно изогнутые, по середине своей длины с перетяжкой; их длина равна 3,3 диаметрам основания хвоста.

*A. jugulata* Coman, 1961.

*Хозяин не известен. Румыния.*



Рис. 5.84. Виды рода *Abathymermis* Rubzov, 1971:

1, 2 – *A. arenaria* Coman, 1961; 3, 4 – *A. paucirapila* Coman, 1961; 5, 6 – *A. jugulata* Coman, 1961.



43. Род *Spiculimermis* Artyukhovsky, 1963.

*Сyn.*: Amphidomermis Filipjev, 1934; Mermis Dujardin, 1842; Mesomermis Daday, 1911; Bathymermis Daday, 1911.

*Типовой вид*: *S. subtilis* Schmassman, 1914 (рис. 5.85).

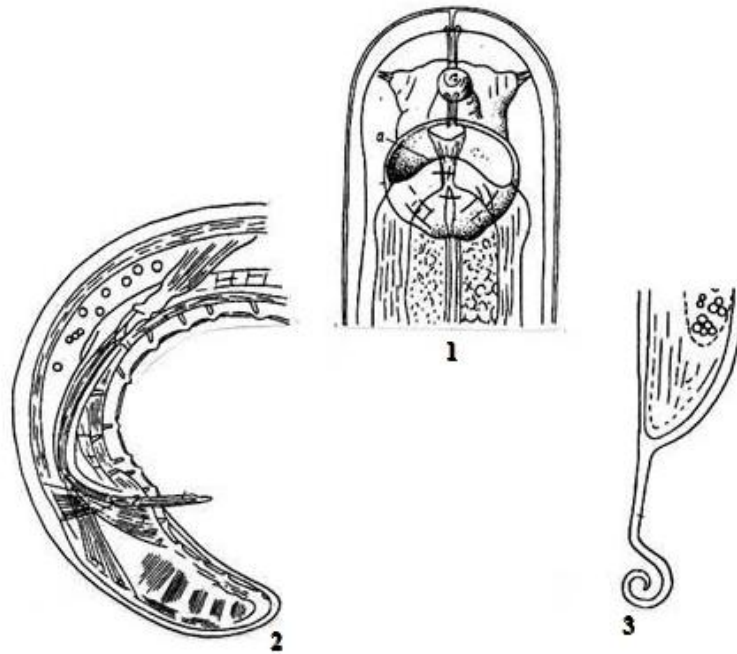


Рис. 5.85. *Spiculimermis subtilis* Schmassman, 1914:

1 – головной конец тела самца; 2 – задний конец тела (половая система) самца; 3 – задний конец тела постпаразитической личинки самки.

*Диагноз рода.* Мермитиды мелких размеров (длина тела около 10 мм); белые или слегка розоватые. Передний конец тела закруглённый. Рот конечный, длина пищевода около  $\frac{1}{3}$  длины тела. Кутикула тонкая, без видимой перекрестной волокнистости; у личинок – неявственно волокнистая. Головных папилл 6; по форме они обычно тупоконусовидные. Гиподермальных валиков 6. Амфиды крупные, чашевидные, широко открывающиеся, расположены на уровне шейной перетяжки. Вагина округло-бочонковидная или шаровидная. Вульварная щель прямая или слабо наклонённая. Крылья матки цилиндрические, извилистые. Спикул 2; по длине они достигают 2,2 – 3,5 диаметра основания хвоста. Спикулы обычно тонкие с закруглённым или приострэнным дистальным концом; по форме варьируют от прямых, дуговидно-изогнутых до крючковидных (последние встречаются чаще). Половые папиллы простираются до уровня корней

спикул, реже несколько выше. Хвост тупозакруглённый или приострѐнный; несколько удлинѐнный (от 1,3 до 2,7 диаметра его основания). Для постпаразитических личинок характерен сильно удлинѐнный тонкий шиповидный придаток, превышающий в два и более раз длину хвоста. По форме придаток (терминус) может быть прямым, извилистым, загнутым и даже спиралевидно завѐрнутым.

Виды рода широко распространены; населяют преимущественно водотоки. Все известные хозяева – водные насекомые, преимущественно хирономиды.

Род *Spiculimermis* наиболее близок к *Abathymermis*, от которого отличается значительно более длинными спикулами, тупозакруглённой (редко приострѐнной) формой заднего конца тела (хвоста) и очень длинным терминусом у постпаразитических личинок.

*История рода и анализ видов.* Род обоснован А.К. Артюховским (1963) на основе выше отмеченных признаков. В составе рода И.А. Рубцов (1978) числит 23 вида; А.К. Гафуров (1997) – 26 видов; среди последних 5 видов описаны по личинкам и для 3 видов известны только самцы или самки. Ниже приводится список видов рода по А.К. Гафурову (1997): *S. acaudata* Rubz., 1976; *S. bursata* Stein., 1929; *S. baicalensis* Rubz., 1976; *S. brevis* Rubz., 1980; *S. brevispermis* Kaiser, 1986; *S. chironomi* Rubz., 1972; *S. cuspidate* Rubz., 1973; *S. hubsugulensis* Rubz., 1974; *S. kubenskiensis* Rubz., 1977; *S. longispermis* Kaiser, 1986; *S. magna* Rubz., 1972; *S. mucronata* Rubz., 1974; *S. onegaensis* Rubz., 1984; *S. orbiamphidis* Rubz., 1972; *S. ovamphidis* Rubz., 1972; *S. pilipenkovi* Popov, 1978; *S. platyamphidis* Rubz., 1972; *S. sphaerocephalata* Steiner, 1923; *S. uncus* Gaf., 1976; *S. uniseriata* Rubz., 1972; *S. angusta* Rubz., 1972; *S. fluvialis* Rubz. et Mitrokhin, 1973; *S. juikovae* Rubz., 1973; *S. longicaulis* Rubz., 1973; *S. mirzaevae* Rubz., 1974.

В определительную таблицу мы помещаем 11 из них: *S. sphaerocephalata* Stein., 1923; *S. macroamphidis* Coman, 1961; *S. bursata* Steiner, 1929; *S. acuta* Coman, 1961; *S. chironomi* Rubz., 1974; *S. uncus* Gafurov, 1971; *S. cuspidate* Rubz., 1973; *S. pilipenkovi* Popov, 1978; *S. angusta* Rubz., 1974; *S. uniseriata* Rubz., 1974; *S. subtilis* Schmassman, 1914.

### **Определительная таблица видов рода *Spiculimermis*:**

(рис. 5.85; 5.86; 5.87).

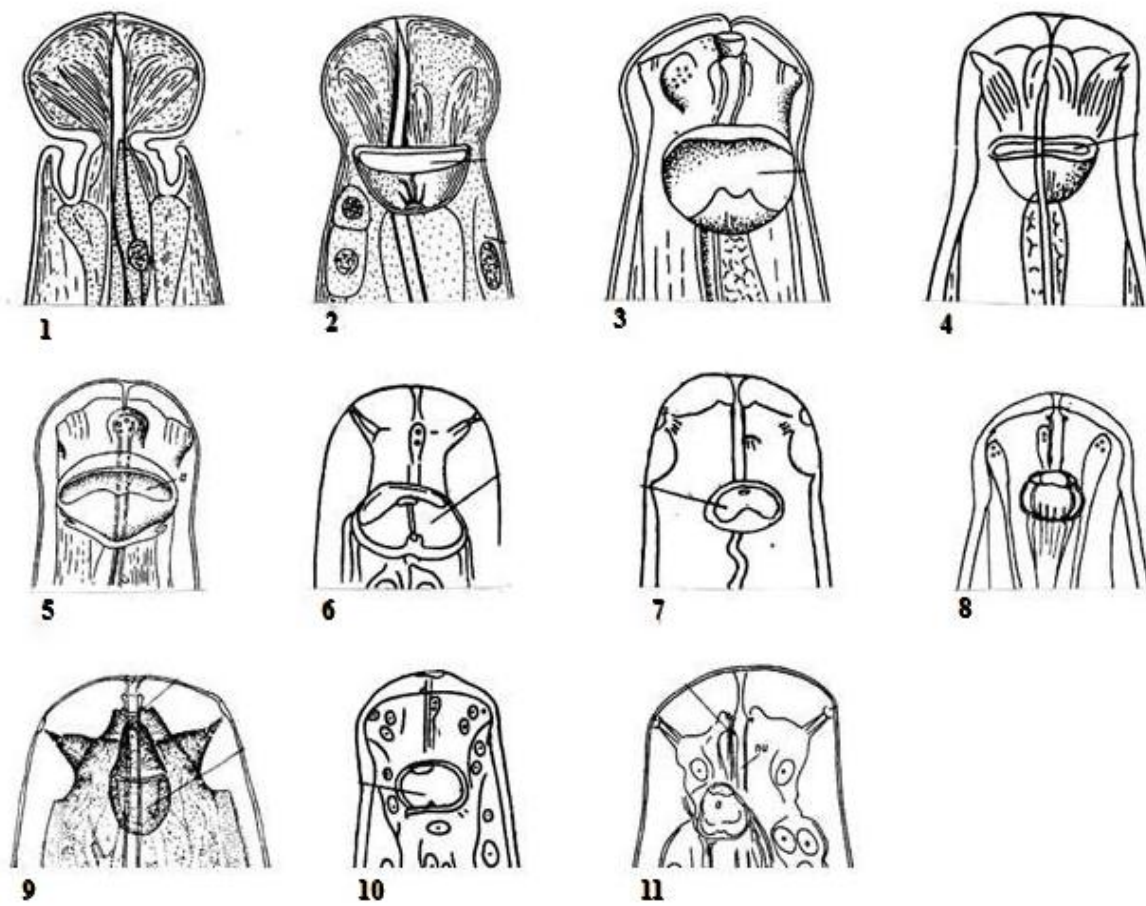


Рис. 5.86. Головной конец тела видов рода *Spiculimermis*:

1, 2 – *S. sphaerocephalata* Steiner, 1923; 3 – *S. macroamphidis* Coman, 1961; 4 – *S. bursata* Steiner, 1929; 5 – *S. acuta* Coman, 1961; 6 – *S. chironomi* Rubzov, 1974; 7 – *S. uncus* Gafurov, 1971; 8 – *S. cuspidate* Rubzov, 1973; 9 – *S. pilipenkovi* Popov, 1978; 10 – *S. angusta* Rubzov, 1974; 11 – *S. uniseriata* Rubzov, 1974.

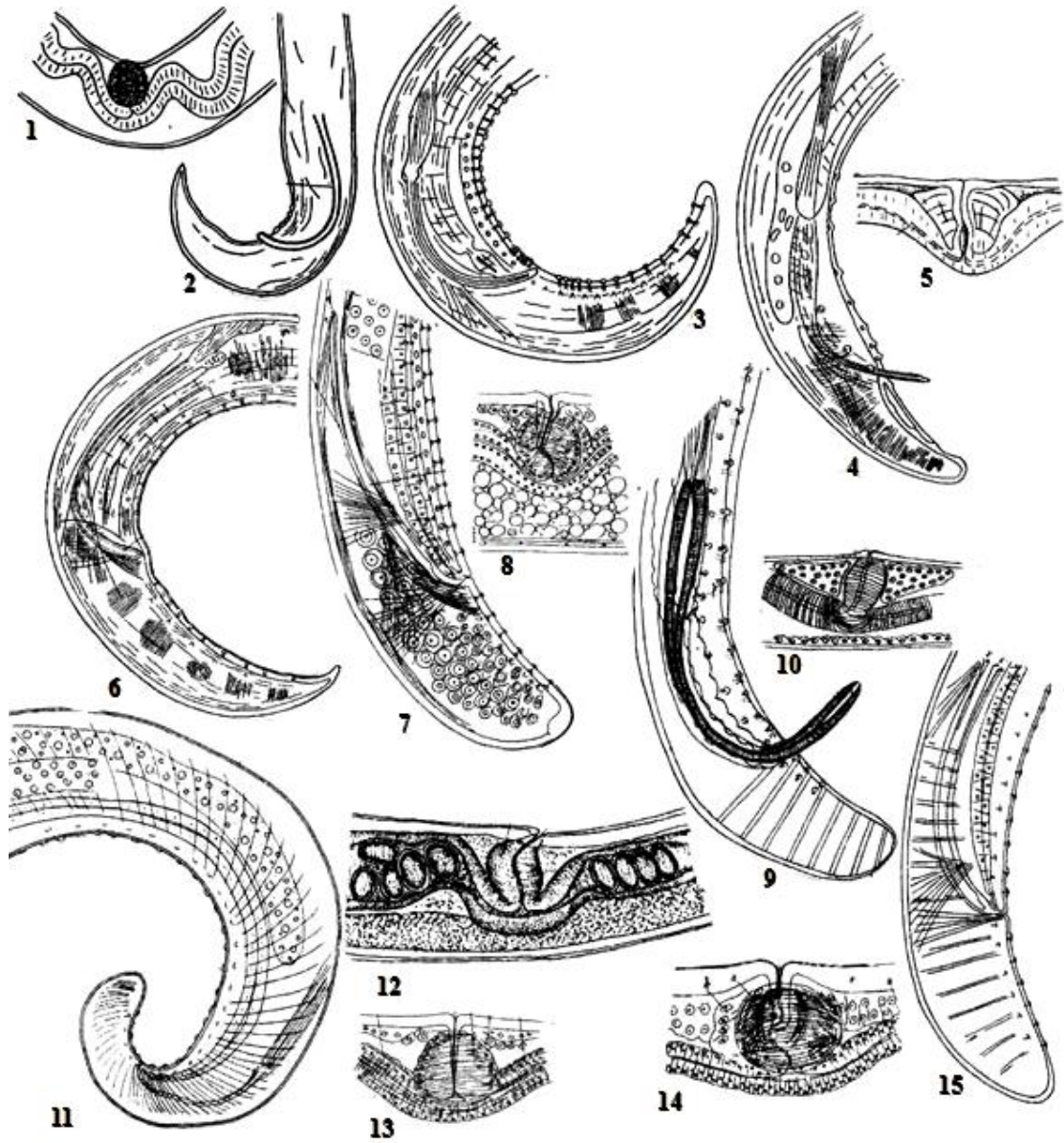


Рис. 5.87. Половая система видов рода *Spiculimermis*:

1, 2 – *S. sphaerocephalata* Steiner, 1923; 3 – *S. macroamphidis* Coman, 1961; 4, 5 – *S. bursata* Steiner, 1929; 6 – *S. acuta* Coman, 1961; 7, 8 – *S. chironomi* Rubzov, 1974; 9, 10 – *S. uncus* Gafurov, 1971; 11 – *S. cuspidate* Rubzov, 1973; 12 – *S. pilipenkovi* Popov, 1978; 13 – *S. angusta* Rubzov, 1974; 14, 15 – *S. uniseriata* Rubzov, 1974.

- 1(13) Амфиды крупные широкооткрывающиеся.
- 2(3) Амфиды округлые, с овальным отверстием, задний край которого выпуклый. Голова тупозакруглённая. Спикулы загнутые под прямым углом; их длина равна 3,2 диаметра основания хвоста.  
***S. subtilis Schmassman, 1914 и Coman, 1961.***  
***Хозяин не известен. Румыния.***
- 3(2) Форма амфид иная.
- 4(5) Амфиды пиалообразные; амфидальное отверстие с ровными краями. Голова шаровидная, явственно отделена от тела глубокими амфидальными полостями. Спикулы загнутые в виде крюка, их длина равна 3,3 диаметрам основания хвоста.  
***S. sphaerocephalata Steiner, 1923.***  
***Хозяин не известен. Швеция (оз. Перкияуре).***
- 5(4) Форма амфид иная.
- 6(7) Амфиды округлые, очень широко открывающиеся, отверстие окаймлено сзади двувёршинным язычком. Спикулы серповидно изогнутые с закруглённым кончиком; по длине равны 2,2 диаметрам основания хвоста.  
***S. macroamphidis Coman, 1961.***  
***Хозяин не известен. Румыния.***
- 7(6) Форма амфид иная.
- 8(9) Амфиды пиалообразные, отверстие узкое (щелевидное) с ровными краями. Спикулы в первой половине тонкие, далее к корням резко расширяются, их длина равна 3,3 диаметрам основания хвоста.  
***S. bursata Steiner, 1929.***  
***Хозяин не известен. Россия (р. Кама).***
- 9(8) Форма амфид иная.

10(11) Амфиды округлые, сужающиеся к основанию; амфидальное отверстие узкое (щелевидное) с волнистым задним краем. Спиккулы загнутые почти под прямым углом, на конце закруглённые, их длина равна 3 диаметрам основания хвоста.

*S. acuta Coman, 1961.*

*Хозяин не известен. Румыния.*

11(10) Форма амфид иная.

12(13) Амфиды карманообразные с несколько вогнутым основанием; отверстие щелевидное, задний край его дуговидно изогнутый. Спиккулы почти прямые с длиной 2,8 диаметров основания хвоста.

*S. chironomi Rubzov, 1974.*

*Хозяева: личинки хирономид.*

*Россия (ленинградская обл., р. Луга).*

13(1) Амфиды средних размеров с широким щелевидным или небольшим округлым отверстием.

14(15) Амфиды приплюснуто овальные, нижний край отверстия изогнут в виде язычка. Спиккулы изогнуты под прямым углом, их длина равна 3,5 диаметрам основания хвоста.

*S. uncus Gafurov, 1971.*

*Хозяева: личинки хирономид. Таджикистан.*

15(14) Форма амфид иная.

16(17) Амфиды бочонковидные с округлым отверстием, меньшим их среднего диаметра. Спиккулы дуговидно изогнутые, на конце заострённые в виде зубца; их длина равна 3 диаметрам основания хвоста.

*S. cuspidata Rubzov, 1973.*

*Хозяин не известен. Эстония.*

17(16) Форма амфид иная.

18(19) Амфиды вытянуто карманообразные, отверстие уже их среднего диаметра, края ровные. Голова тупозакруглённая с выраженным воротничком.

***S. pilipenkovi Popov, 1978.***

***Хозяин не известен.***

***Украина (Днепропетровская обл.).***

19(18) Форма амфид иная.

20(21) Амфиды приплюснуто овальные с маленьким округлым отверстием.

***S. angusta Rubzov, 1974.***

***Хозяин не известен.***

***Россия (Ленинградская обл., р. Луга).***

21(20) Форма амфид иная.

22(21) Амфиды грушевидной формы с небольшим округлым отверстием. Спикулы дуговидно изогнутые, заострённые в виде зубца. Длина спикул равна 2,5 диаметрам основания хвоста.

***S. uniseriata Rubzov, 1974.***

***Хозяева: личинки хирономид.***

***Россия (Ленинградская обл., р. Луга).***

#### 44. Род ***Torsiomermis Kaiser et Schwank, 1985.***

*Типовой вид* – *Torsiomermis granularis* Kaiser et Schwank, 1985 (рис. 5.88).

*Диагноз рода.* Мелкие мермитиды. Форма переднего конца тела закруглённая. Шейная перетяжка выражена. Рот терминальный. Воротничок имеется. Длина пищевода доходит до середины тела. Кутикула без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6; по форме представляют собой бугры с волнистыми краями и широким основанием; расположены в один круг. Амфиды крупные, бокаловидные, с широким отверстием; расположены на уровне шейной перетяжки. Вагина цилиндрическая, S-образно изогнутая, вульварная щель прямая. Спикулы парные, длинные, по середине дважды перекрученные, в дистальной и проксимальной части параллельные. Половые папиллы не простираются

выше уровня середины спикул. Хвост удлинённый, у самок тупозакруглённый, у самцов слегка суженный.

Хозяева не известны. Германия.

По совокупности признаков приближается к родам *Amphidomermis* Fil. и *Iratjevimermis* Mukham., от которых отличается: мелкими размерами тела и перекрученными на середине спикулами.

В роде один вид.

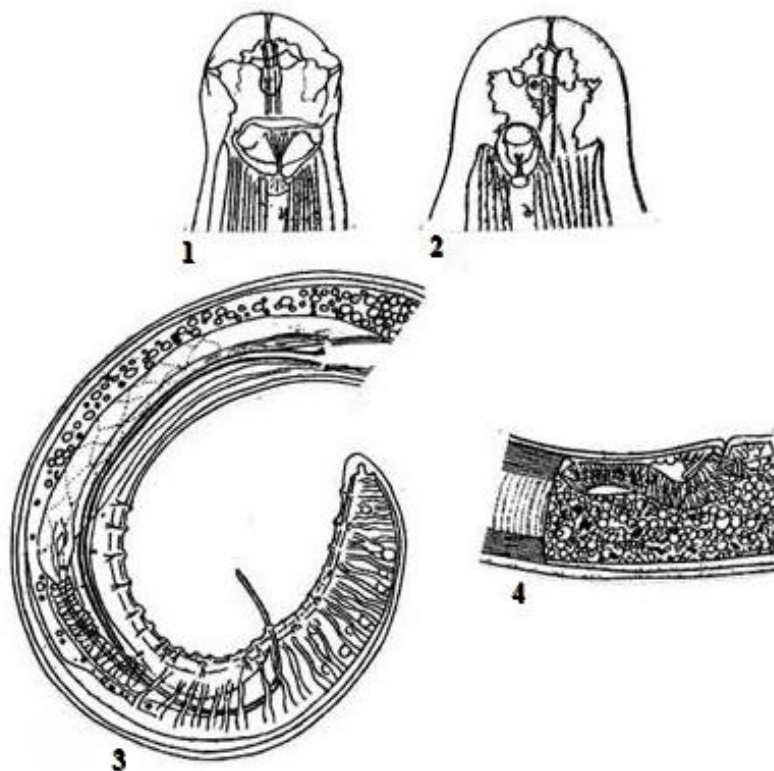


Рис. 5.88. *Torsiomermis granularis* (По: Kais. et Schw., 1985):

1, 2 – передний конец тела; 3 – половая система самца; 4 – половая система самки.

#### 45. Род *Simulimermis* Gafurov, Bekturganov, Gubaidulin, 1990.

*Суп.*: *Neomesomermis* Nickle, 1972; *Octomymermis* Johnson, 1963.

*Типовой вид* – *Simulimermis assiensis* Gafurov et al., 1990 (рис. 5.89).

*Диагноз рода.* Мермитиды средней величины. Голова округлая со слабо выраженной перетяжкой. Ротовое отверстие терминальное. Длина пищеводной трубки  $\frac{1}{3}$  части тела. Кутикула без видимой перекрестной волокнистости. Гиподермальных валиков 6. Головных папилл 6, они



представляют собой хорошо выраженные тупозакруглённые бугры с широким основанием (равным их высоте); расположены в один круг. Амфиды большие, чашеобразные с широким отверстием; расположены в области шейной перетяжки. У самцов они в два раза крупнее, чем у самок. Вагина прямая, короткая, бочонковидная. Щель вульвы прямая. Крылья маток цилиндрические. Спикулы парные, короткие, серповидно изогнутые с острыми дистальными концами. Половые папиллы простираются несколько выше уровня корней спикул. Хвост удлинённый, т.е. его длина равна 2-м диаметрам основания; у самок – тупозакруглённый, у самцов – слегка приострён с закруглённой вершиной. Постпаразитические личинки с хорошо выраженным хвостовым шиповидным отростком.

*Хозяева* – личинки мошек. Таджикистан.

По сумме признаков наиболее близок к роду *Orthomermis* Poinar, от которого отличается: меньшим количеством гиподермальных валиков (6 против 8-ми), удлинённым хвостом, отсутствием ротовых папилл и заострёнными спикулами.

Кроме типового в составе рода числятся ещё два вида: *S. welchi* Mulveg et Nickle, 1978; *S. bonaerensis* Camino, 1988, видовой статус которых нуждается в дополнительном обосновании.

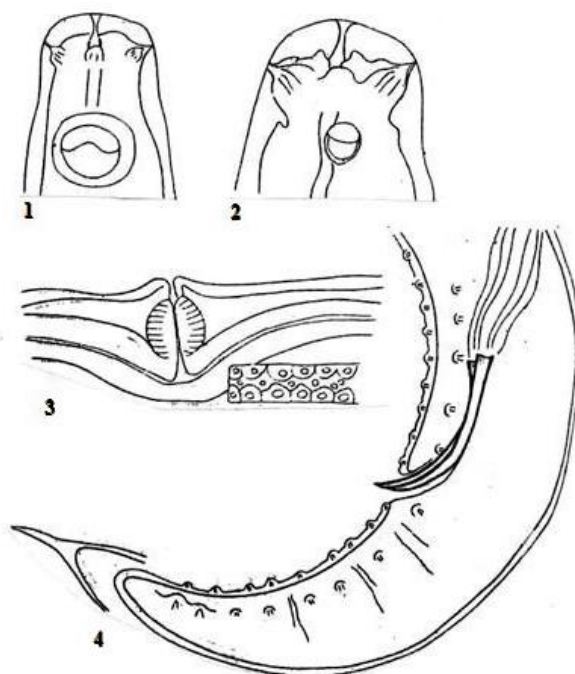


Рис. 5.89. *Simulimermis assiensis* (По: Gaf. et all., 1990):

1, 2 – передний конец тела самца и самки; 3 – половая система самки; 4 – половая система самца.

## Глава 6. Роль мермитид в ограничении численности вредных беспозвоночных и перспективы их использования в биометодe

Паразитирование червей в беспозвоночных животных издавна привлекало внимание людей. Об этом свидетельствуют легенды «О выпавшем дожде из червей», «О саранче, порождающей змею» и другие. Первое упоминание в научной литературе о том, что позже было названо мермитидеями (мермитидами), встречается у Гоулда (Gould, 1744). Он обнаружил этих червей в *Lasius flavus* и обратил внимание «на летальный эффект их воздействия на муравьев». Вероятно, мермитид, выходящих из хозяев, наблюдали и ряд других авторов (Goize, 1782; Bremser, 1824). В нашей стране мермитиды стали известны с прошлого столетия из работ Ассмуса (Assmus, 1887), Федченко (1874, 1886), Кеппнена (1878, 1881, 1882), Рекало (1887) и многих других. В названных публикациях сообщалось, преимущественно, лишь об отдельных случаях очервленности различных насекомых, некоторыми авторами назывались и конкретные виды мермитид.

### 6.1. Значение и эффективность мермитид в природе

По данному вопросу имеется достаточно обширная, в том числе и отечественная литература: Положенцев (1941, 1952, 1957, 1966 и др.); Положенцев, Артюховский (1958, 1959, 1966); Артюховский (1958, 1967, 1969)Ж Артюховский, Харченко (1966а, 1966б, 1966в, 1971); Харченко (1966а, 1966б, 1968а, 1968б); Ипатьева (1960, 1962, 1963, 1965, 1966); Рубцов (1978) и мн. др.

Из лесных вредителей наиболее часто высокая степень очервленности (до 30% и более) отмечалась у непарного шелкопряда по всему его ареалу. Впервые массовую зараженность непарного шелкопряда мермитидами отметил Лозина-Лозинский в Ставропольском крае в 1949 году (устное сообщение П. А. Положенцеву). Паразитирование *Hexameris albicans* Sieb., 1848 и *Amphimermis elegans* Hagm., 1912 в непарном шелкопряде с довольно высокой степенью зараженности (60%) наблюдали в дубравах Калачеевского лесхоза Воронежской области в 1951 году Положенцев и Артюховский (1953). В Казахстане и в лесах Бурят-Монголии Овчинников (1952) наблюдал массовый выход из гусениц непарного шелкопряда длинных тонких червей. «Гусеницы погибли, вследствие чего очаг вредителя, подлежащий

авиахимобработке на площади около 30 тыс. га, потух, а авиахимополивание оказалось излишним». Высокая зараженность гусениц непарного шелкопряда отмечалась в Крыму Лившицем (1953); в Башкирии Ханисламовым и Яфаевой (1954, 1963), в лесах Приморского и Хабаровского краев Чельшевой (устное сообщение); в Молдавии Чекановым (устное сообщение) и многими другими. В дубравах Ивано-Франковской и Закарпатской областей (Украина) зафиксирована зараженность гусениц 3-го возраста, достигавшая 45-50 %. Из других видов чешуекрылых высокая экстенсивность заражения мермитидами наблюдалась также у различных совков, пядениц и ряда других бабочек (см. сводки Положенцева 1950, 1952, 1954, 1956, 1969 и др.). Среди жуков мермитоидные инвазии наиболее характерны для личинок майского хруща, чернотелок, щелкунов, желудевого долгоносика, колорадского жука и ряда других видов.

В общеизвестном уменьшении численности хруща в Бузулукском бору после 1930 года мермитиды, по мнению Положенцева (1941), сыграли безусловно положительную роль. Высокую зараженность хрущей мермитидами отмечали Трошанин (1953), Титаренко (1953), Левин (1954), Галкин (1958), Ипатьева (1960, 1962, 1965) и многие другие. О массовом заражении мермитидами колорадского жука в условиях Украинских Карпат сообщали Дядечко (1963), Коваль (1969), Мышачков (1969, 1972) и другие авторы. Данные паразиты являются наиболее массовыми среди немногих других, ограничивающих численность колорадского жука. Большой интерес представляет паразитизм мермитид в желудевом долгоносике, особенности биологии и экологии которого делают борьбу с ним очень затруднительной. В средневозрастных и спелых дубравах центральной лесостепи, а также в Украинских Карпатах и среднем Поволжье личинки желудевого долгоносика являются основным хозяином паразита *Terrameris brevis* Hagm., 1912. В саранчовых паразитизм мермитид отмечен ранее, чем в представителях других отрядов класса насекомых (Cobb, Steiner, Christie, 1923; Chitwood, 1937; Chiwood Jacobs, 1938 и мн. др.). В 20-х – 30-х годах прошлого столетия в северо-восточных штатах США заражение саранчовых достигало 76 % (Glaser, Wilcox, 1918; Christie, 1937 и др.). В России, в том числе в Восточной Сибири, массовые и вредящие виды саранчовых (сибирская, крестовая кобылки) регулярно поражались мермитидами, что даёт основание считать последних перспективными агентами биологической борьбы. Имеется масса

отрывочных сведений об очервлённости гусениц ряда бабочек-вредителей сельскохозяйственных растений: в Индии заражённость гусениц подгрызающих совок мермитидами достигала 92,8 % (по Poinar); в Японии максимальная заражённость рисового пилильщика составляла 76,6 % (Kaburaki, Imamura, 1932) и т.д.

Поражение мермитидами кровососущих насекомых фиксируется наиболее часто. Наиболее характерны мермитозы для мошек (сем. Simuliidae). как считает И.А.Рубцов (1978), эта группа двукрылых поражается интенсивнее других благодаря тому, что их личинки - реофилы (живут только в проточных водоёмах). Заражению личинок мошек благоприятствует течение, переносящее инвазионных личинок паразита, и способ питания хозяев (путем процеживания воды). География паразитизма мермитид в мошках достаточно обширна, при этом нередко отмечается и высокая степень заражения: Альпы (Steiner, 1923); США, Канада (Fredeen, Shemanchuk, 1960; Welch, 1963 и мн. др.); Россия и сопредельные страны (Рубцов, 1978). Практически поражение мошек мермитидами – обычное и повсеместное явление.

На втором месте по степени выявления этих паразитов в двукрылых называются комары и хирономиды. Наибольшее число этих свидетельств относится к странам Европы и Северной Америки (Канада, США). Интересен факт высокого заражения комаров в Арктической зоне (Jenkins, West, 1954). В Индии заражение комаров мермитидами обнаруживалось многократно (Mathur, 1959). В России и сопредельных странах указания на поражённость комаров мермитидами известны давно, но систематические исследования в этом направлении нерегулярны (Рубцов, 1972, 1978 и др.).

Поражённость мермитидами хирономид массово отмечается в Старом и Новом Свете. В отличие от мошек, мермитидами поражаются хирономиды, живущие в относительно загрязнённых водоёмах (Рубцов, 1978). Заражённость сильно варьирует, но наиболее часто отмечается на уровне 50-60 % (Стрелков, 1964; Рубцов, Ипатьева, 1975; Wülker, 1961; Poinar, 1968 и др.). Повышение количества органических веществ в водохранилищах ведёт к увеличению численности хирономид, а через 1-3 года возрастает поражённость их мермитидами.

Мелкие, биотопические, не скученные в личиночной стадии, мокрецы поражаются разнообразными видами мермитид, в том числе известных как

паразиты личинок мошек, комаров и хирономид (Джафаров, 1964; Глухова, 1967; Мирзоева, 1971; Рубцов, 1974; Гафуров, 1997).

Слепни, как и мокрецы, рассеянные в личиночной стадии в пространстве, также довольно часто поражаются мермитидами как в Старом, так и в Новом Свете (Müller, 1931; Рубцов, Бошко, Жданова, 1972 и др.).

Разовые случаи поражения насекомых и других беспозвоночных мермитидами известны для очень многих видов, жизненные циклы которых связаны с водной средой или почвой. Контроль над численностью многих из них важен в хозяйственном отношении.

## **6.2. Использование мермитид для биологической борьбы с вредными насекомыми**

Возможность использования мермитид в биометодике вытекает из достаточно ярких примеров очервленности и гибели от нее многих видов вредных беспозвоночных. Еще десятки лет тому назад замечательный гельминтолог, основатель отечественной гельминтологии, академик К. И. Скрябин (1916) прозорливо намечал задачи и пути использования гельминтов для борьбы с вредными насекомыми. В 1959 году, анализируя успехи отечественной гельминтологии, он писал: «Развиваются такие новые направления нашей науки, как биохимия и физиология гельминтов, ихтиогельминтология и энтомогельминтология. Достижения последней дисциплины сулят интересные перспективы в деле использования гельминтов в биологической борьбе с насекомыми-вредителями сельского и лесного хозяйства». Созвучным этим предначертаниям является и высказывание известного американского нематодолога Натана Кобба (Cobb, 1927): «Естественные средства борьбы с насекомыми окажутся наиболее эффективными, если будут использованы все возможные средства и факторы; среди этих средств никоим образом не следует пренебрегать нематодами». Исследования и эксперименты последних лет дают возможность приблизиться к непосредственному решению проблемы использования энтомонематод в биологической борьбе с вредными беспозвоночными.

Переход защиты растений на биологические основы происходит очень медленно и трудно. Причин подобного обстоятельства немало. В их основе всё еще слабая теоретическая база биометодики; несовершенство технологии

разведения и использования паразитических, хищных и болезнетворных организмов; ряд психологических моментов, навеянных длительной практикой применения химметода и, наконец, нечёткость задач, выдвигаемых к биологическому и химическому методам борьбы с вредными насекомыми. Ставить вопрос, как сейчас нередко пытаются делать, о полной замене химметода биологическим в корне неверно. Следует четко представлять настоящие возможности этих методов и разумно их сочетать.

К разработке биометода необходим биоценологический подход, включающий мероприятия по регулярному выпуску, расселению, интродукции, охране, содействию и т. д. одновременно многих хищных, паразитических и болезнетворных организмов. Биометод - это также и профилактика, оптимальное формирование биоразнообразия экосистем, а не только срочные мероприятия по уничтожению вредителей. Применение какого-либо одного возбудителя или организма в борьбе с другим в рамках биометода - слишком упрощенная схема, могущая давать эффект лишь от случая к случаю. Создание неких «биологических инсектицидов» с предъявлением к ним таких же требований, как и к ядохимикатам, не может уберечь от последствий, полученных в конечном итоге от длительного применения химметода - воспитание устойчивых популяций к препарату, разрушение трофических цепей, гибель полезных организмов и т. п. Необходимо стремиться к созданию наиболее целесообразного в конкретных условиях комплекса энтомофагов и возбудителей болезней, препятствующего направленному отбору в популяциях вредителей. В природе обычно и наблюдается действие подобных комплексов, когда на фоне «массовой болезни» обычны ряд других паразитических, хищных и болезнетворных организмов с меньшей частотой встречаемости. Причем, в каждом конкретном случае наблюдается своя определенная очередность в заражении хозяев с преобладанием того или иного возбудителя в различные периоды. Показательным в этом отношении является описанный случай (Харченко, Чельшева, 1975) подавления очага японской ореховой павлиноглазки комплексом микроорганизмов в Сучанском лесхозе Приморского края. В 1969 году пойменные широколиственные насаждения с участием ореха маньчжурского обработали энтомобактерином с добавлением микродоз ряда инсектицидов. В результате этого, а также от естественного вирусного заболевания погибло более 50 % вредителя. В последующие годы (1970 - 1971), уже под воздействием комплекса биотических факторов, очаг

массового размножения вредителя полностью затух. Гибель гусениц, изолированных в садках в первом возрасте (9 июня 1971 г.), зафиксирована с 24 июня по 12 июля и достигла 64-65 %. Вредитель погибал преимущественно в третьем возрасте. При микроскопическом анализе трупов насекомых был обнаружен вирус ядерного полиэдроза (50 %), простейшие - микроспоридии (30 %) и совместно оба возбудителя (20 %). Помимо названных паразитов и возбудителей болезней в насекомых, собранных и изолированных в садках с 11 по 17 июня, обнаружены и мермитиды (*Nexaermis albicans*). Они явились причиной гибели 54 % гусениц второго возраста и 38 % - третьего. Некоторая часть особей вредителей (до 10 %) погибла от нематодно-вирусного заболевания. Сроки взятых проб позволяют утверждать, что инвазии гельминтом подвергались гусеницы второго возраста в период с 11 по 20 июня. Заражение хозяина происходило в нижних частях крон кормовых растений. Характерные для японской ореховой павлиноглазки малоподвижность и скученность в гнездах, а также дождливая погода в мае - июне 1971 г. способствовали довольно значительной интенсивности заражения хозяина нематодами (3-8 паразитов на одну особь хозяина).

Приведенный случай множественного паразитизма микроорганизмов в японской ореховой павлиноглазке является наглядным примером интегрированного метода борьбы с вредными лесными насекомыми, начатого человеком, а завершеного силами естественных факторов окружающей среды.

Подход к использованию болезнетворных организмов в биометодике путем их массового разведения и выпуска (наводнение) не может быть оправданным по отношению ко всем без исключения биологическим агентам, метод «биопрепарата» скорее отвечает природе возбудителей эпизоотии (энтомопатогенных вирусов, бактерий, грибов и протозоев). В основу использования местных энтомофагов и паразитических нематод (мермитид) должны быть положены внутриареальное расселение и мероприятия, содействующие заражению хозяев, при проведении биометода, и, в первую очередь, при использовании энтомофагов, необходимо учитывать физиологическое состояние вредителей, направленно его изменять, т. е. проводить специальные мероприятия по снижению их сопротивляемости к применяемому биологическому агенту.

Исследователями массовых вспышек давно отмечено, что депрессия очагов приурочена обычно к периоду наибольшей численности вредных насекомых, ослабленных пищевой конкуренцией. Хищники, паразиты и различные болезнетворные микроорганизмы массово поражают в известной степени ослабленных, утративших способность к сопротивлению насекомых. Следовательно, для активизации естественных врагов вредных насекомых в период нарастания их численности необходимо научиться активно ослаблять популяцию последних. В условиях регулярного применения биометода, т. е. там, где постоянно имеется определенный запас биологических агентов, необходимо для их активизации применять против вредных насекомых кишечные ядохимикаты в небольших концентрациях. Значительный интерес в этом отношении представляет подбор и синтез препаратов репеллентного действия, отвращающих насекомых от активного питания.

Мермитид как полостных паразитов беспозвоночных отличают следующие качества:

1. Безусловная, высокая патогенность. Инвазированные хозяева обычно погибают или же в связи с половой кастрацией теряют способность к размножению.

2. Отсутствие узкой специализации, а именно паразитизм в группе хозяев, объединенных экологической общностью, обеспечивает постоянно высокий уровень численности популяций данных паразитов.

3. Мермитиды относятся к группе паразитических животных, сохранивших исходный способ реализации пола, при котором моментом, определяющим пол, являются варьирующие условия среды. Связанное с этим переменное соотношение полов, флуктуирующее от поколения к поколению, является одной из основных характерных особенностей организации мермитид, обеспечивающей быстрое восстановление численности особей их вслед за динамикой численности хозяев.

4. Заражение всех возрастов и сезонных групп хозяев, в связи с растянутым процессом яйцекладки, препятствует направленному отбору хозяев, а следовательно и не вызывает изменения генетической структуры популяций последнего. В этом - существенное преимущество мермитид над сезонными паразитами.

Таким образом, имеются все основания включать мермитид в состав создаваемых паразитокомплексов и, в первую очередь там, где постоянно существует угроза массового размножения вредных беспозвоночных.



На основании изучения географического и биотопического распространения, можно рекомендовать использование мермитид для биологического регулирования численности вредных беспозвоночных в районах с большим количеством осадков в вегетационный период (Украинские Карпаты, Полесье, Приморский край и др.), или же в местообитаниях, характеризующихся высокой степенью влажности почвы (участки затопляемой поймы, многоярусные, высокополнотные массивы лиственных лесов и др.). Применять мермитид следует против вредных беспозвоночных, образующих очаги массового размножения и имеющих постоянный контакт с почвой, т. е. в ранних личиночных стадиях, обитающих невысоко над поверхностью, на поверхности и непосредственно в горизонтах почвы (непарный шелкопряд, пяденицы, совки, личинки хрущей, желудевого и других долгоносиков, ряд прямокрылых, медведки, колорадский жук и многие другие). Возможно также использование мермитид против массовых кровососущих насекомых, чьи личиночные стадии развиваются в водной среде.

Первые эксперименты в России по искусственному заражению насекомых (личинок хрущей) мермитоидеями провел Положенцев (1950) в Бузулукском бору. Артюховским (1953) осуществлена серия заражений инвазионными личинками *Nexamermis albicans* гусениц непарного шелкопряда различных возрастов. Впоследствии Стрелковым (1964), Харченко (1965, 1966, 1968, 1974), Артюховским (1967, 1968), Султановым и Лысиковой (1974), а также рядом других авторов проводилось успешное экспериментальное заражение различных видов хозяев мермитид. Таким образом была показана возможность воспитания мермитид в живом хозяине в условиях лаборатории, уточнены ряд особенностей паразитической фазы, экспериментально доказана ее продолжительность.

Для разведения мермитид *in vitro* Артюховским (1971) испытано культивирование инвазионных личинок пирамермитиды *Eurymermis tuberculata* (паразит слепней) на различных питательных средах. Роста личинок на всех испытываемых средах не наблюдалось. На средах Тороцца, МБ, МПБ, лептоспирозной, а также на гемолимфе вошинной моли и соснового шелкопряда гельминты погибали на 2-е сутки. Около 50 % нематод выживало в лактальбумине до 4-х суток, в гемолимфе майского хруща - до 6 суток. В контроле (вода) инвазионные личинки оставались живыми в течение 6-9 суток. Следовательно, в настоящее время путь

использования мермитид как «биологического инсектицида» преждевременен уже хотя бы по той причине, что нерешенными остаются еще многие вопросы технологии их искусственного разведения.

В порядке разработки мероприятий по использованию паразитических нематод в биологической борьбе с вредителями леса проведены лабораторные эксперименты по заражению парамермитидой *Terromermis brevis* личинок желудевого долгоносика в связи с их физиологическим состоянием и условиями увлажнения почвы. Жизнеспособность личинок, покинувших желуди и ушедших в почву, неодинакова и находится в прямой зависимости от их веса. Мелкие личинки (весом до 50 мг) оказываются более ослабленными и, в конечном счете, погибают от воздействия различных факторов. По результатам исследований в дубовом лесу в годы со слабым урожаем (1974 г.) мелкие личинки желудевого долгоносика составляют более 30 %, а в годы со средним урожаем желудей (1975 г.) - их участие уменьшается до 20-22 %.

В лабораторных условиях проведены эксперименты по заражению парамермитидой *Terromermis brevis* личинок долгоносика различных весовых категорий, а также ослабленных воздействием физических травм и ядохимикатом (табл. 6.1). Насекомых травмировали сквозным проколом тонкой энтомологической булавки; ослабление ядом осуществляли путем опрыскивания из пульверизатора 0,5 % раствором хлорофоса.

Эксперименты проводились в почвенных садках, в каждом варианте содержалось по 100 личинок хозяина и не менее 500 инвазионных личинок-2 паразита. Проведено две серии опытов по степени увлажнения почвы.

Таблица 6.1

Сравнительная зараженность личинок желудевого долгоносика парамермитидой *Hexameris brevis*, в связи с различным состоянием хозяина и степенью увлажнения почвы

Показатели заражения	Относительная влажность 10 %						Относительная влажность 3-5 %					
	здоровые				ослабленные		здоровые				ослабленные	
	20 мг	30 мг	50 мг	70 мг	70 мг хлорофосом	70 мг травмированы	20 мг	30 мг	50 мг	70 мг	70 мг хлорофосом	70 мг травмированы
Интенсивность заражения (шт.)	2	2	3	1	1	-	1	1	1	1	1	-

Окончание табл. 6.2

Экстенсивность заражения (%)	100	100	100	90	95	-	30	35	10	15	20	-
Сроки выхода паразитов из хозяев (сутки)	20-28	16-32	22-30	28-30	20-22	-	20-22	32-41	30-33	35-37	32-33	-
Пол (соотношение полов) паразитов	0	0	0	0	0	-	0	0	10:10	0	0	-

Анализ полученных данных показывает на большую интенсивность и экстенсивность заражения паразитом личинок хозяина весом до 50 мг. Инвазия их происходила в более короткие сроки, т. к. выход паразитов из хозяев наступал значительно раньше именно в этих вариантах. Характерно, что из мелких личинок хозяина (до 50 мг) выходили исключительно самцы паразита. Крупные экземпляры личинок желудевого долгоносика менее заражаются мермитидами, при ослаблении их хлорофосом экстенсивность заражения возрастает, а при травмировании уколом иглы хозяева быстро поражаются бактериями и отмирают. Не было зафиксировано ни единого случая поражения мермитидами травмированных хозяев.

При более высокой влажности почвы наблюдается практически полная зараженность хозяев паразитами (90-100 %); влажность почвы в 3-5 % (светло-серая супесь) обеспечивает зараженность хозяев мермитид только на 10-35 %.

Таким образом, становится совершенно очевидным, что с помощью мероприятий по ослаблению хозяев, а также при сохранении почвенной влаги в период массового заражения можно добиться значительного увеличения экстенсивности заражения мермитидами вредных насекомых.

Использование мермитид в биологической борьбе с вредными беспозвоночными целесообразно проводить путем искусственного внутриареального расселения наиболее перспективных видов. Как было показано в соответствующих главах, мермитиды обладают незначительным радиусом индивидуальной активности, в связи с чем и отмечается их распространение в естественных условиях в виде отдельных локальных очагов (субпопуляций). Равномерное распределение по территории путем внутриареального расселения способствует повышению роли этих паразитов в естественном ограничении численности вредных беспозвоночных. Внутриареальное расселение (Артюховский, Харченко, 1971) показало, что в течение 2-5 лет происходит образование нового очага паразитов с достаточно

высокой плотностью особей. Расселение мермитид следует проводить в первую очередь в резервации очагов вредных беспозвоночных. Регулирование зараженности хозяев также возможно путем проведения специальных мероприятий. В Украинских Карпатах и в различных районах ЦЧО мероприятиями по внутриареальному расселению мермитид и содействием зараженности хозяев этими паразитами удавалось разрушить резервации вредителей (желудевый долгоносик, челночница зеленая, непарный шелкопряд) на протяжении 4-6 лет.

Приступая к расселению мермитид, необходимо установить соответствие условий очага вредителя экологическому стандарту избранного паразита. При этом особое внимание следует уделять почвам лесных участков, в которых, как уже отмечалось, мермитиды проводят большую часть своего жизненного цикла. Почвы участков, избранных для расселения мермитид, должны отвечать следующим требованиям:

1. Глубина залегания сильно уплотненной материнской породы (С) или же сильно уплотненного иллювиального горизонта (В) должна быть не менее 40 - 60 см. На подзолистых и дерново-подзолистых почвах, у которых иллювиальный горизонт хорошо выражен и значительно уплотнен, мермитиды сосредотачиваются, в основном, в элювиальном горизонте А<sub>2</sub> (характеризующемся комковатой структурой) на глубине 20 - 40 см; их уход вглубь почвы на большее расстояние невозможен из-за наличия сильно уплотненного горизонта В. На меловых почвах, где материнская порода довольно близко подходит к поверхности, глубина проникновения мермитид в почву также сравнительно невелика. В таких местах при отсутствии или же слабом развитии горизонта А<sub>0</sub> (лесная подстилка, степной войлок) почва в малоснежные зимы промерзает, а летом пересыхает на всю глубину залегания мермитид, что отрицательно сказывается на их численности.

На мощных черноземах, суглинистых, супесчаных и песчаных почвах, где наблюдается постепенный переход от горизонта А к горизонту В (профили их мало дифференцированы, горизонт В уплотнен сравнительно слабо), мермитиды проникают в почву очень глубоко (на 100 - 120 см), вплоть до материнской породы. В этом случае даже значительное промерзание (или пересыхание) почвы не отражается в сильной степени на популяции этих гельминтов.

2. Следует избегать кислых почв. Лесные виды мермитид явно тяготеют к слабокислым и нейтральным почвам.

3. Степень увлажнения почвы является одним из важнейших условий успешности расселения мермитид. Хорошо увлажненная почва способствует активизации паразита. В связи с тем, что насыщение почвы влагой ухудшает условия дыхания насекомых, начинающиеся при этом миграции увеличивают вероятность встречи паразитов и их хозяев, что и приводит к более высокой экстенсивности и интенсивности заражения хозяев. Этим, очевидно, и объясняется очервленность насекомых в годы с обильными осадками и в местах с постоянно высоким увлажнением почвы.

Искусственное расселение мермитид следует осуществлять, как показали опыты, путем распространения постпаразитических личинок-4 и молодых половозрелых особей, собираемых в естественных очагах. Лучшее время сбора и расселения - вторая половина лета, в период завершения паразитической стадии большинства видов мермитид и их массового появления в почве.

Естественные очаги мермитид обнаруживаются или путем почвенных прикопок, или путем выборочного макроанализа насекомых на гельминтопораженность.

В почве половозрелые особи и личинки-4 встречаются в виде нитевидных белого цвета червей, обычно свернутых в клубки или обвившихся вокруг тонких корешков, где они всегда хорошо заметны невооруженным глазом. Поэтому выборка их из почвы производится вручную, для чего выкапываются почвенные ямы площадью в  $0,25 \text{ м}^2$  ( $0,5 \times 0,5 \text{ м}$ ) на глубину до предела распространения мермитид. Чтобы не пропустить червей, необходимо в процессе выборки просматривать даже мелкие комочки почвы. Нередко очаг мермитид обнаруживается по встречающимся очервленным насекомым, которые распознаются визуально или методом вскрытия, описанным в работе Положенцева и Артюховского (1963). В подобных случаях для расселения мермитид возможен сбор инвазированных насекомых с последующим выведением из них нематод в лабораторных условиях. Выведение мермитид из хозяев производится в энтомологических садках, на дно которых помещается увлажненная почва, покинувшие хозяев личинки-4 паразита углубляются в почву. При регулярных просмотрах последней их легко обнаружить и извлечь.

Собранных гельминтов следует хранить в емкостях с водой (лучше в увлажненной почве) при температуре 8 - 15°. Выдерживание мермитид на воздухе свыше 5-10 минут не допускается.

Наиболее успешным является расселение мермитид после дождя. В данном случае допускается разбрасывание червей непосредственно по поверхности лесной подстилки; при подсыхании они успешно сами погружаются вглубь почвы. Обычно же с помощью лопаты вблизи древесных стволов поднимается пластом дернина и под нее помещаются черви по 10 - 20 шт. Если черви доставлялись к месту расселения в воде, то её необходимо использовать для полива нематод в почве.

В естественных очагах мермитид и в местах их расселения проводится ряд лесохозяйственных мероприятий, направленных на улучшение условий обитания паразитических червей: содействие развитию подлеска, запрещение кошения трав на лесных полянах, выпаса скота и другие мероприятия. Наличие подлеска и густого травяного покрова увеличивает видовое разнообразие насекомых (в том числе индифферентных для леса), что расширяет круг дополнительных хозяев гельминтов и способствует, таким образом, их выживанию в период спада численности основных хозяев. Затенение почвы приводит к увеличению ее влажности и создает более благоприятный для мермитид температурный режим.

В процессе изучения возможности использования мермитид в биологической борьбе с желудевым долгоносиком, испытано зимнее мульчирование по снегу опилками мягколиственных древесных пород с целью улучшения режима температуры и влажности в весенне-летние месяцы (период массового заражения хозяев данными паразитами). Исследования проводились на лесосеменном участке № 3 в 57 квартале Красного лесничества Воронцовского лесхоза Воронежской области (Шиповский лесной массив) в период с сентября 1974 г. по июль 1975 г. Сущность опытов состояла в следующем. В конце сентября 1974 г. на 13 секциях (2 x 2 м) было распределено различное число личинок долгоносика, собранных из опавших желудей. Естественная заселенность почвы вредителем была незначительной (2 - 3 экз. на 1 м<sup>2</sup>). Численность половозрелых мермитид в почве участка в период закладки опыта составляла около 50 экз. на 1 м<sup>2</sup>. В зимние месяцы после особо обильных снегопадов площадь шести секций (семь секций были отведены под контрольные)

присыпалась слоем опилок на 2 - 3 см. Всего проведено 4 приема разбрасывания опилок. В процессе весеннего снеготаяния, которое на опытных участках, в связи с переслоением опилками снега, длилось на 17 дней дольше, чем на контроле, в почву ушло максимальное количество талой воды, так как до минимума были сведены поверхностный сток и испарение. Последующее летнее испарение почвенной влаги под образовавшимся слоем опилок в условиях засушливого лета 1975 года также было заметно ниже по сравнению с контролем. Таким образом, на опытном участке удалось создать более высокую влажность почвы в период заражения личинок долгоносика паразитами.

В начале июня 1975 года были проведены полные раскопки секций по всем вариантам опытов, результаты учтенных при особей хозяев и их паразитов приведены в таблице 6.2.

Таблица 6.2

Характеристика секций и заражённость личинок  
желудевого долгоносика паразитом *Terromermis brevis*

№№ секций	Помещено личинок вредителя	Обнаружено при раскопках вредителя (шт.)								Обнаружено личинок-4 паразитов (шт.)	Экстенсивность заражения
		здоровых				зараженных					
		личинок	кукол	жуки	все-го	личинок	кукол	жуки	все-го		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<b>Варианты под опилками</b>											
1	10	-	-	-	-	-	-	-	-	123	100
2	18	-	2	-	2	3	-	-	3	166	90
3	123	39	5	-	44	12	-	-	12	236	60
4	162	14	6	2	22	16	1	-	17	308	80
5	181	14	1	2	17	18	1	-	19	455	90
6	30	-	4	-	4	1	-	-	1	114	80
<b>Итого</b>	<b>524</b>				<b>89</b>				<b>52</b>	<b>1402</b>	<b>90</b>
<b>Контрольные варианты</b>											
1	42	10	12	8	30	1	-	-	1	57	30
2	50	9	22	4	35	1	-	-	1	69	30
3	67	10	35	10	55	3	-	-	3	40	20
4	85	41	21	20	81	-	-	-	-	1	0

Продолжение табл. 6.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
5	79	26	26	18	70	-	-	-	-	23	0
6	43	11	8	5	24	-	-	-	-	80	50
7	34	14	5	8	27	-	-	-	-	53	20
<b>Итого</b>	<b>400</b>				<b>322</b>				<b>5</b>	<b>323</b>	<b>20</b>

Число обнаруженных здоровых особей во влажных вариантах (20 %) значительно ниже по сравнению с контролем (80 %). Наличие здесь личинок долгоносиков, инвазированных червями, а также возросшая в 2 - 10 раз численность половозрелых особей и личинок-4 мермитид указывает на последних как на основного регулятора численности вредителя. В контрольных вариантах число мермитид в почве, по сравнению с исходным, практически не возросло, инвазированные особи вредителей встречены единично, отпад их равен среднему многолетнему (20 %). Заражение хозяев, судя по встречаемости инвазированных особей и по состоянию свободных паразитов в почве, на влажных вариантах происходило на 1 - 2 недели позже, чем на контроле.

Таким образом, можно рекомендовать задержку весеннего снеготаяния описанным способом как метод повышения эффективности таких высокопатогенных паразитов, как парамермитида *T. brevis* на семенных участках и плантациях дуба черешчатого. В местах, где названный паразит отсутствует, рекомендуется его расселение по приведённой выше методике.

Массовый концентрированный выпуск паразитов в очагах хозяев (метод наводнения) сопряжен с проблемой искусственного их разведения. Это направление в современных условиях наименее перспективно с экономической точки зрения; в связи со специфичностью отношений «хозяин – паразит», а также методическими сложностями получения культуры тканей хозяина в значительных объёмах. Не смотря на совершенствование методических разработок, создание специальных биолaborаторий (Нью-Йорк), в которых налажено воспроизводство комаров и инвазионных личинок мермитид (нематоцид), якобы невысокую его стоимость и рентабельность, всё ещё очень далеко от широкого практического внедрения.



## **Глава 7. Методики сбора и изучения мермитид**

Несовершенство в приёмах сбора, выведения и воспитания, фиксации и приготовления препаратов, хранения, зарисовки и описания мермитид породили немало, порой уже непоправимых, ошибок, приведших к значительной путанице, прежде всего, в систематике этой группы энтомонематод. Массовая порча и потеря первичного материала делает его недоступным для переисследования, необходимость которого, как уже было показано в главе 5, назрела. Приведение системы мермитид в более или менее приемлемую форму потребует от исследователей будущего много времени и усилий. Начинать эту работу следует со строгого соблюдения правил сбора, хранения и изучения мермитид, исключая ранее допускаемые методические погрешности.

### **7.1. Сбор насекомых и анализ их на заражённость мермитидами**

Мермитиды паразитируют, главным образом, в личинках насекомых, поэтому при сборе возможных хозяев основное внимание обращается на их личиночные стадии. Очервлённость личинок устанавливается при их наружном осмотре методом вскрытий и в процессе по возможности продолжительного содержания в энтомологических садках.

При наружном осмотре внимание обращается на отклонения в размерах и форме тела (всевозможные вздутия, изменения цвета, отклонения в размерах тела и т.д.). На последних фазах паразитической стадии мермитиды просматриваются сквозь кутикулу хозяев, возможно рассмотреть даже движение (шевеление) паразита, особенно при ярком освещении на предметном столике (стеклянном) бинокулярной лупы.

Вскрытие насекомых осуществляется при помощи пинцета и препаровальных игл с последующим просмотром под увеличением.

Выведение обычно проводится на протяжении определённого времени в «энтомологических садках». Основное требование при этом – сохранение условий, обеспечивающих жизнеспособность собранных насекомых и покидающих их паразитов. Насекомые различных видов, фаз развития, а при возможности и возраста, следует размещать отдельно, так как им могут быть свойственны различные виды паразитов. Это же требование распространяется и на одновременные сборы, а также и на сборы из

различных мест (биотопов). В садках не допускается большая скученность собранных насекомых, провоцирующая преждевременный выход мермитид. Не следует спешить с немедленным установлением видового состава мермитид, тем более по полученному материалу приступать к описанию новых видов, даже если какие-то признаки половозрелых особей проявляются. Вышедшим из хозяев постпаразитическим личинкам надо дать возможность перелинять на половозрелые особи, а ещё лучше дожидаться составления брачных клубков и яйцекладки. Расходование жирового тела половозрелыми особями в процессе их жизнедеятельности увеличивает возможность наиболее полного просмотра различных их органов и оценки признаков исследуемых видов. Целесообразно также параллельно с анализом хозяев на заражённость мермитидами проводить сбор последних в свободном состоянии.

## **7.2. Сбор мермитид в свободном состоянии в открытой внешней среде**

*Сбор в почве.* Половозрелые особи и постпаразитические личинки в почве встречаются, как правило, свёрнутыми в клубочки, хорошо визуально различимыми при ручном разборе. Рекомендуются пробы в виде прикопок ( $0,5 \times 0,5 \text{ м} = 0,25 \text{ м}^2$ ), их число должно быть не менее 30, что обеспечивает статистическую обработку сборов и даёт возможность составить представление о пространственной структуре распределения мермитид. Ручная выборка мермитид осуществляется послойно до глубины их встречаемости. Обнаруженные мермитиды помещаются в металлические почвенные бюксы, заполненные почвой и в них содержатся необходимое время; при этом следует не допускать сильного пересыхания почвы. Взятые пробы сопровождаются этикеткой, в которой указывается время, место и биотопическая характеристика произведенных сборов.

*Сбор в водотоках и водоёмах.* В мелководных стоячих и текущих водоёмах (до 1 м), заросших растительностью, И.А.Рубцов (1978) также считает предпочтительным ручной сбор, в процессе которого растения осторожно выдёргиваются с корнями и грунтом и помещаются в полиэтиленовые мешочки для последующего просмотра в лабораторных условиях. При этом удаётся собрать как заражённых хозяев, так и постпаразитических личинок и даже половозрелых мермитид. В

глубоководных водоёмах и водотоках Пойнар (Poinar, 1968) предлагает механизированный сбор: взмученный ил и детрит засасывается с лодки или с берега водозасасывающим насосом. Поступающий со дна материал пропускается через набор разнокалиберных сит, с поверхности которых и выбираются инвазированные насекомые и черви. В более глубоких водоёмах (15 – 50 м) применяется специальная аппаратура для забора данных проб (драги, дночерпатели).

Хранение живых водных мермитид рекомендуется в воде при температуре 17 - 19° в закрывающихся светонепроницаемых сосудах. Воду следует менять через 1 – 2 дня. Погибшие при хранении особи регулярно удаляются. Для обеззараживания воды применяются антигрибные препараты и сочетания различных антибиотиков.

### **7.3. Фиксация, просветление и окрашивание мермитид**

Описание и зарисовка живых мермитид затруднена, а то и невозможна вообще. Манипуляции с их обезвоживанием в конечном итоге ведут к гибели исследуемые экземпляры. Длительное хранение живых мермитид также в конечном итоге ограничено во времени. Фиксация материала, таким образом, становится необходимой.

Фиксирование преследует цель быстрого умерщвления без значительных нарушений морфологических и анатомических структур. Однако, не существует фиксирующих жидкостей, которые полностью сохраняли бы структуры живого объекта. В то же время, изменения эти могут быть различными в зависимости от характера самого объекта и состава фиксатора. О методах фиксации нематод существует довольно обширная литература (Филипьев, 1934; Скарбилович, 1939; Скрыбин, 1940 и др.).

Ниже приводится характеристика широко распространённых зоофиксаторов с точки зрения их искажающего действия на мермитид.

**Жидкость Барбагалла.** Состав: 94 % дистиллированной воды, 5 % формалина, 1 % поваренной соли. Естественная окраска мермитид сохраняется, но они теряют эластичность и трудно поддаются расправлению. Слои перекрещивающихся волокон в кутикуле («исчерченность»), по сравнению с живыми особями, выражены слабее. Головные папиллы становятся менее отчётливыми, вершины их приобретают более округлую форму. Нервное кольцо, протоки шейных папилл, амфиды просматриваются

с трудом. Губы вульвы втягиваются. Органы размножения и гиподермальные валики остаются хорошо заметными, с чёткими очертаниями.

**40° спирт.** Мермитиды сохраняют эластичность, легко расправляются, но несколько темнеют. Во всех других отношениях фиксатор действует подобно жидкости Барбагалла.

**Жидкость Фрейлинга.** Состав: спирт – 60 см<sup>3</sup>, вода дистиллированная – 120 см<sup>3</sup>, формалин сорока процентный – 24 см<sup>3</sup>, ледяная уксусная кислота – 4 см<sup>3</sup>. Действует на мермитид аналогично 40° спирту, но без изменения цвета. Оказывает слабое просветляющее действие.

**Фенол по Гесерингтону** (40 % спирта, 40 % хлороформа, 20 % уксусной кислоты); **смесь Ли** (спирт – 50 см<sup>3</sup>, глицерин – 50 см<sup>3</sup>, 0,5 % раствор уксусной кислоты – 50 см<sup>3</sup>, дистиллированная вода – 50 см<sup>3</sup>); **уксусно-формалиновая смесь** (40 % формалин – 10 мл, ледяная уксусная кислота – 10 мл, вода дистиллированная – 80 мл) – обладают примерно равным действием на мермитид. По сравнению с ранее рассмотренными фиксаторами характеризуются большей просветляющей способностью. При этом эластичность мермитид сохраняется; нервное кольцо, ротовая воронка и амфиды видны явственно. Но «исчерченность» кутикулы становится почти незаметной, головные папиллы притупляются, губы вульвы исчезают. Общее просветление тела ухудшает контрастность контуров органов половой системы.

**Лактофенол** (глицерин – 2 части, молочная кислота – 1 часть, карболовая кислота – 1 часть, дистиллированная вода – 1 часть); **жидкость Де-Манна** (ледяная уксусная кислота – 3 части, глицерин – 1 часть) – являются сильными просветляющими жидкостями. Просветление происходит ровно, тело мермитид не деформируется. Но, так как и в ряде других случаев, исчезают губы вульвы, «притупляются» головные папиллы, становится менее заметной «исчерченность» кутикулы. Оба эти фиксатора более приемлимы при анализе особей с неизрасходованным жировым телом.

**Нашатырный спирт.** Обеспечивает, прежде всего, отличную видимость амфидов (полости карманов резко просветляются); сохраняется естественная форма головных папилл; «исчерченность» кутикулы, нервное кольцо, протоки папилл становятся хорошо различимыми. Но жировое тело просветляется слабо. При длительном выдерживании мермитид в нашатырном спирте (более 30 дней) начинается лизис покровов. В связи с последним использование нашатырного спирта рекомендуется лишь для

расправления и просветления мермитид, а для дальнейшего хранения их лучше перемещать в жидкость Барбагалла.

В качестве других фиксаторов используется **ТАФ** (7 мл 40%-го формалина, 2 мл триэтаноламина, 91 мл дистиллированной воды); **жидкость Кале** (спирт 96° - 17 частей, формалин 40%-ный – 6 частей, уксусная кислота – 2 части, дистиллированная вода – 28 частей). Возможно применение и других смесей: формалин 40%-ный – 10 частей, уксусная кислота – 1 часть, дистиллированная вода - 89 частей (Bird, 1971).

Мермитиды, длительное время хранившиеся в жидкостях, содержащих значительную долю формалина, очень трудно поддаются расправлению. При работе с такими экземплярами их необходимо предварительно размягчить, что можно осуществлять по способу Гесерингтона (1922). Мермитиды помещаются в смесь 50° спирта с равным количеством молочной кислоты, при необходимости можно добавить ещё некоторое количество молочной кислоты. В дальнейшем исследуемый материал освобождается от молочной кислоты промыванием в 70° спирте. Мермитиды, выдержанные в указанной смеси в течение 18 – 24 часов, приобретают необходимую эластичность и довольно легко расправляются.

При исследовании мермитид некоторые проблемы создаёт неизрасходованное большое количество питательных веществ («жировое тело», закрывающих для просмотра другие внутренние структуры. В подобных случаях для просветления жирового тела используют вещества, обладающие сильными просветляющими свойствами: глицерин, молочная кислота, лактофенол. Глицерин просветляет очень резко и быстро, но резко отбирая воду, вызывает сжатие тела, проявляются складки кутикулы и иные деформации. Чтобы избежать подобных последствий, рекомендуется медленно переводить объект из фиксирующей жидкости в глицерин, постепенно увеличивая его концентрацию. Молочная кислота просветляет мермитид ещё сильнее, чем глицерин, что и вызывает их скручивание и сильную деформацию. Поэтому данные вещества применяются обычно лишь в экстренных случаях: сделать возможным просмотр какого-то органа, частично скрытого клетками жирового тела и т.п.

При исследовании мермитид для увеличения контрастности отдельных органов или их частей (нервные клетки и т.д.) одновременно с просветлением применяют различного рода окраски. Для витального окрашивания применяют метиленовую синь. нейтральрот; для окраски тотальных

препаратов – полихромблау, судан. Метиленовая синь и нейтральрот очень слабо прокрашивают нервные волокна (нервное кольцо), но хорошо выделяют мускулатуру вагины, матки, а также гиподермальные валики. Эти же органы и ткани более интенсивно прокрашиваются полихромблау. Для прокраски объект погружается в жидкость и подогревается до 60° (до получения тёмно-синей, почти чёрной прокраски), после чего переводятся в смесь из 1 части глицерина и 3-х частей дистиллированной воды. В этой смеси объект выдерживается до интенсивного проявления внутренних органов. Обычно через 6 – 8 часов общая окраска приобретает голубой цвет, на фоне которого резко выделяются тёмно-фиолетовые тяжи нервной ткани и нервное кольцо; в более тёмный цвет окрашивается мышечная ткань.

Поперечные срезы получают с помощью микротомов. Перед микромированием объект блокируется в плотной среде (заливка). Методы блокировки подробно описаны во всех руководствах по микроскопической технике.

#### **7.4. Приготовление постоянных препаратов и хранение сборов мермитид**

Когда объект изучен, его бывает важно сохранять постоянно, и временный препарат превращают в постоянный. Для этого мермитид заключают в смесь глицерина и желатина (7 г чистого измельченного желатина размачивается в 42 г дистиллированной воды в течение 1 – 2 часов, а затем в колбу добавляется 50 г глицерина и 0,5 г кристаллической карболовой кислоты; полученную смесь нагревают до полного растворения желатина и охлаждают). Кусочек приготовленного глицерин-желатина помещают на предметное стекло и осторожно подогревают до разжижения, затем в него переносится мермитида, укладывается необходимым образом и накрывается покровным стеклом; до застывания смеси положение червя подправляется манипуляциями с помощью препаровальных игл. Когда смесь застынет, края покровного стекла очищаются с помощью скальпеля от излишков выступившего глицерин-желатина и для большей прочности обводятся канифольной замазкой (7 г канифоли сплавляются с 2 г воска), которая перед применением также разогревается. Этикетка размещается на покровном стекле и должна быть возможно полной (обязательное указание номера препарата).

Возможно хранение мермитид в жидких фиксаторах. В общей банке отдельные сборы содержатся в пробирках с ватной пробочкой; содержимое банки заливается также фиксатором и сверху прикрывается ватным тампоном. Банка должна закрываться герметично. Для банки пишется специальная этикетка и размещается на её поверхности.

### **7.5. Зарисовка и описание мермитид**

При морфо-анатомическом изучении мермитид невозможно обойтись без зарисовок особенностей их органов, систем и отдельных участков тела. Подробные и тщательно выполненные зарисовки позволяют избежать субъективизма в описании строения мермитид. Рисунки в гельминтологических работах являются важной составной частью, представляющей нередко основную ценность таксономического исследования.

Для описания и зарисовок выбираются особи мермитид с частично или полностью израсходованным жировым телом, у которых половая система и ряд других органов хорошо просматриваются через кутикулу.

Зарисовка проводится с помощью рисовальных аппаратов и микроскопов.

Отобранные для изучения и зарисовок мермитиды умерщвляются путем погружения их на несколько секунд в нашатырный спирт, затем при необходимости дополнительно просветляются или окрашиваются, переносятся на предметное стекло в каплю дистиллированной воды и накрываются покровным стеклом. В таком состоянии объект готов к зарисовке и описанию, к чему рекомендуется приступать безотлагательно. По окончании зарисовки объект помещается в фиксирующую жидкость или оформляется в виде постоянного препарата.

В минимуме на рисунках изучаемого вида должен быть изображён передний конец тела мермитиды со всеми деталями строения органов здесь размещаемых (форма головы; положение рта; характер ротовой трубки, воронки, воротничка; форма и расположение головных папилл, сенсилл их венчающих; форма и положение губных папилл; форма и положение амфидов; форма и положение протоков шейных папилл; положение экскреторной поры; выраженность шейной перетяжки; выраженность исчерченности кутикулы и другие особенности). Рисунок половой системы

самки должен включать форму вагины, губ вульвы и положение вульварной щели; форму и протяженность ветвей матки, яйцеводов, яичников. Рисунок заднего конца тела должен отражать его форму; положение клоаки, выраженность ануса; у самца – характер строения и форму спикул; особенности расположения и простираание половых папилл по отношению к клоаке и положению спикул; особенности строения семенников и половой мускулатуры и др. Указывается предел простираания пищевода.

Описание включает словесную характеристику признаков, важных для родовой и видовой диагностики; абсолютные и относительные промеры органов. Составляется возможно исчерпывающий дифференциальный диагноз. В конце описания вида следует указать, где хранятся голотип и паратипы, номер препарата или препаратов, с которых сделаны рисунки.



## Заключение

Мермитиды рассматриваются нами в системе аденофорей в качестве самостоятельного отряда. Предлагаемая система данной группы нематод выглядит следующим образом: отряд *Mermithida* Art. et Khar., 1977; надсемейство *Mermithidea* Wilker, 1934; семейства *Mermithidae* Braun и *Paramermithidae* Art., 1971. Попытки объединения родов мермитид в подсемейства (Рубцов, 1978; Артюховский, 1990; Гафуров, 1997) мы считаем необоснованными, и, как показывает кластерный анализ их по совокупности морфо-анатомических признаков половозрелых особей, просто не реальным.

Биотопически мермитиды тяготеют в целом к достаточно влажным местообитаниям, но по морфологическим адаптациям их всё же можно с достаточным основанием разделить на «почвенных» и «водных».

Почвенные мермитиды, в свою очередь, делятся на две равновеликие (по числу родов) группы: первая половина из них в свободном состоянии связана с почвами сухолюбивых; вторая – с временными водоёмами и заливными пойменными лугами.

Водные мермитиды в свободном состоянии образуют более однородную группу: 90,5% из них в своём развитии связаны с водной средой и 9,5% - с пересыхающими водоёмами и заливными пойменными лугами.

Для представителей надсемейства *Mermithoidea* свойственен денударный, или закрытый, тип линьки, характеризующийся первой линькой в яйцевых оболочках. Первой линькой заканчивается эмбриональное развитие и знаменует переход в новую среду (в открытую внешнюю среду или в хозяина). Вторая линька предшествует началу питания и роста в хозяине. Третья линька (без сбрасывания чехлика) завершает питание в хозяине и подготавливает выход паразита в открытую внешнюю среду. Четвертой линькой (со сбрасыванием одновременно двух чехликов) заканчивается личиночное развитие превращением личинки-4 в молодую половозрелую особь.

В развитии мермитид выделяются три фазы, включающие восемь морфо-физиологических стадий: препаразитическая (яйцо; личинки-1,2), паразитическая (личинка-3) и постпаразитическая (личинка-4; половозрелые особи молодые, средневозрастные, старые). Такое деление учитывает как

качественные этапы в развитии мермитид, так и обязательную смену среды обитания и является единым для всей этой группы паразитов.

Дробление яиц мермитид относится к билатеральному типу, полное, неравномерное; для абсолютно большей части исследованных видов характерен промежуточный тип начального дробления, отмеченный у многих представителей отряда Phabditida. Темп эмбрионального развития всецело зависит от температуры среды, в которой оно протекает. Сумма эффективных температур высшего своего предела достигает у видов, паразитирующих в наземных и почвенных беспозвоночных; у паразитов из водных беспозвоночных она значительно ниже.

Мермитиды паразитируют в полости тела представителей более чем 15 отрядов насекомых, в многоножках, пауках, ракообразных, а также в моллюсках, пиявках и других беспозвоночных. Наряду с регулярной имеет место эпизодическая и даже случайная зараженность беспозвоночных данными паразитами. Массовым мермитидным инвазиям подвержены беспозвоночные, имеющие в личиночных стадиях постоянный контакт с почвой или же обитающих ближе к литоральной мелкой части водоемов.

Мермитиды относятся к безусловным, стационарным, партимальным паразитам, причем занимают они крайнее положение в последней по классификации Скрыбина и Шульца (1940) третьей группе гельминтов, у которых «во внешней среде могут развиваться как личиночные, так и имагинальные поколения». Это, скорее, даже особая, четвертая группа партимальных гельминтов, развитие которых протекает преимущественно во внешней среде с часто весьма короткой по времени стадией паразитической личинки-3. Онтогенетическое развитие мермитид, как и у многих других зоопаразитических нематод, принадлежит к типу геогельминта.

Мермитиды относятся к группе паразитических животных, сохранивших исходный способ реализации пола, при котором моментом, определяющим пол особей, являются варьирующие условия среды. Пол мермитид определяется, главным образом, условиями питания и, в связи с этим, находится в зависимости от интенсивности заражения хозяев и их размеров. Единичное заражение крупных особей хозяев приводит, как правило, к образованию исключительно самок паразитов; случаи более интенсивной инвазии дают обычно только самцов.

Переменное соотношение полов, флюктуирующее от поколения к поколению, является одной из основных характерных особенностей

организации мермитид, обеспечивающее быстрое восстановление численности особей их вслед за динамикой численности хозяев.

В популяциях мермитид складывается весьма сложный и исключительно своеобразный состав возрастных групп, который формулируется как состав различных возрастных групп из особей более чем одного поколения. Следовательно, во время репродуктивного периода в популяциях резко повышается возможность генетического перемешивания различных поколений, что весьма важно для мермитид с присущей им организацией с малой подвижностью.

Наряду с бисексуальным, у мермитид встречается и партеногенетический способ размножения (циклический партеногенез и константный телитокический партеногенез). Коэффициент размножения таких видов возрастает, по крайней мере, вдвое.

Половой диморфизм у мермитид проявляется в различной длине тела, размерах амфидов, форме передних концов тела и их диаметре на уровне головных бугров. Выражен половой диморфизм у представителей различных экологических групп неодинаково, наибольшей глубины различия в строении ряда органов самцов и самок достигли у видов, паразитирующих в сухоходольных насекомых; у паразитов водных беспозвоночных половой диморфизм проявляется слабее, мермитиды на данном этапе эволюции проявляют общую тенденцию к уменьшению размеров тела. Крупные виды из сухоходольных местообитаний филогенетически древнее мелких видов из водных местообитаний, последние относятся к вторично-водным организмам.

Важнейшей особенностью экологии мермитид, определяющей многие моменты биологии, организации и структуры популяций группы, следует считать смешение ниш различных видов. Зона интрогрессии у них обширна и постоянна, таким образом, виды мермитид существуют в условиях полной симпатричности. Сохранение видов в условиях полной симпатричности свидетельствует о весьма надежных изолирующих механизмах, удерживающих гибридизацию примерно на одном (незначительном) уровне.

В основе репродуктивной изоляции мермитид лежат этологические механизмы. Процесс образования брачных клубков состоит из двух этапов: составление смешанных клубков (особи различных видов) и распада их на видоспецифичные. Оpozнaвание противоположного пола особями одного вида осуществляется при помощи контактной хеморецепции. Брачные

клубки составляют практически все особи, способные к активному передвижению. Благодаря эколого-морфологическим и биологическим особенностям, процесс образования брачных пар и клубков, а также его активность у различных видов мермитид неодинаковы, оценка данного эволюционного механизма репродуктивной изоляции убеждает в том, что разрушается он нелегко и не часто.

Мермитиды имеют сложную пространственную популяционную структуру, представляющую собой видоые комплексы субпопуляций. На суходоле субпопуляции более обособлены, чем это имеет место в водной среде. В пределах субпопуляций для мермитид характерно агрегированное распределение особей, соответствующее трехпараметрическому распределению Смурова (1975). Участки повышенной плотности у различных видов занимают от 10 до 50 % общей площади.

Становление паразитизма мермитид в беспозвоночных животных произошло, скорее всего, в сапробиотической среде. В конкуренции с бактериями и другими потребителями трупов беспозвоночных и возник паразитизм мермитид. Паразитическая жизнь лишь одной личиночной стадии (личинки-3), относительная кратковременность этой стадии, обитание в открытой внешней среде на абсолютно большей части жизненного цикла - подтверждает сапробиотический путь становления паразитизма мермитид.

На основании хозяино-паразитных отношений выделяются следующие пять основных экологических групп мермитид: а) активные паразиты наземных беспозвоночных (заражают хозяев активным способом); б) пассивные паразиты наземных беспозвоночных (заражают хозяев пассивным способом); в) паразиты почвенных беспозвоночных; г) паразиты беспозвоночных из временных водоемов и водотоков; д) паразиты беспозвоночных из постоянных водоемов и водотоков.

В основу классификации биологических типов мермитид положен способ заражения хозяев как одна из основных жизненных функций паразитических организмов. Наименование биологических типов произведено по систематической принадлежности представителей и жизненной форме личинки-2, осуществляющей функцию заражения: а) мермитоидный пассивный, закрытый тип; б) парамермитоидный активный, наступательный, открытый тип; в) парамермитоидный активный, миграционный, открытый тип; г) парамермитоидный пассивный, открытый тип.

Мермитиды с полным основанием могут быть отнесены к выраженным политипичным животным. Политипичность мермитид обусловлена широким и в то же время локальным их распространением в пределах ареала и даже отдельных местообитаний; тенденцией к образованию географических изолятов.

Высокой специфичностью выделяются группировки мермитид, паразитирующих в беспозвоночных из постоянных водоемов. Фауна мермитид пересыхающих водоемов также весьма своеобразна, однако здесь уже обнаруживается некоторое сходство (16 %) с фауной пойменных и горных лугов; наивысшее фаунистическое сходство (50 %) характерно для группировок мермитид целинной степи, с одной стороны, и пойменных горных лугов, с другой. Таким образом, фауна мермитид лугов, и в первую очередь пойменных, является промежуточным звеном между соответствующими фаунами суходольных и водных групп местообитаний. Фаунистическое сходство между группировками мермитид типично суходольных местообитаний колеблется в пределах 8-53 %.

Гипотеза Штейнера (Steiner, 1917) о происхождении мермитид от дориламид ставится под сомнение. Мермитиды, скорее, являются ветвью плектид, специализировавшихся первоначально на питании трупами беспозвоночных и развившихся параллельно с рабдитидами. Паразитизм плектид в насекомых и в настоящее время представляет распространенное явление.

Возможность использования мермитид в биометодике вытекает из достаточно ярких примеров очервленности и гибели от нее многих видов вредных беспозвоночных. Имеются все основания включать мермитид в состав создаваемых паразитокомплексов и, в первую очередь там, где постоянно существует угроза массового размножения вредных беспозвоночных. Мермитид следует использовать для биологического ограничения численности вредных беспозвоночных в районах с большим количеством осадков в вегетационный период или же в местообитаниях, характеризующихся высокой степенью влажности почвы. Применять мермитид следует против вредных беспозвоночных, образующих очаги массового размножения и имеющих постоянный контакт с почвой. Внутрареальное расселение способствует повышению роли этих паразитов в естественном ограничении численности вредных беспозвоночных. С помощью мероприятий по ослаблению хозяев, а также при сохранении

почвенной влаги в период массового их заражения, можно добиться значительного увеличения экстенсивности заражения мермитидами вредных насекомых.

В качестве первоочередных задач по дальнейшему изучению представителей отряда Mermithida, а также совершенствованию способов и техники их использования в биометоде необходимо решить следующие:

1. Провести широкие эксперименты по массовому разведению на искусственных средах высокожизнеспособных особей, наиболее перспективных для биометода видов мермитид. В качестве модели искусственных сред можно избрать гемолимфу насекомых-хозяев. Испытываемые искусственные среды должны, в первую очередь, содержать полный набор аминокислот, требующихся для синтеза протеина растущими и развивающимися нематодами. При этом обязательно следует учитывать потребность в регулярном обогащении кислородом испытываемых сред.

2. В теснейшей связи с вопросами искусственного массового разведения находится глубокое исследование физиологии и биохимии мермитид. Имеющиеся сведения в мировой литературе по данным вопросам являются явно недостаточными.

3. Зависимость экстенсивности и интенсивности заражения мермитидами хозяев от физиологического состояния последних очевидна. В связи с этим, значительный интерес представляет изучение возможности использования мермитид в интегрированном методе борьбы с вредными беспозвоночными. Сочетание биологического агента с репеллентами, отвращающими насекомых от активного питания, наиболее перспективно.

4. На массовом материале показана локальность субпопуляций мермитид. Исходя из этого, большой общенаучный интерес представляют дальнейшие широкие исследования структуры их популяций. Ряд биологических и экологических особенностей, таких как экологический способ реализации пола, контактная хеморецепция при опознавании особей различного пола в пределах вида и многое другое делает мермитид прекрасной моделью при общебиологических и паразитологических исследованиях.

5. Значительный научный интерес представляет также продолжение филогенетических исследований. В процессе решения данного вопроса первостепенное значение будут иметь глубокие кариологические

исследования; изучение типов начального дробления яйца у представителей различных экологических групп; ряд морфо-анатомических исследований мермитид.

6. Дальнейшая разработка вопросов эволюции мермитид невозможна без направленного изучения вопросов естественного и полового отбора.

7. Всесторонняя и основательная ревизия мермитид на видовом и родовом уровнях – одна из первоочередных задач мермитологов. При разработке научных основ систематики мермитид необходимо исходить из скорелированности морфологических признаков и уровней их изменчивости.

## Библиографический список

1. Артюховский, А. К. Почвенные мермитиды (систематика, биология, использование) [Текст] / А. К. Артюховский. – Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 1990. – 158 с.
2. Гафуров, А. К. Мермитиды (систематика, биология, филогения, практическое значение) [Текст] / А. К. Гафуров. – Душанбе : Дониш, 1996. – 381 с.
3. Гафуров, А. К. Новая система нематод семейства Mermithidae Braun, 1883 [Текст] / А. К. Гафуров // Докл. АН Таджик. ССР. – 1990. – № 5. – С. 348 – 351.
4. Гиляров, М. С. Особенности почвы как среды обитания и её значение в эволюции насекомых [Текст] / М. С. Гиляров. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. – 280 с.
5. Догель, В. Д. Зоология беспозвоночных [Текст] / В. Д. Догель. – М. : Высш. шк., 1975. – 560 с.
6. Ипатьева, Г. В. Мермитиды Горного Алтая [Текст] / Г. В. Ипатьева, И. Н. Пименова. – Саратов : Изд-во Саратов. гос. ун-та, 1985. – 149 с.
7. Историческое развитие класса насекомых [Текст] / под ред. Б. Б. Родендорфа. – М. : Наука, 1980. – 269 с.
8. Кирьянова, Е. С. Мермитиды (Mermithidae, Nematodes) – паразиты яблонной разноядной горностаевых молей в Южной Киргизии [Текст] / Е. С. Кирьянова, Р. П. Караваева, К. Е. Романенко // Тр. Киргиз. опыт. станции. – Фрунзе, 1959. – Вып. 2. – С. 195 – 240.
9. Методы исследования нематод сельскохозяйственных растений, почв, насекомых [Текст] / под общ. ред. Б. Е. Быховского. – М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. – 174 с.
10. Парамонов, А. А. Основы фитогельминтологии [Текст] / А. А. Парамонов. – М. : Изд-ва АН СССР, 1962. – Т. 1. – 480 с.
11. Парамонов, А. А. Основы фитогельминтологии [Текст] / А. А. Парамонов. – М. : Наука, 1964. – Т. 2. – 446 с.
12. Рубцов, И. А. Водные мермитиды [Текст] / И. А. Рубцов. – Л. : Наука, 1972. – Ч. I. – 254 с.
13. Рубцов, И. А. Водные мермитиды [Текст] / И. А. Рубцов. – Л. : Наука, 1974. – Ч. II. – 222 с.



14. Рубцов, И. А. Мермитиды (происхождение, распространение, биология) [Текст] / И. А. Рубцов. – Л. : Наука ; Ленинград. отд-ние, 1977. – 190 с.
15. Рубцов, И. А. Мермитиды (классификация, значение, использование) [Текст] / И. А. Рубцов. – Л. : Наука, 1978. – 207 с.
16. Рубцов, И. А. Пресноводные мермитиды Эстонии [Текст] / И. А. Рубцов. – Таллин : Изд-во АН Эстон. ССР, 1973. – 172 с.
17. Скрябин, К. И. Основы общей гельминтологии [Текст] / К. И. Скрябин, Р. С. Шульц. – М. : Сельхозгиз, 1940. – 470 с.
18. Филиппев, И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве [Текст] / И. Н. Филиппев. – М. ; Л. : Сельхозгиз, 1934. – С. 353- 432.
19. Харченко, Н. А. Экология мермитид [Текст] / Н. А. Харченко. – Воронеж : Изд-во Воронеж. пед. ун-та, 1999. – 278 с.
20. Шульц, Р. С. Основы общей гельминтологии [Текст] / Р. С. Шульц, Е. В. Гвоздев. – М. : Наука, 1972. – Т. II. – 515 с.
21. Chitwood, B. G. A revised classification of the Nematoda [Text] / B. G. Chitwood // Papers in Helmenthology, 30 year jubil. K.I. Skrjabin. – Mocon, 1937. – P. 69 – 80.
22. Dujardin, F. Memoire sur les Gordius et les Mermis [Text] / F. Dujardin. – Compt. rend. Acad. sci., 1842. – 15. – P.117 – 119.
23. Dutky, S. R. Note on a parasitic nematode from the codling moth larvae, *Carpocapsa pomonella* (Lepidoptera, Olethreutidae) [Text] / S. R. Dutky, W. S. Hough // Proc. Entomol. Soc Wash. – 1955. – 57, 5. – P. 244.
24. Lee, D. L. The ultrastructure of the cutiele of the adult female *Mermis nigrescens* (Nematoda) [Text] / D. L. Lee. – j. Zool. London, 1970. – 161, 4. – P. 513 – 518.
25. Rauter, M. Beiträge zur Kenntnis von *Mermis albicans* [Text] / M. Rauter // Zool. jahrb. Adt. Anat. – 1906. – 23. – P. 1 – 69.
26. Rogess, W. P. The nature of parasitism [Text] : The relationship of some metazoan pararites to their hostl. / W. P. Rogess. – N. V. : Acad. Press. – 287 p.
27. Taylor, A. L. A review of the fossil Nematodes [Text] / A. L. Taylor // Proc. Helminthol. Soc. Wash. – 1935. – 2. – P.47 – 49.
28. Wulker, W. Der mechanismus in chironomus – larven (Dipt., Chironomidae) [Text] / W. Wulker // Z. Parasitenkunde. – 26. – N 1. – P. 29 – 49.

## Содержание

Введение.....	3
Глава 1. Биология мермитид.....	8
1.1. Онтогенез мермитид.....	8
1.2. Механизм реализации пола и соотношение полов у мермитид.....	83
1.3. Половой диморфизм и связанное с ним филогенетическое изменение органов мермитид.....	99
1.4. Репродуктивная изоляция мермитид.....	109
Глава 2. Экология мермитид.....	142
2.1. Географическое и биотопическое распространение.....	142
2.2. Пространственная организация мермитид.....	168
2.3. Экологическое группирование и биологические типы мермитид.....	181
2.4. Отношение мермитид к абиотическим факторам открытой внешней среды.....	197
Глава 3. Мермитиды в системе класса нематод, их филогенетические связи и таксономическое группирование.....	207
3.1. Положение мермитид в системе нематод и их филогенетические связи.....	207
3.2. Таксономическое группирование мермитид.....	226
Глава 4. Морфо-анатомический очерк мермитид.....	235
4.1. Форма, пропорции и размеры тела мермитид.....	237
4.2. Кутикула.....	241
4.3. Гиподермальные валики.....	243
4.4. Нервная система мермитид.....	245
4.5. Органы чувств (папиллы и амфиды).....	245
4.6. Пищеварительная система.....	254
4.7. Выделительная система.....	257
4.8. Половая система.....	257
Глава 5. Систематика мермитид.....	271
Глава 6. Роль мермитид в ограничении численности вредных беспозвоночных и перспективы их использования в биометод.....	442
6.1. Значение и эффективность мермитид в природе.....	442
6.2. Использование мермитид для биологической борьбы с вредными насекомыми.....	445

Глава 7. Методики сбора и изучения мермитид.....	457
7.1. Сбор насекомых и анализ их на заражённость мермитидами.....	457
7.2. Сбор мермитид в свободном состоянии в открытой внешней среде.....	458
7.3. Фиксация, просветление и окрашивание мермитид.....	459
7.4. Приготовление постоянных препаратов и хранение сборов мермитид.....	462
7.5. Зарисовка и описание мермитид.....	463
Заключение.....	465
Библиографический список.....	472

Научное издание

**Харченко Николай Алексеевич**

Мермитиды – полостные паразиты беспозвоночных животных

Монография

Редактор Е.А. Попова

Подписано в печать 8.07.2010. Формат 60×90 /16. Объем 29,75 п. л.

Усл. п. л. 29,75. Уч.-изд. л. 31,3. Тираж 100 экз. Заказ

ГОУ ВПО «Воронежская государственная лесотехническая академия»

РИО ГОУ ВПО «ВГЛТА». 394087, г. Воронеж, ул. Тимирязева, 8

Отпечатано в УОП ГОУ ВПО «ВГЛТА». 394087, г. Воронеж, ул. Докучаева, 10

**Н.А.Харченко**



**Воронеж 2010**