

УДК 576.8
ББК 28.083
Т 65

Ответственный редактор
доктор биологических наук *С.А. Беэр*

Составитель
С.В. Зиновьева

Редколлегия:
д.б.н. *С.А. Беэр*, д.б.н. *С.В. Зиновьева* (зам. ред.), д.б.н. *А.Н. Пельгунов*,
д.б.н. *С.О. Мовсесян*, д.б.н. *С.Э. Спиридонов*, *Т.А. Малютина* (отв. секретарь)

Рецензенты:
доктор биологических наук *В.В. Горохов*
академик РАН *В.П. Сергиев*

Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Ин-та проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М.: Наука, 1948.–. – ISSN 0568-5524.

Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов / [отв. ред.: С.А. Беэр]. – 2010. –
с.: ил.– ISBN

В 46-м томе трудов Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, рассматриваются современные аспекты биоразнообразия, экологии, систематики, биологии, морфологии и прикладной роли паразитических (зоо- и фито-) организмов. Представлены публикации известных специалистов по паразитофауне различных филогенетических и экологических групп промежуточных и окончательных хозяев паразитов, статьи по видовой и популяционной дифференциации гельминтов, биологии и систематике паразитов. В ряде публикаций дается анализ структур паразитарных систем, моделируются процессы интродукции отдельных видов гельминтов в агробиоценозы, затрагиваются теоретические аспекты паразитологии.

Для паразитологов, фито- и энтомопатологов, агробиологов.

Editor-in-Chief
Doctor of Biological Sciences *S.A. Be'er*

Assistant editor
S.V. Zinovieva

Editorial Board:
S.A. Be'er, *D.B.S.*, *S.V. Zinovieva*, *D.B.S.* (assistant editor), *A.N. Pelgunov*,
D.B.S., *S.O. Movsesyan*, *D.B.S.*, *S.E. Spiridonov*, *D.B.S.*, *T.A. Malyutina* (secretary)

Reviewers:
Doctor of Biological Sciences *V.V. Gorokhov*
Member of RAMS *V.P. Sergiev*

Transactions of Center for Parasitology / Center for Parasitology of Severtsov's
Institute of Ecology and Evolution RAS – М.: Nauka, 1948.–. – ISSN 0568-5524.

Т. XLVI: Biodiversity and Ecology of Parasites / [Editor-in-Chief : *S.A. Be'er*,]. –
2010. – p.: il.– ISBN

The 46th volume of Transactions of Center for Parasitology of Severtsov's Institute of Ecology and Evolution RAS comprises works on modern aspects of biodiversity, ecology, systematics, biology, morphology and role of parasitic (zoo- and phyto-) organisms in practice. Includes publications of well-known experts on parasite fauna of various phylogenetic and ecological groups of parasites' intermediate and definitive hosts, articles on species and populational differentiation of helminthes, biology and systematics of parasites. Some publications give an analysis of structure of parasite systems, models of processes of introduction of some helminthes species into agrobiocenosis, or deal with theoretical aspects of parasitology.

For parasitologists, phyto- and entomonematologists and agrobiologists.

СОДЕРЖАНИЕ

| | |
|---|--|
| Предисловие | |
| Аникиева Л.В. Популяционно-морфологический анализ гостальных группировок цестоды <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800) из локальных популяций европейской корюшки <i>Osmerus eperlanus</i> L. | |
| Атрашкевич Г.И., Сонин М.Д. Скребни (Acanthocephala) птиц Нижней Оби | |
| Белова Н.А., М.В. Ястребов. Мышечная система <i>Cardiocephalus longicollis</i> (Trematoda, Strigeidae) | |
| Бэзр С.А. Аспекты биологии <i>Opisthorchis felineus</i> Rivolta (1884), нуждающиеся в дополнительных исследованиях | |
| Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Колпаков Н.В. О видообразовании и специфичности моногеней (Monogenea, Plathelminthes) в эпи- и внутриконтинентальных морях | |
| Груздева Л.И., Матвеева Е.М. Расширение ареала картофельной цистообразующей нематоды на Северо-Западе России | |
| Зазорнова О.П. Систематический статус видов рода <i>Cotylurus</i> | |
| Казаков Б.Е., Протасова Е.Н., Соколов С.Г. Влияние вырубки леса с водосборной площади озера Габи на состояние озерного биоценоза: анализ разнообразия паразитов и их хозяев | |
| Карапетян Д.А., Р.С. Мкртчян, К.В. Акопян, С.Х. Галстян. История и современное состояние фитонематологических исследований в Армении | |
| Кузнецов Д.Н., Данзан Г., Батчимег М., Хрусталева А.В. Нематоды жвачных степной зоны восточной Монголии | |
| Маклакова Л.П. Гельминты в биоценозах копытных Северо-Западного Подмосковья .. | |
| Матюхин А. В. Паразитологические исследования птиц: мухи-кровососки (Hirroboscidae) Восточной Европы | |
| Михайлова Е. И. О значении признака, предложенного В. Я. Трофименко для разграничения видов <i>Neoechinorhynchus crassus</i> Van Cleave, 1919 и <i>N. tumidus</i> Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae) | |
| Мовсисян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А., Петросян Р.А. Фауна нематод и акантоцефал позвоночных животных Армении | |
| Никишин В.П. Тонкая морфология и гистогенез хвостового придатка (экзоцисты) у цистицеркоидов модификации «типичная диплоциста» | |
| Орловская О.М. Новые сведения о жизненных циклах некоторых видов трематод прибрежных рыб Северного Охотоморья | |
| Пельгунов А.Н., Гафина Б.В. Ареалы паразитов перелётных птиц | |
| Поспехова Н.А. Тонкая морфология хоботкового аппарата <i>Sobolevicanthus spasskii</i> (Cestoda: Hymenolepididae) | |

- Протасова Е.Н., Соколов С.Г., Казаков Б.Е. , Рубанович А.В.** Зараженность окуня в озерах Карелии паразитами пищеварительного тракта: результаты мониторинга 1998 – 2000 годов.....
- Русинек О.Т.** Сообщества многоклеточных паразитов рыб озера Байкал
- Сербина Е. А.** О коэволюции системы хозяин-паразит на примере Битинииды-Трематоды
- Д.И. Смирнова, М.В. Ястребов, И.В. Ястребова.** Мышечная система *Clinostomum foliiforme* (Trematoda, Clinostomida)
- Теренина Н.Б., Толстенков О.О., Густафссон М.К.С.** *Echinococcus multilocularis*: аминергические, пептидергические и нитроксидергические элементы в нервной системе
- Удалова Ж.В., Васильева И.С., Зиновьева С.В., Пасишначенко В.А.** Механизм действия фураностаноловых гликозидов – нового класса природных адаптогенов на растения при заражении растений паразитическими нематодами.....
- Чеснова Л.В.** Биоценолого-популяционные исследования В.Н. Беклемишева – основа разработки им принципов строения паразитарных систем.....
- Чихляев И.В.** Характеристика жизненных циклов гельминтов земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья
- Чижов В.Н., Приданников М.В.** Морфологическое разнообразие и диагностика нематод *Meloidogyne spp.* на территории России.....
- Юбилей В.Л. Контримавичуса**
- К 80-летию со дня рождения Сергея Ованесовича Мовсисяна академика Национальной академии наук Республики Армения**.....
- Памяти Марка Дмитриевича Сонины**.....
- Summary**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Очередной, 46-й, том Трудов Института паразитологии РАН: «Биоразнообразие и экология паразитов» – уже пятый том трудов, подготовленный за последние 10 лет. Он, как и предыдущий, 45-й том, выходит после изменения статуса и названия института, который с 2007 г. называется Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Как и предыдущие сборники трудов, этот том включает работы по двум направлениям: проблем зоопаразитологии, и проблем фитопаразитологии. Оба направления включают оригинальные и обзорные статьи.

В 46-й том, включены результаты работ не только выполненных самостоятельно сотрудниками Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, но и проводимых совместно со специалистами из других институтов России и зарубежных стран. Помещенные в сборнике работы были выполнены во многом благодаря финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований, а также: программ: «Биологическое разнообразие» и «Биологические ресурсы».

В сборнике рассматриваются современные аспекты экологии, разнообразия и прикладной роли паразитических организмов (гельминтов, простейших). Представлены публикации известных специалистов по паразитофауне различных филогенетических и экологических групп промежуточных, дополнительных и окончательных хозяев паразитов, статьи по видовой и популяционной дифференциации гельминтов, морфологии и систематике паразитов. Большой ряд статей посвящен общим и прикладным проблемам фитогельминтологии.

В обобщающей статье Л.В. Чесновой, предпринята попытка проанализировать этапы биолого-популяционных исследований В.Н. Беклемишева. Показано как благодаря новаторскому подходу к решению базовых вопросов биоценологии и популяционной биологии, Беклемишев смог использовать полученные результаты для успешной разработки актуальных проблем системной паразитологии.

Статья О.П. Зазорновой является очередным сообщением, рассматривающим систематический статус видов трематод рода *Cotylurus*. В работе Н.А. Беловой и М.В. Ястребова описана мускулатура тела, прикрепительных и локомоторных органов стригейдных трематод *Cardiocephalus longicollis* (Rudolphi, 1819) (Trematoda, Strigeidae), а в статье Д.И. Смирновой, М.В. Ястребова и И.В. Ястребовой – мышечная система представителей семейства Clinostomida.

В статье О.Т. Русинек рассматриваются сообщества многоклеточных паразитов 47 видов и подвидов рыб оз. Байкал. Предложена классификация сообществ по сочетанию видов-специалистов и видов-генералистов. Рассмотрены все теоретически возможные варианты сочетаний видов-специалистов и генералистов для зрелых и незрелых сообществ.

В работе Е.А. Сербиной на примере моллюсков семейства Bithyniidae, а также легочных моллюсков и их паразитов рассматривается коэволюция системы паразит–хозяин.

В работе И.В. Чихляева «Характеристика жизненных циклов гельминтов земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья», говорится о том, что земноводные занимают определенную нишу на стыке водной и наземной сред обитания и служат важным компонентом биоценозов, принимая широкое участие как хищники второго порядка, в регуляции численности популяций беспозвоночных или являясь ценным пищевым объектом для позвоночных. В то же время они исполняют роль дополнительных, вставочных, резервуарных и окончательных хозяев в циркуляции ряда видов паразитов и обеспечивают их передачу от моллюсков, ракообразных и насекомых по трофическим связям далее – рептилиям, птицам и млекопитающим.

В статье О.М. Орловской, впервые для Северного Охотоморья приведены описания и рисунки метацеркарий 6 видов, 6 родов, 4 семейств трематод проходных и морских прибрежных рыб: *Prosorhynchus crucibulum*, *Crepidostomum farionis*, *Podocotyle atomon*, *Plagioporus myoxocephalus*, *Neophasis oculus* и *Stephanostomum baccatum*. Представлены как обычные, массовые, так и редкие виды трематод.

В статье уже ставшего хорошо известным морфолога В.П. Никишина на примере пяти видов цистицеркоидов цестод рода *Aplorhynchus*, относящихся к модификации «типичная диплоциста», рассмотрена тонкая морфология экзоцисты – производной хвостового придатка.

Исследованию морфологической изменчивости цестод и структуры их внутривидового разнообразия посвящена работа Л.В. Аникиевой «Популяционно-морфологический анализ гостальных группировок цестоды *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800) из локальных популяций европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L.»

В работе Н.А. Поспеховой описывается тонкая морфология хоботкового аппарата *Sobolevicanthus spasskii* (Cestoda: Hymenolepididae), распространенных паразитов шилохвосты (*Anas acuta*) Северо-Западной Чукотки.

В совместной с университетом г. Турку (Финляндия) Н.Б. Терениной, О.О. Толстенковым и М.К.С. Густафссоном, исследованы аминергические, пептидергические и нитроксидергические элементы в нервной системе *Echinococcus multilocularis*.

В статье Г.И. Атрашкевича и М.Д. Сонины обобщены многолетние сведения по фауне скребней птиц нижнего течения р. Обь и южного Ямала, обнаружившие их относительно высокое биологическое разнообразие.

Материалом для обзорной работы С.О. Мовсисяна и соавторов послужили литературные сведения, опубликованные за период с 1923 по 2008 г. и данные собственных исследований авторов, посвященные изучению гельминтофауны позвоночных животных Армении.

По литературным данным на территории Армении зарегистрировано 543 вида позвоночных животных, из них по таксономическим группам: рыб – 39 видов, земноводных – 7 видов, пресмыкающихся – 53 вида, птиц – 351 вид и млекопитающих – 93 вида.

В статье А.Н. Пельгунова и Б.В. Гафиной «Ареалы паразитов перелётных птиц» приводятся различные определения термина ареала. Показано, что понятие ареал является единым для осёдлых и мигрирующих животных. Необходимо различать географический термин «ареал» и структуру ареала, которая во многом определяется биологией вида. Разбирается структура ареала гельминтов перелётных птиц.

Таксономические исследования Е.И. Михайловой изложены в статье: «О значении признака, предложенного В. Я. Трофименко для разграничения видов *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 и *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales)».

Ранее в монографии С.А.Безра: «Биология возбудителя описторхоза» (С.А. Безр. 2005) автор касался всех аспектов биологии *O.felineus*, проблем очаговости, эпидемиологии, профилактики, широко распространенного в России, Украине, Казахстане, (в меньшей степени – Литве), ряде стран Западной Европы, биогельминтоза – описторхоза, вызываемого трематодой *O. felineus*. В то же время оставался ряд аспектов, на которые хотелось обратить особое внимание, в связи с их важностью в проблеме и одновременно – недостаточной их изученностью. Эти аспекты рассматриваются в работе С.А. Безра.

В совместной работе гельминтологов из трех институтов России и Украины П.И. Герасева, Е.В. Дмитриевой и Н.В. Колпакова обсуждается вопрос относительно видообразования и специфичности моногеней (Monogenea, Plathelminthes) в эпи- и внутриконтинентальных морях.

В работе Б.Е. Казакова, Е.Н. Протасовой и С.Г. Соколова описаны изменения в структуре биоты оз. Габи, произошедшие в результате вырубки леса на его водосборной площади. Проанализированы данные многолетних исследований зоопланктона, рыб и их паразитов, собранные до 1996 г. (до вырубки леса) и после 2004 г. (после вырубки).

В работе Д.Н. Кузнецова совместно с соавторами из Монголии описаны нематоды жвачных степной зоны Восточной Монголии.

В статье Л.П. Маклаковой приведены примеры механизмов адаптации гельминтов диких копытных Северо-Западного Подмосковья, обеспечивающих попадание в организм хозяина.

В статье группы авторов (Ж.В. Удалова, И.С. Васильева, С.В. Зиновьева, В.А. Пасешниченко) «Механизм действия фурустаноловых гликозидов – нового класса природных адаптогенов на растения при заражении растений паразитическими нематодами» выделяются три основные группы факторов, вызывающих стресс у растений: физические – недостаточная или избыточная влажность, освещенность, температура, радиоактивное излучение, механические воздействия; химические – соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.); биологические – поражение возбудителями болезней или вредителями.

В статье В. Н. Чижова и М. В. Приданникова описываются видовой состав, биология, диагностика, хозяйственное значение нематод рода *Meloidogyne* (Nematoda: Tylenchida) европейской части России.

В работе Л.И. Груздевой и Е.М. Матвеевой, проведен анализ фауны почвенных нематод и комплексов фитопаразитических нематод в агроценозах из районов Республики Карелия и Мурманской области, различающихся климатическими, почвенными условиями и степенью заражения почвы узкоспециализированным паразитом картофеля – картофельной цистообразующей нематодой.

В статье Д.А. Карапетяна и др., представленной Научным центром зоологии и гидроэкологии НАН Республики Армения, обсуждаются история и современное состояние фитонематологических исследований в Армении.

Все работы, включенные в сборник, выполнены на современном научном уровне. Они непременно привлекут внимание специалистов – общих биологов, паразитологов, зоологов, ботаников, фитопатологов, экологов, работников прикладных направлений паразитологии.

Член-корреспондент РАН
М.Д. Сонин

**ПОПУЛЯЦИОННО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ГОСТАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ЦЕСТОДЫ
PROTEOCEPHALUS LONGICOLLIS (ZEDER, 1800)
ИЗ ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ
ЕВРОПЕЙСКОЙ КОРЮШКИ *OSMERUS EPERLANUS* L.**

Л.В. АНИКИЕВА

Изучена морфологическая изменчивость паразита лососевидных рыб цестоды *P. longicollis* из корюшки озер Ладожского и Онежского и корюшки, спонтанно вселившейся в оз. Сямозеро. Дана характеристика гостальных группировок паразита, сопоставлена структура их внутрипопуляционного разнообразия, оценена норма реакции вида паразита на особенности условий обитания. Выявлен основной тренд морфологической дисперсии *P. longicollis* при освоении им нового для водоема вида хозяина. Сделан вывод о том, что структура внутрипопуляционного разнообразия отражает генерализованное направление приспособления паразита к условиям обитания в хозяине.

Проблема вида и внутривидовой изменчивости – одна из кардинальных проблем биологии. Вид согласно биологической концепции имеет сложную популяционную структуру. Приспособление популяций к местным условиям сопровождается возникновением генотипических, фенотипических и экологических отличий.

Проблеме вида и внутривидовой изменчивости паразитов в настоящее время уделяется большое внимание. Однако специальные исследования внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости даже широко распространенных видов паразитов единичны и разрозненны. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки в течение длительного времени описывались под разными названиями или определялись как паразиты сиговых и хариусовых рыб, в связи с чем границы вида оказались размыты, а список хозяев и данные о его географическом распространении нуждались в дальнейшей проверке (Фрезе, 1965). Вильямс (Willemse, 1969) впервые установил, что у корюшки в Нидерландах могут обитать одновременно два морфологически различающихся вида. Один из них специфичный паразит корюшки *P. tetrastomus* (Rudolphi, 1810). Другой вид – широко распространенный паразит лососевидных рыб *P. longicollis* (Zeder, 1800). Позднее оба вида были дифференцированы у европейской корюшки в бассейне Балтийского моря (Ботническом заливе, оз. Ладожском и оз. Онежском) (Аникиева, 1998). В оз. Сямозере *P. longicollis* перешел на спонтанно вселившуюся в водоем корюшку и стал массовым представителем паразитофауны (Евсеева и др., 1999). До наших исследований морфологическую изменчивость *P. longicollis* из европейской корюшки изучали с целью диагностики вида и его дифференциации от дру-

¹ Институт биологии КарНЦ РАН.

гих видов рода *Proteocephalus* (Scholz, Hanzelova, 1998).

Целью настоящей работы явилось изучение популяционно-морфологической изменчивости *P. longicollis* в локальных популяциях европейской корюшки для установления особенностей формирования гостальных группировок паразита.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящего сообщения послужили три выборки половозрелых цестод из европейской корюшки *Osmerus eperlanus* L. Две из них собраны из корюшки оз. Ладожского ($n = 50$) и оз. Онежского ($n = 30$), а третья – из спонтанно вселившейся корюшки в оз. Сямозеро ($n = 56$). Изучали морфометрическую изменчивость признаков, относящихся к основным функциональным системам прикрепления и трофико-репродукции цестод: пластические признаки – ширина сколекса, диаметр боковых и апикальной присосок, длина стробилы, длина и ширина половозрелых члеников, длина бursy цирруса и яичника; счетный признак – число семенников и относительный признак – отношение длины бursy цирруса к ширине членика. Сопоставляли границы изменчивости признаков, средние значения и дисперсию. Статистическая обработка выполнена стандартными методами (Лакин, 1990). Значимость различий и их величину определяли соответственно по t и F критериям и по коэффициенту CD (Майр, 1971). Вычисляли индекс сходства Сьерсенса-Чекановского (C_j).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что каждая из изучаемых нами выборок характеризовалась своеобразными значениями пределов изменчивости признаков *P. longicollis* (табл. 1). Эмпирическое выделение интервалов и ранжирование значений в вариационные ряды позволило устранить мелкие различия фактических данных в пределах интервалов и сопоставить степень различия между гостальными группировками паразита из разных популяций хозяина. Вариационные ряды значений признаков цестод из ладожской и онежской выборок совпадали на 90–100%, сямозерской и ладожской – 98–64%, сямозерской и онежской – 94–43%. Анализ состава вариационных рядов отдельно по признакам прикрепления и трофико-репродуктивным признакам выявил более высокое сходство выборок по признакам прикрепления, чем по трофико-репродуктивным признакам (табл. 2).

Все выборки были сходны по средним значениям длины члеников и стробилы, числа семенников и отношения длины бursy цирруса к ширине членика. Кроме того, сямозерская выборка была близка к ладожской по всем трем признакам прикрепления и длине бursy цирруса, а ладожская выборка была сходна с онежской диаметром боковых присосок. Сямозерская выборка отличалась от ладожской большей шириной члеников и размахом крыльев яичника, от онежской – более крупными размерами сколекса, присосок, бursy цирруса, яичника и более широкими члениками. Ладожская и онежская выборки различались шириной сколекса, диаметром апикальной присоски,

Таблица 1

Пределы изменчивости признаков *P. longicollis* из корюшки разных водоемов, мкм

| Признак | Онежское | Ладожское | Сямозеро | Нидерланды (по: Scholz, Hanzelova, 1998) |
|--|-----------|-----------|-----------|--|
| Ширина сколекса | 227–378 | 234–396 | 234–533 | 214–317 |
| Диаметр боковых присосок | 86–126 | 72–180 | 90–198 | 88–117 |
| Диаметр апикальной присоски | 54–61 | 54–90 | 47–101 | 43–67 |
| Длина половозрелых члеников | 375–735 | 232–770 | 458–987 | 506–576 |
| Ширина половозрелых члеников | 345–564 | 350–805 | 458–1090 | 367–546 |
| Число семенников | 32–56 | 23–70 | 30–71 | 44–53 |
| Длина бурсы цирруса | 78–198 | 141–225 | 141–387 | 136–157 |
| Длина яичника | 232–507 | 267–528 | 317–775 | 292–465 |
| Длина стробилы | 0,3–1,7 | 0,2–1,8 | 0,7–2,3 | До 4,8 |
| Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика | 0,23–0,48 | 0,24–0,44 | 0,26–0,42 | 0,29–0,37 |

Таблица 2

Сходство выборок по набору вариационных рядов признаков *P. longicollis* из корюшки разных водоемов, %

| Признак | Онежская – Ладожская | Ладожская – Сямозерская | Онежская – Сямозерская |
|--|-------------------------|----------------------------|---------------------------|
| Ширина сколекса | 100 | 74 | 74 |
| Диаметр боковых присосок | 94 | 94 | 97 |
| Диаметр апикальной присоски | 100 | 81 | 81 |
| Длина половозрелых члеников | 90 | 43 | 64 |
| Ширина половозрелых члеников | 94 | 45 | 91 |
| Число семенников | 96 | 87 | 98 |
| Длина бурсы цирруса | 96 | 74 | 74 |
| Длина яичника | 10 | 49 | 67 |
| Длина стробилы | 96 | 92 | 78 |
| Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика | 98 | 70 | 86 |
| Признаки прикрепления (в среднем) | 98 | 83 | 84 |
| Признаки стробилы (в среднем) | 96 | 66 | 80 |
| Совокупность признаков | 97 | 75 | 82 |

Таблица 3

Средние значения признаков *P. longicollis* из корюшки разных водоемов, мкм

| Признак | Онего (1) | Ладога (2) | Сямозеро (3) | <i>t</i> 1-2 | <i>t</i> 1-3 | <i>t</i> 2-3 |
|--|--------------|---------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Ширина сколекса | 288±6 | 320±11 | 357±18 | 2,6* | 3,6* | 1,8 |
| Диаметр боковых присосок | 107±2 | 120±7 | 132±4 | 1,8 | 5,6* | 1,5 |
| Диаметр апикальной присоски | 59±1,3 | 70±3 | 77±2 | 3,44* | 6,7* | 1,9 |
| Длина полово-зрелых члеников | 516±33 | 521±20 | 619±30 | 0,12 | 2,3 | 2,7 |
| Ширина полово-зрелых члеников | 430±15 | 508±13 | 675±32 | 3,9* | 7,0* | 4,9* |
| Число семенников | 46±1,5 | 41±1,5 | 47±2 | 2,4* | 0,4 | 2,4 |
| Длина бурсы цирруса | 149±6 | 191±3 | 231±17 | 6,2* | 4,6* | 2,4 |
| Длина яичника | 331±14 | 387±11 | 507±25 | 3,1* | 6,2* | 4,4* |
| Длина стробилы | 0,8±0,08 | 0,8±0,1 | 1,3±0,08 | 0 | 1,9 | 1,8 |
| Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика | 0,36±0,02 | 0,36±0,01 | 0,34±0,01 | 0,5 | 1,0 | 2,0 |

* Различия достоверны.

Таблица 4

Дисперсия значений признаков *P. longicollis* из корюшки разных водоемов

| Признак | Онего (1) | Ладога (2) | Сямозеро (3) | <i>F</i> 1-2 | <i>F</i> 1-3 | <i>F</i> 2-3 |
|--|--------------|------------|--------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| Ширина сколекса | 1208 | 2178 | 7164 | 1,8 | 5,9* | 3,3* |
| Диаметр боковых присосок | 121 | 599 | 515 | 5,0* | 4,3* | 1,2 |
| Длина апикальной присоски | 57 | 123 | 187 | 2,2 | 3,3* | 1,5 |
| Длина полово-зрелых члеников | 10 714 | 18 769 | 20 204 | 1,8 | 1,9 | 1,1 |
| Ширина полово-зрелых члеников | 4083 | 8320 | 23 825 | 2,0 | 5,8* | 2,9* |
| Число семенников | 43 | 117 | 147 | 2,7 | 3,4* | 1,3 |
| Длина бурсы цирруса | 730 | 392 | 2700 | 1,8 | 3,7* | 6,9* |
| Длина яичника | 3943 | 6068 | 13 220 | 1,5 | 3,3* | 2,2 |
| Длина стробилы | 0,15 | 0,22 | 1,25 | 1,5 | 8,3* | |
| Отношение длины бурсы цирруса к ширине членика | 0.006 | 0.03 | 0.02 | | 3,3* | 0,7 |

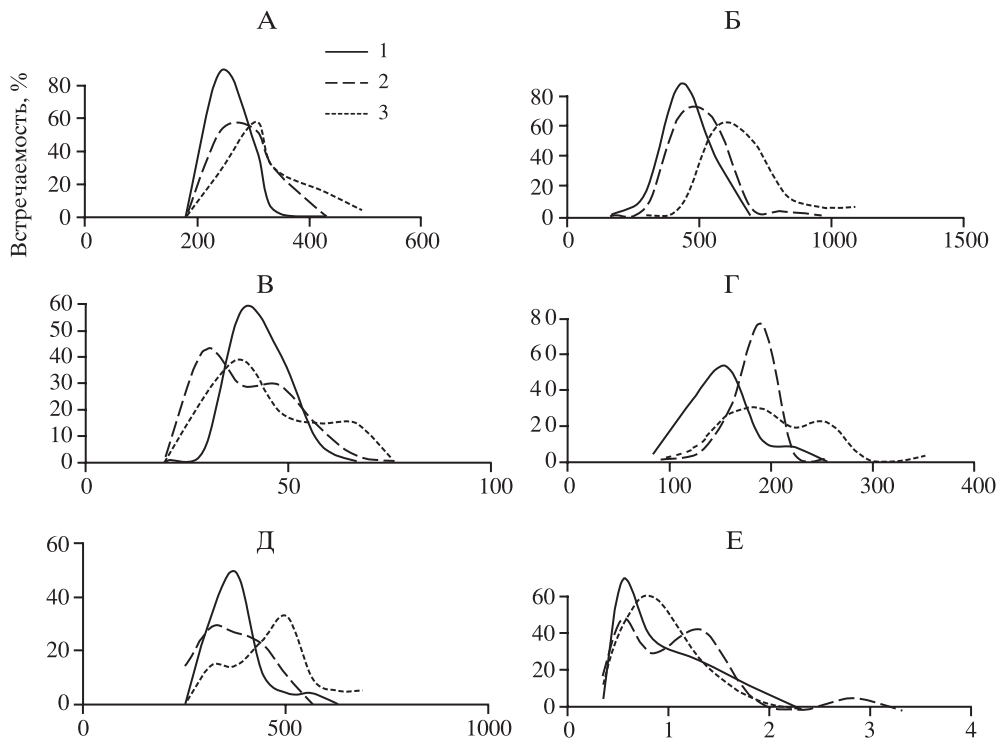


Рис. 1. Частотное распределение значений признаков *P. longicollis* (мкм) из корюшки разных озер: 1 – оз. Онежское, 2 – оз. Ладожское, 3 – оз. Сямозеро

А – ширина сколекса; Б – ширина половозрелых члеников; В – число семенников; Г – длина бурсы цирруса; Д – размах крыльев яичника; Е – длина стробилы (см). По оси ординат – встречаемость признака, %; по оси абсцисс – значение признака

шириной члеников, длиной бурсы цирруса и размахом крыльев яичника (табл. 3).

Выявлены различия между выборками в характере распределения признаков: у онежской выборки доминировал один частотный класс значений признаков, у ладожской – два, у сямозерской – три частотных класса (рис. 1–5).

По критерию Фишера все три выборки различались только характером варьирования длины члеников. Сямозерская выборка имела более высокий уровень варьирования ширины сколекса, ширины члеников, длины бурсы цирруса и длины стробилы по сравнению с ладожской выборкой, а по сравнению с онежской – всех признаков за исключением длины членика. Наиболее близки по уровню варьирования параметров ладожская и онежская выборки. Они были сходны характером варьирования всех признаков, кроме диаметра боковых присосок и числа семенников (табл. 4).

Коэффициент Сьеренсена-Чекановского по дисперсии признаков между ладожской и онежской выборками составил 0,65 по признакам прикрепления, 0,72 по трофико-репродуктивным признакам, по совокупности всех признаков 0,7. Между ладожской и сямозерской – 0,53; 0,72 и 0,6 соответственно.

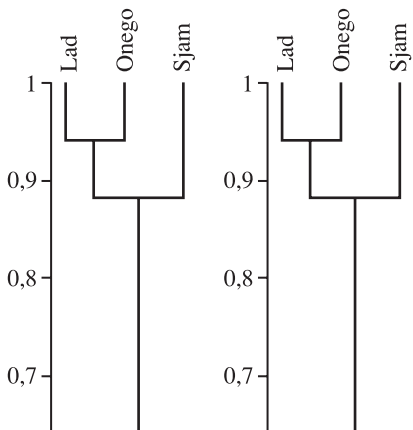


Рис. 2. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из корюшки разных озер по средним значениям признаков прикрепления (ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски)

Рис. 3. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из корюшки разных озер по средним значениям признаков стробилы (ширина членика, число семенников, длина бурсы цирруса, длина яичника)

Наиболее удалены сяозерская и онежская выборки (0,53; 0,49 и 0,3 соответственно).

Коэффициент различия *CD* между выборками, представляющий собой отношение разности средних к сумме средних квадратических отклонений, и рассчитанный для признаков, достоверно различающихся по *t*-критерию, колебался от 0,01 до 0,09.

ОБСУЖДЕНИЕ

Ареал европейской корюшки ограничен водоемами Северной Европы. В России корюшка имеется на Кольском полуострове, Карелии и Архангельской области. В последние годы она спустилась в бассейн Волги и теперь встречается в Рыбинском, Горьковском, Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. Известно, что корюшка широко расселилась по всей территории Северной Европы с окончанием последнего оледенения и приспособилась к различным экологическим условиям, сформировав озерные, озерно-речные и проходные формы (Клюканов, 1977). В крупные водоемы Северной Европы – Ладожское и Онежское озера корюшка вселилась из разных источников: в Ладожское – из балтийского ледникового озера, в Онежское – из Верхневолжской системы ледниковых озер (Кудерский,

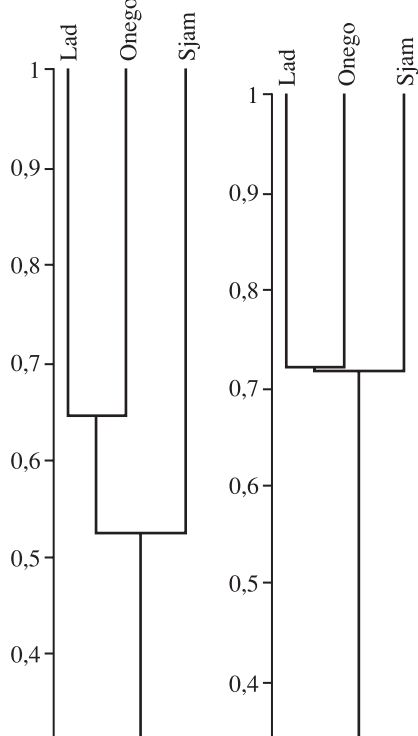


Рис. 4. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из корюшки разных озер по дисперсии значений признаков прикрепления: ширина сколекса, диаметр боковых присосок, диаметр апикальной присоски

Рис. 5. Дендрограмма сходства *P. longicollis* из корюшки разных озер по дисперсии значений признаков стробилы (ширина членика, число семенников, длина бурсы цирруса, длина яичника)

2005). С экологической точки зрения пресноводных корюшек объединяют в две группы: корюшка – крупная форма со сменой питания в онтогенезе от планктонного к хищному и снеток – скороспелая мелкая форма, которая всю жизнь остается планктофагом. Обе формы представлены многочисленными популяциями, различающимися типом динамики численности, сроками полового созревания, особенностями нереста, составом пищи особей и рядом других признаков (Иванова, 1982). Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода *Osmerus* на европейском севере России показала стабильность аллельного разнообразия разных экологических форм европейской корюшки, что позволяет подразумевать единство их происхождения. О филогенетической близости экоформ свидетельствует способность пресноводных корюшек при изменении экологических условий образовывать популяции с новыми биологическими свойствами (Сендек и др., 2005).

Изучаемые нами популяции корюшки относятся к одной экологической группе – крупной форме, но различаются размерно-возрастным составом, темпом линейного и весового роста, характером питания и другими признаками. В холодных глубоководных олиготрофных водоемах Онежском и Ладожском молодь корюшки растет и развивается медленно. Половое созревание происходит сравнительно поздно. Популяция корюшки имеет сложную возрастную структуру с предельным возрастом рыб 6–10 лет. Ладожская корюшка (нерестовая) имеет длину от 100 до 252 мм. Основу уловов составляют 2–4-летки длиной 110–180 мм. Онежская корюшка характеризуется меньшими размерами. Длина половозрелых особей колеблется от 90 до 160 мм (Иванова, 1982). Корюшка, вселившаяся в оз. Сямозеро, нашла в новом водоеме благоприятные условия для нагула, роста и размножения и заняла доминирующее место в ихтиофауне. Наибольшие линейные приросты сямозерской корюшки наблюдаются на первом году жизни. В структуре стада доминируют рыбы в возрасте 2+, длиной 115–130 мм. По морфологическим признакам корюшка Сямозера отличается от корюшки Ладожского и Онежского озер, но ближе к ладожской, чем к онежской (Стерлигова и др., 2002). По уровню разнообразия мтДНК она превосходит корюшку из Ботнического залива и Ладожского озера (Гордеева и др., 2005).

Изучение морфологической изменчивости цестоды *P. longicollis* из корюшки озер Онежского, Ладожского и Сямозера позволило дать характеристику гостальных группировок паразита и выявить связь морфологических параметров паразита с особенностями обитания хозяина. Нами установлено, что гостальная экоформа паразита из разных локальных популяций одного и того же вида хозяина сходна по основным систематическим признакам вида (числу семенников и отношению длины бурсы цирруса к ширине членика) и различается морфометрическими показателями пластических признаков, характером их изменчивости и структурой внутривидового разнообразия. Анализ вариационных рядов признаков *P. longicollis* из природных популяций корюшки Ладожского и Онежского озер выявил большую площадь перекрытия значений признаков и отсутствие достоверных различий в их варьировании, что свидетельствует о высоком сходстве внутривидового разнообразия гостальных группировок гельминта в этих водоемах и незначительных межпопуляционных различиях. Морфометрические показатели *P. longicollis* из корюшки, натурализовавшейся в оз. Сямозере,

отличаются более широкими границами изменчивости большинства признаков, средними значениями большинства признаков и уровнем варьирования. Выявленные нами различия в числе доминирующих классов признаков и их средних значениях, а также уровне варьирования определяют особенности структуры разнообразия гостальной экоформы *P. longicollis* из корюшки изучаемых водоемов и адаптивные приспособления паразита к неодинаковым условиям обитания.

Сопоставление характера изменчивости *P. longicollis* из природных популяций корюшки и корюшки, спонтанно вселившейся в оз. Сямозеро, выявило основной тренд морфологической дисперсии паразита при освоении им нового для водоема вида хозяина, который выражается в разных векторах изменчивости отдельных признаков. Нами показано, что функционально различающиеся пластические признаки имеют разный уровень изменчивости: признаки прикрепления (размеры сколекса и присосок) более стабильны по сравнению с трофико-репродуктивными признаками – шириной половых зрелых члеников, длиной бурсы цирруса и размахом крыльев яичника. Наименее изменчивы – счетный признак (число семенников) и относительный (отношение длины бурсы цирруса к ширине членика), которые относятся к основным систематическим признакам цестод рода *Proteocephalus*.

Таким образом, изучение морфологической изменчивости паразита лососевидных рыб *P. longicollis* из европейской корюшки установило высокое сходство внутривидового разнообразия и незначительные межвидовые различия в разнообразии гостальных группировок гельминта в природных популяциях хозяина. Выявлены различия в структуре разнообразия и доминирующих значениях признаков. Показано, что основной тренд морфологической дисперсии паразита при освоении нового для водоема хозяина связан с разными векторами варьирования отдельных признаков. Общая тенденция усиления разнообразия является генерализованным направлением приспособления паразитов к обитанию в условиях акклиматизационного эффекта хозяина. Сделан вывод о том, что внутривидовое разнообразие и его структура отражают приспособленность паразитов к обитанию в условиях локальных популяций хозяина.

ЛИТЕРАТУРА

- Аникиева Л.В. Цестоды рода *Proteocephalus* из корюшки *Osmerus eperlanus* // Паразитология. 1998. Т. 32, № 2. С. 134–140.
- Гордеева Н.В., Стерлигова О.П., Сендек Д.С. Генетическая изменчивость корюшки Сямозера // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Вологда, 2005. Ч. 1. С. 108–109.
- Евсеева Н.В., Иешко Е.П., Шульман Б.С. Роль акклиматизации в формировании паразитофауны европейской корюшки *Osmerus eperlanus* (L.) в условиях Сямозера (Карелия) // Паразитология. 1999. Т. 33, № 5. С. 404–409.
- Иванова М.Н. Популяционная изменчивость пресноводных корюшек. Рыбинск, 1982. 144 с.
- Клюканов В.А. Происхождение, расселение и эволюция корюшковых (*Osmeridae*) // Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л., 1977. С. 13–27.
- Кудерский Л.А. Пути формирования ихтиофауны Онежского озера // Биогеография Карелии. Петрозаводск, 2005. С. 147–163. (Тр. КарНЦ РАН; Вып. 7).
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.

- Сендек Д.С., Студенов И.И., Шерстков В.С., Новоселов А.П., Коновалов А.Ф.* Генетическая дифференциация корюшковых рыб рода *Osmerus* (Osmeridae: Salmoniformes) на Европейском Севере России // Лососевые рыбы Восточной Фенноскандии. Петрозаводск, 2005. С. 148–157.
- Стерлигова О.П., Павлов В.Н., Ильмаст Н.В., Павловский С.А., Комулайнен С.Ф., Кучко Я.А.* Экосистема Сямозера: (Биологический режим, использование). Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2002. 119 с.
- Фрезе В.И.* Протеоцефалы – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. М., 1965. 538 с.
- Schmidt G.D.* Handbook of tapeworm identification. Boca Ration (Fla.): CRC press, 1986. 655 p.
- Scholz T., Hanzelova V.* Tapeworms of the genus *Proteocephalus* Weinland, 1858 (Cestoda: Proteocephalidae), parasites of fishes in Europe. Studie AV CR. Prague: Academia, 1998. 118 p.
- Willemsse J.J.* The genus *Proteocephalus* in the Netherlands // J. Helminthol. 1969. Vol. 42. P. 395–410.

СКРЕБНИ (АСАНТОСЕРНАЛА) ПТИЦ НИЖНЕЙ ОБИ

Г.И. АТРАШКЕВИЧ¹, М.Д. СОНИН²

Изучение гельминтов птиц в высоких широтах, в Субарктике по ряду известных причин всегда вызывает живой интерес у паразитологов. Особенно больших успехов в этом направлении достигла отечественная гельминтология. В первую очередь благодаря обширным материалам, собранным известными экспедициями (СГЭ) прошлого столетия под руководством акад. К.И. Скрябина в северных районах России. Ярким примером является грандиозная коллекция скребней птиц Азиатской Субарктики, собранная несколькими СГЭ и изученная И.Г. Хохловой. Результаты этих исследований опубликованы и широко известны, включая последнюю обобщающую сводку по акантоцефалам наземных позвоночных фауны СССР (Хохлова, 1986). Но при этом остались в тени материалы по скребням Обской СГЭ ГЕЛАН СССР, собранным с июня по сентябрь 1965 г. в бассейне нижнего течения р. Обь – в окрестностях пос. Лабытнанги, в басс. р. Куноват и на Полярном Урале, где было вскрыто 876 экз. птиц 101 вида 11 отрядов. Только в одной из опубликованных работ общего характера (Хохлова, 1966а) имеются фрагментарные сведения по результатам обработки этого материала, где констатируется обнаружение у птиц низовья Оби шести видов скребней у девяти видов птиц при общей экстенсивности инвазии 4,2%.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В основу работы положены результаты обработки коллекций скребней, собранных на Южном Ямале (базовые точки: пос. Ямбура – 66,8° с.ш., 68,8° в.д. и бухта Находка – 67,3° с.ш., 72,0° в.д.) и южном побережье Обской губы (базовая точка – пос. Шуга – 66,3° с.ш., 71,5° в.д.) двумя экспедициями ГЕЛАН СССР в 1974 г. (вскрыто 1213 экз. птиц 65 видов восьми отрядов) и в 1975 г. (вскрыто 1152 экз. птиц 41 вида семи отрядов). Изучена также коллекция скребней птиц, собранная нами на Южном Ямале (базовая точка – район пос. Ямбура) в работе академической экспедиции в 1982 г. (вскрыто 265 экз. птиц 21 вида 5 отрядов), когда одновременно со вскрытиями птиц проводились поиски естественных промежуточных хозяев гельминтов фоновых видов. Список исследованных птиц и общие показатели

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН. Магадан, Россия.

² Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

Таблица 1

Зараженность птиц скребнями на Нижней Оби в 1965, 1974, 1975 и 1982 гг.

| Вид птиц | Годы полевых исследований | | | | | | | |
|---|----------------------------|------|-------|------|-------|------|-------|------|
| | 1965 (Хохлова, 1967) | | 1974 | | 1975 | | 1982 | |
| | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. |
| Отряд Гагарообразные – Gaviiformes | | | | | | | | |
| Краснозобая гагара – <i>Gavia stellata</i> | 20 | нет | 15 | нет | 1 | нет | – | – |
| Чернозобая гагара – <i>Gavia arctica</i> | 2 | нет | 9 | 2 | – | – | 2 | 1 |
| Отряд Поганкообразные – Podicipediformes | | | | | | | | |
| Красношейная поганка – <i>Podiceps auritus</i> | 9 | нет | – | – | 1 | нет | 1 | нет |
| Отряд Аистообразные – Ciconiiformes | | | | | | | | |
| Большая выпь – <i>Botaurus stellaris</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Гусеобразные – Anseriformes | | | | | | | | |
| Белолобый гусь – <i>Anser albifrons</i> | – | – | 15 | нет | – | – | – | – |
| Гуменник – <i>Anser fabalis</i> | 4 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Лебедь-кликун – <i>Cygnus cygnus</i> | – | – | 1 | нет | – | – | – | – |
| Кряква – <i>Anas platyrhynchos</i> | 12 | 2 | – | – | – | – | – | – |
| Чирок-свистунок – <i>Anas crecca</i> | 15 | нет | 16 | нет | 50 | 24 | 28 | 4 |
| Связь – <i>Anas penelope</i> | 17 | 2 | 8 | 1 | – | – | 25 | нет |
| Шилохвость – <i>Anas acuta</i> | 14 | 5 | 34 | 6 | 50 | 44 | 68 | 67 |
| Чирок-трескунок – <i>Anas querquedula</i> | – | – | 3 | 2 | 1 | нет | 20 | 16 |
| Широконоска – <i>Anas clypeata</i> | 2 | 1 | 10 | 9 | – | – | 43 | 40 |
| Утка – <i>Anas</i> sp. | – | – | 4 | нет | – | – | – | – |
| Белоглазый нырок – <i>Aythya nyroca</i> | – | – | 2 | 2 | – | – | – | – |
| Хохлатая чернеть – <i>Aythya fuligula</i> | 17 | 6 | – | – | – | – | 32 | 32 |
| Морская чернеть – <i>Aythya marila</i> | – | – | 5 | 5 | – | – | 3 | 3 |
| Чернеть – <i>Aythya</i> sp. | – | – | 1 | 1 | – | – | – | – |
| Морянка – <i>Clangula hyemalis</i> | 1 | нет | 34 | 4 | – | – | – | – |
| Гоголь – <i>Vucephala clangula</i> | 18 | нет | – | – | – | – | 1 | нет |
| Синьга – <i>Melanitta nigra</i> | 21 | 8 | 5 | 3 | – | – | 7 | 6 |
| Турпан – <i>Melanitta fusca</i> | 16 | 5 | – | – | – | – | – | – |
| Луток – <i>Mergellus albellus</i> | 8 | 1 | 4 | 2 | – | – | – | – |
| Большой крохаль – <i>Mergus merganser</i> | 19 | 1 | 17 | 1 | – | – | – | – |
| Отряд Соколообразные – Falconiformes | | | | | | | | |
| Скопа – <i>Pandion haliaetus</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Тетеревятник – <i>Accipiter gentilis</i> | 6 | нет | – | – | 3 | нет | – | – |
| Зимняк – <i>Buteo lagopus</i> | – | – | – | – | 1 | нет | – | – |
| Орлан-белохвост – <i>Haliaeetus albicilla</i> | 2 | нет | 1 | нет | – | – | – | – |
| Сапсан – <i>Falco peregrinus</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Чеглок – <i>Falco subbuteo</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Дербник – <i>Falco columbarius</i> | 6 | нет | 1 | нет | 5 | 1 | 1 | нет |

Таблица 1 (продолжение)

| Вид птиц | Годы полевых исследований | | | | | | | |
|---|----------------------------|------|-------------|------|-------|------|-------|------|
| | 1965 (Хохлова, 1967) | | 1974 | | 1975 | | 1982 | |
| | | | Наши данные | | | | | |
| | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. |
| Отряд Курообразные – Galliformes | | | | | | | | |
| Белая куропатка – <i>Lagopus lagopus</i> | 6 | нет | 80 | 1 | 38 | нет | – | – |
| Тетерев – <i>Lyrurus tetrix</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Глухарь – <i>Tetrao urogallus</i> | 13 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Рябчик – <i>Tetrastes bonasia</i> | 18 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Ржанкообразные – Charadriiformes | | | | | | | | |
| Тулес – <i>Pluvialis squatarola</i> | – | – | 4 | 1 | 5 | 4 | – | – |
| Бурокрылая ржанка – <i>Pluvialis fulva</i> | – | – | 4 | нет | – | – | – | – |
| Золотистая ржанка – <i>Pluvialis apricaria</i> | 2 | 1 | 12 | 1 | 23 | 1 | – | – |
| Галстучник – <i>Charadrius hiaticula</i> | 5 | нет | 44 | 7 | 115 | 9 | – | – |
| Камнешарка – <i>Arenaria interpres</i> | – | – | 14 | нет | 3 | нет | – | – |
| Кулик-сорока – <i>Haematopus ostralegus</i> | 4 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Черныш – <i>Tringa ochropus</i> | 6 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Фифи – <i>Tringa glareola</i> | 14 | нет | 19 | 1 | 91 | 4 | – | – |
| Большой улит – <i>Tringa nebularia</i> | 18 | нет | 5 | нет | – | – | – | – |
| Щеголь – <i>Tringa erythropus</i> | 1 | нет | 34 | 2 | – | – | 1 | нет |
| Перевозчик – <i>Actitis hypoleucos</i> | 3 | нет | – | – | 9 | 1 | – | – |
| Мородунка – <i>Xenus cinereus</i> | 16 | 1 | 25 | 3 | – | – | – | – |
| Круглоносый плавунчик – <i>Phalaropus lobatus</i> | 5 | нет | 38 | 8 | 82 | 34 | – | – |
| Турухтан – <i>Philomachus pugnax</i> | 28 | 1 | 61 | 10 | 89 | 28 | 4 | нет |
| Кулик-воробей – <i>Calidris minuta</i> | 13 | 1 | 114 | 5 | 132 | 14 | 3 | нет |
| Белохвостый песочник – <i>Calidris tem-minckii</i> | 2 | нет | 133 | 2 | 77 | 13 | 1 | нет |
| Краснозобик – <i>Calidris ferruginea</i> | 3 | нет | 2 | нет | 4 | нет | – | – |
| Чернозобик – <i>Calidris alpina</i> | 2 | нет | 34 | 1 | 9 | нет | – | – |
| Песчанка – <i>Calidris alba</i> | 4 | нет | 9 | нет | 5 | нет | 2 | нет |
| Грязовик – <i>Limicola falcinellus</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Гаршнеп – <i>Limnocyptes minimus</i> | – | – | 4 | 2 | – | – | 2 | 1 |
| Бекас – <i>Gallinago gallinago</i> | 3 | нет | 2 | нет | 14 | нет | 17 | 2 |
| Азиатский бекас – <i>Gallinago stenura</i> | 3 | нет | – | – | 1 | нет | – | – |
| Дупель – <i>Gallinago media</i> | 3 | нет | 10 | нет | 2 | нет | – | – |
| Большой кроншнеп – <i>Numenius arquata</i> | 4 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Средний кроншнеп – <i>Numenius phaeopus</i> | 1 | нет | 2 | нет | – | – | – | – |
| Малый веретенник – <i>Limosa lapponica</i> | 1 | нет | 5 | нет | 5 | нет | – | – |
| Короткохвостый поморник – <i>Stercorarius parasiticus</i> | 1 | нет | 4 | нет | 1 | нет | – | – |
| Длиннохвостый поморник – <i>Stercorarius longicaudus</i> | 22 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Малая чайка – <i>Larus minutus</i> | 10 | 2 | 30 | нет | – | – | – | – |
| Озерная чайка – <i>Larus ridibundus</i> | 5 | нет | 35 | 1 | 23 | 11 | 5 | нет |

Таблица 1 (продолжение)

| Вид птиц | Годы полевых исследований | | | | | | | |
|---|----------------------------|------|-------------|------|-------|------|-------|------|
| | 1965 (Хохлова, 1967) | | 1974 | | 1975 | | 1982 | |
| | | | Наши данные | | | | | |
| | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. |
| Серебристая чайка – <i>Larus argentatus</i> | 2 | нет | 43 | 5 | – | – | 1 | нет |
| Сизая чайка – <i>Larus canus</i> | 29 | 1 | 16 | нет | – | – | – | – |
| Речная крачка – <i>Sterna hirundo</i> | 8 | нет | 57 | нет | 65 | 2 | – | – |
| Полярная крачка – <i>Sterna paradisaea</i> | 5 | нет | 26 | 1 | – | – | – | – |
| Отряд Кукушкообразные – Cuculiformes | | | | | | | | |
| Обыкновенная кукушка – <i>Cuculus canorus</i> | 9 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Совообразные – Strigiformes | | | | | | | | |
| Белая сова – <i>Nyctea scandiaca</i> | – | – | 12 | нет | – | – | – | – |
| Болотная сова – <i>Asio flammeus</i> | – | – | 14 | нет | – | – | – | – |
| Ястребиная сова – <i>Surnia ulula</i> | 4 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Стрижеобразные – Apodiformes | | | | | | | | |
| Черный стриж – <i>Apus apus</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Дятлообразные – Piciformes | | | | | | | | |
| Большой пёстрый дятел – <i>Dendrocopos major</i> | 14 | 1 | 2 | нет | – | – | – | – |
| Трёхпалый дятел – <i>Picoides tridactylus</i> | 13 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Отряд Воробьинообразные – Passeriformes | | | | | | | | |
| Береговая ласточка – <i>Riparia riparia</i> | 20 | нет | 15 | нет | 72 | нет | – | – |
| Рогатый жаворонок – <i>Eremophila alpestris</i> | – | – | 4 | нет | – | – | – | – |
| Пятнистый конёк – <i>Anthus hodgsoni</i> | – | – | 1 | нет | – | – | – | – |
| Луговой конёк – <i>Anthus pratensis</i> | 15 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Краснозобый конёк – <i>Anthus cervinus</i> | – | – | 42 | 1 | 6 | 1 | – | – |
| Желтая трясогузка – <i>Motacilla flava</i> | 5 | нет | 3 | 1 | 23 | 6 | – | – |
| Желтоголовая трясогузка – <i>Motacilla citreola</i> | 1 | нет | 3 | нет | 25 | 5 | – | – |
| Белая трясогузка – <i>Motacilla alba</i> | 20 | нет | 8 | 1 | 98 | 12 | – | – |
| Серый сорокопут – <i>Lanius excubitor</i> | 1 | нет | – | – | 2 | нет | – | – |
| Кукша – <i>Perisoreus infaustus</i> | 17 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Сорока – <i>Pica pica</i> | 6 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Кедровка – <i>Nucifraga caryocatactes</i> | 27 | 1 | – | – | – | – | – | – |
| Черная ворона – <i>Corvus corone</i> | 14 | нет | 25 | нет | 10 | нет | – | – |
| Серая ворона – <i>Corvus cornix</i> | – | – | – | – | 5 | 1 | – | – |
| Свиристель – <i>Bombycilla garrulus</i> | 17 | нет | – | – | 3 | нет | – | – |
| Сибирская завирушка – <i>Prunella montanella</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Болотная камышевка – <i>Acrocephalus palustris</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Славка-мельничек – <i>Sylvia curruca</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Пеночка-весничка – <i>Phylloscopus trochilus</i> | 3 | нет | – | – | – | – | – | – |

Таблица 1 (окончание)

| Вид птиц | Годы полевых исследований | | | | | | | |
|---|----------------------------|------|-------------|------|-------|------|-------|------|
| | 1965 (Хохлова, 1967) | | 1974 | | 1975 | | 1982 | |
| | | | Наши данные | | | | | |
| | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. | Вскр. | Зар. |
| Пеночка-теньковка – <i>Phylloscopus collybita</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Пеночка-таловка – <i>Phylloscopus borealis</i> | 18 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Черноголовый чекан – <i>Saxicola torquata</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Обыкновенная каменка – <i>Oenanthe oenanthe</i> | 5 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Обыкновенная горихвостка – <i>Phoenicurus phoenicurus</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Варакушка – <i>Luscinia svecica</i> | 11 | нет | 5 | нет | – | – | – | – |
| Краснозобый дрозд – <i>Turdus ruficollis</i> | 28 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Рябинник – <i>Turdus pilaris</i> | 16 | нет | – | – | 1 | нет | – | – |
| Белобровик – <i>Turdus iliacus</i> | 9 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Пухляк – <i>Parus montanus</i> | 6 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Сероголовая гаичка – <i>Parus cinctus</i> | 8 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Обыкновенный поползень – <i>Sitta europaea</i> | 4 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Домовый воробей – <i>Passer domesticus</i> | 14 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Юрок – <i>Fringilla montifringilla</i> | 12 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Обыкновенная чечетка – <i>Acanthis flammea</i> | 32 | нет | 7 | нет | – | – | – | – |
| Обыкновенная чечевица – <i>Carpodacus erythrinus</i> | 1 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Щур – <i>Pinicola enucleator</i> | 4 | нет | – | – | 1 | нет | – | – |
| Клёт-еловик – <i>Loxia curvirostra</i> | 3 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Белокрылый клёт – <i>Loxia leucoptera</i> | 3 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Обыкновенный дубонос – <i>Coccothraustes coccothraustes</i> | 2 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Камышовая овсянка – <i>Schoeniclus schoeniclus</i> | 2 | нет | 2 | нет | 1 | нет | – | – |
| Овсянка-ремез – <i>Ocyris rusticus</i> | – | – | 11 | 1 | – | – | – | – |
| Овсянка-крошка – <i>Ocyris pusillus</i> | 21 | нет | 1 | нет | – | – | – | – |
| Дубровник – <i>Ocyris aureolus</i> | 3 | нет | – | – | – | – | – | – |
| Лапландский подорожник – <i>Calcarius lapponicus</i> | – | – | 7 | 2 | – | – | – | – |
| ВСЕГО | 876 | | 1213 | 95 | 1152 | 215 | 265 | 172 |

их зараженности скребнями приведены в табл. 1, где видовые название и порядок расположения даны по Коблику с соавт. (2006). Для анализа использованы рукопись диссертации И.Г. Хохловой (1967) и её личные дневниковые записи по определению скребней из коллекции упомянутой выше Обской СГЭ 1965 г., любезно предоставленные в наше распоряжение. В итоге проанализированы результаты четырехгодичных вскрытий 3506 экз. птиц 121

вида 12 отрядов. Камеральная обработка скребней осуществлена традиционными в акантоцефалогии методами.

Использован ранее полученный опыт изучения паразитарных систем скребней птиц в свете теории В.Н. Беклемишева (Контримавичус, Атрашкевич, 1982). Экологическая классификация скребней приведена по Петроченко (1978). Результаты фаунистической обработки коллекции скребней 1974–1982 гг. частично опубликованы (Атрашкевич, 1978, 1979а; Атрашкевич, Сонин, 2004; Sonin, Barus, 1981) и в обобщенном виде представлены в настоящей работе.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего на Нижней Оби скребни обнаружены у 522 экз. (14,9%) птиц 47 видов семи отрядов. В исследованных коллекциях, с учетом данных Хохловой (1966а, 1967, дневниковые записи), в настоящее время выявлено 17 видов и форм скребней восьми родов, шести семейств, трех отрядов, трех классов типа *Acanthocephales*, таксономический состав которых представлен ниже в виде аннотированного списка, где за основу взята обобщенная система Амина (Amin, 1985), базирующаяся на классических разработках Мейера-Ван Клива-Гольвана. Гидротопические скребни отмечены одной звездочкой, геотопические – двумя. Для каждого из видов скребней приведены списки птиц как дефинитивных хозяев (далее «Хозяева на Оби»), при этом 1965 г. выделен отдельно (Хохлова, 1967, дневниковые записи), а данные по коллекции 1974–1982 гг. приведены в обобщенном виде. Обычное место локализации большинства видов скребней – тонкий кишечник птиц – отдельной строкой не указано и специально отмечены лишь случаи другой локализации. Для четырех видов скребней приведены сведения о промежуточных хозяевах в Ямальском регионе.

ТИП ACANTHOCEPHALES (RUDOLPHI, 1808) SKRJABIN ET SCHULZ, 1931

КЛАСС EOACANTHOCEPHALA VAN CLEAVE, 1936

ОТРЯД NEOECHINORHYNCHIDA SOUTHWELL ET MACFIE, 1925

СЕМЕЙСТВО NEOECHINORHYNCHIDAE WARD, 1917

Род *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892

Neoechinorhynchus crassus Van Cleave, 1919 – один из фоновых паразитов пресноводных рыб Голарктики, преимущественно сиговых (Пугачев, 2003). В низовье Оби, по нашим данным, является массовым паразитом чира (*Coregonus nasus*) и муксуна (*C. muksun*).

Хозяева на Оби: серебристая чайка – у 2 из 43, по 1 экз. в железистом и мышечном желудках (28.07 и 06.08.1974); серая ворона – у 1 из 5, две половозрелые самки в тонком кишечнике (09.09.1975); белая куропатка – у 1 из 80, один половозрелый самец в прямой кишке (11.08.1975). Встречаемость рыбных скребней у птиц (как правило, у рыбадных и всеядных) есть

проявление постциклического паразитизма, обусловленного трофическими связями. Данный факт заражения белой куропатки, описанный в литературе (Sonin, Bagus, 1981), совершенно выпадает из этого ряда и может быть объяснен случайным заглатыванием куропаткой инвазированного промежуточного хозяина (остракоды) при питье воды. Вне сомнения, *N. crassus*, как и другие известные виды, относится к числу псевдопаразитов птиц (Хохлова, 1978), однако мы сочли необходимым включить его в этот список для накопления фактов к дальнейшему анализу.

К Л А С С PALAEACANTHOCEPHALA MEYER, 1931

О Т Р Я Д POLYMORPHIDA PETROTSCHENKO, 1956

С Е М Е Й С Т В О POLYMORPHIDAE MEYER, 1931

Р о д *Polymorphus* Luhe, 1911

Polymorphus minutus (Goeze, 1782) Luhe, 1911 – обычный, широко распространенный паразит водоплавающих и околоводных птиц Голарктики, один из фоновых видов скребней в Субарктике (Петроченко, 1958; Хохлова, 1966, а, б, 1978, 1986; Атрашкевич, 1979; Контримавичус, Атрашкевич, 1982). По нашему мнению, характеризуется видоспецифичной локализацией в конечных отделах кишечника птиц, главным образом в зоне отхождения слепых отростков даже при низкой интенсивности инвазии. *P. minutus* – классический объект в ветеринарии, как один из возбудителей полиморфоза утиных птиц (Петроченко, 1958). В Обской коллекции 1965 г. этот вид скребней не выявлен (Хохлова, 1967). Впервые отмечается на Нижней Оби.

Хозяева на Оби в 1974 г.: шилохвость – у 1 из 34, 2 экз. Хозяева на Оби в 1975 г.: шилохвость – у 2 из 50, 31–71 экз. Хозяева на Оби в 1982 г.: чирок-свиистунок – у 1 из 28, 3 экз.; шилохвость – у 24 из 68, 1–485 экз., чирок-трескунок – у 5 из 20, 6–68 экз.; хохлатая чернеть – у 27 из 32, 1–28 экз.; синьга – у 2 из 7, 1–3 экз.; бекас – у 1 из 17, 2 экз.

Цистаканты *P. minutus* обнаружены в 1982 г. в пресноводных бокоплавах *Gammarus lacustris* из тундровых озер в окрестностях пос. Ямбура, что является первой регистрацией промежуточного хозяина этого вида скребней на Южном Ямале и в Обском бассейне в целом (Атрашкевич, Сонин, 2004).

Polymorphus actuganensis Petrotschenko, 1949 – относительно редкий паразит водоплавающих и околоводных птиц Северной Азии (Петроченко, 1958; Хохлова, 1986). На Оби хозяева *P. actuganensis* зарегистрированы только Хохловой (1967, 1986) в коллекции 1965 г.: шилохвость – у 1 из 14; 1 экз.; широконосок – у 1 из 2, 5 экз.; луток – у 1 из 8, 3 экз.; большой крохаль – у 1 из 19, 2 экз. Промежуточный хозяин скребня – пресноводный боколав *Gammarus bergi* известен в Киргизии, в оз. Иссыккуль (Хохлова, 1986). Нами *P. actuganensis* на Оби не отмечен.

Polymorphus diploinflatus Lundstrom, 1942 – относительно редкий паразит утиных птиц Палеарктики (Петроченко, 1958), в некоторых регионах Азиатской Субарктики – на Камчатке и в Охотско-Колымском крае – известен как специфичный, массовый паразит турпанов (Хохлова, 1986; Атрашкевич и др., 2005).

Хозяева на Оби в 1965 г.: турпан – у 4 из 15, 1 – более 200 экз., в том числе в прямой кишке; синьга – у 1 из 8, 2 экз.; большой пестрый дятел – у 1 из 14, один цистакант в тонком кишечнике; кедровка – у 1 из 27, один цистакант в тонком кишечнике. В нашей коллекции *P. diploinflatus* не выявлен. На Колыме впервые установлен промежуточный хозяин этого вида скребней – пресноводный бокоплав *Gammarus lacustris* (Атрашкевич, 2003), достигающий высокой численности в отдельных таежных озерах, излюбленных гнездовых биотопах турпанов, использующих именно этот кормовой ресурс для своих выводков (Кречмар, Кондратьев, 2006). Можно полагать, что такая же картина наблюдается и на Нижней Оби. В таком случае вполне объяснимы случаи заражения молодыми формами (цистакантами) *P. diploinflatus* чисто лесных птиц – большого пестрого дятла и кедровки, склевавших зараженных бокоплавов у уреза воды в прибрежье озер.

Polymorphus magnus Skrjabin, 1913 – обычный, широко распространенный паразит водоплавающих и околоводных птиц Палеарктики, один из фоновых видов скребней в Субарктике (Петроченко, 1958; Хохлова, 1966,а, 1978, 1986; Атрашкевич, 1979; Контримавичус, Атрашкевич, 1982). *P. magnus* – классический объект в ветеринарии, как главный возбудитель полиморфоза утиных птиц (Петроченко, 1958).

Хозяева на Оби в 1965 г.: хохлатая чернеть – у 6 из 17, 3–5 экз.; турпан – у 1 из 16, 27 экз.; синьга – у 5 из 21, 1–5 экз. Хозяева на Оби в 1974 г.: чернозобая гагара – у 1 из 9, 2 экз.; шилохвость – у 1 из 34, 1 экз.; морская чернеть – у 1 из 5, 13 экз.; луток – у 2 из 4, 7–24 экз.; большой крохаль – у 1 из 17, 1 экз.; щеголь – у 1 из 34, 3 экз.; полярная крачка – у 1 из 26, 1 экз. Хозяева на Оби в 1975 г.: шилохвость – у 3 из 50, 1–71 экз.; озерная чайка – у 3 из 23, 2–13 экз.; речная крачка – у 2 из 65, по 1 экз. Хозяева на Оби в 1982 г.: шилохвость – у 4 из 68, 1–50 экз.; чирок-трескунок – у 3 из 20, 1–4 экз.; широконосок – у 7 из 43, 1–4 экз.; хохлатая чернеть – у 29 из 32, 1–639 экз.; морская чернеть – у 3 из 3, 3–9 экз.; синьга – у 4 из 7, 2–4 экз.

Цистаканты *P. magnus* (одновременно с *P. minutus*) обнаружены в 1982 г. в пресноводных бокоплавах *Gammarus lacustris* из тундровых озер в окрестностях пос. Ямбура, что является первой регистрацией промежуточного хозяина этого вида скребней на Южном Ямале (Атрашкевич, Сонин, 2004).

Polymorphus strumosoides Lundstrom, 1942 – широко распространенный паразит водоплавающих и околоводных птиц Палеарктики (Хохлова, 1986), один из фоновых видов скребней нырковых уток Азиатской Субарктики от Енисея до Чукотки и Камчатки (Хохлова, 1966а,б, 1986; Атрашкевич, 1979; Контримавичус, Атрашкевич, 1982). В Обской коллекции 1965 г. этот вид скребней не выявлен (Хохлова, 1967). Впервые отмечается на Нижней Оби.

Скребни *P. strumosoides* обнаружены у трех из 34 морянок (1, 3 и 15 экз.), добытых в июле-августе 1974 г. на Южном Ямале в районе бух. Находка, а также у 1 из 43 (1 экз.) широконосок из окрестностей пос. Ямбура. Собранные экземпляры представлены как молодыми, так и половозрелыми формами, что свидетельствует о реализации жизненного цикла скребня в регионе. Отметим, что в числе промежуточных хозяев *P. strumosoides* известны только пресноводные бокоплавы рода *Gammarus* (Хохлова, 1986).

Polymorphus trochus Van Cleave, 1945 sensu Hohlava, 1966 – один из фоновых видов скребней водоплавающих и околоводных птиц Азиатской

Субарктики (Хохлова, 1966а,б, 1967, 1986). В этих же работах есть регистрация на Оби *P. trochus* как паразита задних отделов кишечника пяти видов птиц из коллекции 1965 г. Это шилохвость – у 3 из 14, 4–35 экз.; хохлатая чернеть – у 3 из 17, 1–3 экз.; турпан – у 1 из 16, 2 экз.; синьга – у 3 из 21, по 1 экз.; сизая чайка – у 1 из 29, 1 экз. В низовье Енисея обнаружены промежуточные хозяева *P. trochus sensu* Hohlöva – бокоплавцы трех видов: *Gammarus locusta*, *Gmalinoides fasciata* и *Euligammarus viridis* (Хохлова, 1966,б). Мы же подвергаем сомнению распространение северо-американского *P. trochus* Van Cleave, 1945 у птиц Азиатской Субарктики, что разделяется и некоторыми другими исследователями (Amin, 1992), однако пока вынуждены оставить этот вид в списке скребней птиц Нижней Оби до последующего специального изучения этой темы.

***Polymorphus* spp.** Обнаружены молодые формы скребней р. *Polymorphus* с морфологическими характеристиками, отличающими их от указанных выше видов. Хозяева на Оби: чернозобая гагара – у 1 из 9, 1 экз. (1974), у 1 из 2, 1 экз. (1982); широконоска – у 1 из 10, 1 экз. (1974); морская чернеть – у 1 из 3, 5 экз. (1982).

Род *Arhythmorhynchus* Luhe, 1911

Arhythmorhynchus petrochenkoi (Schmidt, 1969) Atrashkevich, 1979 – один из фоновых видов паразитов куликов Азиатской Субарктики (Атрашкевич, 1979, 1997; Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Хохлова, 1986). Промежуточные хозяева *A. petrochenkoi* в ареале – различные виды пресноводных водяных осликов рода *Asellus* (Атрашкевич, 2001). В коллекции СГЭ 1965 г. этот вид скребней у птиц не был выявлен. На Нижней Оби *A. petrochenkoi* впервые отмечен Атрашкевичем (1979).

Хозяева на Оби в 1974 г.: круглоносый плавунчик – у 8 из 38, 1–17 экз.; турухтан – у 2 из 61, 1–2 экз.; кулик-воробей – у 1 из 114, 1 экз.; белохвостый песочник – у 2 из 133, по 1 экз. Хозяева на Оби в 1975 г.: круглоносый плавунчик – у 35 из 82, 1–29 экз.; фифи – у 3 из 91, по 1 экз.; перевозчик – у 1 из 9, 3 экз.; турухтан – у 3 из 89, 1–31 экз.; белохвостый песочник – у 4 из 77, 1–3 экз.; шилохвость – у 1 из 50, 1 экз.

Зрелые формы *A. petrochenkoi* отмечены только у куликов четырех видов – круглоногого плавунчика, перевозчика, турухтана и белохвостого песочника.

Цистаканты *A. petrochenkoi* обнаружены в 1982 г. в водяных осликах *Asellus latifrons* из тундровых озер в окрестностях пос. Ямбура, что является первой регистрацией промежуточного хозяина этого вида скребней на Южном Ямале, в Обском бассейне и в целом по Сибири к западу от Колымы (Атрашкевич, Сонин, 2004). Тем самым вся Азиатская Субарктика для *A. petrochenkoi* является репродуктивным ареалом, в пределах которого может происходить обмен между отдельными паразитическими популяциями.

Arhythmorhynchus xeni Atrashkevich, 1978 – редкий, эндемичный вид скребней птиц Нижней Оби (Атрашкевич, 1978; Хохлова, 1986). Описан от мородунки по материалу 1974 г. – по четырем зрелым скребням из прямой

кишки одной из 25 вскрытых птиц (29 июня в окрестностях пос. Салемал). После первоописания вид нигде не регистрировался. Очевидно, является заносной формой с мест зимовок куликов.

Род *Profilicollis* Meyer, 1931

Profilicollis pupa (Linstow, 1905) Kostylew, 1922 comb. n. [= *Polymorphus pupa* (Linstow, 1905) Kostylew, 1922)] – фоновый паразит гаг и других морских уток Азиатской Субарктики (Хохлова, 1986). Впервые отмечается на Нижней Оби.

Хозяева на Оби: синьга – у 1 из 5, один взрослый самец (11 июля 1974 г.).

Рак-отшельник *Pagurus middendorffii* в Северном Охотоморье впервые установлен в качестве промежуточного хозяина *P. pupa*, который является фоновым паразитом охотоморской популяции обыкновенной гаги *Somateria mollissima* (Атрашкевич, 2008). Вероятно, по аналогичному образцу протекает жизненный цикл *P. pupa* и на Ямале, в бассейне Карского моря.

СЕМЕЙСТВО CENTRORHYNCHIDAE VAN CLEAVE, 1916

Род *Sphaerirostris* Golvan, 1956

Sphaerirostris lanceoides (Petrotschenko, 1949) Golvan, 1956 – широко распространенный, но относительно редкий паразит птиц Палеарктики, включая Субарктику (Петроченко, 1958; Хохлова, 1986). Ржанки – характерные хозяева скребня в ареале.

Хозяева на Оби в 1965 г.: золотистая ржанка – у 1 из 2, 1 экз. Хозяева на Оби в 1974–1975 гг.: тулес – у 3 из 9, 1–11 экз.; золотистая ржанка – у 2 из 35, 1–3 экз.; галстучник – у 1 из 159, 1 экз. Обнаружены как зрелые, так и молодые формы скребней, что свидетельствует о возможности реализации жизненного цикла *S. lanceoides* на Нижней Оби.

СЕМЕЙСТВО FILICOLLIDAE PETROTSCHENKO, 1956.

Род *Filicollis* Luhe, 1911

Filicollis anatis (Schrank, 1788) Luhe, 1911 – обычный, широко распространенный паразит водоплавающих и околоводных птиц Палеарктики, один из фоновых и массовых видов скребней в Субарктике (Петроченко, 1958; Хохлова, 1986; Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Атрашкевич, 1997, 1999). Промежуточные хозяева *F. anatis* в ареале – различные виды пресноводных водяных осликов рода *Asellus* (Атрашкевич, 2001). *F. anatis* – классический объект в ветеринарии, как возбудитель филиколлеза утиных птиц (Петроченко, 1958).

Хозяева на Оби в 1965 г.: кряква – у 2 из 12, по 1 экз.; шилохвость – у 2 из 14, 1–6 экз.; хохлатая чернеть – у 2 из 17, 1–2 экз.; турпан – у 2 из 16, 3–10 экз.; синьга – у 2 из 21, 1–3 экз.; мородунка – у 1 из 16, 2 экз.;

Таблица 2

Зараженность птиц Южного Ямала скребнями *Filicollis anatis*

| Вид птиц* | Встречаемость птиц по Данилову и др., 1984 | Вскрыто, экз. | Заражено, экз. | ИО | ИО зрелых самок |
|-------------------------|---|---------------|----------------|------|-----------------|
| Шилохвость | Наиболее многочисленный вид среди речных уток | 152 | 115 | 18,0 | 12,1 |
| Хохлатая чернеть | Немногочисленный гнездящийся вид в поймах рек | 32 | 27 | 13,2 | 9,3 |
| Морская чернеть | Обычный вид на тундровых водоемах | 8 | 6 | 19,3 | 4,7 |
| Широконоска | Немногочисленный гнездящийся вид в поймах рек | 53 | 44 | 8,0 | 4,8 |
| Чирок-трескунок | Регулярно залетает | 24 | 16 | 4,0 | 1,9 |
| Синьга | Немногочисленный гнездящийся вид | 12 | 3 | 3,3 | 1,7 |
| Чирок-свистун | Обычный гнездящийся вид | 94 | 25 | 0,8 | 0,06 |
| Тулес | То же | 9 | 3 | 4,6 | нет |
| Турухтан | » | 154 | 38 | 3,1 | нет |
| Гаршнеп | » | 6 | 3 | 3,0 | нет |
| Озерная чайка | » | 63 | 11 | 1,2 | нет |
| Мородунка | » | 25 | 3 | 0,52 | нет |
| Белохвостый песочник | » | 211 | 11 | 0,26 | нет |
| Галстучник | » | 159 | 16 | 0,21 | нет |
| Фифи | » | 110 | 3 | 0,17 | нет |
| Белая трясогузка | » | 106 | 5 | 0,15 | нет |
| Желтоголовая трясогузка | » | 28 | 2 | 0,14 | нет |
| Дербник | » | 7 | 1 | 0,14 | нет |
| Круглоносый плавунчик | » | 120 | 7 | 0,12 | нет |
| Кулик-воробей | » | 249 | 14 | 0,1 | нет |
| Овсянка-ремез | » | 11 | 1 | 0,09 | нет |
| Желтая трясогузка | » | 26 | 2 | 0,08 | нет |
| Бекас | » | 33 | 1 | 0,06 | нет |
| Чернозобик | » | 43 | 1 | 0,05 | нет |
| Краснозобый конек | » | 48 | 1 | 0,04 | нет |
| Щеголь | » | 35 | 1 | 0,03 | нет |
| Связь | » | 33 | 1 | 0,03 | нет |
| Морянка | » | 34 | 1 | 0,03 | нет |

* Виды птиц расположены по степени уменьшения индекса обилия скребней (ИО) *Filicollis anatis* и индекса обилия их зрелых самок.

турухтан – у 1 из 28, 5 экз.; кулик-воробей – у 1 из 13, 1 экз.; малая чайка – у 2 из 10, 1–2 экз. В 1974–1982 гг. разновозрастные скребни *F. anatis* обнаружены у птиц 28 видов, что в обобщенном виде представлено в табл. 2. Зрелые формы *F. anatis* отмечены только у некоторых утиных птиц семи видов со стабильно высокой интенсивностью инвазии у шилохвости (до 122 экз.) и хохлатой чернети (до 90 экз.). Только молодые формы скребней обнаружены у птиц остальных видов (21), среди которых заметно выделяется турухтан с высокой интенсивностью инвазии – до 132 экз.

Цистаканты *F. anatis* обнаружены в 1982 г. в водяных осликах *Asellus latifrons* из тундровых озер в окрестностях пос. Ямбура, что является первой регистрацией промежуточного хозяина этого вида скребней на Южном Ямале и в Обском бассейне в целом (Атрашкевич, Сонин, 2004).

Filicollis trophimenkoi Atrashkevich, 1982 – облигатный паразит нырковых уток, гнездящихся в тундрах крайнего Северо-Востока Азии – от Чукотки до Северного Охотоморья включительно (Атрашкевич, 1982, 1997, 1999; Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Атрашкевич, неопубл. данные). Впервые отмечается на Южном Ямале.

После проведенной ревизии коллекции 1974 г. скребни *F. trophimenkoi* обнаружены у двух из 34 морянок (1 и 7 экз.), добытых в июле-августе на Южном Ямале в районе бух. Находка. Все восемь собранных экземпляров представлены молодыми формами, что свидетельствует о реализации жизненного цикла скребня на Ямале. Значение этой находки трудно переоценить, поскольку она позволяет включить всю Азиатскую Субарктику в репродуктивный ареал *F. trophimenkoi*, основным дефинитивным хозяином которого является морянка, а промежуточными – разные виды водяных осликов рода *Asellus* (Атрашкевич, 1999, 2001).

СЕМЕЙСТВО PLAGIORHYNCHIDAE GOLVAN, 1960

Род *Prosthorhynchus* Kostylew, 1915

Prosthorhynchus cylindraceus (Goeze, 1782) Golvan, 1956. Обычный, широко распространенный паразит воробьиных, куликов и других наземных птиц Голарктики и за ее пределами (Хохлова 1986). Однако на Нижней Оби *P. cylindraceus* отмечается впервые и относится к числу редчайших видов скребней, поскольку обнаружен (одна зрелая самка) только один раз – у 1 из 61 исследованных турухтанов (19 июня 1974 г.).

КЛАСС ARCHIACANTHOCEPHALA MEYER, 1931

ОТРЯД GIGANTORHYNCHIDA SOUTHWELL ET MACFIE, 1925

СЕМЕЙСТВО GIGANTORHYNCHIDAE HAMANN, 1892

Род *Mediorhynchus* Van Cleave, 1916

Mediorhynchus papillosus Van Cleave, 1916 – обычный паразит разнообразного круга птиц в наземных биоценозах, широко распространенный в Голарктике, в том числе и в северных районах (Петроченко, 1958; Хохлова 1986). В Обской коллекции 1965 г. этот вид скребней не выявлен (Хохлова, 1967). Впервые отмечается на Нижней Оби.

Хозяева на Оби в 1974 г.: лапландский подорожник – у 1 из 7, 1 экз. Хозяева на Оби в 1975 г.: желтая трясогузка – у 4 из 23, 1–8 экз.; желтоголовая трясогузка – у 3 из 25, 1–3 экз.; белая трясогузка – у 9 из 98, 1–10 экз.; краснозобый конек – у 1 из 6, 1 экз.

***Mediorhynchus* sp.** В коллекции 1974 г. имеются 3 экз. молодых форм скребней, которые не могут быть идентифицированы с *M. papillosus* и требуют дальнейшего изучения. Хозяева на Оби: желтая трясогузка – у 1 из 3, 1 экз.; белая трясогузка – у 1 из 8, 1 экз.; лапландский подорожник – у 1 из 7, 1 экз.

Таким образом, из приведенного списка 17 видов и форм скребней птиц, как минимум, семь видов впервые отмечаются на Нижней Оби и Южном Ямале: *Polymorphus minutus*, *P. strumosoides*, *Proflicollis pupa*, *Filicollis trophimrnkoi*, *Prosthorhynchus cylindratus*, *Mediorhynchus papillosus* и *Neoechinorhynchus crassus* (псевдопаразит).

Значение экстенсивности инвазии (ЭИ) скребнями по годам менялось в зависимости от таксономического разнообразия исследованных птиц. Чем это разнообразие было выше (1965 г.), тем ниже была общая ЭИ (4,6%). Целенаправленное же изучение преимущественно водно-болотных птиц, в первую очередь, уток и куликов (1975 г. и особенно 1982 г.), обнаружило резкое повышение этого показателя в указанные годы – 18,7% и 65,2%, соответственно. Это отражает резкое превалирование в фауне скребней птиц региона гидротопических видов и форм (13) над геотопическими (4), что является характерной чертой гельминтов птиц высоких широт, Субарктики в целом (Контримавичус и др., 1986). Очевидно, что ядро фауны скребней птиц Южного Ямала составляют четыре массовых, доминирующих вида – *F. anatis*, *A. petrochenkoi*, *P. magnus* и *P. minutus*, реализующих свои жизненные циклы в пресноводных лесотундровых и тундровых экосистемах с участием высших ракообразных, как промежуточных хозяев. Личинки двух видов скребней – «утиного» *F. anatis* и «куличиного» *A. petrochenkoi* развиваются в водяных осликах эндемичного вида *Asellus latifrons*, а «утиных» *P. magnus* и *P. minutus* – в широко распространенных бокоплавах *Gammarus lacustris*. Сообразно этому и особенностям трофических связей утиных птиц и куликов создаются предпосылки для формирования видового состава дефинитивных хозяев, биотопической приуроченности и механизма функционирования компонентов в паразитарной системе каждого из скребней.

* * *

Низовье Оби характеризуется относительно высоким для Субарктики таксономическим разнообразием акантоцефалов птиц (17 видов и форм), вполне сопоставимым с таковым на Чукотке и Камчатке. Практически все зарегистрированные виды территориально приурочены к лесотундровому южному побережью Обской губы и южным кустарниковым тундрам п-ва Ямал. Выявлены как гидротопические, так и геотопические формы, но только в первой экологической группе встречаются скребни массовых, доминирующих видов. Общий характер структурно-функциональной организации паразитарных систем фоновых видов скребней птиц на Ямале (например, *A. petrochenkoi* и *F. anatis*), вполне согласуется с тем, что известно

для других регионов Азиатской Субарктики (Контримвичус, Атрашкевич, 1982; Атрашкевич, 1997, 1999). Отличия «ямальских» модификаций этих систем обусловлены особенностями фауны и населения птиц региона, а также биотопическим распределением по территории известных промежуточных хозяев.

Приносим свою искреннюю признательность И.Г. Хохловой (Москва) за возможность использовать её личные дневниковые записи по определению скребней птиц из Обской коллекции СГЭ 1965 г. Отдельная наша благодарность В.И. Фрезе и В.И. Шаляпиной, без которых Ямальские экспедиции ГЕЛАН СССР 1974–1975 гг. не имели бы того успеха.

Литература

- Атрашкевич Г.И. Новый вид *Arhythmorhynchus xeni* nov. sp. (Acanthocephala; Polymorphidae) // Нематоды и акантоцефалы: (Морфология, систематика, экология и физиология). М.: Наука, 1978. С. 190–193. (Тр. ГЕЛАН СССР; Т. 28).
- Атрашкевич Г.И. Новые данные об акантоцефалах рода *Arhythmorhynchus*, паразитирующих у птиц Субарктики // Гельминты животных и растений. М.: Наука, 1979а. С. 11–14. (Тр. ГЕЛАН СССР; Т. 29).
- Атрашкевич Г.И. Постэмбриональное развитие *Arhythmorhynchus petrochenkoi* (Schmidt, 1969) (Acanthocephala: Polymorphidae) // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979б. С. 73–80.
- Атрашкевич Г.И. Экологические особенности и специфичность доминирующих видов акантоцефалов птиц Чаунской низменности // Там же. 1979в. С. 81–92.
- Атрашкевич Г.И. *Filicollis trophimenkoi* sp. n. (Acanthocephala: Polymorphidae) от утиных птиц Северо-Западной Чукотки // Паразитология. 1982. Т. 16, № 2. С. 102–106.
- Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы гельминтов птиц Берингии // Вестн. ДВО РАН. 1997. № 2(72). С. 39–46.
- Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы гельминтов птиц в Субарктике и их модификации в ареалах // Наука на Северо-Востоке России: К 275-летию Российской академии наук. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 1999. С. 129–138.
- Атрашкевич Г.И. Роль водяных осликов *Asellus* s.str. (Crustacea: Isopoda: Asellidae) в паразитарных системах гельминтов Дальнего Востока России // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Владивосток: Дальнаука, 2001. Вып. 1. С. 87–95.
- Атрашкевич Г.И. Скребни (Acanthocephala) птиц морских побережий Дальнего Востока России // Проблемы современной паразитологии. СПб.: ЗИН РАН, 2003. Т. 1. С. 49–51.
- Атрашкевич Г.И. Первые сведения о скребнях (Acanthocephala) обыкновенной гаги (*Somateria mollissima* L., 1758) в Охотском море // Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рождения акад. К.И. Скрябина «Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов» (Москва, 9–11 декабря 2008 г.). М.: ЦП ИПЭЭ РАН, 2008. С. 24–27.
- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В. Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 175–251.
- Атрашкевич Г.И., Сонин М.Д. Скребни (Acanthocephala) птиц низовья Оби // Основные достижения и перспективы развития паразитологии. М.: ИНПА РАН, 2004. С. 37–38.
- Данилов Н.Н., Рыжановский В.Н., Рябцев В.К. Птицы Ямала. М.: Наука, 1984. 334 с.
- Коблик Е.А., Редькин Я.А., Архипов В.Ю. Список птиц Российской Федерации. М.: КМК, 2006. 256 с.
- Контримвичус В.Л., Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология. 1982. Т. 16, № 3. С. 177–187.
- Контримвичус В.Л., Краснощеков Г.П., Атрашкевич Г.И. Особенности функционирования паразитарных систем гельминтов в высоких широтах // Организмы, популяции и сообщества в экстремальных условиях: Тез. докл. Всесоюз. совещ., 24–26 ноября 1986 г., Москва. М., 1986. С. 69–71.

- Кречмар А.В., Кондратьев А.В.* Пластинчатоклювые птицы Северо-Востока Азии. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2006. 458 с.
- Петроченко В.И.* Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1958. 458 с.
- Петроченко В.И.* Экологическая классификация гельминтов // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М.: Наука, 1978. С. 76–79.
- Пугачев О.Н.* Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб., 2004. 250 с. (Тр. ЗИН РАН; Т. 304).
- Хохлова И.Г.* Акантоцефалы птиц Азиатской Субарктики // Материалы науч. конф. ВОГ. М., 1966а. С. 207–306.
- Хохлова И.Г.* К фауне и морфологии акантоцефал птиц низовья Енисея и Норильских озер // Гельминты животных северных районов СССР. М.: Наука, 1966б. С. 260–276. (Тр. ГЕЛАН СССР).
- Хохлова И.Г.* Фауна, экология и география акантоцефал птиц Субарктики: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1967. 337 с.
- Хохлова И.Г.* Таксономический обзор акантоцефалов птиц СССР // Нематоды и акантоцефалы: (Морфология, систематика, экология и физиология). М.: Наука, 1978. С. 121–166. (Тр. ГЕЛАН СССР; Т. 28).
- Хохлова И.Г.* Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. М.: Наука, 1986. 277 с.
- Amin O.M.* Classification // Biology of the Acanthocephala / Ed. D.W.T. Crompton and B.B. Nickol. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1985. P. 27–72.
- Amin O.M.* Review of the genus *Polymorphus* Luhe, 1911 (Acanthocephala: Polymorphidae), with the synonymization of *Hexaglandula* Petrochenko, 1950 and *Subcorynosoma* Hoklova, 1967, and a key to the species // Qatar Univ. Sci. J. 1992. Vol. 12. P. 115–123.
- Sonin M.D., Barus V.* A survey of nematodes and acanthocephalans parasitizing the genus *Lagopus* (Galliformes) in the Palearctic region // Helminthologia. 1981. Vol. 18. P. 145–157.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА *CARDIOCEPHALUS LONGICOLLIS* (TREMATODA, STRIGEIDAE)

Н.А. БЕЛОВА, М.В. ЯСТРЕБОВ

Трематоды подотряда Strigeata являются специализированной группой гельминтов. К их специфическим, легко узнаваемым чертам относятся наличие псевдоприсосок и органа Брандеса, участвующих во внеорганизменном пищеварении, деление тела на два сегмента, расположение копулятивного аппарата на заднем конце тела и ряд других. Вместе с тем, внутри названного таксона наблюдается большое разнообразие видов, которые зачастую весьма заметно отличаются друг от друга. Различия касаются в первую очередь относительных размеров сегментов тела, формы переднего сегмента и органа Брандеса, степени развития присосок и псевдоприсосок и строения копулятивных органов. Они свидетельствуют о том, что у разных представителей подотряда локомоция, фиксация, копуляция и, возможно, питание осуществляются во многом неодинаково. С перечисленными различиями напрямую связаны другие, касающиеся пространственного распределения мышечных элементов в теле марит. Однако об архитектонике мускулатуры стригеат известно крайне мало. Настоящая статья является попыткой дать новую информацию о мускулатуре стригеат и о мышечном обеспечении жизненных отправлений этих гельминтов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Мариты *Cardiocephalus longicollis* (Rudolphi, 1819) из тонкого кишечника сизой чайки (*Larus canus*) зафиксированы 75%-ным этанолом. Для изучения отобраны равноразмерные половозрелые черви от одной особи хозяина. Под световым микроскопом МБИ-3 изучено по одной полной серии сагиттальных и поперечных парафиновых срезов толщиной 7 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных по Маллори. Промеры выполнены с помощью градуированной окулярной линейки, рисунки – с помощью рисовального аппарата РА-4. Все цифровые данные приведены в микрометрах. Рядом с диапазонами значений указываются в скобках наиболее типичные величины. В размерах присосок и глотки и в диаметрах крупных пучков продольных паренхимных мышц доли микрометра не учитываются. При указании диаметров мышечных волокон первый из них, вертикальный, перпендикулярен поверхности базальной пластинки, вдоль которой идет волок-

*Ярославский государственный университет

но, второй, горизонтальный, параллелен ей. Если первый диаметр больше второго, форма поперечного сечения волокна именуется овальной, если наоборот – поперечноовальной, при равенстве диаметров – округлой. Для мышечных волокон, которые не удается расположить перпендикулярно плоскости среза, указывается толщина. Толщина, либо горизонтальный диаметр являются относительными величинами, в которых указывается расстояние между соседними мышечными элементами в слое или иной группе мышц.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Cardiocephalus longicollis – крупные трематоды, тело которых отчетливо поделено на два сегмента (рис. 1, А)¹. Передний сегмент грушевидный, относительно небольшой. В его полости имеются ротовая и брюшная присоски, слабо развитые псевдоприсоски и орган Брандеса. Внутренняя часть стенки переднего сегмента образует две горизонтальные языковидные лопасти – дорсальную и вентральную. Массивное основание органа Брандеса поделено глубокой медианной щелью на две части. По направлению к переднему концу органа щель постепенно сходит на нет, а в апикальной части его имеется неглубокая фронтальная борозда. Задний сегмент тела булавовидный. Его передний узкий участок имеет протяженность от межсегментной перетяжки до яичника. Ориентируясь на латинское название вида, мы в дальнейшем изложении будем называть эту часть заднего сегмента «шейной» частью. Далее сегмент утолщается и расширяется, и его атриальная часть весьма объемистая. Устройство полового атриума не типично для стригеид. Полость его практически замкнутая (см. рис. 7). В ней находится очень крупная генитальная папилла, в толще которой проходит гермафродитный канал. Терминальная часть стенки атриума сильно утолщена и пронизана извитым каналом, который открывается наружу небольшим субвентральным половым отверстием.

Покровы *C. longicollis* тонкие, невооруженные (рис. 1, Б, В). Они включают в себя наружную пластинку тегумента, базальную пластинку и периферическую мускулатуру, которая на разных участках тела представлена различным числом мышечных слоев. Наружная пластинка тегумента почти не различима под световым микроскопом в области псевдоприсосок, на органе Брандеса, в полости полового атриума и на поверхности генитальной папиллы. В стенке переднего сегмента тела, включая его лопасти и полости

¹ Условные обозначения на рисунках: 1 – лакуны вторичной экскреторной системы; 2 – желточники; 3 – продольные паренхимные мышцы; 4 – ответвления продольных паренхимных мышц; 5 – радиальные мышцы; 6 – семенник; 7 – семенной пузырек; 8 – матка; 9 – орган Брандеса; 10 – ротовая присоска; 11 – брюшная присоска; 12 – глотка; 13 – ветвь кишечника; 14 – лопасть стенки переднего сегмента тела; 15 – псевдоприсоска; 16 – генитальная папилла; 17 – гермафродитный канал; 18 – соединения между пучками продольных паренхимных мышц; 19 – кольцевые мышцы покровов; 20 – продольные мышцы покровов; 21 – диагональные мышцы покровов; 22 – наружная пластинка тегумента; 23 – цитон; 24 – протрактор ротовой присоски; 25 – протрактор глотки; 26 – кольцевые паренхимные мышцы; 27 – дорсо-вентральные мышцы; 28 – наружные кольцевые мышцы; 29 – внутренние кольцевые мышцы; 30 – наружные продольные мышцы; 31 – внутренние продольные мышцы; 32 – постатриальный канал.

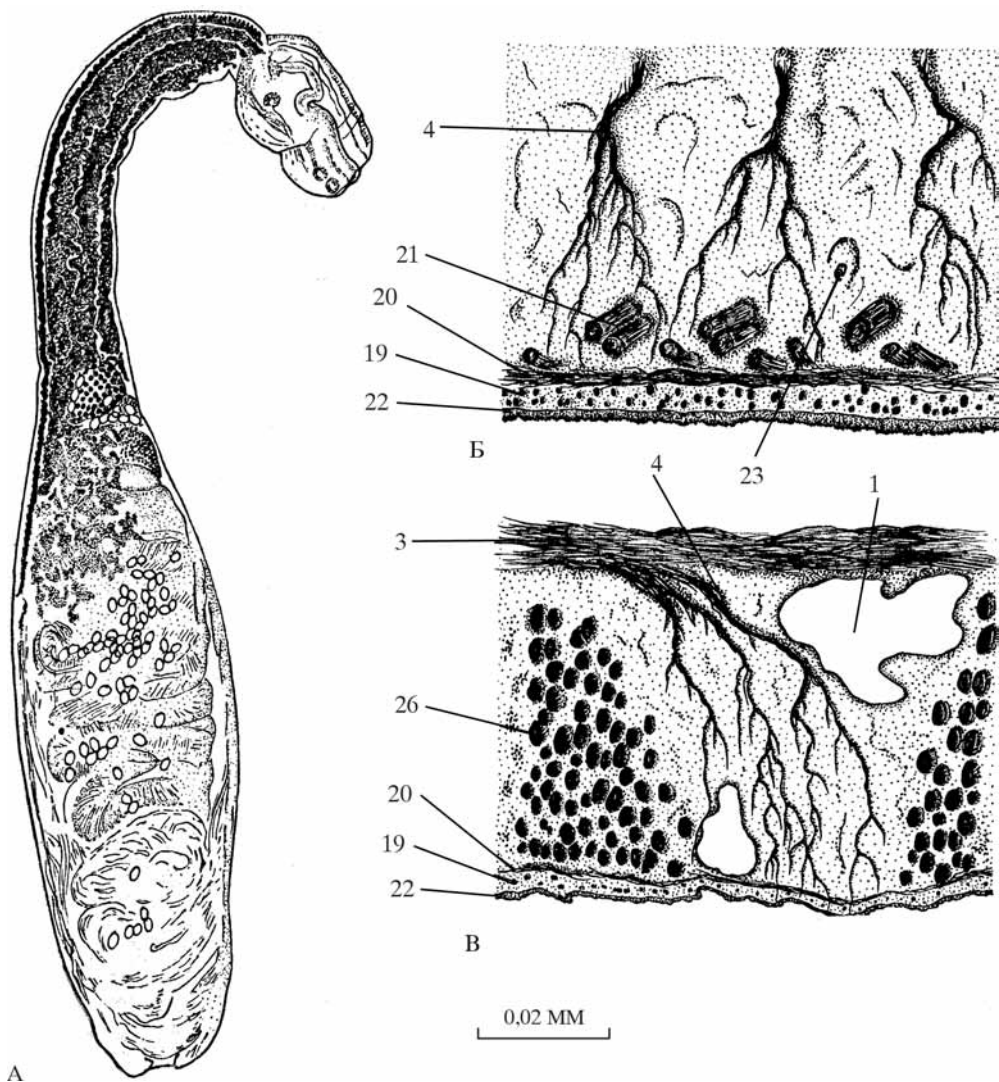


Рис. 1. *Cardiocephalus longicollis*: общий вид (А) и покровы на сагиттальных срезах в средней трети заднего сегмента тела (Б) и в генитальной папилле (В)
 А – из: Судариков (1959); остальные – ориг. 1 – 26 см. в тексте

присосок, а также на поверхности атриального участка тела ее толщина не превышает 1,2 мкм. Максимальной толщины (2,4 мкм) наружная пластинка тегумента достигает на поверхности заднего сегмента тела, впереди полового атриума. Под плохо различимой базальной пластинкой расположены кольцевой, продольный и диагональный слои мышц. Исключением являются полости переднего сегмента тела и полового атриума, а также структуры, находящиеся в этих полостях (орган Брандеса, псевдоприсоски, лопасти стенки сегмента, генитальная папилла), где отсутствуют диагональные мышцы. Диаметр округлых в сечении кольцевых мышечных волокон в наружных покровах переднего сегмента тела, лопастях его стенки, органе

Брандеса, полости полового атриума, генитальной папилле не превышает 1,2 мкм. На поверхности атриальной части тела диаметр кольцевых мышц 1,2–2,4(1,2) мкм. В полости переднего сегмента тела (кроме уже названных участков) и в заднем сегменте кольцевые волокна овальные в сечении, их толщина варьирует в пределах $2,4\text{--}3,6(2,4) \times 1,2\text{--}2,4(1,2)$. В заднем сегменте тела кольцевые мышечные волокна располагаются в несколько «этажей». За счет этого общая толщина слоя на данном участке составляет 6,0 мкм. Продольные мышцы покровов в переднем сегменте тела овальные в сечении, диаметром $1,2\text{--}3,0(1,2) \times 0,6\text{--}1,2(0,6)$. В заднем сегменте тела их сечение становится округлым, диаметром $1,2\text{--}3,6(2,4)$, и лишь в атриальной части оно вновь овальное – $2,4\text{--}3,6(2,4) \times 1,2\text{--}2,4(1,2)$. Расстояние между соседними мышечными элементами в кольцевом и продольном слоях составляет от двух до пяти диаметров волокна. Диагональные мышцы пересекаются под тупым углом по отношению к плоскости симметрии тела. Их толщина $2,4\text{--}4,8(3,6)$ мкм, кроме атриального участка тела, где она уменьшается до $1,2\text{--}3,6(2,4)$. На этом участке расстояние между соседними диагональными мышцами в пять раз превосходит их толщину, на остальных участках – не более чем в два раза.

Паренхимная мускулатура включает довольно много групп мышц. Ротовая присоска имеет протракторы, которые соединяют ее с покровами в устье переднего сегмента тела. Ретракторы ротовой присоски соединяют ее с глоткой и с равным основанием могут называться протракторами глотки. Брюшная присоска снабжена протракторами, связывающими оболочку у вершины органа с покровами возле его устья. Толщина всех названных выше волокон колеблется в пределах $2,4\text{--}3,6(3,6)$ мкм.

Стенка переднего сегмента тела по всему периметру, кроме центрального участка дорсальной стороны, занятого присосками, глоткой и кишечником, весьма плотно и равномерно пронизана радиальными мышцами (рис. 2). Их толщина $2,8\text{--}8,4(2,8)$ мкм, они не расщеплены или слабо расщеплены на концах, расстояние между ними превышает их толщину в 3–6 раз. Кроме того, радиальная мускулатура имеется на протяжении всей «шейной» части заднего сегмента тела. Мышечные волокна толщиной $5,6\text{--}14,0(8,4)$ мкм имеют терминальные конусы на обоих концах. Своими проксимальными концами они прикрепляются к пучкам продольных паренхимных мышц, а дистальными – к покровам.

В лопастях стенки переднего сегмента имеются мышцы, идущие в дорсовентральном направлении. Мы указываем ход мышц, но не называем их дорсовентральными, поскольку лопасти, где они проходят, представляют собой выросты участков брюшной стороны тела. Толщина названных мышц варьирует в пределах $2,8\text{--}5,6(2,8)$, их терминальные конусы несколько более выражены, чем у радиальных мышц. Расстояние между соседними мышечными элементами превосходит их собственную толщину в 2–6 раз.

Продольные паренхимные мышцы имеют несколько зон крепления в переднем сегменте тела. Во-первых, это покровы сегмента на границе расширенной и суженной его частей по всему периметру, кроме центрального участка дорсальной стороны, занятого прикрепительными и пищеварительными органами. Проходя в толще стенки сегмента в направлении спереди назад, они дают многочисленные ответвления к покровам. Ответвления в основном

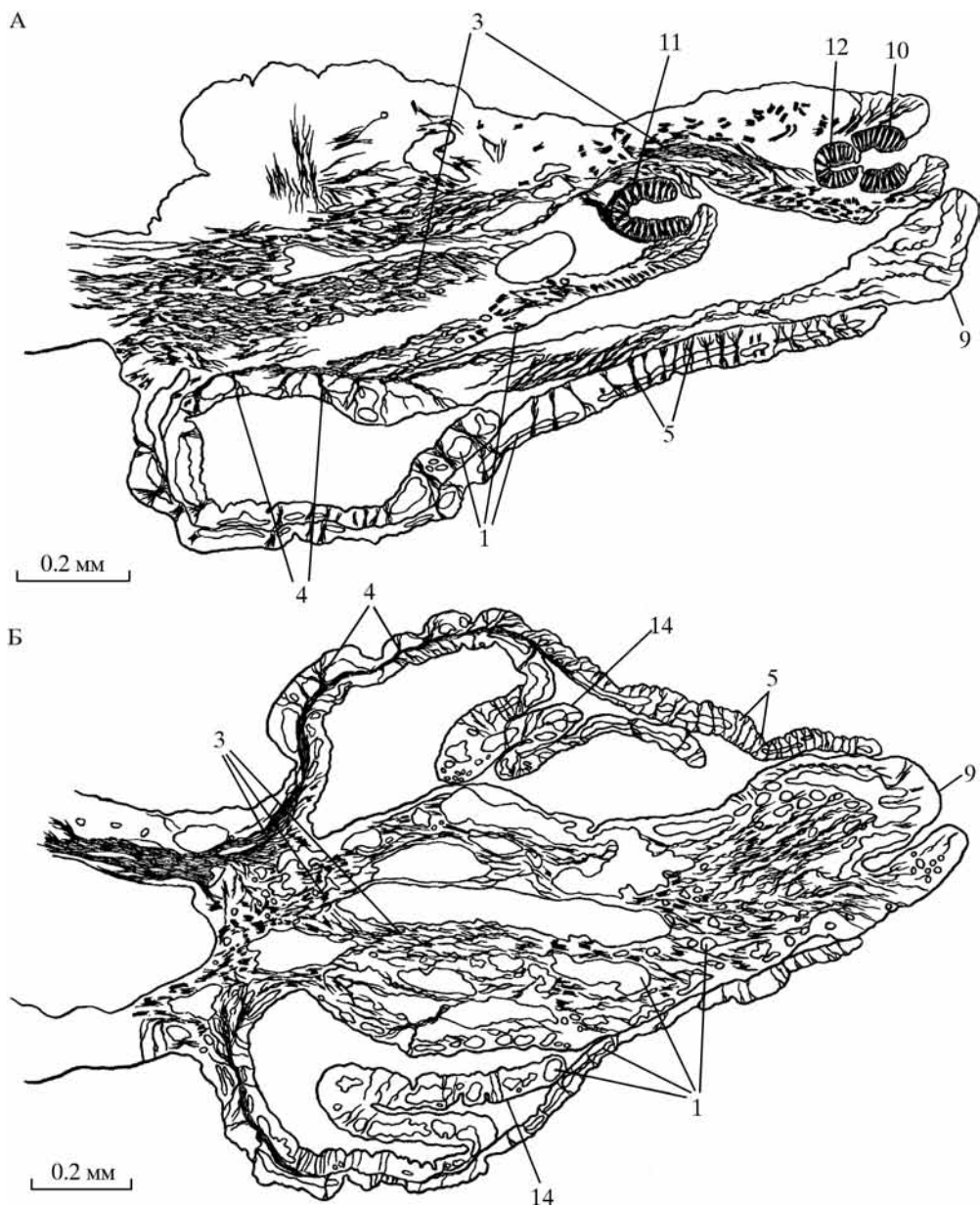


Рис. 2. Паренхимная мускулатура переднего сегмента тела *C. longicollis* на сагиттальных срезах: А – в плоскости симметрии тела, Б – в латеральной трети тела (ориг.)

1–14 – в тексте

имеют наклон к переднему концу тела, редко они отклоняются назад или расположены строго перпендикулярно покровам. Во-вторых, в упомянутой центральной части спинной стороны сегмента это покровы в его устье, а также глотка и брюшная присоска. В-третьих, это вся площадь покровов в органе Брандеса, где данная группа мышц тоже дает множество ответвле-

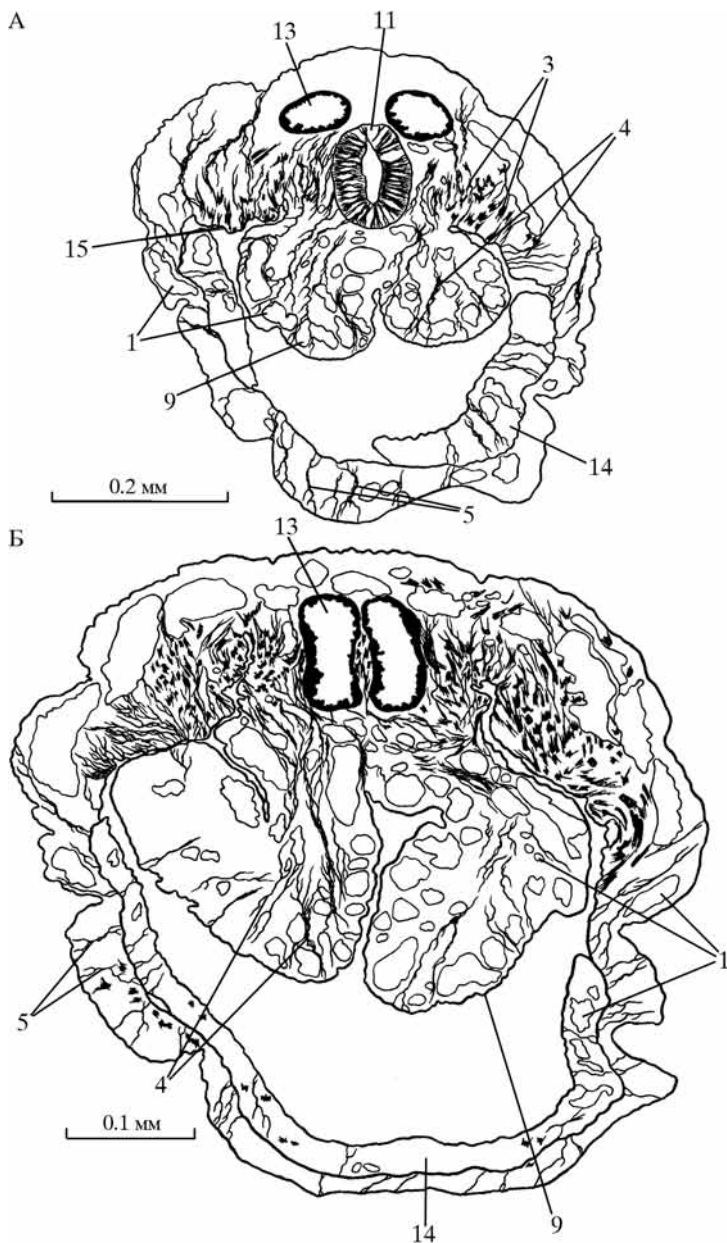


Рис. 3. Паренхимная мускулатура переднего сегмента тела *C. longicollis*: поперечные срезы на уровне брюшной присоски (А) и псевдоприсосок (Б) (ориг.)
 1–15 – см. в тексте

ний к покровам. Наконец, наибольшая концентрация окончаний продольных паренхимных мышц наблюдается в районе псевдоприсосок. Здесь они образуют две размытые в очертаниях латеральные зоны, легко различимые на поперечных срезах (рис. 3). Позади псевдоприсосок зоны сливаются в одну, расположенную над сильно сближенными ветвями кишечника (рис. 4, А).

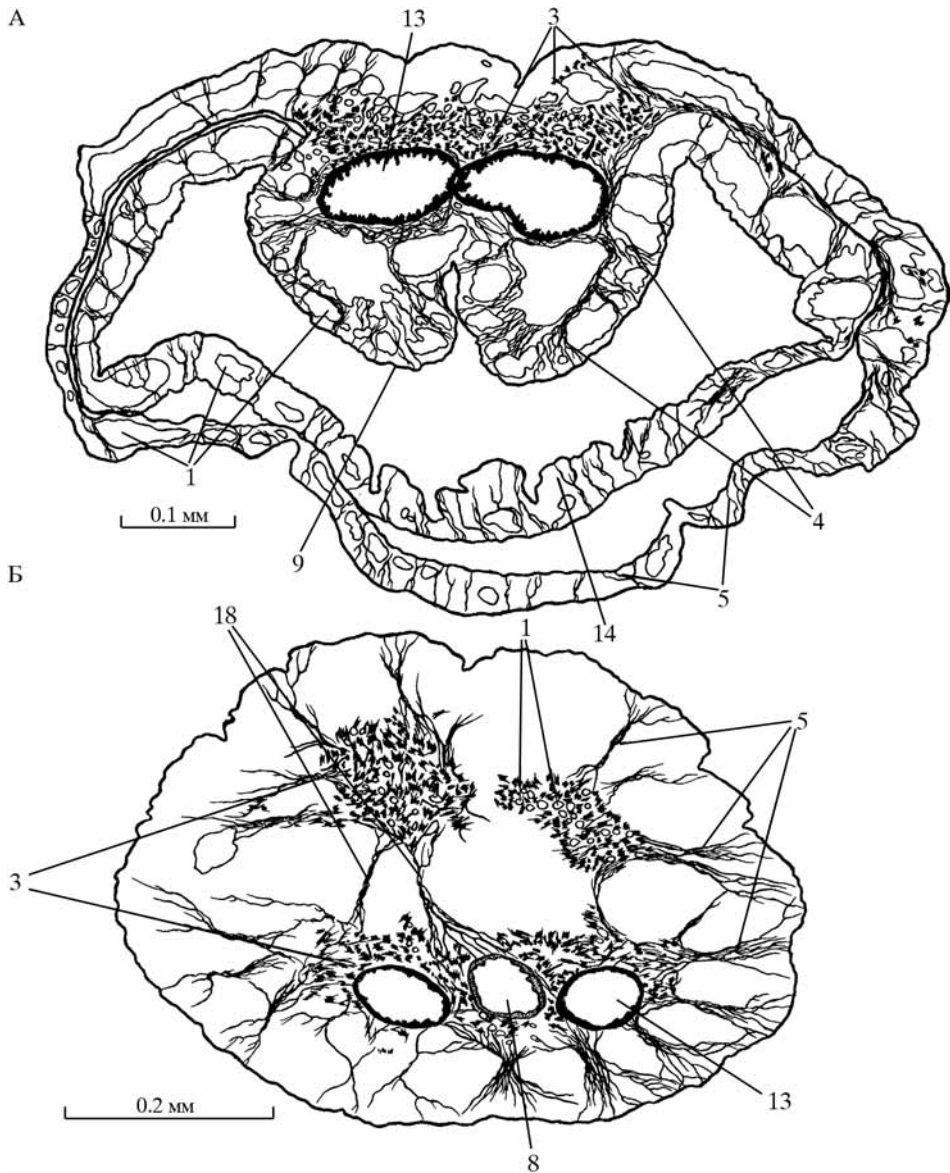


Рис. 4. Паренхимная мускулатура *C. longicollis*: поперечные срезы на уровне основания органа Брандеса (А) и межсегментной перетяжки (Б) (ориг.)
1–18 – см. в тексте

Толщина продольных паренхимных мышц в переднем сегменте тела равна 2,8–8,4(2,8). В заднем сегменте на протяжении всей его «шейной» части продольные паренхимные мышцы образуют четыре очень мощных пучка с площадью поперечного сечения 56–70 × 84–112 (рис. 4, Б). Толщина отдельных волокон в пучках составляет 2,8–11,2(5,6). Между пучками имеются мышечные анастомозы. На участке сегмента, занятом гонадами, мышечные волокна становятся приблизительно вдвое тоньше – 2,8–8,4(2,8), а четыре

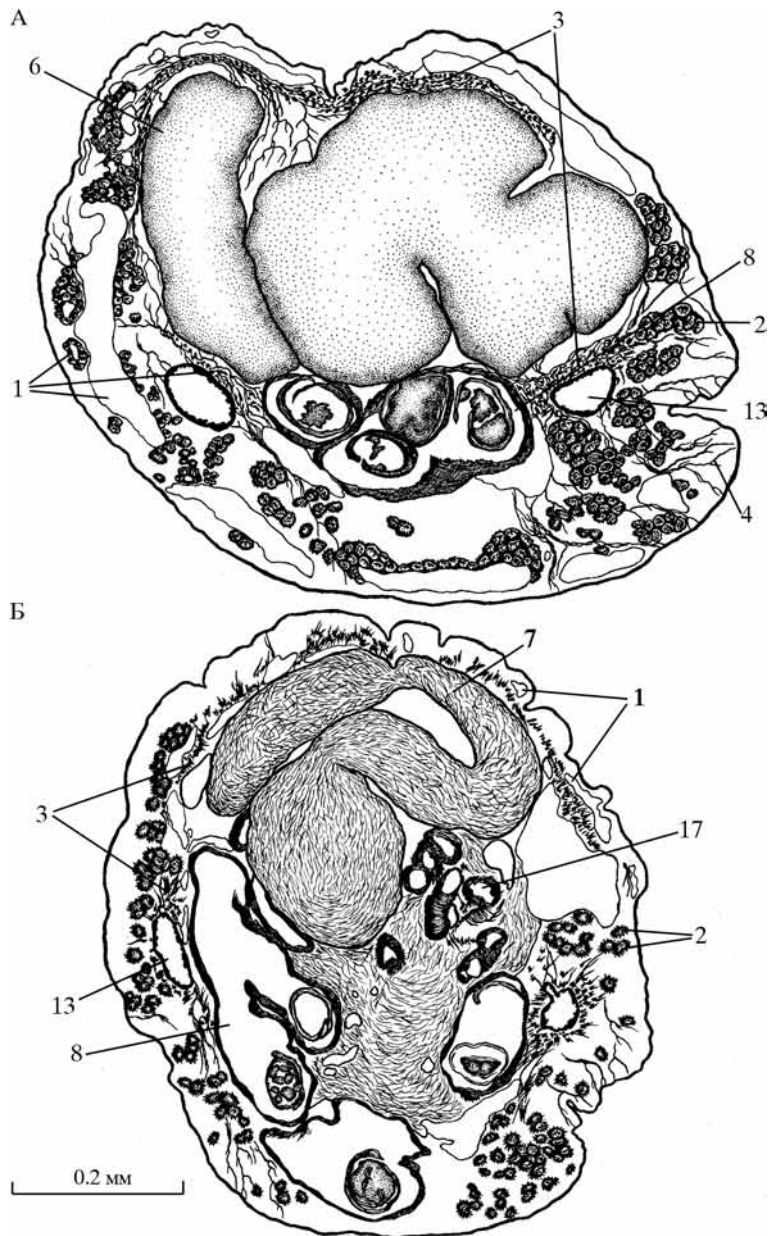


Рис. 5. Паренхимная мускулатура заднего сегмента тела *C. longicollis*: поперечные срезы на уровне семенника (А) и семенного пузырька (Б) (ориг.)
1–17 – см. в тексте

пучка перераспределяются в плотную дорсальную мышечную «ленту» и два вентральных пучка над ветвями кишечника (рис. 5, А). Данный участок интересен тем, что продольные паренхимные мышцы дают многочисленные ответвления к покровам, а кроме того – к лакунам вторичной экскреторной системы, желточникам и прочим внутренним органам. Толщина ответвлений

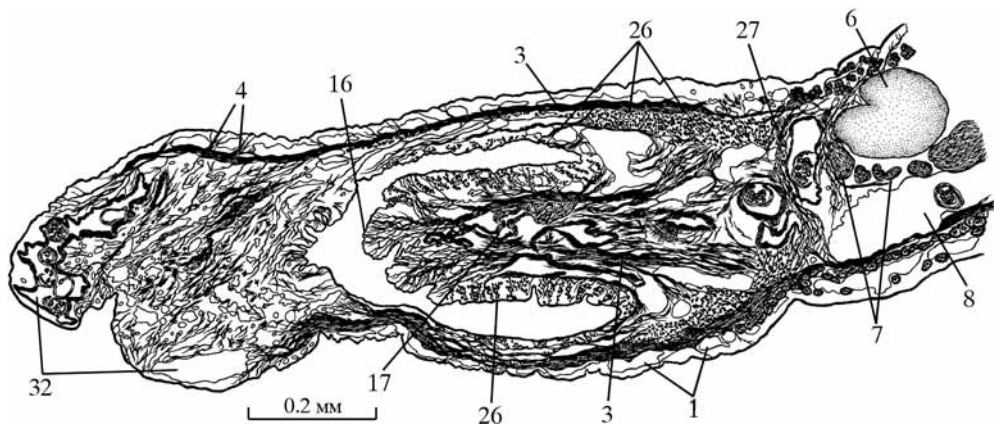


Рис. 6. Мускулатура полового атриума *C. longicollis* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии тела (ориг.)
1–26 – см. в тексте

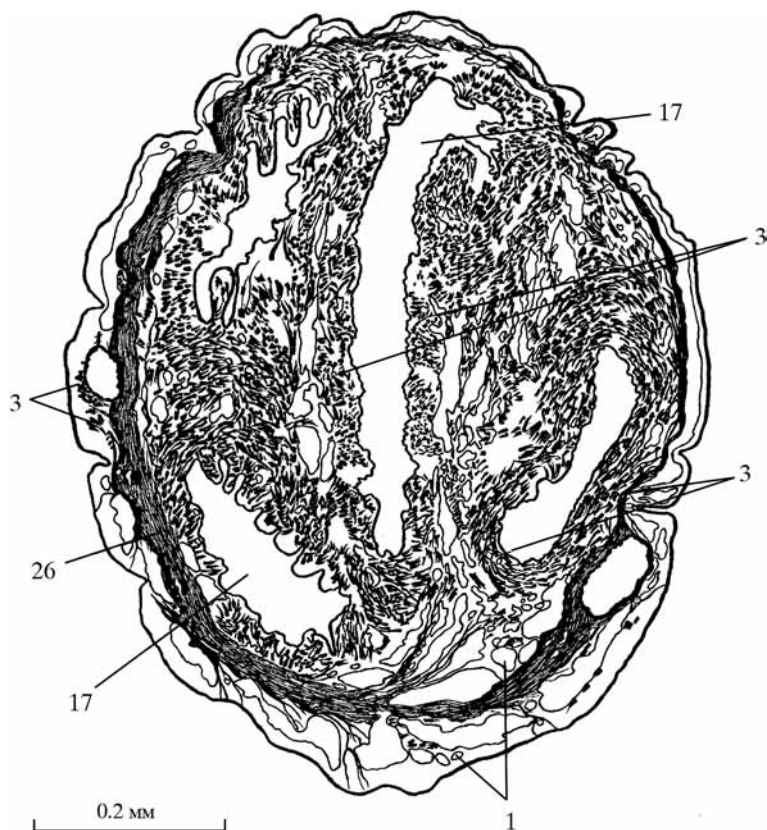


Рис. 7. Мускулатура полового атриума *C. longicollis*: поперечный срез на уровне основания генитальной папиллы (ориг.)
1–32 – см. в тексте

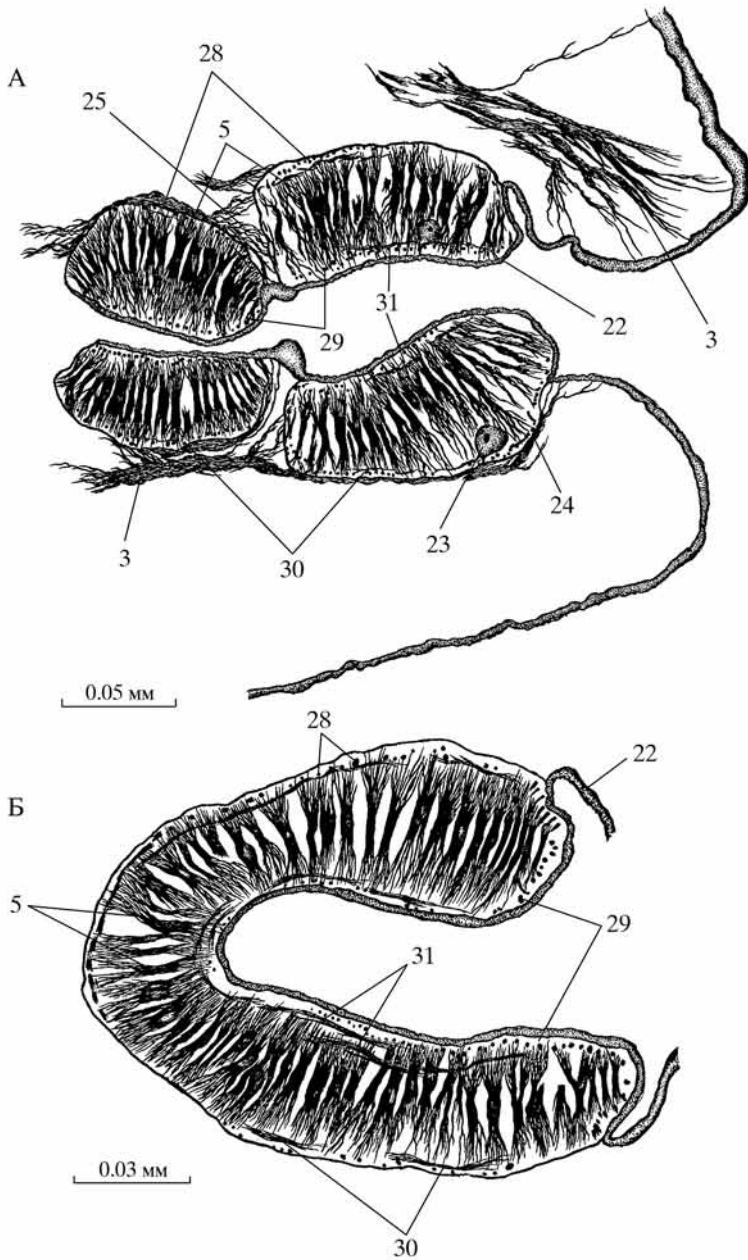


Рис. 8. Мускулатура присасывательных органов *C. longicollis* на сагиттальных срезах в плоскости симметрии тела: А – ротовая присоска и глотка; Б – брюшная присоска (ориг.)
 3–31 – см. в тексте

2,8–5,6(2,8) мкм. На уровне семенного пузырька «лента» становится более рыхлой, а пучки образуют полную многослойную мышечную обкладку кишечных ветвей (см. рис. 5, Б). В половом атриуме обсуждаемая группа мышц образует периферическую, кольцеобразную на поперечных срезах зону из

волокон толщиной 2,4–6,0(3,6) мкм. Их задние концы крепятся к покровам в дистальной части атриума.

Паренхимная мускулатура полового атриума отлично развита (рис. 6). Короткие продольные мышцы толщиной 5,6–11,2(8,4) пронизывают толщу генитальной папиллы. По всей длине органа они дают ответвления к его покровам с наклоном к заднему концу тела (см. рис. 1, б). Ответвления образуют мощный веер на вершине папиллы. Кольцевые паренхимные мышцы в половом атриуме имеют разную топографию. В основании атриума из них состоит очень мощный и протяженный сфинктер, хотя толщина слагающих его волокон не превышает 2,4–6,0(3,6) мкм (рис. 7). Ближе к заднему концу тела стенку атриума пронизывают кольцевые пучки диаметром 10,0–12,0(12,0) × 14,4–16,8(16,8), состоящие из волокон толщиной 2,4–3,6(2,4). Кольцевые волокна толщиной 1,2–5,4(3,6) собраны в пучки диаметром 45,0–48,0(48,0) × 20,0–24,0(24,0) на периферии генитальной папиллы за исключением ее вершины. Отметим также, что в основании полового атриума расположено несколько пучков дорсовентральных мышц толщиной 8,4–14,0 из волокон, имеющих толщину 1,2–3,6(2,4). Отличительная черта последней группы мышц заключается в том, что их концы крепятся не к покровам тела, а к продольным паренхимным мышцам.

Ротовая присоска по форме близка к шаровидной, ее размер 84 × 96 (рис. 8, А). Брюшная присоска немного вытянута вдоль продольной оси, размером 120 × 96 × 84 (рис. 8, Б). Устья обеих присосок обращены терминально. В каждой присоске имеется наружный и внутренний слой кольцевых и продольных мышц. Волокна всех периферических слоев в присосках округлые в сечении, толщиной не более 1,2 мкм, кроме внутренних продольных мышц брюшной присоски, которые достигают 2,4 мкм. Расстояние между соседними мышечными волокнами в перечисленных слоях колеблется в пределах одного–двух диаметров волокна. Сфинктеры в присосках отсутствуют. Радиальные мышцы с частым расположением, толщиной 2,4–3,6(2,4) мкм, с одинаковыми терминальными конусами на обоих концах.

Глотка шаровидной формы, диаметром 72–74. В органе представлены те же группы мышц, что и в присосках, за исключением внутренних продольных. Наружные кольцевые и продольные мышцы с округлым сечением диаметром 1,2–3,6(2,4) мкм. Внутренние кольцевые мышцы овальные, диаметром 2,4–3,0(2,4) × 1,2–2,4(1,2) мкм. Соседние волокна в каждом из периферических мышечных слоев глотки отстоят друг от друга на один–три собственных диаметра. Радиальные мышцы, как и в присосках, расположены весьма плотно, их толщина 2,4–6,0(3,6) мкм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Число и последовательность мышечных слоев в покровах *C. longicollis* типичны для трематод и встречаются у представителей многих отрядов (Белопольская, 1963; Гинецинская, 1968; Ястребов, 1998а–в; Ястребова и др., 2000; MacKinnon, 1982; Mair et al., 1998, 2000; Rees, 1970, 1978; Smyth, Halton, 1983). Наши данные противоречат информации о некоторых других стригеатах, в покровах которых не обнаружена диагональная мускулатура

(Ohman, 1965, 1966b). Мы полагаем, что для стригеат в целом характерно отсутствие диагональных мышц на некоторых участках покровов. Как показывают более ранние исследования (Белова, 2004; Ястребов 1997; Ястребова, Ястребов, 1999), к таким участкам относятся полость переднего сегмента тела стригеид, лопасти стенки переднего сегмента, орган Брандеса или его часть, псевдоприсоски и полость полового атриума. В случае с *C. longicollis* это прослеживается в полостях переднего сегмента и полового атриума, включая покровы всех находящихся здесь образований. Видимо, именно эти участки тела не нуждаются в скручивающих движениях. На прочих участках диагональные мышцы пересекаются под тупым углом, что по мнению Сударикова (1959) характерно для стригеат в целом. Мы полагаем, что тупой угол пересечения делает диагональные мышцы почти полными синергистами кольцевой мускулатуры покровов. Обращает на себя внимание «многоэтажность» кольцевого слоя в заднем сегменте тела. Явление усиления слоя именно этим путем, а не за счет увеличения толщины мышечных волокон встречается у трематод не часто. Нам известен лишь один случай, касающийся некоторых участков покровов *Lecithochirium* sp. (Lecithochiriidae) (Ястребова и др., 2004). Отметим, что периферическая мускулатура в целом мощнее в заднем сегменте тела, видимо, из-за его массивности. Но, как у некоторых других стригеат (Ястребова, Ястребов, 1999; Хахалкина и др., 2004), она теряется на фоне размеров сегмента. Подвижность обоих сегментов тела обеспечивается, на наш взгляд, главным образом работой паренхимных мышц.

Описываемый вид является уже вторым (Хахалкина, Ястребов, 2005), у которого обнаружены лопасти стенки переднего сегмента тела, не отмечавшиеся у стригеат ранее. Можно ожидать, что они имеются и у других видов. Предполагаемая функция лопастей состоит в заклинивании втянутых в сегмент тканей хозяина. Мы сомневаемся, что они имеют какое-либо отношение к внекишечному пищеварению, характерному для представителей подотряда, поскольку в них не заходят желточники и не выражены железы, подобные расположенным в органе Брандеса. Лопастей едва ли очень подвижны, так как из всех видов мышц в них более или менее развиты лишь те, что пересекают их в дорсовентральном направлении. Скорее всего, в работе лопастей чередуются уплощение и утолщение. При этом уплощение производится упомянутой группой мышц, а в утолщении, вероятно, играет роль гидравлический механизм в виде наполнения лакун вторичной экскреторной системы, имеющих большой суммарный объем, что хорошо видно на срезах.

Радиальная мускулатура в стенке переднего сегмента тела, является, по всей видимости, типичным атрибутом трематод семейства Strigeidae. Их передние сегменты имеют присоскоподобную форму, и обсуждаемые мышцы способны увеличивать объем полости сегмента и облегчать попадание туда тканей хозяина. Применительно к расположенным в сегменте органам прикрепления отметим следующее. Все они, вероятно, действуют по принципу дополнителности и обеспечивают в совокупности надежную фиксацию гельминта. Присоски *C. longicollis* на фоне общих размеров тела невелики, однако содержат много групп мышц и не обнаруживают явных признаков редукции. Псевдоприсоски, напротив, слабые, даже без выраженных полостей. Существует суждение, что эти органы играют у стригеат едва ли не

главную роль в фиксации (Erasmus, 1969a, b, 1970; Ohman, 1965, 1966 a, b). Мы полагаем, однако, что тотальные обобщения здесь не вполне уместны. У одних видов псевдоприсоски имеют обширную полость, мощную радиальную мускулатуру и могут служить эффективными фиксаторными структурами (Хахалкина, Ястребов, 2005). У *C. longicollis* и некоторых других видов (Белова, 2004; Хахалкина и др., 2002, 2004; Ястребова и др., 2002) ничего подобного нет, и псевдоприсоски или их гомологи едва ли значимы для процесса прикрепления. Изменения формы органа Брандеса обеспечиваются мускулатурой покровов и продольными паренхимными мышцами, причем последние благодаря многочисленным ответвлениям к покровам органа могут не только укорачивать, но и несколько уплощать его, а также изменять глубину и ширину медианной щели и фронтальной борозды.

Продольная паренхимная мускулатура *C. longicollis* не просто имеет большую мощность. Ее архитектура отчетливо указывает еще и на многообразную функциональную нагрузку. Помимо укорочения органа Брандеса нагрузка включает в себя укорочение сегментов тела, ретракцию глотки и брюшной присоски, перемещение внутренних органов и небольших участков покровов. Последние две функции обеспечиваются многочисленными ответвлениями продольных паренхимных мышц. На наш взгляд, сокращения этих ответвлений дают многочисленные «точечные» эффекты и позволяют весьма тонко регулировать перемещения покровов и отдельных органов. Следует признать, что высказанные суждения носят лишь предварительный характер, так как мы не просчитывали детально ни протяженность отдельных мышечных волокон, ни количество их ответвлений.

Пространственное распределение обсуждаемой группы мышц в заднем сегменте тела не соответствует схеме, которую Судариков (1959) считает типичной для стригеат. Он упоминает о четырех пучках – дорсальном, вентральном и латеральных. Мы убеждены, что это лишь частный случай в пределах подотряда. Наши прежние работы, цитированные выше, указывают на то, что в задних сегментах стригеат встречается много разных сочетаний слоев и пучков, образуемых продольной паренхимной мускулатурой. Сочетания еще предстоит типизировать, когда на срезах будет изучен более обширный материал. У *C. longicollis* дорсальные и вентральные пучки плавно переходят в слой, образующий правильное периферическое кольцо на уровне полового атриума. Причиной перехода, по-видимому, является дефицит пространства на участке, большая часть которого занята массивными компонентами половой системы.

Существенная черта архитектуры паренхимной мускулатуры – отчетливо выраженная ретикулярность. В «шейной» части сегмента продольные паренхимные мышцы соединяются с радиальными и дорсовентральными. У *Fasciola hepatica* (Fasciolidae) описаны соединения между дорсовентральными мышцами (Torges-Garcia, 1983). Объект нашего исследования отличается тем, что соединения наблюдаются между разными мышечными группами. Но в обоих случаях мышечный ретикулум способен придать организму или его участку дополнительную подвижность, либо дополнительную жесткость, если мускулатура находится в тоническом напряжении.

Половой атриум *C. longicollis* имеет много весьма своеобразных черт: огромный общий размер, чрезвычайная мощность паренхимной мускулату-

ры, очень утолщенная терминальная часть стенки с маленьким половым отверстием. Пространственное распределение мышечных элементов в атриуме отчетливо указывает на его способность сильно удлиняться и укорачиваться. То же самое можно сказать о генитальной папилле. В удлинении атриума особая роль принадлежит мощному базальному сфинктеру, а в укорочении – продольным паренхимным мышцам. До тех пор, пока не расшифрован механизм копуляции изучаемого вида, строение полового атриума ставит больше вопросов, чем дает ответов. В частности, не ясна функциональная нагрузка толстой терминальной стенки атриума с длинным извитым каналом, который мы называем постатриальным. Ошмарин (1975) указывает, что для некоторых групп трематод характерно мешковидное расширение дистального участка матки. Яйца выводятся из расширения большими порциями, причем выведение приурочено к определенным моментам физиологической активности хозяина, способствующим распространению инвазионных элементов. Постатриальный канал *S. longicollis* вмещает значительный суммарный объем яиц и в принципе способен быть функциональным аналогом мешковидных маток других трематод. Однако мы не имеем версии биологического смысла порционного выведения яиц, которое, судя по всему, не характерно для стригеат. Не решен также вопрос о роли крупной генитальной папиллы в практически замкнутом атриуме. Обилие мускулатуры в папилле приводит к логичной, на первый взгляд, мысли о создании мощного потока спермы при копуляции и, возможно, мощного потока продуцируемых яиц. Но совершенно очевидно, что длина и извитость постатриального канала погасят любой поток еще до выхода его из организма. На сегодняшний день мы можем высказать лишь осторожное предположение, которое состоит в следующем. Не исключено, что строение полового атриума *S. longicollis* меняется в ходе онтогенеза. В период копуляции терминальная стенка атриума, вероятно, тонкая, а его отверстие – относительно широкое. В это время генитальные папиллы гельминтов обеспечивают обмен спермой между половыми партнерами. Лишь после этого, в период продукции яиц, происходит разрастание терминальной стенки атриума и формирование постатриального канала, в котором яйца депонируются и завершают свое развитие.

ЛИТЕРАТУРА

- Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Белова Н.А. Особенности мышечной системы *Apharyngostrigea cornu* (Zeder, 1800) Ciurea, 1927 (Trematoda, Strigeidae) // Основные достижения и перспективы развития паразитологии. Материалы Междунар. науч. конф. М.: Наука, 2004. С. 50–52.
- Белопольская М.М. Семейство Microphallidae Travassos, 1920 // Трематоды животных и человека / Ред. К.И. Скрябин. М.: Изд-во АН СССР, 1963. Т. 21. С. 260–502.
- Ошмарин П.Г. Экологическое значение расширения дистального участка матки некоторых трематод // Паразитология. 1975. Т. 9, № 5. С. 434–438.
- Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Ч. 1. Морфологическая характеристика стригеидид и надсемейство Strigeoidea Railliet, 1919 // Трематоды животных и человека / Ред. К.И. Скрябин. М.: Изд-во АН СССР, 1959. Т. 16. С. 219–631.
- Хахалкина Н.А., Ястребов М.В. Мышечная система *Ophiosoma patagiatum* (Trematoda, Strigeidae) // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 3. С. 301–312.

- Хахалкина Н.А., Ястребов М.В., Фрезе В.И. Мышечная система *Hysteromorpha triloba* (Trematoda, Diplostomidae) // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. М.: Наука, 2002. С. 277–287. (Тр. ИНПА РАН; Т. 43).
- Хахалкина Н.А., Ястребов М.В., Фрезе В.И. Прикрепительные и локомоторные органы. *Alaria alata* (Goese, 1782) Krause, 1914 (Trematoda, Alariidae) // Успехи общей паразитологии. М.: Наука, 2004. С. 415–427 (Тр. ИНПА РАН; Т. 44).
- Ястребов М.В. Мускулатура тела некоторых трематод и фиксация фаз в эволюции присасывательной функции // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 6. С. 645–656.
- Ястребов М.В. Строение двигательных аппаратов трематод с пассивной фиксацией на примере *Haplotetra cylindracea* (Plagiorchiidae) и *Brandesia turgida* (Pleurogenidae) // Там же 1998а. Т. 77, № 2. С. 166–176.
- Ястребова М.В. Локомоторные аппараты некоторых Trematoda (Plathelminthes) с недифференцированным телом // Там же. 1998б. Т. 77, № 6. С. 627–638.
- Ястребова М.В. Архитектоника мускулатуры трематод и некоторые пути эволюции их локомоторных аппаратов // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии: Материалы Всерос. науч. конф. М.: Наука, 1998в. С. 273–280.
- Ястребова И.В., Ястребов М.В. Мускулатура стенки тела *Ichthyocotylurus platycephalus* (Trematoda, Strigeidae) // Зоол. журн. 1999. Т. 78, № 11. С. 1267–1274.
- Ястребова И.В., Ястребов М.В., Фрезе В.И. 2000. Мускулатура стенки тела некоторых реофильных представителей класса Trematoda // Актуальные проблемы общей паразитологии. М.: Наука, 2000. С. 348–361. (Тр. ИНПА РАН. Т. 42).
- Ястребова И.В., Ястребов М.В., Фрезе В.И. Мускулатура *Ichthyocotylurus platycephalus* (Trematoda, Strigeidae) // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. М.: Наука, 2002, С. 313–322. (Тр. ИНПА РАН; Т. 43).
- Ястребова И.В., Ястребов М.В., Фрезе В.И. Мышечная система *Lecithochirium sp.* (Trematoda, Lecithochiriidae) // Успехи общей паразитологии. М.: Наука, 2004. С. 433–450. (Тр. ИНПА РАН; Т. 44).
- Erasmus D. Studies of the host-parasite interface of strigeoid trematodes. IV. The ultrastructure of the lappets of *Apatemon gracilis minor* Yamaguti, 1933 // Parasitology. 1969a. Vol. 59, N 1. P. 193–201.
- Erasmus D. Studies of the host-parasite interface of strigeoid trematodes. V. Regional differentiation of the adhesive organ of *Apatemon gracilis minor* Yamaguti, 1933 // Ibid. 1969b. Vol. 59, N 1. P. 245–257.
- Erasmus D. The host-parasite interface of strigeoid trematodes. IX. A probe and transmission electron microscope study of the tegument of *Diplostomum phoxini* Faust, 1918 // Ibid. 1970. Vol. 61, N 1. P. 35–41.
- MacKinnon B. The structure and possible function of the ventral papillae of *Notocotylus triserialis* Diesing, 1839 // Ibid. 1982. Vol. 84, N 2. P. 313–332.
- Mair G., Maule A., Day T., Halton D. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni* // Ibid. Vol. 121. P. 163–170.
- Mair G., Maule A., Shaw C., Halton D. Muscling in on parasitic flatworms // Parasitol. Today. 1998. Vol. 14, N 2. P. 73–76.
- Ohman C. The structure and function of the adhesive organ in strigeid trematodes. II. *Diplostomum spathaceum* Braun, 1893 // Parasitology. 1965. Vol. 55, N 3. P. 481–502.
- Ohman C. The structure and function of the adhesive organ in strigeid trematodes. III. *Apatemon gracilis minor* Yamaguti, 1933 // Ibid. Vol. 56, N 2. P. 209–226.
- Ohman C. The structure and function of the adhesive organ in strigeid trematodes. IV. *Holostephanus luhei* Szidat, 1936 // Ibid. Vol. 56, N 3. P. 481–491.
- Rees G. Some helminth parasites of fishes of Bermuda and an account of the attachment organ of *Alcicornis carangis* MacCallum, 1917 (Digenea: Bucephalidae) // Ibid. 1970. Vol. 60, N 2. P. 195–221.
- Rees G. The ultrastructure, development and mode of operation of the ventro-genital complex of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) (Digenea: Heterophyidae) // Proc. Roy. Soc. London B. 1978. Vol. 200, N 1140. P. 243–267.
- Smyth J., Halton D. The physiology of trematodes. Cambridge: Univ. press, 1983. 446 p.
- Torres-Garcia P., Herros A., Cifuentes G. Estructura tisular de *Fasciola hepatica* // Rev. latinoamer. microbiol. 1983. Vol. 25, N 2. P. 117–123.

АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ *OPISTHORCHIS FELINEUS* RIVOLTA (1884), НУЖДАЮЩИЕСЯ В ДОПОЛНИТЕЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

С.А. БЕЭР

В монографии: «Биология возбудителя описторхоза» (С.А. Беэр. М.: КМК, 2005. 340 с.), автор касается всех аспектов биологии *O. felineus*, проблем очаговости, эпидемиологии, профилактики, широко распространенного в России, Украине, Казахстане (в меньшей степени в Литве), ряде стран Западной Европы, биогельминтоза – описторхоза, вызываемого трематодой *O. felineus*.

В то же время остается целый ряд аспектов, на которые хотелось бы обратить особое внимание, в связи с их важностью в проблеме и одновременно, – недостаточной их изученностью. Это важно в связи с возросшим интересом к проблеме описторхоза, и особенно в последние годы.

1. В настоящее время нет общепринятой типизации очагов описторхоза. Озерный тип очагов встречается очень редко, а понятие речной тип очагов нуждается в уточнении (скажем, пойменный тип). Подавляющее количество очагов описторхоза принадлежит именно к этому типу, хотя в пределах некоторых эндемичных территорий (например, в Украине или Казахстане) встречаются очаги описторхоза истинно речного типа в мелких полупересыхающих реках.

Различают очаги природные, смешанные и антропогенные. Поскольку такие обязательные структурные компоненты, как промежуточные и дополнительные хозяева, являются дикими животными, решение вопроса о принципиальной структуре очага сводится к выяснению роли дефинитивных хозяев (разной степени их участия в поддержании очага).

В природных очагах роль дефинитивных хозяев принадлежит почти исключительно диким животным (например, водным полевкам). Эти очаги (например, в Казахстане) существуют вне зависимости от частоты внедрения в них человека и домашних животных. Они, как правило, расположены по малым полупересыхающим и пересыхающим рекам: Шидертинский очаг (р. Шидерты на территории Павлодарской и Карагандинской обл.), Селетский (р. Селеты на территории Павлодарской обл.), Нуринский (по р. Нуре в пределах Карагандинской и Целиноградской обл.), Иргиз-Тургайский – наиболее крупный в Казахстане очаг смешанного типа (по рекам Иргиз, Тургай, многочисленным притокам этих рек и озерам на территориях Актюбинской и Тургайской обл.), Темирский и Уильский очаги (по рекам Темир и Уил

*Работа удостоена премии имени К.И. Скрябина Российской академии наук за 2008 г.

в пределах Актюбинской обл.) (Сидоров, 1965, 1975; Сидоров, Мальцев, 1964; Сидоров, Дружинин, 1970; Шустов, 1977).

В очагах смешанного типа наряду с дикими животными роль окончательных хозяев выполняют домашние животные и человек, наконец, в антропогенных очагах окончательными хозяевами и источниками инвазионного материала в окружающую среду являются люди и домашние плотоядные (реже всеядные) животные; участие диких животных минимально (хотя полностью исключить их участие нельзя).

Мы вынуждены признать, что, несмотря на то что описторхоз классифицируется как природноочаговое заболевание (Павловский, 1946), его истинная природная очаговость выражена настолько слабо, что мы лишены возможности выделить где бы то ни было в пределах нозоареала типичный природный участок и сопоставить его в виде своеобразного «фона» с прочими участками, сравнивая их по показателям пораженности промежуточных хозяев, количеству поступающего в окружающую среду инвазионного материала и т.д. (Безр, 1971, 1977, 2005; Бочарова, 1979; Ковальчук, 1979).

Антропогенный фактор в вопросе о принципиальном характере очаговости при описторхозе имеет решающее значение и, как правило, он является причиной трансформации очагов гельминтоза в одном направлении — превращении природных очагов в очаги смешанного типа и антропогенные.

2. Систематическое положение первого промежуточного хозяина *O. felinus* до сих пор не вполне ясно (Абакумова, 2002). В середине прошлого века считалось, что промежуточным хозяином *O. felinus* является политипический вид *Bithynia leachi* (Sheppard), как и *Bithynia tentaculata* (L.) широко распространенный в Палеарктике (Жадин, 1953; Мирошниченко, 1956).

Дальнейшее членение *B. leachi* и выделение из него самостоятельных *B. leachi*, *B. troscheli* (Paasch), *B. inflata* (Hansen), *B. sibirica* (Westerlund) (Старобогатов, Стрелецкая 1967) изменило это положение, и промежуточным хозяином *O. felinus* на территории Западной Сибири стал считаться пластичный вид *B. inflata* (Hansen). На территории Восточной Сибири указывался вид *B. sibirica* (Westerlund), который из-за своей невосприимчивости к *O. felinus* исключался из числа возможных облигатных первых промежуточных хозяев паразита (Безр, Макеева, 1973; Безр, 1977).

В дальнейшем, в ходе ревизии моллюсков подсемейства Bithyniinae европейской части России и Украины, из рода *Codiella* был выделен род *Opisthorchophorus* (Beriozkina, Levina, Starobogatov), названный так потому, что, возможно, все виды этого рода (их число пока не известно) являются первыми промежуточными хозяевами *O. felinus* (Beriozkina et al., 1995). В то же время, большинство паразитологов в качестве первого промежуточного хозяина *O. felinus* в своих публикациях продолжают указывать моллюсков *Codiella inflata* и *C. troscheli*.

В начале 1990-х годов была доказана восприимчивость (в эксперименте) к заражению *O. felinus* битиниид р. *Boreoelona* (в частности, эндемика Зайсанской провинции *B. linholmiana*) (Бисариева, 1991). Примерно в это же время, С.А. Безром (неопубл. данные) была в эксперименте показана слабая восприимчивость *Bithynia tentaculata* к заражению *O. felinus*. Ста-

ло ясно, что битинииды вообще (однако в разной степени) восприимчивы к инвазии.

Таким образом, с точки зрения паразитологов положение не упростилось. Особенно оно стало затруднительным, при необходимости подведения итогов многолетним исследованиям, когда в течение трех десятков лет положение в системе первых промежуточных хозяев *O. felineus* менялось несколько раз. В этом случае, оценивая ситуации по описторхозу в звене первого промежуточного хозяина на эндемичных территориях (в основном в Среднем Приобье и бассейне Днепра), лучше использовать просто упоминание о «первом промежуточном хозяине», иногда уточняя, что речь может идти о битиниидах рода *Codiella*. Упоминания о моллюсках р. *Opisthorchophorus*, применительно к паразитологическим исследованиям, появились совсем недавно и с ними еще не связаны какие-либо серьезные выводы относительно их роли в очагах описторхоза.

В дальнейшем, уже с использованием вновь получаемого с различных территорий материала и в результате ревизией многочисленных музейных и частных коллекций, малакологам и паразитологам должно стать ясным, какую роль на площади огромного ареала *O. felineus* играют моллюски разных видов родов: *Codiella*, *Opisthorchophorus*, *Bithynia*, *Boreoelona*, и др., какова гетерогенность по признаку восприимчивости разноудаленных популяций и какие битинииды, в принципе, невосприимчивы к *O. felineus* и не могут принимать участия в жизненном цикле возбудителя.

Предварительное мнение автора этой статьи заключается в том, что большинство (если не все) битинииды (однако в разной степени!) восприимчивы к *O. felineus*, но «основной поток инвазии» идет через *Codiella* и возможно через *Opisthorchophorus* (?). Внутри видов, составляющих эти роды, существуют популяции, в различной степени восприимчивые к *O. felineus*.

В настоящее время нет достоверных данных о восприимчивости различных видов моллюсков рр. *Codiella*, *Opisthorchophorus* (наибольшая часть ареала *O. felineus* (Россия, Украина, Казахстан) и *Boreoelona* (ряд территорий Казахстана) – к *O. felineus*.

3. У моллюсков р. *Codiella* диапазон изменения степени иммунитета, индуцированного *O. felineus*, по нашим данным, находится в интервале, обусловленном внедрением от 1 до 15–20 мирацидиев. Одновременное внедрение большего их числа, как показали эксперименты, нарушает толерантность моллюсков по отношению к трематодам, приводит к их гиперинвазирпованию и в итоге – к гибели моллюска.

Об участии физиологических механизмов, блокирующих реинвазии, свидетельствуют наши результаты, полученные при подсчетах числа пустых скорлупок (мирацидии вышли) и целых (с невышедшими мирацидиями) яиц *O. felineus* в фекальных сумках моллюсков, спустя определенное время после их первичных экспериментальных заражений. При повторных заражениях (через 2, 4, 10, суток после первичного) в фекальных сумках моллюсков достоверно меньше обнаруживались пустые скорлупки яиц описторхиса и, напротив, в большем количестве – целые, нераскрывшиеся яйца, что свидетельствует о блокировке выхода мирацидиев из яиц в кишечнике моллюсков.

В настоящее время мы не можем объяснить механизм этого явления, однако полученные результаты свидетельствуют о проявлении в данном случае уже не иммунного, а иного, возможно, не менее сложного механизма, связанного с изменением физиологического состояния моллюска и проявляющегося в нарушении химизма среды кишечника.

Одновременно в дополнительных исследованиях следует убедиться в губительной для моллюска «высокой дозе» (какой именно?) внедряющихся мирацидиев, что нередко случается в природных водоемах, при поедании моллюсками «гроздей» удерживаемых субстратом яиц.

4. Известно 23 вида рыб семейства Cyprinidae являющиеся вторыми промежуточными хозяевами *O. felineus* (перечень видов – см. книгу Беэра: «Биология возбудителя описторхоза» (2005)). Основными из них (в Обь-Иртышском очаге описторхоза) служат язь, елец, плотва сибирская (чебак), в Днепровском очаге – язь, красноперка, елец, плотва, густера.

Для различных видов рыб семейства карповых свойственна различная восприимчивость к заражению и различная выживаемость *O. felineus*.

В настоящее время нет полной ясности в вопросе о восприимчивости разных видов карповых рыб к *O. felineus* в разных очагах описторхоза.

5. Взаимоотношения в системе метацеркарии *O. felineus* – рыба семейства карповых на тканевом и органном уровне исследованы плохо. Считается, что личинки описторхиса даже при интенсивных инвазиях не причиняют особого вреда рыбе, хотя известны и немногочисленные обратные примеры. П.П. Горячев (1964) наблюдал болезненную реакцию мальков на массовое заражение через 4–5 дней, но уже через 13–13 дней они приходили в норму и не отличались от контрольных. По данным Е.Г. Сидорова (1966), язи годовалого возраста, имеющие в мышцах до 400 личинок не отличались по темпам роста от язей того же возраста с 20–30 метацеркариями в мышцах, им не замечена разница в упитанности интенсивно и слабо зараженных 3–5-летних язей. Однако В.Ф. Ванятинский и др. (1979) отмечают изменения химического состава мышц рыб, пораженных метацеркариями *O. felineus*: увеличение количества воды, уменьшение количества внутриклеточного жира, белка, незаменимых аминокислот, ухудшение органолептических свойств мяса рыбы, а также нарушение двигательной функции мышц при интенсивном поражении мышечной ткани.

Относительно длительности паразитирования метацеркарий в организме хозяина сведений мало. Личинки могут оставаться живыми в теле рыбы 7–8 лет и более (Близнюк, 1969), а Л.И. Виноградов (1970) считает, что этот период не превышает 12–16 месяцев. Е.Г. Сидоров (1972) экспериментально установил, что метацеркарии остаются живыми 24–26 месяцев. Р.Г. Фаттахов (1990) в лабораторных условиях наблюдал сохранение жизнеспособности и инвазионности личинок в рыбах не менее 46–48 месяцев. Известны результаты наблюдений Е.С. Шульмана и др. (1963), согласно которым сроки жизнеспособности личинок составляют от одного месяца до трех в зависимости от влажности среды, в которой на-

ходятся метацеркарии. Кроме того, ими обнаружено отрицательное воздействие 10%-ного раствора соляной кислоты на цисты метацеркарии и губительное воздействие на эксцистированных личинок. Прямых исследований возрастных изменений морфологии метацеркарий *O. felineus* нет.

Процесс эксцистирования метацеркарий *O. felineus* происходит под влиянием двух эксцистирующих агентов – желчи натуральной или искусственной и раствора трипсина (Глазков, 1977, 1979; Беэр и др., 1987; Беэр и др. 1991). Исследования механизма эксцистирования, проведенные с метацеркариями трематод других семейств: Notocotylidae, Plagiorchidae, Clinostomatidae и др., позволили выявить характера эксцистирования, охарактеризовать ряд факторов, определяющих возможность и скорость выхода личинок из цист, изучить влияния ферментов на эксцистирование личинок (Irwin et al., 1984). Для метацеркарии *O. felineus* все эти вопросы требуют дополнительных исследований.

6. Культивирование марит *O. felineus* часто интересует исследователей, т.к. дает возможность изучать многие аспекты их биологии, морфологии и результаты испытаний различных антигельминтиков, результатов серодиагностических тестов, метаболических продуктов и т.д. на однородном материале.

Половозрелых марит *O. felineus* получают из печени естественно или экспериментально инвазированных животных (кошек, хомяков, морских свинок). При этом под глубоким эфирным наркозом вскрывают брюшную полость животного, извлекают печень, предварительно перевязав общий желчный проток. После отсечения лигатуры на общем желчном протоке печень массируют и выдавливают гельминтов из желчных ходов. Гельминтов помещают в теплый стерильный физиологический раствор и осуществляют 10-кратную их промывку с целью освобождения поверхности гельминта от различного рода загрязнений, в том числе и бактериальной природы.

Для сохранения живых гельминтов вне организма дефинитивного хозяина используют различные среды переживания (Беэр, со ссылкой на Кандинского, 2005). Эффективность и последовательность использования таких сред – изучены слабо.

7. Сравнительно недавно была установлена восприимчивость лабораторных животных (золотистых хомяков) с оперативно перевязанным общим желчным протоком к экспериментальному заражению неэксцистированными метацеркариями *O. felineus*, введенными в желудок. Эксцистированные метацеркарии *O. felineus*, введенные интактным золотистым хомякам в систему воротной вены, приживаются в желчных путях печени животных и развиваются до половозрелой стадии. В условиях *in vitro* в цельной сыворотке крови интактных золотистых хомяков эксцистированные метацеркарии описторхиса выживают в течение 1 суток экспозиции. Этими результатами обосновывается концепция раннего этапа становления инвазии *O. felineus* желчных путей печени окончательного хозяина в результате гематогенной миграции метацеркарий паразита через систему воротной вены из слизистой оболочки пищеварительного тракта хозяина. (Коваленко и др., 2001, 2005). Этот интересный факт показывает, что сыворотка крови интактных

золотистых хомяков не влияет на жизнеспособность эксцистированных метацеркарий *O. felineus* в условиях *in vitro* в течение малого времени (1 суток) экспозиции нуждается в дополнительной тщательной проверке, поскольку в случае положительных результатов с ним могут быть в дальнейшем связаны самые различные экспериментальные исследования.

8. У человека паразитируют по крайней мере 13 видов гельминтов – паразитов печени семейств Opisthorchiidae, Fasciolidae и Dicrocoeliidae. Семейство Opisthorchiidae обычно включает виды: *Opisthorhis viverrini* и *O. felineus*, *Clonorchis sinensis* (syn. *Opisthorchis sinensis*) (Sasithorn, Kaewkws, 2003).

Шесть видов этого семейства (*Opisthorchis guayaquilensis*, *Op. noverca*, *Metorchis albidus*, *M. conjunctus*, *Pseudamphistomum aethiopicum* и *P. truncatum*) в принципе могут паразитировать у человека, хотя нахождение этих видов у него до сих пор не доказано. Четыре вида семейств Fasciolidae и Dicrocoeliidae паразиты животных и крайне редко обнаруживаются у людей: *Fasciola hepatica*, *F. gigantica*, *Dicrocoelium dendriticum* и *D. hospes* (Yamaguti, 1971; Coombs, Crompton, 1991; Vatanasapt et al., 1990).

Из всех перечисленных видов первые три (если *C. sinensis* рассматривать совместно с двумя видами *Opisthorchis*) составляют «костяк описторхозной триады мира».

Описторхоз виверры (*Opisthorchosis viverrae*) – гельминтоз с преимущественным поражением печени, желчного пузыря и поджелудочной железы.

Возбудитель описторхоза виверры – *Opisthorhis viverrini* (Poigier, 1886; Stiles et Hassal, 1896) (Trematoda, Opisthorchidae) – эндемик Юго-Восточной Азии (Leiper, 1911), имеющий по современным представлениям распространение в Тайланде, Лаосе, Камбодже (Кампучии), частично в Индии и на Тайване (КНР). Основные очаги описторхоза виверры находятся в Таиланде, в северо-восточных провинциях которого им заражено от 2 до 66% жителей. Первым промежуточным хозяином гельминта являются три подвида переднежаберных моллюсков *Bithynia siamensis*, вторым промежуточным хозяином – 18 видов рыб семейства карповых (Sasithorn Kaewkes, 2003; Vajrasthira et al., 1961; Wykoff et al., 1965; Yamaguti, 1971; Coombs, Crompton, 1991; Vatanasapt et al., 1990). Эпидемиология описторхоза виверры близка к эпидемиологии описторхоза (вызываемого *O. felineus*) и клонорхоза (вызываемого *C. sinensis*). С фекалиями больных людей и животных во внешнюю среду выделяются яйца возбудителя, которые заглатываются моллюсками. Церкарии гельминта по выходе из моллюсков проникают в рыб. Заражение человека и млекопитающих происходит (как и у *O. felineus*) при употреблении в пищу необеззараженной рыбы, содержащей жизнеспособных метацеркарий *O. viverrini*.

Диагностика описторхоза виверры также имеет много общего с диагностикой описторхоза кошачьего. Клиника описторхоза виверры изучена недостаточно. В основном она совпадает с клиникой клонорхоза. Ранними признаками болезни являются слабость, боли в области печени, иногда желтуха, понос, крапивница, эозинофилия крови (Sadun, 1955; Кассирский, Плотникова, 1964). В очагах описторхоза виверры чаще, чем в районах, свободных

от него, встречается цирроз и первичный рак печени. Цирроз печени наблюдается не только у взрослых, но и у детей. У одного умершего от этого заболевания ребенка Сэдун нашел в печени 5896 экз. *O. viverrini* (Sadun, 1955). Профилактика описторхоза виверры такая же, как описторхоза сибирского (кошачьего) и клонорхоза.

Диагностика. Диагноз инвазии *O. viverrini*, так же как *O. felineus*, обычно достигается паразитологическими методами при обнаружении яиц трематод в фекалиях. Однако только паразитологический диагноз имеет ряд недостатков и может быть ошибочно положительным (например, при наличии в фекалиях яиц мелких кишечных трематод), или ошибочно отрицательным при слабых инвазиях или желчной непроходимости, когда яйца бывает невозможно обнаружить в фекалиях. Чтобы «сгладить» проблему неэффективности паразитологической диагностики, многие исследователи уже давно предпочитают иммунодиагностику. При этом используются различные иммунологические тесты и методы для обнаружения циркулирующих антител или копроантигенов. Сравнительно недавно стали применяться методы гибридизации ДНК и PRC, хотя при этом необходима дальнейшая оценка их чувствительности и специфичности (Upatham, Viyanant, 2003).

Антигены и серодиагностика. Первоначально антигенные препараты изготавливаются из неочищенных («сырых») марит гельминтов, метатцеркарий или гомогената яиц (Srivatanakul et al., 1985). Более специфичные антигенные белки являются продуктами выделения взрослых червей (Wongratanacheewm et al., 1988; Chaicumpa et al., 1991, 1992; Akai et al., 1995; Sakolvaree et al., 1997) или частично очищенными фракциями экстрактов марит (Pooryuchpong et al., 1990; Wongsaroj et al., 2001; Stripa, Kaewks, 2000 a).

Определение антител является основой в серо-эпидемиологических исследованиях при описторхозе виверры. Однако основными недостатками исследований циркулирующих антител можно назвать следующие: 1) метод ограничен кросс-реактивной природой используемых антигенов (Pooryuchpong et al., 1990; Sirisinha et al., 1992; Akai et al., 1995; Sakolvaree et al., 1997; Wongsaroj et al., 2001); 2) положительный результат не всегда указывает на явную инвазию хозяина паразитом (Viyanant et al., 1985; Thammapalerd et al., 1988; Akai et al., 1995).

В настоящее время большинство исследователей используют ELISA для иммунодиагностики описторхоза виверры (Srivatanakul et al., 1985). При этом применяли сырые (неочищенные) экстракты взрослых форм описторхисов и обнаруживали до 92,8% положительных для *O. viverrini* антител в сыворотках пациентов из эндемичных территорий, у которых было выявлено большое число яиц в фекалиях.

Вместе с тем было обнаружено, что 46,5% сывороток от пациентов, у которых в фекалиях не было обнаружено яиц, имели низкий титр антител. Это было вызвано либо низким уровнем инвазии, либо предыдущей «излеченной» инвазией. Последующие исследования с использованием частично очищенной фракции экстрактов марит описторхисов показали, что высокая чувствительность и специфичность могут быть достигнуты при использовании определенных фракций диагностикума (Pooryuchpong et al., 1990).

Используя сирийских золотых хомяков в качестве экспериментальных животных, Sripa, Kaewkes (2000) установили, что высокие ответы антител были обнаружены в последовательности ES, соматических и яйцевых антигенов. Сравнительно недавно Wongsaroj et al. (2001) сообщили, что dot-ELISA на основе моноклонального антитела, используя свойства очищенного овального антигена *O. viverrini* показала 100%-ную чувствительность и специфичность при обнаружении инвазии *O. viverrini*.

В настоящее время, серодиагностика описторхоза кошачьего (для *O. felineus*) во всех его очагах (в медико-биологических институтах и санэпидстанциях) хорошо развита и пользуется общим успехом однако диагностика с использованием метаболитических продуктов, в отличие от диагностики описторхоза виверры, в настоящее время не исследована и, к сожалению, не применяется.

Обнаружение метаболитических продуктов. *O. viverrini* (как и другие описторхиды) не только продуцируют яйца, но и выделяют метаболитические продукты (выделительно-секреторные антигены) в фекалии. Было обнаружено, что «компонент 89 kDa» является важным белком в выделительно-секреторных антигенах (Amornpant et al., 1991; Sirisinha et al., 1992). Mab-ELISA была разработана для обнаружения метаболитического продукта, выделяемого в фекалии. Chaicumpa et al. (1992) сообщили о высокой чувствительности и специфичности способа, а Sirisinha et al. (1995) показали, что он дает гораздо более высокий позитивный эффект по сравнению с обычными микроскопическими (паразитологическими) исследованиями.

Делались попытки разработать метод обнаружения яйцевых ДНК в фекалиях (Sermswan et al., 1991; Sirisinha et al., 1991) при использовании специфического ДНК-зонда. Было показано, что метод высоко специфичен для *O. viverrini* и его чувствительность вполне сравнима с микроскопическими (принятыми в данном случае за эталон) исследованиями. PRC-метод был разработан Wongratanacheewin et al. (2001). Согласно этому методу незначительный процент (2×10^{-7} ng) геномной ДНК *O. viverrini* можно обнаружить в фекалиях экспериментальных животных.

Несмотря на то, что результаты обнаружения антител – обнадеживающе, все-таки получать антигены в большом количестве для так сказать, «повседневного» их использования пока не удастся. Клонирование генов, выражающих специфичный антиген, может помочь решению задачи, но пока эта проблема находится на начальной стадии. Недавно были успешно клонированы несколько генов *O. viverrini*, отвечающие за синтез глутатион S-трансферазы (GST), желточный скорлуповый белок (cp B) и белок покровной пузырьковой мембраны. Рекомбинированные белки, полученные из клонированных генов, в настоящее время еще изучаются (Upatham, Viyanant, 2003). Другими альтернативными методами для проведения эффективного серологического анализа может быть обнаружение специфических классов или подклассов иммуноглобулинов. Копроантигенные исследования следует проводить на основе моноклональных антител благодаря их специфичности, хорошей воспроизводимости и возможности приготовления в больших количествах при относительно низкой цене. Кроме того, они могут

обеспечивать точными данными не только эпидемиологические, но и таксономические исследования.

9. По-видимому, мы не вправе судить о популяционных различиях геномной ДНК трематод вообще и *O. felineus* в частности (да и других описторхид), только лишь на основании генетической изменчивости в «составной части» популяций, т.е. в гемипопуляциях церкарий.

В литературе постепенно накапливаются сведения относительно неоднородности (гетерогенности) конечных стадий развития партенит. Выявляемые неоднородности – не случайность, однако их причины пока не вполне ясны. Степень значимости «доводок» в геноме на стадиях партенит, по сравнению с изменениями, происходящими при двуполом размножении на стадии марит, пока не ясна, однако мы полагаем, что эти «доводки» способны в известном смысле корректировать информацию, например, по поведенческим аспектам, фактору совместимости с популяциями промежуточных хозяев и др., что для трематод имеет большое значение. Возможно, в этом заключается один из основных биологических смыслов такой «многоступенчатости» формирования генома, проявляющийся в дополнительных генетических изменениях по ходу партеногенетических циклов трематод.

Наши исследования последних лет, генотипической изменчивости церкарий легли в основу разрабатываемой концепции клоновости у трематод (Безр, Воронин, 2004). Клон оценивается как совокупность церкарий, не обязательно гомогенных, имеющих некий диапазон генетической изменчивости. Генетическая основа клона закладывается в партенитах (материнских спороцистах) и в отрезок жизни текущего поколения претерпевает изменения. В следующем поколении – будет уже новый клон.

Пока нет доказательных сведений относительно того, какие именно изменения могут происходить в геноме трематод во время партеногенетической перестройки их организма и как эти изменения закрепляются затем в последующих поколениях.

Если более широко рассматривать возможности использования молекулярно-генетических методов в изучении паразитозов, то, помимо кладистических исследований и исследований генетического контроля метаболизма (включающих генетику патогенности), можно с их помощью пытаться увязать функционирование и изменчивость одних паразитических организмов (например, трематод) с подобными процессами других паразитов (неклеточных форм жизни и прокариот – т.е. вирусов, бактерий), входящих в эндопаразитарное население окончательных хозяев.

Дело в том, что различные паразитарные системы могут входить в состав, как одного, так и нескольких трофических уровней. Так, на первом уровне трофической пирамиды располагаются системы, образуемые различными паразитическими организмами: бактериями, грибами, простейшими (сюда можно отнести и неклеточные формы жизни – вирусы), использующими различных представителей флоры в качестве источника вещества и энергии для успешного прохождения своих жизненных циклов. Одни из таких паразитарных систем не встречаются на последующих трофических уровнях, другие же (через подсистемы) функционируют на нескольких уровнях. Таким

образом, совокупность паразитарных систем в биоценозах образует как бы сеть в структурной организации биома. Они занимают часть пространства экосистемы и усложняют ее организацию, выполняя определенную функциональную и информационную роль.

В границах отдельных экосистем такие совокупности характеризуется неким уровнем агрегированности паразитарных систем, представленных популяциями особей различных видов паразитов и их хозяев разных категорий.

Тонкие взаимоотношения между элементами этих сложных паразитарных систем (например, изменение в характере патогенности), могут и должны исследоваться молекулярно-генетическими методами. Такие варианты могут возникать в случаях, когда разноименные паразиты существуют независимо внутри организма хозяина (в этом случае их взаимодействие опосредовано через организм хозяина), или же одни из них, например вирусы, являясь гиперпаразитами более сложных паразитических организмов (например, трематод), воздействуют как на паразитов более высоких рангов, так и на их хозяев.

В этих случаях гиперпаразиты могут взаимодействовать со своими непосредственными хозяевами (паразитами более высоких рангов), а также опосредовать их связи с другими паразитами того же ранга (в случаях, когда гиперпаразит является общим для них), а также и с промежуточными и, что особенно важно – окончательными хозяевами. Естественно, что в этих случаях следы взаимодействия геномов будут наблюдаться в геномах как паразитов, так и хозяев. Подобные исследования генетики симбионтов (паразитов и хозяев) в их взаимодействии были начаты в связи с исследованиями генетического контроля вирулентности фитопатогенных грибов (Дьяков и др., 2005). Такие исследования для паразитических червей имели бы серьезное теоретическое и, что особенно важно, практическое значение, но, к сожалению, в настоящее время они либо полностью отсутствуют, либо только начинают развиваться.

И, наконец, здесь же упомянем, что в изменчивости бактерий (Хесин, 1985) и не только бактерий, но и многих других не обязательно низших организмов, в том числе и паразитических про- и эукариот (Combes, 1995) (например, шистосоматид (Семенова и др., 2005; Хрисанфова и др., 2005); огромную роль играют перемещающиеся генетические элементы: IS-элементы – простые вставочные последовательности и образуемые из них сложные перемещающиеся элементы (Tn-элементы – транспозоны), содержащие дополнительные гены (часто детерминанты резистентности к антибиотикам и ядам). Транспозоны переносят различные заключенные в них гены – любые участки ДНК, оказывающиеся между производными IS-элементов, формирующими транспозоны. Вместе с плазмидами или фагами, в которые интегрированы транспозоны, они распространяют разные гены между различными (часто весьма отдаленными) видами организмов.

С эволюционной точки зрения перемещающиеся генетические элементы, можно рассматривать в двух аспектах: 1) как относительно независимо эволюционирующие структуры, для которых клетка – это только среда обитания; 2) как факторы, оказывающие большое влияние на микроэволюцию микро в популяциях: появление особенно подвижного элемента индуцирует

вспышку мутагенеза и вводит популяцию в «мутационный» период. Подвижные элементы способны вызывать направленную изменчивость благодаря свойственной им сайт-специфичности. Из подвижных элементов развиваются особые новые системы контроля генной активности, основанные на повторных обратимых локальных перестройках генома – на инверсиях «контролируемых элементов».

И, наконец (и это, пожалуй, главное), перемещающиеся элементы активно участвуют в переносе генов между разными, подчас неродственными организмами. Пожалуй, можно даже говорить об общности генофонда разных видов организмов и неклеточных форм жизни (например, вирусов), которых объединяют только условия обитания, а не близкое генетическое родство. Чужие гены при этом нужны не для того, чтобы заменить их гомологов в своем геноме, а для того чтобы приобрести новые качества, которыми вид до этого не обладал, но которые полезны в конкретных условиях обитания.

По-видимому перемещения транспозонов наиболее эффективны тогда, когда в процессе участвуют вирусы, выполняющие как бы роль «разводящих» в переносе генов между паразитическими организмами (прокариотам, эукариотами) и их хозяевами.

Изучение транспозонов, может оказаться наиболее интересным в генетических исследованиях симбионтов в широком смысле, и в особенности – паразитических организмов, прежде всего, в изучении взаимоотношений различных паразитов: вирусов, прокариот, эукариот между собой при гиперпаразитизме и в изучении паразито-хозяйственных взаимоотношений.

Литература

- Абакумова Е.А. К вопросу о первом промежуточном хозяине *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы I межрегион. науч. конф. памяти проф. А.А. Мозгового. Новосибирск, 2002. С. 3–6.
- Безр С.А. Структура ареала описторхоза // Мед. паразитология. 1971. № 2. С. 150–155.
- Безр С.А. Биологические аспекты проблемы описторхоза // Паразитология. 1977. Т. 11, № 4. С. 289–300.
- Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза. М.: КМК, 2005. 340 с.
- Безр С.А., Бисариева Ш.С., Герман С.М., Дитрих О., Гибода М. Функциональные особенности ультраструктуры внешних оболочек яиц описторхид. Механизмы удерживания яиц на субстратах // Мед. паразитология. 1991. № 6. С. 32–36.
- Безр С.А., Воронин М.В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. М.: Наука, 2007. 210 с.
- Безр С.А., Герман С.М. Восприимчивость моллюсков *Bithynia inflata* из разобщенных популяций к заражению *Opisthorchis felineus* из разных очагов описторхоза // Паразитология. 1987. Т. 21, № 4. С. 585–588.
- Безр С.А., Макеева В.М. Положение и изменчивость битиний (Gastropoda) Западной Сибири // Зоол. журн. 1973. Т. 52, № 5. С. 668–675.
- Бисариева Ш.С. Эколого-эпидемиологическая характеристика описторхоза в Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1991. 22 с.
- Близнюк И.Д. Экспериментальное заражение рыб свободноплавающими церкариями кошачьей двуустки // Вестн. зоологии. 1969. № 3. С. 76–79.
- Бочарова Т.А. Проблемы природной очаговости описторхоза в Западной Сибири // Материалы Межобл. науч.-практ. конф. по пробл. описторхоза человека. Томск, 1979, С. 22–24.

- Ваятинский В.Ф., Мирзоева Л.М., Поддубная А.В. Болезни рыб. М.: Пищ. пром., 1979. 232 с.
- Виноградов Л.И. Циркуляция возбудителя описторхоза *Opisthorchis felineus* в условиях Семипалатинской области: Автореф. дис. ... канд.биол. наук. Алма-Ата, 1970. 22 с.
- Глазков Г.А. К методике выделения метацеркарий сибирской двуустки из мышечной ткани пораженной рыбы // Проблема описторхоза в Западной Сибири. Л., 1977. С. 53–54.
- Глазков Г.А. Выделение метацеркарий некоторых трематод из пораженной ткани рыб методом переваривания в искусственном желудочном соке // Болезни и паразиты рыб ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Томск, 1979. С. 72–82.
- Горячев П.П. Экспериментальные данные о заражении дополнительного хозяина личинками возбудителя описторхоза // Тез. докл. науч. конф. по мед. паразитологии. Тюмень, 1964. С. 61–65.
- Дьяков Ю.Т., Шнерева А.В., Сергеев А.Ю. Введение в генетику грибов. М.: Академия, 2005. 304 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных вод СССР. М.Ж.Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 375 с.
- Коваленко Ф.П., Черникова Е.А., Михалёв В.Ю., Шатверян Г.А. Экспериментальное обоснование новой концепции патогенеза описторхоза // Актуальные проблемы инфектологии и паразитологии: Материалы I Междунар. юбил. конф. посвящ. 110-летию открытия проф. К.Н. Виноградовым сибирской двуустки у человека. Томск, 2001. С. 35–36.
- Коваленко Ф.П., Черникова Е.А., Михалёв В.Ю., Шатверян Г.А. Экспериментальное обоснование новой концепции становления инвазии *Opisthorchis felineus* у окончательного хозяина // Паразитология, 2005. Т. 39, № 3. С. 257–262.
- Ковальчук Е.С. Гельминты диких промысловых млекопитающих Тюменской области и некоторые вопросы их экологического анализа // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1979. С. 56–93.
- Мирошниченко М.П. Изменчивость битиний Западной Сибири: Автореф. дис. ... канд. биол. наук // Тр. Том. гос. ун-та. 1956. Т. 142. С. 101–110.
- Павловский Е.Н. Учение о природной очаговости трансмиссивных болезней // Журн. общ. биологии. 1946. № 1. С. 3–33.
- Семенова С.К., Хрисанфова Г.Г., Филиппова Е.К., Беэр С.А., Воронин М.В., Рысков А.П. Индивидуальная и популяционная изменчивость церкарий шистосоматид группы *Trichobilharzia ocellata* (Trematoda, Schistosomatidae), выявляемая с помощью полимеразной цепной реакции // Генетика, 2005. Т. 41, № 1. С. 17–22.
- Сидоров Е.Г. Биология первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата, 1975, С. 141–161.
- Сидоров Е.Г. Природная очаговость описторхоза // Изв. АН КазССР, Сер. биол. 1965. № 3. С. 66–73.
- Сидоров Е.Г. Рыбы – переносчики заболеваний человека и домашних животных в Казахстане // Болезни рыб и меры борьбы с ними. Алма-Ата: Наука КазССР, 1966. С. 110–115.
- Сидоров Е.Г. Продолжительность жизни метацеркарий *Opisthorchis felineus* и *Metorchis albidus* // Мед. паразитология. 1972. № 5. С. 611–612.
- Сидоров Е.Г., Дружинин Н.Д. Природные очаги описторхоза в Актюбинской области // Вопросы природной очаговости болезней. Алма-Ата, 1970. С. 100–106.
- Сидоров Е.Г., Мальцев Е.Г. К природной очаговости описторхоза в Центральном Казахстане // Природно-очаговые болезни и вопросы паразитологии. Фрунзе, 1964. Вып. 4. С. 359.
- Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего Востока // Моллюски, их роль в биоценозах и формировании фауны. Л.: Наука, 1967. С. 221–268.
- Фаттахов Р.Г. Второй промежуточный хозяин возбудителя описторхоза в Обь-Иртышском очаге: (Экология, эпидемиологическое значение): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата. 1990. 24 с.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1985. 472 с.
- Хрисанфова Г.Г., Беэр С.А., Воронин М.В., Семенова С.К. Видовая идентификация и выявление популяционной генетической изменчивости церкарий шистосоматид группы *Trichobilharzia ocellata* с помощью полимеразной цепной реакции // Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями РАСХН. М., 2005. Вып. 6. С. 378–379.

- Шульман Е.С., Старобинец Г.М., Лапина А.А. Материалы по изучению метацеркариев *O. felineus* // Проблемы паразитологии: Тез. докл. IV науч. конф. паразитологов УССР. Киев, 1963. С. 297–298.
- Шустов А.И. Структура природных очагов описторхоза в Центральном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1977. 16 с.
- Amornpunt S., Sarasombath S., Sinsinha S. Production and characterization of mono-clonal antibodies against the excretory-secretory antigen of the liver fluke (*Opisthorchis viverrini*) // Intern. J. Parasitol. 1991. Vol. 21. P. 421–428.
- Akai P.S., Pungpak S., Chaicumpa W., Kitikoon V., Ruangkunapom Y., Bunnag D., Befus A.D. Serum antibody responses in opisthorchiasis // Ibid. 1995. Vol. 25. P. 971–973.
- Beriozkina G.V., Levina J.V., Starobogatov Ya.I. Revision of Bithyniidae from European Russia and Ukraine // Ruthenica. 1995. Vol. 5. P. 27–38.
- Chaicumpa W., Yuwapom R., Kalambaheti T., Limavongpranee S., Kitikoon V., Khusmith S., Pungpak S., Chongsanguan M., Sommani S. Specific monoclonal antibodies to *Opisthorchis viverrini* // Intern. J. Parasitol. 1991. Vol. 21. P. 969–974.
- Chaicumpa W., Ybanez L., Kitikoon V., Pungpak S., Ruangkunapom Y., Chongsanguan M., Sormani S. Detection of *Opisthorchis viverrini* antigens in stools using specific monoclonal antibody // Ibid. 1992. Vol. 22. P. 527–531.
- Combes C. Interaction durables: Ecologie et evolution du parasitisme. P. etc.: Masson. 1995. 524 p.
- Coombs I., Crompton D.W.T. A guide to human helminths. L., Taylor and Francis. 1991. P. 7–8.
- Irwin S.W.B., He Kerr G., Judge B., Horan J. Studies of metacercarial excystment in *Himastha leptosoma* (Trematoda: Echinostomatidae) and newly emerged metacercarial // Intern. J. Parasitol. 1984. Vol. 14. N 4. P. 415–421.
- Leiper R.T. Notes of the occurrence of parasites presumably rare in man // J. London School Trop. Med. 1911. Vol. 1. P. 16–19.
- Poopyruchpong N., Viyanant V., Upatham E., Srvatanakul P. Diagnosis of opisthorchiasis by enzyme-linked immunoprecipitation assay using partially punned antigens // Asian Pacif. J. Allergy Immunol. 1990. Vol. 8. P. 27–31.
- Repenning C.A. Subfamilies and genera of the Sonade // US. Geol. Surv. Profess. Pap. 1967. N 565. P. 1–74.
- Sadun E.H. Studies on *Opisthorchis viverrini* in Thailand // Amer. J. Hyg. 1955. Vol. 62. P. 81–115.
- Sakolvaree Y., Ybanez L., Chaicumpa W. Parasites elicited cross reacting antibodies to *Opisthorchis viverrini* // Asian Pacif. J. Allergy Immunol. 1997. Vol. 15. P. 115–122.
- Sasithorn K. Taxonomy and biology of liver flukes // Acta trop. 2003. Vol. 88. P. 177–186.
- Sermwan R., Mongkolsuk S., Panyim S., Sinsinha S. Isolation and characterization of *Opisthorchis viverrini* specific DNA probe // Mol. Cell. Probes. 1991. Vol. 5. P. 399–407.
- Sirisinha S., Chawengkirtikul R., Sermwan R., Amompant S., Mongkolsuk S., Panyim S. Detection of *Opisthorchis viverrini* by monoclonal antibody-based ELISA and DNA hybridization // Amer. J. Trop. Med. Hyg. 1991. Vol. 44. P. 140–145.
- Sirisinha S., Chawengkirtikul R., Tayapiwatana C., Naiyanetr C., Waikagul J., Radomyos P., Podoprigora G.I. Specific and cross reactive monoclonal antibodies to the 89 kDa antigen of *Opisthorchis viverrini* // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. 1992. Vol. 23. P. 489–490.
- Sirisinha S., Chawengkirtikul R., Haswell-Elkins M.R., Elms D.B., Kaewkes S., Sithithawom P. Evaluation of a monoclonal antibody-based enzyme linked immunosorbent assay for the diagnosis of *Opisthorchis viverrini* infection in endemic area // Amer. J. Trop. Med. Hyg. 1995. Vol. 52. P. 521–524.
- Sripa B., Kaewkes S. Relationship between parasite specific antibody responses and intensity of *Opisthorchis viverrini* infection in hamsters // Parasitol Immunol. 2000. Vol. 22. P. 139–145.
- Srivatanakul P., Viyanant V., Kurathong S., Tiwaweeh D. Enzyme-linked immunosorbent assay for detection of *Opisthorchis viverrini* infection // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. 1985. Vol. 16. P. 234–239.
- Thammaphalerd N., Tharavanij S., Nacapunchai D., Bunnag D., Radomyos P., Prasertsinro J.V. Detection of antibodies against *Opisthorchis viverrini* in patients before and after treatment with praziquantel // Ibid. 1988. Vol. 19. P. 101–108.

- Upatham E.S., Veanant V.* *Opisthorchis viverrini* and opisthorchiasis: A historical review and future perspective // *Acta trop.* 2003. Vol. 88. P. 171–176.
- Vajrasthira S., Hannasuta C., Komiya Y.* The morphology of the metacercaria of *Opisthorchis viverrini* with special reference to the excretory system // *Ann. Trop. Med. Parasitol.* 1961. Vol. 55. P. 413–418.
- Vatanasapt V., Tangvoraphonkchai V., Titapant V., Pipitgool V., Vinyapap D., Sriampom S.* A high incidence of liver cancer in Khon Kaen Province, Thailand // *Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health.* 1990. Vol. 21. P. 489–494.
- Viyananat V., Vivatanasesth P., Upatham E.S., Sommani S., Smeramongkol S., Imlarp S.* Antibodies to opisthorchiasis after treatment with paraziquantel // *J. Parasitol. Trop. Med. Assoc. Thai.* 1985. Vol. 8. P. 20–24.
- Wongsaroj T., Sakolvaree Y., Chaicumpa W., Maleewong W., Kitikoon V., Tapchaisri P., Chongsanguan M., Cross J.H.* Affinity purified oval antigen for diagnosis of *O. viverrini* // *Asian Pacif. J. Allergy Immunol.* 2001. Vol. 19. P. 245–258.
- Wongratanacheewin S., Chawengkirttikul R., Bunnag D., Sirisinha S.* Analysis of *Opisthorchis viverrini* antigens by immunoprecipitation and polyacrylamide gel electro phoresis // *Parasitology* 1988. Vol. 69. P. 119–128.
- Wongratanacheewin S., Pumidonmmg W., Sermswan R., Maleewong W.* Development of a PCR-based method detection of *O. viverrini* in experimentally infected hamsters // *Ibid.* 2001. Vol. 122. P. 175–180.
- Wykoff D.E., Harmasuta C., Juttyudata P., Wmn M.M.* *Opisthorchis viverrini* in Thai and the life cycle and comparison with *O. felmeus* // *J. Parasitol.* 1965. Vol. 51. P. 207–214.
- Yamaguti S.* Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. Vol. 1/2. Tokyo: Kagaku, 1971. 1800 p.

О ВИДООБРАЗОВАНИИ И СПЕЦИФИЧНОСТИ МОНОГЕНЕЙ (MONOGENEA, PLATHELMINTHES) В ЭПИ- И ВНУТРИКОНТИНЕНТАЛЬНЫХ МОРЯХ

П.И. ГЕРАСЕВ¹, Е.В. ДМИТРИЕВА², Н.В. КОЛПАКОВ³

Паразитические черви моногенеи широко представлены на поверхности тела, жабрах (реже во внутренних полостях) преимущественно рыб. Для них обычна коэволюция, параллельная филогенезу хозяев (Быховский, 1957; Llewellyn, 1956; Rohde, 1979, и др.). Так, по данным Роде (Rohde, 1979), из 435 видов морских моногеней 340 видов (78%) приурочены к одному виду хозяина, 388 видов (89%) к одному роду рыб, 420 (96%) к одному семейству, а 429 видов (98%) к одному отряду рыб.

Но среди этих червей нередки и эволюционные переходы с образованием новых таксонов разного ранга на систематически далеких, но часто экологически близких хозяевах. Это приводит к их «гостальной радиации» (Контримавичус, 1978), аллоксенной (Лебедев, 1988) микро- и макроэволюции. Это явление получило наименование вторичной филогенетической специфичности (Быховский, 1957), экологической специфичности, захвата, гостального переключения, корреспондирующей эволюции, колонизации и т.п. (Llewellyn, Tully, 1969; Euzet, Combes, 1980; Llewellyn, 1982). Коэволюция показывает нам «вертикальную», параллельную филогению паразитов и хозяев, когда видообразование паразитов идет вслед за дивергенцией последних. А переход на новых хозяев – «горизонтальную», скачкообразную эволюцию, при которой паразиты, видоизменяясь, переходят на другие систематические (чаще экологически сходные, реже отличные) группы хозяев. Второе направление видообразования, очевидно, имеет место при резко меняющихся условиях окружающей среды, при сокращении численности хозяев, при «перемешивании» различных экологических групп рыб, т.е. при резких экологических перестройках.

Для паразитов и, в частности, моногеней ряд авторов указывают на отставание темпов видообразования этих червей и на их меньший таксономический ранг по сравнению со скоростью эволюции и величиной таксона их хозяев. Однако для моногеней характерно паразитирование обычно 2–3, иногда более 10 видов одного рода, на одной особи одного вида рыб (Гусев, 1985; Лебедев, 1986). Поиск причин относительно более быстрого и(или) взрывообразного видообразования моногеней, а также их встречаемость их

¹ Зоологический институт РАН.

² Институт Биологии Южных морей НАНУ.

³ ТИПРО-центр.

на нетипичных хозяевах, а часто и то и другое вместе, и стало предметом настоящего анализа.

Гусев (1955, 1978) для объяснения паразитирования на одной особи хозяина более чем 10 видов пресноводных *Dactylogyrus* spp. (Dactylogyridae), «букетов видов» – по его терминологии, предложил, что они образовались в результате регрессий и трансгрессий Мирового Океана (Линдберг, 1972), связанных с глобальными оледенениями и потеплениями климата.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В данный анализ включен Дальний Восток России – Японское море как окраинный, шельфовый, эпиконтинентальный, полузакрытый водоём, плюс реки Приморье, впадающие в указанное море, и Амурская переходная область. Для сравнения выбраны как первый шаг, Чёрное и Азовское моря в качестве внутриконтинентальных водоемов. В дальнейшем планируется расширить список шельфовых морей до Южно-Китайского, а внутренних водоемов до Средиземного и Каспийского морей.

Юг Дальнего Востока России характеризуется бурной геологической историей (Линдберг, 1972; Худяков и др., 1972; Короткий и др., 1980; Tada, 1994; Kitamura et al., 2001; Васильев и др., 2001 и др.), которая определила факторы, пути формирования и состав его ихтиофауны. Биогеографическое районирование этого региона было разработано Таранцом (1938), Бергом (1949), Старобогатовым (1970), Линдбергом (1972), Леванидовой (1982). Особую роль при этом сыграл биогеографический метод, разработанный Ньюэллом (Newell, 1956, 1963, 1967, 1972) и успешно примененный Линдбергом (1972).

В дальнейшей гипотеза о колебаниях уровня Океана в четвертичный период была уточнена (Линдберг, 1975; Парпура, 1989; Ермоленко, 1992, и др.). Итоги исследований фауны рыб, история ее происхождения и формирования в водоемах Дальнего Востока России были обобщены в сводке Черешнева (1998). Однако здесь нужно отметить одну деталь. По замечанию Гринвуда (1988; цит. по: Черешнев, 1998), основой для биогеографических построений должны быть тщательно разработанные систематика и филогения таксонов, составляющих фауну рассматриваемой территории. И именно в последние годы активно пересматривается таксономический статус многих видов круглоротых и рыб, обитающих на юге Дальнего Востока (Колпаков и др., 2007). В результате интенсификации ихтиологических исследований на Дальнем Востоке уточняются схемы биогеографического районирования пресных вод Сахалина, Приморья, Японии (Никифоров, 2001; Шедько, 2001, 2002; Колпаков, Колпаков, 2003; Watanabe et al., 2006) и Японского моря (Kafanov et al., 2000, 2001; Волвенко, Кафанов, 2006).

Общепринятой схемы количества и уровня колебаний уровня Японского моря на протяжении плейстоцена (Линдберг, 1972; Ермоленко, 1992; Черешнев, 1998) не существует до сих пор. Однако известно, что гляциоэвстатические колебания его уровня приводили к неоднократному изменению его водообмена с Тихим океаном вплоть до полной изоляции и, соответственно, опреснения (межледниковье → трансгрессия → осолонение, оледенение → регрессия → опреснение) (Линдберг, 1972).

Предполагается, что центр происхождения доминирующих групп синоиндийских рыб и, в частности, Cyprinidae находился в Юго-Восточной Азии (Берг, 1962; Sawada, 1982; Nelson, 1984; Banarescu, 1990). При уменьшении Восточного Океана Тетис, прекращении его связи с Индийским и Тихим океанами, а затем при его превращении в сеть опресненных, в последующем пресных водоемов озерного типа, очевидно, связанных между собой, привело в раннем неогене к широкой экспансии синоиндийских видов рыб на север. Еще в плиоцене, по-видимому, сохранялась связь Амура, рек Северного Китая и Западной Монголии по системам слабопроточных озерных водоемов.

Амурская переходная зоогеографическая область, включающая как евро-сибирские, так и в большинстве своем синоиндийские формы, сформировалась в плиоцен-плейстоцене в связи с усилением тектонической активности и похолоданием (Сычевская, 1989). В это время синоиндийские виды рыб из р. Хуанхэ не менее двух раз проникали в Амур. Вселение происходило через приток р. Ляохэ (приток р. Хуанхэ в периоды регрессий), затем в р. Сунгари (через перехваты верховьев) и, наконец, в бассейн Амура (Черешнев, 1998). В результате первого вселения сформировались эндемичные амурские виды. После второго вселения дивергенция от предковых форм не превысила уровня подвида.

Морская трансгрессия на границе плиоцена и плейстоцена превратила, например, бассейн Амура в ряд подпруженных, полуизолированных озерных водоемов, которые, по-видимому, играли роль центров формообразования для рыб (Никольская, 1972; Черешнев, 1998; Grosswald, 1998). Общность ихтиофаун Амура и рек Приморья в настоящее время объясняется наличием перехватов верхних участков речных систем при тектонических движениях земной коры. Часть рек восточного Сихотэ-Алиня присоединила к себе верховья рек западного склона (Ганешин, 1972; Парпура, 1989; Ермоленко, 1992).

Общность состава ихтиофауны рек Юго-Восточной Азии также объясняется тем, что в периоды регрессий эти реки формировали не только единые бассейны, но также, общие эстуарии (например, палео-Хуанхэ) (Линдберг, 1972).

Таким образом, основными факторами формирования ихтиофауны рек юга Дальнего Востока являлись, с одной стороны, изоляция популяций рыб в отдельных реках или подпруженных озерах при фрагментации единых бассейнов палео-рек в ходе плиоцен-плейстоценовых трансгрессий, а с другой – расселение рыб через верховья рек при изменении гидрографической сети, а также их «перемешивание» в эстуариях палео-бассейнов во время регрессий.

Для Японского моря, Приморья и Амура рассмотрено (Герасев и др., 2008) несколько примеров паразитирования моногеней на «неожиданных», нетипичных для них хозяевах и(или) встречаемости на последних «букетов видов» моногеней. Для большинства из этих групп моногеней показано взрывообразное видообразование на типичных для них хозяевах. Так, на кефалях *Mugil cephalus* и *Liza haematocheilus* паразитирует по семь видов рода *Ligophorus* (Ancyrocephalidae); 14 видов рода *Salmonchus* (Tetraonchidae) обитают на пресноводных лососях (на таймене *Hucho taimen* и на двух видах

ленков рода *Brachymystax*) и на молоди двух видов морского рода лососей – *Oncorhynchus*. Представители рода *Dactylogyrus* (Dactylogyridae) на двух видах пескарей рода *Hemibarbus* насчитывают восемь видов червей, и на двух видах пескарей рода *Saurogobio* – 11 видов. Один вид рода *Ancylodiscoides* и многочисленные виды рода *Thaparocleidus* (Ancylo-discoididae) на соме Солдатова *Silurus soldatovi* образует «букет видов» из восьми видов червей, на амурском соме *Parasilurus asotus* из 21 вида моногеней. Описаны «букеты видов», вероятно, морских по происхождению моногеней, паразитирующих на «нетипичных» для них пресноводных хозяевах, которые, однако, обитают в «своей», пресноводной среде. Это – 14 видов *Ancyrocephalus* (s.l.) на пескарях родов *Hemibarbus* и *Squalidus*. При этом максимально зараженных моногенейми из пескарей является род *Hemibarbus* (до 12 видов дактилогиридей на одном виде рыб). Реже отмечено активное видообразование моногеней на нетипичных хозяевах, обитающих в нетипичной для этих паразитов морской среде – три вида *Dactylogyrus* на *Lateolabrax japonicus*. Представители двух родов сем. Pseudodactylogyridae встречаются на весьма далеких систематически, но обладающих сходной экологией трех родах рыб: на трех видах проходных угрей (*Anguilla*), на эстуарном золотистом бычке *Acanthogobius flavimanus* и на прибрежной рыбе *Apogon semilineatus*. Представители, по-видимому, морского по происхождению рода *Bothitrema* были неожиданно обнаружены на пресноводных пестроногих подкаменщиках (*Cottus* spp.). А пресноводный по происхождению *Dactylogyrus pseudaspis* обитает на типичных для дактилогириусов хозяевах (*Tribolodon* spp., но ушедших в другую, морскую среду обитания).

История формирования Черного и Азовского морей практически не исследована. Ихтиофауна Черного моря описана Мовчаном (1988).

В Чёрном море, несмотря на его трёхкратное опреснение в течение последних 2–3 млн лет (Вершинин, 2003), взрывообразного видообразования моногеней не обнаружено. Наоборот, на лобане (*Mugil cephalus*) в Чёрном море обитают два вида *Ligophorus* spp., в Средиземном три, а в Японском море – семь видов этого рода моногеней, один из которых (*L. chabaudi*) является общим для двух последних водоёмов. В то же время, в Чёрном море описано паразитирование *Gyrodactylus alviga* Dmitrieva et Gerasev, 2000 на 15 видах рыб и *G. flesi* Malmberg, 1957 на восьми видах рыб (Дмитриева, Герасев, 1997). Основным хозяином первого вида является средиземноморский вселенец мерланг, а второй вид, зарегистрирован в Белом и Балтийском морях только на камбале глоссе.

ОБСУЖДЕНИЕ

Колебаниями уровня Мирового Океана можно объяснить: взрывообразное видообразование моногеней на типичных для них хозяевах; их переход на другие группы рыб (систематические далекие, но экологические близкие или реже несходные по экологии) и иногда бурное видообразование на этих новых хозяевах. Можно считать, что при трансгрессиях океана происходило резкое уменьшение численности популяций рыб в укороченных верховьях, и так коротких горных рек Приморья. Или увеличение численности популя-

ций рыб в подпруженных, медленно текущих, слабо проточных и полуизолированных озерах, образовавшихся при фрагментации единых бассейнов палео-рек (в нашем анализе – Амур). Но в обоих случаях имели место фрагментация и изоляция популяций рыб. Вместе с хозяевами изолировались и популяции их паразитов моногеней. Способность моногеней к продуцированию большего числа генераций (2–3 поколения) в течение календарного или гидробиологического лета (Gerasev, Starovoitov, 1991), вместо одной у их хозяев, возможно, способствовало более быстрому видообразованию именно этих паразитов. В дальнейшем при регрессиях, несомненно, происходило смешение этих популяций рыб и моногеней в объединившихся эстуариях рек, и при исчезновении их озерных расширений во вновь сформировавшемся распрямленном русле равнинных рек. Также имел место обмен паразитами между отдельными горными реками при перехватах их верховий. Хотя для нас остается неясным, когда это происходило – во время трансгрессий или регрессий? В первом случае наличие этого процесса кажется более вероятным и логически обоснованным. Во время «смешения» популяций происходил обмен паразитами и появление на одном виде хозяина и даже на одном его экземпляре нескольких видов близкородственных моногеней одного рода.

Колебания уровня Мирового Океана привели к образованию «букетов видов» в и Японском море. Периодическое опреснение Японского моря привело к переходу представителей рода *Tribolodon* в эстуарии и нагулу в Японское море. Эти же процессы способствовали образованию трех видов пресноводных по происхождению дактилогирусов на эвригалинном, солоноватоводном японском морском судаче *Lateolabrax japonicus*, для которого и сейчас характерны миграции в эстуарии рек. Появление, весьма вероятно, морских по происхождению ботитрем на пресноводных пестроногих подкаменщиках, и паразитирование представителей сем. *Pseudodactylogyridae* на проходных угрях, эстуарном золотистом бычке и прибрежной рыбе *Apogon semilineatus*, также объяснимы с позиций опреснения Японского моря.

Некоторое обеднение фауны лигофорусов на лобане в Чёрном и Азовском морях связано с тем, что все виды кефалевых, обитающие здесь сегодня, вселились в Черное море, также как и строго специфичные к ним лигофорусы, только после образования современного пролива Босфор. Возможно, что при этом вселении отдельные виды паразитов были утрачены или не обитали на вселившихся рыбах.

Отсутствие образования «букетов видов» в Чёрном и Азовском морях пока не совсем понятно и требует отдельного, дальнейшего детального анализа и объяснения. Катастрофизм неоднократных опреснений Азовского и Чёрного морей привел только к резкому расширению специфичности (увеличению круга хозяев) для двух из 10 видов живородящих гиродактилид, отмеченных, по нашим данным, для 38 видов рыб этого водоема. Хотя потенциальными хозяева для этих моногеней в Азово-Черноморском бассейне могут считаться примерно 50 видов морских рыб, на которых могут быть обнаружены эти черви. Это очень низкое число видов и их показатель встречаемости – 10 видов моногеней на 38 видах рыб из 50 видов потенциальных хозяев. Но это компенсируется широкой специфичностью двух видов, которые в общей сложности (в сумме) поражают 15 видов рыб. Любопытно отметить, что

эти моногены не имеют плавающей личинки и переходят (Llewellyn, 1984; Kearn, 1994; Dmitrieva, 2003; и др.) с одной особи хозяина на другую при их телесном контакте или поджидают его на водных макрофитах и на дне, или даже прикрепившись к поверхностной пленке воды.

По-видимому, резкие изменения условий обитания в Чёрном море, в связи с его неоднократными опреснениями, почему-то именно для этих двух видов – *Gyrodactylus alviga* и *G. flesi* способствовали значительному расширению круга их хозяев и морфометрической изменчивости (Dmitrieva, Dimitrov, 2002) *Gyrodactylus alviga*. Однако в последнем случае это не привело к их видовой дивергенции. Этот же факт был отмечен и для патогенного для норвежской популяции атлантического лосося (Bakke et al., 1992) *Gyrodactylus salaris*, который попал на норвежского лосося из рек, имеющих сток со Скандинавского щита на восток.

Трансгрессии и регрессии, а также опреснение Японского моря хорошо объясняют бурное видообразование моногенов на Дальнем Востоке России.

Но как объяснить наличие практически на каждом виде рыб в пресных, внутриконтинентальных водах или реже в океанических, пелагических просторах двух-трех видов этих паразитов? Лебедев (1995) рассматривает последний способ видообразования (под № 12), как «симпатрический – гомоксенный – синтопный». При нем видообразование идет в одной популяции хозяев, на одной особи рыбы и даже в одной части ее тела, а именно – чаще всего на одних и тех же жаберных дугах. Несколько приоткрывающим завесу тайны над таким видообразованием на жабрах было описание общих закономерностей распределения дактилогиридей по жабрам рыб (Герасев, Старовойтов, 1988, 1994; Gerasev, 2000). Было показаны коррелятивные связи (положительные и отрицательные) при распределении червей по жабрам рыб в зависимости от объема водных потоков, омывающих отдельные жаберные дуги и их участки. Более того, была обнаружена четкая приуроченность конкретных видов дактилогирисов к определенным участкам, казалось бы, мономорфного (синтопного), жаберного аппарата (Simkova et al., 2004).

Мы считаем, что иногда более быстрое видообразование паразитов, чем их хозяев, при стабильных экологических условиях, есть, в частности, следствие демового отбора, «работающего» с гемипопуляцией паразитов, обитающих в одном и том же месте (синтопность) одной особи (гомоксенность) хозяина (Пронькина др., 2007). Именно дискретность гемипопуляций паразитов, в независимости от их большего числа генераций, чем у их хозяев, при отсутствии колебаний уровня Океана и резких экологических перестроек, приводящих, как к изоляции, так и последующему смешению популяций, приводит к большему числу видов моногенов, чем у их хозяев-рыб. Здесь основную роль играет невозможность перехода яйцекладущих, например дактилогиридей на другую рыбу; способность паразитов к перекрёстному оплодотворению (панмиксии) только внутри дема; гибель дема при гибели особи хозяина. Также нужно учитывать индивидуальное давление биотических факторов (пол хозяина, его иммунитет, размеры и т.п.) на разные демы. Различное влияние абиотических факторов на особь хозяина с разным поведением и т. д. Всё это предопределяет именно дем в качестве единицы отбора.

Теоретически возможная встреча в будущем потомков одного «дема» или даже «семьи» на одной и той же особи хозяина будет реализована только при резком (катастрофическом) сокращении численности популяции хозяина, при экологических перестройках, изменениях уровня Мирового Океана в эпиконтинентальных, шельфовых морях и соответствующих изменениях в пресноводных реках. Уменьшение плотности популяции типичного хозяина, «перемешивание» его особей с другими, нетипичными для совместного обитания видами рыб, резкое изменение экологических факторов (соленость, температура воды, течение, субстраты для нереста, и т.п.) приводит к гостальному переключению паразитов и к их взрывообразному видообразованию. С другой стороны, именно низкая вероятность такой встречи потомков одного дема при стабильных экологических условиях поддерживает панмиксию во всей однохозяинной (симксенной) популяции хозяев и сохраняет целостность вида паразита.

Видообразование паразитов, вероятно, идет в континууме демового отбора (гомоксенность плюс синтопность) и симксенной панмиксии. Для более быстрого, чем у хозяев, видообразования моногеней и тем более для взрывообразного (очевидно, при резко изменившихся условиях среды) характерно сочетание чередований временной и пространственной изоляции популяций с последующим (при стабилизации экологических условий) «перемешиванием» новых видов на одной особи хозяина.

В работе использованы материалы грантов РФФИ № 02–04–48581; 04–04–49785; 06–04–48236.

Литература

- Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.: Изд-во АН СССР, 1949. Ч. 3. С. 929–1382.
- Берг Л.С. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. тр. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т. 5. С. 320–360.
- Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 502 с.
- Васильев Б.И., Сигова К.И., Обжиров А.И., Югов И.В. Геология и нефтегазоносность окраинных морей северо-запада Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2001. 309 с.
- Вершинин А.О. Жизнь Черного моря. М.: Макцентр, 2003. 176 с.
- Волвенко И.В., Кафанов А.И. Видовое богатство и ихтиофаунистическое районирование пелагиали северо-западной части Японского моря // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46, № 1. С. 29–37.
- Ганешин Г.С. Общие закономерности развития речной сети Востока СССР // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 404–410.
- Герасев П.И., Дмитриева Е.В., Огава К., Пугачев О.Н., Колтаков Н.В. Моногеней (Monogenea; Platyhelminthes) как зеркало истории биогеографических регионов: распространение дактилогридидей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. II. Факты // Изв. ТИНРО. 2008. Т. 153. С. 318–334.
- Герасев П.И., Старовойтов В.К. Распределение *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) по жабрам взрослых судаков *Stizostedion lucioperca* Куршского залива // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 177. С. 89–98.
- Герасев П.И., Старовойтов В.К. О методах изучения распределения моногеней по жабрам рыб // Паразитология. 1994. Т. 28, № 4. С. 303–308.
- Гринвуд П.Г. География пресноводных рыб Африки: Биобухгалтерия или биогеография? // Биосфера: Эволюция, пространство, время: Биогеографические очерки. М.: Прогресс, 1988. С. 158–174.

- Гусев А.В. Моногенетические сосальщики рыб системы реки Амур // Тр. ЗИН АН СССР. 1955. Т. XIX. С. 171–398.
- Гусев А.В. Monogeneoidea пресноводных рыб: Принципы систематики, анализ мировой фауны и ее эволюция // Паразитол. сб. Л.: Наука, 1978. Т. 28. С. 98–198.
- Гусев А.В. Отряд Dactylogyridea // Определитель пресноводных паразитов рыб фауны СССР / Под ред. О. Н. Бауера. Л.: Наука, 1985. Т. 2. С. 15–251.
- Ермоленко А.В. Паразиты рыб пресноводных водоемов континентальной части бассейна Японского моря. Владивосток: ДВО РАН, 1992. 238 с.
- Колтаков Н.В., Герасев П.И., Пугачев О.Н. Моногенеи (Monogenea; Platyhelminthes), как зеркало истории биогеографических регионов: Распространение дактилогиридей (Dactylogyridea) на рыбах юга Дальнего Востока. I. Введение // Изв. ТИНРО. 2007. Т. 150. С. 238–249.
- Колтаков Н.В., Колпаков Е.В. О находках *Tribolodon ezo* (Cyprinidae), *Liparis kusnetzovi* (Liparidae) и *Takifugu xanthopterus* (Tetraodontidae) в водах северного Приморья // Вопр. ихтиологии. 2002. Т. 42, № 6. С. 840–841.
- Контримавичус В.Л. Резервуарный паразитизм и симпатрическое видообразование у гельминтов // Научные и прикладные проблемы гельминтологии. М.: Наука, 1978. С. 53–58.
- Короткий А.М., Караулова Л.И., Троицкая Т.С. Четвертичные отложения Приморья: Стратиграфия и палеогеография. Новосибирск: Наука, 1980. 234 с.
- Лебедев Б.И. Моногенеи подотряда Gastrocotylinae. Л.: Наука, 1986. 200 с.
- Лебедев Б.И. Особенности видообразования у паразитических организмов // Эволюционные исследования. Владивосток, 1988. С. 17–26. (Вавиловские темы.).
- Лебедев Б.И. Очерки по биоразнообразию и эволюционной паразитологии. Владивосток, 1995. 208 с.
- Леванидова И.М. Амфибиотические насекомые горных областей Дальнего Востока СССР. Л.: Наука. 214 с.
- Линдберг Г.У. Крупные колебания уровня Океана в четвертичный период. Л.: Наука, 1972. 548 с.
- Линдберг Г.У. Несколько замечаний по поводу критики моих палеогеографических представлений // Колебания уровня Мирового Океана в плейстоцене. Л.: ГО СССР, 1975. С. 30–34.
- Мовчан Ю.В. Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вып. 3. Вьюновые, сомовые, икталуровые, пресноводные угри, конгеровые, саргановые, тресковые, колюшковые, Киев: Наук. думка, 1988. 365 с.
- Никифоров С.Н. Ихтиофауна пресных вод Сахалина и ее формирование: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2001. 25 с.
- Никольская В.В. Минералогические провинции в аллювии бассейна Амура // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука. 1972. С. 78–83.
- Парпура И.З. О происхождении ихтиофауны рек Северного Приморья // Вопр. ихтиологии. 1989. Т. 29, № 3. С. 506–508.
- Пронькина Н.В., Дмитриева Е.В., Герасев П.И. Жабры кефалей как полигон видообразования моногеней (Monogenea) рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977 (Ancyroccephalidae) // Материалы IV Всерос. школы по теорет. и мор. паразитологии, Калининград, пос. Лесное, 21–26 мая 2007 г. Калининград, 2007. С. 176–178.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Сычевская Е.К. Пресноводная ихтиофауна неогена Монголии. М.: Наука, 1989. 144 с.
- Таранец А.Я. К зоогеографии Амурской переходной области на основе изучения пресноводной ихтиофауны // Вестн. ДВФ АН СССР. 1938. № 22 (5). С. 99–116.
- Худяков Г.И., Кулаков А.П., Короткий А.М., Панов В.В. Позднекайнозойские перестройки гидрографической сети в южной части Северного Дальнего Востока // Проблемы изучения четвертичного периода. М.: Наука, 1972. С. 419–430.
- Черешнев И.А. Биогеография пресноводных рыб Дальнего Востока России. Владивосток: Дальнаука, 1998. 131 с.
- Шедько С.В. Список круглоротых и рыб пресных вод побережья Приморья // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2001. Вып. 1. С. 229–249.
- Шедько С.В. Обзор пресноводной ихтиофауны // Растительный и животный мир Курильских островов. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 118–134.

- Bakke T.A., Harris P.D., Jansen P.A., Hancen L.P. Host specificity and dispersal strategy in gyrodactylid monogeneans, with particular reference to *Gyrodactylus salaris* (Platyhelminthes, Monogenea) // Diseases Aquatic Organisms. 1992. Vol. 13. P. 63–74.
- Banarescu P.M. Zoogeography of fresh waters. Weisbaden: AULA-Verlag, 1900. Vol. 1. 511 p.
- Dmitrieva E. Transmission triggers and pathways in *Gyrodactylus sphinx* (Monogenea, Gyrodactylidae) // Vestn zool. 2003. Vol. 37, N 2. P. 67–72.
- Dmitrieva E. V., Dimitrov G. Variability in the taxonomic characters of Black Sea gyrodactylids // Syst. Parasitol. 2002. Vol. 51. P. 19–206.
- Euzet L., Combes C. Les problèmes de l'espece chez les animaux parasites // Les problèmes de l'espece dans le regne animal. P., 1980. T. 3. P. 129–285. (Mem. Soc. Zool. France, N 40).
- Gerasev P.I. Some characteristics of the distribution of *Tetraonchus monenteron* and *Ergasilus seboldi* (Crustacea) on gills of pike *Exos lucius* // Bull. Scand. Soc. Parasitol. 2000. Vol. 10, N 2. P. 110–111.
- Gerasev P.I., Starovoitov V.K. The number of generations in freshwater monogeneans per year // J. Fish Biol. 1991. Vol. 38. P. 159–163.
- Grosswald M.G. New approaches to the ice age paleohydrology of Northern Eurasia // Palaeohydrology and environmental change / Ed. G. Bonito et al. N.Y.: Wiley, 1998.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V., Fedorov V.V., Pitruk D.L. Ichthyofaunistic biogeography of the Japan (East) Sea // J. Biogeog. 2000. Vol. 27, N 4. P. 915–933.
- Kafanov A.I., Volvenko I.V., Pitruk D.L. Ichthyofaunistic biogeography of the East Sea: Comparison between benthic and pelagic zonalities // Ocean and Polar Res. 2001. Vol. 23, N 1. P. 35–49.
- Kearn G. Evolutionary expansion of the Monogenea // Interm. J. Parasitol. 1194. Vol. 24. P. 1227–1271.
- Kitamura A., Takano O., Takata H., Omote H. Late Pliocene–Early Pleistocene paleoceanographic evolution of the Sea of Japan // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2001. Vol. 172, N 1/2. P. 81–98.
- Llewellyn J. The host-specificity, micro-ecology, adhesive attitudes and comparative morphology of some trematode gill parasites // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 1956. Vol. 35. P. 113–127.
- Llewellyn J. Host-specificity and corresponding evolution in monogenean flatworms and vertebrates // Mem. Mus. Nat. Hist. Natur., Ser. A., Zool. 1982. Vol. 123. P. 289–293.
- Llewellyn J. The biology of *Isancistrum subulatae* n. sp., a monogenean parasitic on the squid, *Alloteuthis subulata*, at Plymouth // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 1984. Vol. 64. P. 285–302.
- Llewellyn J., Tully C.M. A comparison of speciation in diclidophorinean monogenean gill parasites and in their fish host // J. Fish. Res. Board Canada. 1969. Vol. 26. P. 1063–1074.
- Nelson J.S. Fishes of the World. N.Y.: etc.: Wiley – Interscience, 1984. 523 p.
- Newell N. Catastrophism and the fossil record // Evolution. 1956. Vol. 10, N 1. P. 97–101.
- Newell N. Crises in the history of life // Sci. Amer. 1963. Vol. 208, B 2. P. 76–92.
- Newell N. Revolutions in the history of life // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1967. Vol. 89. P. 63–91.
- Newell N. The evolution of reefs // Sci. Amer. 1972. Vol. 226. N 6. P. 54–65.
- Tada R. Paleocceanographic evolution of the Japan Sea // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. Vol. 108. N 3/4. P. 487–508.
- Rohde K. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites // Amer. Natur. 1979. Vol. 114. P. 648–671.
- Sawada Y. Phylogeny and zoogeography of the superfamily Cobitoidea (Cyprinoidei, Cypriniformes) // Mem. Fac. Fish. Hokkaido. Univ. 1982. Vol. 28, N 2. P. 65–223.
- Simkova A., Morand S., Jobet E., Gelanr M., Verneau O. Molecular phylogeny of congeneric monogenean parasites (*Dactylogyrus*): A case of intrahost speciation // Evolution. 2004. Vol. 58, N 5. P. 1001–1018.
- Watanabe K., Takahashi H., Kitamura A. et al. Biogeographical history of Japanese freshwater fishes: phylogeographic approaches and perspectives // Jap. J. Ichthyol. 2006. Vol. 53, N 1. P. 1–38.

РАСШИРЕНИЕ АРЕАЛА КАРТОФЕЛЬНОЙ ЦИСТООБРАЗУЮЩЕЙ НЕМАТОДЫ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИИ

Л.И. ГРУЗДЕВА, Е.М. МАТВЕЕВА¹

В настоящее время картофельная цистообразующая нематода (КЦН) отмечена в большинстве областей Европейской части России. Несмотря на карантинные ограничения, этот паразит имеет тенденцию к прогрессирующему распространению в зонах России, где выращивается картофель. В Карелии КЦН была выявлена впервые на приусадебных участках в 1976 г. (Соловьева и др., 1980). В 1985–1987 гг. обследование почвы было проведено в четырех районах южной Карелии. Обнаружено расширение очагов поражения картофеля. В 1989 г. КЦН была выявлена в семи районах южной и юго-западной Карелии. Оптимальными для обитания паразита являлись песчаные, хорошо аэрируемые почвы. Заражены также суглинистые почвы, обнаружены очаги КЦН в торфяной почве. Средняя плотность популяции нематоды составляла 1–400 цист/ 100 см³ почвы. За последние 30 лет граница ареала распространения картофельной нематоды продвинулась от 62° до 67° с.ш. Заражение почвы отмечено в северных Лоухском, Калевальском, Муезерском, Беломорском районах.

Задача настоящего исследования – анализ причин, способствующих расширению ареала картофельной нематоды, оценка степени влияния климатических, почвенных условий, уровня зараженности почвы КЦН на сообщества почвенных нематод в агроценозах Карелии и Мурманской области.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Отбор почвенных проб проводился в течение периода 1976–2006 гг. Цисты нематод выделяли методом промывки почвы и последующего подсчета в 100 см³, или 100 г почвы. Подвижные почвенные нематоды выделяли вращательным методом Бермана с экспозицией 48 ч. Фиксировали ТАФ (триэтанолламин+формалин+вода в соотношении 2:7:91). Идентификацию до рода и вида проводили на временных глицериновых препаратах, исследуя не менее 100 особей из одной пробы. Эколого-трофическое группирование нематод осуществляли по классификации Итса и др. (Yeates et al., 1993). Для характеристики фауны использовали (H') – индекс разнообразия Шеннона (Одум, 1975), модифицированный индекс зрелости сообществ нематод ΣMI , ΣMI_{2-5} ,

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН.

индексы структурирования и обогащения пищевой цепи *SI* и *EI*, индекс пути разложения органического вещества в почве *CI* (Ferris et al., 2001; Okada, Harada, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

1. Распространение картофельной цистообразующей нематоды в Карелии. Анализ зараженности почвы картофельных полей Карелии цистообразующей нематодой *Globodera rostochiensis* выявил, что за последние 30 лет (1976–2007 гг.) картофельная нематода продвинулась далеко на север. Благоприятствуют расселению нематоды перевозки семенного и пищевого картофеля, несоблюдение севооборота и возделывание восприимчивых сортов картофеля в течение длительного времени, особенно в личных подсобных хозяйствах (табл. 1).

Продвижению глободеры на север способствуют изменяющиеся климатические характеристики. Так, в Карелии и по всему Северо-Западу России с конца 70-х годов были отмечены высокие годовые суммы осадков и увеличение уровня воды в озерах. Заметные климатические изменения в регионе в эти годы проявились также в уменьшении продолжительности периода с устойчивым снежным покровом и увеличении безледного периода на озерах. Оценка направленных изменений приземной температуры воздуха (ее тренд) позволили сделать вывод, что наиболее четко положительный линейный тренд среднемесячной температуры выражен в марте и составляет на разных станциях от 3,1 до 5,1 °С за 50 лет. Рост температуры воздуха весной приводит к более раннему наступлению периода с температурами выше 0,5 и 10° и увеличению продолжительности теплого и вегетационного периодов (Филатов, 1997, 2004). По данным, опубликованным в Государственном докладе о состоянии окружающей среды Республики Карелия, среднегодовая температура воздуха превышала климатическую норму в 2003 г. на 1,2 °С с наибольшими значениями на севере республики; в 2004 г. – на 1,1 °С, при этом наиболее теплыми были март, сентябрь, декабрь с t° на 2–3,5°С выше нормы; в 2005 г. – на 2 °С выше во все месяцы, кроме марта, в 2006 г. – на 0,7–1,4 °С с аномально теплым январем и декабрем (t° на 3 и 9°С выше нормы соответственно). Такие положительные климатические аномалии способствуют более раннему прогреванию почвы, удлинению периода, благоприятного для развития растений. А это, в свою очередь, позволяет картофельной

Таблица 1

Распространение КЦН в Карелии и Мурманской области

| Административные единицы, где зарегистрирована КЦН | 2002 г. | 2005 г. | 2006 г. | 2007 г. |
|--|---------|---------|---------|---------|
| Районы | 12 | 13 | 13 | 13 |
| Города | 2 | 3 | 3 | 3 |
| Сельские населенных пункты | 175 | 198 | 198 | 209 |
| Приусадебные участки | 3262 | 3697 | 3697 | 3825 |
| Земли, га | 998 | 1127,5 | 1127,5 | 2719,4 |

Рис. 1 (по Филатову, 2004). Районированные территории Карелии по абсолютным значениям температуры. 1 – граница двух районов, 2 – граница трех районов

нематод пройти полный цикл развития. В условиях Карелии нематода дает одну генерацию за вегетацию. В полевых условиях до формирования blastomeric яиц в самках проходит 48 суток, а полный цикл развития паразита до появления личинок II возраста в цистах занимает 104 суток (Соловьева и др., 1989).

По абсолютным и нормированным значениям температуры территорию Карелии подразделяют на три зоны (рис. 1).

2. Характеристика сообществ нематод картофельных полей в различных климатических зонах Карелии и Мурманской области.

В каждой из трех климатических зон Карелии с выделением Восточного Пудожского района нами были обследованы картофельные поля на предмет зараженности почвы глободерой. Одновременно анализировалась фауна почвенных нематод (табл. 2).

Анализ сообществ нематод картофельных полей показал, что их формирование зависит от климатической зональности территории Карелии, типа почвы и уровня инфицированности почвы глободерой. При этом индексы, характеризующие сообщества нематод по-разному интерпретируют влияние воздействующего фактора (табл. 2).

Индекс разнообразия фауны H' и модифицированный индекс зрелости сообществ нематод ΣMI (Yeates, 1994), при определении которого учитываются все группы нематод (свободно живущие и паразитические), во всех климатических зонах снижаются на зараженных глободерой картофельных полях. Модифицированный индекс ΣMI_{2-5} (Yeates, 1994) без учета *c-p* I группы во всех климатических зонах повышается с тенденцией его большего увеличения на зараженных полях. Это свидетельствует о том, что при наличии в почве картофельной нематоды усиливаются процессы, в которых участвуют виды – колонизаторы, относящиеся к функциональной группе со значением *I* по *c-p* шкале Бонгера (Bongers, 1990).

Климатический фактор оказывает влияние на индекс *CI* (*channel index*, Ferris et al., 2001), характеризующий пути разложения органического вещества в почве. Данный индекс имеет высокие значения (75–77) в слабо

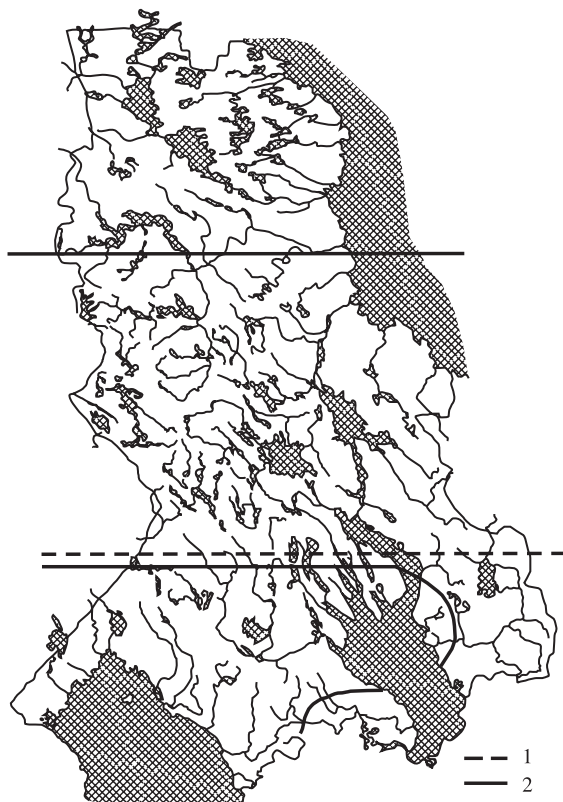


Таблица 2

Характеристика сообществ нематод картофельных полей из различных районов республики Карелия и Мурманской области

| Климатическая зона и район | Тип почвы | Общая численность экз./100 г почвы | Число родов | H' | ΣMI | ΣMI_{2-5} | SI | EI | CI |
|----------------------------|-----------------|------------------------------------|-------------|------|-------------|-------------------|------|------|------|
| <i>Южная зона</i> | | | | | | | | | |
| Олонецкий район | Глина (З) | 146 | 17 | 3,22 | 2,1 | 2,36 | 45,5 | 65,8 | 18,9 |
| | Глина (НЗ) | 341 | 20 | 3,54 | 2,5 | 2,67 | 31,0 | 62,0 | 22,5 |
| | Супесь (НЗ) | 521 | 23 | 3,39 | 2,1 | 2,32 | 33,6 | 47,7 | 6,8 |
| Прионежский район | Супесь (З) | 4490 | 19 | 1,83 | 2,2 | 2,30 | 11,2 | 49,9 | 30,4 |
| | Глина (З) | 1443 | 24 | 3,72 | 2,25 | 2,58 | 47,9 | 80,5 | 2,9 |
| <i>Центральная зона</i> | | | | | | | | | |
| Медвежьегорский район | Шунгит (З) | 1757 | 15 | 3,18 | 1,9 | 2,2 | 0 | 63,1 | 23,8 |
| | То же | 736 | 27 | 2,61 | 2,35 | 2,64 | 51,4 | 31,1 | 45,9 |
| | » | 975 | 21 | 3,60 | 2,29 | 2,48 | 9,7 | 55,9 | 40,1 |
| | » | 1427 | 23 | 3,17 | 2,26 | 2,53 | 10,9 | 58,3 | 32,9 |
| Сегежский район | Шунгит (целина) | 1357 | 28 | 4,13 | 2,60 | 2,71 | 34,6 | 42,2 | 71,9 |
| | Суглинок (З) | 1703 | 24 | 3,77 | 2,46 | 2,67 | 64,1 | 64,8 | 16,5 |
| <i>Северная зона</i> | | | | | | | | | |
| Беломорский район | Суглинок (З) | 1300 | 25 | 3,32 | 2,50 | 2,61 | 84,5 | 31,7 | 27,3 |
| Лоухский район | Супесь (НЗ) | 438 | 29 | 3,91 | 2,55 | 2,73 | 76,4 | 33,2 | 40,7 |
| <i>Восточная зона</i> | | | | | | | | | |
| Пудожский район | Суглинок (З) | 600 | 21 | 3,78 | 2,44 | 2,63 | 49,0 | 39,8 | 50,9 |
| | Суглинок (З) | 605 | 21 | 3,77 | 2,48 | 2,63 | 40,2 | 38,7 | 52,8 |
| | Суглинок (СЗ) | 685 | 29 | 3,48 | 2,83 | 2,90 | 68,4 | 32,7 | 77,7 |
| | Суглинок (НЗ) | 1016 | 24 | 3,55 | 2,54 | 2,68 | 43,4 | 28,3 | 75,1 |
| | Песок (З) | 1645 | 30 | 4,02 | 2,5 | 2,61 | 29,5 | 54,3 | 9,9 |
| Мурманская обл. | Песок (НЗ) | 301 | 29 | 3,90 | 2,40 | 2,64 | 51,9 | 44,9 | 9,9 |
| Мурманская обл. | Песок (НЗ) | 301 | 29 | 3,90 | 2,40 | 2,64 | 51,9 | 44,9 | 9,9 |

Обозначения: З – почва заражена глободерой, СЗ – слабое заражение, НЗ – отсутствие заражения.

зараженной и незараженной глободерой суглинистой почве Восточной Карелии. При высокой степени заражения CI понижается до 51–53 (см. табл. 2). В зараженной песчаной почве данный показатель очень низкий (9,9). Исходя из полученных результатов, можно предположить, что при глободерозе картофеля в процессах разложения органического вещества в суглинистой почве равнозначно участвуют и бактерии, и грибы. В незараженной или слабозараженной паразитом суглинистой почве преимущественное участие в процессе разложения органики принадлежит грибной микрофлоре. В песчаной почве этот процесс на 90% контролируется бактериями.

В Южной зоне Карелии индекс *CI* низкий, что указывает на более активное участие бактериальной микрофлоры в процессе разложения органики. В Северной зоне, и особенно в Мурманской области, бактериальный фактор еще более усиливается (см. табл. 2).

В Центральной зоне Карелии большую роль играет тип почвы. В Медвежьегорском районе залегают уникальные шунгитовые почвы, содержащие высокий процент углерода, тонкодисперсное состояние которого придает почвам черный цвет. Они имеют лучший тепловой режим, так как сильнее поглощают солнечное тепло и более плодородны вследствие своеобразного химического состава (Груздева, 2000). Разложение органического вещества в шунгитовой почве происходит в равной степени за счет бактерий и грибов. В незараженной глободерой почве индекс *CI* в 2 раза выше, чем в зараженной, что свидетельствует об активизации грибного пути разложения органического вещества. В суглинке разложение органики идет преимущественно по бактериальному типу (см. табл. 2).

Климатический фактор влияет на уровень плодородия почвы, в качестве показателя которого мы использовали индекс *EI* – индекс обогащения пищевой сети (*enrichment index*, Ferris et al., 2001). В вычислении его участвуют функциональные комплексы нематод B1, B2 и M2+Asp2. Независимо от зараженности почвы КЦН более высокие значения *EI* отмечены в агроценозах Южной зоны. К Северу этот показатель постепенно снижается (от 65 до 31), в агроценозах Восточной зоны *EI* составляет в среднем 38,7. Это свидетельствует об увеличении в фауне агроценозов доли нематод-микотрофов и факультативных паразитов растений, имеющих по шкале Бонгера значение 2 (см. табл. 2).

Прослеживается связь *EI* индекса с типом почвы. В Южной зоне республики значения данного индекса выше в глинистой почве, чем в супесчаной, независимо от заражения почвы глободерой. Для агроценозов с песчаной и суглинистой почвами в Восточной, Центральной и Южной Карелии значения данного индекса сходны (см. табл. 2).

Климатический фактор воздействует на процесс структурирования пищевой сети, выражающийся определением индекса *SI* (*structure index*, Ferris et al., 2001), основанного на учете всех функциональных комплексов нематод со значениями от 1 до 5 по шкале Бонгера без учета паразитов растений. Отмечено высокое значение *SI* в Северной зоне и снижение его в Центральной и Южной зонах. В Восточном районе индекс *SI* имел средний показатель (табл. 2). Индекс структурирования пищевой сети имеет понижающийся с Севера на Юг тренд. Это связано с увеличением в северных сообществах доли нематод-политрофов, имеющих высокие значения 4–5 по шкале с-р Бонгера. Нематоды данной трофической группы в агроценозах Беломорского, Лоухского районов Карелии, Мурманской области занимают субдоминантную позицию, уступая по численности только нематодам с бактериальной трофикой.

Более ранние исследования показали, что в одной климатической зоне (Центр, Восток) отмечался высокий уровень сходства фауны нематод (более 60%) с выделением кластеров по типу почвы, степени ее зараженности глободерой и интенсивности использования полей (Матвеева и др., 2003). Сравнивая фауну нематод картофельных полей из различных районов рес-

публики в меридиональном направлении с севера на юг мы выявили, что на таксономическое разнообразие фауны более сильное влияние оказывает зараженность почвы специфичным паразитом, а популяционные характеристики сообществ нематод регулируются климатическими факторами и типом почвы.

3. Эколого-трофическая структура сообществ нематод картофельных полей в различных климатических зонах Карелии.

Сравнение фауны нематод климатических зон показало, что на юге Карелии в сообществах нематод доминируют нематоды-бактериотрофы (64–77,5%) с высокой значимостью представителей из родов *Rhabditis* (23–25%), *Eucephalobus* (15–24%), *Chiloplacus* (14–22%), что свидетельствует о более высоком содержании органического вещества в почве (табл. 3). Уровень заражения КЦН колеблется от 7 до 11%.

В Центральной зоне республики количество бактериотрофов в почвенных образцах снижается (40–56%). Увеличивается доля паразитических нематод, среди которых господствует один вид – *Globodera rostochiensis* (от 10 до 36%). В северных районах Карелии значимость нематод-бактериотрофов сравнима с таковой в Центральной зоне. Однако значительно возрастает численность нематод-политрофов, занимающих в фауне позицию субдоминантов. Среди политрофов отмечены представители двух родов: *Equmenicus* и *Eudorylaimus*. КЦН обнаружена только в Беломорском районе (10,8%). В Лоухском районе глободера отсутствовала. В группе паразитических нематод отмечен монодоминант из рода *Tylenchorhynchus* (15,3%). В Восточной части группа бактериотрофов в сообществах нематод составляет 52–77% с доминирующими родами *Rhabditis* (15%), *Cephalobus* (17–31%), *Chiloplacus* (7–10%). Субдоминантами являются микотрофы с доминирующим родом *Aphelenchus* (16–21%). Уровень заражения КЦН составляет 2,7–11%. Обследованное картофельное поле в Мурманской области не было заражено нематодой. Основную массу нематод составляли бактериотрофы из родов *Eucephalobus* (19,3%), *Eumonhystera* (15,6%), *Rhabditis* (11,8%), *Prismatolaimus* (9,7%). В целом на долю группы приходилось 84% от общего количества нематод.

Высокий процент паразитических нематод в фауне с доминированием *Globodera rostochiensis* на картофельных полях центральной зоны Карелии обусловил выбор этой территории в качестве модельного объекта для оценки влияния зараженности почвы КЦН на структуру и эколого-популяционные характеристики сообществ почвенных нематод.

4. Связь эколого-трофической структуры сообществ нематод агроценозов со степенью заражения почвы картофельной нематодой.

Анализ эколого-трофической структуры сообществ нематод наиболее зараженной центральной части республики показал, что при высокой степени заражения почвы нематодой наблюдается обеднение фауны (15 родов против 28 в незараженной почве), снижение индексов разнообразия и зрелости сообществ. Только три трофические группы: бактериотрофы, микотрофы и паразиты растений представлены в фауне (рис. 2, А). При высокой инфицированности почвы глободерой (286 цист/100 г почвы) создается единый комплекс нематод, способствующий зараженности почвы другими патогенами (грибными и бактериальными).

Таблица 3

Эколого-трофическая структура сообществ почвенных нематод картофельных полей в различных климатических зонах Карелии

| Климатическая зона и район | Тип почвы | Эколого-трофические группы (%) | | | | | |
|----------------------------|-----------------|--------------------------------|----------|-----------|------------|----------|----------|
| | | <i>Б</i> | <i>М</i> | <i>Пр</i> | <i>Аср</i> | <i>П</i> | <i>Х</i> |
| <i>Южная зона</i> | | | | | | | |
| Олонецкий район | Глина (З) | 71,2 | 10,2 | 10,3 | 1,4 | 6,9 | 0 |
| | Глина (НЗ) | 69,7 | 19,7 | 0 | 5,3 | 5,3 | 0 |
| | Супесь (НЗ) | 64,0 | 9,4 | 21,5 | 2,0 | 3,1 | 0 |
| Прионежский район | Глина (З) | 77,5 | 6,1 | 7,1 | 1,6 | 2,8 | 4,9 |
| <i>Центральная зона</i> | | | | | | | |
| Медвежьегорский район | Шунгит (З) | 55,6 | 24,6 | 19,7 | 0 | 0 | 0 |
| | » | 43,2 | 9,6 | 36,3 | 1,1 | 9,8 | 0 |
| | » | 43,0 | 21,8 | 20,0 | 6,8 | 8,4 | 0 |
| | » | 58,7 | 19,5 | 19,3 | 1,0 | 10 | 0,5 |
| Сегежский район | Шунгит (целина) | 39,8 | 28,9 | 13,9 | 10,5 | 3,5 | 3,4 |
| | Суглинок (З) | 43,4 | 11,0 | 31,3 | 1,2 | 12,5 | 0,6 |
| <i>Северная зона</i> | | | | | | | |
| Беломорский район | Суглинок (З) | 43,6 | 4,6 | 11,0 | 1,2 | 39,6 | 0 |
| Лоухский район | Супесь (НЗ) | 47,3 | 8,0 | 15,5 | 2,8 | 26,2 | 0,2 |
| <i>Восточная зона</i> | | | | | | | |
| Пудожский район | Суглинок (З) | 51,9 | 22,3 | 17,4 | 0,7 | 7,7 | 0 |
| | » | 52,4 | 23,0 | 16,4 | 0,6 | 7,6 | 0 |
| | Суглинок (СЗ) | 69,8 | 7,6 | 3,0 | 0 | 19,6 | 0 |
| | Суглинок (НЗ) | 61,1 | 28,0 | 1,3 | 0,3 | 9,1 | 0,2 |
| | Песок (З) | 76,9 | 7,3 | 12,2 | 1,2 | 2,1 | 0,3 |
| <i>Мурманская обл.</i> | Песок (НЗ) | 84,0 | 3,6 | 1,7 | 2,4 | 5,6 | 2,7 |

Обозначения: Б – бактериотрофы; М – микотрофы; Аср – нематоды, ассоциированные с растением; Пр – паразиты растений; П – политрофы; Х – хищные нематоды; З – почва заражена глободерой, СЗ – слабое заражение, НЗ – отсутствие заражения.

При степени зараженности 10–30 цист/100 г почвы увеличивается разнообразие фауны, повышается индекс зрелости сообществ нематод. В сообществе представлены все шесть трофических групп. По сравнению с сильно зараженной цистами почвой здесь увеличивается доля паразитических нематод в сообществе за счет ювенильных стадий паразита (см. рис. 2, Б). Количество инвазионных личинок КЦН в почве возрастает с 9 до 30% от общей фауны.

При таком уровне заражения (10–30 цист) сообщества нематод имеют характеристики, аналогичные тем, которые наблюдаются в биоценозах с начальными стадиями нарушений (при загрязнении почвы тяжелыми металлами, внесении минеральных удобрений): всплеск численности, высокий индекс обогащения пищевой цепи ($EI = 80,5$) и низкий индекс $CI = 1,4$, что свидетельствует об усилении роли бактериотрофов со значением I по шкале *c-p*. В фауне значимы нематоды – колонизаторы *Rhabditis*, *Mesorhabditis*, *Diplogasteridae*, составляющие 29,5% от общей численности (см. рис. 2, Б).

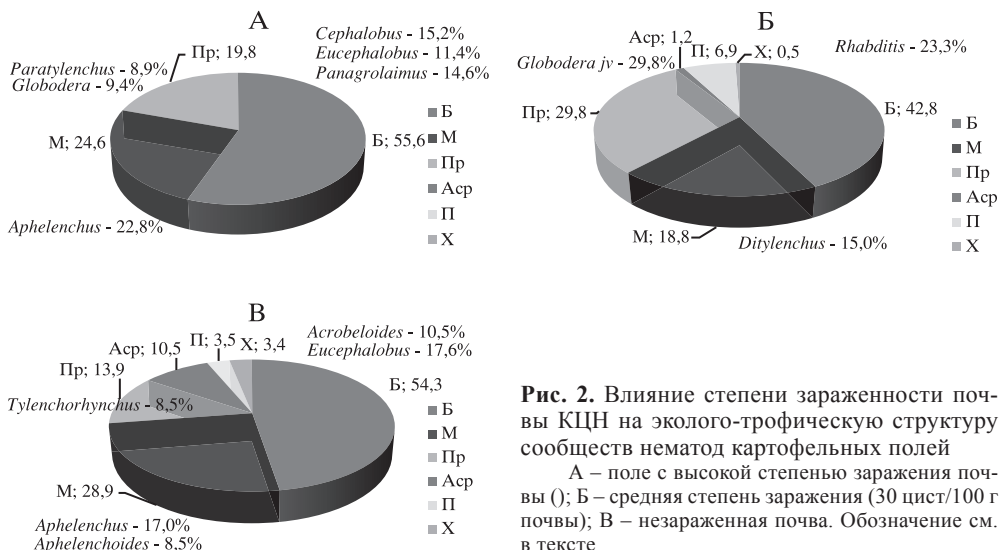


Рис. 2. Влияние степени зараженности почвы КЦН на эколого-трофическую структуру сообществ нематод картофельных полей
 А – поле с высокой степенью заражения почвы (); Б – средняя степень заражения (30 цист/100 г почвы); В – незараженная почва. Обозначение см. в тексте

В незараженной почве отмечены самые высокие значения индексов разнообразия, зрелости сообществ нематод, сбалансированное соотношение эколого-трофических групп нематод.

5. Определение патотипов картофельной цистообразующей нематоды. В 1985–1986 гг. методом тест-сортирента растений – дифференциаторов определяли наличие в глободерозных очагах Карелии агрессивных патотипов 2-х видов картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis* (Woll., 1923) Behrens, 1975 и *G. pallida* (Stone, 1972) Behrens, 1975. Почву отбирали с участков с сильным заражением, в которых число инвазионных личинок было не менее 7000/100 см³ почвы. Это оптимальная инвазионная нагрузка, при которой возможно заражение корней растений-дифференциаторов и развитие цист новой генерации (Гуськова, Маковская, 1982). В опыте использовали следующие растения-дифференциаторы: *Solanum tuberosum*, *S. andigenum*, *S. kurtzianum* КТТ 60,21,19., *S. vernei* cl. G-LKS 58,1642/4, *S. vernei* cl. (VTn)2 62,33,3, *S. vernei* cl. 65,346/19, *S. vernei* cl. 69,1377/94. Учитывали количество самок на корнях всех растений-дифференциаторов, развившихся через 55 дней их вегетации в инвазированной почве агроценозов. Затем самками с корней устойчивых дифференциаторов заражали восприимчивый картофель (сорт Берлинген, Уральский ранний) для оценки жизнеспособности яиц и личинок и видовой принадлежности личинок с корней дифференциаторов. Анализ полученных результатов позволил сделать вывод, что в глободерозных очагах южной и юго-западной Карелии до 1986 г. был распространен неагрессивный патотип Ro1 *G. rostochiensis* (Соловьева и др., 1989). Молекулярная диагностика цист в почвенных образцах 1999–2006 гг. показала, что в почве картофельных полей республики по-прежнему распространена *G. rostochiensis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ фауны нематод выявил существенные различия в структуре и эколого-популяционных индексах их сообществ в зависимости климатических условий, типа почвы и уровня заражения сельскохозяйственных полей картофельной цистообразующей нематодой.

Наиболее высокая степень зараженности почвы картофельных полей обнаружена в центральной зоне. Здесь фауна нематод обеднена, снижены индексы разнообразия и зрелости сообществ по сравнению с другими районами республики. Ранее для Карелии это была северная граница ареала КЦН. Вероятнее всего, данный феномен связан как с температурными аномалиями последнего десятилетия, так и с недостаточно эффективными мероприятиями по борьбе с глободерозом картофеля.

В самых северных районах площадь, зараженная глободерой, пока незначительна. Сообщества нематод картофельных полей характеризуются высоким значением индекса структурирования почвенной пищевой цепи за счет группы политрофов.

Анализ существующих данных показывает, что все эколого-популяционные индексы сообществ нематод являются показателями существенных изменений в структуре сообществ под воздействием заражения почвы сельскохозяйственных полей узкоспециализированным вредителем. Уже при низкой и средней степени инфицированности почвы проявляются процессы, сходные с таковыми при начальном загрязнении среды обитания химическими веществами. Использование агротехнических способов регуляции численности КЦН приводит к очищению почвы от нематоды. Это сказывается и на структуре сообществ нематод: повышаются таксономическое разнообразие фауны и индекс зрелости сообществ, снижается доля паразитов растений в фауне, изменяется комплекс фитопаразитических нематод (Матвеева и др., 2003). При проведении мероприятий, направленных на снижение численности картофельной нематоды, необходимо контролировать таксономическую и трофическую структуру сообществ нематод для поддержания плодородия почвы и получения стабильного урожая. Все вышеуказанное должно приниматься во внимание при разработке интегрированных программ по управлению численностью КЦН.

Авторы благодарят Д. Ф. Зинникова и О.Н. Олликайнен (ФГУ ВНИИКР по РК) за предоставленные материалы по карантинному фитосанитарному состоянию РФ.

Литература

- Государственный доклад о состоянии окружающей среды в Республике Карелия в 2003, 2004, 2005 и 2006 гг. / Министерство сельского, рыбного хозяйства и экологии по Республике Карелия. Петрозаводск.
- Груздева Л.И.* Фауна нематод шунгитовых почв луговых биоценозов Карелии // Экологические функции почв Восточной Фенноскандии. Петрозаводск: КарНЦ РАН. Ин-т биологии, 2000. С. 51–54.
- Груздева Л.И., Матвеева Е.М., Коваленко Т.Е.* Влияние солей тяжелых металлов на сообщества почвенных нематод // Почвоведение. 2003. № 5. С. 596–606.
- Гуськова Л.А., Маковская С.А.* Методика дифференциации видов и патотипов цистообразующих нематод картофеля. Л., 1982. С. 3–15.

- Климат Карелии: изменчивость и влияние на водные объекты и водосборы / Отв. ред. Н.Н. Филатов. Петрозаводск, 2004. 223 с.
- Матвеева Е.М., Груздева Л.И., Коваленко Т.Е.* Структура сообществ почвенных нематод при заражении полей картофельной цистообразующей нематодой (КЦН) // Материалы Междунар. конф. «Проблемы современной паразитологии» и III Съезда Паразитол. о-ва при РАН. СПб., 2003. Т. 2. С. 13–15.
- Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 740 с.
- Соловьева Г.И., Потаевич Е.В., Кучко Л.А., Васильева А.П.* Цистообразующая картофельная нематода и меры борьбы с ней. Петрозаводск, 1980. 25 с.
- Соловьева Г.И., Потаевич Е.В., Богданова А.П.* и др. Физиология глободерорезистентности картофеля. Л.: Наука, 1989. 134 с.
- Филатов Н.Н.* Изменения климата Восточной Фенноскандии и уровня воды крупнейших озер Европы. Петрозаводск, 1997. 147 с.
- Bongers T.* The maturity index: An ecological measure of environmental disturbance based on nematode species composition // *Oecologia*. 1990. Vol. 83. P. 14–19.
- Ferris H., Bongers T., De Goede R.G.M.* A framework for soil food web diagnostics: Extension of the nematode faunal analysis concept // *Appl. Soil Ecol.* 2001. Vol. 18. P. 13–29.
- Okada H., Harada H.* Effects of tillage and fertilizer on nematode communities in a Japanese soybean field // *Ibid.* 2007. Vol. 35. P. 582–598.
- Yeates G.W.* Modification and qualification of the nematode maturity index // *Pedobiologia*. 1994. Vol. 38. P. 97–101.
- Yeates G.W., Bongers T., de Goede R.G.M., Freckman D.W., Georgieva S.S.* Feeding habits on soil nematode families and genera – an outline for soil ecologists // *J. Nematol.* 1993. Vol. 25. P. 315–331.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СТАТУС ВИДОВ РОДА *COTYLURUS*

О.П. ЗАЗОРНОВА¹

Полемика о составе рода велась на протяжении двух столетий, в значительной степени связана с представлениями о сборном характере вида *C. cornutus* (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928 и проблемой дифференциации на личиночных стадиях, остающихся до настоящего времени недостаточно изученными. Типовой вид *C. cornutus* не получил четкого статуса на всех стадиях развития. После первоописания взрослых *Amphistomum cornutum* (Rud., 1809) предполагаемые личиночные формы были описаны под названием *Cercaria A* (Szidat, 1929) с длинным хвостовым стволиком и пищеводом, достигающим брюшной присоски. Церкарии и метациркарии, развивающиеся в моллюсках *L. palustris* были признаны личиночными формами *C. cornutus*, созданного нового рода *Cotylurus* (Szidat, 1929), несмотря на различия соотношения длин сегментов с первописанием. Дюбуа существенно дополнил описание *Cercaria A* характеристикой строения экскреторной системы и аранжировкой шипиков на теле. На стадии церкарии *Strigea tarda* (Luhe, 1909) последовательно описанный на всех стадиях онтогенеза (Mathias, 1925), и *Cercaria helvetica* от *L. stagnalis* Дюбуа (Dubois, 1934) сведены в синонимы нового вида *C. brevis* Dubois, Rausch, 1954, описанного по взрослым формам (Dubois, 1968). Согласно изложенной краткой истории изучения рода следует, что из церкарий с длинным пищеводом *Cercaria A* не были последовательно получены взрослые формы, соответствующие первому описанию (Rud, 1809). Существует проблема дальнейшей дифференциации вида, так как формы, развивающиеся через Gastropoda и Hirudinea по мнению ряда исследователей (Судариков, 1971, 1974) могут иметь самостоятельный статус. В последующих исследованиях личиночные формы с неясным систематическим положением выделяются на основании специфичности к первому промежуточному хозяину, соответственно *L. peregra*, *L. palustris*, *Physa fontinalis*, *P. corneus* (Odening, 1969). При изучении паразитофауны моллюсков Lymnaeidae, Planorbidae, Physidae выявлены церкарии с признаками рода *Cotylurus*, отличающиеся по аранжировке шипиков на теле и положению фаринкса. По длине хвостового стволика и тела, длине пищевода они все могли быть отнесены к *C. brevis*. Неопределенность таксономического статуса личиночных форм *Cotylurus*, кроме *C. brevis*, и невозможность определения видов на стадии метациркарии привели к необходимости сравнительного

¹ Центр Паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева.

описания близких видов на всех стадиях развития половозрелого поколения на основании последовательного полученного одновозрастного материала и унифицированных методик.

Церкарии от *L. auricularia* и *L. ovata*, по специфичности к моллюскам, бывшего подрода *Radix* могли быть отнесены к *C. cornutus* sensu Orlovskaja, Kontrimavichus, 1975 из *L. zazurnensis*. На стадии церкарии общие размеры тела, соотношение длин хвостового стволика и тела, короткий пищевод до середины расстояния между фарингсом и брюшной присоской отличается от *Cercaria A* (Szidat, 1929) и совпадает с нашими данными. Форма тела метацеркарий, сравнительно небольшие размеры псевдоприсосок, слегка заходящих за уровень брюшной присоски, положение брюшной присоски и отверстия чаши в передней трети тела сближают сравниваемые формы. Тетракоциле в моллюсках *L. auricularia* и *L. ovata* и взрослые формы в дефинитивных хозяевах последовательно получены из церкарий различных точек ареала. В описаниях приводятся средние размеры *C. cornutus* (Rud., 1809) Szidat, 1928 (по экземплярам, окрашенным уксуснокислым кармином последовательно выращенным в *A. plathyrynchos* из церкарий от различных видов легочных моллюсков.

Полученные взрослые формы в *A. plathyrynchos* по соотношению длин сегментов, расположению желточников, отношению размеров присосок, согласно описанию Рудольфи (Rudolphi, 1809), были отнесены к виду *C. cornutus*. Передний сегмент больше в ширину, чем в длину, от почти круглой, широко овальной до эллипсоидной формы, неправильно эллипсоидной при дорсальной стороне намного больше вентральной. Задний сегмент формы, отношение ширины и длины в среднем 0,33, вентральная сторона довольно изогнута, дорсальная слегка вогнута, продольные оси образуют острый угол, сегменты примерно одинаковы в ширину. Брюшная присоска округлых очертаний с утолщенными мышечными стенками, отчетливо больше ротовой, расположена в основании переднего сегмента. Псевдоприсоски с боковых сторон по всей длине переднего сегмента. Выросты дорсальной лопасти и вентральной примерно одинаковы, больше в длину чем в ширину, дорсальной часто сужены по дистальному краю. Яичник сферической или широко овальной формы, положение яичника в заднем сегменте варьирует в пределах одной пятой его длины в выборках их различных популяций. Лауреров канал открывается в передней четверти заднего сегмента. Желточники при латеральном рассмотрении занимают половину или немногим больше половины ширины заднего сегмента. Желточные фолликулы ближе к прямоугольной форме, образующих относительно правильные продольные ряды. Семенники наибольших размеров среди близкородственных видов, не имеют промежутка. Семенной пузырек в продолжении семяпровода начинается от заднего края заднего семенника, так же как следующий за ним *vas differens* расположен по медианной линии ближе к вентральной стороне тела. Выводные протоки женской половой системы, окруженные мышечными стенками на выходе в половой атриум и мужской половой системы открываются самостоятельно дорсальнее генитального бульбуса. Длина бульбуса больше 0,1 мм, среднее отношение диаметра яичника немногим больше 1, отношение длин яиц и бульбуса меньше 1, яйца не больше 0,1 мкм в длину (0,07–0,09). Основные пропорции тела в систематике данной группы принято измерять

соотношением длин сегментов, расположением осей сегментов. Под «осью» переднего сегмента при употреблении термина концентричности понимается ось от середины отверстия чаши до середины ее основания, ось заднего сегмента действительно является первичной осью тела церкарии. Оси сегментов совпадают у видов, имеющих небольшую длину заднего сегмента, слабо изогнутого на дорсальную сторону. Уплощенное тело и расположение сегментов позволяет рассматривать трематод в дорсовентральном положении, в отличие от единственно возможного латерального положения для видов с длинным, изогнутым задним сегментом – у *C. cornutus* и прочих. Измерения взрослых форм всех видов проводились при латеральном положении тела, при котором под шириной тела и органов понимается их толщина.

Церкария. Описания, размеры в мм приводятся по экземплярам, окрашенным уксуснокислым кармином, по материалу от спонтанно инвазированных *L. ovata* и *L. auricularia*. Конструктивные соотношения хвостового стволика и тела в среднем 0,7 отличается от церкарий *C. brevis*, передний диаметр брюшной присоски относительно длины терминального органа не больше 0,7. Брюшная присоска при латеральном ракурсе немного больше половины толщины тела. Расстояние между фаринксом и задней границей органа проникновения от 0 до 5 мкм в среднем, составляя 0,2 длины органа проникновения. Пищевод короткий, от одной пятой до одной четвертой расстояния между фаринксом и брюшной присоской. Ветви кишечника заходят на одну четверть длины полового зачатка. Непигментированные глазки на уровне передней границы переднего края желез проникновения. Шипы проникновения, расположенные в два ряда, шипики на органе проникновения 0,28 длины органа, на брюшной присоске имеется три концентрических ряда. Шипики на теле продолжают непосредственно за шипиками органа проникновения примерно 20 рядами с вентральной стороны, в первых из них шипики многочисленные, в правильных рядах, примерно до одной трети расстояния между фаринксом и брюшной присоской с вентральной стороны, последующие семь рядов редко и беспорядочно расположенных шипиков, с боковых сторон шипики расположены регулярно, не достигая заднего конца тела. Половой зачаток при латеральном рассмотрении до двух третей толщины тела от вентральной поверхности. Головные сенсиллы скомпанованы в три ряда, дифференциация близких видов проявляется в числе и расположении 2-го и 3-го ряда. Образуя шестиугольник с одной сенсиллой первого ряда и двумя сенсиллами второго – 2С II D, 2 СИD, отличается от *C. brevis*, имеющих дополнительную сенсиллу в 3-м круге. От наиболее близкого вида *C. brevis* отличается расположением шипиков органа проникновения – в среднем 0,23 длины органа, в отличие от 0,28 у *C. cornutus*, отсутствием шипиков на вентральной поверхности заднего конца тела, относительными размерами полового зачатка и толщины тела, составляющих примерно половину у *C. cornutus* и 2/3 у *C. brevis*. Альтернативные состояния признаков – число преоральных шипиков до 20, трех кругов шипиков на брюшной присоске, положение фаринкса, и связанных с ним индексов отличают его от церкарий из Physidae и Planorbidae. В литературе имеются сведения о нахождении церкарий *C. cornutus* в *L. auricularia* (Стенько, 1978; Токобаев, Чибиченко, 1978), в *L. ovata*, *P. Corneus* (Филимонова, Шалапина, 1975), в *L. stagnalis* (Szidat, 1924, 1929; Dubois, 1929, Miller, 1927).

Метацеркария (от *L. fontinalis*, *L. auricularia* экспериментально зараженных церкариями, от моллюсков того же вида). Метацеркарии каплевидной формы, передний сегмент широко изогнутый спереди, и по дорсальному краю при виде сбоку, задний сегмент небольшой, заметно сужается к заднему краю. Длина переднего сегмента сравнима с шириной половины брюшной присоски на расстоянии одной четверти длины тела. Псевдоприсоски меньше 0,1 в длину, достигая одной четверти – одной трети длины переднего сегмента, в среднем 0,29 длины тела. Сравнительные размеры среднего диаметра брюшной присоски и длины псевдоприсоски не более 0,8. Железистый аппарат псевдоприсосок, 0,4–0,7 ширины тела, не далее заднего края брюшной присоски. Сравнительно широкое отверстие чаши переднего сегмента расположенное в пределах половины длины брюшной присоски, расположено на расстоянии не далее одной четверти длины переднего сегмента. У молодых тетракотиле дорсальная лопасть органа Брандеса расположена над вентральной. При более компактном расположении органа у зрелых метацеркарий вентральная лопасть расположена на одном уровне с дорсальной, ориентирована в антеровентральном направлении, как правило не далее уровня задней границы брюшной присоски. Латеральные выросты дорсальной лопасти направлены в интерлабиальное пространство до середины длины органа, выросты больше в длину, чем в ширину, плавно сужаются к концам. В отличие от данного вида выросты обеих лопастей у тетракотиле из *Planorbarius corneus* незначительно выступают за латеральные края, их длина не больше ширины, с широкими контурами дистального края дорсальной лопасти. Произведение длины на ширину органа Брандеса относительно аналогичных размеров тела больше, чем у *C. szidati*. Дифференция с *C. brevis*, *C. strigeoides* – в больших абсолютных и относительных размерах псевдоприсосок и желез псевдоприсосок, размерах и конфигурации лопастей органа Брандеса.

***C. brevis* Dubois, Raush, 1954.** В моллюсках *L. stagnalis*, *L. palustris* и *L. corvus* из различных географических районов встречены церкарии с очень коротким пищеводом, фаринксом, граничащим с органом проникновения, 20 преоральными шипиками. Церкарии с подобным морфологическим строением описаны под названием *Cercaria helvetica* XXXIV Dubois, 1934 от *L. stagnalis* (Dubois, 1968). В описании Дюбуа (цит. по Dubois, 1968) *Cercaria* XXXIV Dubois, 1934 от *L. stagnalis* содержатся сведения по особенностям расположения шипиков на теле: преоральные шипики в числе 20 расположены субдорсально в 2 ряда, брюшная присоска вооружена тремя концентрическими рядами шипиков, пищевод короткий, на расстоянии 0,16–0,26 мм между фаринксом и брюшной присоской. По тем же признакам, а также меньшей длине хвоста относительно тела они идентичны *S. tarda* (Luhe, 1909) отличаясь более коротким пищеводом. Для подтверждения видовой принадлежности церкарий спонтанным материалом от *L. palustris* и *L. corvus* и последовательно полученными тетракотиле при инвазировании церкариями от моллюсков тех же видов заражали окончательных хозяев. По видовым критериям соотношения длин сегментов и концентричному расположению, небольшим размерам гонад относительно заднего сегмента, отношению диаметров присосок полученные мариты идентичны описанию и изображению *S. tarda* (Luhe, 1909) и *C. brevis* Dubois, Raush, 1950 (Dubois,

1968). Взрослые формы, полученные в экспериментальных линиях от церкарий от *L. palustris*, *L. stagnalis* (популяция 1) и *L. corvus* (популяция 2) из различных точек ареала, отличались по многим признакам, приведенным в описании

Длина взрослых трематод не более 2 мм. В популяции 2 она составляет 1,05–1,6, в популяции 1 – 0,89–1,35. Особенности конструктивных пропорций тела в приближении длины заднего сегмента к длине переднего не более чем в два раза. Задний сегмент короткий, слабо изогнут, его дорсальная сторона почти прямая, оси сегментов почти совпадают, «передний сегмент концентрично присоединяется к заднему» по определению Дюбуа (Dubois, 1969). Из относительных признаков индекс длины и ширины заднего сегмента у форм из популяции 2 (0,4–0,5) больше, чем из популяции 1 (0,3–0,3–0,32). Задний сегмент в 2–2,5 раза длиннее переднего. Средние соотношения для выборок из разных популяций 2,16–2,37. Присоски почти круглой формы в популяции 2 почти равны, в популяции 1 брюшная заметно больше, отношение диаметров присосок 1,2(1–1,36), 1,1(1–1,20). Псевдоприсоски составляют 0,6–0,7 длины переднего сегмента. Лопасты органа Брандеса не равны по размерам, дистальные края обеих лопастей изогнуты в виде полуокружности. Дорсальная и вентральная лопасти имеют большие широко закругленные выросты, либо вентральная лопасть и ее выросты меньше по длине. Яичник сферической или слегка овальной формы, наименьших среди сравниваемых видов размеров, не превышает 0,1 в среднем диаметре, расположен на расстоянии 0,120–0,130 мм от основания заднего сегмента у трематод из популяции 2 и не далее 0,05–0,07 в популяции 1. Желточники при латеральном рассмотрении занимают 1/4–1/2 ширины заднего сегмента. Компактные семенники небольших размеров, расположены в средней трети заднего сегмента на расстоянии друг от друга. Длина бульбуса меньше 0,1. Средний диаметр яичника приближается к длине бульбуса, составляя не меньше 0,8 длины бульбуса. Длина яиц относительно длины бульбуса приближается к 1, наиболее четко – у популяции 1. Длина яиц меньше 0,1. От видов, не имеющих желточников в переднем сегменте *C. cornutus* и *C. szidati* альтернативно отличается по соотношению длин сегментов, расположению осей сегментов, относительной длине псевдоприсосок, расположению желточников, большими размерами выростов лопастей, интертестиккулярным промежутком, а также метрическими признаками длины бульбуса, относительным диаметром яичника к длине бульбуса, длине яиц к длине бульбуса, приближающееся к 1, формой заднего сегмента, соотношением ширины и длины, от *C. szidati* отличается также меньшими размерами яичника и относительными размерами присосок. По отношению длин сегментов, расположению осей, размерам тела (1,2 мм), он похож на *C. flabelliformis*, отличаясь лишь по соотношению размеров присосок (Dubois, 1968). По последним данным (Campbell, 1973) форма семенников однозначно определяет *C. flabelliformis*, *C. flabelliformis* от *L. stagnalis* (Van Haitsma, 1930) существенно отличается на стадии церкарии, относящейся совершенно к другой группе видов с длинной хвостовой стволикой превышающей длину тела, длинным (до уровня брюшной присоски) пищеводом и парным расположением желез проникновения. По мнению В.Е. Сударикова по данным признакам *Cecaria A Szidat*, 1928, ближе к *C. flabelliformis* из описания Cort, Oliver, 1941. Таким образом, к синонимам

Cercaria A Szidat, 1924 можно отнести не только *Cercaria sinjuanensis* Miller, 1927, но возможно *C. flabelliformis*.

Церкария (от *L. stagnalis* – популяция 1, от *L. corvus* – популяция 2, размеры даны в мм). По основным пропорциям длин хвостового стволика и тела – 0,7–0,8 – отличается от других близкородственных видов. Относительные размеры брюшной присоски и терминального органа в среднем 0,7. При латеральном рассмотрении брюшная присоска занимает две трети толщины тела. Расстояние между фаринксом и органом проникновения от 0 до 8 мкм и составляя не более 0,2 длины органа проникновения. Пищевод наименьшей длины по сравнению с другими видами, разделяется на расстоянии одной пятой, одной шестой между органом проникновения и брюшной присоской. Ветви кишечника заходят за передний край полового зачатка на расстояние одной четверти длины. Непигментированные глазки не далее переднего края желез проникновения. Шипики органа проникновения занимают по протяженности в среднем 0,23 длины, меньше чем у *C. cornutus*. Число преоральных шипиков, расположенных в 2–3 ряда отличается в выборках из различных популяций 16–22 и 20–23. В отличие от других видов рода шипики с латеральных сторон расположены до заднего конца тела, соединяясь по вентральной стороне. Шипики органа проникновения отделены от шипиков на теле небольшим промежутком. Брюшная присоска вооружена 3 рядами шипиков. В отличие от других видов рода шипики с латеральных сторон, расположены до заднего конца тела, соединяясь по вентральной стороне. Половой зачаток меньше относительно длины тела, чем у *C. cornutus*, больше в толщину, почти до дорсальной стороны тела. Сенсорный аппарат отличается по расположению головных сенсилл, имеющих 2СИД, 3СИ в отличие от *C. cornutus* с 2СИД, 2СИД, а также числом сенсилл в АI, имеющем 2–3АIЛ, в отличие от 1АIЛ у *C. cornutus*. Церкарии от *L. stagnalis*, *L. palustris* отличались от церкарий из других точек ареала от *L. corvus* по всем абсолютным значениям признаков, отношению ширины и длины органа проникновения незначительно перекрываются по отношению среднего диаметра брюшной присоски и длине органа проникновения.

В отличие от церкарий *C. cornutus* имеет шипики на вентральной стороне заднего конца тела, иное число и расположение шипиков на теле, меньшую протяженность шипиков на органе проникновения, а также меньший индекс отношения среднего диаметра брюшной присоски и органа проникновения, другую форму полового зачатка, меньше в длину и больше в толщину относительно размеров тела. В качестве хозяев церкарий в различных точках ареала вида зарегистрированы моллюски рода *Lymnaea*: *L. stagnalis* (Math., 1925; Dub., 1934; Nasir, 1960, 1962; Гинецинская, 1959; *L. palustris* (Odening, 1962b, 1969; Meyer, 1964; Zdarska, 1963). Вероятно, изученных церкарий по длине пищевода, положению фаринкса, числу преоральных шипиков и расположению их на теле, соотношению длин стволика и тела можно синонимизировать с *Cotylurus* sp. I от *L. stagnalis* (Гинецинская, 1959) и *Furcocercaria* sp. 4 от *L. palustris* (Odening, 1962b). Не располагая достаточно подробным описанием, мы не можем корректно свести в синонимы *Cotylurus* sp. от *L. palustris* (Zdarska, 1963), в описании церкария имеет крупные размеры и стволик хвоста почти равный по длине телу, изученные экземпляры по морфологии близки к видам *Cotylurus* sp. I (Гинецинская, 1959) и *Cercaria*

helvetica XXXIV Dubois, 1934. Под названием *Cotyluri brevis* описаны также церкарии от *L. palustris* Германии (Meyer, 1968) и большие по размерам *C. brevis* (Nasir, 1962) и *Cotylurus* sp., вычисленные по табличным данным абсолютных размеров отношение диаметра брюшной присоски и органа проникновения подобно оригинальным данным не превышает 0,7, а хвостовой ствол почти равен телу. Из всего изложенного следует, что к синонимам *C. brevis* на стадии церкарии следует причислить *Strigea tarda* Mathias, 1925, *Cercaria Helvetica* XXXIV Dubois, 1934, *Cercaria* sp. I Ginechiskaja, 1959, *Furcocercaria* sp. 4 Odening, 1962, *Cercaria Cotylurus* sp. Zdarska, 1963. Оденинг (Odening, 1969) предлагает на основании первого описания вида *Strigea tarda* (Luhe, 1909) и под тем же названием всех стадий онтогенеза считать его действительным, сводя более позднее название *C. brevis* Dubois, Rausch, 1950 в синонимы (cit.: Nasir 1984).

Метацеркария из гепатопанкреаса *L. palustris*, *L. corvus* экспериментально инвазированных церкариями от *L. palustris*, *L. corvus*. Тело грушевидной формы, с удлиненным задним сегментом, передний край незначительно изогнут по сравнению с *C. cornutus*. Длина заднего сегмента больше в отличие от других видов. Псевдоприсоски наибольшей в роде длины, достигают середины брюшной присоски, среднее отношение длин псевдоприсоски и тела в пределах 0,3–0,4, точнее, для существенно отличающихся по взрослым формам популяций в первой 0,32, второй 37,3. Относительные размеры брюшной присоски и псевдоприсосок имеют наименьшее значение у второй популяции – 0,6, и больше в первой 0,76. Комплекс желез псевдоприсосок оканчивается на уровне четверти длины органа Брандеса, составляя 56,9 длины переднего сегмента в популяции 1 и 64,9 в популяции 2, относительно ширины тела 0,8–0,9. Орган Брандеса в среднем 0,23 от произведения длины на ширину переднего сегмента. Дорсальная лопасть имеет большие широко закругленные выросты достигающие основания лопасти. Выросты вентральной лопасти расправлены, ориентированы в направлении отверстия чаши переднего сегмента, достигая середины брюшной присоски. Чаша переднего сегмента, начинается широкой вогнутостью в антеровентральном направлении, переходит в канал вентральной полости, расположенный в пределах 0,4 длины тела. В отличие от близкородственных видов *C. brevis* дискретно отличается длиной псевдоприсоски, органом Брандеса, формой лопастей и положением относительно брюшной присоски. Вместе с *C. brevis* они альтернативно отличаются от *C. cornutus* и *C. szidati* по относительным размерам комплекса желез псевдоприсосок и положением вентральной лопасти относительно брюшной присоски. Тетрактотиле из различных популяций существенно различаются по всем абсолютным признакам, а также отношениям длины желез псевдоприсосок к длине заднего сегмента.

***C. strigeoides* Dubois, 1958** (описание по экземплярам от *A. platyrhynchus*, выращенным из метацеркарий от *H. octoculata*, инвазированных церкариями от *P. fontinalis*). Изучение *C. strigeoides* и других видов с желточниками в переднем сегменте тесно связано с меняющимися на основании новых данных представлениями о внутриродовой структуре рода. Основная дискуссия велась по поводу правомочности выделения *Cotylurostrigea* (Судариков, 1961) из состава *Cotylurus* на основании расположения многочисленных желточников в переднем сегменте, сближающим его с родом *Strigea*. В отношении

деления оставшихся видов по формальному признаку наличия, (отсутствия) остаточных желточников в переднем сегменте (Yamaguti, 1971; Жаткамбаева, 1990) не существует единого мнения. Экспериментальные исследования с изучением личиночных форм позволяют предположить, что дальнейшее деление рода на подвидовые категории не достаточно обосновано. Нецелесообразность дробных внутривидовых категорий подтвердилась при изучении личиночных форм, отнесенных первоначально к виду *C. hebraicus* (Зазорнова, 1987). На основании повторного изучения экспериментально полученных взрослых форм установили, что по выделенным Дюбуа видовым критериям вид ближе к *C. strigeoides* Dubois, 1934.

Общий габитус тела отличается от близкородственных видов отогнутостью переднего сегмента на вентральную сторону, вентральная сторона сегмента существенно больше дорсальной, почти равны по ширине. Задний сегмент в 2–3 раза больше переднего, довольно широкий, слабо изогнутый, его дорсальная сторона почти прямая, отношение ширины и длины заднего сегмента не больше 0,4. Присоски не равны по размерам, отношение средних диаметров присосок 1,23–1,6, брюшная присоска расположена ближе к середине сегмента. Псевдоприсоски занимают не больше двух третей длины переднего сегмента.

Средний диаметр фаринкса в пределах одной тридцатой – одной двадцатой длины тела. Лопастни органа Брандеса со сравнительно небольшими латеральными выростами, больше у дорсальной лопасти, чем у вентральной. Небольшой яичник слегка овальной формы расположен у межсегментарного сужения в пределах 0,02–0,063 длины заднего сегмента. Женская проводящая система начинается от дорсальной стороны яичника яйцеводом, закрученным наподобие клубка, от него отходит Лауреров канал, открывающийся на дорсальной поверхности в пределах 1/5 длины заднего сегмента до полового атриума. Между семенниками яйцевод переходит в оотип, в переднюю часть оотипа над яйцеводом впадает желточный проток, расположенного интертестиккулярно желточного резервуара. Желточники в заднем сегменте расположены по всей длине дорсальной стороны сегмента, заходя на латеральные стороны не далее половины толщины сегмента. Желточники в переднем сегменте расположены в стенке чаши разрозненно до уровня брюшной присоски, в лопастях они распределены неравномерно, до ротовой присоски в дорсальной лопасти, в вентральной в виде скопления у основания лопасти. Семенники средних размеров, больше в ширину, чем в длину, разделены промежутком, расположены симметрично во второй трети заднего сегмента. Общий желточный проток соединяется с оотипом непосредственно позади яйцевода. Двураздельный семенной пузырек и *vas differens* направлены от вентральной стороны тела к половому атриуму. Длина яиц 0,06–0,08. Отношение длин яиц и бульбуса к диаметру яичника в пределах 0,8. Пересмотрев экспериментальный материал по маритам, мы пришли к выводу, что по введенному Дюбуа (Dubois, 1968) критерию среднего диаметра фаринкса к длине тела (меньше 1/40) полученные экземпляры ближе к *C. strigeoides*. Абсолютизация «индекса Дюбуа» возможно несколько анахронична, по сути, данный индекс отражает длину тела относительно наименьшей, почти постоянной величины, и в зависимости от длины заднего сегмента, трематоды будут распределяться в группу *C. strigeoides*

или *C. hebraicus*. Отдельные желточные фолликулы в переднем сегменте, в первоописании *C. hebraicus*, 1934 не заходят далее брюшной присоски, а у *C. strigeoides* желточники расположены в виде скоплений у основания лопастей, описанные трематоды отличаются от них и большей протяженностью желточников по лопастям, и «рыхлым» расположением желточников. Опубликованным в монографии рисунком *C. gallinule hebraicus*, coll., Dollfus. Дюбуа не исключает возможности расширения границ признака расположения желточников в переднем сегменте. В таксономической литературе имеется еще одно описание и рисунок *C. hebraicus* (Odening, 1962a) с длиной тела 2,4 мм, отличающийся от предыдущего по скоплению желточников в лопастях достигающих ротовой присоски, и изящным задним сегментом больше, чем в 3 раза, длиннее переднего, вентральная сторона слабо изогнута, дорсальная почти прямая, яичник в пределах передней четверти длины заднего сегмента. Взрослые трематоды с аналогичным соотношением длин сегментов и интенсивным развитием желточников, но меньше по размерам обнаружены нами в *Fulica atra*. По расположению желточников по всей длине лопастей и положению яичника *C. hebraicus* sensu Odening, 1962 также похожи на трематод, описанных как *C. lutzi* Busch, 1969. *C. strigeoides* относится к группе видов с небольшим соотношением длин сегментов, концентричным их расположением, сравнительно небольшим относительным объемом репродуктивной системы, имеющих и не имеющих желточники в переднем сегменте. Данные по онтогенезу имеются только для двух желточных видов, описанного как *C. lutzi* (Busch, 1969) и *C. strigeoides*. На взрослой стадии *C. strigeoides* отличается по отношению яиц и бульбуса, меньшему отношению размеров яичника и бульбуса, расположению яичника от основания заднего сегмента, в отличие от 0,25–0,30 длины заднего сегмента у *C. lutzi*, большим индексом ширины и длины заднего сегмента. На стадии церкарии *C. strigeoides* имеет альтернативные значения признаков по всем индексам, связанным с положением фаринкса, фаринксом и органом проникновения, числу преоральных шипиков. Неравенство присосок, экваториальное положение брюшной присоски, ориентация переднего сегмента, отношения длин яйца и бульбуса, сближают их с *C. hebraicus* Dubois, 1934. По интенсивности развития желточников в переднем сегменте, вид отличается от 4 подвидов *C. gallinulae* с желточными фолликулами не далее брюшной присоски. С другой стороны, он отличается от видов с развитыми желточниками в переднем сегменте, расположенными плотными скоплениями в лопастях органа Брандеса – *C. lutzi* Busch, 1969, *C. hebraicus* sensu Odening, 1969 и *C. magniacetabulus* Dubois, 1969.

Метацеркария (из лакунарной системы *Herpobdella octoculata*, инвазированных церкариями от *Physa fontinalis*). Тело удлинено овальной продолговатой формы, передний сегмент уплощен по переднему краю, задний плавно закруглен. Псевдоприсоски больше 0,1 в длину, приближаются по длине к *C. brevis*, достигая середины брюшной присоски, в пределах 0,3, в среднем 0,23 и 0,273 длины тела. В выборках из различных популяций отношение среднего диаметра брюшной присоски и длины псевдоприсоски 0,7–0,9. Железистый аппарат псевдоприсосок 0,5–0,7 ширины тела, задняя граница расположена позади брюшной присоски. Широко открытая чаша переднего сегмента ориентирована в направлении ротовой присоски, распо-

ложена не далее четверти длины тела. Дорсальная лопасть органа Брандеса согнута к основанию, занимая две трети его длины. Ее выросты направлены вниз и соприкасаются. Выросты вентральной лопасти направлены кпереди к отверстию чаши, могут заходить за задний край брюшной присоски. От близкого вида *C. Szidati* отличается большими абсолютными размерами псевдоприсоски и комплекса желез псевдоприсоски, меньшим отношением размеров брюшной присоски и псевдоприсоски, положению отверстия чаши переднего сегмента, расположенного у последнего ближе к середине тела, составляя больше 0,4 его длины. Относительные размеры псевдоприсосок последовательно возрастают в ряду *C. szidati*, *C. cornutus*, *C. strigeoides*, *C. brevis*.

Церкария (от *P. fontinalis*). Особенности основных пропорций тела в наименьшей относительной длине хвостового стволика, составляющего 0,6–0,7 длины тела. Орган проникновения овальной формы, отношение среднего диаметра брюшной присоски и терминального органа в среднем не более 0,8. Брюшная присоска при латеральном рассмотрении до 2/3 толщины тела от вентральной поверхности. Префаринкс длинный, отношение длины префаринкса и терминального органа 0,2–0,3. Пищевод короткий, в длину от 1/5 до 1/4 расстояния между фаринксом и брюшной присоской. Ветви кишечника заходят за передний край полового зачатка не далее одной четверти его длины. Непигментированные глазки на уровне одной трети длины комплекса желез проникновения. Число преоральных шипиков от 12 до 15, с латеральных сторон они расположены не далее середины расстояния между брюшной присоской и половым зачатком. Брюшная присоска с 3 рядами шипиков и внутренним рядом, состоящим из пластин. На стадии церкарии они имеют альтернативные значения признаков с видами, развивающимися через моллюсков (*C. cornutus* и *C. brevis*), по всем индексам, связанным с положением фаринкса, относительным размерам брюшной присоски и органа проникновения между фаринксом и органом проникновения, числу преоральных шипиков, не более 15,4 рядами шипиков на брюшной присоске. При сопоставлении оригинального материала с данными литературы установили, что по положению фаринкса, соотношению длин хвостового стволика и тела, расположению шипиков, изученные трематоды принадлежат к виду *Cotylurus* sp. от *P. fontinalis* (Odening, 1969). Самостоятельность вида автор обосновывает подробным рисунком церкарии с длинным префаринксом. Хвостовым стволиком меньше тела, тщательно изученной выделительной системой. Общность первых и вторых хозяев сближает вид с *Cercaria dubia* Wisniewski, 1935, но по описанию церкарии, имеющие короткий префаринкс и пищевод, достигающий брюшной присоски, 12 циртоцитов выделительной системы не может быть отнесена к роду *Cotylurus*. Несмотря на несходство церкарий, по оригинальному рисунку и промерам метацеркарии *Tetracotyle dubia* похожи на *C. szidati*, имеют небольшую длину псевдоприсосок, не далее передней границы брюшной присоски, замкнутое отверстие чаши позади брюшной присоски, орган Брандеса, ограниченный уровнем брюшной присоски.

Следует признать, что имеющихся фактических данных не достаточно, чтобы сделать категоричные выводы, необходимы экспериментальные исследования. Тем не менее можно выделить альтернативные комплексы,

вероятно коррелированных признаков на взрослой и личиночной стадиях. При небольшом развитии «рыхло» расположенных желточников в переднем сегменте, соотношение длин сегментов не больше 2,5, задний сегмент по ширине равен переднему, яичник расположен не далее 1/5 длины заднего сегмента, присоски не равны, брюшная присоска экваториальная, соотношение среднего диаметра фаринкса к длине тела 1/15–1/40, соотношение диаметров присосок 1,2–1,3, соотношение длины яйца и бульбуса, бульбуса и яичника 0,7–0,8, развивается через Hirudinea, и амфиксенно через моллюсков, возможна дальнейшая дифференциация видов на основе различия в дополнительных хозяевах, создающая множество трудно различимых вариаций. Церкарии с 12–15 преоральными шипиками, фаринкс на расстоянии 0,7 длины органа проникновения, хвостовой ствол меньше тела. С другой стороны, взрослые формы с желточниками по всей длине лопастей, расположенных плотными скоплениями, яичник в пределах передней трети заднего сегмента, присоски близки по размерам, брюшная присоска ангулярная, соотношение длин яйца и бульбуса приближается к 1, предположительно к близкому к ним виду относятся трематоды, имеющие более длинный (в 3 раза) задний сегмент, развиваются амфиксенно через моллюсков, предположительно Planorbidae, церкарии с 20 шипиками проникновения, фаринксом, расположенным непосредственно позади органа проникновения, соотношение органа проникновения и брюшной присоски больше 0,7, хвостовой ствол равен телу. Таким образом, относительно внутриродовой структуры рода, группа «желточных» видов *Cotylurus* не является монофилетичной из-за различий как на стадии церкарии (некоторые виды ближе к трематодам, не имеющим желточников), так и на взрослой стадии. По основным пропорциям тела описанные экземпляры сравнимы с *C. hebraicus* Dubois, 1934 и *C. strigeoides* Dubois, 1958. По расположению желточников в виде скоплений у основания лопастей, отношению среднего диаметра фаринкса к длине тела в пределах 1/40–1/15 и положению яичника в пределах 0,1–0,2 длины заднего сегмента согласно описанию Дюбуа (Dubois, 1968) полученные экземпляры соответствуют *C. strigeoides* Dubois, 1958. В отличие от видов с превосходящим по размерам заднего сегмента видам *C. strigeoides* относится к группе видов с небольшим соотношением длин сегментов, концентричным их расположением, сравнительно небольшим относительным объемом репродуктивной системы, имеющих и не имеющих желточники в переднем сегменте.

***C. szidati* Zazornova, 1991.** В одну из основных задач предполагаемой дифференциации вида «*Cotylurus cornutus*» (Судариков, 1971, 1974) входило изучение видов, развивающихся в качестве дополнительных хозяев через моллюсков и пиявок. В основополагающих монографиях имеется немногочисленный конкретный материал по морфологии, помогающий разрешить все противоречия во взглядах на структуру «вида». В большинстве работ по трематодам приводится рисунок *C. cornutus* от *Aithia ferina* из монографии Дюбуа (Dubois, 1938), отличающийся экземпляров в эксперименте Шидата (Szidat, 1929b), выращенных из спонтанно инвазированных метацеркариями *Cotylurus*, и *Apatemon* из *Herpobdella octoculata*. На рисунке изображена трематода *C. cornutus* по соотношению ширины и длины заднего сегмента, расположению сегментов под углом близким к прямому, а также изогнуто-

сти заднего сегмента на дорсальную сторону с экземплярами, полученными в наших исследованиях, при последовательном инвазировании окончательных церкариями от *P. corneus*, через пиявок *H. octoculata*.

Длина тела не превышает 2,5 мм. Передний сегмент овальной формы, больше в ширину чем в длину. Длина заднего сегмента в 2,5–3,0 превосходит по длине передний. Продольные оси сегментов образуют прямой угол. Особенности конструктивных пропорций тела в довольно широком заднем сегменте, в ширину достигающем 0,5 длины заднего сегмента. Задний сегмент сильно изогнут, имеет «горбатый» вид с передним краем, расположенным почти вровень с дорсальной стороной переднего сегмента. Брюшная присоска тонкостенная, заметно больше ротовой, как правило продолговатой формы. Псевдоприсоски расположены с латеральных сторон чаши по всей длине переднего сегмента. Дорсальная лопасть органа Брандеса имеет широкие, незначительно выступающие выросты, их длина примерно равна ширине. Выросты вентральной лопасти более сужены и направлены к основанию лопасти. Поперечно-овальный яичник больше чем у других близкородственных видов, расположен в пределах 0,2 длины заднего сегмента Лауреров канал открывается на расстоянии четверти длины заднего сегмента от основания до полового атриума. Желточники достигают наибольшего развития в пределах рода, расположены по всей длине заднего сегмента с дорсальной и латеральных сторон, составляя больше половины его ширины. Семенники больших размеров не имеют промежутка, расположены ближе к задней половине тела. Длина бульбуса более 0,1. Яичник по размерам приближается к бульбусу, последний в среднем больше 0,1. Длина яиц 0,07–0,12, верхние пределы и средняя длина яиц больше чем у *C. cornutus*. От *C. cornutus*, также как длина яиц относительно бульбуса, *C. szidati* отличается формой заднего сегмента, крупной удлиненной брюшной присоской, большим углом в расположении осей сегментов, интенсивным развитием желточников в заднем сегменте, формой дорсальной лопасти, имеющей у *C. cornutus* выросты с иным соотношением длины и ширины.

Церкария (от *Planorbarius corneus*). Отношение длин хвостового стволика и тела составляет 0,7. Форма заднего края органа проникновения имеет вид многоугольника. Средний диаметр брюшной присоски приближается к длине органа проникновения, составляя в среднем 0,9. Брюшная присоска занимает при латеральном рассмотрении не далее середины ширины тела. Префаринкс длинный 0,51–13,5 мкм. Длина префаринкса 0,2–0,3 длины органа проникновения. Пищевод короткий в пределах одной пятой – одной четвертой расстояния между фаринксом и брюшной присоской. Ветви пищеварительной системы заходят за передний край полового зачатка на одну треть длины. Глазки больше по размерам чем у других видов, преоральные шипики органа проникновения 12–15, на брюшной присоске 4 неполных ряда шипиков, 8–9 рядов шипиков органа проникновения не отделены от шипиков на теле, заканчиваются с латеральных сторон не далее полового зачатка. Головные сенсиллы 2СIIД, 3-4СIIД образуют шестиугольник последней парой сенсилл СDI и двумя парами сенсилл СDIII, последний имеет позади шестиугольника одну или 2 пары дополнительных сенсилл, от близкородственных видов отличается также удвоенным числом сенсилл в AII, AIII, AIV. В отличие от церкарий *C. strigeoides* также развиваю-

щихся через пиявок имеет почти равные размеры органа проникновения и ацетабулюма, различающиеся у последнего. При сравнении с описаниями *Cotylurus*, имеющимися в литературе, установлены общие признаки с церкариями *Cercaria tetraglandis* (Ples, 1959) из моллюсков *P. Corneus*. Положение фаринкса, от органа проникновения, число преоральных и ацетобулярных шипиков, расположение пламенивидных клеток, соотношение диаметра брюшной присоски и терминального органа позволяет предположить, что описанные церкарии относятся к одному и тому же виду. Представление о *C. cornutus* как о сборном виде поддерживается также Оденингом, рассматривающем его в составе четырех самостоятельных форм, различающихся по промежуточным хозяевам. Автор приводит рисунок *Cotylurus* sp. от *P. fontinalis* с длинным префаринксом, хвостовым стволиком значительно меньше тела, небольшим числом преоральных шипиков, сближающих его на стадии церкарии с *C. strigeoides*.

Метацеркарии (по экземплярам от *H. octoculata*, инвазированным церкариями от *P. Corneus*). Тело каплевидной формы, задний сегмент небольшой, суженный по заднему краю. Псевдоприсоски минимальной среди близкородственных видов длины составляет до 0,3 длины тела, редко заходят за переднюю границу брюшной присоски. По размерам сравнимы с наибольшим диаметром брюшной присоски, в среднем 0,9. Железистый аппарат псевдоприсосок расположен между ротовой и не далее середины брюшной присоски, иногда до заднего края брюшной присоски. Отношение длины к ширине тела в 0,5–0,6. Небольшое замкнутое отверстие чаши на уровне задней половины брюшной присоски позади середины переднего сегмента ведет в канал, расположенный почти перпендикулярно продольной плоскости тела. Орган Брандеса небольшой, не более 0,2 переднего сегмента (имеется в виду произведение длины на ширину), расположен позади брюшной присоски, либо слегка заходит за задний край брюшной присоски. Расположение отверстия и центра вентральной полости позади середины переднего сегмента, лопасти, ориентированные в направлении отверстия ближе к поперечной плоскости тела, в отличие от *C. brevis*, *C. cornutus*. Дорсальная лопасть у молодых тетракотиле расположена впереди вентральной, последняя в поперечной плоскости в виде закрученных в направлении друг к другу выростов. Выросты дорсальной лопасти небольшие, более уплощены по дистальному краю, в согнутом состоянии не далее середины длины органа Брандеса. Наибольший интерес представляет дифференциация с метацеркариями *C. strigeoides*, также развивающимися через пресноводных пиявок, *C. szidati* отличается минимальной абсолютной длиной и соотношениями псевдоприсосок и комплекса желез псевдоприсосок относительно соответствующих параметров тела, отношением размеров максимальных длин ацетабулюма и псевдоприсосок, у *C. strigeoides* псевдоприсоски – до середины брюшной присоски, железистый аппарат между ротовой и задним краем брюшной присоски. Небольшие размеры произведения длины органа Брандеса на его ширину относительно произведения длины на ширину тела, в пределах 0,16 *C. szidati*, отличаются от *C. cornutus*, у которого это соотношение больше 0,20. Более заднее расположение отверстия чаши переднего сегмента альтернативно отличается от широко открытой чаши в пределах 0,4 длины переднего сегмента последнего вида, сходной с тетракотиле из

моллюсков. Аналогичные данные получены в более ранних исследованиях инвазировании *Cotylurus* из *P. corneus* дополнительных хозяев *H. octoculata* и *Haemopsis sanguisuga* отнесенных к *Cotylurus* sp., отличному от *C. cornutus* (Ples, 1959; Voitek et al., 1967). Большая возрастная изменчивость абсолютных размеров тела и присосок, не позволяет достоверно свести в синонимы данные виды. В экспериментах при последовательном инвазировании выращены также взрослые формы, небольшое число полученных экземпляров *Cotylurus* sp. не определено авторами окончательно (Voitek et al., 1967).

На основании экспериментального изучения всех стадий онтогенетического развития взрослого поколения широко распространенных видов *Cotylurus* установили, что на взрослой стадии виды разделяются на две основные группы не по расположению желточников в переднем сегменте, а по основной тенденции микроэволюционных видовых адаптаций, связанных с их распределением по микробиотопам в окончательном хозяине. К ним относятся оптимальные коррелированные соотношения размеров и положения частей тела и систем органов и признаки, связанные с адаптациями к проникновению в беспозвоночных различных систематических групп на личиночной стадии. На основании оригинальных данных и сопоставлении их с описаниями других видов по комплексу признаков взрослой стадии, соотношению размеров сегментов, расположению осей сегментов, размеров псевдоприсосок относительно длины переднего сегмента, формы лопастей органа Брандеса, размеров заднего сегмента, коррелированных с ним размеров и положения органов половой системы и связанных с ним отношений на взрослой стадии виды разделились на группы *C. szidati*, *C. cornutus*, имеющих более продвинутое морфологическое строение и *C. brevis*, *C. strigeoides*, *C. flabelliformis*, *C. japonicus*, *C. gallinule* с входящими в него подвидами, *C. hebraicus*, *C. lutzi* не имеющих и имеющих желточные фолликулы в переднем сегменте. Последние характеризуются небольшими размерами тела, концентричным расположением сегментов – переднего и заднего, отношением длин заднего сегмента к переднему не более 2,5, длиной псевдоприсосок (0,6–0,7 длины переднего сегмента), небольшими размерами семенников, расположенных на расстоянии друг от друга, не далее средней трети сегмента, длиной бульбуса не более 0,1 мм, длиной яиц приближающейся к длине бульбуса. *C. szidati* и *C. cornutus* имеют альтернативные значения признаков: задний сегмент в 3 раза длиннее переднего, не концентричное расположение сегментов, псевдоприсоски по всей длине заднего сегмента, семенниками, не имеющими интертестулярного промежутка, длиной бульбуса больше 0,1 мм. На стадии церкарии описываемые виды (кроме *C. flabelliformis*, отличающимся большей длиной хвостового стволика, длинным пищеводом) дифференцируются параллельно их распределению на взрослой стадии по выделенным дифференциальным признакам длины префаринкса, или длины отношению последней к длине органа проникновения, брюшной присоски и длины органа проникновения, особенностями микротегументальной структуры тела: числу преоральных шипиков, шипиков на брюшной присоске сенсорному аппарату. Вид *C. szidati*, на стадии церкарии ближе к *C. strigeoides*, на взрослой стадии – к *C. cornutus*, тем не менее на личиночных стадиях он отличается от других видов: на стадии церкарии имеет более сложную морфологическую организацию, приспособленную к фиксации на более

подвижных хозяевах Hirudinea: большую по размерам брюшную присоску, развитый рецепторно-сенсорный аппарат, вооружение тела и брюшной присоски, дифференциация признаков метацеркарий выявлена в индексах длины псевдоприсосок к длине переднего сегмента, длины псевдоприсосок к средним размерам брюшной присоски, положению отверстия чаши.

Таким образом, *C. cornutus* и *C. szidati*, а также *C. syrius* и *C. cygnus* (по литературным данным) имеют более развитую репродуктивную систему и альтернативный комплекс дифференциальных признаков по отношению к группе мелкоразмерных форм. Для каждой из выделенных групп видов характерно сочетание плезиоморфного комплекса признаков на одной из стадий с апоморфным на другой, они распределены на различных стадиях альтернативно и равномерно у *C. brevis*, *C. szidati* и неравномерно у *C. strigeoides* и *C. cornutus*.

В предлагаемую определительную таблицу включены необходимые данные из описаний *C. flabelliformis*, (Cambell, 1973; Dubois, 1968; Хуан-Шен, 1962), *C. syrius* Dubois, 1968; *C. Cygnus* (Рыжиков, Казлаукас, Дайя, 1968).

Таблица для определения трематод рода *Cotylurus*

1(14). Общая длина тела не превышает 2 мм.

2(12). Задний сегмент не больше чем в 2 раза превосходит по длине передний, сегменты расположены концентрично. Псевдоприсоски не более 2/3 длины переднего сегмента. Между семенниками имеется промежуток.

3(7). Передний сегмент имеет желточники.

4(5). Длина яиц более 0,1, приближается к длине бульбуса, различия в размерах присосок небольшие. Брюшная присоска занимает ангулярное положение.

Желточные фолликулы расположены в лопастях органа Брандеса до уровня ротовой присоски. Яичник удален от межсегментарного сужения на расстояние 0,2–0,3 длины заднего сегмента. Хвостовой ствол по длине равен телу. Преоральных шипиков 16–20, фаринкс на небольшом расстоянии от терминального органа, с вентральной стороны тела неполное число рядов сенсилл. Шипики на заднем конце вентральной стороны тела имеются. Первый промежуточный хозяин *Planorbidae*, *Biomphalaria glabrata* *C. lutzi*

Антитеза Длина яиц меньше 0,1. Желточники в основании чаши и в лопастях слабо развиты. Брюшная присоска расположена ближе к середине переднего сегмента.

5. Отдельные желточные фолликулы в переднем сегменте в пределах брюшной присоски. Отношение диаметра фаринкса к длине тела 1/50–1/60. Яичник в пределах 0,2 длины заднего сегмента, длина бульбуса относительно диаметра яичника 0,7–0,8 *C. hebraicus*

6. Желточные фолликулы образуют скопления у основания вентральной лопасти, в дорсальной лопасти разрозненные фолликулы достигают ротовой присоски. Отношение диаметра фаринкса к длине тела 1/15–1/40. Яичник находится у межсегментарной границы на расстоянии 0,024–0,063 длины заднего сегмента, длина яиц относительно бульбуса в пределах 0,8, бульбуса и диаметра яичника 0,9. Церкарии с 10–15 преоральными шипиками, 4 неполными рядами сенсилл на брюшной присоске, покров шипиков с латеральных сторон наименьший по сравнению с другими видами, головные сенсиллы 2СНД, 3СНД не образуют правильного шестиугольника, префаринкс длинный, отношение префаринкса и органа проникновения больше 0,2. Первый промежуточный хозяин *Physidae Physa fontinalis* *C. strigeoides*

7(3). Передний сегмент не имеет желточников.

8. Церкария с длинным хвостовым стволком, превышающим по длине тело. Пищевод длинный, разделяется у переднего края брюшной присоски. Железы проникновения расположены 2 парами, брюшная присоска с 4–5 рядами шипиков, шипики каждой из сторон со-

единяются на заднем конце тела с вентральной стороны. Наиболее мелкие трематоды рода, длина тела не более 1,2 мм. Присоски почти равны.

Длина хвостового стволка меньше длины тела. Пищевод короткий, не далее четверти расстояния между фаринксом и брюшной присоской. Железы впереди брюшной присоски образуют треугольник. Присоски взрослых форм не равны по размерам.

Длина тела 1,2–1,6. Длина бульбуса менее 0,1. Длина яиц относительно бульбуса приближается к 1, диаметр яичника к длине бульбуса не меньше 0,8. Церкарии с небольшим расстоянием между фаринксом и терминальным органом (это скошенный фаринкс, который не измеряется) 0–8 мкм, занимает не более 0,2 терминального органа, диаметр брюшной присоски относительно длины терминального органа в среднем 0,7. Число преоральных шипиков 16–23, 3 ряда шипиков на брюшной присоске, относительная длина передней части органа проникновения, покрытого шипиками 0,23 шипики с боковых сторон соединяются по вентральной стороне заднего конца тела. Головные сенсиллы 2СIID, 3СIID, последняя пара 2 ряда и 3 ряд образуют шестиугольник, позади него имеется дополнительная пара сенсилл. Первый промежуточный хозяин *Lymnaea (Lymnaea), L. palustris, L. stagnalis* *C. brevis*.

8. Длина яйца приближается к длине бульбуса. Среднее отношение длин сегментов не более 1,6. Вентральная сторона тела слабо изогнута, дорсальная сторона прямая. Длина яиц 0,105–0,115 *C. japonicus*

12(2). Задний сегмент длиннее переднего более чем в два раза, оси сегментов не имеют концентричного расположения. Псевдоприсоски по всей длине переднего сегмента. Семенники не имеют промежутка, занимают почти половину длины заднего сегмента.

– задний сегмент удлинённой формы, отношение ширины и длины заднего сегмента в среднем 0,3, оси сегментов расположены под острым углом. Длина яиц не более 0,1, в пределах 0,7 длины бульбуса. Среднее отношение длины бульбуса и яичника больше 1. Желточники в заднем сегменте занимают половину толщины заднего сегмента. У церкарий фаринкс на расстоянии не далее 5,4, от терминального органа, в пределах 0,2 длины органа. Диаметр брюшной присоски относительно терминального органа в среднем 0,7. Церкарии с 3 кругами шипиков на брюшной присоске, число преоральных шипиков 16–20, с боковых сторон не достигают заднего конца тела. Головные сенсиллы 2СIID, 2СIID образуют правильный шестиугольник. Промежуточный хозяин *Lymnaea (Peregriana), L. peregra* *C. cornutus*

13(14). Отношение диаметра яичника к длине бульбуса больше 0,1, длина яиц 0,07–0,012, отношение длины яйца к длине бульбуса меньше 1. Средняя длина бульбуса больше 0,1. Задний сегмент широкий, среднее отношение ширины и длины заднего сегмента 0,6. Желточники больше половины толщины заднего сегмента. У церкарий расстояние между фаринксом и терминальным органом, 5,1–13,5, занимает 0,3 длины терминального органа. Диаметр брюшной присоски приближается к длине органа проникновения, в среднем 0,9, число преоральных шипиков 12–15, 4 неполовых ряда шипиков на брюшной присоске, с боковых сторон шипики до полового зачатка. Головные сенсиллы 2СIID, 3-4СIID в виде шести угольника с двумя парами дополнительных сенсилл в 3 ряду. Число сенсилл с дорсальной и латеральных сторон больше 2AII, 2AIII, 2AIV. Промежуточный хозяин моллюски *Bulinidae, Planorbarius corneus* *C. szidati*

14(1). Наиболее крупные трематоды рода, длина тела 2–4,3 мм.

Длина тела 3–4,3 мм, отношение длин сегментов 2,8–3,6. Передний сегмент по ширине больше заднего. Длина яиц 0,105–0,130, длина яиц относительно длины бульбуса меньше 1, размеры яичника приближаются к длине бульбуса *C. syrius*

15(14). Длина тела 2–2,6 мм. Отношение сегментов 1,7–2,6. ширина переднего сегмента меньше либо равна ширине заднего. Длина яиц, отношение яйца и бульбуса 0,2–0,3. Бульбус почти в 2 раза больше яичника *C. cygnus*.

Длина тела 2–2,6 мм. Брюшная присоска намного больше ротовой в 1,35–1,7 раза, Многочисленные желточные фолликулы расположены в лопастьях органа Брандеса до уровня ротовой присоски. Расстояние до яичника 0,17–0,24 *C. magniacetabulus*

Литература

- Арыстанов Е.А. Фуркоцеркарии из пресноводных моллюсков дельты Аму-Дарьи. Ташкент. «Фан», 1980. С. 106–127.
- Гинецинская Т.А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. Экологическая паразитология, 1959. С. 96–149.
- Рыжиков К.М., Казлаускас Ю., Дайя Г. К изучению гельминтов лебедей // Acta Parasitologica Lituanica, 1968. Vol. 7. С. 97–105.
- Орловская О.М. Контримавичус В.Л. Жизненные циклы некоторых трематод Чаунской низменности // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975. С. 204–217.
- Стенько Р.А. Фауна пресноводных моллюсков Крыма // Зоол. журн., 1978. Т. 57, № 5. С. 668–663.
- Жаткамбаева Д. Структура семейства Strigeidae Railliet, 1919 и ревизия рода *Cotylurus* Szidat, 1928 // Экология и морфология гельминтов животных Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1990. С. 7–11.
- Хуан-Шен И. Новые редкие виды гельминтов охотничье-промысловых птиц Нижнего Амура. Труды ГЕЛАН. Т. 12. С. 301–316.
- Зазорнова О.П. К изучению жизненного цикла *Cotylurus hebraicus* Dubois, 1934 (Trematoda, Strigeidae) // Труды ГЕЛАН. 1987. Т. 35. С. 31–37.
- Зазорнова О.П. Анализ межвидовых различий трематод рода *Cotylurus cornutus* (Rud., 1808) Szidat, 1928 // Успехи общей паразитологии. М., Наука, 2002. С. 103–122.
- Зазорнова О.П. Использование метода дискриминантного анализа в таксономии личиночных форм *Cotylurus Szidat*, 1928 // Там же. 2002б. С. 123–129.
- Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // В кн.: К.И. Трематоде животных и человека. М., Наука, 1971. Т. 24. С. 71–272.
- Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Там же. 1974. Т. 25. С. 29–258.
- Blair D. Observations and experiments in some larval trematodes of freshwater snails and fish from Southern Iceland // J. Helminth. 1973, 47, N 4. P. 409–414.
- Campbell R.A. Studies on the host-specificity and development of the adult strigeid trematode *Cotylurus flabelliformis* // Trans. Amer. Micros. Soc. Vol. 92(2), 1973. P. 256–265.
- Dubois G. Les cercaries de la region de Neuchatel. 1929 // Bull. Soc. Neuchatel Sci. Nat. 1929, 53, 170 p.
- Dubois G. Synopsis des Stigeidae (Trematoda) // Bull. Soc. Neuchatel Sci. Nat. 1968. T. 10, 258 p.
- Dubois G., Pearson J.C. Quelques Strigeida (Trematoda) Australie II // Bull. Soc. Neuchatel. Sc. Nat., 1967. Vol. 90. P. 185–204.
- Harper W.F. On the structure and life histories of British fresh water larval Trematodes // J. Parasitol. 1931. Vol. 23. P. 310–324.
- Luhe M. Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes // Supwasserfauna Deutschlands 1909. H. 17. S. 1–217.
- Mathias P. Recherches experimentales sur le cycle evolutif de quelque Trematodes // 1925, Bull. Biol. France et Belgique. T. 59. S 12–124.
- Meyer P.O. Die Trematodenlarven aus dem Gebiete von Zurich. 1964, 109. P. 277–372.
- Miller Studies on North American cercariae // J. Parasitol., Vol. 21. P. 244–254.
- Szidat L. Beitrage zur Kenntnis der Gattung *Strigea* (Abildg.) 1929 a. 1. // Ztschr. Parasitenk. Bd. 4/5, S. 612–821.
- Szidat L. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte Holostomiden. III. Über zwei Tetracotylen aus Hirudineen und ihre Weiterentwicklung in Enten zu *Cotylurus cornutus* und *Apatemon gracilis*. Zool. Anz., 1929b. Bd. 86. S. 133–150.
- Odening K. Trematoden aus einheimischen Vogeln des Berliner Tierparks // Berlin, 1962a, 4, (3–4). S. 228–224.
- Odening K. Furcocercarien der umgebung Berlin // Monatsb. Deutch. Akad. Wiss. Berlin, 1962b, 4, (6). S. 384–392.
- Odening K. Zur Gliederung von *Apatemon* und *Cotylurus* in Untergattungen Monatsb // Dtsch. Akad. Wissensch. Berlin, 1969. Vol. 11, N 4. S. 285–292.

- Opravilova V.* Zur Kenntnis der Larvenstadien zwei Arten der Gattung *Cotylurus* Szidat, 1928 // Folia fac. Sci. Nat. Unif. Purkyn. Brun. 1969. T 10. S. 93–106.
- Nasir P.* Trematode parasites of snail from Ed. Pool; the life history of the strigeid *Cotylurus brevis*, Dubois et Rausch, 1954 // Parasitol. 1960, 50. P. 551–575.
- Nasir P.D.* British freshwater cercariae, 1984.
- Yamaguti S.* Synopsis of digenetic trematodes of vertebrates. 1971. Vol. 1. 1074 p.
- Cort W., Oliver L.* *Cercaria douglasi* Cort 1917 and its relation cercaria *Cotylurus flabelliformis* (Faust, 1917) // Parasitol. 1941. Vol. 27. P. 343–346.
- Voitek J., Opravilova V., Voitkova L.* The importance of leeches in the life cycle Folia Parasitol., 1967. Vol. 14. P. 107–119.

ВЛИЯНИЕ ВЫРУБКИ ЛЕСА С ВОДОСБОРНОЙ ПЛОЩАДИ ОЗЕРА ГАБИ НА СОСТОЯНИЕ ОЗЕРНОГО БИОЦЕНОЗА: АНАЛИЗ РАЗНООБРАЗИЯ ПАРАЗИТОВ И ИХ ХОЗЯЕВ

Б.Е. КАЗАКОВ, Е.Н. ПРОТАСОВА, С.Г. СОКОЛОВ¹

Структура и функционирование экосистем не остаются неизменными в течение сколько-нибудь длительного времени (Исаков и др., 1986). На фоне эволюционных сукцессий в экосистемах происходят довольно резкие и с большей скоростью антропогенные трансформации. Их можно анализировать через видовое разнообразие организмов, входящих в состав биотических сообществ (Румянцев, 1996, и др.).

Паразитарные системы водных ценозов, включающие паразитические и свободноживущие стадии паразитов, популяции всех взаимодействующих с ними хозяев и элиминаторов, находятся в прямой зависимости от состояния водного биоценоза. Можно ожидать, что в сукцессионную трансформацию водного ценоза вовлечены и паразитарные системы.

Вопросы перестройки паразитарных систем в ходе естественной сукцессии озерных ценозов освещаются в ряде исследований (КазакOV, 1980; Румянцев, 1996; Шульман, 1954; Chubb, 1963; Esch, 1971; Wisniewski, 1958 и др.). Показано, что эвтрофикация озер сопровождается уменьшением видового разнообразия паразитов и увеличением численности некоторых эвриксенных видов паразитов. Паразитические изменения в озерных экосистемах, протекающие при сукцессионном процессе, катализируются антропогенным воздействием, также освещены в литературе (Богданова, 1990; Иешко, Малахова, 1982, и др.). Однако в большинстве проводимых исследований учитывалось лишь непосредственное влияние хозяйственной деятельности на водную экосистему (загрязнение промышленными, бытовыми и сельскохозяйственными стоками). D.J. Marcogliese (et al., 2001) проследили за изменением разнообразия паразитов рыб р. *Phoxinus* Agassiz, 1835 в малых озерах Канады, на водосборных площадях которых осуществлена частичная или полная вырубка леса. Это антропогенное воздействие приводит к снижению числа видов и особей в инфрасообществах паразитов гольянов.

Малые озера и их водосборы находятся в тесной взаимосвязи друг с другом (Драбкова, Сорокин, 1979). Взаимовлияния их столь сильны, что некоторые авторы считают возможным рассматривать водоем и его водосборную площадь как единую экосистему (Одум, 1975).

Факторами воздействия водосбора на озеро являются потоки воды, минеральных солей и органики, выходящие с водосборной площади. Важнейшую роль в регуляции этих потоков играет растительный покров водосбора, что четко продемонстрировано на примере лесных насаждений. Леса на водосборе выполняют водорегулирующую и противозерозионную функции. Они способствуют увеличению высоты снежного покрова, снижают интенсивность снеготаяния, увеличивают запасы грунтовых вод (Рубцов и др., 1990).

¹ Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции РАН.

Интенсивное сведение лесов в Карелии является внешним фактором в деградации водных ценозов этого региона России. Северные экосистемы являются чрезвычайно уязвимыми к любым антропогенным воздействиям в силу низкого уровня энергообмена в этих широтах, ограниченного видового состава гидробионтов и их коротких пищевых цепей. Это обуславливает быстрое развитие деградационных процессов в водоемах.

Вырубки леса на водосборе влекут за собой изменение стока воды и вноса в водоем растворенных органических и минеральных веществ и взвесей (Уиттекер, 1980). Уничтожение древесной растительности в непосредственной близости от водоема приводит к увеличению освещенности озера. Эти процессы ускоряют сукцессию самих озер, повышая уровень их трофности. Происходящая перестройка структурно-функциональной организации водной биоты, как можно предполагать, приводит и к изменению функциональной значимости разных видов хозяев в циркуляции многих видов паразитов. Паразитарные системы несут в себе информацию о многообразии биологических и физических элементов экосистемы. Поэтому состояние паразитарных систем водоема выражает кооперативный ответ гидробионтов на действующие условия среды.

Задача данной публикации – изучение структуры биоты озера в условиях антропогенной нагрузки на его водосборную площадь.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили результаты многолетних (с 1987 по 2006 г.) исследований паразитарных систем оз. Габи (средняя Карелия). По лимно-биологическим характеристикам оз. Габи относится к эвтрофным, нейтрально-щелочным водоемам. Площадь озера около 5 га, береговая линия слабо изрезана, заливы отсутствуют. У восточного берега обширный заболоченный участок со сплавиной до 50 м шириной. Глубина от 0,5 до 2,5 м (средняя 1,5 м); прозрачность воды в июне-июле до 1 м, осенью – до 1,5 м. Дно озера постепенно понижается и сильно заилено. В прибрежной зоне заросли камыша и тростника. Водоем хорошо прогревается – в середине лета температура воды у поверхности и у дна до 18°–21 °С. Ихтиофауна представлена окунем, плотвой и щукой. Водосборная площадь занята смешанным (елово-березовым) лесом. В 1997–1999 гг. в результате лесозаготовительных работ лес был вырублен на северном, восточном и южном берегах озера до уреза воды.

После вырубки леса наблюдается интенсивное развитие высшей водной растительности. Ширина зоны распространения кубышки желтой увеличилась с 3–4 м до 8–10 м. Расширилась площадь распространения рдестов и элодеи. Эти факты указывают на усиление эвтрофикационных процессов в озере. Параллельно с рассмотренными изменениями происходит подъем уровня воды, что связано с включением в экосистему бобров, зарегулировавших сток воды из озера

Собраны данные по размерно-половому составу плотвы и окуня, процентному соотношению основных групп зоопланктона, качественным и количественным показателям зараженности рыб до и после антропогенно-

го воздействия на его водосборную площадь. С 1987 по 1995 г., обследовано 1252 экз. плотвы и 205 экз. окуня и 55 проб зоопланктона; в 2004–2006 гг. – 126 экз. плотвы и 231 экз. окуня и 12 проб зоопланктона. В данной работе использованы среднемноголетние данные по всем анализируемым параметрам.

Для анализа изменения структуры паразитарных сообществ окуня и плотвы были исследованы следующие параметры: число видов паразитов и их систематических групп; число специфичных видов паразитов для каждого вида хозяина; число полигостальных видов паразитов; индекс доминирования Бергера–Паркера; индекс Шеннона и индекс выравненности видов. Согласно О.Н Пугачеву (1999) и Г.Н. Доровских (2002) эти параметры являются чувствительными показателями структурных изменений в паразитарных сообществах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Эвтрофикационные изменения экосистемы оз. Габи отразились на качественных и количественных характеристиках зоопланктона – группы организмов, играющих роль промежуточных хозяев и элиминаторов в паразитарных системах озера.

Данные об относительной численности основных групп зоопланктона (Copepoda, Cladocera, Rotatoria) оз. Габи, собранные до 1996 г. (до сведения лесов по берегам озера) и в 2004–2006 гг. (после вырубки леса) представлены в табл. 1. До вырубки леса в зоопланктоне водоема доминировали копеподы, а после кладоцеры. Аналогичная тенденция в соотношениях групп зоопланктона прослеживается как при естественных, так и антропогенных процессах эвтрофикации водных экосистем (Крючкова, 1987; Балушкина и др., 1997).

Произошли изменения в количественном составе рыб – дефинитивных и дополнительных хозяев паразитов. В середине 1990-х годов щука регулярно встречалась в уловах. К 2004 г. ее численность резко сократилась (в 2004 и 2005 гг. в уловах отсутствовала). Значительно возросла численность окуня по сравнению с таковой плотвы. До вырубки леса соотношение плотвы и окуня в уловах было 79% и 21%, а после оно составляло 26% и 74% соответственно. Изменился размерно-половой состав популяций этих видов рыб (табл. 2).

У обоих видов рыб в период после вырубки леса наблюдается сокращение размерно-возрастного ряда при явном доминировании одной из групп: окуни 11–13 см, плотва 13–15 см. Вероятно, это является проявлением

Таблица 1

Относительная численность основных групп зоопланктона оз. Габи до и после вырубки леса

| Период | Доля от общей численности, % | | |
|---------------|------------------------------|-----------|-----------|
| | Copepoda | Cladocera | Rotatoria |
| До 1996 г. | 53,2 | 21,2 | 25,6 |
| После 2004 г. | 30,3 | 49,7 | 20,0 |

Таблица 2

Размерное и половое распределение окуня и плотвы оз. Габи (доля от общей численности, %)

| Период | Длина тела окуня (см) | | | | | | Самки: самцы |
|---------------|-----------------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------------|
| | 7,0–9,0 | 9,1–11,0 | 11,1–13,0 | 13,1–15,0 | 15,1–17,0 | 17,1–19,0 | |
| До 1996 г. | – | 26,0 | 28,6 | 26,0 | 19,0 | 1,2 | 1,8 |
| После 2004 г. | 0,46 | 22,6 | 65,0 | 8,5 | – | – | 0,96 |

| Период | Длина тела плотвы (см) | | | | | | Самки: самцы | |
|---------------|------------------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------------|------|
| | 7,0–9,0 | 9,1–11,0 | 11,1–13,0 | 13,1–15,0 | 15,1–17,0 | 17,1–19,0 | | |
| До 1996 г. | 0,96 | 1,3 | 18,3 | 43,3 | 29,5 | 6,4 | 0,3 | 1,08 |
| После 2004 г. | – | 11,2 | 26,3 | 57,2 | 5,3 | – | – | 2,7 |

общей тенденции изменения популяционных характеристик рыб в водоемах, подверженных антропогенному воздействию. Так, Т.И. Моисеенко (1997) на основании анализа популяционных исследований рыб водоемов Кольского полуострова, испытывающих мощное техногенное загрязнение, выделяет два типа их реагирования: переход на короткий цикл воспроизводства и омоложение стада как ответ на повышенную элиминацию особей в стаде; замедление темпов роста. Сокращение возрастного, размерного и половозрелого ряда популяций рыб в загрязненных водоемах служит критерием неблагоприятного качества вод (Лукин, Кашулин, 1991).

Несколько различны тенденции в динамике половой структуры популяций окуня и плотвы оз. Габи за указанный период наблюдений. Наиболее заметные различия у плотвы. До вырубки леса соотношение полов плотвы было оптимальным, приближенным к 1 (Смит, 1981, и др.), а после – наблюдается резкое преобладание численности самок. Последнее свидетельствует о неблагоприятных условиях существования популяции плотвы. Это может быть обусловлено увеличением численности окуня и усилением пресса на популяцию плотвы в водоеме. Отмеченные структурные изменения в популяциях окуня и плотвы, несомненно, отражаются на структуре и функционировании паразитарных систем.

Видовое разнообразие паразитов окуня и плотвы за период наблюдения не претерпело резких изменений (табл. 3). Тем не менее, после вырубки леса у окуня не отмечен вид *Azygia lucii* (Müller, 1776) (окунь – факультативный хозяин), регистрировавшийся ранее. Это может быть связано с сокращением численности щуки, которая является облигатным дефинитивным хозяином этой трематоды. После вырубки леса значительно снизилась зараженность окуня нематодой *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776). По-видимому, это обусловлено изменением таксономической структуры зоопланктона (увеличение доли клadoцер при сокращении доли копепод), а также изменением размерно-возрастной структуры популяции окуня (сокращение доли старших возрастных групп – основных носителей имагинальной гемипопуляции *C. lacustris*).

Изменение экосистемы оз. Габи отразилось и на паразитах плотвы. Среди эктопаразитов наблюдается возрастание численности рачка

Таблица 3

Видовой состав паразитов окуня и плотвы оз. Габь

| Паразит | До вырубki леса по берегам озера (до 1996 г.) | | После вырубki леса по берегам озера (после 2004 г.) | |
|------------------------------------|---|--------|---|--------|
| | окунь | плотва | окунь | плотва |
| <i>Myxoboles dispar</i> | – | – | – | + |
| <i>Myxoboles karelicus</i> | – | – | + | – |
| <i>Dactylogyrus similis</i> | – | +++ | – | + |
| <i>D. crucifer</i> | – | +++ | – | ++ |
| <i>D. nanus</i> | – | + | – | ++ |
| <i>Gyrodactylus</i> sp. | – | + | – | + |
| <i>Paradiplozoon homioim</i> | – | + | – | + |
| <i>Caryophyllaeides fennica</i> | – | ++ | – | + |
| <i>Ligula intestinalis</i> | – | +++ | – | + |
| <i>Proteocephalus percae</i> | +++ | – | +++ | – |
| <i>Triaenophorus nodulosus</i> | + | – | + | – |
| <i>Bunodera luciopercae</i> | ++ | – | +++ | – |
| <i>Diplostomum</i> spp. | + | + | +++ | +++ |
| <i>Tylodelphys clavatus</i> | + | – | +++ | – |
| <i>Ichthyocotylurus variegatus</i> | + | – | +++ | – |
| <i>I. pileatus</i> | + | – | ++ | – |
| <i>Azygia lucii</i> | + | – | – | – |
| <i>Neoechinorhynchus rutili</i> | +++ | +++ | + | ++ |
| <i>Camallanus lacustris</i> | +++ | – | + | – |
| <i>Philometra rischta</i> | – | +++ | – | + |
| <i>Ergasilus sieboldi</i> | – | + | – | +++ |
| <i>Argulus foliaceus</i> | – | – | – | + |
| Число видов | 10 | 11 | 10 | 13 |

«+» – низкая численность: ИО < 0,5.

«++» – средняя численность: 0,5 ≥ ИО < 1.

«+++» – высокая численность: ИО ≥ 1.

Таблица 4

Зараженность плотвы оз. Габь нематодой *Philometra rischta* и плероцеркоидами *Ligula intestinalis*

| Периоды наблюдений | <i>Philometra rischta</i> | | <i>Ligula intestinalis</i> | |
|--------------------|----------------------------|---------------|----------------------------|---------------|
| | Экстенсивность инвазии (%) | Индекс обилия | Экстенсивность инвазии (%) | Индекс обилия |
| До 1996 г. | 75,4 | 2,1 | 40,2 | 1,15 |
| После 2004 г. | 35,3 | 0,3 | 3,31 | 0,03 |

Ergasilus sieboldi Nordmann, 1832. Данные изменения могут быть обусловлены возрастанием степени эвтрофированности водоема. По данным С.С. Шульмана и В.Ф. Рыбак (1964) этот рачок имеет высокую численность в эвтрофированных озерах, если эвтрофикация не сопровождается сильным зарастанием. Снизилась зараженность плотвы эндопаразитами *Philometra rischta* Skrjabin, 1923 и *Ligula intestinalis* (Linnaeus, 1758) (табл. 4).

Таблица 5

Основные характеристики компонентных сообществ паразитов окуня и плотвы оз. Габн

| Характеристика сообществ | До вырубki леса по берегам озера (до 1996 г.) | | После вырубki леса по берегам озера (после 2004 г.) | |
|--|---|-------------|---|-------------|
| | Окунь | Плотва | Окунь | Плотва |
| Число видов паразитов в сообществе | 8 | 9 | 7 | 8 |
| Число групп видов паразитов в сообществе | 2 | 3 | 3 | 2 |
| Число специфич-ных видов | 3 | 5 | 2 | 3 |
| Число полигос-тальных видов | 5 | 4 | 5 | 5 |
| Доминирующие виды* | Pp | Dc, Pr | Ds, I v | Ds |
| Индекс домини-рования Бергера-Паркера | 0,435±0,018 | 0,621±0,073 | 0,511±0,023 | 0,870±0,031 |
| Индекс Шеннона | 2,011±0,231 | 2,311±0,111 | 1,833±0,172 | 1,945±0,113 |
| Индекс выравнен-ности видов | 0,312±0,166 | 0,401±0,025 | 0,283±0,046 | 0,310±0,107 |

* Pp – *Proteocephalus percae*; Dc – *Dactylogyrus crucifer*; Pr – *Philometra rischta*; Ds. – *Diplostomum* sp.;
I v. – *Ichthyocotylurus variegates*.
** Среднемноголетнее значение индекса и его ошибка.

Из категории доминантных и субдоминантных они переходят в категорию субдоминантных (из доминантных) и редких видов паразитов плотвы. Причины таких изменений связаны как с перестройкой таксономической структуры зоопланктона (уменьшение доли веслоногих – первых промежуточных хозяев этих видов паразитов), так и с увеличением численности младших возрастных групп окуня. Эта возрастная группа окуней является элиминатором младших возрастных групп плотвы – основного носителя данных паразитов в оз. Габн (Казаков, 1993).

Изменение озерной экосистемы одинаковым образом сказалось на зараженности плотвы и окуня паразитами, заканчивающими свой жизненный цикл в рыбоядных птицах – метацеркариями родов *Diplostomum* Nordmann, 1832, *Tyloodelphys* Diesing, 1850, *Ichthyocotylurus* Szidat, 1925. Из категории редких видов они перешли в категорию доминантных.

Сообщества паразитов плотвы и окуня реагируют на произошедшие в озерной экосистеме изменения перестройкой своей структуры: изменением числа видов паразитов и их систематических групп, изменением величин индекса доминирования, индекса Шеннона и индекса выравненности (табл. 5). Наблюдается тенденция к увеличению значений индекса доминирования Бергера–Паркера и снижению значений индексов Шеннона и выравненности. Изменения величин индексов Шеннона и Бергера у плотвы статистически значимы. По литературным данным аналогичные изменения характе-

ристик паразитарных сообществ происходят в экосистемах, подверженных деструктивным антропогенным воздействиям (Доровских, 2002, и др.).

Таким образом, в условиях северных широт хозяйственная деятельность на водосборных площадях малых озер (вырубка леса по его берегам) оказывает негативное воздействие не только на береговую, но и озерную экосистему. Это выражается в ускорении темпов эвтрофирования озера, что непосредственно отражается на структуре сообществ гидробионтов и связанных с ними паразитарных систем. Результаты исследований в значительной степени согласуются с данными D.J. Marcogliese (et al., 2001).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы Фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

- Балушкина Е.В., Голубков С.М., Иванова М.Б., Никулина В.Н., Умнов А.А., Умнова Л.П. Опыт прогнозирования последствий эвтрофирования Лекшмозера на основе закономерностей функционирования экосистем // Реакция озерных экосистем на изменения биотических и абиотических условий. СПб., 1997. С. 228–265. (Тр. Зоол. ин-та РАН; Т. 272).
- Богданова Е.А. Эколого-ихтиопаразитологический мониторинг при многофакторном загрязнении естественных водоемов // Влияние антропогенного фактора на экосистему озер. Л., 1990. С. 50–77. (Сб. науч. тр. ГОСНИОРХ; Вып. 313).
- Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Сыктывкар, 2002. 51 с.
- Драбкова В.Г., Летанская Г.И., Макарова Е.С., Беляков В.П. Роль планктонных и бентосных сообществ в деструкции органических веществ // Реакция экосистем озер на хозяйственные преобразования их водосборов. Л., 1983. С. 130–147.
- Драбкова В.Г., Сорокин И.Н. Озеро и его водосбор – единая природная система. Л.: Наука, 1979. 196 с.
- Иешко Е.П., Малахова Р.П., Голицына Н.Б. Экологические особенности формирования фауны паразитов рыб озер системы р. Каменной // Экология паразитических организмов в биогеоценозах Севера. Петрозаводск, 1982. С. 5–25.
- Исаков Ю.А., Казанская Н.С., Тишков А.А. Зональные закономерности динамики экосистем. М.: Наука, 1986. 149 с.
- Казиков Б.Е. Оценка гельминтологической ситуации озер в зависимости от их трофности // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР. 1980. Т. 30. С. 25–29.
- Казиков Б.Е. Совместная встречаемость гемипопуляций *Ligula intestinalis* и (Linne, 1758) и *Philometra rischta* Skrzjabin, 1917 в популяции плотвы оз. Габи // Проблемы морфологии, экологии и физиологии гельминтов. М.: Наука, 1993. С. 57–62. (Тр. Гельминтол. лаборатории РАН; Т. 39).
- Крючкова Н.М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных систем. Л.: Наука, 1987. С. 184–197.
- Лукин А.А., Кацулин Н.А. Состояние ихтиофауны приграничных районов СССР и Норвегии. Препринт. Апатиты, 1991. 51 с.
- Моисеенко Т.И. Теоретические основы нормирования антропогенных нагрузок на водоемы Субарктики. Апатиты: Кол. науч. центр РАН, 1997. 261 с.
- Моисеенко Т.И., Яковлев В.А. Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л.: Наука, 1990. 219 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1999. 50 с.
- Рубцов М.В., Дерюгин А.А., Салмина Ю.Н., Гурцев В.И. Водорегулирующая роль таежных лесов. М.: Агропромиздат, 1990. 223 с.

- Румянцев Е.А.* Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1996. 187 с.
- Смит Дж.М.* Эволюция полового размножения. М.: Мир, 1981. 212 с.
- Уиттекер Р.Х.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.
- Шульман С.С.* Обзор фауны паразитов осетровых рыб СССР // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1954. Т. 72, вып. 4. С. 190–255.
- Шульман С.С., Рыбак В.Ф.* Итоги эколого-паразитологического исследования рыб пресноводных водоемов Карелии // К природной очаговости паразитарных и трансмиссивных заболеваний в Карелии. Петрозаводск, 1964. С. 3–20.
- Chubb C.J.* On the characterization of the parasite fauna of the Fish of Llyn Tegid // Proc. Zool. Soc. London. 1963. Vol. 141, N 3. P. 609–621.
- Esch G.W.* Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems // Amer. Midland Natur. 1971. Vol. 86, N 1. P. 160–168.
- Marcogliese D.J., Ball M., Lankester M.W.* Potential impacts of clearcutting on parasites of minnows in small boreal lakes // Folia parasitol. 2001. Vol. 48. P. 269–274.
- Wisniewski W.* Characterization on the parazitophauna of on eutrophic lake // Acta parasitol. pol. 1958. Vol. 6. P. 1–64.

ИСТОРИЯ И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ФИТОНЕМАТОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В АРМЕНИИ

Д.А. КАРАПЕТЯН, Р.С. МКРТЧЯН, К.В. АКОПЯН, С.Х. ГАЛСТЯН¹

Настоящая статья отражает результаты работ исследователей Армении в области нематологии, посвященных изучению фауны, биологии, экологии, географического распространения фитонематод, их вредоносности, физиологии и биохимии отношений «паразит–хозяин».

В нашей стране планомерное изучение фитонематод было начато в 1950 г. Э.Е. Погосян. Первым объектом стала стеблевая нематода картофеля *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945, обнаруженная в Лорийском районе. Были исследованы ее распространение, биология, вредоносность, были разработаны и предложены МСХ Армении профилактические меры борьбы с инвазией (Погосян, 1956, 1974).

В составе лаборатории общей гельминтологии Института зоологии АН Арм. ССР была организована группа фитогельминтологии под руководством Э.Е. Погосян. Основной задачей группы явилось изучение фауны фитогельминтов различных фитоценозов на территории Армении, анализ распространения вредоносных видов, исследование их биологии и экологии. Было выявлено значительное число паразитических видов нематод, наносящих серьезный ущерб овоще-бахчевым, техническим, зерновым, древесным, кустарниковым, а также культурным и диким травянистым растениям (роды: *Ditylenchus*, *Anguina*, *Heterodera*, *Globodera*, *Meloidogyne*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Aphelenchus*, *Paratylenchus*, *Macroposthonia*, *Longidorus*, *Xiphinema* и др.).

Были описаны 16 видов нематод, новых для науки:

- Meloidodera armeniaca* Poghossian, 1960;
- Heterodera rumicis* Poghossian, 1961;
- Meloidoderita Kirjanovae* Poghossian, 1966;
- Anguina chartolepidis* Poghossian, 1966;
- A. polygoni* Poghossian, 1966;
- Ditylenchus falcaria* Poghossian, 1967;
- Hipsoperinae megriensis* Poghossian, 1971;
- Heterodera artemisiae* Poghossian, Karapetian, 1975;
- Uliginotylenchus conicaudatus* Poghossian, 1979;
- Merlinius truncatus* Poghossian, 1979;
- Tylenchorhynchus erevanicus* Karapetian, 1979;

¹ Научный центр зоологии и гидроэкологии НАН РА.



Рис. 1. Корни огурца, пораженные галловыми нематодами

T. minutus Karapetian, 1979;

T. Kirjanovae Karapetian, 1979;

Quinisulcius lineatus Karapetian, 1979;

Panagrolaimus herminae Karapetian, 1979;

Ditylenchus chaerophyllum Karapetian, Mkrtchian, 2000.

Выявлен и описан самец *Heterodera artemisiae* Poghossian, Karapetian, 1975.

Под руководством Э.Е. Погосян были защищены кандидатские диссертации Д.А. Карапетян «Фитонематоды тепличных и оранжерейных культур в Армянской ССР» и Р.С. Мкртчян «Стеблевая нематода лука и чеснока *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936 и меры борьбы с ней в Армянской ССР». Позднее была защищена кандидатская диссертация К.В. Акопян «Биоэкология и вредоносность паразитических нематод винограда в Армении и теоретическое обоснование мер борьбы с ними» (руководители Э.Л. Кралль и Д.А. Карапетян).

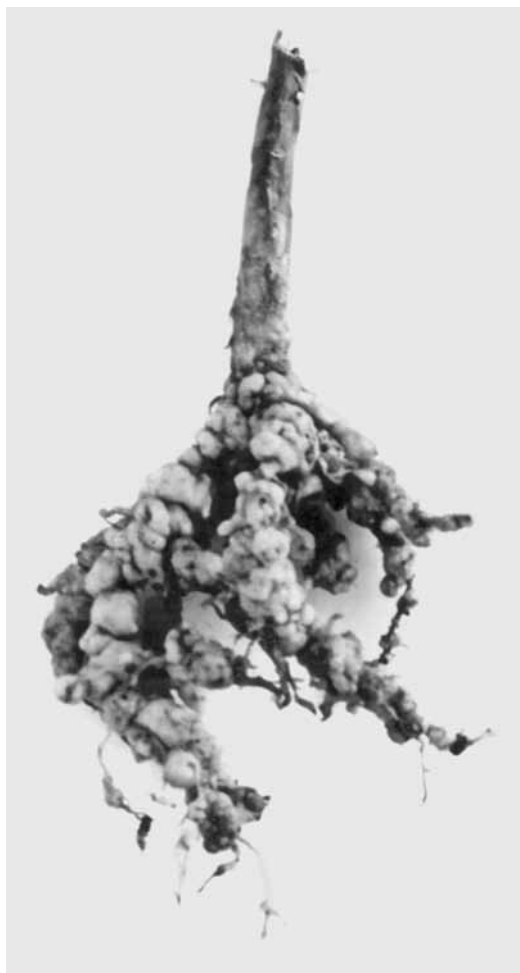
Предметом специального изучения Д.А. Карапетян явились галловые нематоды открытого и закрытого грунта в Армении. Исследования проводились на цветочно-декоративных и овощных культурах в различных теплично-оранжерейных и овощеводческих хозяйствах. На более чем 127 видах растений были выявлены семь видов галловых нематод: *Meloidogyne hapla*, *M. arenaria*, *M. incognita*, *M. inc. acrita*, *M. javanica*, *M. tadshikistanica*, *Meloidogyne* sp. На 87 видах растений эти нематоды были обнаружены впервые в СССР. Была установлена степень зараженности овощных культур галловыми нематодами (50–80%), их вредоносность и уровень потерь урожая (томаты и огурцы – более 50%) (рис. 1, 2). В коллекционных оранжереях Ботанического сада АН Арм. ССР на 11 видах суккулентных растений впер-

Рис. 2. Корни томата, пораженные галловыми нематодами

вые в Армении была обнаружена кактусовая нематода *Globodera cacti*. Были разработаны и рекомендованы профилактические мероприятия против галловых нематод (комплексное воздействие электрического тока и горячей воды на зараженную почву закрытого грунта) (Карапетян, 1987; Погосян, Карапетян, 1966).

Исследования Р.С. Мкртчян были посвящены стеблевой нематоды лука и чеснока. Луково-чесночная раса стеблевой нематоды, или луковая нематода *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936 – серьезный вредитель лука и чеснока (рис. 3, 4.). Было обнаружено, что эта нематода широко распространена в луководческих хозяйствах Араратской равнины и наносит ощутимый вред растениям. Составлена карта распространения луковой нематоды в Араратской равнине, основной зоне возделывания лука. Изучены вредоносность и биологические особенности нематоды (эмбриональное и постэмбриональное развитие, цикл развития одной генерации, число поколений в период вегетации растений, инвазионная способность взрослых форм и личинок, экономический порог вредоносности), уточнен круг растений-хозяев. Разработаны рекомендации по мерам борьбы с луковой нематодой, принятые в производстве (Мкртчян, 1987, 1988, 2003).

В работе К.В. Акопян были изучены видовой состав, распространение, экология и вредоносность паразитических нематод винограда в Армении. Выявлены очаги наиболее опасных нематод-паразитов корней *Xiphinema index*, *Macroposthonia xenoplax*, *Helicotylenchus dihyстера*. Установлены закономерности сезонной динамики и вертикального распределения возрастных групп *Xiphinema index* – потенциального переносчика вирусных болезней винограда. Экспериментально изучено патогенное действие смешанных популяций эктопаразитических нематод *Macroposthonia xenoplax*, *Helicotylenchus dihyстера*, *Xiphinema index* и отдельно *Xiphinema index* на саженцы винограда при различных инвазионных нагрузках. Была установлена зависимость между уровнем инвазионных нагрузок и показателями



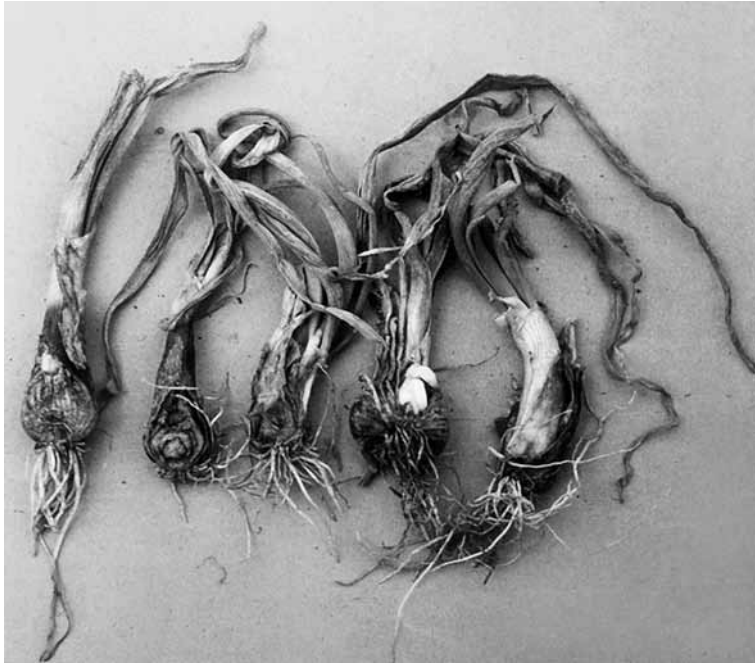


Рис. 3. Головки лука, пораженные *Ditylenchus dipsaci*

роста и развития растений (массы корней и надземных частей, а также длины лозы). Эти показатели снижались в 1,5–4,0 раза при всех исследованных уровнях инвазии. Листья пораженных растений были слабо развиты, имели желтую окраску и опадали раньше, чем у здоровых растений. С увеличением

инвазионной нагрузки возрастало число галлов и некротических участков на корнях (рис. 5, 6). Был установлен порог вредности *X. index* для винограда (20 особей/растение) (Акопян, 1991; Акопян, Кралль, Карапетян, 1987).

В настоящее время группа фитогельминтологии Института зоологии в составе к.б.н. Д.А. Карапетян, к.б.н. Р.С. Мкртчян, к.б.н. К.В. Акопян и м.н.с. С.Х. Галстян продолжает изучение фауны, распространения, биологии и экологии нематод в различных фитоценозах Армении.



Рис. 4. Головки чеснока, пораженные *Ditylenchus dipsaci*

Рис. 5. Симптомы поражения растений винограда, в ризосфере которых обнаружена *Xiphinema index*

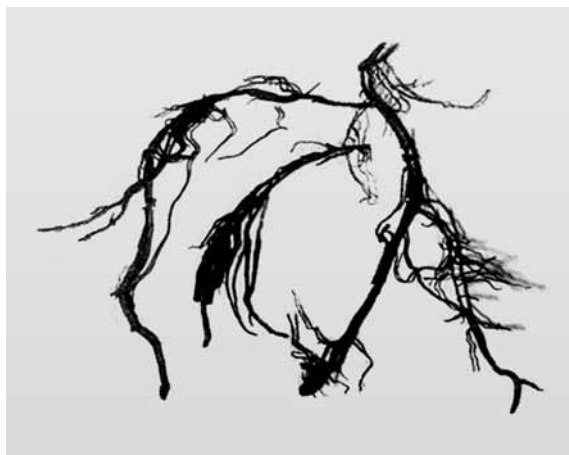
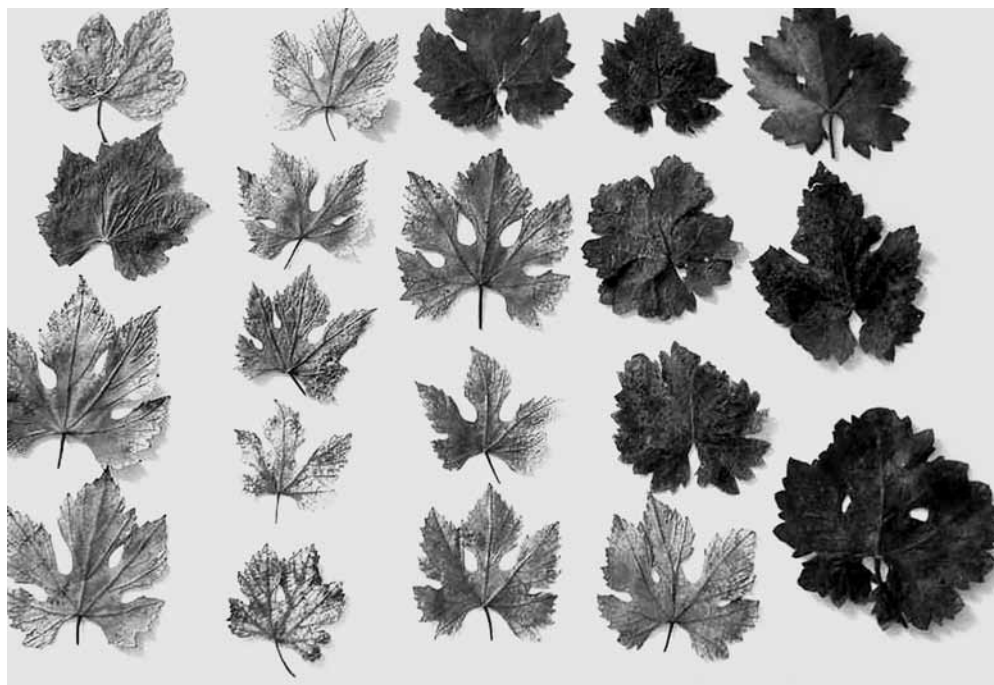


Рис. 6. Листья винограда, пораженного *Xiphinema index*



Изучена фауна фитонематод овоще-бахчевых культур открытого и закрытого грунта. На девяти исследованных овоще-бахчевых культурах (томат, огурец, баклажан, перец, капуста, дыня, арбуз, морковь и картофель) выявлен 71 вид нематод, относящихся к 35 родам (Карапетян, Мкртчян, Акопян, 1997).

Изучена также фауна фитонематод дикой и культурных видов пшеницы. На территории Армении в природных условиях до сих пор произрастают предки и доноры многих видов культурных растений, в том числе и пшеницы. Три из четырех известных науке видов дикой пшеницы (*Triticum araraticum*, *Triticum Boeoticum* и *Triticum urartu*) обнаружены и сохраняются в Армении

в Эребунийском заповеднике. В корнях и в прикорневой почве дикой пшеницы обнаружено 38 видов нематод из 13 семейств, большинство которых являются паразитами. Фауна нематод культурной пшеницы представлена 80 видами нематод из 13 семейств 54 родов. 15 видов нематод оказались общими для дикой и культурных видов пшеницы (Карапетян, Мкртчян, Восканян, 2006).

Обнаружено 15 видов фитонематод табака (на стеблях, листьях, корнях и в прикорневой почве) в табаководческих хозяйствах Армении (Карапетян, Мкртчян, 2001).

81 вид фитонематод выявлен на виноградниках республики (Карапетян, Мкртчян, Акопян, 2008).

Помимо традиционных таксономических и экологических исследований фитонематод группа фитогельминтологии проводит также экспериментальные исследования. Их основные результаты изложены ниже.

Проанализированы физиологическое состояние и метаболизм растений винограда, зараженных комплексом паразитических нематод *Macroposthonia xenoplax*, *Helicotylenchus dihystra* и *Xiphinema index* и единственно *X. index*. Установлено, что инвазия растений сопровождается различными биохимическими изменениями и нарушает функционирование корней, что выражается в значительном увеличении содержания промежуточных метаболитов – свободных аминокислот, растворимых белков и сахаров (Акопян, 2008).

Изучена вредоносность и биоэкологические особенности картофельной цистообразующей нематоды *Globodera rostochiensis*. Эта нематода являлась карантинным объектом и была в свое время завезена в республику с посадочным материалом из Европы. В настоящее время она распространена во всех основных картофелесееющих районах Армении и является экономически важным патогеном для картофеля. Установлено, что в природных условиях Армении картофельная нематода дает одну генерацию. Экспериментально продемонстрирована зависимость потери урожая от степени заражения растений. Обнаружено, что при плотности инвазирующей популяции от 2300 до 19 200 личинок и яиц на 100 см³ почвы снижение урожая составило от 7 до 83%. Установлено также, что пороговой численностью для проявления внешних признаков заражения является 64 яиц и личинок на 1 г почвы. Получены результаты по применению интегрированного метода борьбы с картофельной цистообразующей нематодой путем обеззараживания почвы и посадочного материала различными препаратами. Было выявлено, что наряду с картофелем (основной культурой) *Globodera rostochiensis* из Solanaceae поражает растения томатов и баклажан, а из сорняков паслен черный и белену (Карапетян, Мкртчян, Тадевосян, 1999; Karapetyan et al., 2006).

Изучен механизм действия фурастаноловых гликозидов (ФГ) на поражаемость растений галловой нематодой в условиях закрытого грунта. Объектами исследования были системы томаты (сорт Лия) – галловая нематода *Meloidogyne incognita* раса 1и огурцы (сорт Парад) – *M. incognita*. Полученные результаты подтвердили эффективность ФГ. Было показано стимулирующее влияние препарата на рост и развитие растений, снижение их зараженности нематодами и ингибирование (уменьшение размеров тела, падение плодовитости и темпа развития) паразитов (Карапетян и др., 2006).

К настоящему времени нами накоплен огромный материал по фауне фитонематод, результат многолетних фаунистических исследований, который находится на разных стадиях обработки. Всего в Армении выявлено около 400 видов нематод, из них 208 фитонематод.

Литература

1. Акопян К.В. Биоэкология и вредоносность паразитических нематод винограда в Армении и теоретическое обоснование мер борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1991. 25 с.
2. Акопян К.В. Влияние смешанной нематодной инвазии на физиологические и биохимические процессы в корнях винограда // Тр. ИПЭЭ РАН. 2008. № 45. С. 232–238.
3. Акопян К.В., Краль Э.Л., Карапетян Д.А. Изучение патогенности нематоды *Xiphinema index* (Nematode: Longidoridae) на винограде в АрмССР // Биол. журн. Армении. 1987. Т. 40, № 9. С. 730–734.
4. Карапетян Д.А. Вредные нематоды тепличных хозяйств Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1987. 178 с.
5. Карапетян Д.А., Мкртчян Р.С., Тадевосян Ф.М. Некоторые биоэкологические особенности картофельной нематоды в Армении // Тез. докл. III Междунар. нематол. симпоз. СПб., 1999. С. 82–83.
6. Карапетян Д.А., Мкртчян Р.С. Видовое разнообразие паразитических фитонематод табака в Армении // VI Nat. conf. of parasitology. Sofia, 2001. P. 115.
7. Карапетян Д.А., Мкртчян Р.С., Галстян С.Х., Удалова Ж.В., Васильева И.С., Зиновьева С.В., Пасеиниченко В.А. Действие препарата фурастаноловых гликозидов на поражаемость растений галловой нематодой в условиях закрытого грунта // Материалы Междунар. науч. конф. «Фауна: биология, морфология и систематика паразитов». М., 2006. С. 131–132.
8. Карапетян Д.А., Мкртчян Р.С., Восканян В.Е. Фауна фитопаразитических нематод дикой и культурной пшеницы в Армении // Там же. С. 130.
9. Karapetyan J., Mkrtychyan H., Galstyan S., Hakobyan K. Prodominance of ecobiological traits and integrated control of parasitic cyst nematode (*Globodera rostochiensis*) on potato forms of Gegarkunik mars // Биол. журн. Армении. 2007. Т. 59, № 1/2. С. 49–57.
10. Карапетян Д.А., Мкртчян Р.С., Акопян К.В. Видовое разнообразие фитонематод виноградников Армении // Тр. ИПЭЭ РАН. 2008. № 45. С. 309–314.
11. Мкртчян Р.С. Дитилинхоз лука и чеснока в хозяйствах Арагатской равнины // Паразиты человека, животных и растений и вызываемые ими заболевания. Ереван, 1987. С. 71–81. (Зоол. сб.; Вып. 21).
12. Мкртчян Р.С. Биологические особенности луковой стеблевой нематоды // Биол. журн. Армении. 2003. Т. 55, № 1/2. С. 93–97.
13. Мкртчян Р.С. Паразитические стеблевые нематоды растений в Армянской ССР. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1988. 98 с. На арм. яз.
14. Погосян Э.Е. Стеблевая нематода картофеля и борьба с ней. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1956. 49 с. На арм. яз.
15. Погосян Э.Е. Вредные нематоды растений и борьба с ними. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1974. 91 с.
16. Погосян Э.Е., Карапетян Д.А. Галловые нематоды в оранжереях г. Еревана // Биол. журн. Армении. 1966. Т. 19, № 2. С. 85–95.

НЕМАТОДЫ ЖВАЧНЫХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ

Д.Н. КУЗНЕЦОВ¹, Г. ДАНЗАН², М. БАТЧИМЕГ²,
А.В. ХРУСТАЛЕВ³

Нематоды доминируют в фауне паразитических червей жвачных Монголии. Из 108 видов гельминтов, зарегистрированных у домашних и диких жвачных в Монголии, 89 видов относятся к классу Nematoda (Sharhuu, Sharkhuu, 2004). Между дикими и домашними жвачными происходит довольно интенсивный обмен гельминтами, что связано с использованием общих пастбищ. Наиболее выражен такой обмен у филогенетически близких хозяев. Так, высокая степень общности гельминтов была отмечена у овцы, козы и монгольского дзерена (Sharhuu, Sharkhuu, 2004). Гельминтозы у «новых» видов хозяев могут протекать тяжелее, а в ряде случаев принимают характер эпизоотии (Шарху, 1986; Говорка и др., 1988).

В публикациях, посвященных гельминтофауне жвачных Монголии, отмечается необходимость дальнейших исследований и дополнения имеющихся данных (Данзан, 1978; Шарху, 1986; Sharhuu, Sharkhuu, 2004). Целью нашей работы было изучение фауны нематод сычуга и тонкого кишечника овец, коз, крупного рогатого скота и дзерена в степной зоне Восточной Монголии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Гельминтологический материал был собран на территории Сухэба-торского аймака, в районе поселка Туменцогт (47°40' с.ш., 112°24' в.д.) и местности Баян-Хан (47°34' с.ш., 112°57' в.д.). Сбор материала проводился ежегодно с 2006 по 2008 г. в июне-июле, а в 2007 и 2008 гг. – также и в октябре. Методом полного гельминтологического вскрытия были исследованы сычуги и тонкие кишечника 45 овец в возрасте от 3 мес. до 6 лет, 30 коз в возрасте 3–6 лет, 6 коров в возрасте 2–8 лет, 23 монгольских дзеренов 1–6 лет.

Таксономическую принадлежность нематод определяли по комплексу морфологических признаков с использованием данных, представленных в определителе В.М. Ивашкина и др. (1989), а также в статье J. Drozd (1995). До вида были определены только самцы, т.к. точная дифференциация самок для большинства обнаруженных видов нематод невозможна.

¹ Центр паразитологии ИПЭЭ РАН.

² Монгольский государственный университет образования.

³ Всероссийский институт гельминтологии им. К.И. Скрыбина.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У всех видов исследованных жвачных зарегистрированы нематоды *Orloffia* (= *Ostertagia*) *bisonis* (в том числе минорный морф этого вида – *O. kasakhstanica*), *Marshallagia mongolica*, *Trichostrongylus colubriformis*, *T. probolurus*. В большинстве случаев имела место смешанная инвазия всеми перечисленными видами. Преобладали у всех видов жвачных нематоды *O. bisonis*, самцов этого вида обнаруживали обычно в количестве от нескольких десятков до нескольких сотен на одно животное. У некоторых коз были также зарегистрированы более двухсот самцов *T. probolurus*. Количество обнаруженных самцов других видов насчитывало от единиц до нескольких десятков. Наиболее высокая интенсивность инвазии отмечена у животных в возрасте 3–4 лет. В осенний период отмечена тенденция к снижению интенсивности инвазии: в октябре 2007 г. при исследовании 6 овец обнаружили от 24 до 150 экз. нематод, в октябре 2008 г. при исследовании того же количества овец нематоды (10 экз.) были найдены лишь у одной.

У овец также были обнаружены *Nematodirus dogieli*, у коз – *N. oiratianus*, у дзерена *N. archari* и *N. andreevi*. В местности Баян-Хан у коз и овец, содержащихся в одном стаде, были также найдены единичные экземпляры *Parabronema skrjabini*. Эта нематода развивается с участием промежуточного хозяина – зоофильной мухи *Lyperosia titillans* (южная коровья жигалка) (Карабаев, 1957; Гагарин, 1963; Ивашкин и др., 1989). Стадо в Баян-Хане расположено обособленно, вдали от других участков выпаса домашних жвачных. Возможно, это и является причиной изолированности обнаруженного нами очага парабронемоза. Другая причина, очевидно, – присутствие в этом смешанном стаде нескольких верблюдов: по литературным данным верблюды бывают чрезвычайно сильно заражены парабронемами – более 10 тыс. экземпляров на одно животное (Карабаев, 1957).

Следует отметить, что в литературе упоминается об обнаружении у жвачных Монголии нематоды *Orloffia* (= *Ostertagia*) *dahurica* (Данзан, 1978; Шарху, 1986; Sharhuu, Sharkhuu, 2004). J. Drozd (1995) числит *O. dahurica* в роде *Orloffia* в качестве самостоятельного вида наряду с *O. bisonis*. При просмотре фактического материала и сравнительном анализе описаний *O. dahurica* и *O. bisonis*, сделанных разными авторами (Диков, 1961, Карамендин, 1967; Ивашкин и др., 1989; Lichtenfels, Pilitt, 1991), мы пришли к выводу, что *O. dahurica* – не самостоятельный вид, а более крупная разновидность *O. bisonis*. Это наблюдение было подтверждено результатами изучения участков ITS-2 рибосомальной ДНК (Кузнецов, Кузнецова, 2008).

Г. Шарху (1986) приводит списки доминирующих (постоянно встречающихся) видов гельминтов для каждого из видов жвачных Монголии. По результатам наших исследований мы считаем необходимым отнести к доминирующим видам у овец и коз также *O. bisonis*.

В литературе не упоминается об обнаружении у дзерена *Nematodirus archari* и *N. andreevi*. Таким образом, монгольский дзерен (*Procapra gutturosa*) установлен нами как новый хозяин для этих двух видов нематодирусов.

Высокая степень общности таксономического состава нематод дзерена и домашних жвачных, установленная в ходе нашего исследования, может указывать на серьезное антропогенное влияние на популяцию дзерена.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 09-04-90201, 08-04-00191, 08-04-00209 и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ НШ-5410.2008.4.

За большую организационную помощь авторы благодарят руководство Совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ.

Литература

- Гагарин В.Г. Гельминтозы овец Киргизии. Фрунзе: Изд-во АН КиргССР, 1963. С. 373–374.
- Говорка Я., Маклакова Л.П., Митух Я. и др. Гельминты диких копытных Восточной Европы. М.: Наука, 1988. 208 с.
- Данзан Г. Гельминты диких млекопитающих Монгольской Народной Республики: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1978. 42 с.
- Диков Г.И. К изучению трихостронгилиды овец *Ostertagiella dahurica* (Orloff, Belowa et Gnedina, 1931) // Helminthologia. 1961. Т. 3. С. 85–89.
- Ивашкин В.М., Орипов А.О., Сонин М.Д. Определитель гельминтов мелкого рогатого скота. М.: Наука, 1989. 255 с.
- Карабаев Д.К. Парабронемоз овец в Бетпак-Дале // Труды Института ветеринарии Казахского филиала ВАСХНИЛ. Алма-Ата: Казах. гос. изд-во, 1957. С. 459–472.
- Карамендин О.С. Морфология и систематика некоторых трихостронгилид // Тр. Ин-та зоологии АН КазССР. 1967. Т. 27. С. 169–181.
- Кузнецов Д.Н., Кузнецова Н.А. Результаты исследования участков ITS-2 рибосомальной ДНК нематод рода *Orloffia* (Ostertagiinae) // Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. о-ва при РАН. СПб., 2008. С. 101–102.
- Шарху Г. Гельминты домашних и диких жвачных животных и разработка мероприятий по борьбе с основными гельминтозами в Монгольской Народной Республике: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1986. 51 с.
- Drozd J. Polymorphism in the Ostertagiinae Lopez-Neyra, 1947 and comments on the systematics of these nematodes // Syst. Parasitol. 1995. Vol. 32, N 2. P. 91–99.
- Lichtenfels J.R., Pilit P.A. A redescription of *Ostertagia bisonis* (Nematoda: Trichostrongyloidea) and a key to species of Ostertagiinae with a tapering lateral synlophe from domestic ruminants in North America // J. Helminthol. Soc. Wash. 1991. Vol. 58, N 2. P. 231–244.
- Sharhoo G., Sharkhoo T. The helminth fauna of wild and domestic ruminants in Mongolia – a review // Europ. J. Wildlife. Res. 2004. Vol. 50. P. 150–156.

ГЕЛЬМИНТЫ КОПЫТНЫХ В БИОЦЕНОЗАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПОДМОСКОВЬЯ

Л.П. МАКЛАКОВА¹

Дикие копытные играют существенную роль в хозяйстве как источник деликатесной продукции и охотничьи трофеи. В связи с этим встает необходимость изучения экологических особенностей животных и факторов, влияющих на их численность и состояние популяций. Одним из них являются гельминтозы. Гельминты наносят ощутимый вред, становясь причиной снижения численности и ослабления популяции животных (Федоров, 1960; Рыковский, 1980; Егоров 1994; Стародынова 1974; 1979, и др.).

Формирование фауны гельминтов копытных тесным образом связано с экологией хозяев (промежуточных и дефинитивных). Для понимания закономерностей распространения гельминтоза необходимы знания взаимоотношений популяции гельминтов и хозяев, механизмов воздействия гельминтов на хозяев. Это позволяет дать оценку размеров ущербов, наносимых паразитами. Последние складываются из потери массы тела, отставания в развитии, снижения рождаемости, потери трофейных качеств и порой полной утилизации туши. Особенно тяжело сказываются гельминтозы на молодняке. Наибольший ущерб терпят хозяйства интенсивного типа, где численность животных завышена искусственным путем до «критического уровня». В таких хозяйствах животные оказываются скученными на ограниченной территории и это увеличивает возможность заражения гельминтами и, как следствие, приводит к возникновению эпизоотий. При этом отход животных может достигать 40–60% (Siefke, 1965; Приедитис, 1979). По мере роста численности диких копытных (за счет охраны, подкормки, акклиматизации и т.д.) происходит трансформация фауны гельминтов. В биоценозы ввозятся новые для данной территории виды, которые адаптируются к аборигенным хозяевам. Так, в Национальный парк «Завидово» вместе с пятнистым оленем была завезена нематода *Ashworthius sidemi*, которая стала обнаруживаться через несколько лет у лося. При этом у взрослых животных нематода не вызывает серьезных отклонений, а у телят – клинические проявления настолько тяжелые, что порой приводят к смерти (Стародынова, 1974). Завозимые животные приобретают аборигенных видов гельминтов. Обязательный паразит лося трематода *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* адаптировалась к паразитированию в организме марала и пятнистого оленя (Стародынова, 1974). Стабилизация численности хозяев ведет к уменьшению инвазированности животных (Говорка и др., 1988).

¹ Центр паразитологии ИПЭЭ РАН.

Степень поражения отдельными видами гельминтов зависит в большой степени от биологических особенностей паразита и хозяев (Гагарин, Назарова, 1965, 1965а; Говорка и др., 1988; Назарова 1967; Рыковский 1957, 1959, 1975, и др.).

Разработка и проведение мероприятий по снижению зараженности животных становится неотъемлемой частью в комплексе охотхозяйственных мероприятий, которые должны основываться на детальном изучении биологических особенностей паразита и хозяина, обеспечивающих их контакт во внешней среде, с целью поиска возможностей ограничения или прерывания его.

Одним из важнейших факторов в разработке профилактических мероприятий является гельминтологическая оценка типов угодий по степени опасности заражения животных тем или иным гельминтом. Наиболее надежным показателем приуроченности гельминта к той или иной станции оказывается численность и зараженность промежуточных хозяев (в случае, если речь идет о гетероксенных паразитах, например, фасциолидах, дикроцелиидах, протостронгилидах) или обнаружении в данном типе угодий личинок гельминта (если речь идет о моноксенных паразитах, например, трихостронгилидах). В любом случае опасность заражения животных представляет тот тип угодий, где имеется совокупность факторов, способных обеспечить паразиту полный цикл развития от яйца до имаго. Эти факторы включают в себя состав почв, их кислотность, состав растительности, степень увлажнения и освещенности, состав фауны беспозвоночных и позвоночных и многое другое. Важно понимать и систему хозяйинно-паразитных отношений, особенно поведенческого характера. В процессе эволюции у гельминтов выработались определенные адаптационные механизмы, обеспечивающие им выживание во внешней среде и попадания инвазионного начала в организм дефинитивного хозяина. При этом у одних видов гельминтов личинки способны самостоятельно попасть туда, где вероятен контакт с определенным хозяином для данной стадии развития, у других в организме промежуточного хозяина личинка находит защиту и среду для роста и развития. По механизму попадания в организм хозяина гельминтов можно разделить на пять групп (Маклакова, Рыковский, 2002).

1. Инвазионные личинки неподвижны и находятся на поверхности почвы. У представителей этой группы во внешнюю среду инвазионное начало поступает, находясь внутри яйца с толстой плотной оболочкой, защищающей его. В яйце происходит развитие личинки, которая, не теряя жизнеспособности, может сохраняться до года и более. К этой группе относятся трихоцефалиды, аскариды, тенииды и др. Заражение хозяина происходит перорально (Гинецинская, Добровольский, 1978). Как правило, дикие копытные в естественных условиях этой группой не бывают сильно инвазированы. Зато при вольерном содержании для циркуляции этой группы создаются идеальные условия. Такие гельминтозы, как трихоцефалез, становятся одними из основных факторов, определяющих успех разведения животных (Скрябин и др., 1957; Рыковский, 1970; Маклакова, Рыковский, 2002).

2. Инвазионные личинки могут самостоятельно (трихостронгилиды) или с помощью другого организма добраться до кормового яруса хозяина (протостронгилиды). Представители этой группы способны поражать широкий круг хозяев различных классов.

Трихостронгилидозы зачастую протекают субклинически, но они вызывают выраженные катарально-воспалительные явления и приводят к потере веса до 20–60% (Жидков, 1977; Holmes, 1985, и др.). В местах внедрения остертагий и спикулоптерагий образуются узелки (Трач, 1965). У лосей, интенсивно зараженных остертагиями и спикулоптерагиями отмечаются гиперемии слизистых, а в местах массовых внедрений паразитов – изъязвления слизистой сычуга (собственные наблюдения). Среди трихостронгилид гемонхи, нематодыры (Жариков, Егоров, 1977) и ашвортии (Овчаренко, 1968) известны как гематофаги. Эти данные свидетельствуют о высокой патогенности трихостронгилид для диких копытных, которые могут стать причиной гибели зверя. У лося встречаются массовые поражения трихостронгилидами (одновременно остертагиями, спикулоптерагиями, нематодиреллами) – сотни тысяч экземпляров у одного животного (Стародынова, 1974, 1979).

Трихостронгилиды – моноксенные паразиты. От яйца до инвазионной личинки они развиваются как свободноживущие организмы. Паразитируют IV и V стадии развития. Во внешней среде они развиваются по трем типам.

1. Открытому, или стронгилидному (pp. *Ostertagia*, *Spiculoptera*, *Teladorsagia*, *Trichostrongilus*, *Cooperia*, *Rinadia*, *Ashworthius*, *Haemonchus*, *Skrjabinagia*). У этих родов во внешнюю среду яйца попадают на ранних стадиях дробления (Егоров, 1963). В яйце формируется личинка I стадии, которая выходит из оболочки яйца, питается, линяет, достигает инвазионной стадии и ведет свободный образ жизни (Levine, Mansfiels, Todd, 1977). На развитие во внешней среде влияют температура и влажность (Трач, 1958, 1959, 1971, и др.). Переменные температуры задерживают развитие личинок (Zadura, 1960; Salith, Grainger, 1982), а резкое понижение ее вызывает у личинок шок (Scolombe, Owen, Whitlock, 1970). Замораживание при $t^{\circ} - 2^{\circ} - 10^{\circ}$ приводит к гибели личинок (Трач, 1958), при погружении в воду яиц развитие личинок внутри них задерживается (Костяев, 1971; Ahluwalia, 1975).

Развитие разных видов трихостронгилид в природных условиях происходит в среднем за 1,5–2,5 месяца в зависимости от сезона года, а скорость их развития прямо пропорциональна температуре (Орипов, 1983; Овчаренко, 1968). При недостатке влаги личинки впадают в шок вплоть до увлажнения. *O. antipini* и *S. dagestanica* (= *Mazamostrongilus dagestanica*) в природных условиях развиваются при температуре $+9^{\circ}$ – за 45, при 12° – за 15–20, при 20° – за 10 суток (в июле). У большинства трихостронгилид, развивающихся по этому типу, сроки развития совпадают (Трач, 1958, 1969). В воде личинки I и II стадий выживают до 4, инвазионные – свыше 180, а в природных условиях среднего Прииртышья – до 400 суток (Жидков, 1965). На выживание личинок трихостронгилид в естественных условиях большое влияние оказывают сезонные явления. Их развитие начинается с наступлением устойчивого тепла в мае. Наиболее благоприятны для них – конец лета – начало осени. Летние личинки более устойчивы к высыханию (Жидков, 1964, 1965). Личинки, попавшие в лесные угодья в середине осени, обычно не достигают инвазионной стадии и погибают зимой.

Выживание личинок зависит от условий того типа угодий, куда они попадают. Так, *S. dagestanica* и *O. antipini* лучше сохраняются в затененных стациях (смешанных молодняках, ольшаниках) с развитым покровом, а также в сосновых лесах с густым травостоем.

1. По полуоткрытому типу развиваются представители р. *Marshallagia*. Во внешнюю среду яйца попадают на стадии 32–64 бластомеров и на 2–3-е сутки в них развивается личинка I стадии, которая линяет (Орипов, 1980, 1983). Из яйца выходит личинка II стадии, которая питается, растет и превращается в инвазионную.

2. По полузакрытому типу, или амидостомному, развиваются представители родов *Nematodirus*, *Nematodirella*, у которых развитие инвазионной стадии происходит внутри яйца, а личинка выходит из него в чехлике. Эти личинки хорошо сохраняются в фекалиях. Пороговая температура развития их +31°, при +40° развитие прекращается (Орипов, 1983). Несегментированные яйца нематодирусов устойчивы к неблагоприятным условиям среды и способны переносить полярные зимы, но яйца со сформировавшимися личинками сохраняются до 25 дней при высушивании. Максимальный срок выживания нематодирусов на пастбищах Украины – до 18 месяцев (Трач, 1963).

Личинкам трихостронгилид свойственны активные вертикальные и горизонтальные миграции (Некипелова, 1958; Пустовой, 1977; Семенова, 1984, и др.). Именно вертикальные миграции личинок обеспечивают им попадание в кормовые биотопы хозяев и, следовательно, в организм дефинитивных хозяев – диких копытных. Во влажных фекалиях и в почве они располагаются во внешних слоях, а при обильном смачивании (во время осадков) покидают фекалии. Распределение личинок на горизонтальной поверхности различно в зависимости от типа угодий. Так, на пойменном лугу они обнаруживаются в радиусе 30 см через 30 суток, в смешанном лесу – в радиусе 20 см, в болотистом ольшанике – в радиусе 10 см от фекалий. В дождливый период во всех стадиях они распределяются равномерно – в радиусе 10 см. Горизонтальным миграциям инвазионных личинок способствуют дожди, росы, ветра, степень покрытия травянистыми растениями. При ветре в стадиях с плотным покровом личинки, находящиеся на растениях, могут переползть с одного из них на другое (Семенова, 1984; Говорка и др., 1988). По горизонтальной поверхности распространение личинок возможно и механическим путем – на копытах скота, жуками, муравьями и мухами (Top et al., 1971; Skinner, Todd, 1980; Семенова, 1984; Говорка и др., 1988).

Способности к вертикальным миграциям у личинок трихостронгилид более выражены, чем горизонтальные. Личинки *S. alcis* и *O. antipini* наиболее активны в пресной воде с pH 5,8–6,6. При этом они поднимаются к поверхностной пленке, стараясь ее преодолеть. Наиболее интенсивно миграция личинок происходит при умеренном освещении. В естественных условиях Белоруссии миграция личинок меняется в течение суток, что определяется степенью влажности и микроклиматом растительным составом биоценозов. Наибольшее их количество обнаруживается на кустистых растениях с большой площадью листовой поверхности, значительно меньше – на злаковых и осоковых, совсем мало – на ядовитом чистотеле и полыни. При этом если личинки заползают на ядовитые растения, то вскоре погибают (Семенова, 1984). Скорость движения личинок зависит от вида нематоды, строения наружных покровов растений. По слабо опушенным растениям личинки *S. dagestanica* и *O. antipini* продвигаются по ложбинкам, а по сильно опушенным – между бугорками и ложбинками (Семенова, 1984).

В лесных биоценозах наиболее высоко личинки поднимаются на растения в заболоченных типах леса с густым травостоем (до 80–107 см) при благоприятной влажности (Семенова, 1984; Говорка и др., 1988). В луговых стациях при высыхании личинки впадают в состояние покоя, а при увлажнении вновь начинают продвигаться (Некипелова, 1958). Наиболее активны личинки в утренние и вечерние часы, т.е. в период повышенной влажности. При этом их продвижению по растениям способствует капиллярная влага, при высыхании которой личинки спускаются вниз. При высыхании поверхности почвы личинки мигрируют вглубь на 29–35 см со скоростью 4–5 см за сутки (Некипелова, 1958, и др.). В условиях биоценозов слой песчаной почвы в 25 см личинки преодолевают за 30 суток. Обладая термотаксисом, при увлажнении почвы личинки поднимаются на поверхность.

В биоценозах их можно обнаружить на крапиве, таволге, сныти и других видах на высоте от 40–60 см до 2 м в утренние и вечерние часы, т.е. в кормовых биотопах копытных. Таким образом, у паразитов и хозяев совпадают биологические часы, что способствует попаданию инвазионного начала к хозяину для завершения развития.

В организме хозяина инвазионные личинки дважды линяют и становятся половозрелыми: через 17–20 суток – у трихостронгилов; 11–40 – у кооперий и остертагий; 23–27 – у маршаллагий; 10–30 – у нематодирелл; 12–36 – у нематодирусов. После созревания самок кладки яиц начинаются на 1–3-и сутки (Трач, 1983). Выделение яиц у трихостронгилид разных видов склонны к сезонным адаптациям. Остертагии и нематодиреи выделяют яйца круглогодично, гемонхи – в весенне–летний период. В период ухудшения условий развития и сохранности свободноживущих форм у некоторых видов наблюдаются задержки в развитии, если попадают в организм хозяина поздней осенью – с ноября–декабря до марта–апреля (в умеренных широтах) (Трач, 1983).

К этой же экологической группе относятся гельминты, которые для попадания в организм дефинитивного хозяина используют другие организмы, например протостронгилиды, дикроцелииды и др. Личинки этой группы гельминтов не способны самостоятельно передвигаться ни горизонтально, ни вертикально. Попадая с фекалиями во внешнюю среду, они длительное время сохраняются жизнеспособными и даже могут перезимовать (Маклакова, 1981; Маклакова, Рыковский, 2002; Назарова, Пужаускас, 1981). Из фекалий выходят при сильном увлажнении. Дальнейшая судьба личинок зависит от наличия рядом промежуточного хозяина. Проползающий рядом моллюск либо заглатывает личинку, либо она оказывается в складках ноги и далее активно внедряется в ткань ее. Совершая миграцию внутри тела моллюска и дважды линяя, личинка инкапсулируется в инвазионной стадии. Внутри тела моллюска личинка сохраняется длительное время, пока не будет съедена вместе с моллюском дефинитивным хозяином. При этом в кормовой биотоп хозяина моллюск доставляет личинку на высоту до 2 м во влажную погоду, в утренние и вечерние часы, т.е. в период посещений копытными таких биотопов. Излюбленными растениями и моллюсков, и хозяев служат заросли крапивы, таволги, ивняка, зонтичных.

В случае, если речь идет о дикроцелиидах, наблюдается более сложный, как бы двухступенчатый механизм доставки инвазионного начала к хозяину.

Их яйца в биотоп попадают с фекалиями. Те из них, которых заглатывает моллюск, попадают в кишечник, где происходит вылупление мирацидия и партеногенетическое развитие материнских, а затем и дочерних спороцист. Последние выделяются из моллюска и оказываются на растениях. Здесь они поедаются муравьями. При попадании в головной отдел насекомого они вызывают его оцепенение и поедаются дефинитивным хозяином вместе с растениями (копытными, заячьими и др. животными).

К этой же экологической группе относятся и метастронгилиды – легочные нематоды кабана. Кабаны питаются олигохетами на лугах, предпочтительнее припойменных. В условиях Национального парка «Завидово» наиболее распространены олигохеты родов *Nicodrilus* (3 вида), *Lumbricus* (2 вида) и др. (редко встречающиеся). Все найденные виды могут играть роль промежуточных хозяев метастронгилид.

Заражение олигохет происходит при заглатывании яиц нематоды, которые выделяются с фекалиями кабанов. Внутри яйца находится личинка I стадии развития. В пищевод и желудок червей личинки выходят из яйца и приступают к дальнейшему развитию, становясь инвазионной через 10–12 дней. В организме червя личинки могут сохраняться по несколько лет (Tarzynski, 1956, и др.). В олигохетах происходит накопление личинок, о чем свидетельствуют находки на разных стадиях развития (собственные наблюдения).

Кабан заражается метастронгилидами в пойменно-луговых стациях весной (после зимовки) и осенью (перед зимовкой), когда олигохеты становятся для него основным источником белковой пищи. Экстенсивность инвазии (ЭИ) повышается во влажные годы и доходит у взрослых животных до 50%, у поросят – до 90–100% (Стародынова, 1974, 1979; Егоров, 1994). Следует учесть, что у взрослых животных метастронгилезная инвазия может проходить бессимптомно и не наносить серьезного вреда. Поросята же тяжело страдают от нее. У них развивается хроническая гнойная пневмония вплоть до полной закупорки нематодами дыхательных путей. Они сильно кашляют, отстают в весе и развитии, происходит задержка линьки, слабеют, развивается анемия, кахексия и, наконец, гибель животных. В 1977 г. в Национальном парке «Завидово» сохранность поросят не превышала 72%. Тогда ЭИ составляла 92,9%, а интенсивность инвазии (ИИ) – 381–9353 экз. на одно животное. С 1993 г. (после введения в хозяйстве регулярных дегельминтизаций) ЭИ поросят снизилась до 81–83%, а ИИ – до 256–269 экз., сохранность их повысилась до 89% (Стародынова, 1974; Егоров, 1994). Исследования показали, что в естественных условиях ИИ олигохет не превышают 3–5 экз., при плотности кабанов в пределах 10–12 экз. на 1000 га. При превышении плотности кабана повышается ИИ олигохет. Так, в 1986 г., когда плотность кабанов была предельно высокой, ИИ олигохет достигала 43 экз. в одном черве. Инвазированные метастронгилами черви становятся вялыми, мало подвижными, что делает их более доступными для кабанов.

Плотность популяций олигохет на 1 кв. м – величина непостоянная. Она изменяется по сезонам и годам. При благоприятных метеоусловиях весной она меньше, к осени – повышается примерно в 2 раза. Весной численность обеспечивается числом перезимовавших особей, а осенью – за счет размножения в течение лета. Ранняя весна и засушливое лето неблагоприятно ска-

зывается на численности олигохет: она либо остается на весеннем уровне, либо незначительно повышается, либо даже снижается. Несомненно, что численность олигохет зависит от состава почв (наиболее подходят супесчаные, суглинистые и слегка торфянистые, периодически обогащаемые органическими веществами – навозом домашнего скота, иловыми наносами в период паводков). Немаловажное значение имеет антропогенный фактор: численность кабанов, выпас скота, сенокосение. В последние годы наряду с уменьшением численности кабанов, резким сокращением поголовья скота, прекращением сенокосения, изменениями климатических условий привели к снижению численности олигохет на лугах и посещаемости их кабанями. Луга начали зарастать. Часть этих территорий стали использовать олени, которые здесь находят корм, укрытия и площадки для турнирных боев в период гона (в осенний период), чем вытесняют отсюда кабанов (собственные наблюдения). Это вызывает опасения распространения здесь трихостронгилидозов. На пониженных участках этих типов угодий нередко встречаются промежуточные хозяева фасциолы, что может привести к распространению фасциолеза.

На основе изучения закономерностей циркуляции метастронгилезной инвазии была создана математическая модель (Маклакова и др., 1994). В нее были введены данные по численности и зараженности гельминтами кабанов и олигохет, составу почв, погодным условиям года (наиболее благоприятны – многоснежные зимы, теплая, дружная весна, влажное теплое лето, продолжительная осень с умеренными осадками), продолжительности питания кабанов на лугах (время контакта дефинитивного хозяина с инвазионным началом в сутках), абиотическим факторам среды. Проведен корреляционный анализ исследуемых признаков, а затем расчет регрессионных моделей, в которых оценивали связь исследуемых факторов с независимой переменной. Полученные данные выявили наибольшую значимость зависимости ИИ метастронгилидами кабанов от ЭИ и средней плотности олигохет на 1 кв. м, а также времени контакта кабанов с инвазионным началом в олигохетах. Тяжесть метастронгилезной инвазии определяется параметрами поступившей в организм кабанов инвазии, что важно учитывать при создании имитационной модели.

Использование модели в разных хозяйствах показало, что наиболее достоверные результаты получены в регионах, где численность кабана не превышает 7–8 экз. на 1000 га. Там, где этот показатель выше, использование модели дает заниженные результаты и зараженность зверей, в первую очередь молодняка, оказывается выше прогнозируемой (отклонение результатов от прогноза не превышает 15–20%), что позволяет вносить коррективы в случаях антропогенного воздействия на процесс циркуляции метастронгилид. Окончательная модель имеет следующий вид: $Y = -131,2 + 4,94 X_1 - 42,7 X_2 + 3,1 X_3 + 42,9 X_4$. Эта модель апробирована на территории Белоруссии, рекомендована и принята для использования в охотничьих хозяйствах, где показала свою значимость (Маклакова, Рыковский, Перевертин, 1997).

3. К третьей экологической группе относятся гельминты, циркуляция которых связана с водной средой (фасциолиды – *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* и *Fasciola hepatica*).

Обе эти трематоды развиваются по фасциолидному типу.

Парафасциолопсис вызывает глубокие патологические изменения в печени хозяина и может угрожать жизни животного (Шалдыбин, 1950; Рыковский, 1957, 1959; Казлаускас, Шлейкус, 1962, и др.). При этом утолщаются стенки желчных ходов и их затвердение. Толщина стенок желчных ходов становится до 5 мм, желтоватого цвета. Затем происходит закупорка ходов, их растяжение с образованием полостей, заполненных паразитами, их яйцами и продуктами жизнедеятельности, а также продуктами распада тканей, вокруг полости образуется соединительнотканная капсула размером до 50 мм. При интенсивном поражении таких капсул бывает свыше 10 при наличии многочисленных мелких образований (Рыковский, 1975, и др.). В литературе описаны случаи гибели лосей (Казлаускас, Шлейкус, 1962) и маралов (Макарова, 1971) при интенсивной инвазии. Анализ вскрытия животных показал, что заражение телят не носит массового характера в отличие от взрослых животных. Ареал распространения парафасциолопсоза охватывает всю лесную зону Европы. Численность *P. fasciolaemorpha* в природе непостоянна и зависит от многих факторов: характеристики угодий, благоприятствующей или препятствующей циркуляции инвазии, численности промежуточных и дефинитивных хозяев, погодных условий года. В зависимости от действия этих факторов зараженность лосей колеблется от 0 до 100% при ИИ от единиц до десятков тысяч трематод у одного животного. Максимальное заражение одного лося составило 27 500 экз. (Литвинов, 1974).

Яйца трематоды во внешнюю среду выделяются с фекалиями хозяина. Внутри яйца в течение 32–40 дней при температуре +22 – +24° развивается мирацидий. Срок развития мирацидия зависит от температуры и может варьировать от 30 до 100 дней. Мирацидии, вышедшие из яйца внутри фекалий, погибают. Мирацидий, вышедший в воду активно плавает в течение 8–10 часов, после чего наступает период покоя. Не внедрившийся в моллюска мирацидий, погибает через 22–24 часа после выхода из яйца. В моллюска мирацидий проникает активно, но к дальнейшему развитию приступают только те, которые внедрились в мантийную полость или кишечник, остальные погибают (Wisniewski, 1937). Внутри моллюска образуются сначала материнские, а затем – дочерние редии, в которых формируются церкарии. Первые церкарии покидают моллюска через 4 месяца после внедрения в него мирацидия. Инцистирование церкарий под поверхностной пленкой воды или на водных растениях происходит через 15–20 минут. Церкарий превращается в адолескарий, принимающий вид «шляпки». Срок развития паразита от яйца до адолескария – 150–160 дней (Рыковский, 1975).

Развитие паразита происходит с участием роговой катушки – *Planorbarius corneus*.

Изучение особенностей циркуляции парафасциолопсозной инвазии в условиях средней полосы на территории Национального парка «Завидово», расположенном на равнинной поверхности с большим количеством рек, ручьев, стариц, заболоченных водоемов, с медленным течением и с хорошо развитой растительностью (протяженность рек составляет 200 км, по данным А.Н. Егорова, 1994) роговая катушка распространена широко. Катушки заселяют эвтрофные водоемы, где имеется богатая растительность и доминируют нимфейные и рдесты, а глубина составляет не менее 1 м. Распространение катушки носит очаговый характер. Она не встречается в водоемах,

где РН воды составляет выше 7,2, т.е. в водоемах с повышенной кислотностью. Роговая катушка – приверженец глубоководных водоемов. Она очень чувствительна к пересыханию. Но при весеннем разливе рек или ручьев на пониженных участках леса в углублениях почвы образуются небольшие временные водоемы, в которых продолжительное время могут оставаться попавшие сюда катушки. Численность катушек в местах привычного обитания в благоприятные по метеоусловиям годы может составлять от 20–25 до 50 экз. на 1 кв. м. Весной она уменьшается, к осени – увеличивается.

В процессе многолетних наблюдений было замечено, что по каким-то причинам в некоторые годы в водоемах появляется большое количество малощетинковых олигохет р. *Chaetogaster*, которые облепляют моллюска, заползают в мантийную полость. В эти годы зараженность моллюсков значительно снижается, а порой вообще не наблюдается. Есть предположение, что олигохеты перехватывают мирацидиев, подплывающих к моллюскам и элиминируют их. Причин массового появления олигохет пока не выявлено, но замечено, что их всегда больше в достаточно мелких, хорошо прогреваемых, водоемах. В Ивановском водохранилище такое явление также замечено, но здесь столь огромное количество олигохет ни разу не наблюдалось (собственные наблюдения).

В организм окончательного хозяина паразит попадает при водопое (Говорка и др., 1988; Маклакова, Рыковский, 2008, и др.) в течение всего теплого периода года и развивается в нем за 30–35 дней.

Выход церкарий из моллюска и их инцистирование наиболее интенсивно происходит в утренние и вечерние часы (с 6 до 12 и с 16 до 24 часов), что является адаптацией к контакту с хозяевами, посещающими водопой в этот же период (Судариков, Карманов, 1980).

Весной зараженность моллюсков церкариями парафасциолопсиса держится в пределах 5–8%, к осени – увеличивается порой до 20% (1993 г., район р. Инюха, октябрь). Есть основание полагать, что заражение моллюсков происходит в течение всего теплого периода года. Инвазия моллюсков парафасциолой, вероятно, их ослабляет, что приводит к большому отходу в зимний период.

Водоемы, особенно в жаркое лето, активно посещают копытные, которые здесь находят водопой и спасение от назойливых кровососов. Самый водолюбивый лось практически постоянно держится у водоемов. Этим, вероятно, объясняется его наиболее сильная зараженность трематодой. Посещают водоемы, хотя и в меньшей степени, марал и пятнистый олень. Данные вскрытий оленьих показывают, что в засушливые годы зараженность их парафасциолопсисом выше в разы, чем во влажные годы. При этом по показателям ЭИ и ИИ лось среди оленьих постоянно лидирует.

Анализ сказанного показывает, что парафасциолопсоз на территории Национального парка широко распространен у всех оленьих и вызывает серьезные патологии у животных. Наличие большого количества эвтрофных водоемов создает на этой территории хорошие условия для широкого распространения роговой катушки, а заселенность территории дефинитивными хозяевами с высокой плотностью популяций способствуют успешной циркуляции парафасциолопсиса. Наиболее интенсивно заражение протекает в засушливый период, когда наблюдается тесная связь оленьих с водоемами

и скопление животных вокруг них. На территории Национального парка «Завидово» парафасциолопозная инвазия отличается очаговым характером в связи с выраженной концентрацией копытных у гельминтоопасных водоемов, которых здесь много.

Если парафасциолопозная инвазия возрастает в засушливые годы, то во влажные на первый план выступает фасциолезная инвазия. Трематода *F. hepatica* развивается с участием промежуточного хозяина – малого прудовика (*Lymnaea truncatula*), который по территории парка распространен диффузно и обитает в мелких, часто пересыхающих водоемах, на влажных лугах, в прибрежной полосе, на истоптанном скотом мелководье. В прежние годы, когда на территории парка размещалось большое количество скотных дворов и частного скота, заражение фасциолезом диких копытных наблюдалось часто. Так, в 1993 г. фасциолой были заражены – пятнистый олень – на 54,4%, кабан – на 13,8%, марал – на 11,7% при ИИ (соответственно) – 11,4, 10,5%; 8,7 экз. Течение инвазии у каждого вида животных имеет свои особенности. У кабанов наступают глубокие изменения в печени и желчных протоках при ИИ 5–6 экз. У пятнистого оленя трематода впервые на территории парка стала регистрироваться с 1978 г. и неизбежно возрастала с ростом численности копытных. В 1984 г. она достигла уже 40–55,5% и держалась в этих пределах до сокращения численности скота в угодьях. У марала динамика зараженности развивалась параллельно с оленем, но ЭИ установилась ниже – 30,7%. Рост ЭИ фасциолой четко возрастает с ростом численности зверей в угодьях.

Исследования пастбищных территорий парка позволили выявить ряд стойких очагов фасциолеза. Это луговые станции, на которых днем выпасается скот, а в ночное время – дикие копытные. Почвы заселенных моллюсками пастбищ представлены суглинками, супесями, иногда слабо оторфяниные супеси и суглинки с РН от 5,5 до 7,5, но чаще – 6,0–6,5. Как правило, хорошо развит дерновый слой, покров – злаково-осоково-разнотравный. На таких пастбищах отмечается либо близкое стояние грунтовых вод, либо имеются понижения, слегка заболоченные, плохо пересыхающие участки, либо имеются водные источники (мелиоративные каналы, болотца, ручьи, речки), обеспечивающие влажность почвы. Сбор и последующие вскрытия моллюсков показали высокую зараженность их партенитами фасциолы. Весной зараженность моллюсков (в среднем по хозяйству) не превышала 0,83–1,5%, при численности моллюска 20–25 экз., осенью – повышалась до 2,62%–18,3% при численности 25–250 экз. на 1 кв. м.

Численность и зараженность моллюсков повышаются во влажные годы и сокращаются в засушливые. При пересыхании станций обитания моллюски зарываются в ил и переживают неблагоприятные условия (пересыхание, зиму), но при этом значительная их часть погибает. Инцистируются церкарии фасциолы на растениях различных видов и могут в таком состоянии сохраняться продолжительное время (их находили на высушенном сене зимой).

Весной на пастбищах с появлением первой зелени появляются и инцистированные церкарии, и инвазированные моллюски. Сюда же приходят копытные. Возникает контакт инвазионного начала и дефинитивного хозяина

и заражение последнего. Первостепенное значение при этом имеют водоотводные дренажные канавы на лугах и пастбищах, на которых животные пацуются круглые сутки. Это приводит к скоплению здесь фекалий – источника инвазионного начала.

Сокращение в угодьях количества скота и численности диких копытных стабилизировало ситуацию. В 2005 г. пятнистый олень был инвазирован на 37,2%, марал – на 13,5%, у кабанов инвазии не найдено. Это свидетельствует о том, что главным распространителем инвазии является скот, хотя и без участия последнего инвазия может циркулировать за счет диких копытных. Чтобы этого не допустить в больших масштабах, необходимо тщательно следить за численностью животных и грамотно ее регулировать.

В исследуемых очагах численность моллюска сохраняется, но зараженность заметно снизилась, в 2006–2008 гг. инвазированных фасциолой моллюсков не найдено. Учитывая численность и распределение популяций моллюска по территории парка и большую плотность популяций копытных необходимо тщательно следить за динамикой и состоянием природных очагов инвазии, чтобы принять меры для предотвращения эпизоотий среди копытных.

4. К четвертой экологической группе относятся гельминты, циркуляция которых обеспечивается экосистемой хищник – жертва.

Для диких копытных наибольший интерес имеет представитель р. *Taenia* – *T. hydatigena* (личиночная стадия – *Cysticercus tenuicollis*). К этой же группе относятся цестоды *Taeniarynchus saginatus* (larvae) и *Echinococcus granulosus* (larvae), а также нематода *Trichinella spiralis*.

Для этой группы гельминтов промежуточными хозяевами служат копытные, грызуны, приматы, человек, а плотоядные играют роль дефинитивных хозяев.

T. hydatigena – обычный паразит копытных. В Национальном парке «Завидово» личиночная стадия цестоды поражает лосей, кабанов, пятнистых оленей и маралов. По данным Егорова А.Н. (1994) ЭИ лосей колеблется от 25 до 44,4%. ИИ – с локализацией: на сальнике – 1–20; на печени – 1–4; в легких – 1 пузырь. У лосей нередко цистицерками поражено сразу несколько органов, но больше – сальник (до 66,3%). ЭИ кабанов колеблется в пределах – 15,4–32,5%, а цистицерки чаще локализуются в печени (86,5%), редко – в сердце, легком, диафрагме. ЭИ пятнистых оленей и маралов значительно ниже – 0,9–3%, а локализация – в основном на сальнике и печени (ИИ – 1–2 пузыря). Наиболее восприимчивы к цестоде – лось (до 43%) и кабан (32,5%).

Дефинитивные хозяева цестоды – волки, лисы, енотовидные и бродячие собаки, плотность которых постоянно высокая.

Taeniarynchus saginatus (larvae) наиболее часто поражает пятнистых оленей (с локализацией цистицерков в сердце, языке, жевательных мышцах с ИИ – 1–5 экз.). *Echinococcus granulosus* (larvae) – чаще поражает кабанов и редко лосей с небольшой ИИ – 1–2 пузыря.

Trichinella spiralis поражает кабанов – ЭИ – 0,29 с ИИ – 1–5 личинок, встречается у лис (15,4%), и у енотовидной собаки (7,63%) (последняя бывает нафарширована трихинеллезными личинками).

Определить степень опасности тех или иных угодий по этим гельминтозам с активно передвигающимися хозяевами затруднительно. Можно только определить места нахождения нор и медикаментозно лечить хищников (в парке эта практика применяется), тщательно следить и регулировать численность хищников, дегельминтизировать охотничьих собак перед выходом в угодья, а также соблюдать строгие методы утилизации внутренностей копытных, а также отстреливать бродячих собак.

5. К пятой экологической группе гельминтов относятся те виды, которые передаются насекомыми. Это филяриаты и онхоцерки.

На территории парка регистрируются *Onchocerca flexuosa* у маралов и пятнистых оленей и *Setaria labiato-papillosa* у лося (до 4 экз.), марала и пятнистого оленя (до 12 экз.) с локализацией в брюшной полости.

В поведении этих гельминтов (микрофилярий) отмечается выраженная суточная активность. Во время массового лета насекомых микрофилярии оказываются в периферических кровеносных сосудах, что обеспечивает им возможность попадания в организм промежуточного хозяина.

Как и для четвертой экологической группы, определить опасные угодья и повлиять на ситуацию в этой группе практически невозможно применительно к диким животным.

Подробную гельминтологическую оценку угодий территории Национального парка «Завидово» дал А.Н. Егоров (1994), который выделил здесь 18 типов охотничьих угодий с подробной характеристикой каждого по составу растительности, увлажненности, посещаемости животными разных видов и т.д.

Основываясь на его данных и проделанных собственных мониторинговых наблюдений, можно сделать следующие выводы.

1. Безопасными угодьями для копытных следует признать те, в которых невозможно прохождение гельминтом полного цикла развития. К таким угодьям можно отнести: старый суходольный сосняк, сфагновый сосняк, заболоченный лиственный лес, сфагновые болота, жердняк лиственный и хвойный. В этих типах угодий нет угрозы для заражения копытных гельминтозами. Площадь таких угодий составляет 28,9% территории.

2. К угодьям средней степени опасности относятся старые ельники, старый суходольный лес, хвойные молодняки. Площадь угодий составляет 27,1% территории парка. Это угодья с нейтральными по pH почвами, с хорошо развитым разнотравным покровом, средней полнотой средневозрастных насаждений, с преобладанием лиственных пород. Такие типы угодий пригодны для развития трихостронгилид, трихоцефалид, протостронгилид и др. видов гельминтов, т.е. для представителей первой и второй экологической группы.

3. К опасным угодьям по всем экологическим группам гельминтов можно отнести старый смешанный лес, ольшаники, лиственные молодняки, лесные и пойменные луга. Площадь этих типов угодий составляет 22,1%. В этой категории угодий большая примесь лиственных пород деревьев, богатое разнотравье, много средневозрастных низкоплотных насаждений, стабильная увлажненность почв.

Такие угодья – благоприятная среда для гельминтов и их хозяев всех уровней.

Полагаем, что в категории опасных угодий следует особо отметить водные биоценозы, в которых протекают циклы развития не только трематод копытных, но и других видов гельминтов, паразитирующих у разных групп хозяев.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 08-04-0091а.

ЛИТЕРАТУРА

- Гагарин В.Г., Назарова Н.С. Заражение лося гельминтами в Приокско–Террасном заповеднике // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1965а. Сб. 2. С. 219–230.
- Гагарин В.Г., Назарова Н.С. Результаты исследований лосей Мурманской и Ленинградской областей // Там же, 1965. С. 234–239.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. Частная паразитология. М.: Высш. шк., 1978. Ч. 1, 2.
- Говорка Я., Маклакова Л.П., Митух Я. и др. Гельминты диких копытных Восточной Европы. М.: Наука, 1988. 208 с.
- Егоров А.Н. Фауна гельминтов копытных госкомплеса «Завидово» и пути регулирования численности наиболее патогенных паразитов: Диссертация. М., 1994.
- Егоров Ю.Г. Гельминтофауна жвачных животных в Белоруссии // Борьба с потерями в животноводстве. Минск: Ураджай, 1963. С. 74–83.
- Жариков И.С., Егоров Ю.Г. Гельминтозы жвачных животных. Минск: Ураджай, 1977. 176 с.
- Жидков А.Е. Развитие доинвазионных стадий и выживание личинок некоторых стронгилят в природных условиях Омской области // Науч. тр. Омского вет. ин-та. 1964. Т. 22, № 3. С. 101–110.
- Жидков А.Е. Наблюдения по устойчивости яиц и инвазионных личинок стронгилят во внешней среде и лабораторных условиях // Там же. 1965. Т. 29, № 2. С. 54–59.
- Жидков А.Е. Влияние остертагий на продуктивность и резистентность овец // Профилактика заболеваний сельскохозяйственных и промысловых животных. Омск, 1977. С. 67–72.
- Казлаускас Ю.Ю., Шлейкис П. *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1962 у лосей Литовской ССР // Acta parasitol. Lith. 1962. Vol. 4.
- Литвинов В.Ф. Влияние парафасциолопсоза и цистицеркоза на мясную продукцию лося // Березинский заповедник. Минск: Ураджай, 1974. Вып. 4. С. 200–210.
- Макарова О.Ф. Копытные звери Завидовского заповедно-охотничьего хозяйства под Москвой в связи с многолетними интродукционными опытами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971.
- Маклакова Л.П. Легочные нематоды лося и зайца и особенности их циркуляции в условиях Подмосквья // Легочные гельминтозы жвачных животных. М.: Колос, 1981. С. 32–48.
- Маклакова Л.П., Рыковский А.С. Паразиты лося Палеарктики // Систематика и биология паразитов. М.: Наука, 2008. С. 100–115. (Тр. Центра паразитологии; Т. 45).
- Маклакова Л.П., Рыковский А.С., Перевертин К.А. Опыт моделирования циркуляции метастронгилид кабана // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М., 1997. С. 77–81. (Тр. Ин-та паразитологии РАН; Т. 41).
- Назарова Н.С. Гельминтофауна лося в Советском Союзе // Биология и промысел лося. М.: Россельхозиздат, 1967. Вып. 3. С. 288–312.
- Назарова Н.С. Влияние акклиматизации и domestikации на зараженность животных гельминтами // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М.: Наука, 1973. С. 112–116.
- Назарова Н.С., Пужаускас Р.В. Экология легочной нематоды в условиях Литвы. М., 1981. С. 48–57.
- Назарова Н.С., Стародынова А.К. Гельминты диких парнокопытных в лесах Калининской и Московской областей // Тр. Завидов. гос. науч.-опыт. заповедника. 1974. Вып. 3. С. 173–180.
- Овчаренко Д.А. Сезонная динамика и развитие *Ashwortius sidemi* (сем. Trichostrongylidae), *Oesophagostomum radiatum* и *O. venulosum* (сем. Strongylidae) пятнистого оленя // Паразитология. 1968. Т. 2, № 5. С. 470–474.

- Орипов А.О.* Маршаллагииоз овец и меры борьбы с ними в Узбекистане. Ташкент: Фан, 1980. 43 с.
- Орипов А.О.* Устойчивость яиц и личинок трихостронгилид // Ветеринария. 1983. Вып. 9. С. 39–41.
- Приедитис А.А.* Взаимосвязь веса косуль с интенсивностью инвазии гельминтами // Паразитологические исследования в Прибалтике. Рига: Зинатне, 1976. С. 155–156.
- Приедитис А.А.* Особенности заражения косуль гельминтами на воле и в вольере // Актуальные проблемы паразитологии в Прибалтике. Каунас: Гиршонис, 1982. С. 163–165.
- Пустовой Ж.Ф.* Вертикальная миграция личинок стронгилят в почве // Тр. Тадж. НИВИ. 1977. Т. 7. С. 50–61.
- Рыковский А.С.* Экологические закономерности формирования и динамики гельминтофауны лося // 9-е Совещ. по паразитол. пробл. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 216–218.
- Рыковский А.С.* К познанию гельминтофауны лося и факторов ее формирования // Тр. ГЕЛАН СССР. 1959. Т. 9. С. 253–263.
- Рыковский А.С.* К вопросу о месте и роли гельминтов в динамике биогеоценозов // Тр. IX Междунар. конгр. биологов – охотоведов. М., 1970. С. 11–14.
- Рыковский А.С.* Закономерности циркуляции паразитирующей инвазии лосей в центральных областях Европейской части СССР // Тр. ГЕЛАН СССР. 1975а. Т. 25. С. 135–145.
- Рыковский А.С.* Различные типы лесных охотничьих угодий как среда взаимозаражения гельминтами диких и домашних животных // Охотничье хозяйство в интенсивном комплексном лесном хозяйстве. Каунас: Гиршонис, 1975б. С. 168–169.
- Рыковский А.С.* Опыт гельминтологической оценки и районирования больших территорий (на примере Белорусской ССР) // Тр. ГЕЛАН СССР. 1980. Т. 30. С. 82–93.
- Семенова М.К.* О миграции инвазионных личинок трихостронгилид диких копытных в условиях Белоруссии // Гельминты сельскохозяйственных и охотничье-промысловых животных. М.: Наука, 1984. С. 111–127.
- Семенова М.К.* Динамика численности яиц трихостронгилид диких копытных и оценка угодий в отношении этих нематод // Тр. ГЕЛАН СССР. 1986. Т. 34. С. 89–96.
- Семенова М.К., Коростелева Ю.Е.* К изучению жизненного цикла *Spiculoptera alcis* (Strongylata: Trichostrongylidae) паразита диких копытных // Фауна Нечерноземья, ее охрана, воспроизведение и использование. Калинин, 1980. С. 126–131.
- Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Орлов И.В.* Основы нематодологии. М., 1957. Т. 6. С. 24, 520–536.
- Стародынова А.К.* Болезни лосей, маралов и кабанов в лесных угодьях Калининской и Московской областей // Тр. Завидов. заповед.-охот. хоз-ва. 1974. Вып. 3. С. 147–172.
- Стародынова А.К.* Причина гибели лосей // Там же. 1979. Вып. 4. С. 135–147.
- Судариков В.Е., Карманов В.Ю.* О способностях моллюсков к элиминации церкарий трематод: (Экспериментальное изучение) // Тр. ГЕЛАН СССР. 1980. Т. 30. С. 94–99.
- Трач В.Н.* Развитие и выживаемость инвазионных личинок некоторых стронгилят овец на пастбищах Украинского Полесья // 1-я Зоол. конф. БССР. Минск, 1958. С. 259–265.
- Трач В.Н.* Материалы по сезонной динамике стронгилят овец в Киевском Полесье // Вопр. экологии. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1959. Вып. 3. С. 119–131.
- Трач В.Н.* Особенности расселения стронгилят в желудочно-кишечном тракте домашних жвачных // Материалы науч. конф. ВОГ. М., 1963. Ч. 2. С. 134–135.
- Трач В.Н.* Стронгиляты крупного рогатого скота на территории Украинских Карпат и сопредельных районов // Паразиты и паразитоценозы человека и животных. Киев: Наук. думка, 1965. С. 272–278.
- Трач В.Н.* Некоторые особенности развития яиц и личинок желудочно-кишечных стронгилят домашних жвачных в степи УССР // Тез. докл. Всесоюз. конф. по природной очаговости болезней и общим вопросам паразитологии животных. Алма-Ата, 1969. С. 64–67.
- Трач В.Н.* Выживаемость инвазионных личинок стронгилят домашних животных // Гельминтологические исследования в Киргизии. Фрунзе: Илим, 1971. С. 42–43.
- Трач В.Н.* Продолжительность жизни инвазионных личинок стронгилят домашних животных в степи УССР // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1972. С. 334–336.
- Трач В.Н.* Задержка развития нематод в хозяевах и экологическая оценка этого явления // Тез. докл. науч. конф. ВОГ. М., 1983. С. 91–93.

- Федоров К.П. Биологический цикл протостронгилид и биология их промежуточных хозяев – наземных моллюсков // Исследования причин и закономерностей динамики численности зайца-беляка в Якутии. Якутск: Якут. ФАН СССР, 1960. С. 126–147.
- Шалдыбин Л.С. Материалы к эпизоотологии некоторых гельминтозов лося // Учен. зап. Горьк. пед. ин-та. 1957. Т. 19. С. 57–64.
- Ahluwalia J.S. A note on the survival of the infective larvae of *Cooperia curticei* in water under natural conditions // Ind. J. Anim. Sci. 1975. Vol. 45, N 8. P. 592–593.
- Holmes P.H. Pathogenesis of trichostrongylosis // Vet. Parasitol. 1985. Vol. 18, N 2. P. 89–101.
- Levine N.D., Mansfiels M.E., Todd R.Z. Effect of repeated desiccation on survival of infective *Cooperia pudentata* // J. Parasitol. 1977. Vol. 63, N 5. P. 956–957.
- Salith N.E., Grainger N.R. The effect of constant and changing temperatures on the development of the eggs and larvae of *Ostertagia circumcincta* // J. Therm. Biol. 1982. Vol. 7, N 1. P. 35–38.
- Siefke A. Ergebnisse neuerer Untersuchungen über Parasitenbefall von Reh und Damwild // Beitr. Jagd und Wildforsch. 1965. Bd. 4. S. 135–145.
- Skinner W.D., Todd K.S. Lateral migration of *Haemonchus contortus* larvae on pasture // Amer. J. Vet. Res. 1980. Vol. 41, N 3. P. 395–398.
- Slocombe J., Owen D., Whitlock J.H. The effect of larvae age and cold storage on the ecrysis of infective *Haemonchus contortus* cayugensis larvae // Parasitology. 1970. Vol. 61, N 2. P. 267–271.
- Tarczynski S. Robaki pasozytnicze swin i dsikow w Polsce // Wiad. parazytol. 1956. T. 2, N 5. S. 169–171.
- Top M.E., Jacobs D.E., Dunn A.M. Mechanisms for the dispersal of parasitic nematoda larvae. 1. Psydodid flies as transport host // J. Helminthol. 1971. Vol. 45, N 2/3. P. 133–137.
- Wisniewski L.W. Le cycle evolutif et la biologie de la *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont // Acad. Pol. Sci. Lett. 1937. Vol. 1. P. 6.
- Zadura J. *Paramphistomum cervi* (Schank, 1970) as the cause of a cause of serious disease in stags (*Cervus elaphus* L.) // Acta parasitol. pol. 1960. Vol. 8, fasc. 21. P. 345–349.

ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПТИЦ: МУХИ-КРОВСОСКИ (HIPPOBOSCIDAE) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

А.В. МАТЮХИН¹

Роль птиц в распространении трансмиссивных заболеваний человека и животных птичьего гриппа очевидна и требует тщательного изучения (Матюхин, Бойко, 2007, 2008). Птицы и их эктопаразиты являются важным звеном в очаговом комплексе трансмиссивных болезней вирусной, риккетсиозной и бактериальной природы (Балашов, 1982; Беклемишев, 1951, 1954; Павловский, Токаревич, 1966, Бойко и др., 1972).

Роль беспозвоночных в циркуляции арбовирусных инфекций изучается давно (Львов, Ильичев, 1979), в настоящий момент привлекает внимание многих специалистов, тем не менее, к началу III тысячелетия изучена недостаточно.

Вред мух-кровососок (Hippoboscidae) складывается из непосредственного вреда, приносимого ими хозяину, и вреда, приносимого кровососками в качестве переносчиков возбудителей болезней (Досжанов, 1980, 2003).

Большой вред овцеводству наносит овечий рунец (*Melophagus ovinus*), от которого особенно страдают ягнята (Шкабров, 1956). По данным Мединского (1978) в хозяйствах Татарстана пораженность мелофагозом достигает 100%. На годовалых овцах паразитирует от 1000 до 3700 кровососок (Домацкая, 1974).

Лошадиная кровососка (*Hippobosca equina*) паразитирует на животных в течение всего теплого времени года, а численность ее может превышать 100 особей на одно животное (Досжанов, 2003). Оленья кровососка (*Lipoptena cervi*) – основной паразит оленей. Численность этой мухи на взрослых особях животных-хозяев доходит до 1000–1200 особей (Иванов, 1974). Собачья кровососка (*Hippobosca longipennis*) – массовый паразит собачьих (*Canidae*).

Самыми массовыми представителями птичьих кровососок являются *Ornithomya avicularia*, *O. chloropus*, *Pseudolynchia canariensis*.

Сведения о роли мух-кровососок в распространении возбудителей бактериального и вирусного происхождения очень скудны (Досжанов, 2003). На возможность механического переноса возбудителей сибирской язвы (*Bacillus anthracis* Coh.) мухами-кровососками (*Hippobosca rufipes*, *H. equina*) указывает Бекьяр (Bequaert, 1954). В Северной Америке Фаражолahi с соавт. (2005) выделили вирус Западного Нила от *Icosta americana*, а Ганез с соавт.

¹ ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН.

(2002) выявил положительную серологию на вирус Западного Нила у того же вида кровососки.

Согласно данным Ф. Цумпта (Zumpt, 1939) возможен механический перенос возбудителя сибирской язвы от больных к здоровым овцам овечьим рунцом, в кишечнике которого были обнаружены *B. anthracis*.

Возбудитель трипаносомоза *Trypanosoma melophagium* проходит цикл развития в кишечнике овечьего рунца и в крови овец. Возбудитель трипаносомоза *Trypanosoma hannaе* передается от больных здоровым голубям после укуса кровососки *Pseudolynchia canariensis*. *Ornithomya avicularia* является переносчиком трипаносомоза врановых птиц.

Систематика, филогения и распространение гиппобосцид Америки изучена Бекьяром (1953, 1957) в трехтомной монографии. Гиппобосцид Юго-Восточной Азии и Африки интенсивно изучал Маа (1963, 1966, 1969). Гиппобосцидам Палеарктики посвящена монография Теодора и Олдройда (1964). Мухи-кровососки (Hippoboscidae) в Палеарктике основательно исследованы Т.Н. Досжановым в двух монографиях 1980 и 2003 гг., хотя основной эмпирический материал для написания монографий получен на территории Казахстана.

В настоящее время не прекращаются исследования видового разнообразия кровососок в Африке (Dranzoa et al., 1999) и в Израиле (Bear, Freidberg, 1995), биологии отдельных видов кровососок и их взаимоотношений с хозяевами-прокормителями (Mushi et al., 2000), биоценологических связей с клещами Epidemotidae, Cheyletiellidae (Jovani, 2001), форетической роли кровососок в распространении клещей и пухоедов (Macchoni et al., 2005), роли кровососок в распространении кровепаразитов и географической изменчивости последних (Sol et al., 2000, Paperna, Smallridge, 2002).

К сожалению, сведения о кровососках европейской части России очень скудны. В дореволюционной России первая кровососка (*Hippobosca antilopes*), снятая с дзейрена, была описана П.С. Палласом. Он же первым нашел на территории России и оленью (лосиную) (*Hippobosca cervi*), уже описанную ранее К. Линнеем и назвал ее (*Hippobosca moschi*).

В.А. Догель и Х.М. Каролинская (1936) приводят данные о массовом паразитировании кратерины Латрея (*Crataerina pallida*); в тот же период В.А. Догель и Н. Навцевич (1936) приводят данные о кратерине Линнея (*Stenepteryx hirundinis*), изучая эктопаразитов городской ласточки в различных районах Ленинградской области.

Изучая паразитофауну колониальных птиц Астраханского заповедника, Дубинин и Дубинина (1940) приводят данные о трех видах кровососок: *Ornithophila metallica* Schiner 1864, *Icosta ardeae* Maquaert 1835, *Olfersia spinifera* Leach, 1817. Изучению биологии кратерины Латрея (*Crataerina pallida*) в условиях города посвящена работа Кузиной и Шленовой (1952). Изучению жизненных циклов оленей кровососки и кратерины Линнея в Ленинградской обл. посвящена работа Попова (1965). Воробьев с соавт. (1954, 1966) в Белоруссии изучал биологию и распространение овечьего рунца и разработал методы борьбы с ним.

В лесостепи Среднего Поволжья (Татарстан) Бойко с соавт. (1973), изучая видовой состав и численность птичьих кровососок, предположил возможное их участие в циркуляции возбудителя клещевого энцефалита.

В.П. Дербенева-Ухова (1952) посвящает раздел гиппобосцидам в монографии «Мухи и их эпидемиологическое значение».

Первая определительная таблица 15 видов гиппобосцид фауны СССР составлена А.А. Штакельтергом в 1932 г. В 1970 г. К.Я. Грунин приводит список гиппобосцид из 19 видов.

В работе Кривохатского и Нарчука (2001), посвященной обитателям гнезд птиц в Белгородской области, *Ornithomya avicularia* указана как паразит 25 видов птиц.

Цель нашей работ – провести литературный обзор кровососок птиц Восточной Европы, выяснить степень изученности и привести свой оригинальный материал по изучаемой группе эктопаразитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Слабая изученность кровососок объясняется сложностями их сбора.

Как правильно указывает Досжанов в своей монографии (1980, 2003), сбор фаунистического материала по гиппобосцидам – очень трудоемкая работа, особенно когда отлов и отстрел диких животных лимитирован или вообще запрещен.

Другой стороной вопроса является сложность механического сбора мух уже с пойманной птицы. При манипуляции с птицей (кольцевание, окрашивание) мухи покидают оперение и часто не возвращаются. Для получения качественных и достоверных данных при сборе кровососок с птиц был сконструирован примитивный переносной диптеросборник (ППД-1), который представляет собой легко гнущийся каркас из мягкой проволоки, обтянутой белой тканью, в одну из сторон ППД-1 вшит прозрачный пластик, а с боков проделаны отверстия для рук. Таким образом, обрабатывая птиц в ППД-1, мы получаем максимально точные данные по обилию мух на отдельных особях. Если исключить редкие случаи ухода мух из оперения во время выемки из сетки, то можно говорить о точных данных по обилию мух на теле отдельных особей.

В августе 2007 г. в Карелии при массовом кольцевании птиц было собрано 70 особей мух с 12 видов птиц, в августе 2008 г. на побережье Баренцева моря было собрано более 100 особей мух с птиц 8 видов.

Часть материала предоставлена А.М. Мурашовым (ЭВРКА «Ромашка»), С.Г. Пыховым (Зоологический музей МСХА им. Тимирязева), В.А. Лобковым (Одесский национальный университет), большая часть материала собрана автором при кольцевании птиц.

Материал определен Г.В. Фарафоновой, М.Г. Кривошеиной, А.Л. Озеровым, за что мы выражаем им искреннюю благодарность. Частично материал определен автором.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Орнитоика Латрея *Ornithoica turdi* Latreille, 1812. На африканском континенте распространена в Марокко, Ливии, Нигерии, Камеруне, Гвинее, Габоне, Конго, Уганде, Кении, Танзании, Сенегале. В Европе известна для Британских островов, Нидерландии, Бельгии, Франции, Италии (Маа, 1969а).

Для Азии отмечена Досжановым (1980, 2003) на территории Казахстана на индийских и испанских воробьях (1980, 2003). На территории Туркмении кровососка отмечена на воробьиных (Щербинина, 1972). В Восточной Европе кровососка отмечена в Молдавии (Шумило, Лункашу, 1972), на Украине (Грунин, 1970). Согласно данным Досжанова (1980, 2003) этот вид кровососки отмечен на 57 родах 25 семейств отрядов: соколообразные, куриные, голубеобразные, кукушкообразные, совообразные, козодоеобразных, ракшеобразные, дятлообразные, воробьинообразные и др.

2. Орнитофила Шинера *Ornithophila metallica* Schiner, 1864. Эта кровососка широко распространена в теплом и умеренном поясе Восточного полушария (Европа, Азия, Африка и Австралия). На африканском континенте распространена в ЮАР, Южной Родезии, Мозамбике, Нигерии, Камеруне, Заире, Либерии, Судане, Габоне, Конго, Уганде, Танзании, АРЕ. В Европе известна из Испании, Германии, Австрии, Швейцарии, Нидерландии, Франции, Италии, Югославии, Греции, Кипра, Румынии, Венгрии, Болгарии (Маа, 1969а).

Для Восточной Европы кровососка известна, в частности, на Украине, в Молдавии, на Кавказе, в Крыму, в Центральной и Западной России (Досжанов, 1980, 2003).

Согласно данным Маа (1969), этот вид кровососки отмечен на 321 виде птиц 42 семейств 13 отрядов: голенастые, соколообразные, куриные, ржанкообразные, голубеобразные, попугаи, кукушкообразные, совообразные, стрижеобразные, троганы, ракшеобразные, дятлообразные, воробьинообразные.

3. Орнитофила Рондани *Ornithophila gestroi* Rondani, 1878. По данным (Theodor, Oldroyd, 1964; Маа, 1964) этой кровососки в Западной Европе паразитируют в Средиземноморье (Мальта, Крит, Галит) на соколе (*Falco eleonora*) и обыкновенной пустельге (*Falco tinnunculus*). А в Казахстане Досжановым (1980, 2003) отмечен на обыкновенной пустельге и сизой чайке (*Larus canus*).

Не исключена возможность нахождения этой кровососки на юге Восточной Европы в северо-западном Причерноморье и на Кавказе.

4. Орнитофия Линнея *Ornithomya avicularia* Linnaeus, 1758. Северная граница распространения этой кровососки в Западной Европе доходит до 61° с.ш. (Theodor, Oldroyd, 1964), широко распространена в Европе: на Британских островах (Hill, 1962), в Скандинавии (Hill, Nackmann, 1964), встречается на северо-западе, западе и в центре России, Поволжье, Западной Сибири, на Дальнем Востоке, в Белоруссии, на Украине, Кавказе, в Крыму, Средней Азии (Грунин, 1970).

По данным Маа (Маа, 1964), *Ornithomya avicularia* обнаружена на птицах 65 родов, 23 семейств 9 отрядов.

В Казахстане, Средней Азии и Западной Сибири кровососка отмечена на 81 виде 24 семейств и 9 отрядов птиц (Досжанов, 2003).

В России (в Среднем Поволжье) кровососка обнаружена на 42 видах птиц 19 семейств (Бойко и др., 1973). Авторы приводят оригинальный материал по обилию кровососок на теле одной птицы. На молодых птицах количество кровососок больше, чем на взрослых, в 3–4 раза. Так, с одного молодого рябинника было собрано более 20 особей (Бойко и др., 1973).

Ornithomya avicularia в Центральном Нечерноземье собрана нами с обыкновенного канюка (*Buteo buteo*) 21.08.2007 г. из Тверской обл., с ушастой совы (*Asio otus*) в сентябре 2006 г. из Серпухова, с обыкновенной пустельги (*Falco tinnunculus*) из Москвы в апреле 2007 г.

На многолетней мониторинговой площадке (Москва, Солнцево) за 1997–2008 гг. эта кровососка отмечена на обыкновенной пустельги (5.7.2001), на варакушке (*Luscinia svecica*) 7.7.2002 г., на зарянке (*Erithacus rubecula*) 27.9.1998 г., на коростеле (*Crex crex*) 24.8.1999 г., на большой синице (*Parus major*) 15.09.1999. Согласно ранее опубликованным данным в Солнцево эта кровососка отмечена на следующих видах: обыкновенной овсянке (*Emberiza citrinella*) в сентябре, вертишейке (*Jynx torquilla*) в мае, на серой вороне (*Corvus cornix*) в июле, лесном коньке (*Anthus trivialis*) в июле и коростеле (*Crex crex*) в августе (Матюхин, Кривошеина, 2008).

На животноводческих фермах Рассказовки и Толстопальцева (Москва) эта кровососка обычна на врановых (серые вороны, грачи, галки).

С 8 августа по 6 сентября 2009 г. в Можайском р-не Московской обл. эта кровососка отмечена у лесного конька, садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*), черного дрозда (*Turdus merula*), жулана (*Lanius colurio*), коростеля (*Crex crex*) и вертишейки (*Jynx torquilla*).

5. Орнитомия Бергота *Ornithomya chloropus* Bergot, 1901. Северная граница этой кровососки в Палеарктике доходит до 71° с.ш. (Theodor, Oldroyd, 1964), широко распространена в северной части Европы, реже в Центральной Европе (Theodor, Oldroyd, 1964), Японии, Корее (Мaa, 1969).

В Казахстане, Средней Азии и Западной Сибири кровососка отмечена на 81 виде 24 семейств и 9 отрядов птиц (Досжанов, 2003). Встречается на северо-западе, западе и в центре России, Поволжье, Западной Сибири. В лесной зоне Западной Сибири (Столбов, 1970) *Ornithomya chloropus* наиболее многочисленна из четырех видов гиппобосцид. В Казахстане и сопредельных с ним территориях эта муха была отмечена в основном на пролетных видах птиц (Досжанов, 2003).

По данным Мaa (Мaa, 1964) *Ornithomya chloropus* обнаружена на птицах 72 родов 25 семейств 11 отрядов. В России (в Среднем Поволжье) кровососка обнаружена на 5 видах (Бойко и др., 1973). По данным Хилла (Hill, 1964) в скандинавских странах эта кровососка встречается на птицах 49 видов.

В России в лесной зоне Западной Сибири *Ornithomya chloropus* паразитирует на 54 видах птиц (Столбов, 1970), в Казахстане и Средней Азии встречается на 76 видах птиц (Досжанов, 2003).

Во время массовых отловов птиц в Карелии *Ornithomya chloropus* отмечена на следующих видах: на варакушке (*Luscinia svecica*) с 17.08 по 29.08.2007 (8 самок и 1 самец), на белой трясогузке (*Motacilla alba*) с 6 по 22 августа (15 самок и 5 самцов), на желтой трясогузке (*Motacilla flava*) с 11 по 13 августа (2 самки и 3 самца), на камышовой овсянке (*Emberiza schoeniclus*) с 6 по 22 августа (6 самок и 1 самец), на лесной завирушке (*Prunella modularis*) с 10 по 15 августа (5 самок и 4 самца), на пеночке-весничке (*Phylloscopus trochilus*) с 6 по 22 августа (15 самок и 5 самца), на зяблике (*Fringilla coelebs*) с 9 по 11 августа (4 самки и 1 самец), на горихвостке (*Phoenicurus phoenicurus*) 11 августа (1 самка и 1 самец), на чекане (*Saxicola rubetra*) с 8 по 11 августа – (2 самки), на зеленушке (*Chloris chloris*) с 11 августа (1 самка), на чечетке

(*Acanthis flammea*) 22 августа (1 самец), на певчем дрозде (*Turdus philomelos*) с 17 по 29 августа (2 самки), на белобровике (*Turdus iliacus*) 15 августа (3 самки и 1 самец).

Интенсивность заражения. Обычным и, видимо, основным хозяином *Ornithomya chloropus* в Карелии является белая трясогузка (*Motacilla alba*). Численность мух на одной птице колеблется от 1 до 4 особей. У шести видов птиц: певчий дрозд (*Turdus philomelos*), горихвостка (*Ph. phoenicurus*), чекан (*Saxicola rubetra*), пеночка-весничка (*Phyll. trochilus*), зеленушка (*Chloris chloris*), чечетка (*Acanthis flammea*) отмечено только по одной кровососке. У трех видов птиц: желтая трясогузка (*Motacilla flava*), варакушка (*Luscinia svecica*), камышовая овсянка (*Emberiza schoeniclus*) отмечено до двух особей кровососок. Максимальное количество мух зарегистрировано на зяблике (*Fringilla coelebs*) – 3, на белобровик (*Turdus iliacus*) и завирушке (*Prunella modularis*) – 4.

Соотношение полов. *Ornithomya chloropus* – полигостальный паразит. У 23 особей 11 видов птиц отмечено по одной самке, на трех видах птиц: белая трясогузка, желтая трясогузка, камышовая овсянка по 2 самки и только на одной особи белой трясогузки 3 самки. У 7 особей 6 видов птиц: желтая трясогузка, камышовая овсянка, горихвостка, пеночка-весничка, лесная завирушка, чечетка отмечено по одному самцу. Только на двух видах птиц: белая трясогузка и варакушка отмечено по одному самцу и одной самке. Два самца и две самки кровососок сняты с одного конька. Два самца и одна самка кровососок отмечены на белой трясогузке. Один самец и две самки отмечены на 4 особях трех видов птиц (белая трясогузка, лесная завирушка, зяблик). Один самец и три самки отмечены у белой трясогузки и дрозда-белобровика.

Интенсивность заражения. Обычным, и, видимо, основным хозяином *Ornithomya chloropus* в Мурманской обл. является краснозобый конек (*Anthus cervina*). Численность мух на одной птице колеблется от 1 до 16 особей. Только у одного галстучника *Charadrius hiaticulaus* отмечена одна особь. У пяти видов птиц: белая трясогузка (*Motacilla alba*), белобровик (*Turdus iliacus*), домовый воробей (*Passer domesticus*), кулик-воробей (*Calidris minuta*), чернозобик (*Calidris alpina*) численность кровососок на одной птице колеблется от 2 до 4 особей.

Соотношение полов. В Мурманской обл. у 13 особей 4 видов птиц: белая трясогузка, белобровик, краснозобый конек, домовый воробей отмечено по одной самке. На трех видах птиц: белая трясогузка, белобровик, кулик-воробей по 2 самки. На одной особи белой трясогузки – 3 самки, а на белобровике – 4 самки. У белобровика и галстучника отмечено по одному самцу. На белой трясогузке и краснозобом коньке отмечено по 1 самцу и 2 самки. На краснозобом коньке и чернозобике отмечено по две самки и два самца. Две самки и один самец кровососок сняты с белобровика и чернозобика. Три самки и два самца кровососок сняты с краснозобого конька. Пять самок и один самец, пять самок и два самца сняты также с краснозобого конька. Максимальное количество мух (10 самок и 6 самцов) также собраны с краснозобого конька.

10 августа 2009 г. в Можайском р-не Московской обл. один самец кровососки снят с лесного конька, а 29.08.2009 одна самка снята с болотной камышевки (*Acrocephalus palustris*).

6. Орнитомия Кертиса *Ornithomya fringillina* Curtis 1836. В Палеарктике известна для Британских островах (Hill, 1962), в Скандинавии, Германии, Польши, Бельгии, Италии, Японии и Корее (Маа, 1969a). В Новом Свете распространена по всей Северной Америке, к югу до северной границы с Мексикой (Theodor, Oldroyd, 1964),

В России отмечена в Ленинградской области и в Западной Сибири, в Приморском крае и на Курилах (Грунин, 1970). В лесостепях Высокого Заволжья и в Приволжских возвышенностях эта кровососка встречается в основном на мелких воробьиных птицах (Бойко и др., 1973). По данным Бекьяра (Bequeart, 1954), *Ornithomya fringillina* обнаружена на 52 видах палеарктических птиц 10 отрядов.

В России (в Среднем Поволжье) кровососка обнаружена на 26 видах птиц отряда куриных (глухарь), дятловых (вертишейка) и воробьиных (24 вида) (Бойко, Аюпов, Ивлиев, 1973). В Казахстане и сопредельных с ним территориях эта муха была отмечена на 44 видах 4 отрядов птиц (Досжанов, 2003).

Нами этот вид обнаружен только на луговом коньке (*Anthus pratensis*) 5 октября 1998 года в г. Москве (Солнцево) и на вертишейке 31 мая 2000 г.

В августе–октябре 2009 г. в Можайском р-не Московской обл. эти кровососки отмечены нами на 12 видах птиц: большая синица (*Parus major*), лазоревка (*P. coeruleus*), пухляк (*P. montanus*), пеночка-трещотка (*Phylloscopus sibilatrix*), пеночка-весничка (*Ph. trochilus*), пеночка-теньковка (*Ph. collybita*), садовая славка (*Sylvia borin*), серая славка (*S. communis*), зарянка (*Erithacus rubecula*), малая мухоловка (*Muscicapa parva*), зяблик (*Fringilla coelebs*), сокопуп-жулан (*Lanius collurio*).

7. Орнитомия Дюфура *Ornithomya biloba* Dufour, 1827. Олигоксенный вид. Паразитирует исключительно на ласточках. Случайные находки отмечены на ястребах, соколах, стрижах (Досжанов, 1980, 2003). В Африке найдена в Египте и Руанде. В Европе известна для Швеции, Германии, Нидерландии, Бельгии, Франции, Италии, Австрии. В Азии отмечена для Непала, Казахстана, Узбекистана, Кыргызстана (Маа, 1969, Досжанов, 1980, 2003).

Находки этого вида на юге Казахстана на деревенской, береговой ласточке и испанском воробье предопределяют возможность ее находок на перелетных птицах в весенний период на юге Восточной Европы.

8. Кратерина Латрея *Crataerina pallida* Latreille 1812. Эта кровососка широко распространена по все Европе, известна из северо-западной части Африки (Марокко, Алжир). *Crataerina pallida* встречается в Молдавии, на Украине, в Белоруссии, в европейской части России, реже – в Крыму, на Кавказе и в Западной Сибири (Досжанов, 2003).

Распространение этой кровососки связано с местами гнездования основного ее хозяина – черного стрижа (*Apus apus*) (Маа, 1969). Тот же Маа (1969) сообщает о находках этого вида на белобрюхом стриже, ласточках и скворцах.

Кровососки встречаются в умеренных широтах Палеарктики в те же сроки, что и черные стрижи. В Швейцарии мухи отмечены в мае–июне, в Германии – в сентябре (Austen, 1926), на Шакпаке (Казахстан) отмечена на отлетающих стрижах во второй декаде августа (Досжанов, 1980, 2003).

Детально исследование биологии этой кровососки проведены Догелем и Каролинской (1936) для Ленинградской области. Первые мухи отмечены

на стрижах 20 июня и далее отмечались в течение всего лета до 13 августа. Максимальное количество мух на одной птице составило 4 особи (Догель, Каролинская, 1936).

Нами этот вид найден на мертвом стриже 25 мая 2007 г. в г. Москва (Солнцево).

9. Кратерина Линнея *Crataerina (Stenopteryx) hirundinis* L., 1758. Палеарктический вид. Обычен в Европе, известен из Малой Азии, Палестины, Афганистана, Индии, Японии, Китая, Тайваня (Маа, 1969). На территории России в массе встречается в Ленинградской, Калининградской обл. Отмечен в Приморском крае и на Сахалине, зарегистрирован на Украине (Грунин, 1970). В Казахстане кровососка найдена в основном на городской ласточке в осенний период, и лишь одна муха летом (Досжанов, 1980, 2003).

Моноксенный вид. Повсеместно паразитирует на городской ласточке. И лишь отдельные особи отмечены на деревенских и береговых ласточках, на клинтухе, обыкновенном козодое, иволге, видимо, как на случайных хозяевах.

По данным Томпсона (1935, 1838b, 1947) в Англии взрослые мухи в гнездах ласточек появляются в июне, многочисленны в июле и августе. В Калининградской обл. согласно данным Попова (1965) вылупление имаго из пупариев происходит в конце мая – начале июня и совпадает с периодом насиживания кладки и выкармливания птенцов. Максимальное количество мух в гнездах отмечено в Калининградской области 15–18 июня. Мухи многочисленны в гнездах ласточек и на птицах в июле, встречаются в августе и редко в сентябре (Попов, 1965).

По данным Догеля и Навцевич (1936) в Ленинградской обл. размножение идет в течение всего лета. Так, одна самка с личинкой отмечена 29 июня, другая 19 июля и еще две 6 августа. Отродившиеся личинки окукливаются в гнезде.

10. Кратерина Рондани *Crataerina melbae* Rondani 1879. Эта кровососка распространена на юге Европы (южнее Швейцарии), в Сирии, на юге Африки, в Афганистане, Бирме, (Маа, 1969). В Казахстане кровососка найдена на белобрюхих стрижах на Шакпаке и в их колонии в пещере Акмечеть (хребет Караитау, Южно-Казахстанской области). Один экземпляр мухи найден в Таджикистане (хозяин неизвестен) (Досжанов, 1980, 2003).

Олигоценный вид. Паразитирует только на стрижах. Основным хозяином является белобрюхий стриж (*Apus melba*). Отмечена на белопоясничном (*Apus pacificus*) и черном стрижах (*Apus apus*). Сроки паразитирования не изучены. В Швейцарии на белобрюхом стриже найдена 5 июня 1912 г. (Austen, 1926).

11. Кратерина Аустена *Crataerina obtusipennis* Austen 1926. Вид распространен в Монголии, о-ве Пенанг (Малайзия) (Theodor, Oldroyd, 1964). В коллекциях Зоологического института РАН хранятся две самки, снятые с птиц, добытых в окрестностях Ленинграда (Досжанов, 1980, 2003).

12. Орнитоктона Фабрициуса *Ornithoctona australasie* Fabricius 1805. Вид распространен в Малайзии, на о-вах Суматра, Ява, Филиппины, Целебес, Новая Гвинея и Соломоновы острова (Маа, 1969). В Японии снят с большой синицы. В Казахстане вид снят с береговой ласточки в период полета 22 мая 1972 г. Самая ближняя точка к европейской части России находится в

низовьях Урала (пос. Махамбет), где с ястреба перепелятника в мае и апреле сняты две самки (Досжанов, 1980, 2003).

13. Икоста Макаяра *Icosta ardeae* Maquaert, 1835. Вид распространен в Африке, на Мадагаскаре, в Центральной и Южной Европе, на большей части территории юга и юго-востока Азии, в Австралии, на островах Тихого океана (Маа, 1969). В Казахстане вид отмечен на юге и юго-востоке республики, в Кызыл-Ординской, Актюбинской и Атырауской областях (Досжанов, 1980, 2003). В России известен с дельты Волги, юга Сибири, Дальнего Востока и Курил (Грунин, 1970).

Специфичный паразит цаплевых (Ardeidae). Иногда встречается на соколообразных, курообразных, ржанкообразных, козодоеобразных, ракшеобразных. В тропиках и субтропиках встречается (размножается) круглогодично. Согласно Досжанову (1980, 2003) вид в Палеарктике не размножается, а заносится сюда перелетными птицами.

В Восточной Европе Дубинин снял кровососку с серой цапли в дельте Волги в июле (Дубини, Дубинина, 1936). Биология вида не изучена.

14. Икоста Биго *Icosta minor* Bigot 1858. Распространена повсеместно в Африке. Отмечена в Италии, Турции, Малой Азии (Маа, 1969). В Казахстане, Узбекистане, Кыргызстане встречается в основном в весенне-летний период. Найден в дельте Урала (60 км Севернее Атырау) (Досжанов, 1980, 2003).

Хозяевами-прокормителями на территории Казахстана являются в основном вробьиные (воробьи, сорокопуть, соловьи, скворцы, синицы).

В Центральной Африке встречается в течение всего года. В Средиземноморье кровососка зарегистрирована в сентябре и октябре (Маа, 1969). Досжанов (1980, 2003) полагает, что большая часть кровососок, занесенных с юга, погибают и лишь отдельные особи на крайнем юге Казахстана могут давать одно поколение.

15. Икоста Фалько *Icosta massonnati* Falcoz 1926.

Всего две самки этого вида добыты с колпицы во Франции (Маа, 1969). В Казахстане самец отмечен на колпице в дельте р. Тентек (Досжанов, 1980, 2003).

16. Икоста Бекаерта *Icosta schoutedeni* Bequaert, 1945. Вид распространен в Центральной и Восточной Африке. Хозяевами кровососки являются крупные веслоногие (бакланы, пеликаны, змеешейки). В Казахстане отмечен на кудрявом пеликане в низовьях Чу и Или (Досжанов, 1980, 2003).

Всего две самки этого вида добыты с колпицы во Франции (Маа, 1969).

17. Псевдолинхия Макаяра *Pseudolynchia canariensis* Macquart 1840. Эта кровососка распространена в тропиках, субтропиках и умеренной зоне Азии до 50° с.ш., Африка, Средиземноморская подобласть. В Неотропиках и на юге Неарктики паразитирует только на домашних голубях (Маа, 1969d). Согласно данным Досжанова (2003), эта кровососка в Казахстане редка севернее 45° с.ш. Досжанов полагает, что *Pseudolynchia canariensis* появляется в Казахстане в первой половине апреля и, особенно, многочисленна в мае и, поэтому, эта теплолюбивая муха может размножаться только на крайнем юге республики.

За годы исследований нами собраны сотни *Pseudolynchia canariensis* в Москве и Московской области (см. таблицу).

С января 2009 года на чердаках административного здания ИПЭЭ РАН (Вавилова, 34) неоднократно отлавливали одних и тех же птиц (голубей). Кровососок на них отмечено не было до 1 августа. 1 августа отловлено 2 взрослых самца, одна самка и 20-дневный, хорошо оперенный птенец. На птенце кровососок не отмечено, «беременная» самка кровососки отмечена только на одном самце сизого голубя.

Холодные, хорошо продуваемые, чердаки не способствуют круглогодичному размножению сизых голубей и, соответственно, голубиной кровососки.

Как видно из приведенного выше материала, голубиная кровососка – обычный паразит диких и, видимо, домашних голубей в зимний период в условия европейской части России и ареал ее распространения намного севернее Киева. Мы не сомневаемся, что при более тщательных исследованиях она будет найдена в зимний период и в северных широтах Палеарктике (например в г. Мурманске).

К концу зимы – началу весны численность кровососок на птицах уменьшается. Но вполне возможно, что часть мух может размножаться на птицах в теплых чердаках во время зимнего размножения голубей (что достаточно обычно, даже в европейской части России).

Таким образом, вопреки авторитетному мнению Досжанова (2003) *Pseudolynchia canariensis* в европейской части Палеарктики – обычный и один из самых многочисленных видов кровососок, а в условиях теплых чердаков, видимо, способный размножаться в течение всего года.

Для территории Казахстана *Pseudolynchia canariensis* отмечена на обыкновенной пустельге, ястребе-тювике, перепелятнике, лугом, полевым и степном луке, болотной сове, козодое, большой и обыкновенной горлице, буром голубе, сизоворонке, обыкновенной кукушке, береговой ласточке, краснокрылом чечевичнике, индийском воробье, хохлатом жаворонке (Досжанов, 1980, 2003).

В европейской части нами этот вид отмечен также на серой вороне в окрестностях Москвы (Рассказовка) 4 апреля 2004, на лесном коньке в окрестностях Москвы (Солнцево) 3 сентября 2005 г.

18. Псевдолинхия Рондани *Pseudolynchia garzettae* Rondani 1879. Кровососка обычна в Африке южнее Сахары (Кения, Судан), изредка встречается в бассейне Средиземного моря (Франция, Греция). Найдена на Таиланде, Тайване, Филиппинах. Паразитирует на большой горлице, козодое, ястребе-перепелятнике, авдотке, иволге, индийском и испанском воробьях. В умеренных широтах отмечена только весной, во время миграций птиц (Досжанов, 1980, 2003).

19. Ольферсия Сальберга *Olfersia fumipennis* Sahlberg, 1884. Эта кровососка распространена в Канаде (до 50° с.ш), в США, в Юж-

Зараженность сизых голубей кровосоской *Pseudolynchia canariensis* в Москве и Московской области

| Дата обследования | Число обследованных птиц | Число собранных мух |
|-------------------|--------------------------|---------------------|
| 1.01.2001 | 1 | 1 |
| 21.06.2001 | 7 | 3 |
| 7.10.2000 | 1 | 1 |
| 13.10.2002 | 15 | 8 |
| 24.10.2004 | 20 | 13 |
| 17.11.2004 | 21 | 9 |
| 18.12.1998 | 4 | 3 |
| 19.12.2004 | 45 | 3 |

ной Америке (до 23° ю.ш.), Западной Африке, на Канарских островах (Маа, 1969).

Основным хозяином является скопа (*Pandion haliaetus*), реже встречается на других дневных хищных птицах – на белоголовом орлане (*Haliaeetus leucosephala*). На территории Восточной Европы в 1900 г. на побережье Черного моря в районе Сочи собран самец, хранящийся в коллекции ЗИН РАН (сборы Бианки).

20. Ольферсия Лича *Olfersia spinifera* Leach, 1817. Эта кровососка распространена в тропических районах Тихого, Атлантического и Индийского океанов (в Европе зарегистрирована в Шотландии и Франции, в Америке отмечена до 30° с.ш.) (Маа, 1969). В Восточной Европе вид отмечен в дельте Волги на серой цапле (Дубинин, Дубинина, 1940).

ОБСУЖДЕНИЕ

Как следует из приведенного выше материала, кровососки птиц Восточной Европы изучены крайне слабо. Отдельные короткие публикации по Молдавии (Шумило, Лункашу, 1972), Догеля и Каролинской (1936), Догеля и Навцевич (1936) по Ленинградской, Дубинина и Дубининой (1940) по Астраханской области охватили исследованиями только самые крайние и отдаленные друг от друга точки исследуемой территории. Единственная публикация Бойко с соавторами (1973) посвящена четырем видам кровососок Татарии, расположенной в центральной части Восточной Европы.

1. *Ornithoica turdi* – африканско-европейский вид, статус которого в Восточной Европе в настоящее время не выяснен.
2. *Ornithophila metallica* – обычный широко распространенный вид Западной Европы и отмечен в южных частях Восточной Европы. Как широко эта кровососка распространена на север в Восточной Европе, покажут дальнейшие исследования.
3. *Ornithophila gestroi* – отдельные находки этого вида в Казахстане и в Западной Европе свидетельствует о возможности заноса этой кровососки в весенний период на территорию Восточной Европы.
4. *Ornithomya avicularia* – согласно данным Досжанова (2003), обычный вид, распространенный во всей Западной Европе и в большей части Восточной Европы. К сожалению, нам непонятно, на какие данные ссылается Досжанов, указывая на ее распространение в Восточной Европе, поскольку никаких специальных исследований здесь не проводилось, за исключением Татарстана. Распространение этой кровососки в Восточной Европе требует дальнейшего изучения.
5. *Ornithomya fringillina* – обычный распространенный во всей Западной Европе и в большей части Восточной Европы. Северная граница распространения не выяснена.
6. *Ornithomya chloropus* – широко распространенный в Западной и Восточной Европе вид кровососки. Несомненно, эта кровососка дальше всех остальных видов продвинулась на север. В большом количестве найдена нами практически на всех птицах побережья Баренцева моря.

7. *Ornithomya biloba* – находки этого вида в Западной Европе, в Северной Африке и в Южном Казахстане позволяют предположить возможность ее находок в южных районах Восточной Европы в весеннее время.
8. *Crataerina hirundinis* – обычный вид Западной и Восточной Европы.
9. *Crataerina melbae* – находки этого вида в Западной Европе и Южном Казахстане предполагают возможность заноса этой кровососки на птицах во время весеннего пролета.
10. *Crataerina pallida* – обычный вид Западной и Восточной Европы.
11. *Crataerina obtusipennis* – единственная находка этой кровососки в Ленинградской области позволяет включить ее в список кровососок Восточной Европы.
12. *Icosta ardeae* – находки этого вида в дельте Волги, в Южном Казахстане и Западной Европе доказывают ее обитание в южных широтах Восточной Европы.
13. *Icosta minor* – известна из Турции и Западной Европы. Вполне вероятны ее находки в южной части Восточной Европы.
14. *Pseudolynchia canariensis* – обычный широко распространенный вид Западной и Восточной Европы.
15. *Pseudolynchia garzettae* – находки на птицах в Южном Казахстане позволяют предположить возможность заноса этого вида во время весенней миграции в Восточную Европу.
16. *Olfersia fumipennis* – находка вида на Черноморском побережье Кавказа позволяет внести этот вид в список кровососок Восточной Европы.
17. *Olfersia spinifera* – находка вида в дельте Волги доказывает возможность заноса этих мух из южных широт в Восточную Европу.

В настоящий момент видовой состав кровососок птиц Восточной Европы представлен 17 видами из 155 известных науке. Обычны и широко распространены в Восточной Европе *Ornithophila metallica*, *Ornithomya avicularia*, *O. chloropus*, *O. fringillae*, *Crataerina pallida*, *C. hirundinis*, *Pseudolynchia canariensis*. Эти семь видов составляют основной костяк мух-кровососок Восточной Европы. Статус остальных видов, их эпидемиологическое и эпизоотологическое значение – задача будущих исследований.

Итак, распространение, биология, экология и поведение кровососок птиц Восточной Европы изучена крайне слабо. Роль кровососок в распространении трансмиссивных заболеваний очевидно и доказана рядом работ. Необходимо интеграция усилий специалистов разных направлений для изучения роли кровососок в сохранении и распространении опасных для человека и животных инфекций.

Литература

- Балашов Ю.С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., 1982. 313 с.
- Беклемишев В.Н. Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных: Пути возникновения // Мед. паразитол. и паразитарн. болезни. 1951. № 2. С. 151–160.
- Беклемишев В. Н. Основные направления развития паразитизма членистоногих на наземных позвоночных: Пути его возникновения // Там же. 1954. № 1. С. 3–20.
- Бойко А.В., Аюпов А.С., Ивлиев В.Г. Кровососки (Diptera, Hippoboscidae) птиц в природных очагах клещевого энцефалита лесостепной зоны Среднего Поволжья // Паразитология. 1973. № 6. С. 536–540.

- Борисова В.И. Некоторые итоги изучения фауны, экологии гнездово-норных паразитов и структура сообщества гнезда птиц на территории Волжско-Камского государственного заповедника. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Казань, 1967. 24 с.
- Борисова В.И. Итоги изучения экологии гнездово-норных паразитов птиц ТАСССР // Паразитология, 1967. Т. 6, № 5. С. 457–464.
- Грунин К.Я. Определительная таблица родов сем. Hippoboscidae // Определитель насекомых европейской части СССР. Л., 1970. Т. 5, ч. 2, С. 596–601.
- Дербенево-Ухова В.П. Мухи и их эпидемиологическое значение. М., 1952.
- Догель В.А. Биологические особенности паразитофауны перелетных птиц // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1949. № 1. С. 97–100.
- Догель В.А., Каролинская Х.М. Паразитофауна стрижа // Учен. зап. ЛГУ. Серия биол. № 3. С. 49–79.
- Догель В.А., Навцевич Н. Паразитофауна городской ласточки // Учен. зап. ЛГУ. 1936. Серия биол. № 3. С. 80–113.
- Домацкий М.Д. Экстенсивность и интенсивность поражения овец кровососками в Тюменской области // Вопросы ветеринарной арахно-энтомологии. Тюмень. 1974. С. 25–30.
- Досжанов Т.Н. Мухи-кровососки (Diptera, Hippoboscidae) Казахстана. Алма-Ата, Наука КазССР, 1980. 280 с.
- Досжанов Т.Н. Мухи-кровососки (Diptera, Hippoboscidae), Палеарктики. Алматы, 2003. 277 с.
- Дубинин В.Б., Дубинина М. Н. Паразитофауна колониальных птиц Астраханского заповедника // Труды Астрахан. заповедника. 1940. Т. 3. С. 190–289.
- Иванов В.И. О вредности оленей-кровососки *Lipoptena cervi* (Diptera, Hippoboscidae) в Белоруссии // Паразитология. 1974. № 3. С. 252–253.
- Кузина О.С., Шленова М.Ф. Случаи нападения птичьей кровососки (*Crataerina pallida* Latr.) на людей // Мед. паразитол. и паразитар. болезни. 1952. № 2. С. 195–196.
- Мединский Б.М. Мелофагоз овец в Татарской ССР: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань. 1978. 14 с.
- Матюхин А.В., Бойко Е.А. Нидоценозы как индикаторы эпизоотологического и эпидемиологического состояния окружающей среды (на примере мегаполиса) // Современное состояние растительного и животного мира стран Еврорегиона «Днепр», их охрана и рациональное использование. Материалы междунар. науч.-практ. конф. Гомель, 2007. С. 191–194.
- Матюхин А.В., Бойко Е.А. Нидоценозы – как индикаторы эпизоотологического и эпидемиологического состояния окружающей среды (на примере мегаполиса) // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рожд. акад. К.И. Скрябина. М., 2008. С. 217–221.
- Матюхин А.В., Мурашов А.М., Мурашова Я.В. и др. Паразитологические исследования птиц и биоценотические исследования их гнезд в Палеарктике // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: Материалы междунар. науч. конф., посвящен. 130-летию со дня рожд. акад. К.И. Скрябина. М., 2008. С. 221–223.
- Матюхин А.В., Кривошеина М.Г. К изучению двукрылых насекомых (Diptera) – паразитов птиц. Зоол. журн. 2008. Т. 87. № 1. С. 124–125.
- Павловский Е.Н. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных болезней. Л., 1946. 152 с.
- Павловский Е.Н., Токаревич К.Н. Птицы и инфекционная патология человека. Л.: Медицина, 1966. 227 с.
- Попов А.В. Жизненные циклы мух кровососок *Lipoptena cervi* и *Stenopteryx hirundinis* L. (Diptera: Hippoboscidae) // Энтомол. обозрение. 1965. № 3. С. 573–583.
- Щербинина О.Х. К видовому составу семейства кровососок (Diptera, Hippoboscidae) диких птиц Туркмении // Изв. АН ТССР. Биол. науки, 1973. Вып. 4. С. 79–81.
- Шкабров Н.К. Ликвидация рунцов и власоеда у овец // Ветеринария, 1956. № 5. С. 65–67.
- Штакельберг А.А. Определитель мух европейской части СССР. М., 1932. С. 477–482.
- Шумило Р.А., Лункашу М.И. Кровососущие мухи у птиц *Carnidae* и *Hippoboscidae* Днестровско-Прутского междуречья // Паразиты животных и растений. Кишинев, 1972. Т. 8. С. 84–85.
- Щербинина О.Х. К видовому составу семейства кровососок (Diptera, Hippoboscidae) диких птиц Туркмении // Изв. АН ТССР. Биол. науки, 1973. Вып. 4. С. 79–81.

- Austein E. New African Hippoboscidae Bull. Entomol. Res. 1911. Vol. 2. P. 169–172.
- Austein E. On the genus *Crataerina* von Olf. and its allies, with description of new species // Parasitology. 1926. Vol. 18. P. 350–360.
- Bear F., Freidberg F. Contribution to the knowledge of the Ornithomyiinae of Israel // Israel journal of Zoology. 1995. Vol. 41, № 2. P. 109–124.
- Bequaert J.C. The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. 1. Structure, physiology and natural history // Entomol. Amer. N.S., 1953. Vol. 32. P. 1–209.
- Bequaert J. C. The Hippoboscidae or louse-flies (Diptera) of mammals and birds. 2. Taxonomy, evolution and revision of America genera and species // Ibid., 1954. Vol. 34. P. 1–232.
- Dranzoa C., Ocaido M., Katete P. The ecto-gastro-intestinal and Haemo-parasites of live pigeons (*Columba livia*) in Kampala (Uganda) // Avian patol., 1995. Vol. 28. № 2. P. 119–124.
- Farajollahi A., Crans V.J., Nickerson D., Bryant P., Wolf B., Glaser F., Andreadis T.G. Detection of West Nile virus RNA from the louse fly *Icosta americana* (Diptera: Hippoboscidae) // Jour. of the American Mosquito control association. 2005. V. 21. N 4. P. 474–476.
- Ganez A.Y., Baker I.K., Lindsay R., Dibernardo A., McKeever K., Hunter B. West Nile virus outbreak in North American owls, Ontario // Emerging infections Diseases. 2002. Vol. 10, N 12. P. 2135–2142.
- Hill D.S. Revision on the British species of *Ornithomya* Latreille (Diptera, Hippoboscidae) // Proc. Roy. Entomol. Soc. 1962a. Vol. 31. P. 11–18.
- Hill D.S., Hackmann W., Lyneborg L. The genus *Ornithomya* (Diptera, Hippoboscidae) in Fennoscandia, Denmark and Iceland // Notulae Entomol. 1964. Vol. 44. P. 33–51.
- Jovani R., Tella J.L., Sol D., Ventura D. Are hippoboscids flies a major mode of transmission of feather mites? // J. Parasitol., 2001. Vol. 87. N 5. P. 1187–1189.
- Maa T.C. On the genus *Lynchia* from Africa // J. Med. Entomol., 1964. Vol. 1. P. 87–103.
- Macchoni F., Magi M., Mancianti F., Perucci S. Phoretic association of mite and mallophaga with the pigeon fly *Pseudolynchia canariensis* // Franc. Parasitol., 2005, Vol. 12. N 3. P. 277–279.
- Mushie E.Z., Binta M.G., Chabo R.G., Ndebele R., Panzirah R. Parasites of domestic pigeon (*Columba livia domestica*) in Sebele, Gaborone, Botswana // South Afr. Vet. Assoc. 2000. 71 (4), P. 249–250.
- Paperna I., Smallridge C. *Haemoproteus columbae* infection of feral pigeon in Singapore and Israel // Raffles bull. Zool. 2002. Vol. 50. N 2. P. 281–286.
- Sol D., Jovani R., Torres J. Geographical variation in blood parasites in feral pigeon: the role of vectors // Ecography, 2000. Vol. 23. N 3. P. 307–314.
- Theodor O., Oldroyd H. Hippoboscidae // Lindner. E. Die Fliegen der Palaearktischen Region. 1964. Bd. 65. S. 1–68.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. III. One some parasites living in the nest of the house martin (*Chelidon urbica* Linn.) // Entomol. Mo. Mag. 1935. Vol. 71. P. 46–50.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. XI. Records of *Ornithomya* spp. from British birds // Ibid., 1937. Vol. 73. P. 43–51.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. XIX. Further records of *Ornithomya* spp. from British birds, together with notes // Ibid. Ent. Mo. Mag. 1938a. Vol. 74. P. 129–133.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. XX. The ectoparasites of the house martin, swift, swallow and sandmartin // Ibid. 1938b. Vol. 74. P. 147–151.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. XXII. Additional records of *Ornithomya* spp. from British birds, together with notes // Ibid. 1940. Vol. 76. P. 113–116.
- Thompson G.B. The parasites of British birds and mammals. XIII. Notes on *Stenepteryx hirundinis* (L.) and *Crataerina pallida* (Latr.) // Ibid. 1947. Vol. 83. P. 268–270.
- Thompson G.B. Contributions towards a study of the ectoparasites of British birds and Mammals // Ann. Mag. Natur. Hist. 1954. V. 7. P. 17–39.
- Thompson G.B. Contributions towards a study of the ectoparasites of British birds and mammals // Ibid. 1955. Vol. 8. P. 25–35.
- Zumpt F. Was Wissen wir uber die hygienische Bedeutung der Stomoxydinae // Ztschr. Hyg. Infektionskr., 1939, Bd. 121, s. 679–731.

**О ЗНАЧЕНИИ ПРИЗНАКА, ПРЕДЛОЖЕННОГО
В.Я. ТРОФИМЕНКО ДЛЯ РАЗГРАНИЧЕНИЯ ВИДОВ
NEOECHINORHYNCHUS CRASSUS VAN CLEAVE, 1919
И *N. TUMIDUS* VAN CLEAVE ET BANGHAM, 1949
(ACANTHOCEPHALES: NEOECHINORHYNCHIDAE)**

Е.И. МИХАЙЛОВА

В коротких публикациях мы уже высказывали свое мнение о валидности вида *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 и сообщали о его находках на северо-востоке (Михайлова, Атрашкевич, 2003; Атрашкевич, Михайлова, 2006). Считаю целесообразным напомнить историю вопроса и аргументировать свою точку зрения с использованием новых данных.

В монографии В.И. Петроченко (1956) впервые сообщается об обнаружении этого вида на территории СССР и содержится его описание, сделанное автором по материалу из бассейнов рр. Печора и Обь в дополнение к американскому первоописанию Ван Клива и Бэнгхэма (Van Cleave, Bangham, 1949). В последующие годы многие авторы опубликовали сведения о находках *N. tumidus* в бассейнах всех крупных рек Сибири (Пугачев, 2004). В 1978 г. Е.С. Скрыбина (1978) провела ревизию представителей рода *Neoechinorhynchus*, признав валидными два вида: *N. rutili* Müller, 1780 и *N. crassus* Van Cleave, 1919. **Проведя морфометрическое сравнение скребней, собранных от рыб Ледовитоморской провинции из рек Обь, Енисей, Лена, Колыма и Чаун, и не найдя морфологических отличий между *N. tumidus* и *N. crassus*, она предложила считать первый вид синонимом второго.** Соответственно, в новейшем каталоге акантоцефалов Азии (Пугачев, 2004) *N. tumidus* упомянут в качестве синонима *N. crassus* и ранее опубликованные регистрации первого включены (с ремарками) в список находок *N. crassus*.

Вывод Е.С. Скрыбиной не вызывал сомнений до тех пор, пока не появился материал, заставивший пересмотреть сложившуюся точку зрения. В 1999 г. в озерах, принадлежащих к бассейну Охотского моря – Г.И. Атрашкевичем в оз. Хадды, К.В. Регель в оз. Хэл-Деги и П.К. Гудковым в оз. Мак-Мак – были выловлены гольцы *Salvelinus* sp., зараженные скребнями рода *Neoechinorhynchus*, которых мы определили как *N. tumidus*. Наше определение помимо оригинального описания, базируется на сведениях, содержащихся в диссертации В.Я. Трофименко (1969).

Речь идет о различии формы корневых пластинок хоботковых крючьев в обоих верхних рядах у видов *N. crassus* и *N. tumidus*. В подробном повторном описании *N. crassus*, сделанном Линчем (Lynch, 1936), помещены рисунки отдельных крючьев из верхнего и среднего рядов, на которых хорошо видны продолжающиеся выше основания крючка корневые пластинки. Трофименко в своей диссертации (1969) исследовал скребней рода *Neoechinorhynchus* в собственных сборах из бассейнов рр. Енисей и Анадырь, а также в коллек-

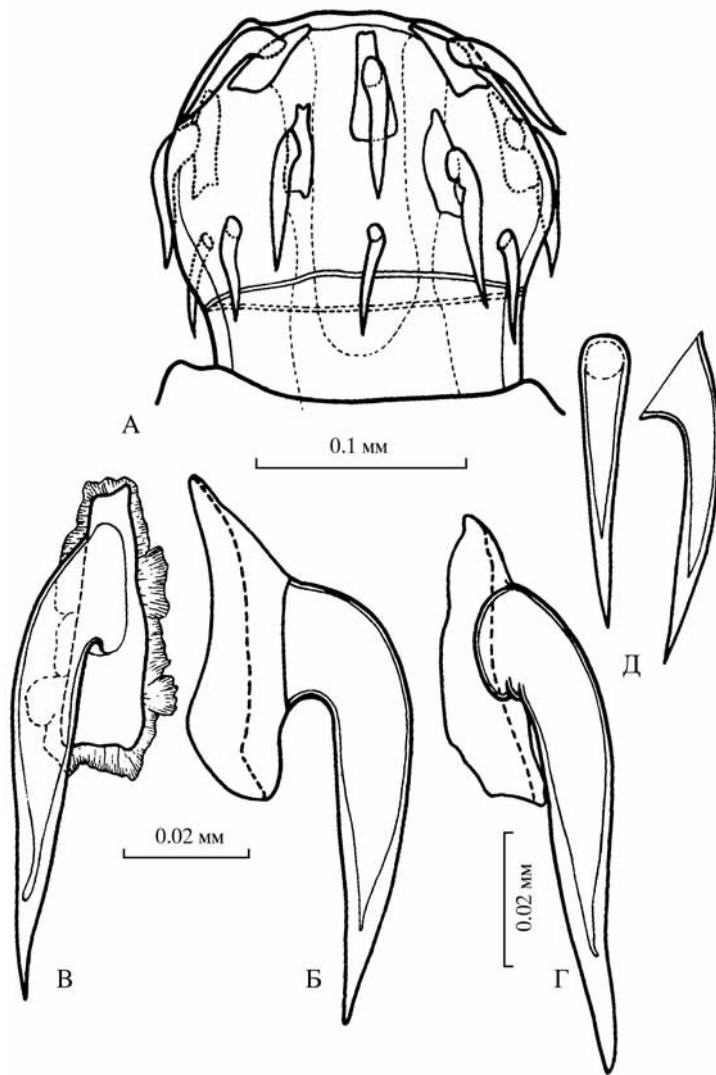


Рис. 1. Хоботок и крючья *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 (по: Трофименко, 1969)

А – хоботок; Б, В – терминальные крючья; Г – крючок среднего ряда; Д – нижние крючья

циях Н.М. Губанова из Колымы и О.Н. Бауера из Сибири. Он обнаружил отсутствие передних выростов у корней крючьев *N. tumidus* и предложил этот признак для разделения обсуждаемых видов. Поскольку высказанные им доводы важны для последующего изложения, мы сочли необходимым привести цитату из этой рукописной работы: «...разграничение видов идет в ключе В.И. Петроченко (1956), а затем и И.Л. Соколовской (1962) по величине хоботка и крючьев. Для *N. tumidus* величина хоботка указана менее 0,2 мм, а антитеза – хоботок более 0,2 мм – приводит к виду *N. crassus*. Сравнив определенных по этим ключам *N. tumidus* с рисунками *N. crassus* из работы Линча

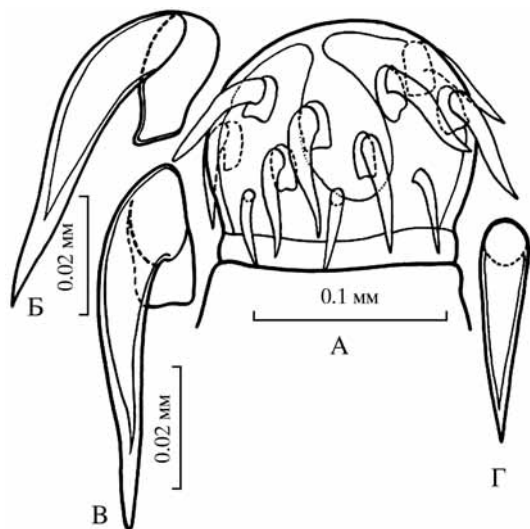


Рис. 2. Хоботок и крючья *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (по: Трофименко, 1969)

А – хоботок, Б – верхний крючок, В – средний крючок, Г – нижний крючок

(Lynch, 1936), мы пришли к выводу о том, что наши экземпляры гораздо ближе к *N. crassus*, чем к *N. tumidus*. Отличаясь от *N. crassus* размерами хоботка и крючьев, скребни из наших коллекций имели такую же форму корневых пластинок, какие изображены на рисунке Линча. Корневые пластинки крючьев у *N. crassus* развиты значительно сильнее, чем у *N. tumidus* и имеют продолжение

вперед от основания крючка, тогда как у *N. tumidus* маленькие (длиной не более трети длины острия) корневые пластинки тупо закруглены и вперед от основания крючка не заходят» (с. 89). Изображения хоботка и крючков *N. crassus* (рис. 1) и *N. tumidus* (рис. 2) являются оригинальными рисунками В.Я. Трофименко, которые он поместил в своей диссертации.

Кроме того, следует отметить, что В.И. Петроченко, не обсуждая в тексте, на рисунке хоботка, сделанном им к своему описанию *N. tumidus* (Петроченко, 1956), изобразил крючья с корнями без передних выростов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Нами были подробно изучены имеющиеся в лабораторной коллекции выборки скребней из разных районов Чукотки, из р. Колыма и ее притока в верхнем течении р. Буюнда, а также из низовьев рек Яна и Индигирка (сборы Б.Е. Казакова), материалы в музее ИнПА РАН из верхнего течения р. Енисей и из р. Виллой. В 2008 г. дополнительно к имеющемуся был добыт материал от хариусов из оз. Хадды (61°43' с.ш., 145°54' в.д.) и от гольцов из оз. Мак-Мак. Результаты исследований привели к выводу, что в этих сборах присутствуют скребни двух видов. Скребней, найденных в рыбах из сообщающихся озер Хадды и Хэл-Деги и системы озер Мак-Мак (59°57' с.ш., 152°06' в.д.) следует отнести к виду *N. tumidus*, а остальные черви принадлежат к виду *N. crassus*.

Основным отличительным признаком этих двух видов мы считаем разную форму корневых пластинок у крючков терминального и среднего ряда. В большинстве случаев определение представителей вида *N. crassus* не вызывает сомнений, поскольку мощные корневые пластинки верхних рядов крючьев хорошо просматриваются в просветленных глицерином хоботках (рис. 3, а, б). Увидеть форму корней крючьев внутри хоботка *N. tumidus* сложнее, поскольку мышечные тяжи маскируют участок соединения острия

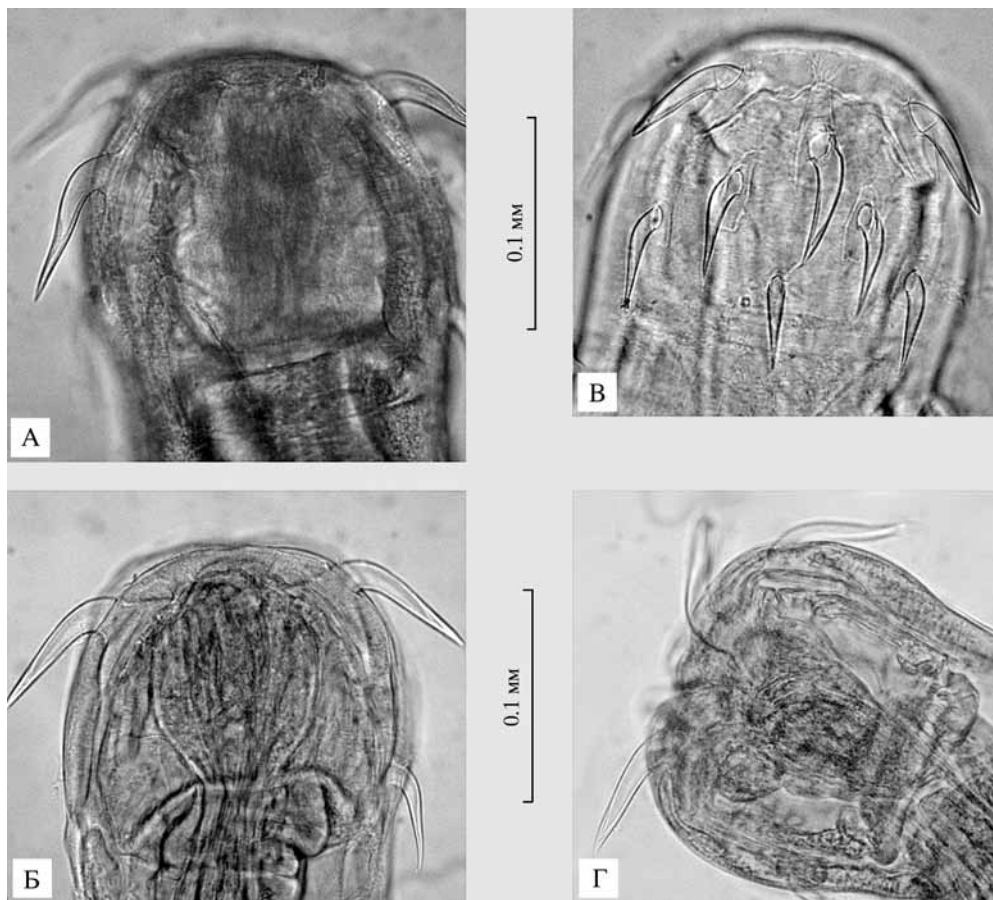


Рис. 3. Хоботки скребней, просветленные глицерином

А – *N. crassus*, взрослая самка; Б – *N. crassus*, ювенильная самка; В – *N. tumidus*, взрослый самец; Г – *N. tumidus*, ювенильная самка

с корнем (см. рис. 3, в). Без специальной обработки только в хоботках ювенильных особей этого вида можно различить форму корня (см. рис. 3, г).

Для выявления формы корневых пластинок у взрослых экземпляров обоих видов мы пользовались методом частичного переваривания пепсином (Роскин, 1946). Фотографии хоботков *N. crassus*, обработанных пепсином, во всех случаях демонстрируют отчетливо видимые корневые пластинки крючьев (рис. 4, а, б). От слабее развитых корней у *N. tumidus* после воздействия пепсина остаются бледные контуры (см. рис. 4, в). Для того, чтобы можно было рассмотреть корень, требовалось разрушить частично переваренный хоботок и выдавить из него крючья (см. рис. 4, г, д). Судя по полученным результатам, форма корней крючьев каждого из двух видов совпадает с изображенной на рисунках В.Я. Трофименко.

В таблице представлены данные о длине хоботка и хоботковых крючьев, известные по литературе и полученные собственными измерениями. К сведениям об *N. crassus* из географических регионов массового его распространения мы добавили данные о скребнях из р. Буянда, чтобы дать

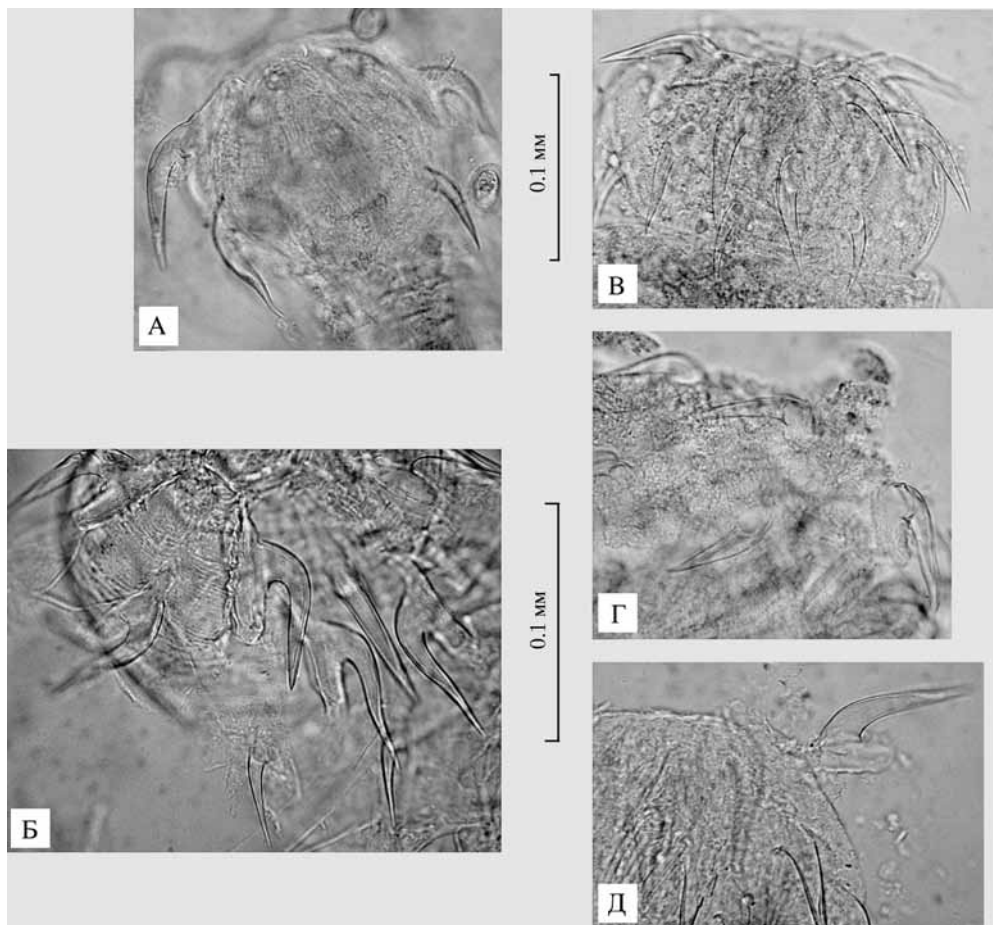


Рис. 4. Хоботки скребней, обработанные пепсином, А, Б – *N. crassus*, В–Г – *N. tumidus*

характеристику червей из района, где этот вид редок и малочислен (для измерения использованы 13 взрослых самок, самцов в достаточном количестве не собрано). Из особей *N. tumidus* для измерения были взяты по 15 взрослых экземпляров каждого пола из оз. Хадды и оз. Мак-Мак.

Известно, что промежуточными хозяевами скребням из рода *Neoechinorhynchus* служат ракушковые раки. Остракод, спонтанно инвазированных личинками *N. tumidus* еще не обнаружено. Мы попытались получить личинок этого вида, проведя экспериментальное заражение остракод *Cypridopsis* sp., живущих в культуре. В теле вскрытых на третий день раков были найдены вышедшие из яиц аканторы. Однако через 35 дней после заражения ни в одном из раков личинок обнаружено не было и, очевидно, остракод этого рода можно исключить из круга возможных промежуточных хозяев. При заражении раков из этого же рода и из рода *Candona* яйцами *N. tumidus*, выдержанными в течение недели при температуре $-17,5^{\circ}$ в морозильной камере, вышедших из яиц аканторов найдено не было, в кишечниках остракод находились яйца с целыми оболочками и эмбрионами внутри, что свидетельствует о гибели яиц.

Таблица

Длина хоботка и хоботковых крючьев *N. crassus* и *N. tumidus* (мкм) в различных географических популяциях (*Lim* – пределы; *M* – среднее значение).

| Популяция | Хоботок | | Верхние Крючья | | Средние крючья | | Нижние крючья | | |
|---|------------|----------|----------------|----------|----------------|----------|---------------|----------|----|
| | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> | |
| <i>Neoechinorhynchus crassus</i> Van Cleave, 1919 | | | | | | | | | |
| Р. Иллинойс (Van Cleave, 1919, оригинальное описание) | | 270–325 | | 94–100 | | 71–83 | | 47–71 | |
| Оз. Вашингтон (Lynch, 1936) | Самцы | 200–240 | 222 | 78–90 | 82 | 64–77 | 71 | 48–60 | 54 |
| | Самки | 220–300 | 259 | 88–99 | 94 | 73–85 | 80 | 54–71 | 61 |
| Р. Обь (Скрябина, 1978) | Самцы | 170–210 | 190 | 73–82 | 77 | 60–73 | 69 | 43–52 | 47 |
| | Самки | 210–250 | 230 | 69–90 | 76 | 64–86 | 71 | 47–52 | 49 |
| Р. Енисей (Трофименко, 1969) | | 132–142 | | 61–71 | | 60–66 | | 38–42 | |
| Р. Лена (Скрябина, 1978) | Самцы | 150–220 | 190 | 60–82 | 68 | 60–82 | 69 | 34–43 | 40 |
| | Самки | 150–260 | 200 | 60–86 | 74 | 60–82 | 70 | 34–56 | 43 |
| Р. Колыма (Трофименко, 1969) | | 154–165 | | 66–79 | | 61–71 | | 44–49 | |
| Р. Буянда (собств. данные) | Самки | 138–175 | 155 | 62–88 | 73 | 60–78 | 70 | 30–50 | 45 |
| Р. Чаун (Скрябина, 1978) | Самцы | 170–220 | 180 | 63–84 | 70 | 63–79 | 68 | 37–50 | 43 |
| | Самки | 170–220 | 180 | 63–84 | 71 | 63–84 | 72 | 37–54 | 45 |
| Р. Анадырь (Трофименко, 1969) | | 162–173 | | 76–84 | | 66–76 | | 44–49 | |
| <i>Neoechinorhynchus tumidus</i> Van Cleave et Bangham, 1949 | | | | | | | | | |
| Озера пров. Саскачеван и шт. Висконсин (Van Cleave et Bangham, 1949, оригинальное описание) | Самцы | 119–154 | | 69–84 | | 67–79 | | 40–53 | |
| | Самки | 132–172 | | 75–84 | | 67–79 | | 45–53 | |
| Рр. Печора и Обь (Петроченко, 1956) | Самцы | 130 | | 55–58 | | 52–61 | | 29 | |
| | Самки | 150 | | 65 | | 65–71 | | 52 | |
| Оз. Хадды (собств. данные) | Самцы | 108–146 | 132 | 50–71 | 60 | 46–60 | 54 | 29–50 | 41 |
| | Самки | 133–154 | 142 | 50–69 | 60 | 46–65 | 56 | 38–50 | 43 |
| Оз. Мак-Мак (собств. данные) | Самцы | 100–122 | 109 | 50–62 | 59 | 50–65 | 55 | 30–45 | 34 |
| | Самки | 105–171 | 133 | 54–72 | 64 | 55–67 | 62 | 32–50 | 42 |

ОБСУЖДЕНИЕ

Разбирая видовой состав акантоцефалов Субарктики, В.Я. Трофименко отметил, что морфология скребней рода *Neoechinorhynchus* весьма однообразна. Это подтверждается и нашим наблюдениями, по которым обсуждаемые виды обладают большим сходством в строении.

Подробный анализ оригинальных описаний показывает, что иные критерии для определения этих двух видов, кроме разницы в величине хоботка и длине хоботковых крючьев, отсутствуют. Такие характеристики *N. tumidus*, как значительное расширение передней части метасомы у самок и «сигмоидная» изогнутость крючьев среднего ряда, которые в описании Ван Клива и Бэнгхэма (1949) представлены как особенности этого вида, нередко можно наблюдать у представителей *N. crassus*, собранных на северо-востоке России. Первый из этих признаков введен О. Амином в определительную таблицу видов рода *Neoechinorhynchus* (Amin, 2002). Для североамериканских экземпляров *N. crassus* характерна цилиндрическая форма тела в противоположность веретенообразной у *N. tumidus*. Эти свойства служат тезой и антитезой в ключе О. Амина и использованы для разделения этих видов. Однако изменение пропорций тела следует отнести на счет гостального влияния, поскольку *N. crassus* освоил в Азии иной круг дефинитивных хозяев. Известно, что здесь этот вид паразитирует преимущественно в сиговых и не был обнаружен в сибирском чукучане (Пугачев, 2004; Никишин, Леонов, 2000). В Северной Америке этот вид описан из двух видов чукучана (Van Cleave, 1919; Lynch, 1936) и более поздние исследования, проведенные после описания вида, не выявили для паразита других окончательных хозяев, кроме рыб из сем. Чукучановых (Arai, 1985; Hogue et al., 1993). *N. tumidus* и в Америке, и в Азии встречается в лососеобразных, а экземпляры червей из нашей коллекции имеют полное морфологическое сходство с американскими, описанными в оригинале, не считая меньших размеров прикрепительных органов (см. таблицу). Таким образом, признак, предложенный В.Я. Трофименко в качестве диагностического, приобретает значение основного аргумента при определении *N. tumidus* и *N. crassus* в азиатских коллекциях.

Очевидно, что отечественные специалисты для определения этих видов пользовались размерными характеристиками, заложенными в ключи В.И. Петроченко и И.Л. Соколовской, что могло привести к смешению видов. Повторное изучение коллекций с применением изложенного подхода позволит провести надежное разделение видов и подойти к вопросу о распространении *N. tumidus*. Однако пополнение сведений об абсолютных размерах пластических признаков, являющихся основными диагностическими, не теряет актуальности. Обратим внимание на то, что размеры хоботка и крючьев в азиатских выборках во всех случаях меньше по сравнению с американскими у обоих видов (см. табл.). Накопление морфометрических данных, вероятно, даст возможность выяснить пределы изменчивости азиатских представителей каждого из обсуждаемых видов и определить межвидовые различия их размерных характеристик.

На наш взгляд, наиболее интересен вопрос о распространении *N. tumidus*, но данных для анализа крайне недостаточно. В своем труде В.Я. Трофименко кроме р. Пелядка, впадающей в одну из протоков дельты Енисея, ме-

стами его обитания называет оз. Телецкое и оз. Чарской котловины. Судя по нашим данным этот вид населяет глубокие озера ледникового происхождения. Учитывая первые результаты опытов по заражению остракод, которые свидетельствуют о том, что яйца *N. tumidus* погибают при замораживании, можно предположить, что локализация его в озерах закономерна.

Хочу выразить искреннюю благодарность Г.И. Атрашкевичу, П.К. Гудкову, В.П. Никишину и К.В. Регель за предоставленную возможность исследования собранного ими материала.

Литература

- Атрашкевич Г.И., Михайлова Е.И. Фауна скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephales: Eoacanthocephala: Neoechinorhynchidae) на северо-востоке Азии // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов // Материалы Междунар. научн. конф. (19–21 апр. 2006 г., Москва). М.: ИНРА РАН, 2006. С. 17–18.
- Михайлова Е.И., Атрашкевич Г.И. Скребни рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) рыб России: Таксономические и биологические аспекты // Проблемы современной паразитологии. СПб., 2003. Т. 2. С. 26–28.
- Никишин В.П., Леонов С.А. Гельминты промысловых рыб бассейна Буюнды. Магадан, 2000. 78 с.
- Петроченко В. И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. Т. 1. М: Изд-во АН СССР, 1956. 435 с.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии: Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб., 2004. 248 с. (Тр. ЗИН; Т. 304).
- Роскин Г.И. Микроскопическая техника. М.: Сов. наука, 1946. 328 с.
- Скрябина Е.С. Морфологическая изменчивость скребней рода *Neoechinorhynchus* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae), паразитирующих у рыб Ледовитоморской провинции в пределах СССР // Паразитология. 1978. Т. 12. № 6. С. 512–521.
- Соколовская И.Л. Акантоцефалы // Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 579–616.
- Трофименко В.Я. Гельминтофауна пресных вод Азиатской Субарктики: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1969. 313 с.
- Amin O.M. Revision of *Neoechinorhynchus* Stiles & Hassal, 1905 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with keys to 88 species in two subgenera // Syst. Parasitol. 2002. Vol. 53. P. 1–18.
- Arai H. P. Acanthocephala / Guide to the parasites of fishes of Canada. 3 // Canad. Spec. Publ. Fish. and Aquat. Sci. 1989. Vol. 107. P. 1–95.
- Hogue C.C., Sutherland D.R., Christensen B.M. Ecology of metazoan parasites infecting *Catostomus* spp. (Catostomidae) from southwestern Lake Superior // Canad. J. Zool. 1993. Vol. 71, N 8. P. 1646–1652.
- Lynch J.E. New species of *Neoechinorhynchus* from the western sucker, *Catostomus macrocheilus* Girard // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1936. Vol. 55, N 3. P. 21–43.
- Van Cleave H.J. Acanthocephala from the Illinois River, with descriptions of species and the synopsis of the family Neoechinorhynchidae // Bull. Ill. Natur. Hist. Surv. 1919. Vol. 13. P. 225–257.
- Van Cleave H.J., Bangham R.V. Four new species of the acanthocephalan family Neoechinorhynchidae from fresh-water fishes of North America, one representing a new genus // J. Wash. Acad. Sciences. 1949. Vol. 39, N 12. P. 398–409.

ФАУНА НЕМАТОД И АКАНТОЦЕФАЛ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ АРМЕНИИ

МС.О. МОВСЕСЯН¹, Ф.А. ЧУБАРЯН², М.А. НИКОГОСЯН², Р.А. ПЕТРОСЯН²

Материалом для настоящего обзора послужили литературные сведения, опубликованные за период с 1923 по 2008 г. и данные собственных исследований авторов, посвященные изучению гельминтофауны позвоночных животных Армении.

По данным литературы на территории Армении зарегистрировано 543 вида позвоночных животных, из них по таксономическим группам: рыб – 39 видов, земноводных – 7 видов, пресмыкающихся – 53 вида, птиц – 351 вид и млекопитающих – 93 вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В общей сложности различными исследователями (включая и авторов настоящей статьи) было подвергнуто полному и неполному гельминтологическому вскрытию (Скрябин, 1928) следующее количество животных: рыб – 5254 особи, земноводных – 108, пресмыкающихся – 165, птиц диких и домашних – 5248, млекопитающих – 47 122, в том числе насекомоядных – 83, рукокрылых – 398, зайцеобразных – 60, грызунов – 3327, хищных – 118, парнокопытных – 43 136 особей (из них 40 диких животных – муфлоны и безоаровые козы).

Камеральная обработка нематод и акантоцефал проводилась по общепринятой методике (Мовсесян и др., 1981). Исследование на трихинеллез проводилось методами компрессорной трихинеллоскопии и искусственного переваривания (Бессонов, 1975).

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ НЕМАТОД И АКАНТОЦЕФАЛ

В 1924 г. К.И.Скрябин в статье «Научные результаты гельминтологического обследования Армении» писал: «до 1924 г. Армения, как и все Закавказье вообще не видела на своей территории специалистов гельминтологов, между тем, уже а priori можно было предсказать, что исследователь, подойдя к анализу форм позвоночных червей этого региона, наткнется на невероятное их разнообразие, т.к. по своему географическому положению Армения

¹ Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН.

² Институт зоологии Научного центра зоологии и гидроэкологии НАН РА.

чрезвычайно разнообразна, характеризуясь довольно причудливым качественным составом фауны, с большим количеством эндемических форм». Эти слова в дальнейшем подтвердились и оказались пророческими.

17 августа 1923 г. по приезде К.И. Скрябина и Н.П. Попова Союзная гельминтологическая экспедиция открыла свою деятельность. Экспедицией был собран большой гельминтологический материал от позвоночных животных (рыб, земноводных, водных и домашних птиц, млекопитающих) в двух ландшафтно-географических зонах республики – в горной зоне (бассейн озера Севан) и низменной (долина р. Аракс). Было проведено 1030 полных гельминтологических вскрытий позвоночных животных.

В период с августа 1923 до середины 1924 г. материал, собранный 10-й СГЭ, был подвергнут обработке в лаборатории К.И. Скрябина в Москве.

Е.В. Калантарян (1924) изучила гельминтофауну, в том числе нематод грызунов и зайцеобразных; Р.С. Шульц (1924) разработал *Oxyuridae* домашних мышей; С.Н. Покровская (1924) обработала материал от овец Армении; Н.П. Попов (1924) изучил паразитических червей, в том числе нематод домашних плотоядных (кошек и собак) Армении.

Этими исследованиями было положено начало изучению фауны паразитических червей, в том числе нематод и акантоцефал позвоночных животных Армении.

Подводя итоги этих работ, К.И. Скрябин (1924) писал: «...Армения из страны совершенно не обследованной в гельминтологическом отношении за 11 месяцев превратилась в страну, где интенсивными темпами начала развиваться гельминтологическая наука, имеющая столь крупное прикладное медицинское и ветеринарное значение...».

Изучением гельминтофауны рыб оз. Севан до посещения его 10-й СГЭ уделялось мало внимания. Только случайные сборы материала, сделанные из оз. Севан, были переданы в Зоологический кабинет Военно-медицинской академии. Это был материал от севанской храмули, описанный впоследствии Н.Н. Костылевым в 1928 г. как вид *Quadrigyrus cholodkowskyi*. У севанской форели и севанской храмули им же был описан вид скребня *Metechinorhynchus baeri* (Kastilew, 1928).

Ю.А. Динник в 1933 г. во время пребывания на Севанской озерной станции провел сбор паразитических червей рыб (севанская форель, севанская храмуля и севанский усач), а также обработал материал, собранный 10-й СГЭ. Им было исследовано 239 экз. рыб, в том числе 114 экз. от севанского ишхана. У храмули Ю.А. Динник зарегистрировал один вид нематоды – *Rhabdochona fortunatowi* Dinnik, 1933 и три вида акантоцефал: помфоринхусами были инвазированы все три вида исследованных рыб, эхиноринхусами только 114 экз. севанского ишхана, а неоринхусами только севанский усач.

Т.А. Платонова (1963) у акклиматизированных в оз. Севан ладожского и чудского сигов зарегистрировала и описала нематоду *Contracaecum squalii* Linstow, 1907.

Дж.А. Григорян и Л.К. Вартамян (1979) у ручьевого форели зарегистрировали два новых для Армении вида нематод – *Rhabdochona (Filochona) filamentosa*) Vychowskaja-Pawlowskaja, 1936 и личинки *Eustrongyloides excisus* Jagersklold, 1909. Личинки этой нематоды обычно локализуются в полости

тела, в кишечнике и мускулатуре осетровых, карповых бычковых рыб. Этот вид оказался новым не только для фауны Армении, но и для паразитофауны лососевых рыб.

Из числа работ, опубликованных в 1990-е годы отметим обстоятельные исследования Л.К. Вартанян, положенные в основу ее кандидатской диссертации «Паразитофауна рыб оз. Севан и некоторых других водотоках Армении», защищенной в 1992 г. Эта работа внесла значительный вклад в познание видового разнообразия паразитических червей, в том числе нематод и акантоцефал рыб.

В последующие годы были опубликованы ряд работ (Маилян, 1956; Павлова, 1957; Акопян, Арутюнян, 1966; Вартанян, Григорян, 1974; Григорян, 1980), в которых приводятся сведения о фауне акантоцефал рыб (севанская форель, севанский сиг, храмуля и усач) оз. Севан до и после его эвтрофикации. На сегодняшний день у рыб фауны Армении зарегистрированы четыре вида нематод и четыре вида акантоцефал. Таковы вкратце итоги изучения нематод и акантоцефал рыб фауны Армении.

Несмотря на многочисленность видов и довольно широкое распространение в водных и наземных биоценозах республики, гельминтофауна земноводных изучена мало.

В опубликованной в 2004 г. работе «Материалы к изучению гельминтов фауны бесхвостых амфибий Армении» (Чубарян и др., 2004) авторы сообщают о четырех видах нематод (*Aplectana acuminata*, *Rabdias bufonis*, *Neorailietnema preputiale* и *Cosmocerca* sp.).

Видовое разнообразие нематод и акантоцефал пресмыкающихся Армении изучено достаточно хорошо.

В.П. Шарпило (1976) своей монографией «Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР» приводит данные о видовом составе гельминтов, в том числе нематод и акантоцефал Армении. Сбор материала на территории республики автор производил во время экспедиционных выездов в Армению. Им также был обработан небольшой материал ВИГИС и Гельминтологической лаборатории АН СССР.

В.П. Шарпило зарегистрировал в Армении и описал 21 вид нематод (в том числе пять личиночных форм) и три вида акантоцефал.

Первые сведения о нематодах птиц Армении также связаны с работой 10-й Союзной гельминтологической экспедиции (СГЭ).

В 1925 г. В.Н. Шмерлинг подвергла изучению филярий подкожной клетчатки сорокопутов Армении (материал 10-й СГЭ). В результате чего вид *Filaria coronata* ею был выделен в специальный род *Squamofilaria* n.g.

В 1927 г. в Москве был издан сборник по гельминтологии, посвященный проф. К.И. Скрябину его учениками. В сборнике была опубликована также статья В.Н. Озерской «К фауне нематод скворцов (*Sturnidae*) Дона, Армении и Туркестана», в которой приводились сведения о нематодах птиц Армении.

Материалом для этой статьи послужили коллекции нематод, собранные от скворцов в период работы 10-й и 17-й экспедиций в Армении.

В.Н. Озерской был обработан материал от 77 экз. *Sturnus caucasicus* и 27 экз. от *Sturnus vulgaris*. Было зарегистрировано два вида нематод: *Acuaria (Dispharinx) spiralis* у *Sturnus caucasicus* и *Acuaria (Sincuaria) sturni* у *Sturnus vulgaris*. Первый вид был констатирован в Армении впервые у сквор-

цовых. До работы Озерской данный вид был известен как паразит домашней курицы, цесарки и домашних голубей.

В изучении гельминтофауны домашних и диких птиц Армении большую заслугу имеет К.С. Ахумян. В период с 1945 по 1982 г. ею были опубликованы ряд статей о гельминтофауне (в том числе нематод и акантоцефал) домашних и диких птиц Армении. В 1951 г. Ахумян опубликовала работу «Кишечные паразитические черви домашних птиц Армении и меры борьбы с ними» (на арм. языке). В этой работе сообщается об инвазированности домашних кур тремя видами нематод (*Ascaridia galli*, *Heterakis gallinae* и *Ganguleterakis dispar*). В 1964 г. ею была опубликована статья «К изучению гельминтов домашних птиц Армянской ССР» (на арм. языке).

Изучению видового состава гельминтов охотничье-промысловых и других диких птиц Армянской ССР была посвящена следующая работа К.С. Ахумян (1966). В этой работе автор приводит список видов гельминтов, в том числе нематод и акантоцефал, зарегистрированных ею у 161 вида диких птиц, из которых 42 вида нематод из 16 семейств: *Capillaridae* (3 вида), *Dioctophymidae* (1 вид), *Amidostomatidae* (2 вида), *Syngamidae* (1 вид), *Trichostrongylidae* (1 вид), *Acuaridae* (7 видов), *Anisacidae* (4 вида), *Heterakidae* (2 вида), *Subuluridae* (5 видов), *Cosmocercidae* (1 вид), *Spiruridae* (2 вида), *Physalopteridae* (1 вид), *Streptoacaridae* (1 вид), *Filariidae* (2 вида), *Aproctidae* (1 вид).

Акантоцефал у диких птиц было зарегистрировано шесть видов: из семейства *Polymorphyidae* (2 вида), *Filicolidae* (1 вид), *Gigantorhynchidae* (2 вида) и *Prostorhynchidae* (1 вид).

В 1981 г. была опубликована первая сводка по гельминтофауне домашних птиц Армении (С.О. Мовсесян, К.С. Ахумян, Ф.А. Чубарян), в которую вошли также сведения о нематодах домашних птиц Армении. Авторами был произведен обзор литературы и собственных данных по гельминтам и гельминтозам домашних птиц Армении, обобщен и проанализирован собственный материал.

Из других работ, посвященных изучению нематод домашних птиц Армении отметим работу А.М. Асатрян (1987) «Распространение и видовой состав трихинелл в Армении». В период с 1980 по 1985 г. Асатряном на территории республики было исследовано на трихинеллез 318 экз. диких птиц (жаворонок полевой, ящурка золотистая, камышевка дроздовидная, ласточка деревенская, ласточка береговая, овсянка черноголовая, овсянка садовая, воробей домовый, каменка-плясунья, выпь малая, синица черная, сойка, чиж, дрозд черный, грач, ворона серая, сорока, филин, беркут). Только у черного дрозда в мышцах была обнаружена нематода *Trichinella pseudospiralis*.

С.О. Мовсесян и Ф.А. Чубарян (1981) у розового скворца зарегистрировали и описали новый для Закавказья вид нематоды *Thominx tridens* (сем. *Capillaridae*).

В 1993 г. М.А. Никогосян была защищена диссертационная работа на соискание степени канд. биол. наук – «Гельминты водных птиц бассейна оз. Севан и пути их циркуляции», в которой приводятся также исчерпывающие сведения о нематодах и акантоцефалах водно-болотных птиц этого региона. Из 500 особей обследованных водно-болотных птиц у 313 особей была установлена инвазированность гельминтами, причем экстенсивность инвазии нематодами составляла 7,9 %, а акантоцефалами – 17 %. Впервые

в Армении Никогосян зарегистрировала у водно-болотных птиц 36 видов гельминтов, из них нематод – 10 видов и акантоцефал – 7 видов.

Основу фауны гельминтов водно-болотных птиц бассейна оз. Севан, по данным автора, составляют представители пяти семейств: Anisakidae, Acanthocephalidae, Capillaridae, Amidostomatidae и Streptoacaridae, акантоцефал – три семейства (Polimorphidae, Plagiorchynchoidea и Filicollidae).

Результаты изучения фауны нематод и акантоцефал водно-болотных птиц были опубликованы в ряде статей (Никогосян, 1979, 1981, 1982; Мовсесян и др., 1992).

Вопросы видового состава нематод, их распространения, эпизоотологии и вызываемых ими заболеваний освещены также в ряде статей, опубликованных в последнем десятилетии (Акопян и др., 1998; Абрамян, 1999, 2000; Чубарян и др., 2003).

Фауна нематод и акантоцефал насекомых Армении изучена Ю.С. Манасяном (1992). Им было зарегистрировано восемь видов гельминтов: семь видов нематод (*Capillaria erinacei*, *C. inkrassata*, *C. kutori*, *Longistrata depressa*, *L. pseudodidas*, *Crenosoma striatum* и *Spirura rutipleurites*) и один вид акантоцефал – *Nephridiorhynchus major*.

Изучением гельминтофауны рукокрылых Армении довольно успешно занимались Ю.С. Манасян (1992) и аспирант из Египта – Бадави Эль Сайед Бадави Метвали (1992).

На основании полученных при обработке материала данных были оформлены две диссертационные работы на соискание степени канд. биол. наук «Гельминты микромаммалий Армении» (Манасян, 1992) и вторая: «Гельминты рукокрылых Армении и Египта» (Бадави Эль Сайед Бадави, 1993).

Вышеуказанными авторами у рукокрылых Армении было зарегистрировано семь видов нематод: *Skrjabinocapillaris eubursata*, *Molinostrongylus alatus*, *M. heydoni*, *Strongylocantha glycirrhiza*, *Strongyliantha rinolophi*, *Rictularia macdonaldi*, *Litmosa filaria*.

Акантоцефалы у рукокрылых не были зарегистрированы.

Изучением паразитических червей зайцеобразных в Армении занимались Е.В. Калантарян (1924), Г.А. Григорян (1950) и Ю.С. Манасян (1992).

У зайцеобразных на территории республики было зарегистрировано и описано 10 видов нематод: *Trichocephalus unguicularis*, *T. leporis*, *Micipsella numidica*, *Trichostrongylus colubriformis*, *T. probolurus*, *T. vitrinus*, *Nematodirus aspinosus*, *Strongyloides papillosus*, *Passalurus ambiguus* и *Protostrongylus tauricus*. Акантоцефалы у зайцеобразных не были выявлены.

Основоположником изучения гельминтофауны (в том числе нематод) грызунов в Армении являются Е.В. Калантарян и Р.С. Шульц.

В 1924 г. была опубликована статья Е.В. Калантарян «К фауне паразитических червей грызунов Армении», в которой автор сообщал, что ею в г. Ереване и его окрестностях вскрыты четыре домовые мыши, четыре серых хомячка и 25 зайцев¹. У мышей и хомячков Калантарян обнаружила 3 вида нематод (*Capillaria halli*, *Trichocephalus muris* и *Aspicularia tetraptera*). В том же году вышла в печати статья Р.С. Шульца «*Oxyuridae* мышей Армении». Автором были вскрыты 4 экз. домовых мышей, 10 из них оказались инва-

¹ В то время некоторые териологи зайцев относили к отряду грызунов

зированными нематодами из сем. Oxyuridae: *Syphacia obvelata* и *Oxyuris tetraaptera*.

После этих работ гельминтофауну грызунов Армении изучал В.Д. Киршенблат. В 1936–1937 гг. им был собран гельминтологический материал в трех районах Закавказья, в том числе в селе Налбанд Спитакского района Армении. Результаты этих исследований в дальнейшем были опубликованы в ряде статей (Киршенблат, 1938, 1939, 1947, 1949).

С 1937 г. сектором зоологии Биологического института Армянского филиала АН СССР велись паразитологические исследования гельминтофауны местных грызунов в различных природных поясах республики.

За 1937–1940 гг. были собраны гельминты от 640 грызунов, от 19 видов. Гельминтологическую часть исследований выполняла Е.Я. Щербакова. Ее работа «К изучению гельминтофауны грызунов Армении» (1949), была посвящена изучению фауны трематод грызунов Армении. Ею также были определены виды нематод грызунов, однако данные не были опубликованы, эти сборы наряду с гельминтами грызунов и зайцев собранных в период с 1940 по 1945 г., после проверки были включены в кандидатскую диссертацию М.Т. Алоян «Нематоды грызунов Армении», защищенную в 1952 г.

Из других работ, посвященных изучению нематод грызунов, необходимо отметить статью М.О. Киракосяна и др. (1963), в которой сообщается о гельминтологическом обследовании 63 персидских песчанок; у 46 особей было отмечено паразитирование нематоды *Capillaria hepatica*. Асатрян А.М. (1996, 1998) нематода *Trichinella spiralis* была зарегистрирована у серых крыс.

В 1992 г. сотрудником Института зоологии АН Армении Ю.С. Манасян была защищена кандидатская диссертация «Гельминты микромамманий Армении». Эта работа является наиболее полной сводкой по гельминтофауне грызунов Армении. На основании собственных данных и литературных сведений, касающихся фауны, систематики, ареологии и экологии гельминтов микромамманий (в том числе грызунов), Манасян провел критический анализ имеющихся ранее сведений по систематике и таксономии всех видов гельминтов насекомоядных, рукокрылых, зайцеобразных и грызунов. Проанализировав диссертационную работу М.Т. Алоян «Нематоды грызунов Армении» в свете современных представлений систематики и таксономии, он установил, что М.Т. Алоян было зарегистрировано не 40 видов нематод, как сообщает она, а всего 33 вида.

Отметим, что гельминтофауна насекомоядных и рукокрылых Армении была впервые изучена Ю.С. Манасяном. В общей сложности у грызунов Армении к настоящему времени зарегистрировано 39 видов нематод и один вид скребней (*Moniliformis moniliformis*).

Г.В. Смбалян (1992) изучила гельминтофауну лабораторных грызунов (крысы линии «Вистар», белые мыши СВА, беспородные белые мыши) и диких крыс. У грызунов обеих групп ею было выявлено по два вида нематод: *Ganguleteracis spumosa* и *Capillaria papilosa*.

Фауна паразитических червей хищных млекопитающих в Армении начала изучаться с 1923 г., в период работы 10-й СГЭ в республике.

Первые сведения о нематодах собак и кошек приводятся в работе Н.П. Попова (1924). У собак и кошек окрестностей г. Эривань (Ереван им было вы-

явлено по четыре вида нематод: у собак (*Toxacara canis*, *Toxascaris leonina*, *Spirocerca lupi*, *Rictularia cahirensis*), а у кошек (*Toxacara canis*, *Toxascaris leonina*, *Physaloptera praeputiale* и *Rectularia cahirensis*).

Сведения о нематодах собак приводятся также в работе А.М.Петрова (1931). В общей сложности им было выявлено шесть видов нематод: *Toxascaris leonina*, *Toxacara canis*, *Uncinaria stenocephala*, *Richtularia cahirensis*, *Ancylostoma caninum* и *Physaloptera praeputiale*.

А.Г. Чобанян (1965) изучил нематодофауну собак и лисиц. Методами полного гельминтологического вскрытия и контрольной дегельминтизации собак в трех районах республики (Гукасянский, Разданский, Октемберянский) им было зарегистрировано только три вида нематод из отмеченных вышеуказанными авторами. У лисиц же было выявлено четыре вида нематод (*Toxacara canis*, *Toxascaris leonina*, *Uncinaria stenocephala*, *Tominx aerofilus*) и один вид акантоцефал – *Acanthocephala* sp.

В.В. Насилова (1948) у собак впервые в Армении выявила два вида нематод: *Dirofilaria immitis* и *D.repens*. Из общего числа обследованных ею 300 собак методами прижизненной и посмертной диагностики носителями первого вида оказались две собаки, второго – 22. По породам наиболее инвазированными были овчарки (немецкая и кавказская).

А.М. Асатрян (1987) впервые в Армении была установлена инвазированность хищных млекопитающих (волков, шакалов, лисиц, бурых медведей, барсуков, каменных куниц, собак и домашних кошек) нематодой *Trichinella spiralis*.

Данные о нематодах хищных млекопитающих приводятся также в работе Ф.А. Чубарян, Ю.С. Манасяна, А.М. Асатряна и А.В. Курбета (1987). У волков, лисиц, шакалов, лесных котов, бурых медведей, барсуков, каменных куниц ими было выявлены 16 видов гельминтов, в том числе семь видов нематод (*Trichocephalus vulpis*, *Trichinella spiralis*, *Diocetophyma renale*, *Toxascaris leonina*, *Toxacara canis*, *T.mystax* и *Rictularia* n.sp.).

Первые сведения о нематодах овец Армении приводятся в работе С.Н. Покровской (1924). В лаборатории К.И.Скрябина ею был разработан материал, добытый в 1923 г. в период работы в Армении 10-й СГЭ, руководимой К.И. Скрябиным и его ассистентом Поповым. В общей сложности у овец Армении были констатированы 12 видов нематод, относящихся к пяти семействам: Strongylidae (*Oesophagostomum venulosum*, *Bunostomum trigonocephalum*, *Chabertia ovina*), Trichostrongylidae (*Nematodirus filicollis*, *Trichostrongylus instabilis*, *Haemonchus contortus*, *Ostertagia circumcincta*, *O. marschalli*), Metastrongylidae (*Dictyocaulus filaria*, *Synthetocaulus rufescens*), Trichocephalidae (*Trichocephalus ovis*), Spiruridae (*Conglonema scutatum*).

Анализ полученных данных привел автора к выводу, что обнаружение у овец вида *Trichostrongylus instabilis* – паразита, свойственного человеку, свидетельствует о том, что трихостронгилез в Армении может являться одной из форм гельминтозных болезней людей. Предсказание это впоследствии подтвердилось.

Н.Н. Акрамовский (1939) изучил распространение *Chabertia ovina* в 16 районах Армении. Им было исследовано 2076 овец, из которых 31,7% были инвазированы хабертиями.

Л.И. Зорабян и Г.А. Григорян (1949) приводят данные, свидетельствующие о том, что гемонхоз овец и коз в большинстве районов Армении имеет широкое распространение и нередко является причиной значительного падежа молодняка малого рогатого скота (м.р.с.).

Сведения о стронгилятозах желудочно-кишечного тракта м.р.с. приводятся также в работах В.Дж.Акопяна (1969).

В общей сложности за период с 1924–1949 гг. было выявлено 15 видов стронгилят желудочно-кишечного тракта м.р.с.

В 1989 г. Г.Г.Овнанияном была защищена диссертационная работа на соискание степени кандидата биологических наук: «Фауна и распространение стронгилят желудочно-кишечного тракта овец в Армении», в которой автор сообщает о 16 видах стронгилят, зарегистрированных им у овец в 15 административных районах за период с 1978 по 1987 г.: сем. *Trichostrongylidae* (4 вида), сем. *Strongylidae* (1 вид), сем. *Ancylostomatidae* (1 вид), сем. *Trichonaematidae* (1 вид), подсемейство *Ostertaginae* (5 видов), подсемейство *Haemonchinae* (1 вид), подсемейство *Nematodrinae* (3 вида)¹. В сборах стронгилят за весь период исследований Овнанияном не были зарегистрированы ранее выявленные Е.В. Калантарян (1928) виды *Trichostrongylus probolurus* Railliet, 1833, *Trichostrongylus vitrinus* Looss, 1905, *Nematodirus abnormalis* Maj, 1920.

Г.А. Григорян (1949) изучил фауну нематод безоаровых коз, армянского муфлона и косуль.

При полном гельминтологическом вскрытии 26 безоаровых коз было зарегистрировано 20 видов нематод, в основном из семейств *Trichostrongylidae* и *Protostrongylidae*. В работе автор приводит рисунки и описания двух новых видов для фауны нематод Армении: *Naematodirus davitiani* nov. sp. и *Ostertagia* (*Grosspiculagia*) *aegagri* nov. sp.

У косуль было выявлено 10 видов нематод, из них два новых – *Ostertagia* (*Ostertagia*) *davitiani* nov. sp. и *Trichostrongylus andreevi* nov. sp., а также обоснован новый род *Rinadia schulzi* nov. gen. n. sp. Приводятся рисунки и описания указанных видов. Диагноз этих видов – *Trichostrongylidae*.

Э.А. Давтяном (1931) впервые в СССР был констатирован неоскаридоз телят в Армении. В дальнейшем (Давтян, 1935а, б; 1942) им были изучены вопросы распространения неоскаридоза телят в республике, морфобиологические особенности яиц и личинок неоскарида, а также сезонная и возрастная динамика зараженности телят неоскаридами.

Пионером изучения легочных стронгилят м.р.с. и вызываемых ими заболеваний в Армении был проф. Э.А. Давтян (1936, 1937, 1938, 1939, 1940, 1947, 1948). До его работ в республике был известен только один вид легочных нематод – *Protostrongylus kochi* (Schulz et al., 1933). В 1936 г. Давтяном был зарегистрирован и описан вид нематоды – *Muellerius capillaris*. В дальнейшем у овец и коз были выявлены в Армении еще два вида легочных нематод – *Cysticercus nigrescens* (Jerke, 1911) и *Protostrongylus hobmajeri* (Schulz, Orlow et Kuttass, 1933), а также два вида неизвестных науке – *Protostrongylus muraschkinzewi* (Давтян, 1940) и *Protostrongylus davitiani* (Savina, 1940).

¹ Автор придерживается систематики стронгилят, разработанной К.И. Скрыбиным и др. (1952) с изменениями, внесенными в нее Н.К. Андреевой (1956).

Из работ монографического плана, в которых приводятся материалы о фауне, биологии, распространении, эпизоотологии и терапии легочных нематод м.р.с., следует отметить докторскую диссертацию С.А.Гевондяна (1970) «Мюллериоз мелкого рогатого скота» и кандидатскую диссертацию М.М. Хачатурян (1990) «Распространение протостронгилидозов овец, их сезонная динамика и терапия в условиях Армении».

Вопросы видового состава нематод, их распространения и эпизоотологии и вызываемых ими заболеваний освещены также в ряде статей, опубликованных в последнем десятилетии (Абрамян, 1999, 2000; Акопян и др., 1998; Чубарян и др., 2003).

Вопросы фауны легочных нематод м.р.с., их биологии и распространения в Армении освещены также в ряде работ, опубликованных в последнем десятилетии (Бояхчян, 2008; Бояхчян и др., 2001, 2003, 2006, 2007).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В целом у позвоночных животных в Армении зарегистрировано 195 видов нематод и 21 вид акантоцефал, которые по гостальной принадлежности распределены следующим образом: у рыб (*Pisces*) – 2 вида нематод и 3 вида акантоцефал; у земноводных (*Amphibia*) – 5 видов нематод; у пресмыкающихся (*Reptilia*) – 21 вид нематод и 3 вида акантоцефал; у птиц (*Aves*) – 46 видов нематод и 11 видов акантоцефал; у млекопитающих (*Mammalia*) – 121 вид нематод и 4 вида акантоцефал.

НЕМАТОДЫ

Нематоды позвоночных животных по таксономической принадлежности распределены следующим образом: у **рыб** зарегистрировано 2 вида: сем. *Dioctophymidae* и *Rhabdochonidae* по одному виду; у земноводных 5 видов: сем. *Trichostrongylidae* и *Rhabdiasidae* по одному виду; сем. *Cosmocercidae* – 3 вида; у **пресмыкающихся** зарегистрирован 21 вид, в том числе 5 личиночных форм.

Нематоды представлены семействами: *Angysticaecidae*, *Oxyuridae*, *Oswaldofilariidae*, *Physalopteridae*, *Thelaziidae*, *Splendidofilariidae*, подсемейство *Telandroninae* по одному виду, сем. *Pharyngodonidae*, *Strongyloididae* и *Spiruridae* по два вида; сем. *Rhabdiasidae* по 3 вида. Личиночные формы нематод распределены следующим образом: род *Spirocerca* (сем. *Spiruridae*) – 1 вид, *Physaloptera* (сем. *Physalopteridae*) – 2 вида и *Agamaspirura* – 2 вида*;

– у **птиц** зарегистрировано 46 видов, в том числе из сем. *Syngamidae*, *Trichinellidae*, *Tetrameridae*, *Physalopteridae*, *Syphaciidae*, *Spiruridae* и подсем. *Streptoacarinae* по одному виду; сем. *Amidostomatidae*, *Heterakidae*, *Trichostrongylidae*, *Filariidae* по два вида, сем. *Ascarididae*, *Cosmocercidae* по три вида, *Capillaridae* по четыре вида, *Subuluridae* – шесть видов, *Anisakidae* – семь видов, *Acuaridae* – восемь видов;

* Личинок подотряда *Spirurida*, таксономическое положение которых неясно, в соответствии с существующей традицией В.П. Шарпило (1976) относит к сборной группе *Agamospirura*.

– у **насекомоядных** зарегистрировано 8 видов: сем. *Trichostrongylidae*, *Crenosomatidae* и *Spiruridae* по одному виду, сем. *Heligosomatidae* – 2 вида, *Capillaridae* – 3 вида;

– у **рукокрылых** – 7 видов: сем. *Capillaridae*, *Rictulariidae*, *Fillariidae* по одному виду, сем. *Trichostrongylidae* и *Ancylostomatidae* по 2 вида;

– у **зайцеобразных** – 7 видов: сем. *Trichocephalidae*, *Oxyuridae*, *Splendofilariidae* по одному виду, сем. *Trichostrongylidae* – 4 вида;

– у **грызунов** зарегистрировано 40 видов: сем. *Ascaridae*, *Trichostrongylidae*, *Heteroxynematidae*, *Trichinellidae*, *Physalopteridae*, *Rictulariidae* – по одному виду, сем. *Trichostrongylidae* – 2 вида, сем. *Syphaciidae*, *Gongylonematidae*, *Spiruridae* по 4 вида, сем. *Capillaridae* – 5 видов, сем. *Trichocephalidae* – 6 видов и сем. *Heligmosomatidae* – 9 видов;

– у **хищных** млекопитающих зарегистрировано 12 видов: сем. *Trichinellidae*, *Physalopteridae* по одному виду, сем. *Ancylostomatidae* и *Anisakidae* по 2 вида, сем. *Ascaridae* – 3 вида;

– у **парнопалых** – 47 видов, в том числе: у мелкого рогатого скота 40 видов: сем. *Ancylostomatidae*, *Trichonematidae*, *Strongylidae*, *Dictyocaulidae*, *Gongylonematidae* по одному виду, сем. *Syphaciidae* – 2 вида, сем. *Protostrongylidae* – 4 вида, подсем. *Muellerinae* – 3 вида и сем. *Trichostrongylidae* – 26 видов; у крупного рогатого скота – 4 вида: сем. *Anisakidae* и *Dictyocaulidae* по одному виду и сем. *Thelaziidae* 2 вида; у свиней – 3 вида: по одному виду из сем. *Ascaridae*, *Trichocephalidae*, *Trichinellidae*.

Акантоцефалы

У **рыб** зарегистрировано три вида акантоцефал, по одному виду из семейств *Gigantorhynchidae*, *Centrorhynchidae* и *Oligacanthorhynchidae*;

– у **пресмыкающихся** зарегистрировано три вида: из сем. *Gigantorhynchidae* – два вида и *Moniliformidae* – один вид;

– у **птиц** выявлено 11 видов: сем. *Fillicolidae* – один вид, *Prosthorhynchidae* – два вида, *Gigantorhynchidae* – три вида, *Polymorphidae* – пять видов;

– у **насекомоядных** зарегистрирован один вид – сем. *Olygacanthorhynchidae*;

– у **грызунов** зарегистрировано два вида: сем. *Gigantorhynchidae* и *Olygacanthorhynchidae* по одному виду;

– у **парнопалых** зарегистрирован один вид: сем. *Olygacanthorhynchidae*.

– У земноводных, рукокрылых, зайцеобразных и хищных млекопитающих акантоцефалы не зарегистрированы.

* * *

К настоящему времени на территории юга Малого Кавказа (Армения) у различных таксономических групп позвоночных животных (*Pisces*, *Amphibia*, *Reptilia*, *Aves*, *Mammalia*) зарегистрированы 195 видов нематод и 21 вид акантоцефал. Все эти виды гельминтов распределены по соответствующим таксономическим семействам.

Полные данные о вышеуказанных видах нематод и акантоцефал будут приведены в монографии, подготавливаемой авторами настоящей статьи.

Литература

- Абрамян В.В. Распространение кишечных нематодозов овец в Армении // Ветеринария. 2000. № 6. С. 28–29.
- Абрамян В.В., Хачатрян Н.Э. Некоторые вопросы эпизоотологии стронгилятозов дыхательных путей овец в РА // Проблемы инфекционных и инвазионных болезней в животноводстве на современном этапе. М., 1999. Вып. 1. С. 51–53.
- Акопян В.Д. Некоторые данные о динамике цистокаулеза овец в Котайкском районе // Бюл. научн.-техн. информ. Арм. НИИЖиВ. Ереван, 1960. № 4/5. С. 60–63.
- Акопян В.Дж., Арутюнова А.Л. О гельминтозах рыб оз. Севан // Биол. журн. Армении. 1966. Т. 19, № 9. С. 63–66.
- Акопян В.Дж., Чубарян Ф.А., Бояхчян Г.А., Петросян Р.А., Арутюнова Л.Д. О паразитологической ситуации в поселке Артамет Котайкской области Армении // Материалы науч. конф. Ин-та зоологии НАН РА. Ереван, 1997. С. 40.
- Акрамовский М.Н. К изучению распространения и клиники хабертиоза овец и биологии возбудителя *Chabertia ovina*: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1939. 185 с.
- Алоян М.Т. Новая нематода от степных мышей Армении (*Protospirura armeniana* n.sp.) // Докл. АН АрмССР. 1951. Т. 13, № 1. С. 13–17.
- Алоян М.Т. Фауна нематод грызунов Армении: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1952. 151 с.
- Алоян М.Т. Нематоды грызунов Армении // Зоол. сб., 1956. Вып. 9. С. 125–170.
- Асатрян А.М. Распространение и видовой состав трихинелл в Армении // Паразиты человека, животных и растений и вызываемые ими заболевания. Ереван, 1987. С. 34–40.
- Асатрян А.М., Мовсесян М.С., Давидянц В.А. Развитие ситуации эпидемиологии и эпизоотологии трихинеллеза в Армении // Материалы конф. «Систематика, таксономия и фауна паразитов». М., 1996. С. 10–13.
- Ахумян К.С. К изучению гельминтофауны серой крысы (*Rattus norvegicus*) в Армении // Докл. АН АрмССР. 1945, Т. 3. № 2. С. 59–64.
- Ахумян К.С. Кишечные паразитические черви домашних птиц Армении и меры борьбы с ними. Ереван, Изд-во АН АрмССР, 1951. 60 с. На арм. яз.
- Ахумян К.С. К изучению гельминтов домашних птиц Армянской ССР // Зоосборник. 1964. Вып. 3. С. 239–254. На арм. яз.
- Ахумян К.С. К изучению видового состава гельминтов охотничье-промысловых и других диких птиц Армянской ССР // Биол. журн. Армении, 1966. Т. 19, № 11. С. 97–103.
- Ахумян К.С., Ханбегян Р.А. Гельминтофауна диких куриных Армении // Фауна паразитов животных и вызываемые ими заболевания. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1982. С. 9–39. (Зоол. сб.; Вып. 18).
- Бадави Эль Сайед Б.М. Гельминтофауна рукокрылых Армении и Египта: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1993. 141 с.
- Бессонов А.С. Диагностика трихинеллеза. Вильнюс: Минтис, 1975. 380 с.
- Боев С.Н. Основы нематодологии. Т. 25. Протостронгилиды. М.: Наука, 1975. 267 с.
- Бояхчян Г.А. Инвазированность овцепоголовья Армении протостронгилидами // Рос. паразит. журн. М., 2008. № 3. С. 5–12.
- Бояхчян Г.А., Арутюнова Л.Дж., Чубарян Ф.А., Петросян Р.А., Акопян В.Дж. Инвазированность овец и моллюсков вида *Helicella derbentina* протостронгилидами в предгорной зоне Армении // Изв. Гос. аграр. ун-та Армении. 2007. № 2 (18). С. 47–50.
- Бояхчян Г.А., Мовсесян С.О., Арутюнова Л.Дж., Чубарян Ф.А., Петросян Р.А., Никогосян М.А. Инвазированность наземных моллюсков *Helicella derbentina* личинками нематод рода *Protostrongylus Kamensky*, 1905 в предгорной зоне Армении // Материалы Междунар. науч. конф.: «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов» (19–21 апр. 2006 г.). М., 2006. С. 47–49.
- Бояхчян Г.А., Чубарян Ф.А., Петросян Р.А., Арутюнова Л.Дж. Зараженность овец предгорной зоны Армении протостронгилидами // Материалы Регион. науч. конф., посвящ. 60 летию Ин-та зоологии НАН РА: Исследование и охрана животного мира Южного Кавказа (7–8 октября 2003 г.). Ереван, 2003. С. 42–43.
- Бояхчян Г.А., Чубарян Ф.А., Петросян Р.А., Арутюнова Л.Дж. О зараженности овец легочными гельминтами // Тез. докл. Респ. науч. конф. по зоологии (30–31 мая 2001 г.). Ереван, 2001. С. 42–43.

- Вартанян Л.К. Паразитофауна рыб озера Севан и некоторых других водоемов и водотоков Армении: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1992. 130 с.
- Гевондян С.А. Мюллерриоз мелкого рогатого скота: Материалы о распространении, биологии, патогенеза, клиники и терапии: Автореф. дис. ... д-ра вет. наук. Ереван, 1970. 47 с.
- Григорян Г.А. К изучению гельминтофауны диких жвачных Армении и их роль в распространении гельминтов среди домашних овец и коз // Тр. АрмНИВИ, 1949а. Вып. 6. С. 188–194.
- Григорян Г.А. Паразитические черви безоаровых коз Армении // Там же. 1949б. Вып. 6. С. 15–158.
- Григорян Г.А. К изучению фауны паразитических червей зайцев (*Lepus europeus*) Армении // Зоол. сб., 1950. С. 111–119. Вып. 7.
- Григорян Дж.А. Изменение паразитофауны рыб озера Севан в разные годы (до и после спуска озера) // Биол. журн. Армении. 1980. Т. 30, № 3. С. 300–306.
- Григорян Дж.А., Вартанян Л.К. Два новых вида паразитических нематод рыб для фауны Армении // Там же. 1979. Т. 32, № 9. С. 929–930.
- Давтян А.Г., Манасян Ю.С., Явруян Э.Г. К изучению гельминтофауны рукокрылых Армянской ССР // Материалы V Всесоюз. совещ. по рукокрылым (*Chiroptera*). Пенза, 1990. С. 139–141.
- Давтян Э.А. Аскаридоз телят в ССР Армении // Практ. ветеринария. 1931. № 7. С. 67–74.
- Давтян Э.А. К изучению биологии неоскарид крупного рогатого скота // Тр. АрмНИВИ. 1935. вып. 1. С. 67–74.
- Давтян Э.А. К изучению биологии легочного гельминта овец и коз *Synthetocaulus kochi* Schulz, Orloff et Kutass, 1936 // Сов. ветеринария. 1936. № 1. С. 82–83.
- Давтян Э.А. К изучению биологии легочного гельминта овец и коз *Synthetocaulus kochi* Schulz, Orloff et Kutass // Сборник работ, посвященный 30-летию деятельности акад. К.И. Скрябина, М., 1937. С. 105–122.
- Давтян Э.А. Мюллерриоз овец в ССР Армении // Сов. ветеринария. 1937. № 1. С. 67.
- Давтян Э.А. Прижизненная дифференциальная диагностика легочных гельминтов овец и коз Армянской ССР // Тр. АрмНИВИ. 1940а. Вып. 3. С. 32–39.
- Давтян Э.А. Цикл развития *Cystocaulus nigrescens* // Там же. 1940б. Вып. 3. С. 5–31.
- Давтян Э.А. Новая нематода легких овец и коз *Synthetocaulus muraschkinzevi* nov. sp. // Там же. 1940в. Вып. 3. С. 40–43.
- Давтян Э.А. К изучению биологии неоскаридоза крупного рогатого скота // Там же. 1942. Вып. 6. С. 93–137.
- Давтян Э.А. К изучению биологии легочного гельминта овец и коз *Muellerius capillaris* // Там же. 1947а. Вып. 11. С. 41–97.
- Давтян Э.А. Сравнительная восприимчивость моллюсков к инвазированию личинками *Muellerius capillaris*, *Cystocaulus nigrescens* и *Synthetocaulus* sp. // Там же. 1947б. Вып. 5. С. 3–20.
- Давтян Э.А. Циклы развития нематод легких овец и коз Армении и эколого-эпизоотологические предпосылки к профилактике вызываемых ими заболеваний // Тр. ГЕЛАН СССР. 1948. Т. 1. С. 170–173. (Тез. доктор. дис.).
- Динник Ю.А. Паразитические черви рыб оз. Севан // Тр. Севан. озер. станция АрмССР. 1933. Т. 4, вып. 1/2. С. 105–138.
- Зорабян Л.И., Григорян Г.А. Эффективность фенотиазина при хабертиозе и гемонхозе овец и коз // Тр. АрмНИВИ. 1949. Вып. 6. С. 159–161.
- Калантарян Е.В. К фауне паразитических червей грызунов Армении // Тр. Троп. ин-та Армении. 1924. Т. 1. С. 18–31.
- Калантарян Е.В. К фауне трихостронгилид овец Армении // Тр. Гос. ин-та эксперим. ветеринарии. 1928а. Т. 5, вып. 2. С. 40–57.
- Калантарян Е.В. Представители рода *Trichocephalus* у овец и коз Армении // Там же. 1928б. Т. 5, вып. 2. С. 175–178.
- Киракосян М.С. К обнаружению новых хозяев для *Capillaria hepaticola* в Армении // Изв. АН АрмССР. Биол. науки. 1963. Т. 16, № 6. С. 95–97.
- Киришенблат Я.Д. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов // Тр. ЛГУ. 1938. С. 15–45.
- Киришенблат Я.Д. Паразитические черви малоазиатского суслика (*Citellus xanthoprimum* Bennett) в Армении // Учен. зап. ЛГУ. Серия биол. наук. 1939а. Вып. 2, № 43. С. 116–128.

- Кириенблат Я.Д. К гельминтофауне закавказского хомяка (*Mesocricetus aurata*) // Там же. 1939б. Вып. 2, № 10. С. 110–127.
- Кириенблат Я.Д. Паразиты горного слепца (*Spalax leucodon Nordm.*) в Армении // Изв. АН АрмССР. 1947. № 2. С. 73–80.
- Костылев Н.Н. Acanthocephalen der Fische des Gektschasees // Ztschr. Bakt., Parasit. 1928. Bd. 108. S. 146–150.
- Маилян Р.А. Паразитофауна севанских сигов // Докл. АН АрмССР. 1956. Т. 23. С. 45–48.
- Манасян Ю.С. Гельминты микромаммалий Армении. Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1992. 185 с.
- Мовсесян С.О., Ахумян К.С., Чубарян Ф.А. Гельминты и гельминтозы домашних птиц Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981. 253 с.
- Мовсесян С.О., Никогосян М.А., Данилова К.М. Фауна нематод и акантоцефал водных птиц бассейна озера Севан // Материалы. науч. конф., посвящ. 80-летию чл.-кор. АН РГ Б.Е. Курашвили. Тбилиси, 1992.
- Мовсесян С.О., Чубарян Ф.А. Обнаружение *Thominx tridens* (Dujardin, 1815) Skrjabin et Schickobalova, 1951 (Nematoda: Capillaridae) у розового скворца в Армянской ССР // Биол. журн. Армении. 1981. Т. 34, № 7. С. 671–675.
- Мовсесян С.О., Чубарян Ф.А., Никогосян М.А. Таксономическая характеристика гельминтов диких птиц Армении // Материалы. науч. конф. ВОГ. М., 1985. С. 119–140.
- Насилова В.В. К распространению дирофиляриоза собак в АрмССР // Тр. Ереван. зоовет. ин-та, 1948. Вып. 10. С. 126.
- Никогосян М.А. К фауне гельминтов водно-болотных птиц Армении // Материалы. II конф. молодых ученых. Ереван, 1979.
- Никогосян М.А. Гостальные особенности фауны гельминтов водно-болотных птиц бассейна озера Севан // Материалы III Закавказ. конф. по паразитологии. Баку, 1981. С. 34.
- Никогосян М.А. К видовому составу гельминтов водно-болотных птиц бассейна озера Севан // Материалы Респ. конф. по зоологии. Ереван, 1982. С. 56–58.
- Никогосян М.А. Гельминты водных птиц бассейна озера Севан и пути их циркуляции: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1993. 286 с.
- Овнанян Г.Г. Фауна и распространение стронгилят желудочно-кишечного тракта овец в Армении: Дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1989. 146 с.
- Озерская В.Н. К фауне нематод скворцов (*Sturnidae*) Дона, Армении и Туркестана // Сборник работ по гельминтологии, посвящ. проф. К.И. Скрябину его учениками. М., 1927. С. 114–120.
- Павлова И.А. Паразиты сигов, акклиматизированных в оз. Севан // Изв. ВНИОРХ. 1957. Вып. 42. С. 150–165.
- Петров А.М. Глистные инвазии собак и их санитарное и экономическое значение // М.: Сельхозгиз, 1931. 191 с.
- Петроченко В.И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных. М.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 1. 437 с.
- Платонова Т.А. Паразитофауна севанских рыб // Паразитол. сборник. 1963. Т. 21. С. 65–68.
- Покровская С.Н. К познанию нематод овец Армении // Тр. Троп. ин-та Армении. 1924. Т. 1. С. 52–55.
- Попов Н.П. Паразитические черви домашних плотоядных Армении // Там же. 1924. Т. 1. С. 13–17.
- Скрябин К.И. Научные результаты гельминтологического обследования Армении // Там же. 1924. Т. 1. С. 9–11.
- Скрябин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во 1-го МГУ, 1928. 45 с.
- Скрябин К.И., Шихобалова Н.Т., Орлов И.В. Основы нематодологии. Т. 4. Трихостронгилиды и капилляриды животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 585 с.
- Смбатян Г.В. Изучение гельминтофауны лабораторных грызунов в условиях промышленного питомника и некоторые особенности развития карликового цепня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ереван, 1992. 20 с.
- Хачатурян М.М. Распространение протостронгилидозов овец, их сезонная динамика и терапия в условиях Армении: Автореф. Дис. ... канд. вет. наук. М., 1990. 20 с.

- Чобанян А.Г.* К изучению гельминтофауны собак и лисиц некоторых районов Армянской ССР и их роли в распространении гельминтозов среди людей и животных // Изв. с.-х. наук, 1965, № 11/12. С. 135–140. На арм. яз.
- Чубарян Ф.А., Бояхчян Г.А., Петросян Р.А., Арутюнова Л.Дж.* О гельминтозах овец в некоторых хозяйствах Наирийского района // Материалы Регион. науч. конф., посвящ. 60-летию Ин-та зоологии НАН РА. Ереван, 2003. С. 165–166.
- Чубарян Ф.А., Манасян Ю.С., Асатрян А.М., Күрбет А.В.* Материалы по гельминтофауне диких плотоядных Армении // Тез. докл. Пятой Закавказ. конф. по паразитологии. Ереван, 1987. С. 151–152.
- Чубарян Ф.А., Оганесян Р.Л., Петросян Р.А., Никогосян М.А.* К изучению гельминтофауны бесхвостых амфибий Армении // Материалы науч. конф. по зоологии беспозвоночных, посвящ. 100-летию со дня рожд. С.М.Яблокова-Хнзоряна. Ереван, 2004. С. 160–161.
- Шарпило В.П.* Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР: (Систематика, хорология, биология). Киев: Наук. думка, 1976. 283 с.
- Шмерлинг А.А.* Цит. по: Скрыбин К.И., 1924.
- Шульц Р.С.* *Oxyuridae* мышей Армении // Тр. Троп. ин-та Армении. 1924. Т. 1. С. 41–51.
- Щербакова Е.Я.* К изучению гельминтофауны грызунов Армении // Изв. Арм. фил. АН СССР. 1942. № 1/2. С. 159–173.

ТОНКАЯ МОРФОЛОГИЯ И ГИСТОГЕНЕЗ ХВОСТОВОГО ПРИДАТКА (ЭКЗОЦИСТЫ) У ЦИСТИЦЕРКОИДОВ МОДИФИКАЦИИ «ТИПИЧНАЯ ДИПЛОЦИСТА»

В.П. НИКИШИН

Среди шести известных модификаций цистицеркоидов семейства *Arloporaksidae* типичные диплоцисты выделяются тем, что на раннем этапе постэмбриогенеза хвостовой придаток путем инвагинации в него зачатка цистосколекса преобразуется в наружную цисту (экзоцисту по терминологии Гуляева, 1977), в результате дальнейшего формирования сколекса происходит эндогенно, под ее защитой (Бондаренко, Контримавичус, 2006). Несомненно, такое преобразование хвостового придатка возлагает на него новые функции, не свойственные ему у других модификаций цистицеркоидов, в частности защитные (Краснощеков, 1980). Существует несколько предположений о возможных функциях хвостового придатка и механизмах их реализации, исчерпывающий обзор которых дан в упомянутой работе Г.П. Краснощекова. Однако все они высказаны на основании изучения морфологии цистицеркоидов иных модификаций. Сведения о тонкой организации экзоцисты типичных диплоцист имеются лишь в нескольких работах (Никишин, Краснощеков, 1979; Никишин, 1983). В настоящей статье приведены результаты изучения тонкой морфологии и гистогенеза экзоцисты у нескольких видов типичных диплоцист и предпринята попытка их функциональной интерпретации. Исследованные виды указаны в соответствующих разделах. Материал был собран как из естественно, так и из экспериментально инвазированных олигохет; методика исследования опубликована ранее (Никишин, Краснощеков, 1979).

Прежде чем приступить к анализу результатов, необходимо уточнить содержание понятия «экзоциста». Этим термином применительно к метацестодам гименолепидат в настоящее время называют две разные по морфологии структуры. В случаях с различными диплоцистами – яйцевидной, хвостатой, типичной (Бондаренко, Контримавичус, 2006) и некоторыми другими модификациями (например, *Tatria octacantha* – Rees, 1973) экзоциста формируется исключительно хвостовым придатком, полностью окружающим тело цистицеркоида, покрытое эндоцистой. В случаях с криптоцерком, циклоцерком, тектацистой и, вероятно, некоторыми другими модификациями метацестод экзоциста представлена неклеточной структурой неясного происхождения, полностью, вместе с хвостовым придатком или его производными, окружающей тело цистицеркоида, покрытое эндоцистой. Таким образом, этот термин отражает исключительно топографию обозначаемого им образования и не подразумевает какого-либо морфологического сходства в обоих случаях его использования.

СТРУКТУРА ЭКЗОЦИСТЫ У СФОРМИРОВАННЫХ ЦИСТИЦЕРКОИДОВ

Экзоциста всех исследованных типичных диплоцист представляет собой двустенную оболочку с непостоянно выраженной центральной «полостью» или лакуной. Для ее обеих стенок характерно рыхлое расположение клеточных элементов с большими межклеточными пространствами, переходящими в центральную лакуну. В области эмбриональных крючков и в участке соединения экзоцисты с телом цистицеркоида клеточные элементы располагаются несколько более плотно, а «полость» отсутствует. И в межклеточных пространствах и в лакуне скапливается значительное количество мультимембранных телец, частично с электронноплотным содержимым, вероятно представляющих собой продукты жизнедеятельности и распада клеток. По внутренней границе обеих стенок экзоцисты нередко наблюдаются разрушающиеся клетки, главным образом, малодифференцированные. В составе обеих стенок полностью сформированной экзоцисты можно выделить оформленные ткани двух типов: пограничную (тегумент) и мускульную. В свою очередь, структура тегумента на внешней и внутренней сторонах экзоцисты существенно различается, что позволяет говорить о двух формах тегумента экзоцисты. Мускульные элементы у исследованных видов имеют сходное строение, тогда как в организации тегумента выявлены некоторые различия, которые, однако, вряд ли можно рассматривать в качестве видовых. Кроме того, имеются малодифференцированные и «паренхимные» клетки, строение которых может варьировать у разных видов. Ниже рассматриваются основные морфологические особенности экзоцисты у каждого исследованного вида цистицеркоидов.

A. groenlandica (рис. 1). Бросающейся в глаза особенностью в строении экзоцисты у цистицеркоидов этого вида является настолько высокая электронная плотность всех элементов тегумента ее внешней поверхности, что субклеточные структуры в лучшем случае просматриваются с трудом (рис. 1, А). Тем не менее, в цитоплазме цитонов тегумента удастся различить многочисленные зоны Гольджи и длинные каналцы гранулярной эндоплазматической сети (ГЭС). Ядра уплощенные, неправильной формы, кариоплазма плотная, но несколько светлее цитоплазмы, включает четкое овальное ядрышко и немногие скопления хроматина. Тела клеток крупные, также уплощенные, неправильной формы, с многочисленными отростками. Слой дистальной цитоплазмы имеет толщину 0,10–0,15 мкм и несет многочисленные микроворсинки, диаметром 0,08–0,11 мкм, заканчивающиеся апикальными расширениями.

Тегумент внутренней поверхности экзоцисты помимо меньшей общей электронной плотности отличается от тегумента наружной поверхности рядом других морфологических особенностей (см. рис. 1, В). Его микроворсинки, визуально менее многочисленные и менее длинные, имеют несколько больший диаметр (0,13–0,18 мкм) и заканчиваются апикальными расширениями, диаметр которых примерно в два раза превышает диаметр микроворсинок. Цитоплазматическая мембрана, покрывающая микроворсинки и наружную поверхность этого тегумента, усеяна мелкими электронноплотными гранулами. Слой дистальной цитоплазмы внутренней поверхности

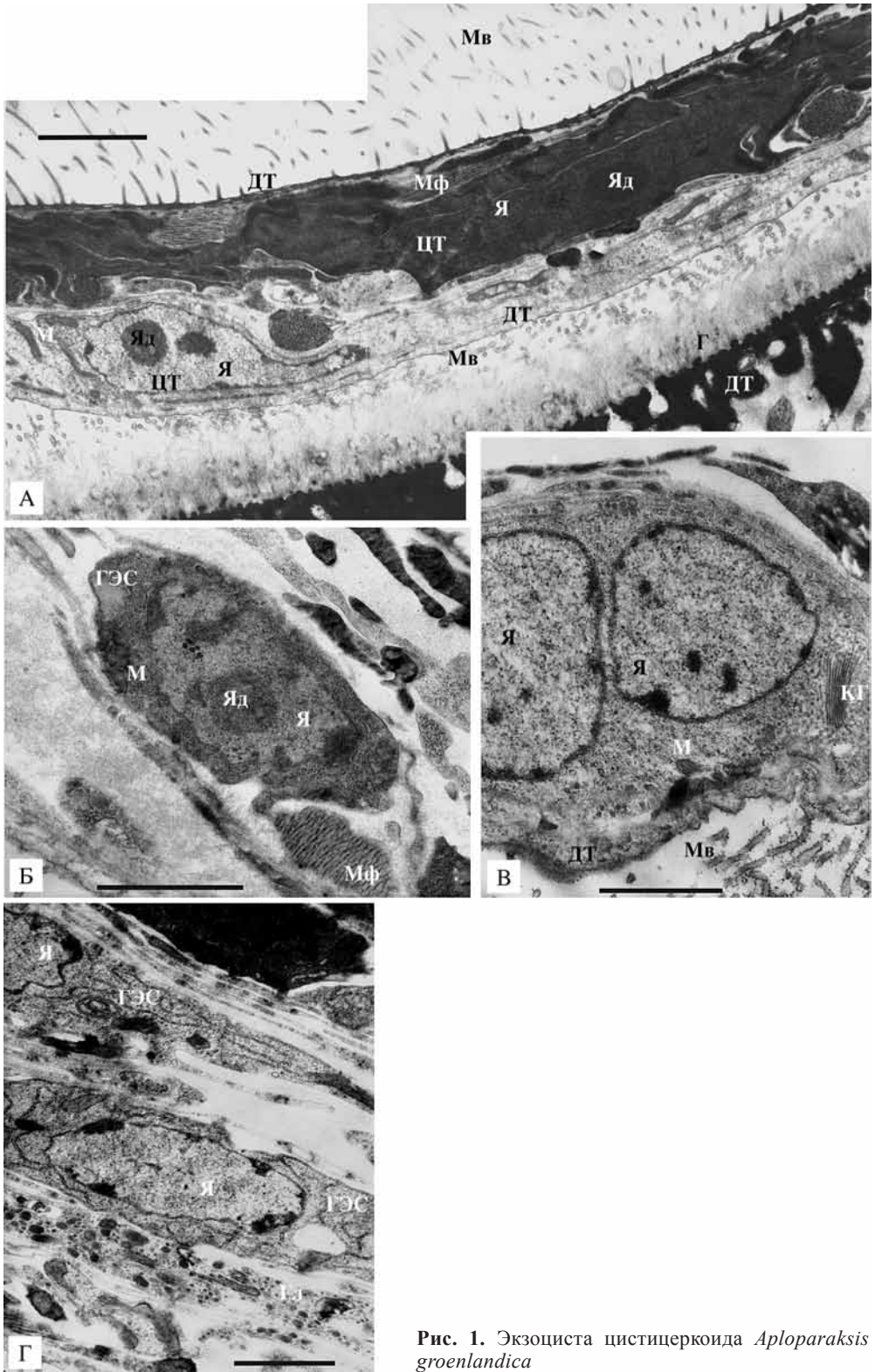


Рис. 1. Экзоциста цистицеркоида *Aploparaksis groenlandica*

экзоцисты также толще и достигает 0,30–0,35 мкм. Цитоны тегумента, как правило, одноядерные, в редких случаях отмечаются двуядерные формы. Большую часть цитонов занимает овальное ядро со светлой кариоплазмой, одним-двумя ядрышками и умеренным количеством скоплений хроматина. Цитоплазма включает немногочисленные зоны Гольджи, чаще организованные в виде скоплений светлых везикул, короткие канальцы и мелкие расширенные цистерны ГЭС, а также крупные (длиной иногда до 2,4 мкм) митохондрии.

Мускульные клетки – немногочисленные, компактные, овальной формы, с отростками (см. рис. 1, Б). Общая электронная плотность их более высокая, чем тегумента внутренней стороны экзоцисты, но значительно ниже, чем тегумента ее противоположной стороны. Ядра овальные, с волнистой оболочкой, включают кариоплазму, несколько менее плотную, чем цитоплазма, нечетко очерченное ядрышко и отдельные крупные скопления хроматина. Характерным признаком миобластов является умеренное количество коротких канальцев и небольших расширенных цистерн ГЭС. В цитоплазме тела клеток также выявляются относительно мелкие митохондрии и обычно одна слабо развитая зона Гольджи, представленная скоплением мелких везикул со светлым содержимым. Миофиламенты обнаруживаются только в отростках клеток, большинство из которых содержит филаменты, ориентированные в кольцевом направлении, и располагается под дистальным слоем цитоплазмы. Отростки с продольно ориентированными миофиламентами встречаются редко и располагаются под кольцевыми мускулами.

Также немногочисленны так называемые «темные» клетки, компактные, с редкими отростками, чаще располагающиеся в центральной части экзоцисты и среди цитонов тегумента его внутренней поверхности. Общая электронная плотность этих клеток высокая. Относительно крупные ядра включают центрально расположенное ядрышко; скопления хроматина редки, кариоплазма несколько светлее цитоплазмы. Повышенная электронная плотность цитоплазмы объясняется обилием свободных рибосом. Примечательное строение имеют митохондрии: их форма неправильно угловатая, матрикс светлее цитоплазмы, кристы ориентированы в радиальном направлении. Из других органоидов и включений выявляются очень редкие короткие канальцы ГЭС и немногочисленные светлые включения. Мы рассматриваем эти клетки как видоизмененные малодифференцированные.

В области эмбриональных крючьев иногда наблюдаются немногочисленные светлые уплощенные клетки с длинными отростками, отличающиеся скоплениями α -частиц гликогена и хорошо развитой ГЭС в виде длинных малоразветвленных канальцев (см. рис. 1, Г). Из других органоидов и включений в них обнаружены немногочисленные митохондрии, одна-две зоны Гольджи и плотные тельца. Внешне они несколько напоминают цитоны тегумента внутренней стороны экзоцисты, однако вследствие отсутствия связей с дистальной цитоплазмой тегумента и наличия гликогена мы идентифицируем их как «паренхимные».

Межклеточные пространства и центральная «полость» экзоцисты заполнены рыхлым светлым материалом, сетчатой внешности.

A. bulbocirrus (рис. 2). Ультраструктура хвостового придатка у представителей этого вида изучена на стадии позднего сколексогенеза. В его составе

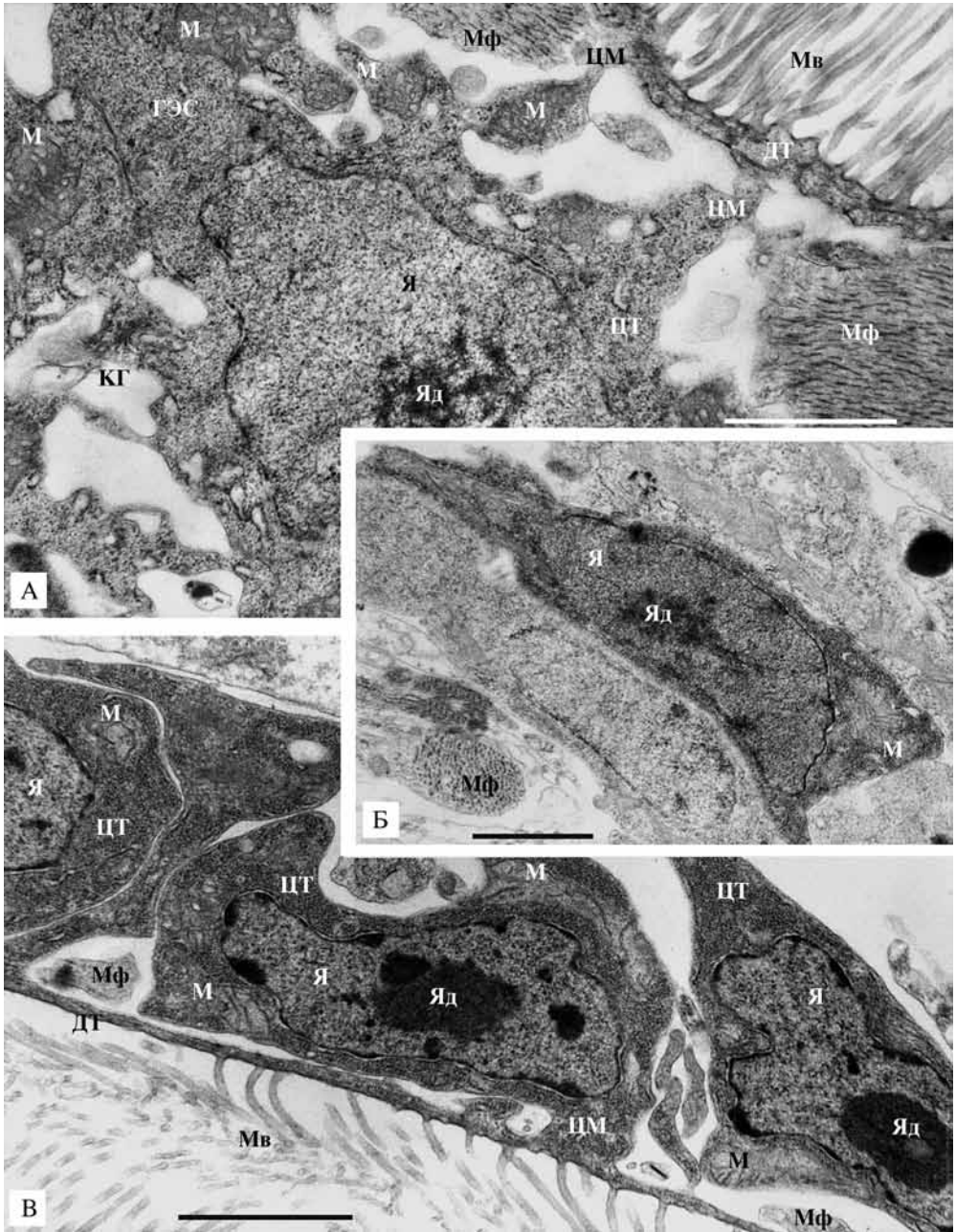


Рис. 2. Экзоциста цистицеркоида *A. bulbocirrus*

обнаружены клетки четырех форм: цитоны тегумента внешней и внутренней поверхностей экзоцисты, мускульные и «темные».

В отличие от предыдущего вида тегумент внешней поверхности экзоцисты отличается невысокой электронной плотностью (см. рис. 2, А). Цитоны тегумента очень крупные, нередко встречаются двух-трехъядерные формы.

Для них характерны крупные неправильной формы митохондрии с расширенными в виде везикул кристами и многочисленные мелкие цистерны ГЭС, однако зоны Гольджи выявляются редко и имеют «классическую» внешность в виде стопок цистерн и скоплений окружающих пузырьков с электронноплотным содержимым тех и других. Массивные, центрально расположенные ядра включают нечеткие мелкие ядрышки и почти не содержат видимого хроматина.

Электронная плотность элементов тегумента внутренней стороны экзоцисты, напротив, умеренная и превышает таковую тегумента внешней поверхности (см. рис. 2, В). Цитоны этого тегумента отличаются, кроме того, меньшими размерами и более высоким ядерно-плазменным отношением; многоядерные формы не наблюдались. Ядра, повторяющие контуры тела клетки, содержат четкое ядрышко и умеренное количество гетерохроматина, концентрирующегося преимущественно на внутренней поверхности ядерной оболочки. Перинуклеарное пространство часто расширено и выглядит «пустым». Примечательной характеристикой этих клеток являются очень крупные митохондрии разнообразных форм, с «нормальными» кристами и светлым матриксом. Остальные органоиды развиты слабее: единичные зоны Гольджи представлены скоплениями светлых везикул, каналцы ГЭС редкие, короткие и не расширены. Однако довольно многочисленны включения – светлые везикулы, диаметром 0,1–0,2 мкм, имеющие тенденцию к миграции по цитоплазматическим мостикам в дистальный отдел тегумента.

Мускульные клетки располагаются среди цитонов внешней и внутренней поверхностей экзоцисты и по своему строению не отличаются от описанных выше в экзоцисте *A. groenlandica*. Общая электронная плотность их выше, чем у элементов внешнего тегумента, но ниже, чем у тегумента противоположной стороны. Также с описанными выше сходны и «темные» клетки» (см. рис. 2, Б).

Во внутренней части экзоцисты довольно часто наблюдаются клетки, находящиеся на разных стадиях деструкции. Морфологически они напоминают дегенерирующие малодифференцированные и клетки, ограничивающие первичную лауну, отмеченные у метацистод на ранних стадиях развития (см. Никишин, 2007).

A. furcigera (рис. 3). Ультраструктура экзоцисты у этого вида, а также у *A. polystictae* рассмотрена ранее (Никишин, Краснощеков, 1979), поэтому здесь кратко отметим только основные особенности. Цитоны тегумента наружной поверхности экзоцисты у этого вида светлые, включают крупные округлые митохондрии с расширенными кристами и светлым матриксом, одиночные каналцы ГЭС и зоны Гольджи «классической» внешности и светлым содержимым их элементов (см. рис. 3, А). Тегумент внутренней стороны экзоцисты имеет более высокую электронную плотность, а его цитоны отличаются овальными митохондриями с «нормальными» кристами и плотным матриксом, слабо развитым комплексом Гольджи и наличием светлых везикул; такие же везикулы выявляются в дистальной цитоплазме этого тегумента (см. рис. 1, Б, В). Кроме этих клеток выявляются мускульные и «темные» (см. рис. 3, А), строение которых не отличается от описанного выше.

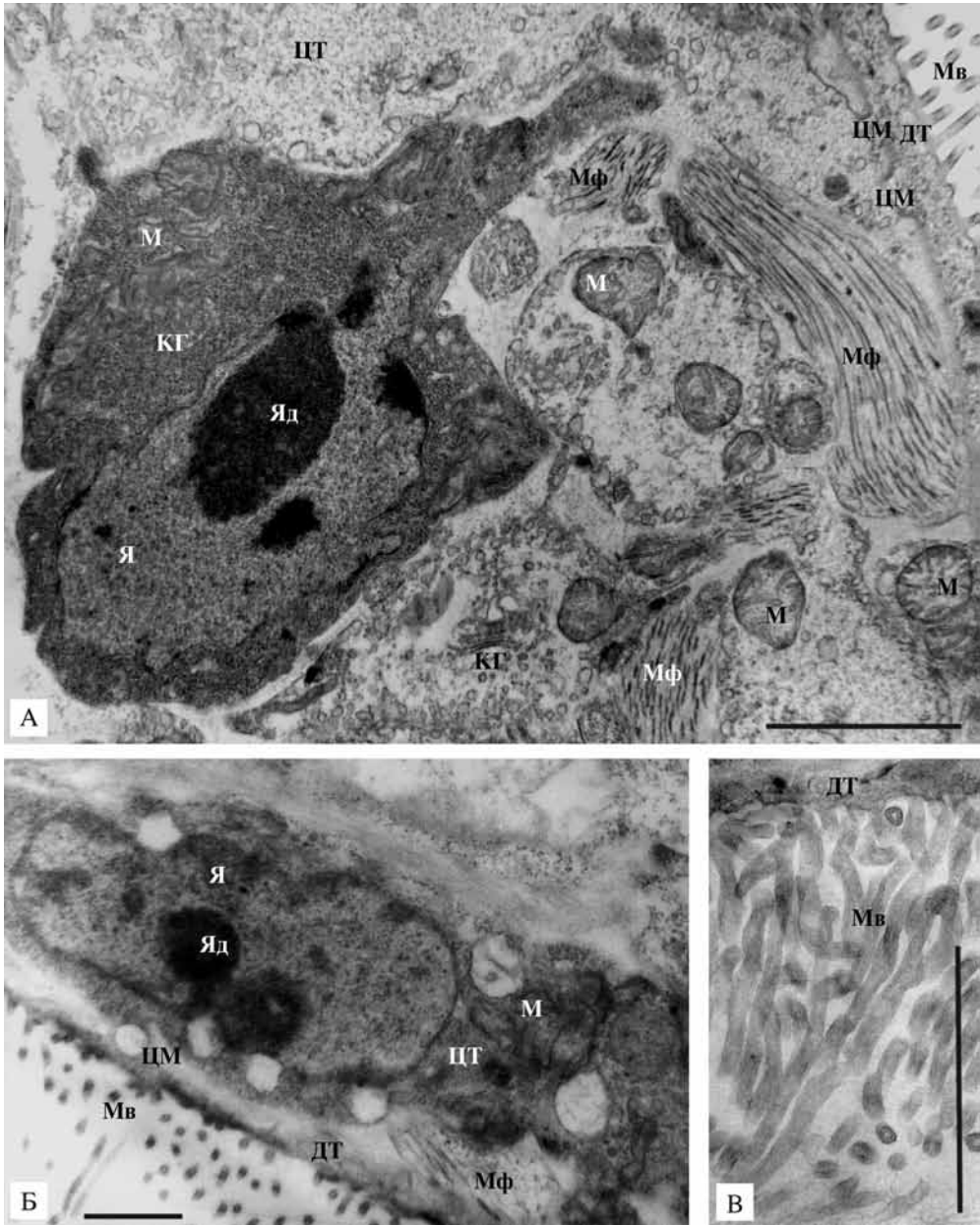


Рис. 3. Экзоциста цистицеркода *A. furcigera*

A. polystictae (рис. 4). Элементы тегумента внешней стороны экзоцисты у этого вида, как и у *A. groenlandica*, чаще всего отличаются высокой электронной плотностью (см. рис. 4, А). Цитоны неправильной формы, с многочисленными отростками. Ядра характеризуются неровной оболочкой с многочисленными инвагинатами, включают очень плотную кариоплазму, четкое ядрышко и немногочисленные скопления хроматина. Несколь-

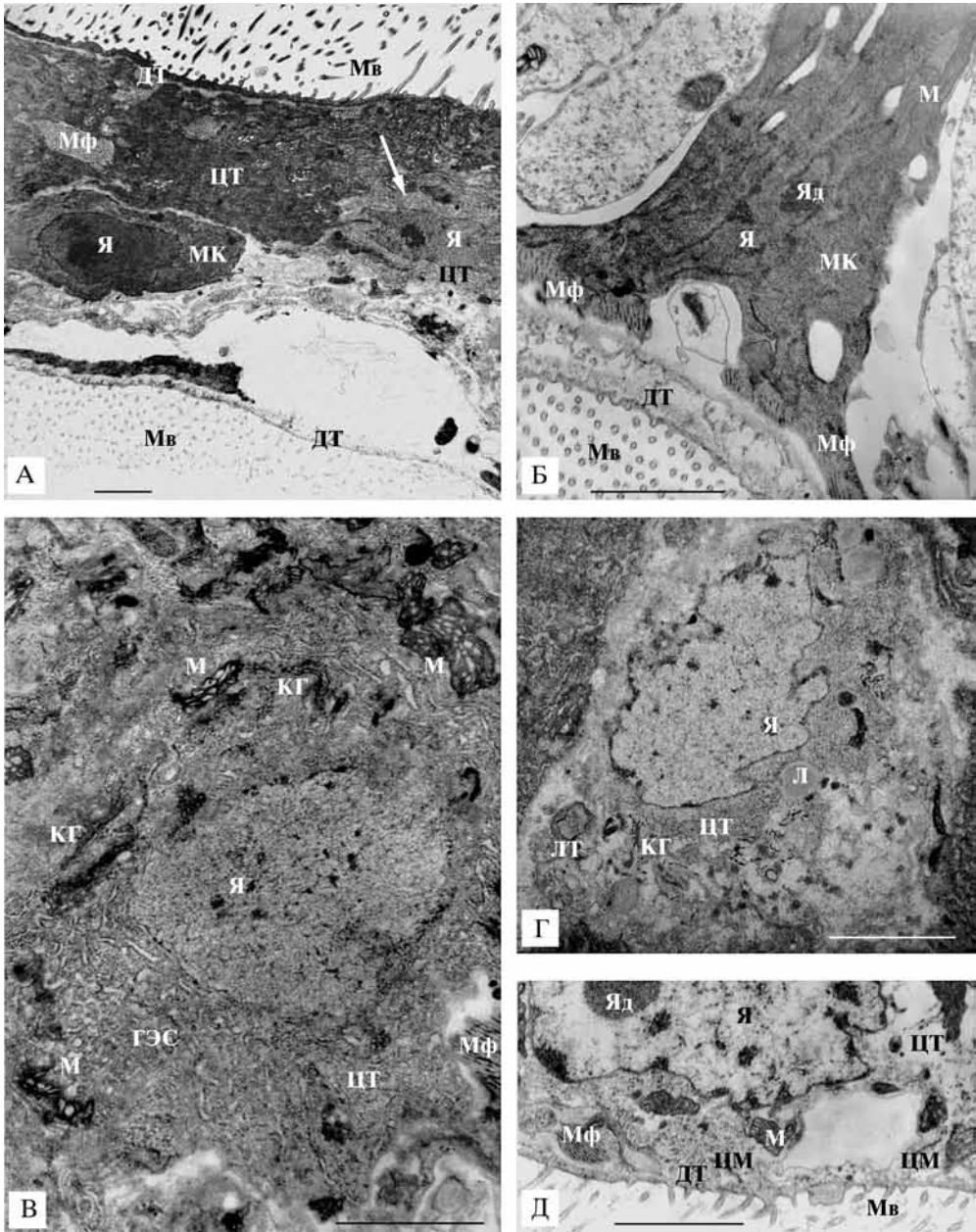


Рис. 4. Экзоциста цистицеркоида *A. polyisticae*

ко менее плотная цитоплазма изобилует крупными (до 2 мкм) овальными митохондриями с плотным матриксом и многочисленными расширенными кристами, в просвете которых часто обнаруживаются пузырьки, диаметром 50–90 нм. Также многочисленны разветвленные канальцы ГЭС, зоны Гольджи, элементы которых заполнены содержимым высокой плотности, и мелкие плотные гранулы; такие же гранулы обнаруживаются в дистальном отделе

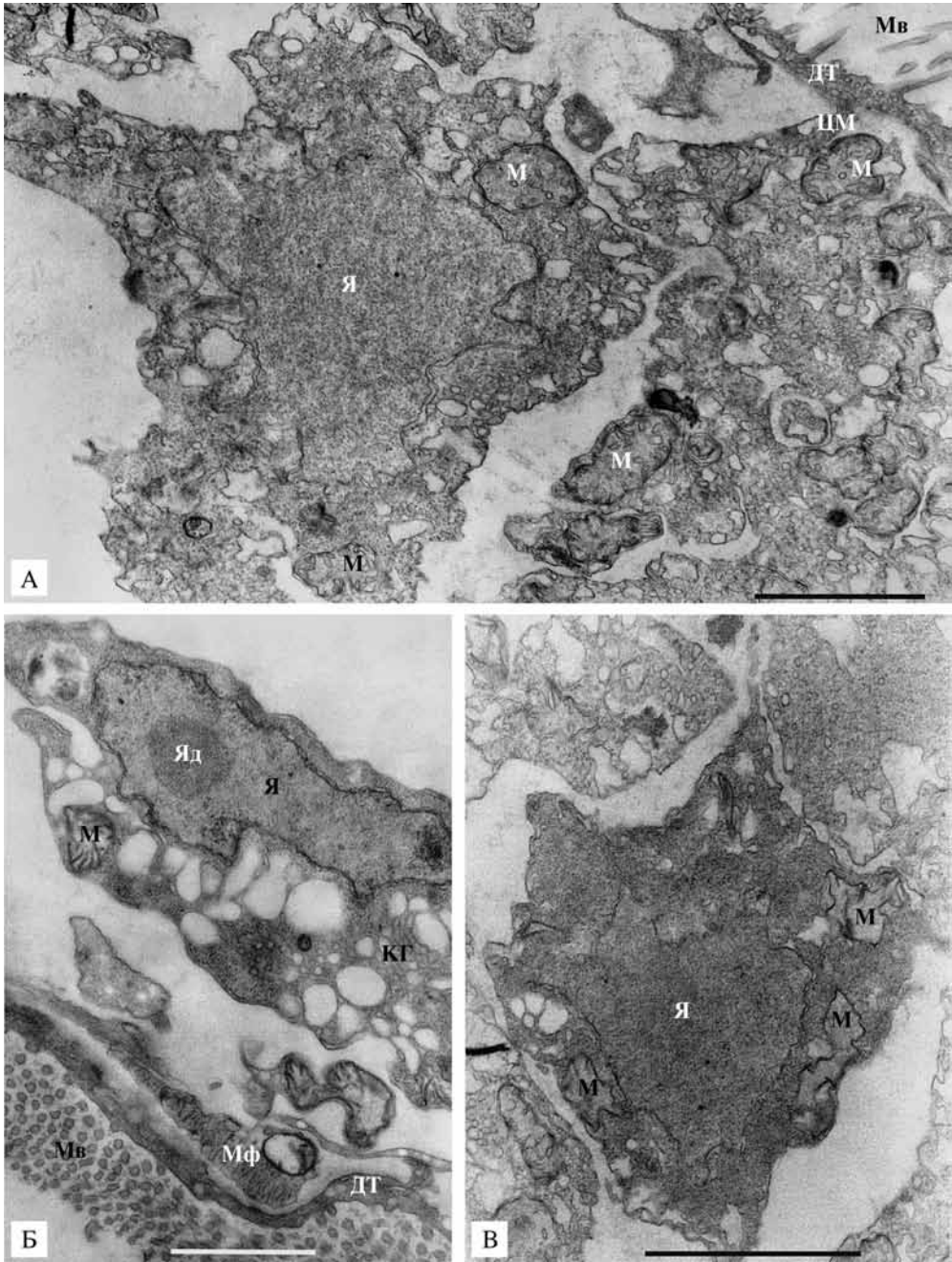


Рис. 5. Экзоциста цистицеркоида *A. xetae*

тегумента. Некоторые цитоны имеет значительно меньшую электронную плотность, однако морфология их органелл не отличается от описанной у «электронноплотных» цитонов (см. рис. 4, А, В). Цитоны тегумента внутренней поверхности экзоцисты отличаются в целом меньшей электронной

плотностью, меньшими размерами и уплощенной формой, слабо развитой ГЭС, немногочисленными митохондриями «нормальной» внешности, скоплениями липидных капель и α -частиц гликогена (см. рис. 4, Г, Д). «Темные» клетки не обнаружены, но имеются немногочисленные «светлые» клетки, морфологически сходные с «темными» и отличающиеся от них только меньшей электронной плотностью и плотным матриксом митохондрий. Мускульные элементы сходны с описанными выше (см. рис. 4, Б).

A. xemaе (рис. 5). В экзоцисте цистицеркоида этого вида отмечены клетки четырех форм: цитоны тегумента наружной (см. рис. 4, А) и внутренней (см. рис. 4, Б) сторон экзоцисты, мускульные и «темные» (см. рис. 4, В). Тегумент обеих поверхностей экзоцисты у этого вида сходен с таковым у *A. furcigera* и на внешней ее стороне представляется менее плотным, чем на внутренней. Однако признаки дегенерации тегумента экзоцисты, включая и тегумент внутренней ее поверхности, у этого вида выражены в большей степени. Помимо очень рыхлого расположения клеточных элементов с большими «пустыми» межклеточными пространствами, к числу этих признаков относятся и выраженные дегенеративные изменения цитонов тегумента: увеличение перинуклеарного пространства, наличие в цитоплазме многочисленных остаточных телец в виде везикул, содержащих концентрические мембраны, дегенеративные изменения органелл и другие.

РАЗВИТИЕ ЭКЗОЦИСТЫ

В развитии типичных диплоцист выделены следующие стадии: мигрирующей онкосферы, метаморфоза, образования первичной лакуны, удлинения, дифференцировки на цистосколекс и хвостовой придаток, первой инвагинации, в течение которой хвостовой придаток преобразуется в экзоцисту, сколексогенеза, второй инвагинации и сформированного цистицеркоида (Бондаренко, Контримавичус, 2006). Литературные данные по ультраструктуре развивающихся метацестод этой модификации отсутствуют. Нами изучена тонкая морфология развивающихся типичных диплоцист *A. bulbocirrus* и *A. groenlandica*. Предварительные сведения о тонкой организации некоторых аплопараксов на ранних стадиях постэмбриогенеза (первичной полости и удлинения), в том числе, типичных диплоцист *A. bulbocirrus*, были опубликованы ранее (Никишин, 2006, 2007).

A. bulbocirrus. На стадии первичной лакуны развивающаяся диплоциста *A. bulbocirrus* имеет более или менее округлую форму с асимметричной центральной лакуной. Зачатком будущего хвостового придатка является более тонкая часть стенки лакуны. В ее составе определяются клетки двух типов – цитоны тегумента и мускульные; остальные клетки являются недифференцированными или малодифференцированными мускульными. Дифференцирующихся цитонов тегумента мы не обнаружили, однако нередко наблюдались двоядерные формы, что свидетельствует о возможности пополнения их популяции путем деления исходной формы (Никишин, 2006, 2007).

На стадии удлинения метацестода принимает овальную форму с несколько расширенной задней частью – зачатком хвостового придатка. На этой

стадии дифференцируются крупные клетки с многочисленными отростками, располагающиеся по границе первичной лакуны (чаще в средней части формирующейся метацестоды – будущей эндоцисте).

Стадии дифференцировки и первой инвагинации характеризуются интенсивным ростом хвостового придатка. В него перемещается первичная лакуна, в которую и происходит инвагинация цистосколекса; таким образом, хвостовой придаток преобразуется в экзоцисту, под защитой которой происходит дальнейшее формирование метацестоды (Бондаренко, Контримавичус, 2006). После становления экзоцисты наблюдается отчетливая дифференцировка тегумента ее наружной и внутренней поверхностей. Тегумент наружной поверхности экзоцисты качественно не отличается от описанного выше на зачатке хвостового придатка на предыдущих стадиях развития (Никишин, 2007). Цитоны тегумента внутренней поверхности экзоцисты визуально отличаются значительно меньшими размерами и имеют уплощенную форму с небольшим количеством отростков. Электронная плотность цитоплазмы значительно ниже, чем в цитонах противоположной стороны, в ее периферических участках заметны признаки цитолиза. Мускульные клетки после первой инвагинации также представляются более дифференцированными. По сравнению с миобластами на предыдущих стадиях развития количество отростков увеличивается, они становятся более длинными и истончаются. В цитоплазме клеточных тел увеличивается количество и объем расширенных цистерн ГЭС. В дальнейшем строение этих клеток существенно не меняется. Количество малодифференцированных клеток сокращается, они наблюдаются чаще в области эмбриональных крючьев и, реже, среди цитонов тегумента наружной стороны экзоцисты. В центральной части экзоцисты, за исключением области эмбриональных крючьев, сохраняется «полость», являющаяся производной первичной лакуны. По ее границе располагаются немногочисленные крупные клетки с явными признаками деструкции, особенно выраженными в отростках и периферических участках цитоплазмы.

На стадии сколексогенеза значительно увеличивается объем лакуны экзоцисты, выявляющейся на всем протяжении последней. Клеточные элементы обеих сторон экзоцисты располагаются рыхло, обширные межклеточные пространства соединяются с центральной лакуной. В пространствах скапливаются ламеллярные тельца, выделяющиеся из цитонов тегумента и, очевидно, представляющие собой продукты деструкции клеточного содержимого экзоцисты. В строении цитонов тегумента на этой стадии наблюдаются существенные изменения. Цитоны тегумента наружной поверхности экзоцисты в сравнении с таковыми противоположной стороны отличаются большими размерами, мелкими нечеткими ядрышками и незначительным количеством хроматина в ядрах, а также очень крупными митохондриями с плотным матриксом и многочисленными расширенными кристами. Цитоны тегумента внутренней стороны экзоцисты характеризуются более высокой общей плотностью, их ядра содержат крупное четкое ядрышко и умеренное количество крупных скоплений хроматина, митохондрии имеют «нормальные» кристы, элементы комплекса Гольджи заполнены светлым содержимым. Для обеих разновидностей цитонов характерно наличие в цитоплазме ламеллярных телец и картины выделения их в межклеточное пространство.

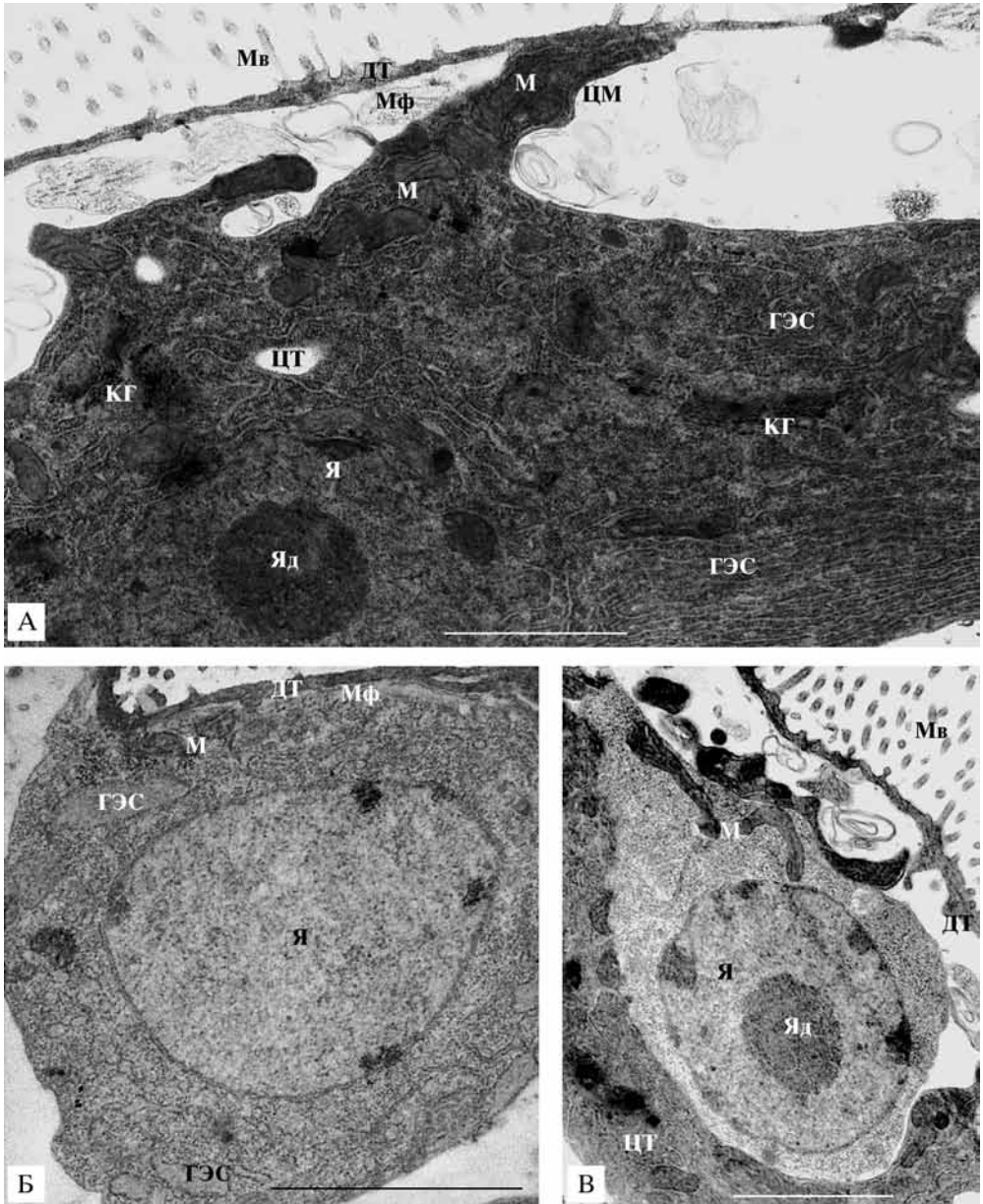


Рис. 6. Организация хвостового придатка *A. groenlandica*

В толще клеточного пласта экзоцисты и по границе ее центральной «полости» располагаются немногочисленные клетки, аналогичные описанным на предыдущих стадиях развития, и «темные» клетки, сходные с описанными в экзоцисте зрелых диплоцист.

Дальнейшие изменения структуры экзоцисты сводятся к продолжающейся редукции клеточного содержимого, увеличению объема межклеточных пространств, накоплению в них продуктов деструкции клеток.

Признаки деструкции более выражены в тегументе внешней поверхности экзоцисты.

A. groenlandica (рис. 6, 7). На стадиях первичной лакуны и удлинения ультраструктура развивающейся метацестоды *A. groenlandica* в целом сходна с описанной у метацестоды *A. bulbocirrus*, однако имеются некоторые отличия в морфологии тегумента. Цитоплазма его обоих отделов отдела отличается повышенной электронной плотностью, каналцы ГЭС в телах цитонов представляются более развитыми и организованы в виде организованных параллельно друг другу многочисленных каналцев ГЭС, в цитонах же, помимо прочих органелл и включений, наблюдаются разного размера вакуоли, заполненные мембранным и хлопьевидным материалом (см. рис. 6,А). Строение мускульных (см. рис. 6, Б) и малодифференцированных (см. рис. 6,В) клеток не отличается от описанного у *A. bulbocirrus* на этих стадиях онтогенеза.

На стадиях первой инвагинации и сколексогенеза общая плотность цитонов тегумента наружной поверхности экзоцисты увеличивается в еще большей степени; в их цитоплазме сохраняются признаки высокой синтетической активности: хорошо развита система каналцев ГЭС, многочисленны зоны Гольджи, элементы которого заполнены содержимым умеренной электронной плотности (см. рис. 7, А, Б). В то же время, отсутствуют выраженные признаки секреторной активности тегумента, и лишь в редких случаях на внешней поверхности экзоцисты наблюдается выделение светлых везикул. Цитоны тегумента внутренней поверхности экзоцисты имеют невысокую общую электронную плотность и представляются значительно менее дифференцированными (см. рис. 7, А). Помимо цитонов тегумента и немногих мускульных клеток в экзоцисте на этих стадиях развития выявляются также еще довольно многочисленные малодифференцированные клетки, отличающиеся от описанных на предыдущих стадиях большей электронной плотностью (см. рис. 7, В).

ОБСУЖДЕНИЕ

Таким образом, экзоцисты исследованных типичных диплоцист имеют однотипную организацию с незначительными модификациями у разных видов, рассматривать которые, однако, в качестве видовых, по нашему мнению, нет достаточных оснований. Общими особенностями, характерными для структуры и гистогенеза всех исследованных экзоцист, являются следующие.

1. Дифференцировка тегументов наружной и внутренней сторон экзоцисты. Она начинается еще на стадии первой инвагинации, т.е., трансформации хвостового придатка в экзоцисту. При этом тегумент внешней стороны экзоцисты от тегумента противоположной стороны визуально отличается более многочисленными и длинными микроворсинками, значительно более крупными цитонами тегумента, лучше развитым синтетическим аппаратом (многочисленными зонами Гольджи и упорядоченно организованной ГЭС), выраженными признаками деструкции (локальное просветление и разжижение цитоплазмы, накопление псевдоламеллярных телец, расширение

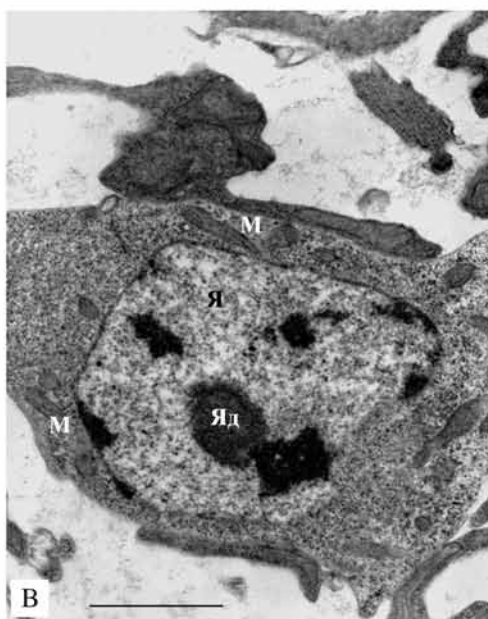
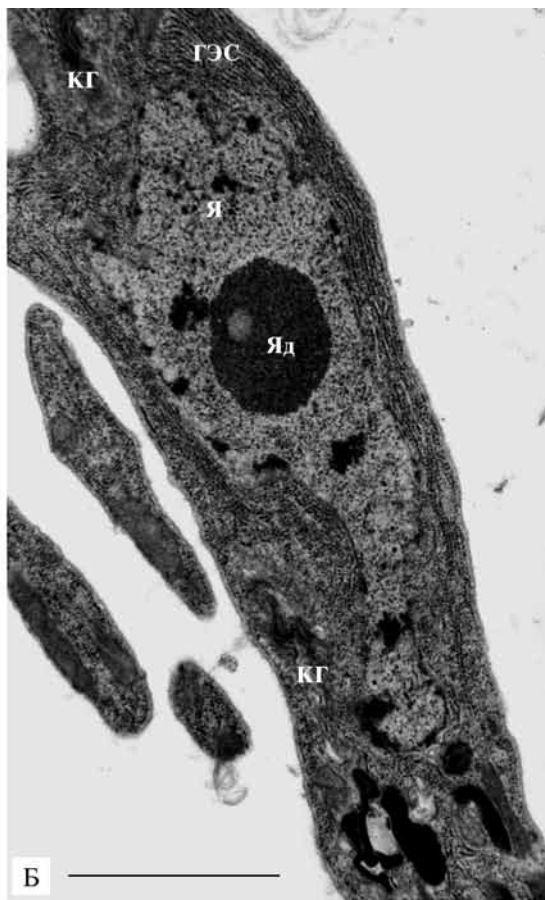
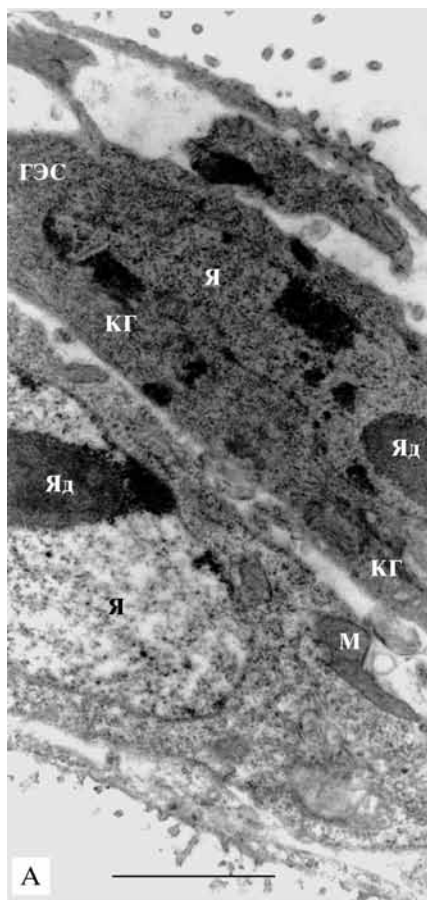


Рис. 7. Экзоциста цистицеркоида *A. groenlandica* на стадии раннего сколексогенеза

крист митохондрий и уплотнение или просветление их матрикса). Однако имеющийся материал не дает ответа о морфологии синтезируемого продукта, хотя, по всей вероятности, он имеет белковую природу (Rees, 1973). Не обнаружено и массовой транспортировки каких-либо продуктов из цитонов в дистальный отдел тегумента внешней стороны экзоцисты. Однако такой транспорт везикул со светлым содержимым обнаружен в тегументе внутренней стороны экзоцисты. Из явных признаков возможной секреции тегументом экзоцисты обнаружен только процесс отшнуровки апикальных участков микроворсинок, имеющий место на наружной стороне экзоцисты (Никишин, Краснощеков, 1979).

Дифференцировка тегумента наружной и внутренней сторон экзоцисты впервые отмечена у цистицеркоида *Tatria octacantha* (Rees, 1973). Удивительно, но, несмотря на существенную таксономическую дистанцию между этим и исследованными нами видами, а также между промежуточными хозяевами, используемыми этими цестодами, морфология экзоцист тех и других цистицеркоидов оказалась сходной вплоть до деталей. Разница, однако, все же имеется и заключается в том, что у *Tatria octacantha* экзоциста не прекращает своего роста после завершения формирования цистицеркоида (Rees, 1973), а у исследованных нами диплоцист экзоциста уже на стадии сколексогенеза характеризуется выраженными признаками деструкции цитонов тегумента и малодифференцированных клеток, хотя полной дегенерации тех и других не происходит.

Вопрос о пополнении популяции цитонов тегумента в процессе роста экзоцисты остается не выясненным. Для псевдофиллидей, как известно, это осуществляется за счет недифференцированных камбиальных элементов, мигрирующих к тегументу и дифференцирующихся в его цитоны с последующим образованием цитоплазматических связей между ними и дистальным отделом тегумента (Корнева, 2007; Wikgren, Knuts, 1970). В исследованных экзоцистах мы не нашли никаких доказательств существования аналогичного пути; напротив, наличие цитонов, включающих два или даже несколько ядер, позволяет предполагать у них существование эндомиоза (Краснощеков, 1979). Первоначальным же источником цитонов, вероятно, служит двуядерная эпителиальная клетка эмбриона (Rybicka, 1973; Swiderski, Tkach, 1999; и др.).

2. Дифференцировка и структура кожной мускулатуры. В сравнении с другими отделами цистицеркоидов мускулатура экзоцисты у исследованных диплоцист развита значительно слабее. Тем не менее, во всех случаях непосредственно под дистальным отделом тегумента определяются кольцевые мускулы, а под ними или (реже) среди них выявляются элементы продольной мускулатуры. В отличие от изученных нами диплоцист в экзоцисте цистицеркоидов *Tatria octacantha* кольцевые мускулы обнаружены только под наружной поверхностью экзоцисты, а продольные – только под внутренней (Rees, 1973). Как правило, миофиламенты располагаются в отростках мускульных клеток, и только на стадиях первичной лакуны и удлинения, то есть, на стадиях миогенеза, миофиламенты могут наблюдаться в дистальных участках миобластов. Характерным признаком мускульных клеток является умеренно развитая ГЭС в виде небольших расширенных цистерн. По нашему мнению именно этот синтетический аппарат ответствен за формирова-

ние межклеточного материала (см. Никишин, 2004, а, б). У исследованных экзоцист этот материал развит слабо, однако постоянно выявляется в зоне расположения мускульных клеток.

Дифференцирующиеся мускульные клетки будущей экзоцисты определяются уже на стадии первичной лакуны, однако на этой и следующей стадии удлинения отростки миобластов еще единичны и содержат лишь отдельные миофиламенты, ориентированные в кольцевом направлении. На этих же и последующих стадиях популяция миобластов пополняется за счет дифференцировки малодифференцированных клеток и миграции их в дистальный отдел клеточного пласта. На стадии сколексогенеза количество отростков миобластов и миофиламентов в них существенно увеличивается, и появляются отростки с продольно ориентированными миофиламентами. По завершении сколексогенеза мускулатура экзоцисты не претерпевает заметных изменений.

3. Наличие производных малодифференцированных клеток, морфология которых варьирует. В большинстве случаев это компактные клетки, чаще всего без отростков, с высоким ядерно-плазменным отношением, для которых характерны митохондрии своеобразных «угловатых» очертаний, минимальное количество других органелл, из которых преобладают свободные рибосомы, вследствие чего эти клетки часто называют «темными». Признаков деструкции этих клеток не наблюдалось. До начала сколексогенеза эти клетки внешне не отличаются от малодифференцированных, описанных на ранних стадиях постэмбриогенеза (Никишин, 2006, 2007); впоследствии они трансформируются в «темные» или «светлые» клетки и, по-видимому, утрачивают способность к делению.

4. В экзоцисте некоторых видов отмечены клетки, названные нами ранее «паренхимными» (Никишин, 1983). Они располагаются по внутренней границе клеточного пласта, чаще всего имеют более или менее выраженные признаки деструкции. В первую очередь эти признаки отмечаются в многочисленных отростках, которые характерны для этих клеток. Другим отличительным их признаком являются скопления α -частиц гликогена и (иногда) липидных капель. Аналогичные клетки отмечены и в экзоцисте *Tatritia octacantha* (Rees, 1973). Слабое развитие цитоплазматических органелл этих клеток сближает их с малодифференцированными, от которых, вероятнее всего, они и происходят. Однако выделение этих клеток в особую разновидность на наш взгляд нецелесообразно ввиду их очевидно низкого уровня дифференцировки. Морфологически они сходны с клетками, ограничивающими полость эндоцисты цистицеркоидов (Краснощекоев, Никишин, 1979); однако последние представляются более дифференцированными (Никишин, 1983). Наличие сети длинных разветвленных отростков и скоплений частиц гликогена предполагает трофическую функцию этих клеток; Рис (Rees, 1973) рассматривает их как энергетические резервуары.

Таким образом, в экзоцисте исследованных диплоцист безусловно определяются клетки двух типов тканей: пограничной и мускульной. Подчеркнем, что не выявлено каких-либо клеток, которые можно было бы рассматривать в качестве соединительнотканых элементов. Одну из основных функций соединительной ткани у исследованных метацестод – опорную – принимает на себя кожная мускулатура, ответственная за формирование межклеточного

материала (Никишин, 2004 а, б); трофические же функции осуществляются тегументом и в определенной степени «паренхимными» клетками.

До сих пор не существует единого мнения о функциональном значении хвостового придатка цестод. Спектр предположений на этот счет весьма широк (см. Краснощеков, 1980), что вероятно, может свидетельствовать об их действительном многообразии. Полученные результаты подтверждают возможность выполнения экзоцистой трофической функции. Однако, как показали эксперименты Г.П. Краснощекова (1975), внутренняя граница эндоцисты представляет собой барьер, затрудняющий транспорт материалов из хвостового придатка (экзоцисты) в сколекс. Это, однако, не исключает реализацию трофической функции экзоцисты в течение периода до завершения формирования эндоцисты. В то же время, экспериментальные данные, полученные в нашей лаборатории, свидетельствуют, что экзоциста, несомненно, выполняет важную роль в защите цистицеркоида от «гемоцитной атаки» организма промежуточного хозяина (ракообразного) (Никишин, Лебедев, неопубликованные данные). Учитывая это, мы рассматриваем экзоцисту, как дополнительную защитную структуру, обеспечивающую ускоренное развитие метацестоды. В пользу этого предположения также свидетельствует деградация тканей экзоцисты, достигающая пика после инвагинации сколекса в эндоцисту, но еще до завершения формирования последней. Основную же роль в защите от ответной реакции организма хозяина, вероятно, принадлежит гликокаликсу эндоцисты.

Автор приносит искреннюю благодарность д. б. н. С.К. Бондаренко за помощь при проведении экспериментов и определении исследованных видов. Работа поддержана Президиумом ДВО РАН (проект № 09-III-A-06-218) и программой РФФИ – ДВО РАН «восток» (проекты № 06-04-96027 и № 08-04-99504).

Литература.

- Бондаренко С.К., Контривавичус В.Л. Аплопаракиды диких и домашних птиц. М.: Наука, 2006. 443 с. (Основы цестодологии.; Т. 14).
- Гуляев В.Д. Ларвогенез диплоцисты *Aploparaksis furcigera* (Rud., 1819) Fuhrmann. 1926 (Cestoda, Hymenolepididae) // Паразитология. 1977. Т. 11, № 1. С. 17–23.
- Корнева Ж.В. Тканевая пластичность и морфогенезы у цестод. М.: Наука, 2007. 187 с.
- Краснощеков Г.П. О проницаемости покровов цистицеркоидов цестод рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975. С. 269–275.
- Краснощеков Г.П. Морфология покровных тканей плоских червей // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 93–115.
- Краснощеков Г.П. Церкомер – личиночный орган цестод // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. С. 615–627.
- Краснощеков Г.П., Никишин В.П. Ультраструктура стенки цисты метацестод *Aploparaksis polystictae* и *A. furcigera* (Cestoda, Cyclophyllidea) // Паразитология. 1979. Т. 13. С. 250–256.
- Никишин В.П. Ультраструктура паренхиматозных клеток хвостового придатка личинок гименолепидат // Там же. 1983. Т. 17. № 6. С. 443–447.
- Никишин В.П. Субповерхностная мускулатура акантоцефалов и ее роль в образовании межклеточного материала // Изв. РАН. Сер. биол. 2004а. № 6. С. 716–731.
- Никишин В.П. Цитоморфология скребней: Покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки. М.: ГЕОС, 2004б. 233 с.

- Никишин В.П. Early larvogenesis of *Aploraksis* (cestoda) // Материалы Междунар. науч. конф. «Фауна, биология, морфология и систематика паразитов», Москва, 19–21 апр. 2006 г. М., 2006. С. 208–209.
- Никишин В.П. Структура и дифференцировка тканей цистицеркоидов. 1. Тонкая морфология диплоцисты *Aploraksis bulbocirrus* (Cestoda, Hymenolepididae) на ранних стадиях постэмбриогенеза // Зоология беспозвоночных. 2007. Т. 4, № 2. С. 129–138.
- Никишин В.П., Краснощеков Г.П. Ультраструктурная организация церкомера диплоцист *Aploraksis polystictae* Schiller, 1955 и *Aploraksis furcigera* (Rudolphi, 1819) // Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979. С. 133–138.
- Rees F.G. The ultrastructure of the cysticeroid of *Tatria octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidea, Amabillidae) from the damselfly nymphs *Pyrrhosoma nymphulla*, Sulz and *Enallagma cyathigerum*, Charp // Parasitology. 1973. Vol. 67, N 1. P. 85–103.
- Rybicka K. Ultrastructure of the embryonic syncytial epithelium in a cestode *Hymenolepis diminuta* // Ibid. 1973. Vol. 66, N 1. P. 9–18.
- Swiderski Z., Tkach V.V. Electron microscopical studies on the cellular organosation of the oncospheres of the hymenolepidid cestode, *Staphylocystoides stefanskii* (Zarnowski, 1954) // Acta parasitol. 1999. Vol. 44, N 1. P. 31–38.
- Wikgren B.-J.P., Knuts G.M. Growth of subtegumental tissue in cestodes by cell migration // Acta Acad. Aboen. B. 1970. Vol. 30, N 16. P. 1–6.

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ О ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛАХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРЕМАТОД ПРИБРЕЖНЫХ РЫБ СЕВЕРНОГО ОХОТОМОРЬЯ

О.М. ОРЛОВСКАЯ¹

Охотское море – одно из наиболее обширных окраинных морей России и выделяется среди них уникальным разнообразием биоты и высокой биологической продуктивностью, оставаясь одним из наименее исследованных в ихтиопаразитологическом отношении. Особенно это относится к северным акваториям Охотского моря, по которым имеется незначительное количество известных фаунистических публикаций, из которых, пожалуй, только в двух морские рыбы являются предметом специального изучения (Скрябина, 1963; Цимбалюк, 1972).

Предварительные результаты исследований, выполненных в последние годы в Тауйской губе, одном из наиболее продуктивных участков Северного Охотоморья, показали высокое биоразнообразие всех групп паразитов, в том числе и гельминтов прибрежных рыб, среди которых полностью доминируют взрослые и личиночные формы трематод (Атрашкевич и др., 2005; Орловская, 2006, 2008; Черешнев и др., 2006; Поспехов и др., 2009). В этой связи публикация новых сведений об особенностях жизненных циклов трематод в северо-охотоморских биоценозах, в экосистемах лососевых рек представляется нам актуальной задачей. Это касается как эндемичных, редких так и широко распространенных, массовых видов трематод рыб Охотского моря, данные по биологии которых в литературе крайне фрагментарны, либо вовсе отсутствуют.

Среди фаз развития в жизненном цикле трематод особое место, как известно, занимает метацеркария, как основное звено, обеспечивающее сохранение и накопление инвазионного начала в биоценозе и его трансмиссию дефинитивным хозяевам. Именно этим обусловлена цель данной работы – описание метацеркарий из вторых промежуточных хозяев, в качестве которых выступают северо-охотоморские прибрежные бокоплавы и рыбы.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В прибрежных биоценозах северо-западной части Охотского моря (бухты Нагаева, Гертнера, Веселая, Светлая, лагуны Янская и Ольская Тауйской губы, а также бухта Астрономическая и Ямская губа залива Шелихова) в 2000–2008 гг. для обнаружения личиночных форм трематод рыб, исследованы

¹ Институт биологических проблем Севера ДВО РАН.

12 видов прибрежных бокоплавов (Amphipoda) и 10 видов рыб 10 семейств. Вскрытие рыб велось общепринятым способом (Быховская-Павловская, 1985). Исследование бокоплавов проводилось компрессорно и поштучно с использованием микроскопа МБС-10, препаровальных игл и пипеток для извлечения метацеркарий. Изучены, главным образом, живые метацеркарии на временных препаратах с использованием микроскопа Amplival и рисовального аппарата РА-6¹.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Метацеркарии шести видов обнаружены у прибрежных бокоплавов восьми видов пяти семейств и трех видов рыб. Как правило, это массовые обитатели северо-охотоморской литорали и сублиторали – *Thethygeneia rostrata* (сем. Pontogeneiidae), *Eogammarus tiuschovi*, *Locustogammarus aestuariorum*, *Spinulogammarus ochotensis* (сем. Anisogammaridae), *Lagunogammarus setosus*, *L. wilkitzkii* (сем. Gammaridae), *Parallorchestes ochotensis* (сем. Hyalidae), *Dogielinotus moskvitini* (сем. Dogielinotidae), а из рыб – пятнистый терпуг *Hexagrammos stelleri* (сем. Hexagrammidae), толстошек Миддендорфа *Hadropareia middendorffii* (сем. Pholididae) и желтоперая камбала *Pleuronectes asper* (сем. Pleuronectidae).

Указанные виды бокоплавов и рыб, инвазированных метацеркариями (у рыб они характеризуются подкожной и мышечной локализацией), зарегистрированы как вторые промежуточные хозяева шести видов трематод. Аннотированный список этих видов и описание их метацеркарий приведены ниже в систематическом порядке по Пугачеву (2003).

СЕМ. BUCEPHALIDAE РОСНЕ, 1907

Prosorhynchus crucibulum (Rudolphi, 1819) Odhner, 1905 (рис. 1) – обычный, широко распространенный паразит желудочно-кишечного тракта прибрежных морских рыб, включая дальневосточные моря (Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Быховская-Павловская, Кулакова, 1987; Швецова, Поздняков, 1999). Характерен для бычков сем. Cottidae (Коротаева, 1968), включая Северное Охотоморье (Скрябина, 1963). Некоторыми проходными рыбами, например мальмой, паразит может заноситься в пресные воды. Первый известный промежуточный хозяин сосальщика – мидия *Mytilus edulis* (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987).

Метацеркарии *P. crucibulum*, извлеченные из мышц пятнистого терпуга в Ольской лагуне Тауйской губы, относительно крупные и заключены в овальные, молочно-белые, прозрачные цисты. Тело эксцистированной метацеркарии сплошь покрыто мелкими чешуевидными шипиками, вытянутое, цилиндрическое, имеет длину 2,13–2,39 при ширине в области кишечника 0,82–0,98. На переднем конце тела терминально расположен хоботок с выступающей воронковидной частью диаметром 0,20–0,25. Ротовое отверстие находится внутри мышечного фаринкса диаметром 0,10–0,13, расположен-

¹ Все измерения приведены в мм.

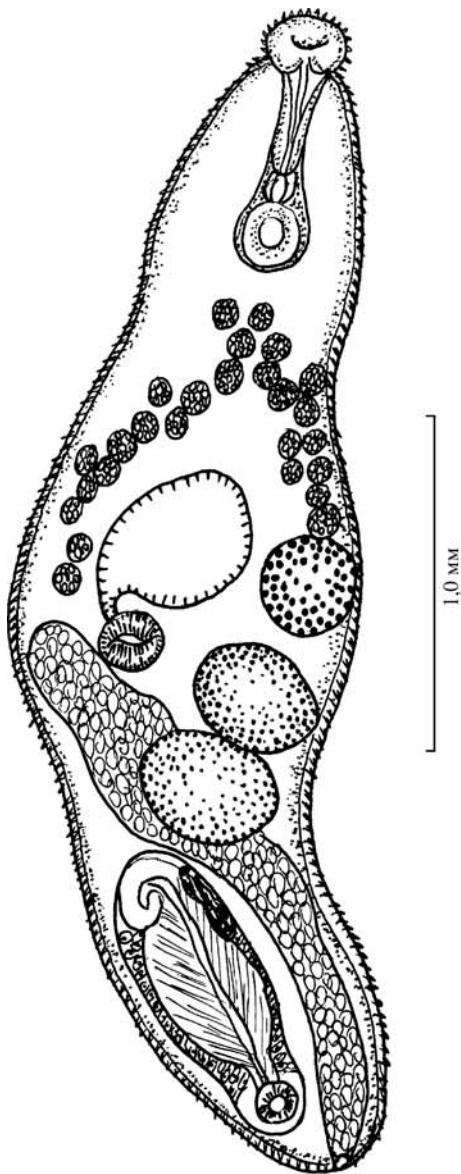


Рис. 1. *Prosorhynchus crucibulum* (Rudolphi, 1819). Экцистированная метацеркария из пятнистого терпуга

ного в середине тела трематоды, которое ведет в мешковидный кишечник, направленный вперед. Экскреторный пузырь длинный, его передний край заходит за фаринкс, величиной $0,98-1,0 \times 0,22-0,26$. Яичник округлый, лежит на уровне кишечника, его диаметр $0,17-0,26$. Позади яичника располагаются семенники, один позади другого, по диагонали друг к другу. Величина переднего семенника $0,26-0,28 \times 0,26-0,30$; заднего – $0,30-0,32 \times 0,28-0,30$. Половая бурса крупная, вытянутая, находится в заднем конце тела, ее передняя часть доходит до заднего края второго семенника, величиной $0,50-0,70 \times 0,26-0,28$. Желточные фолликулы расположены двумя латеральными группами по 12–14 с каждой стороны, в передней половине тела. Задние фолликулы достигают уровня яичника, передние – смыкаются, образуя арку позади хоботкового ложа.

СЕМ. ALLOCREADIIDAE LOOSS, 1902

Crepidostomum farionis (Muller, 1780) Luhe, 1909 (рис. 2) – один из самых банальных, широко распространенных кишечных паразитов пресноводных, преимущественно лососевидных рыб Голарктики (Пугачев, 2003).

Один из фоновых видов трематод пресноводных рыб Северо-Востока Азии, включая Северное Охотоморье (Пугачев, 1984; Атрашкевич и др., 2005; Соколов, 2005). Жизненный цикл *C. farionis* в пресных водах Охотско-Колымского края протекает с участием моллюска *Sphaerium rectidens* и бокоплава *Gammarus lacustris* в качестве, соответственно, первого и второго промежуточных хозяев (Атрашкевич и др., 2005).

В данном случае метацеркарии *C. farionis* были обнаружены в морских бокоплавах *L. aestuariorum* и *E. tiuschovi* из сильно опресненной Янской лагуны Тауйской губы и сопредельных солоноватых и пресных озер и ручьев, испытывающих периодическое воздействие приливно-отливных течений. При вскрытии 60 экз. *L. aestuariorum* в полости тела 29 (48,3%) из них были

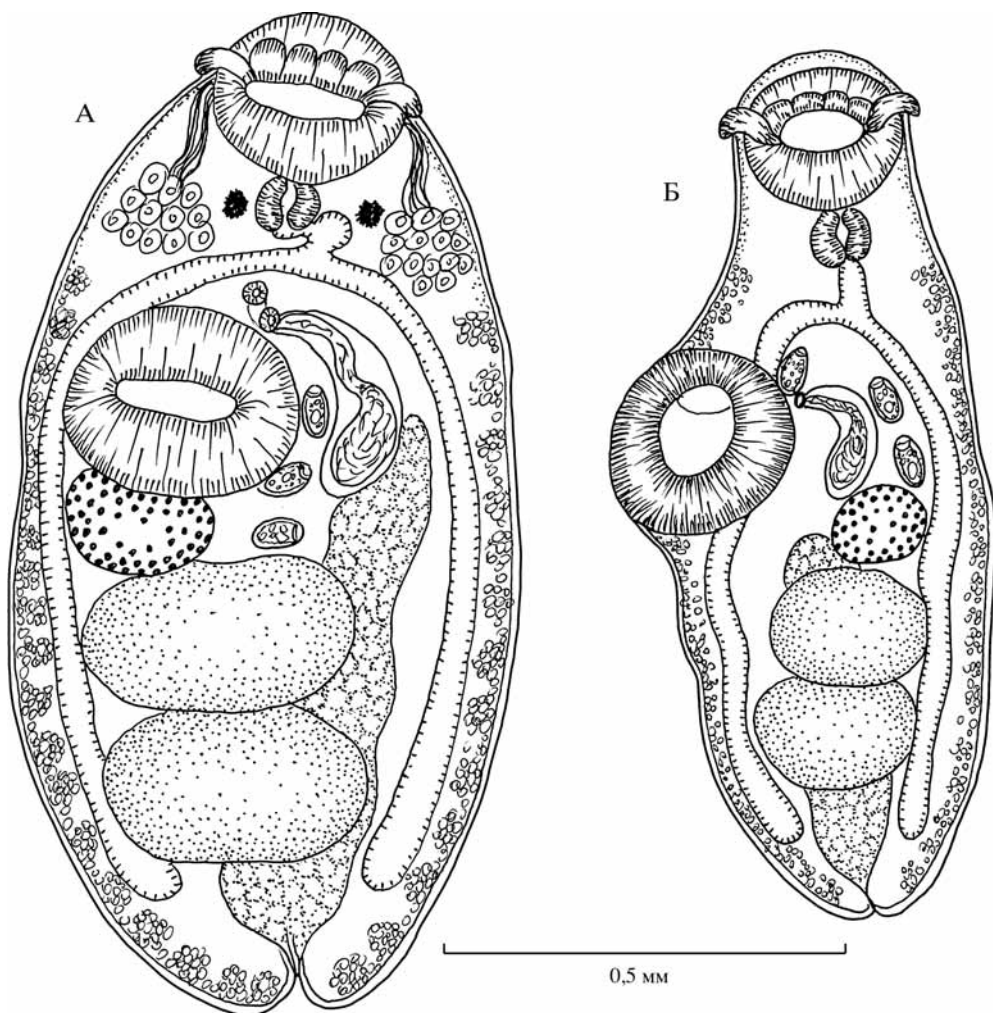


Рис. 2. *Crepidostomum farionis* (Muller, 1780). Прогенетические эксцистированные метацеркарии из бокоплавов

А – из *Locustogammarus aestuariorum*; Б – из *Eogammarus tuschovi*

найлены прогенетические метацеркарии, а из 110 экз. вскрытых *E. tuschovi*, зараженными оказались 38 (34,5%) особей. Необходимо отметить, что часть метацеркарий, извлеченных из бокоплавов обоих видов, не содержала яиц, а некоторые еще сохраняли характерные для церкарий органы в виде желез проникновения и пигментных глазков. Метацеркарии были заключены в тонкие, прозрачные цисты округлой формы. Большинство цист были заполнены вышедшими из матки яйцами. Количество яиц колебалось от 80 до 150 штук, в то время как в матке содержались лишь единичные яйца в количестве от 2 до 5. Яйца овальные, с крышечкой, коричневого цвета, величиной $0,048-0,052 \times 0,026-0,030$. Характерно, что у всех прогенетических метацеркарий оказались очень слабо выраженные желточники. По большинству

Таблица 1

Морфо-метрические признаки метацеркарий *Crepidostomum farionis* из морских бокоплавов *E. tiuschovi* и *L. aestuariorum*

| Признаки метацеркарий <i>C. farionis</i> | <i>E. tiuschovi</i> | <i>L. aestuariorum</i> |
|--|-------------------------|-------------------------|
| Длина тела | 0,979 | 1,120 |
| Ширина тела на уровне брюшной присоски | 0,343 | 0,424 |
| Ротовая присоска | 0,115×0,111 | 0,181×0,181 |
| Фаринкс | 0,05×0,05 | 0,05×0,05 |
| Брюшная присоска | 0,173×0,173 | 0,202×0,202 |
| Пищевод | 0,102 | 0,080 |
| Расстояние между присосками | 0,204 | 0,181 |
| Яичник | 0,076×0,086 | 0,131×0,151 |
| Передний семенник | 0,153×0,153 | 0,151×0,181 |
| Задний семенник | 0,163×0,122 | 0,161×0,212 |
| Экскреторный пузырь | 0,229×0,127 | 0,353×0,157 |
| Бурса | 0,265×0,112 | 0,313×0,120 |
| Яйца | 0,048–0,052×0,026–0,030 | 0,048–0,052×0,026–0,030 |

морфо-метрических признаков (11 из 13) метацеркарии из бокоплава *E. tiuschovi* несколько меньше по величине, чем из *L. aestuariorum* при полном совпадении величины фаринкса и яиц (табл. 1).

С. Е. М. ОРЕСОЕЛИДАЕ ОЗАКИ, 1925

Podocotyle atomon (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 (рис. 3) – один из самых банальных, широко распространенных и массовых паразитов морских рыб, включая дальневосточные моря (Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Быховская-Павловская, Кулакова, 1987; Швецова, Поздняков, 1999). Жизненный цикл трематоды хорошо изучен в Северной Атлантике, а также в Белом и Баренцевом морях (Успенская, 1963; Зеликман, 1966, Чубрик, 1966, и др.). На Дальнем Востоке биология *P. atomon* изучена Цимбалюком с соавт. (1978) на литорали о-ва Итуруп (Курилы), где в качестве первого промежуточного хозяина трематоды установлен моллюск *Littorina kurila*, а в качестве вторых – прибрежные ракообразные шести видов: *Anisogammarus locustoides*, *Archaeomysis grebnitzkii*, *Orchestia ochotensis*, *Pontogeneia* sp., *Amphithoe* sp., Mysidaceae gen. sp.

В Северном Охотоморье жизненный цикл трематоды реализуется с участием восьми видов бокоплавов в качестве вторых промежуточных хозяев: *E. tiuschovi*, *D. moskvitini*, *L. aestuariorum* в Ольской лагуне, *P. ochotensis* в бух. Нагаева и Светлая, *L. wilkitzkii*, *P. rastrata* в бух. Гертнера, *L. setosus* в бух. Астрономическая и *S. ochotensis* в бух. Гертнера и Светлая, в Ольской лагуне (Орловская, 2006, 2008). Метацеркарии *P. atomon*, извлеченные из бокоплавов, как правило, находились в пигментированных коричневатых, относительно хрупких, бесформенных капсулах, что отмечают и другие авторы (Успенская, 1963; Цимбалюк и др., 1978). Эти капсулы легко разрушались препаративными иглами и из них выходили по две–пять метацерка-

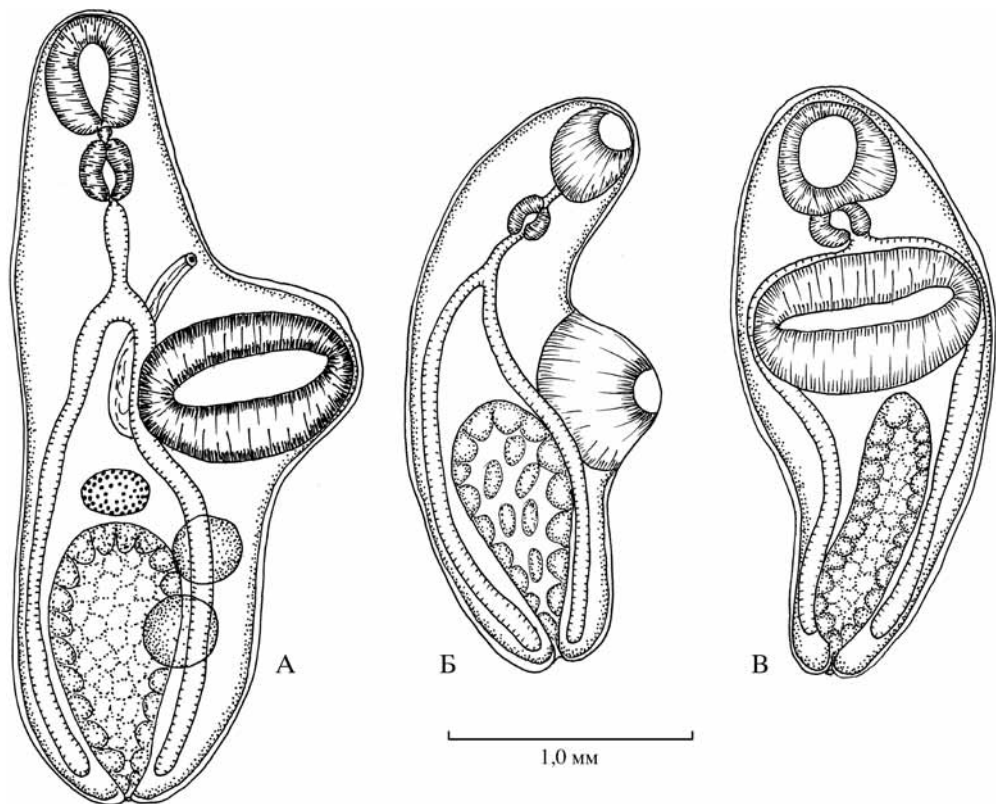


Рис. 3. *Podocotyle atomon* (Rudolphi, 1802). Экцистированные метацеркарии из бокоплавов А – из *Parallorches ohotensis*; Б – из *Eogammarus tiuschovi*; В – из *Lagunogammarus wilkitzkii*

рий в прозрачных, тонкостенных цистах округлой формы. Цисты из разных хозяев имеют разную величину, например, $0,228 \times 0,163$ из *E. tiuschovi* и $0,202 \times 0,181$ из *E. rostrata*. Обычное место локализации метацеркарий – гемоцель хозяина, однако при высокой интенсивности инвазии личинки поражают и мышцы конечностей ракообразного, что является характерной чертой *P. atomon*. Длина извлеченных из цист метацеркарий $0,204\text{--}0,252$ при ширине в области брюшной присоски $0,084\text{--}0,096$. Ротовая присоска величиной $0,036\text{--}0,06 \times 0,036\text{--}0,052$, фаринкс – $0,024\text{--}0,026 \times 0,020\text{--}0,026$, брюшная присоска – $0,072\text{--}0,084 \times 0,072\text{--}0,088$, расстояние между присосками – $0,06\text{--}0,072$. Экскреторный пузырь крупный, величиной $0,072\text{--}0,096 \times 0,060\text{--}0,093$, у некоторых экземпляров занимает почти треть длины тела (из бокоплава *T. rostrata* – почти половину), доходит до брюшной присоски и заполнен большими зернистыми клетками. Имеется короткий пищевод, бифуркация кишечника расположена выше брюшной присоски, кишечные ветви простираются почти до конца тела. У некоторых экземпляров видны остаточные пигментные глазки, лежащие по сторонам от фаринкса. У более зрелых метацеркарий просматриваются зачатки яичника, семенников и бурсы.

Plagioporus myoxocephalus Achmerov, 1961 (рис. 4) – редкий, малочисленный кишечный паразит прибрежных рыб Охотского моря, описанный от

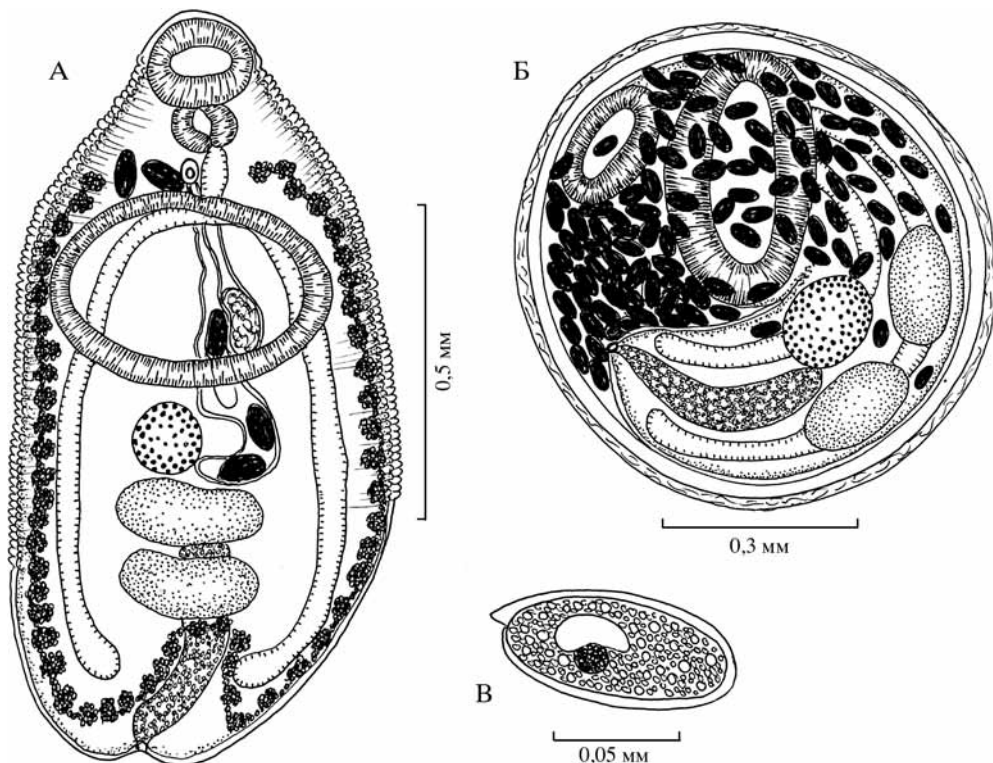


Рис. 4. *Plagioporus myxocephalus* Achmerov, 1961. Прогенетические метацеркарии из бокоплава *Lagunogammarus setosus*

А – эксцистированная метацеркария; Б – инцистированная метацеркария; В – яйцо.

плоскоголовой широколобки – *Megalocottus platycephalus* (сем. Cottidae) в устье р. Большая Иска, впадающей в Сахалинский залив. Очевидно, может заноситься и в пресные воды. Для представителей рода отмечено явление прогенеза (Быховская-Павловская, Кулакова, 1987).

При вскрытии 96 экз. бокоплавов *L. setosus* в бух. Астрономическая зал. Шелихова у четырех из них (4,1%) обнаружены прогенетические метацеркарии *P. myxocephalus* при интенсивности инвазии 2–8 экз. Метацеркарии, извлеченные из полости тела бокоплавов, заключены в тонкие, прозрачные цисты величиной $0,505\text{--}0,606 \times 0,535$ и заполнены яйцами золотисто-коричневого цвета в количестве 65–120 штук. Толщина оболочки цисты – $0,015\text{--}0,02$. Эксцистированная метацеркария имеет удлинненно-овальную форму тела с зауженным передним концом и характеризуется гладкой поверхностью без каких-либо тегументных шипиков. Однако, на всей передней половине тела хорошо выражена наружная мелкая поперечная складчатость. Длина тела метацеркарии $0,838\text{--}1,50$ при ширине в области брюшной присоски $0,505\text{--}0,535$. Ротовая присоска имеет величину $0,102\text{--}0,137 \times 0,161\text{--}0,178$. Располагающаяся от нее на расстоянии $0,131$ брюшная присоска значительно крупнее – $0,219\text{--}0,292 \times 0,373\text{--}0,377$. Округлый фаринкс прилегает к ротовой присоске, его величина $0,061\text{--}0,076 \times 0,101$. Пищевод короткий $0,101$, по длине равен фаринксу. Бифуркация кишечника проходит на уровне верхнего

края брюшной присоски. Кишечные ветви тянутся до заднего конца тела, заканчиваются позади семенников на расстоянии 0,076–0,171. Экскреторный пузырь трубковидный, доходит до переднего семенника. Экскреторное отверстие терминальное. Желточники в виде мелких, компактных фолликулов, располагаясь латерально от фаринкса, простираются до заднего конца тела, где сливаются и заполняют пространство позади семенников. Семенники продолговато-овальные, цельнокрайные, лежат в задней части тела, один позади другого. Величина переднего семенника 0,076–0,111 × 0,229–0,252, заднего – 0,127–0,181 × 0,229–0,281. Шаровидный, цельнокрайный яичник диаметром 0,101–0,102 лежит впереди семенников, справа от медианной линии. Половое отверстие вентральное, расположено на уровне заднего края фаринкса и смещено в сторону от пищевода. Матка, заполненная яйцами в количестве 3–10 штук, располагается между передним семенником и брюшной присоской. Яйца крупные, с крышечкой, величиной 0,074–0,081 × 0,036.

СЕМ. ACANTHOCOLPIDAE LUHE, 1906

Neophasis oculatus (Levinsen, 1881) Miller, 1941 (рис. 5) – **обычный, широко распространенный** кишечный паразит морских рыб, включая дальневосточные моря (Жуков, 1960; Стрелков, 1960; Швецова, Поздняков, 1999). Характерен для бычков сем. Cottidae (Коротаева, 1968). Один из редких и малочисленных видов трематод рыб Тауйской губы Северного Охотоморья. На Дальнем Востоке (в Японском море и Южно-Курильском мелководье) этот вид трематод был впервые обнаружен Жуковым (1960). Жизненный цикл *N. oculatus* изучен Чубрик (1966) в Баренцевом море, где первым промежуточным хозяином выступает моллюск *Testonatica clausa*, вторым – моллюски *Astarte crenata* и *Cerastoderma ciliatum*.

Пять относительно крупных метацеркарий, заключенных в тонкостенные, прозрачные цисты, найдены нами под кожей и в мышцах толстощека Миддендорфа в Ольской лагуне, но только один экземпляр оказался пригодным для описания. Эксцистированная метацеркария

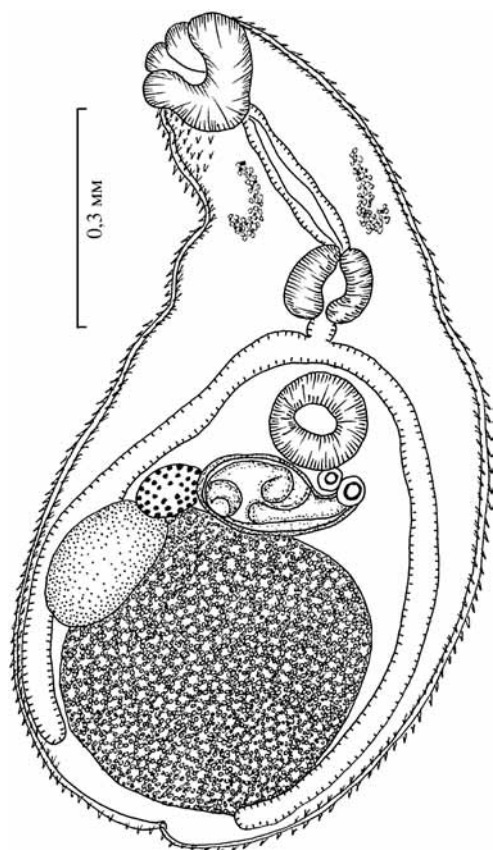


Рис. 5. *Neophasis oculatus* (Levinsen, 1881). Эксцистированная метацеркария из толстощека Миддендорфа

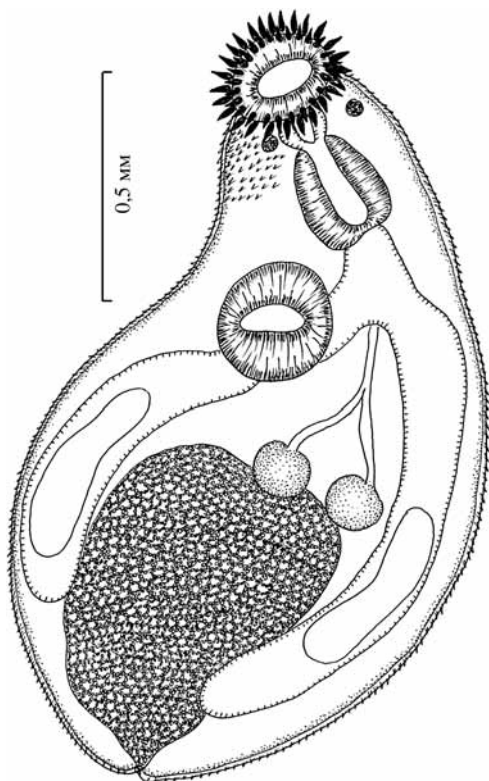


Рис. 6. *Stephanostomum baccatum* (Nicoll, 1907). Экцистированная метацеркария из желтоперой камбалы

имеет зауженный передний конец тела и сильно расширенный задний. Тело метацеркарии, длиной 0,909 при ширине в области брюшной присоски 0,232, покрыто крупными шипиками величиной 0,0048–0,0072. Ротовая присоска субтерминальная – 0,096 × 0,088, префаринкс длинный, широкий – 0,196. Фаринкс округлый, крупный – 0,084 × 0,086. Пищевод короткий – 0,024. Бифуркация кишечника проходит перед брюшной присоской. Расстояние между фаринксом и брюшной присоской 0,156. Кишечные ветви тянутся до конца тела, где слепо оканчиваются на расстоянии 0,052. Брюшная присоска лежит в средней части тела, по величине меньше ротовой присоски и фаринкса, ее диаметр 0,084. Расстояние между присосками 0,436.

Половая бурса крупная, лежит позади брюшной присоски. Позади бурсы находится овальный яичник, величиной 0,048 × 0,043. Ниже, примыкая к нему, расположен правый семенник величиной 0,096 × 0,067. Левый семенник прикрыт крупным экскреторным пузырем, который заполнен темными экскреторными гранулами и занимает заднюю часть тела метацеркарии. Величина пузыря 0,216 × 0,120. Пигментные глазки сохраняются, но уже не в виде плотных скоплений, а диффузно.

Stephanostomum baccatum (Nicoll, 1907) Manter, 1934 (рис. 6) – распространённый кишечный паразит морских рыб, включая дальневосточные моря (Швецова, Поздняков, 1999). На Дальнем Востоке (в Японском море и Южно-Курильском мелководье) этот вид трематод был впервые также обнаружен Жуковым (1960). Паразит характерен для бычков сем. Cottidae (Коропотаева, 1968). Цикл развития *S. baccatum* изучил Вольфганг (Wolfgang, 1954, 1955, цит. по: Жуков, 1960) у атлантического побережья Канады, обнаруживший метацеркарий у шести видов камбаловых рыб (сем. Pleuronectidae). Общеизвестно, что метацеркарии *S. baccatum*, как правило, локализуются под кожей, в плавниках и мышечной ткани рыб.

У рыб Северного Охотоморья взрослые формы *S. baccatum* не отмечены. Однако обнаружение метацеркарий сосальщика у одного из массовых видов рыб Тауйской губы позволяет нам говорить о первообнаружении вида в регионе и судить о вероятности его более широкого здесь распространения, а также и в сопредельных водах. Шесть метацеркарий *S. baccatum* в тонкостенных цистах, заключенных в плотные коркообразные капсулы, локализо-

вались в мышцах брюшной части тела желтоперой камбалы в бух. Гертнера. К сожалению, лишь один извлеченный экземпляр сосальщика был целым и оказался пригодным для описания. Эксцистированная метацеркария имеет очень нежное, покрытое шипиками тело с зауженным передним концом при длине 1,595, ширине в области брюшной присоски 0,638 и ширине в задней части тела 0,957. Округлая ротовая присоска диаметром 0,202 вооружена двумя рядами шипов в количестве 52. Длина шипов верхнего ряда 0,028–0,032, нижнего – 0,032–0,036. Префаринкс небольшой 0,05, глотка большая, вытянутая, величиной 0,242 × 0,171, за которой следует короткий пищевод 0,153. Кишечные ветви толстые, мощные, доходят до заднего конца тела, где слепо оканчиваются на расстоянии 0,121. Пигментные глазки плотные, округлые, диаметром 0,015, расположены на уровне префаринкса. Брюшная присоска округлая, диаметром 0,242, лежит в передней половине тела на расстоянии 0,303 от ротовой присоски. Экскреторный пузырь крупный, занимает заднюю треть тела, его величина 0,606 × 0,555, расположен на расстоянии 0,202 от брюшной присоски. Над экскреторным пузырем просматриваются зачатки семенников – мелкие, округлые, величиной 0,102 × 0,127.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые установлено, что в реализации жизненных циклов шести, как обычных, массовых, так и редких видов трематод проходных и морских прибрежных рыб Северного Охотоморья (*P. crucibulum*, *C. farionis*, *P. atomon*, *P. myoxocephalus*, *N. oculatus*, *S. baccatum*) в качестве вторых промежуточных хозяев участвуют восемь видов массовых литоральных и sublиторальных бокоплавов пяти семейств (*T. rostrata*, *E. tiuschovi*, *L. aestuariorum*, *S. ochotensis*, *L. setosus*, *L. wilkitzkii*, *P. ochotensis*, *D. moskvitini*), а также три вида рыб – пятнистый терпуг, толстошек Миддендорфа и желтоперая камбала.

Особо следует выделить факт обнаружения у двух видов метацеркарий (*C. farionis* и *P. myoxocephalus*) явления прогенеза, характерного для многих видов трематод различных семейств и, как известно, оптимизирующего реализацию их жизненных циклов в экстремальных условиях внешней среды. Тем более любопытен установленный нами факт заражения морских бокоплавов *L. aestuariorum* и *E. tiuschovi* прогенетическими метацеркариями пресноводного вида – *C. farionis* в опресненных водоемах, где отсутствуют чисто пресноводные виды рыб, а основными сочленами ихтиоценозов являются девятииглая (*Pungitius pungitius*) и трехиглая (*Gasrerossteus aculeatus*) колюшки, которые здесь успешно выступают в роли облигатных дефинитивных хозяев паразита. Аналогичную картину заражения морских бокоплавов *Anisogammarus kygi* и *A. barbatus* прогенетическими метацеркариями *C. ussuriensis*, относимого к синонимам *C. farionis* (Пугачев, 2003), обнаружили ранее Цимбалюк с соавторами (1978) в Южном Охотоморье, на Курилах, в прибрежных водах о-ва Итуруп, где в качестве дефинитивного хозяина трематоды также отмечена одна из колюшек – трехиглая. Основное объяснение этому явлению, на наш взгляд, следует искать в особенностях биологии четырех выше указанных промежуточных хозяев *C. farionis*, поскольку все эти виды морских прибрежных бокоплавов объединяет одна экологическая

особенность – способность легко переносить сильное распреснение, подниматься вверх по течению рек на многие километры и даже относительно долго обитать в пресноводных ручьях, бочагах и озерах (Регель, 2005).

Несомненно, первые итоги развернутых эколого-фаунистических исследований позволили нам вскрыть только часть картины структурной организации паразитарных систем некоторых фоновых и редких видов трематод рыб в прибрежных экосистемах Северного Охотоморья, где эти паразиты имеют наибольшее биоценологическое значение среди всех других групп гельминтов (Черешнев и др., 2006). При этом сохраняется ранее выявленная тенденция (Орловская, 2006) полного доминирования в сообществах литоральных беспозвоночных и прибрежных рыб личиночных форм трематод околородных и морских птиц (21 вид) над трематодами морских и проходных рыб (9 видов).

Исследование проведено при частичной поддержке грантов INTAS (NN 01-0210 и 05-1000008-8056) и гранта ДВО РАН № 06-I-П11-036.

* * *

Выражаю искреннюю признательность своим коллегам К.В. Регель и Г.И. Атрашкевичу (ИБПС ДВО РАН, Магадан) за помощь в сборе материала.

Литература

- Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Регель К.В., Михайлова Е.И., Поспехов В.В.* Паразитические черви животных Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 175–251.
- Быховская-Павловская И.Е.* Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П.* Класс Трематоды – Trematoda // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Л.: Наука, 1987 Т. 3. Паразитические многоклеточные, ч. 2. С. 77–198.
- Жуков Е.В.* Эндопаразитические черви рыб Японского моря и Южно-Курильского // Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 3–146. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 28).
- Зеликман Э.А.* Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Канадского залива // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.; Л.: Наука, 1966. С. 7–77.
- Кортаева В.Д.* К гельминтофауне морских бычков сем. Cottidae // Гельминты животных Тихого океана. М.: Наука, 1968. С. 89–96.
- Орловская О.М.* Трематоды беспозвоночных литорали северного Охотоморья // Фауна, биология, морфология и систематика паразитов. Материалы Междунар. науч. конф. (19–21 апр. 2006 г., Москва). М.: ИНРА РАН, 2006. С. 224–226.
- Орловская О.М.* Литоральные беспозвоночные – промежуточные хозяева трематод рыб Северного Охотоморья // Биоразнообразие и экология паразитов наземных и водных ценозов: Материалы междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию со дня рожд. акад. К.И. Скрябина (Москва, 9–11 дек.2008 г.). М.: ЦП ИПЭЭ РАН, 2008. С. 270–273.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М.* Гельминтофауна лососевых рыб (Salmonidae) Северного Охотоморья (бассейны рек Тауй и Яма). 1. Гельминты тихоокеанских лососей // Вестн. СВНЦ ДВО РАН. 2009. № 1. С. 93–101.
- Пугачев О.Н.* Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Азии. Л.: ЗИН АН СССР, 1984. 156 с.
- Пугачев О.Н.* Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. СПб., 2003. 224 с. (Тр. ЗИН РАН; Т. 298).

- Регель К.В.* Морские и солоноватоводные беспозвоночные Тауйской губы // Биологическое разнообразие Тауйской губы Охотского моря. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 479–544.
- Стрелков Ю.А.* Эндопаразитические черви морских рыб Восточной Камчатки // Материалы по паразитологии рыб дальневосточных морей. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 147–196. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 28.)
- Скрябина Е.С.* К гельминтофауне морских рыб Камчатки // Тр. ГЕЛАН СССР. 1963. Т. 13. С. 313–329.
- Соколов С.Г.* Обзор паразитов микижи *Parasalmo mykiss* (Osteichthyes, Salmonidae) полуострова Камчатка // Invertebrate Zool. 2005. Т. 2, № 1. С. 35–60.
- Успенская А.В.* Паразитофауна бентических ракообразных Баренцева моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 128 с.
- Цимбалюк А.К., Куликов В.В., Ардашева Н.В., Цимбалюк Е.М.* Гельминты беспозвоночных литорали острова Итуруп // Животный и растительный мир шельфовых зон Курильских островов. М.: Наука, 1978. С. 64–126.
- Цимбалюк Е.М.* Гельминты рыб литорали Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 1972. 21 с.
- Черешнев И.А., Атрашкевич Г.И., Регель К.В.* Таксономическое и экологическое разнообразие морской биоты Тауйской губы Охотского моря // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2006. Т. 8, № 1(15). С. 26–39. (Актуальные проблемы экологии; Вып. 5).
- Чубрик Г.К.* Фауна и экология личинок трематод из моллюсков Баренцева и Белого морей // Жизненные циклы паразитических червей северных морей. М.ж Л.: Наука, 1966. С. 78–166.
- Швецова Л.С., Поздняков С.Е.* Класс Trematoda // Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: ТИНРО-центр, 1999. С. 23–50.

АРЕАЛЫ ПАЗАРИТОВ ПЕРЕЛЁТНЫХ ПТИЦ

А.Н. ПЕЛГУНОВ, Б.В. ГАФИНА¹

При анализе зависимости паразитофауны от миграции хозяев большое значение приобретает понятие ареал применительно к паразитам мигрирующих животных и в частности перелётных птиц. Начало исследований в изучении влияния миграции на паразитофауну перелётных птиц было положено работами В.А. Догеля и его учеников (Дубинина, Белопольская, Быховская-Павловская и др.).

Для выяснения изменений, происходящих в паразитофауне перелётных птиц под влиянием миграций, В.А. Догелем был применён метод возрастно-сезонного анализа, заключающийся в изучении паразитофауны отдельных видов птиц с момента их прилёта на гнездовья и вплоть до отлёта на зимовки. Одновременно изучалась паразитофауна птенцов с момента их вылупления и до отлёта на юг. Благодаря применению этого метода в паразитофауне перелётных птиц, которая как нечто постоянное признавалась до этого времени, удалось выявить несколько естественных групп, обладающих каждая своей собственной особого рода динамикой (Догель, 1947).

1. Убиквисты – паразиты, заражение которыми происходит как на местах гнездовых, так и на зимовках.
2. Южные формы – паразиты, заражение которыми происходит исключительно на местах зимовок.
 - К первой подгруппе южных форм относятся паразиты, весь цикл развития которых проходит на юге, так что на местах гнездовых мы их вообще не находим.
 - Вторую подгруппу южных форм образуют виды, цикл развития которых проходит на юге, но на одной из стадий цикла эти виды заносятся птицами на север.

Категория А – виды, которые умирают во время пребывания птиц на севере.

Категория В – виды, которые переживают срок пребывания птиц на севере и снова уносятся ими на юг.

3. Северные формы – паразиты, заражение которыми происходит исключительно на местах гнездовых.

Категория С – виды, которые выпадают из паразитофауны птиц ещё до отлёта на юг.

¹ Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН

Категория Д – виды, которые уносятся птицей на юг, но обратно следующей весной при прилёте не возвращаются.

4. Миграционные формы – заражение ими происходит на пролётах. Эта категория выделена М.М. Белопольской (1956), изучавшей гельминтофауну пролётных куликов.

Н.Г. Ошмарин (1963) в дополнение к методу возрастно-сезонного анализа предлагает для установления характера ареала гельминтов и зон заражения перелётных птиц использовать в качестве предварительного метода сравнение гельминтофауны перелётных птиц с гельминтофауной местных осёдлых видов.

На основании детальных анализов паразитофауны отдельных видов перелётных птиц было выявлено, что каждый паразит имеет свою специфическую динамику численности. В.А. Догель отмечал: «... что динамика паразитофауны перелётных птиц в связи с миграциями хозяина имеет очень сложный и интересный характер. В этой динамике переплетается влияние различных факторов, а именно: миграций, сезона года, характера пищи, жизненного цикла промежуточных хозяев, образа жизни окончательных хозяев и т.д.» (Догель, 1962)

По видовому составу паразитов кишечника мигрирующих птиц можно сравнительно точно определить не только места гнездовий птиц, но и их поведение в период миграции – летят ли кулики быстро и не делают остановок, или передвигаются по типу кочёвок (Белопольская, 1956).

В.А. Догель (1962) писал, что обозначения «северный» и «южный» в применении к паразитам перелётных птиц относительно. Эти обозначения зависят от соотношений ареала паразита и хозяина. Таким образом, необходимо определиться, что мы понимаем под ареалом паразитов перелётных птиц. В настоящее время ведётся дискуссия, что считать «ареалом паразита», особенно паразита мигрирующих животных.

А.А. Спасский (1985) считает, что формулировки определения ареала и основные критерии для установления его границ в отношении свободноживущих и паразитических организмов разных систематических и экологических групп должны совпадать. Кроме того, он отмечает, что основные критерии ареала (и его границ) для паразитов мигрирующих и осёдлых животных также должны совпадать. Поэтому особого определения для ареала мигрирующих животных и их паразитов не требуется. В то же время, как указывал В.Я. Трофименко (1975), существенно важно решить, насколько специфика паразитического образа жизни отражается на закономерностях географического распределения гельминтов.

Трофименко (1975) считает, что паразит может занесён хозяином на территории, где находится лишь в какой-то одной фазе развития, и в связи с этим возникает вопрос о правомерности включения в ареал гельминтов таких участков пространства. На этих участках не происходит не только воспроизводства, но и каких бы то ни было прямых контактов гельминтов с окружающей средой. В.Я. Трофименко считает, что эти участки не следует включать в ареалы гельминтов, хотя они и могут иметь потенциальное значение как пути расширения (или изменения ареалов). Аналогичных взглядов придерживается М.Г. Баянов (1976, 1981). Он предлагает за ареал вида гельминтов мигрирующих животных принять только ту часть земной поверхно-

сти, на которой природные его популяции могут длительно размножаться с завершением биологического цикла. Те пространства, в которых особи гельминтов встречаются как «приносные» виды, автор предлагает называть зоной выноса или рассеивания.

Д.К. Макко (Маско, 1984) отмечает, что ареал животных определяют в широком смысле как места встречаемости данного вида, включая его место рождения, зимовки и пути миграции, или в узком смысле (только место рождения). В то же время, автор приходит к выводу, что определение ареала гельминтов мигрирующих животных более правильно рассматривать в широком смысле, т.к. временное пребывание хозяина на какой-то территории (зимовки, места пролёта) может иметь большое значение в биологии его паразитов.

Г. Латтин (Lattin, 1967) пишет, что под ареалом он понимает область распространения животных. Однако различает сам ареал – место, из которого вид происходит, и встречаемость вида. Во многих случаях, по его мнению, эти области перекрываются, но бывает и по-другому, например миграционных видов животных. Далее он пишет, что в таких случаях следует разграничить место обитания и место миграции, связующим звеном между ними будет миграционный путь, тот участок территории, который граничит с непосредственным местом обитания и местом, куда животное стремится попасть на время неблагоприятных условий среды, а понятие ареала можно относить только к области размножения.

Нам кажется, для того, чтобы определить, что такое ареал гельминтов мигрирующих животных, надо чётко разделить, что такое географическое понятие ареал и что такое структура ареала.

В биогеографии дано следующее определение: ареала – это область распространения какого-либо растения или животного (Воронов, 1963; Толмачёв, 1962). Такой же смысл определения Ж. Леме (1976) – географический ареал таксономической единицы (вида, рода, семейства и т.д.) – это часть земной поверхности, на которой данная единица представлена. Ареал вида объединяет все конкретные местонахождения его, т.е. все точки земной поверхности, где этот вид найден (Толмачёв, 1962). Причём подчёркивается, что местонахождение – понятие чисто географическое: место на поверхности земного шара, где встречается данный вид. Понятие о местонахождении применяется именно к виду: сколько бы особей вида не было бы в данном месте, мы фиксируем единое местонахождение. Самый точный метод обозначения ареала состоит в изображении каждого местонахождения точкой на карте (Лемме, 1976).

В то же время часто в определение ареала вводятся элементы, связанные с биологией вида. Г.М. Абдурахманов и др. (2003) дают следующее определение: «Ареал – часть земной поверхности или акватории, в пределах которой достаточно длительное время постоянно встречаются популяции определённого вида или другого систематического таксона живых организмов». В то же время авторы подчёркивают, что «ареал – важнейшая *географическая* характеристика биологического вида» (выделено нами). Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов (1973) пишут: «... для большинства растений, микроорганизмов и целого ряда видов животных, осёдло обитающих на одних и тех же местах, понятие видového ареала достаточно чётко и од-

нозначно – территория или акватория, где постоянно обитают особи данного вида (с. 31)». Введение в определение ареала «постоянно обитают» сразу же ставит вопрос – как долго «постоянно обитают»? Далее авторы пишут: «... при характеристике распределения особей в пределах ареала вида (мигрирующего) часто приходится выделять репродукционный и трофический ареалы, которые не всегда совпадают, а часто и не перекрываются, а также пролётные или миграционные пути». Выделение в ареале вышеназванных зон и путей совершенно справедливо, но это исключительно биологическая характеристика ареала, его структуры, а сам ареал при определении, данным выше, у мигрирующего животного не имеется, т.к. ни в трофическом, ни в репродукционном, ни на миграционных путях вид «постоянно» не обитает.

Другие авторы вводят в определение ареала понятия, связанные с жизненным циклом организма. А.К. Даниленко (1980) пишет: «Под ареалом мы понимаем территорию, заселённую особями вида, в пределах которой они завершают свой жизненный цикл» (с. 180). В биологическом энциклопедическом словаре (под ред. Гилярова, 1986) ареалом называется часть земной поверхности (территории или акватории), в пределах которой распространён и проходит полный цикл своего развития данный таксон. Введение в определение ареала биологического критерия жизненный цикл, приводит к следующему. Многие мигрирующие животные и многие инвазирующие их паразиты разные этапы онтогенеза проходят на разных участках земной поверхности. Следовательно, у них нет, по приведённым выше определениям, ареала (Спасский, 1985). Кроме того, введение в определение ареала биологических критериев приводит к двойственному положению – если вид в этой точке территории не проходит весь цикл своего развития, то это не является его ареалом (т.е. местонахождением), но вид здесь зарегистрирован и мы должны нанести эту точку на карту. Если мы будем придерживаться определения ареала, принятого в биогеографии – часть земной поверхности, в пределах которой встречается данный вид, то эта двойственность исчезает, а анализируя ареал данного вида мы можем в нём выделять трофическую зону, зону размножения и миграционные пути, т.е. определять структуру данного ареала. Для немигрирующих животных эти зоны будут совпадать.

Детально разработана структура видовых ареалов гельминтов мигрирующих животных Л.П. Спасской (1954, 1958, 1966). Опасность нового заражения создаётся, в определённых участках ареала, которые Л.П. Спасская называет зоной заражения. Таким образом, Л.П. Спасская под зоной заражения подразумевает часть ареала вида, где совершается заражение хозяев данным видом паразита. В то же время Л.П. Спасская (1966) отмечает, что «... реально существуют два явления: 1) зона заражения хозяина, которую мы именуем как гостальная зона заражения и 2) зона инвазии паразита или зона внедрения паразита, в пределах которой паразит способен инвазировать любого из восприимчивых хозяев».

Автор выделяет следующие соотношения ареала вида паразитов и зоны заражения (инвазии).

I. У паразитов тех хозяев, которые ведут осёдлый образ жизни, ареал вида совпадает с зоной инвазии.

II. У паразитов перелётных птиц возможны различные соотношения.

1. Ареал паразита совпадает с зоной инвазии:

а) у тех видов паразитов, которые могут вызывать заражение хозяев и в местах гнездований, и в местах зимовок, и на путях сезонных миграций;

б) у некоторых паразитов перелётных птиц, которые вызывают заражение хозяев лишь в местах их гнездований, но только при условии, что продолжительность жизни паразитов меньше продолжительности жизни хозяев на местах их летовок.

2. Ареал паразита не совпадает с зоной инвазии:

а) зона инвазии оказывается разорванной при сплошном ареале паразита, если заражение птиц в пути не происходит;

б) зона инвазии меньше ареала вида паразита, заражение хозяев которым происходит только на местах гнездовой или только на местах зимовок, если срок его жизни превосходит период сезонного пребывания хозяев в данном районе. У северных форм она сдвинута к северной границе ареала вида паразита, а у южных – к южной.

К этой же группе надо добавить третью группу – их зона заражения будет находиться в центре ареала паразита (или около него).

Далее Л.П. Спасская отмечает (1966), что может быть разное соотношение зоны инвазии паразита и гостальной зоны заражения. Зона инвазии одного вида паразита может выходить за пределы гостальной зоны заражения данного вида хозяина. Она может охватывать две или несколько гостальных зон заражения разных видов дефинитивных хозяев одним и тем же паразитом. Гостальная зона заражения дефинитивного хозяина может охватывать две или несколько гостальных зон заражения промежуточных хозяев паразита. И наоборот, гостальная зона заражения промежуточного хозяина может покрывать две или несколько гостальных зон заражения дефинитивных хозяев.

М.Г. Баянов (1981) ограничивает площадь ареала гельминтов зоной заражения, а остальную территорию нахождения паразита относит к зоне выноса или рассеивания. А.А. Спасский (1985) критиковал автора, указывая, что «если речь идёт о паразите, то правильнее говорить о зоне инвазии». Спасский считает, что существует по крайней мере две основные категории явлений выноса (рассеивания) особей из области их регулярного распространения. Первая – это вынос особей вида в местах, где дальнейшее существование вида невозможно. Вторая категория – вынос особей в места, где они в состоянии продолжать индивидуальное развитие и спорадически производить потомства в ряде поколений. Спасский считает, что зона выноса организмов второй категории должна расцениваться как особый элемент структуры ареала. Относительно включения в ареал мест, где существование вида невозможно, Спасский своё мнение не высказывает. Нам кажется, что если принять за ареал вида паразита его местонахождение, а в структуре ареала паразитов выделять зоны инвазии, то вполне правомочно остальную часть ареала называть зоной выноса, включая в эту зону все места нахождения данного вида. Это понятие очень близко к термину Экмана – стерильной области выселения (Беклемишев, 1969). В стерильной области вид постепенно вымирает, если нет миграции новых особей.

Следовательно ареал вида паразита перелётных птиц – это его местонахождение на земной поверхности (по Спасскому, 1985, в биосфере), а в ареале необходимо различать зону инвазии паразита, зону заражения хозяина и зону выноса.

* * *

Работа выполнена при поддержке Программы ОБН РАН «Биоразнообразии».

Литература

- Абдурахманов Г.М., Криволицкий Д.А., Мяло Е.Г., Огуреева Г.Н.* Биогеография. М.: Академия, 2003. 480 с.
- Баянов М.Г.* Некоторые вопросы ареалогии гельминтов перелётных птиц // Материалы Науч. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. М., 1976. Вып. 28. С. 3–13.
- Баянов М.Г.* Некоторые аспекты структуры ареалов гельминтов мигрирующих животных // Паразитология. 1981. Т. 15, № 5. С. 393–398.
- Белопольская М.М.* Зависимость гельминтофауны куликов от миграций // Ежегодник О-ва естествоиспытателей АН ЭССР. 1956. Т. 49. С. 95–104.
- Воронов А.Г.* Биогеография. М.: Изд-во МГУ, 1963. 339 с.
- Гиляров М.С.* Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.
- Даниленко А.К.* Картографический анализ структуры ареала птиц открытых ландшафтов // Современные проблемы зоогеографии. М.: Наука, 1980. С. 180–216.
- Догель В.А.* Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоол. журн. 1947. Т. 26, вып. 6. С. 481–492.
- Догель В.А.* Общая паразитология. Л. Изд. ЛГУ, 1962. с. 463.
- Лемме Ж.* Основы биогеографии. М.: Прогресс, 1976. 308 с.
- Ошмарин П.Г.* Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 322 с.
- Спасская Л.П.* К вопросу о значении сезонных миграций в распространении гельминтов // Тр. ГЕЛАН СССР. 1954. Т. 7. С. 274–277.
- Спасская Л.П.* О пространственных соотношениях ареала вида и зоны заражения у цестод перелётных птиц // Докл. АН СССР. 1958. Т. 121, № 1. С. 190–192.
- Спасская Л.П.* Цестоды птиц СССР. Гименолепидиды. М.: Наука, 1966. 698 с.
- Спасский А.А.* О структуре видовых ареалов паразитических червей и их хозяев // Экология и практическое значение зоо- и фитопаразитических организмов. Кишинев, 1985. С. 118–132.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Толмачев А.И.* Основы учения об ареалах. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 99 с.
- Трофименко В.Я.* Основные направления и проблемы развития гельминтогеографии // Паразитические организмы Северо-Восточной Азии. Владивосток, 1975. С. 9–20.
- Lattin G.* Grundriss der Zoogeographie. Stuttgart: G. Fischer, 1967. 602 S.
- Маско J.K.* O areali druhu migrujucich vertebrat vo svtle rozsirenia ich parazitov. O problemoch rozsirenia zivocichov // Zb. Vychodosl. mus. Kosiciach. Prir. vedy. 1984 (1985). Sv. 25. S. 69–83.

ТОНКАЯ МОРФОЛОГИЯ ХОБОТКОВОГО АППАРАТА *SOBOLEVICANTHUS SPASSKII* (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE)

Н.А. ПОСПЕХОВА

Цестоды *Sobolevicanthus spasskii* Kornjuschin, 1969 являются распространенными паразитами шилохвосты (*Anas acuta*) северо-западной Чукотки (Регель, 2001). Фиксация паразитов к стенке кишечника хозяина осуществляется с помощью присосок и длинного хоботка, вооруженного крупными крючьями. Развитые вооруженные хоботки цепней нарушают целостность тканей хозяина, являясь причиной возникновения локальных кровоизлияний и очагов воспалений. Задачей настоящей работы было изучение морфологии хоботкового аппарата *S. spasskii* и особенностей его покровов, позволяющих противостоять защитным реакциям хозяина.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Фиксацию живых цестод проводили 4%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН 7,2) в течение двух часов. После фиксации материал отмывали в растворе сахарозы, дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе OsO₄ в течение 12 часов, после чего окрашивали в 1,5%-ном растворе уранилацетата, обезвоживали и заключали в смесь ЭПОН-аралдит. Срезы, полученные на ультрамикротоме ЛКВ, докрашивали уранилацетатом, контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронных микроскопах «Tesla» BS-500 и JEM-100С.

Полутонкие срезы окрашивали метиленовым синим по Моргенштерну (Morgenstern, 1969).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Сложный хоботковый аппарат *S. spasskii* состоит из собственно хоботка, вооруженного крючьями, и хоботкового влагалища. При наличии хоботкового влагалища сам хоботок всегда (по терминологии Спасского (1986)) мешковидный, однако форму его у *S. spasskii* можно назвать цилиндрической, или, скорее, ампуловидной (рис. 1). В его расширенной передней части располагается компактный железистый синцитий – хоботковая железа, затем – перикарионы мышечных клеток и в основании хоботка – нервные клетки. Толщина мускульной стенки хоботка меняется в зависимости от его положения: при втянутом хоботке она значительно увеличивается.

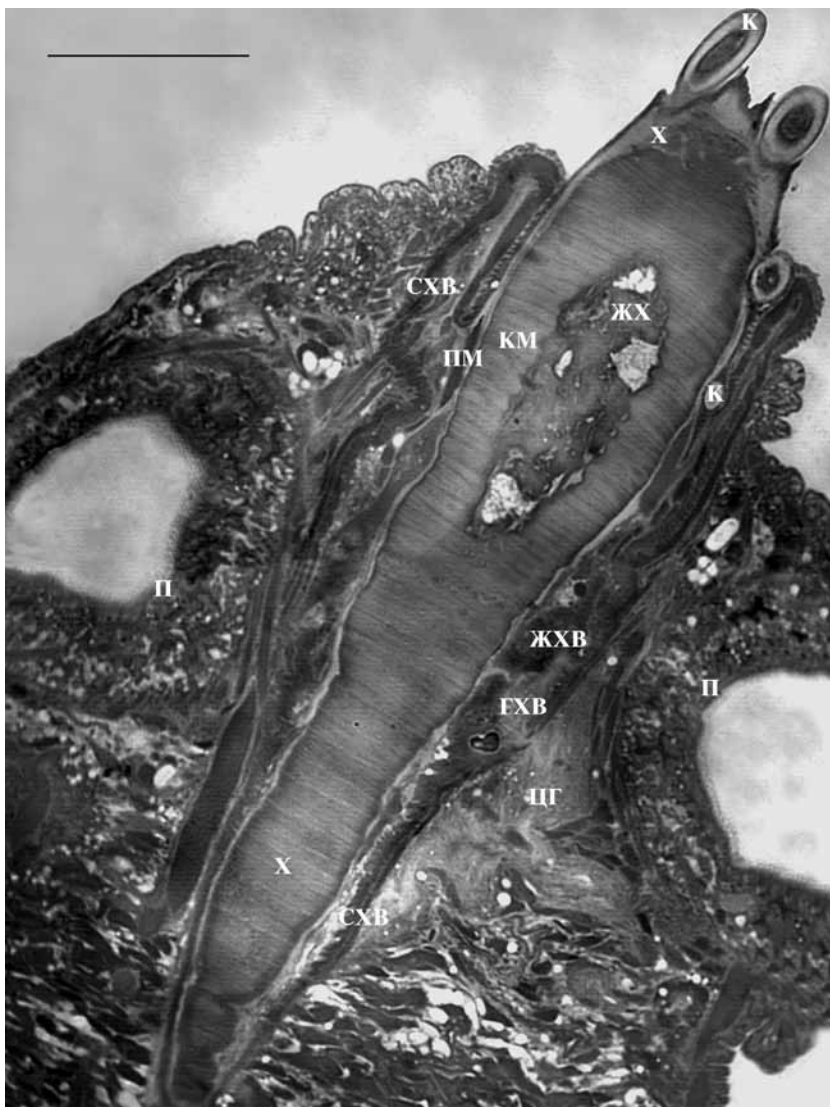


Рис. 1. Сколекс *Sobolevicanthus spasskii*

гхв – ганглий хоботкового влагалища; жх – железа хоботка; жхв – железа хоботкового влагалища; к – крючок; км – кольцевые мышцы; п – присоска; пм – продольные мышцы, схв – стенка хоботкового влагалища; х – хоботок; цг – церебральный ганглий. Масштаб – 30 мкм

Циркулярная мускулатура хоботка, которая, собственно и образует «замкнутый мешок» (Спасский, 1986), имеет строение, аналогичное описанному для *Sobolevicanthus* spp. (Корнева, Давыдов, 1998) и обнаруженному нами у *Dichoanotaenia clavigera* (Поспехова, 2001). В пределах одного мышечного волокна под общей плазмалеммой располагаются до десяти (в данном случае) миофибрилл, ориентированных перпендикулярно друг другу. Мышечные волокна крепятся десмосомами к мощной (до 5 мкм толщиной на латеральной поверхности) базальной пластинке. Поскольку все цестоды, у

которых отмечена описанная модификация хоботковой мускулатуры, имеют относительно длинные и неширокие хоботки, можно предположить, что данная особенность кольцевой мускулатуры, наряду с наличием мощной базальной пластинки, является своего рода компенсацией малого сечения хоботка, который не только осуществляет фиксацию цестоиды, но и может действовать как локомоторный орган (Спасский, 1986).

На латеральной поверхности хоботка у некоторых экземпляров отмечено наличие продольных мышечных волокон (рис. 2, А), которые, однако, не всегда образуют единый слой.

Цитоплазма и кариоплазма специализированных цитонов тегумента, образующих хоботковую железу, отличаются повышенной электронной плотностью. Зоны Гольджи во множестве рассеяны в цитоплазме в виде скопления везикул, в разной степени заполненных секретом. Большую часть цитоплазмы перикарионов занимают секреторные включения. Морфология включений, при общем их сходстве с типичными дисковидными тельцами тегумента, все же имеет отличия: меньшую плотность, больший диаметр (300–400 нм) и преобладание эритроидных очертаний. Кроме того, среди них изредка обнаруживаются длинные тяжи секрета, достигающие в длину 600–800 нм при диаметре около 60 нм.

В апикальной части хоботка, между базальной пластинкой мускульного мешка и базальной пластинкой тегумента располагаются единичные (2–3) железистые цитоны (см. рис. 2, Б), производящие эритроидные тельца диаметром около 400 нм. Подобное «дополнение» к хоботковой железе отмечено нами также у цестоиды *Dilepis undula* (Поспехова с соавт., 1988).

Мускульная стенка хоботкового влагалища (см. рис. 1, 3, А) состоит из внутреннего циркулярного и внешнего продольного слоев, разделенных тонкой базальной пластинкой, причем мышечные волокна циркулярной мускулатуры имеют те же особенности строения, что и в хоботке. Отличие состоит в меньшей мощности циркулярного слоя и большем количестве взаимно перпендикулярно ориентированных миофибрилл (до 20 в пределах одного волокна). От внутренней поверхности циркулярных волокон отходят цитоплазматические отростки, соединяющие их с ядродержащими участками мышечных клеток (миоцитонами).

В хоботковом влагалище, кроме железистого синцития и миоцитонов размещаются крупные экскреторные сосуды и парный ганглий, связанный с церебральным ганглием нервными отростками, проходящими через стенку влагалища вместе с экскреторными сосудами.

Железа хоботкового влагалища при выставленном хоботке имеет удлиненную бокаловидную форму, при втянутом хоботке она оттесняется к стенкам хоботкового влагалища, и тогда плотный железистый синцитий образует узкую пристеночную зону.

Секреторный продукт – округлые гранулы – вблизи комплексов Гольджи имеют диаметр от 200 до 600 нм. В крупных скоплениях гранул, которые можно наблюдать как в железе (рис. 3, Б), так и в отростках, на пути следования к тегументу хоботка, форма секрета меняется до угловатой и уплощенной, максимальные размеры (по наибольшему диаметру) достигают 750–800 нм. Как правило, скопления секреторных гранул обнаруживаются либо в перикарионах, либо в отростках вблизи тегумента.

Длина хоботка и хоботковых крючьев *N. crassus* и *N. tumidus* (мм) в различных географических популяциях (*Lim* – пределы; *M* – среднее значение)

| Географическая популяция | Хоботок | | Верхние крючья | | Средние крючья | | Нижние крючья | |
|---|------------|----------|----------------|----------|----------------|----------|---------------|----------|
| | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> | <i>Lim</i> | <i>M</i> |
| <i>Neoechinorhynchus crassus</i> Van Cleave, 1919 | | | | | | | | |
| Р. Иллинойс (Van Cleave, 1919, оригинальное описание) | 270–325 | | 94–100 | | 71–83 | | 47–71 | |
| Оз. Вашингтон (Lynch, 1936) | 200–240 | 222 | 78–90 | 82 | 64–77 | 71 | 48–60 | 54 |
| | 220–300 | 259 | 88–99 | 94 | 73–85 | 80 | 54–71 | 61 |
| Р. Обь (Скрябина, 1978) | 170–210 | 190 | 73–82 | 77 | 60–73 | 69 | 43–52 | 47 |
| | 210–250 | 230 | 69–90 | 76 | 64–86 | 71 | 47–52 | 49 |
| Р. Енисей (Трофименко, 1969) | 132–142 | | 61–71 | | 60–66 | | 38–42 | |
| Р. Лена (Скрябина, 1978) | 150–220 | 190 | 60–82 | 68 | 60–82 | 69 | 34–43 | 40 |
| | 150–260 | 200 | 60–86 | 74 | 60–82 | 70 | 34–56 | 43 |
| Р. Кольма (Трофименко, 1969) | 154–165 | | 66–79 | | 61–71 | | 44–49 | |
| Р. Буюнда (собств. данные) | 138–175 | 155 | 62–88 | 73 | 60–78 | 70 | 30–50 | 45 |
| Р. Чаун (Скрябина, 1978) | 170–220 | 180 | 63–84 | 70 | 63–79 | 68 | 37–50 | 43 |
| | 170–220 | 180 | 63–84 | 71 | 63–84 | 72 | 37–54 | 45 |
| Р. Анадырь (Трофименко, 1969) | 162–173 | | 76–84 | | 66–76 | | 44–49 | |
| <i>Neoechinorhynchus tumidus</i> Van Cleave et Bangham, 1949 | | | | | | | | |
| Озера пров. Саскачеван и шт. Висконсин (Van Cleave et Bangham, 1949, оригинальное описание) | 119–154 | | 69–84 | | 67–79 | | 40–53 | |
| | 132–172 | | 75–84 | | 67–79 | | 45–53 | |
| Рр. Печора и Обь (Петроченко, 1956) | 130 | | 55–58 | | 52–61 | | 29 | |
| | 150 | | 65 | | 65–71 | | 52 | |
| Оз. Халды (собств. данные) | 108–146 | 132 | 50–71 | 60 | 46–60 | 54 | 29–50 | 41 |
| | 133–154 | 142 | 50–69 | 60 | 46–65 | 56 | 38–50 | 43 |
| Оз. Мак-Мак (собств. данные) | 100–122 | 109 | 50–62 | 59 | 50–65 | 55 | 30–45 | 34 |
| | 105–171 | 133 | 54–72 | 64 | 55–67 | 62 | 32–50 | 42 |

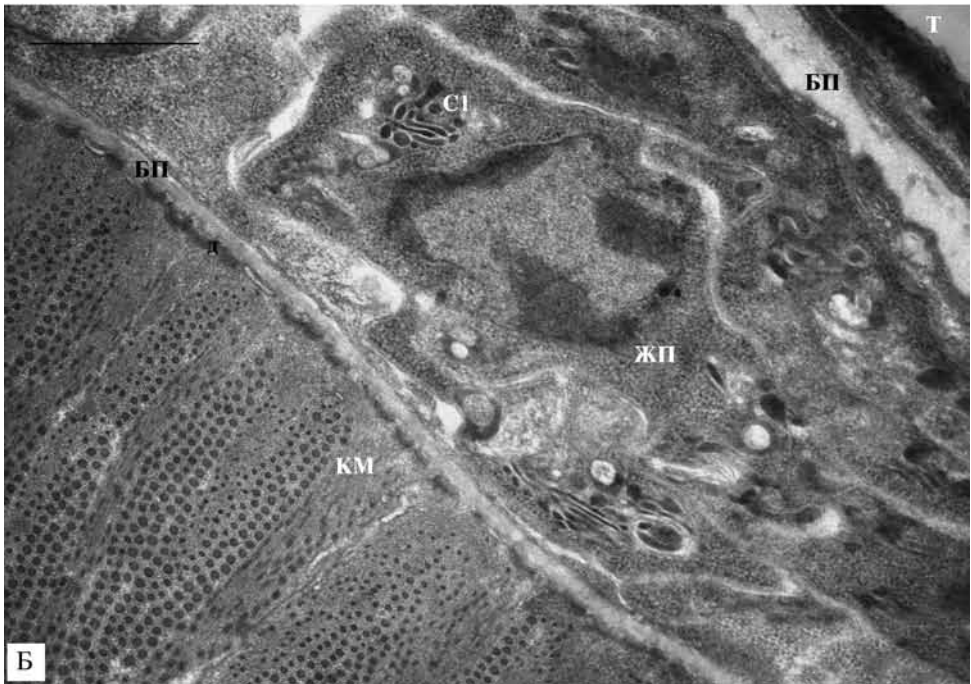
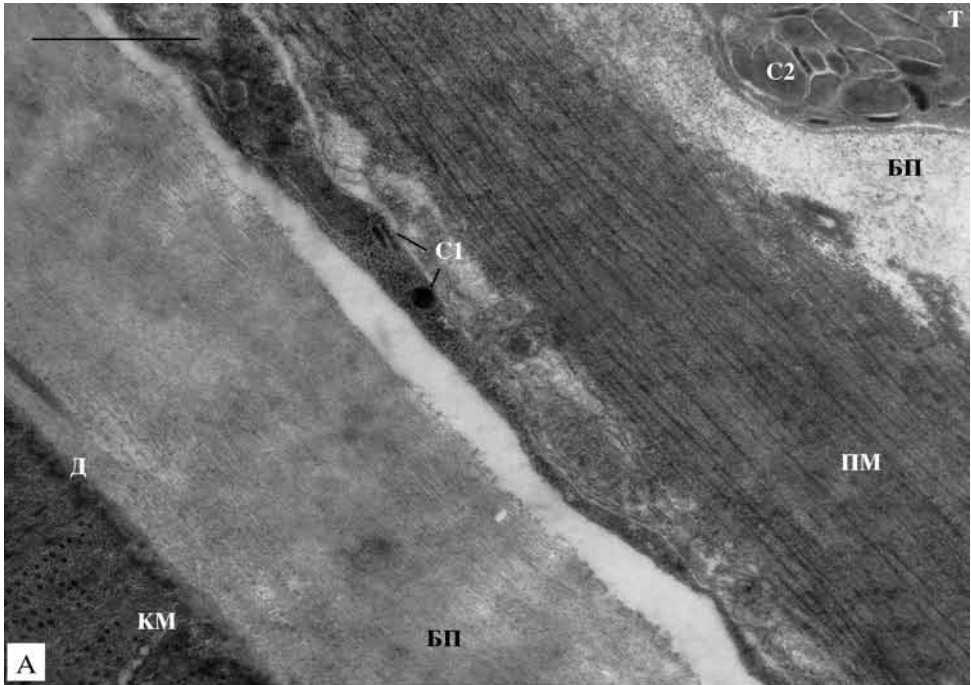


Рис. 2. Хоботок *Sobolevicanthus spasskii*

А – латеральная часть, Б – апикальная часть. д – десмосомы; бп – базальная пластинка; жц – железистый цитон, с1 – секрет железы хоботка; с2 – секрет железы хоботкового влагалища; т – дистальная цитоплазма тегумента. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1. Масштаб – 1,5 мкм

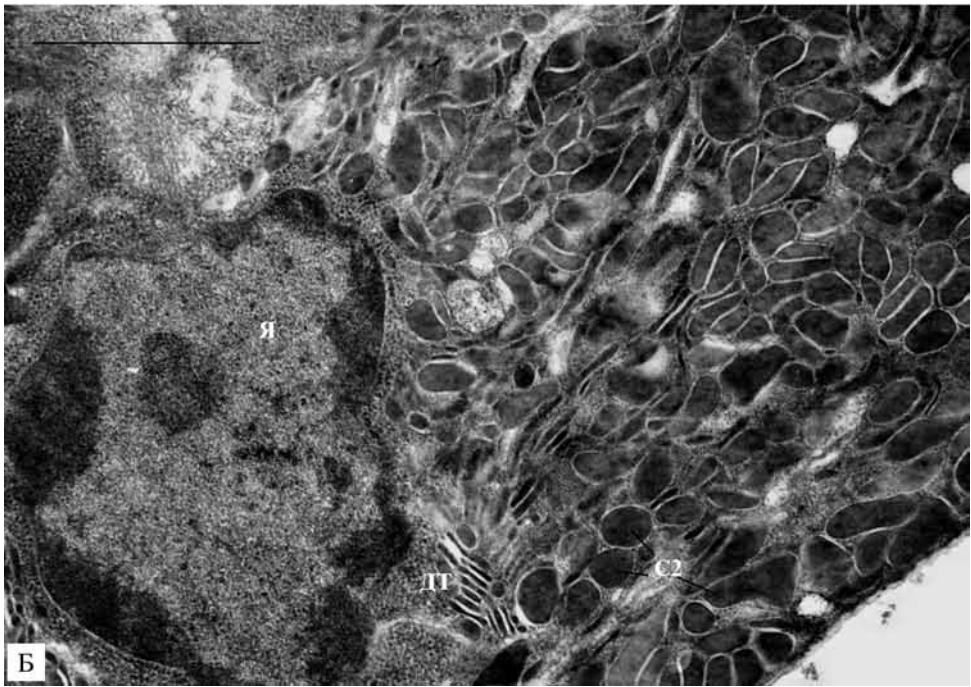
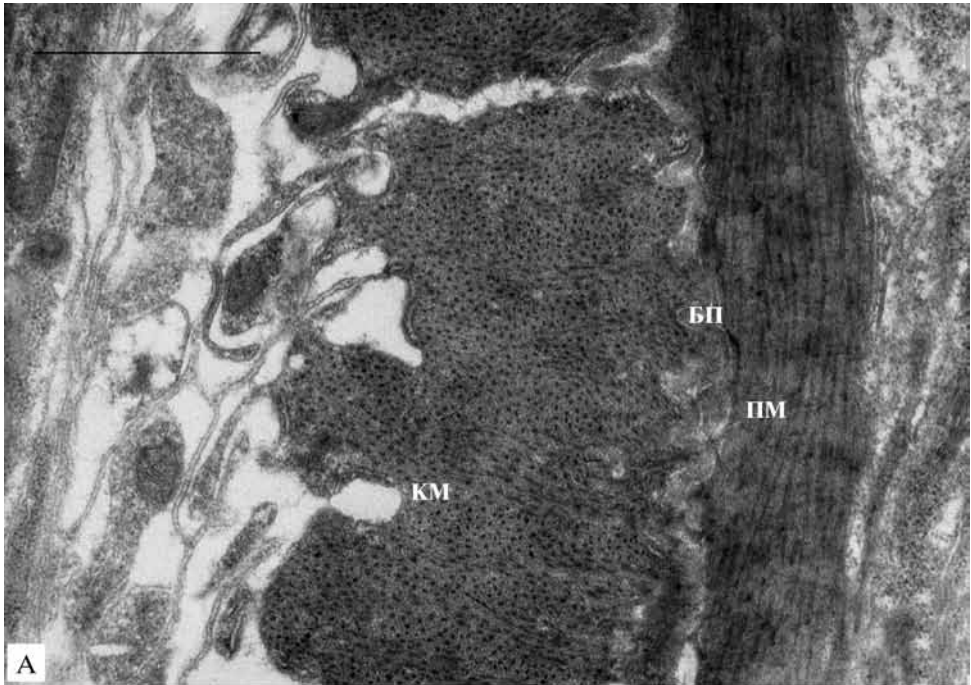


Рис. 3. Хоботковое влагалище *Sobolevicanthus spasskii*

А – мышечная стенка, Б – фрагмент железы. дт – дисковидные тельца; я – ядро. Прочие обозначения те же, что и на предыдущих рисунках. Масштаб – 2 мкм

Вместе с крупными плотными гранулами, в перикарионах и отростках железистого синцития регулярно регистрируются типичные для тегумента цестод включения – дисковидные тельца диаметром около 250 нм, что еще раз подтверждает генетическое родство хоботковых желез и цитонов тегумента.

Дистальная цитоплазма тегумента по своей толщине, набору цитоплазматических включений и наличию микротрихий неодинакова на разных участках сколекса. Микротрихии, отсутствующие на хоботке, на остальной поверхности сколекса имеют примерно одинаковую длину (от 1,5 до 2 мкм). Тегумент апикальной части сколекса вокруг ретракционного канала отличается незначительной толщиной дистальной цитоплазмы, содержащей типичные дисковидные тельца и примерно у половины исследованных экземпляров вакуоли с гранулярным содержимым, поступающие из цитонов тегумента сколекса (рис. 4, А). Содержимое вакуолей выделяется на поверхность тегумента.

В дистальной цитоплазме тегумента собственно хоботка можно наблюдать как секрет хоботковой железы, так и секрет железы хоботкового влагалища. Уплощенные гранулы секрета железы хоботкового влагалища располагаются в полости рукояток хоботковых крючьев. Выросты на поверхности дистальной цитоплазмы тегумента хоботка, в непосредственной близости к хоботковым крючьям, заполнены секретом обеих желез и дисковидными тельцами (см. рис. 4, Б). Наблюдается выход отдельных гранул, а также эритроидных телец во внешнюю среду. Вблизи тегумента хоботка регистрируются мембранные профили, напоминающие по форме и размерам секреторные тельца, а также скопления мелкогранулярного материала.

Таким образом, апикальная поверхность сколекса и хоботка, т.е. области, наиболее тесно контактирующие со слизистой хозяина, демонстрируют признаки секреции по крайней мере трех морфологически различных продуктов: вакуолей с гранулярным материалом (производное цитонов тегумента сколекса), дисковидных (эритроидных) телец, продуцируемых железой хоботка и железистыми цитонами, расположенными в апикальной части хоботка, и крупных гранул неправильной формы (секрет железы хоботкового влагалища). Секреция цитонов тегумента сколекса носит, по-видимому, непостоянный характер, поскольку наблюдается лишь у некоторых из исследованных цестод.

В свою очередь, значительные различия в количестве и локализации секрета желез у разных экземпляров *S. spasskii* также могут свидетельствовать о наличии периодичности секреторной деятельности желез. Функциональное значение секрета желез покровного происхождения связывают обычно с защитой покровов цестод (Давыдов, Микряков, 1986), поэтому различия в интенсивности секреторных процессов у разных цестод в момент фиксации материала отражают, вероятно, особенности паразито-хозяинных взаимоотношений на данном этапе онтогенеза паразита.

Работа поддержана грантами Президиума ДВО РАН (проект № 06-III-A-06-178) и РФФИ – ДВО РАН «Дальний Восток» (проект № 06-04-96027)

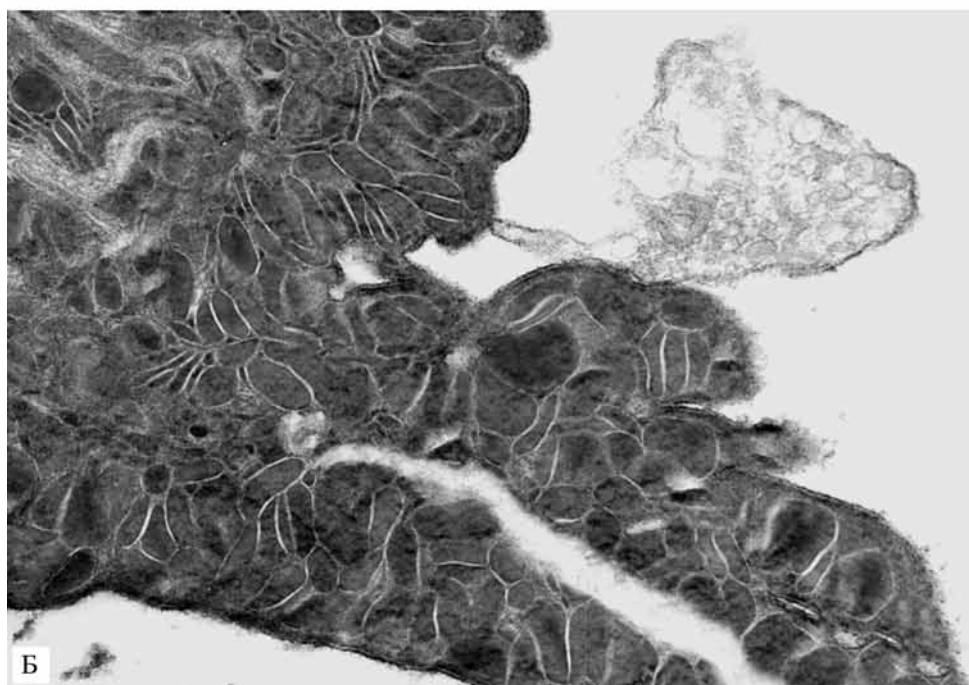
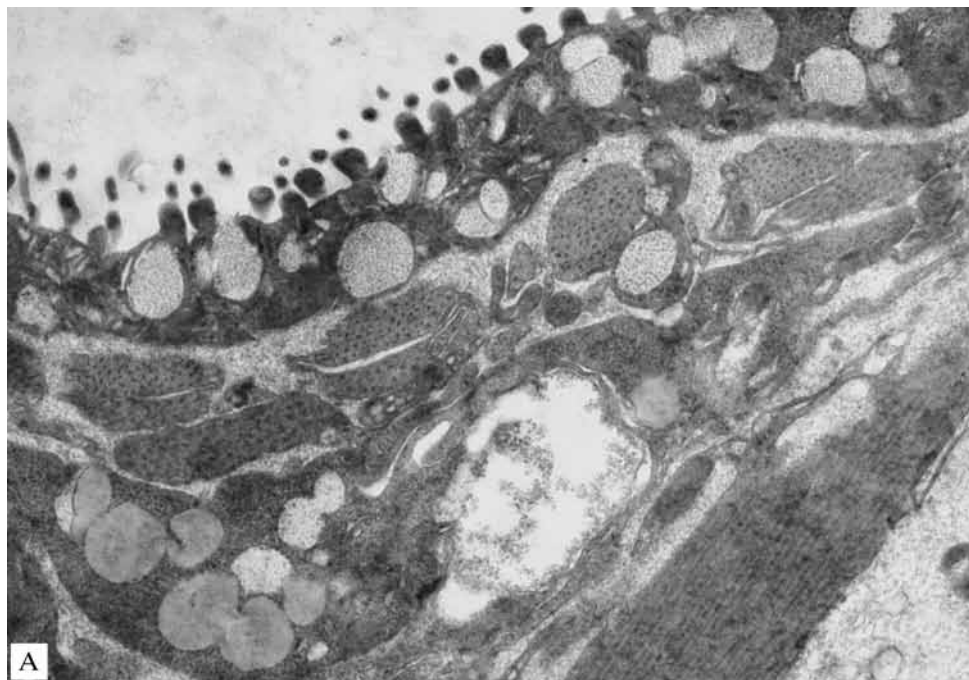


Рис. 4. Дистальная цитоплазма тегумента сколекса
а – вокруг ретракционного канала; б – вблизи хоботковых крючьев. Масштаб – 2 мкм

Литература

- Давыдов В.Г., Микряков В.Р. Экспериментальное изучение функциональной роли фронтальных желез у *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Биология внутр. вод. 1986. № 70. С. 55–59.
- Корнева Ж.В., Давыдов В.Г. Уникальная модификация гладкой мускулатуры у цестоды *Sobolevicanthus* sp. // Цитология. 1998. Т. 40, № 1. С. 10–13.
- Поспехова Н.А. Морфо-функциональные особенности сколекса циклофиллидей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001. 23 с.
- Поспехова Н.А., Краснощеков Г.П., Плужников Л.Т. Железистый аппарат хоботка *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. 1988. Т. 22, № 1. С. 14–20.
- Регель К.В. Гименолепидиды утиных птиц Северо-Западной Чукотки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2001, 24 с.
- Спасский А.А. Хоботковый аппарат цепней и типы его строения // Изв. АН М ССР. Сер. биол. и хим. наук. 1986. № 1. С. 51–54.
- Morgenstern E. Vergleichende lichtoptische Untersuchungen in Rahmen electronenmikroskopischer Arbeiten an ultradunnen Schnitten. II. Farbmethode // Mikroskopie. 1969. Bd. 25. S. 250–260.

ЗАРАЖЕННОСТЬ ОКУНЯ В ОЗЕРАХ КАРЕЛИИ ПАЗАРИТАМИ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОГО ТРАКТА: РЕЗУЛЬТАТЫ МОНИТОРИНГА 1998–2000 гг.

Е.Н. ПРОТАСОВА¹, С.Г. СОКОЛОВ¹, Б. Е. КАЗАКОВ¹,
А.В. РУБАНОВИЧ²

С середины 1980-х годов прошлого столетия сотрудники Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции РАН проводят мониторинг зараженности рыб паразитами в четырех озерах Карелии, имеющих разную структуру рыбного населения и трофический статус. Данная работа является частью этих исследований и обобщает материалы, собранные в 1998–2000 гг.

В задачи исследований входило изучение видового разнообразия паразитов желудочно-кишечного тракта окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 как в отдельных особях, так и в популяциях этих рыб; встречаемость паразитов у самок и самцов окуня и распределение их по желудочно-кишечному тракту.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Обследован окунь из четырех водоемов, в которых он является многочисленным видом: оз. Левги, оз. Остер, Сегозеро и небольшое лесное озеро с условным названием Ламба. Оз. Левги – это дистрофированный водоем, населенный тремя видами рыб – окунь, плотва *Rutilus rutilus* (L., 1758) и щука *Esox lucius* L., 1758. Ламба – дистрофное озеро с моновидовой ихтиофауной (только окунь). Сегозеро – олиготрофный водоем, его ихтиофауна состоит из более чем 10 видов. Остер – мезотрофное озеро, населенное восемью видами рыб.

В целом обследован 561 экз. окуня. Объем выборок окуней, взятых в каждом из водоемов, показан в табл. 1. Абсолютная длина (L) исследованных рыб: оз. Левги (13,6 – 17,5 см) модальная группа 14,1–16,0 см; оз. Остер (13,0 – 19,5 см) модальная группа 15,1–17,0 см; Сегозеро (14,5–18,3 см) модальная группа 15,1–17,0 см; Ламба (15,1–18,0 см) модальная группа 16,1–17,0 см.

Паразитов собирали отдельно из разных отделов желудочно-кишечного тракта окуня: желудка, пилорических отростков и трех участков кишечника (по числу петель) – переднего (1), среднего (2) и заднего (3).

Оценка среднего числа видов паразитов (μ), обитающих в популяциях хозяина, проведена по формуле: $\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \sqrt{p_m})^2$ где p_i –

¹ Центр паразитологии Института проблем экологии и эволюции РАН.

² Институт общей генетики РАН.

Таблица 1

Зараженность окуня паразитами в разные годы исследований

| Водоем и год исследования | Объем выборки, экз. | Встречаемость, % | Водоем и год исследования | Объем выборки, экз. | Встречаемость, % |
|---------------------------|---------------------|------------------|---------------------------|---------------------|------------------|
| Ламба | | | оз. Остер | | |
| 1998 г. | 40 | 97,5 | 1998 г. | 33 | 94,0 |
| 1999 г. | 47 | 53,2 | 2000 г. | 73 | 86,3 |
| 2000 г. | 72 | 87,5 | | | |
| оз. Левги | | | Сегозеро | | |
| 1998 г. | 50 | 96,0 | 1998 г. | 51 | 84,3 |
| 1999 г. | 51 | 88,2 | 2000 г. | 72 | 63,9 |
| 2000 г. | 72 | 97,2 | | | |

частота *i*-го вида в данной популяции (Животовский, 1980). Межполовые различия в зараженности окуня оценивали с использованием непараметрического критерия Манну-Уитни (при сравнении среднего числа особей паразитов), *f*-критерия Фишера (при сравнении процентной доли сильно зараженных особей) и критерия χ^2 (при сравнении рядов процентного содержания видов).

Анализ совместимости разных видов паразитов выполнен с использованием коэффициента корреляции Пирсона. Он рассчитан по общему числу особей паразитов каждого вида, отмеченному в особи хозяина (вне зависимости от пола хозяина, водоема или года анализа). Анализ зараженности рыб разнополыми гельминтами выполнен с использованием критерия χ^2 .

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав паразитов у окуней в Сегозере и оз. Остер богаче, чем в других исследованных озерах (см. табл. 2, рис. 1, 2). Компонентом паразитофауны окуня, отмеченным во всех озерах и во все годы исследований, является только один вид – цестода *Proteocephalus percae* (Müller, 1780).

Во все годы исследований общая зараженность окуня во всех озерах была высокой (см. табл. 1). В Ламбе в 1998 г. она определялась высокой встречаемостью трематоды *Bunodera luciopercae* (Müller, 1776). Встречаемость двух других, паразитирующих у окуня видов – *Camallanus lacustris* (Zoega, 1776) и *P. percae*, была низкой (табл. 2). В последующие годы она определялась высокой встречаемостью нематоды *C. lacustris* при низкой и средней зараженности *P. percae*. При этом *B. luciopercae* не регистрировалась. Таким образом, в данном водоеме четко выделяется доминирующий по встречаемости вид, который был разным в отдельные годы исследований. В оз. Левги во все годы наблюдений доминантным видом являлся скребень *Acanthcepholus lucii* (Müller, 1776), а в Сегозере – трематода *B. luciopercae*. В оз. Остер явный доминант по встречаемости не выделяется (см. рис. 1).

В разных озерах у окуней имеется ряд частных особенностей распределения паразитов по отделам пищеварительного тракта. Окунь из Ламбы отличается от окуней из других водоемов высокой численностью паразитов

Таблица 2

Видовой состав и встречаемость (в %) паразитов окуня в озерах Карелии

| Водоём и год исследования | <i>Azygia lucii</i> | <i>Bunodera luciopercae</i> | <i>Camallanus lacustris</i> | <i>Proteocephalus percae</i> | <i>Asantosephalus lucii</i> | <i>Neoechinorhynchus rutili</i> |
|---------------------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|-----------------------------|---------------------------------|
| Ламба | | | | | | |
| 1998 г. | 0 | 81,0 | 13,0 | 6,0 | 0 | 0 |
| 1999 г. | 0 | 0 | 91,4 | 8,6 | 0 | 0 |
| 2000 г. | 0 | 0 | 69,2 | 30,8 | 0 | 0 |
| оз. Левги | | | | | | |
| 1998 г. | 0 | 0,2 | 0 | 8,8 | 92,0 | 0 |
| 1999 г. | 0 | 0 | 0 | 7,4 | 92,6 | 0 |
| 2000 г. | 0 | 0,9 | 0 | 30,9 | 67,1 | 1,1 |
| оз. Остер | | | | | | |
| 1998 г. | 0 | 35,8 | 23,9 | 1,7 | 38,6 | 0 |
| 2000 г. | 0 | 8,7 | 3,5 | 39,4 | 48,0 | 0,4 |
| Сегозеро | | | | | | |
| 1998 г. | 1,7 | 51,7 | 27,6 | 0,9 | 17,2 | 0,9 |
| 2000 г. | 0,6 | 62,1 | 28,8 | 1,3 | 2,0 | 5,2 |

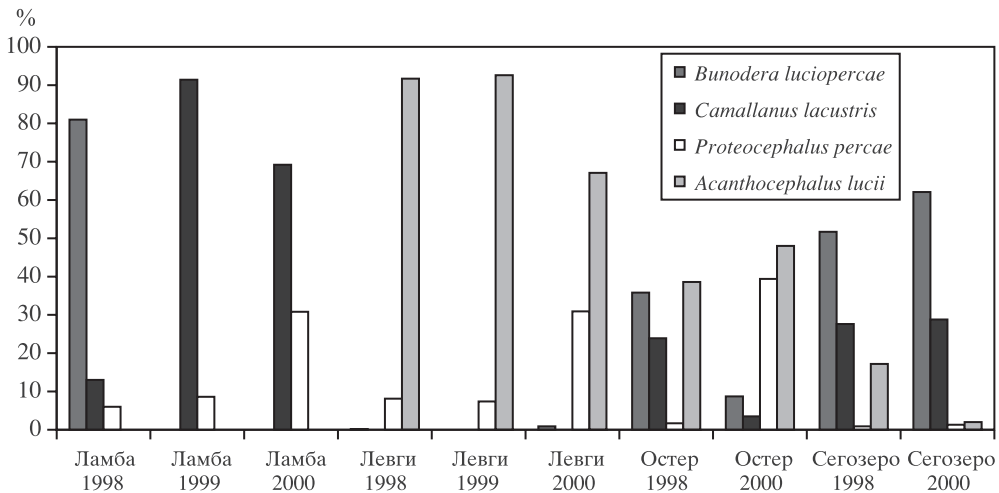


Рис. 1. Диаграмма встречаемости паразитов пищеварительного тракта окуня

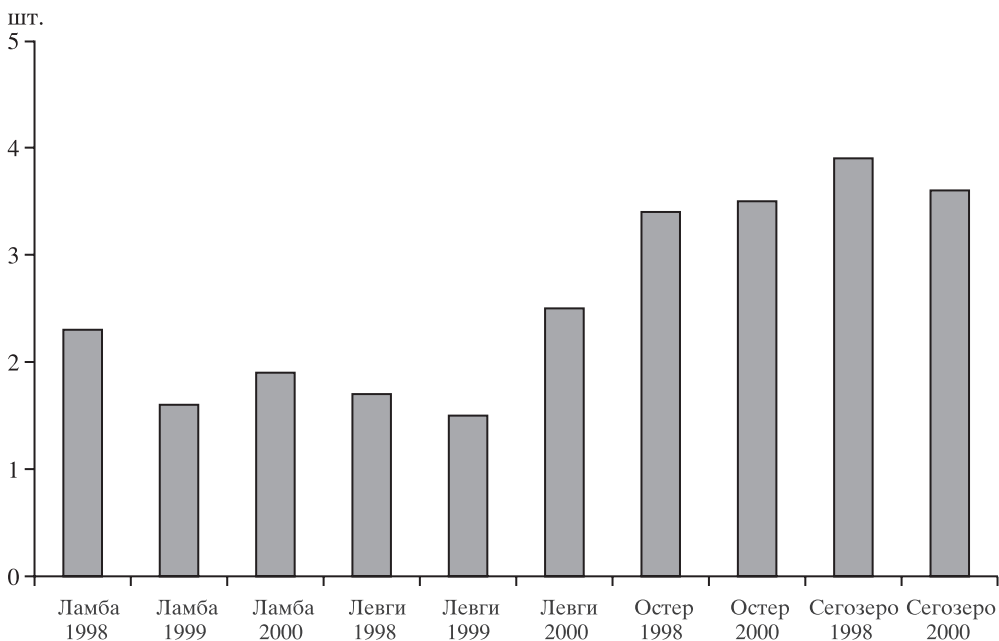


Рис. 2. Диаграмма среднего числа видов паразитов в пищеварительном тракте окуня

в желудке; для окуня оз. Левги характерна низкая (в сравнении с другими водоемами) численность паразитов в пилорических отростках и высокая в кишечнике (рис. 3). Однако во всех исследованных популяциях окуня большая часть особей паразитов сосредоточена в кишечнике (табл. 3).

Отдельные виды паразитов имеют свои особенности распределения по отделам желудочно-кишечного тракта. Предпочтительным местом обитания трематод *Azygia lucii* (Müller, 1776) и *B. luciopercae* служит желудок, скребня

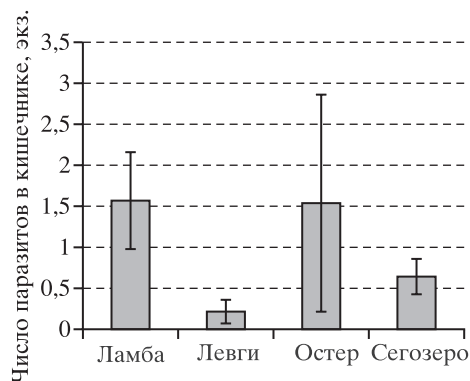
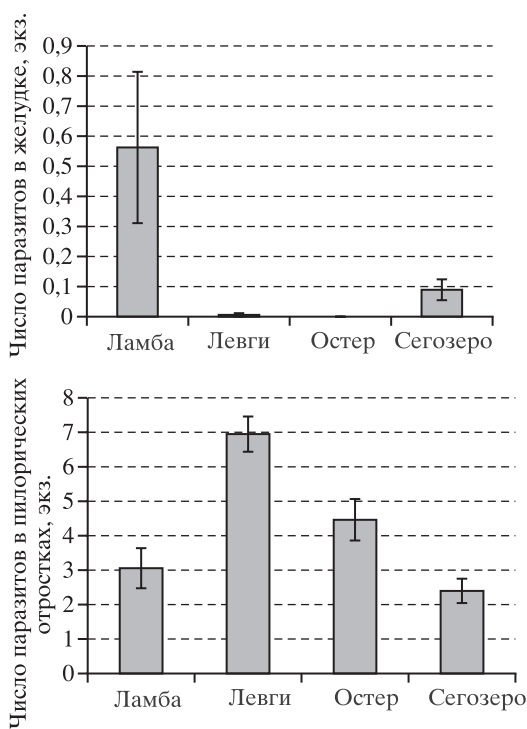


Рис. 3. Диаграмма среднего числа особей паразитов в разных отделах пищеварительного тракта окуня (суммарные данные по всем годам)

A. lucii – кишечник, цестоды *P. percae* и нематоды *Camallanus lacustris* – пилорические отростки (табл. 4). Разные участки кишечника окуня не отличаются по видовому составу обитающих в них паразитов. Однако количественный состав паразитов в них различен (табл. 5). Анализ зараженности окуней

Таблица 3

Распределение паразитов по отделам пищеварительного тракта окуня

| Водоём и год исследования | Среднее число паразитов на особь хозяина | Процентная доля от общего числа особей паразитов | | |
|---------------------------|--|--|-----------------------|----------|
| | | Желудок | Пилорические отростки | Кишечник |
| Ламба | | | | |
| 1998 | 14,9±3,5 | 15,0 | 30,0 | 55,0 |
| 1999 | 1,2±0,6 | 0 | 48,3 | 51,7 |
| 2000 | 2,3±0,3 | 0,6 | 26,6 | 72,8 |
| оз. Левги | | | | |
| 1998 | 9,5±1,2 | 0 | 6,9 | 93,1 |
| 1999 | 6,5±0,8 | 0,3 | 0,6 | 99,1 |
| 2000 | 6,0±0,7 | 0 | 0,5 | 99,5 |
| оз. Остер | | | | |
| 1998 | 5,3±1,3 | 0 | 33,0 | 67,0 |
| 2000 | 6,3±1,1 | 0 | 22,8 | 77,2 |
| Сегозеро | | | | |
| 1998 | 4,5±0,7 | 3,9 | 24,1 | 72,0 |
| 2000 | 2,1±0,4 | 1,3 | 15,0 | 83,7 |

разнополами гельминтами (*C. lacustris* и *A. lucii*), показывает, что численность женских особей *C. lacustris* в пилорических отростках и *A. lucii* в среднем отделе кишечника достоверно выше, чем мужских особей (табл. 6).

Корреляции совместной встречаемости паразитов разных видов (табл. 7) в основном не значимо отличаются от нуля. Это означает, что присутствие одного вида паразита не влияет на возможность заражения другими видами. Исключение составляет пара *Camallanus lacustris* – *Acanthocephalus lucii*. Коэффициент корреляции и в этом случае мал ($r = -0,182$), но эта связь значима, т.к. общий объем просмотренного материала достаточно велик. На рис. 4 показан график рассеяния для пары *C. lacustris* – *A. lucii* по всем выборкам. Видно, что заражение окуней скребнем *A. lucii* не происходит, если число особей нематоды *C. lacustris* достаточно велико (больше 3). Для большинства видов паразитов наличие его в одном из отделов пищеварительного тракта хозяина не влияет на его присутствие в других. Исключение составляет трематода *B. lucioperca* (табл. 8). Наличие *B. lucioperca* в желудке сопровождается ее обязательным присутствием во всех других отделах пищеварительного тракта.

При практически равной встречаемости паразитов у особей обоих полов окуня обилие паразитов у самок рыб выше, чем у самцов (табл. 9). Различия между средним числом паразитов (в особи хозяина) у каждого из полов не достигают порога статистической значимости, однако «хвосты» распределений достоверно отличны. Самки с большим (более 20) числом паразитов встречаются значимо чаще, чем самцы. Заметные межполовые различия окуня наблюдаются и по обилию паразитов в разных отделах пищеварительного тракта – желудке и пилорических отростках (табл. 10). Процентные доли самок окуня в желудке которых имеется более двух особей, а в пилорических придатках более трех особей паразитов, значимо превосходят таковые самцов. Самцы и самки окуня, также значимо различаются по процентному содержанию видов паразитов (табл. 11).

Полученные материалы указывают на несомненную связь между видовым составом паразитов окуня и богатством ихтиофауны водоема. Яркими выразителями этой связи являются виды, для которых окунь играет роль факультативного хозяина. Для скребня *Neoechinorhynchus rutili* (Müller, 1780) и трематоды *Az. lucii* облигатными хозяевами являются, соответственно, карповые рыбы и щука. Отсутствие этих паразитов в Ламбе связано с отсутствием в этом водоеме щуки и карповых рыб.

По всей видимости, встречаемость одних и тех же видов паразитов в разных популяциях окуня зависит от локальных условий, складывающихся в каждом конкретном водоеме. Это могут быть: пространственное размещение популяций окуня и организмов, играющих роль промежуточного хозяина, обилие последних и другие условия.

Разные виды паразитов имеют свою предпочтительную локализацию в хозяине. В этой связи, уровень зараженности того или иного отдела желудочно-кишечного тракта на популяционном уровне связан с видовым составом паразитов, преобладающих в данном водоеме в тот или иной год исследования.

Таблица 4

**Распределение видов паразитов по пищеварительному тракту окуня
(суммарные данные по всем годам и исследованным водоемам)**

| Отдел пищеварительного тракта | <i>Azygia lucii</i> | <i>Vinodera liciopercae</i> | <i>Camallanus lacustris</i> | <i>Proteocephalus percae</i> | <i>Acanthocephalus lucii</i> | <i>Neoechinorhynchus rutili</i> |
|-------------------------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Желудок | 4,9* | 86,3 | 1,0 | 7,8 | 0 | 0 |
| Пилорические отростки | 0 | 30,2 | 22,8 | 41,5 | 5,1 | 0,4 |
| Кишечник (в целом) | 0 | 22,7 | 14,6 | 7,5 | 54,5 | 0,6 |

* Доля от общего числа особей паразитов, %.

Таблица 5

**Распределение видов паразитов по отделам кишечника окуня
(суммарные данные по всем годам и исследованным водоемам)**

| Отдел кишечника | Среднее число всех паразитов | <i>Vinodera liciopercae</i> | <i>Camallanus lacustris</i> | <i>Proteocephalus percae</i> | <i>Acanthocephalus lucii</i> | <i>Neoechinorhynchus rutili</i> |
|-----------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| 1 | 2,0±0,2 | 12,8* | 17,9 | 6,8 | 62,1 | 0,3 |
| 2 | 1,2±0,1 | 22,9 | 12,6 | 14,3 | 49,8 | 0,5 |
| 3 | 1,2±0,1 | 39,6 | 11,0 | 2,1 | 46,0 | 1,2 |

* Доля от общего числа особей паразитов, %.

Таблица 6

Распределение *Samallanus lacustris* и *Acanthoserphatus lucii* по отделам пищеварительного тракта окуня (суммарные данные по всем годам и исследованным водоемам)

| Орган хозяина | <i>Samallanus lacustris</i> | | | <i>Acanthoserphatus lucii</i> | | |
|-----------------------|-----------------------------|-------------|--------------------------------|-------------------------------|-------------|--------------------------------|
| | Самцы, экз. | Самки, экз. | Личинки (пол неразличим), экз. | Самцы, экз. | Самки, экз. | Личинки (пол неразличим), экз. |
| Желудок | 4 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| Пилорические отростки | 67 | 132 | 21 | 8 | 17 | 2 |
| 1 | 46 | 45 | 2 | 192 | 133 | 0 |
| 2 | 25 | 47 | 6 | 288 | 408 | 14 |
| 3 | 6 | 5 | 3 | 114 | 188 | 0 |
| Всего особей | 148 | 231 | 34 | 602 | 746 | 16 |

Таблица 7

Матрица корреляций совместности встречаемости видов паразитов

| Вид | <i>Azygia lucii</i> | <i>Vinodera luciofercae</i> | <i>Samallanus lacustris</i> | <i>Protooserphatus perscae</i> | <i>Acanthoserphatus lucii</i> | <i>Neoeschinorhynchus rutili</i> |
|----------------------------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------------|--------------------------------|-------------------------------|----------------------------------|
| <i>Azygia lucii</i> | 1 | | | | | |
| <i>Vinodera luciofercae</i> | 0,018 | 1 | | | | |
| <i>Samallanus lacustris</i> | -0,006 | 0,043 | 1 | | | |
| <i>Protooserphatus perscae</i> | -0,020 | -0,016 | -0,060 | 1 | | |
| <i>Acanthoserphatus lucii</i> | -0,038 | -0,090 | -0,182 | 0,038 | 1 | |
| <i>Neoeschinorhynchus rutili</i> | -0,009 | -0,016 | 0,006 | -0,026 | -0,040 | 1 |

Таблица 8

Матрица корреляций численности *Bunodera luciopercae* в разных отделах пищеварительного тракта окуня

| Отдел пищеварительного тракта | Желудок | Пилорические отростки | Отдел кишечника | | |
|-------------------------------|---------|-----------------------|-----------------|-------|-------|
| | | | 1 | 2 | 3 |
| Желудок | 1 | | | | |
| Пилорические отростки | 0,582 | 1 | | | |
| Отдел кишечника | 1 | 0,907 | 0,454 | 1 | |
| | 2 | 0,738 | 0,342 | 0,800 | 1 |
| | 3 | 0,176 | 0,199 | 0,236 | 0,261 |
| | | | | | 1 |

Таблица 9

Суммарные данные по зараженности самок и самцов окуня из всех исследованных водоемов

| Пол хозяина | Объем выборки | Встречаемость, % | Среднее число паразитов на особь |
|-------------|---------------|------------------|----------------------------------|
| Самки | 333 | 84,1 | 6,0 ± 0,6 |
| Самцы | 227 | 84,6 | 4,7 ± 0,3 |

Таблица 10

Распределение паразитов по отделам пищеварительного тракта самок и самцов окуня (суммарные данные по всем годам и исследованным водоемам)

| Пол хозяина | Среднее число паразитов на особь | Среднее число паразитов в органе | | |
|-------------|----------------------------------|----------------------------------|-----------------------|-----------|
| | | Желудок | Пилорические отростки | Кишечник |
| Самки | 6,0 ± 0,6 | 0,28 ± 0,12 | 1,2 ± 0,3 | 4,5 ± 0,4 |
| Самцы | 4,7 ± 0,3 | 0,03 ± 0,02 | 0,5 ± 0,1 | 4,2 |

Таблица 11

Зараженность разными видами паразитов самок и самцов окуня (суммарные данные по всем годам и исследованным водоемам)

| Пол хозяина | Число паразитов | <i>Azygia lucii</i> | <i>Bunodera luciopercae</i> | <i>Camallanus lacustris</i> | <i>Proteocephalus percae</i> | <i>Acanthocephalus lucii</i> | <i>Neoechinorhynchus rutili</i> |
|-------------|-----------------|---------------------|-----------------------------|-----------------------------|------------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Самки | 2004 | 0,1* | 33,0 | 13,9 | 14,2 | 38,3 | 0,5 |
| Самцы | 1076 | 0,3 | 13,2 | 12,5 | 18,0 | 55,4 | 0,6 |

* Доля от общего числа особей паразитов, %.

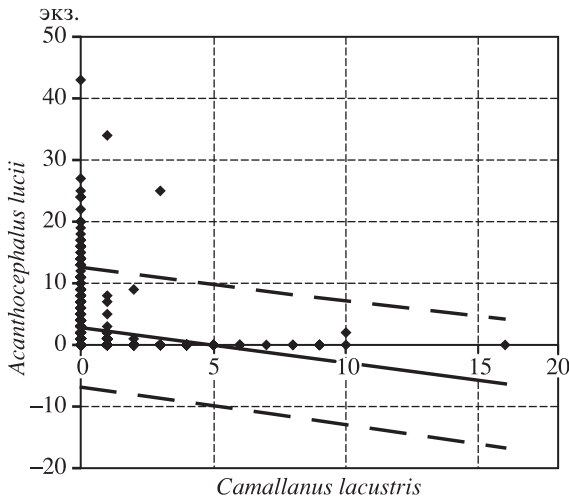


Рис. 4. График рассеяния численности *Camallanus lacustris* и *Acanthocephalus lucii*. По осям – число особей паразитов. Каждая точка на графике – одна особь хозяина (окунь)

Отрицательную связь между зараженностью рыб *Camallanus lacustris* и *Acanthocephalus lucii* можно объяснить кормовыми предпочтениями разных особей окуня. Эти паразиты развиваются через разные экологические группы беспозвоночных – бентос (*A. lucii*) и планктон (*C. lacustris*). Таким образом, окуни,

интенсивно зараженные *C. lacustris*, являются предпочтительными планктофагами, а зараженные *A. lucii* – бентофагами. Примечательно, что особи окуня с разной диетой имеют сходные размеры.

Собранные данные о разной представленности паразитов у самцов и самок окуня являются еще одним подтверждением зафиксированных в литературе сведений о межполовых различиях в зараженности рыб (Аникиева, Малахова, 1982; Thomas, 1964, 2002 и др.).

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Программы Фундаментальных исследований ОБН РАН «Биологические ресурсы России».

Литература

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П. Распределение цестоды *Proteocephalus exiguus* в зависимости от возраста и пола хозяина // Гельминты в пресноводных биоценозах. М.: Наука, 1982. С. 68–73.
- Животовский Л.А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828–836.
- Thomas J.D. A comparison between the helminth burdens of male and female brown trout *Salmo trutta* L., from a natural population in the River Teify, West Wales // J. Parasitol. 1964. Vol. 54, N 2. P. 263–272.
- Thomas J.D. The ecology of fish parasites with particular reference to helminth parasites and their salmonid fish hosts in Welsh rivers: a review of some of the central questions // Adv. Parasitol. 2002. Vol. 52. P. 1–154.

СООБЩЕСТВА МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ПАРАЗИТОВ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

О.Т. РУСИНЕК

Водные экосистемы формируются под воздействием комплекса абиотических и биотических факторов. В настоящее время они испытывают значительное антропогенное воздействие, что приводит к изменению их природных параметров. Определение оптимальных условий для поддержания длительного существования (функционирования) водных экосистем, а также определение степени их эксплуатационных возможностей – важнейшие задачи гидроэкологии (Алимов, 2000).

Паразитические организмы в отличие от свободноживущих организмов одновременно существуют в хозяине (среда первого порядка) и во внешних условиях, окружающих хозяина (среда второго порядка) (Павловский, 1937). На них оказывают влияние обе эти среды, что позволяет по ним более точно судить о происходящих изменениях. Специфические условия обеих сред сказываются на составе паразитов различных организмов и в разных условиях обитания формируется соответствующая паразитофауна (Догель, 1958, 1962). Поэтому паразитические организмы могут быть использованы в качестве одного из критериев экологического состояния водных экосистем (Сонин и др., 1997; Беэр, 2000, 2002).

Одним из элементов экосистем являются паразитарные сообщества (инфра- и компонентные, составные) (Holmes, Price, 1980, 1986; Kennedy, 1995 и др.).

Индексы биологического разнообразия, широко используемые биологами различных специальностей для оценки состояния сообществ разнообразных групп свободноживущих организмов (Одум, 1975; Бигон и др., 1989; Мэгарран, 1992, и др.), применимы и для паразитарных сообществ (Пугачев, 1999; Доровских, 2003).

Целью данной работы является изучение структуры компонентных сообществ паразитов рыб Байкала. В задачи исследований входило: 1) изучить компонентные сообщества паразитов 47 видов рыб Байкала, как аборигенных, так и интродуцированных; 2) провести анализ компонентных сообществ паразитов по глубине обитания рыб в Байкале, их трофической специализации, принадлежности рыб к определенному семейству и фаунистическому комплексу; 3) попытаться установить связи между значениями статистических индексов и качественным состоянием сообществ.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основные материалы были собраны нами в ходе экспедиционных работ на Байкале в 1984–2001 гг. Дана оценка 47 компонентным сообществам паразитов аборигенных и интродуцированных рыб (Русинек, 2005).

Были обозначены автогенные виды (паразиты беспозвоночных, рыб, водных млекопитающих, обитающих в данном водоеме и не выходящих за его пределы) и аллогенные виды (паразиты птиц и наземных млекопитающих, покидающих пределы водоема на определенной фазе онтогенеза). Определены виды-специалисты и виды-генералисты. К первым относятся паразиты, которые встречаются у одного вида или одного рода, или семейства хозяев; ко вторым – виды, которые обычно паразитируют у нескольких родов или семейств хозяев (Kennedy, 1995).

Для оценки параметров сообществ паразитов использованы статистические индексы, рассчитанные на основе данных о количестве видов (S) и их обилии (N). Применены индексы биологического разнообразия Шеннона, Симпсона (последний индекс впервые применен нами для оценки компонентных сообществ паразитов), Бриллюэна, индекс доминирования Бергера–Паркера, выравнинности видов по обилию по Пиелу. Формулы индексов и алгоритмы их расчетов взяты из работы Э. Мэггаран (1992).

Оценку компонентных сообществ проводили с использованием индексов Шеннона (H) и Симпсона (Smp):

$$H = \sum p_i \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие i -го вида, равно n_i/N . Выравнинность видов в сообществе по обилию рассчитывается по формуле $E = H/\ln S$.

Индекс Симпсона вычисляли по формуле

$$Smp = 1/\sum(n_i(n_i - 1)/N(N - 1)),$$

где n_i – число особей i -го вида, а N – общее число особей паразитов в сообществе.

При оценке индексов Шеннона и Симпсона изначально рассматривали два крайних теоретически возможных случая состояния сообщества при данном количестве видов S :

1) в сообществе доминирует только один вид и тогда индекс Шеннона равен 0, а индекс Симпсона равен 1;

2) все паразиты в сообществе имеют одинаковую численность и поэтому индекс Шеннона равен $\ln S$, а индекс Симпсона равен S .

Считаем, что для выявления отношений доминирования видов в сообществах небесполезно иметь сведения об индексе доминирования Бергера–Паркера (D):

$$D = N_{\max}/N_T,$$

где N_{\max} – общее число особей доминантного вида, N_T – общее количество особей паразитов в сообществе.

Выравнинность видов по обилию представляет собой отношение наблюдаемого разнообразия к максимально возможному теоретическому при данном количестве видов в сообществе:

$$E = H/H_{\max},$$

где H – индекс Шеннона, H_{\max} – максимальный теоретически возможный индекс Шеннона при данном количестве видов в сообществе.

Для определения состояния компонентных сообществ паразитов рыб Байкала были применены критерии сообществ, которые предложил О.Н. Пугачев (1999). Значения индексов свидетельствуют о зрелости или незрелости сообщества.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования компонентных сообщества паразитов рыб озера Байкал показали, что паразитарные сообщества 33 видов рыб являются разнообразными, сбалансированными (зрелыми), что соответствует следующим значениям индексов биологического разнообразия: индекс Бергера–Паркера (D) $< 0,5$; выравненность видов по обилию (E) $> 0,5$; индекс Шеннона (H) > 1 . Компонентные сообщества 9 видов рыб (омуль *Coregonus autumnalis migratorius*, сиг *C. lavaretus*, хариус *Thymallus arcticus*, пестрокрылая *Bathrachocottus multiradiatus*, белая *Abyssocottus gibbosus*, глубоководная *Asprocottus abyssalis* и шершавая широколобки *A. herzensteini*, желтокрылая *Cottocomephorus grewingkii* и длиннокрылая *C. inermis* широколобки в период нереста) были отнесены нами к обедненным, несбалансированным, а значит незрелым, поскольку их индексы биологического разнообразия отличались следующими параметрами: $D > 0,5$; $E < 0,5$; $H < 1$.

Компонентные сообщества паразитов рыб-интродуцентов можно охарактеризовать следующим образом. Наибольшее количество видов паразитов наблюдается у сома – 16, наименьшее у леща – 3. Наибольшее количество автогенных видов также у сома – 13, наименьшее, у леща – 2; наибольшее количество автогенных видов (3) – у пеляди и сома; наименьшее (1) – у ротана, сазана и леща. Наибольшая доля особей автогенных видов (0,9) – у сома и сазана; наименьшая – у леща (0,359); наибольшая доля аллогенных видов (0,5) – у ротана, наименьшая (0,1) – у сома и ротана; наибольшее количество видов-специалистов и генералистов отмечено у сома – 6 и 10 соответственно, наименьшее 2 – у ротана и пеляди и 1 – у леща. Наибольшая доля особей видов-специалистов зарегистрирована у пеляди и сома – 0,8; наименьшая 0,03 – у сазана. Наибольшая доля генералистов отмечена в сообществе паразитов сазана – 0,97, наименьшая 0,2 в паразитарных сообществах пеляди и сома.

Зрелыми компонентными сообществами паразитов рыб-интродуцентов являются сообщества паразитов сома *Parasilurus asotus* ($D = 0,3$; $E = 0,8$; $H = 2,13$; $Smp = 6,09$) и леща *Abramis brama orientalis* ($D = 0,5$; $E = 0,92$; $H = 1,65$; $Smp = 2,63$), сообщества пеляди *Coregonus peled*, ротана-головешки *Percocottus glenii* и сазана *Cyprinus carpio haematopterus* – незрелые ($D > 0,5$; $E < 0,5$; $H < 1$; Smp стремится к 1) (рис. 1).

Оценка значений индексов компонентных сообществ свидетельствует о том, что в настоящий момент времени наиболее сбалансированными, а значит, зрелыми, можно считать сообщества паразитов сома и леща, которые по своим показателям приближаются к сообществам паразитов из материнских водоемов (рис. 2). Очевидно, что процессы интродукции и рыб, и паразитов

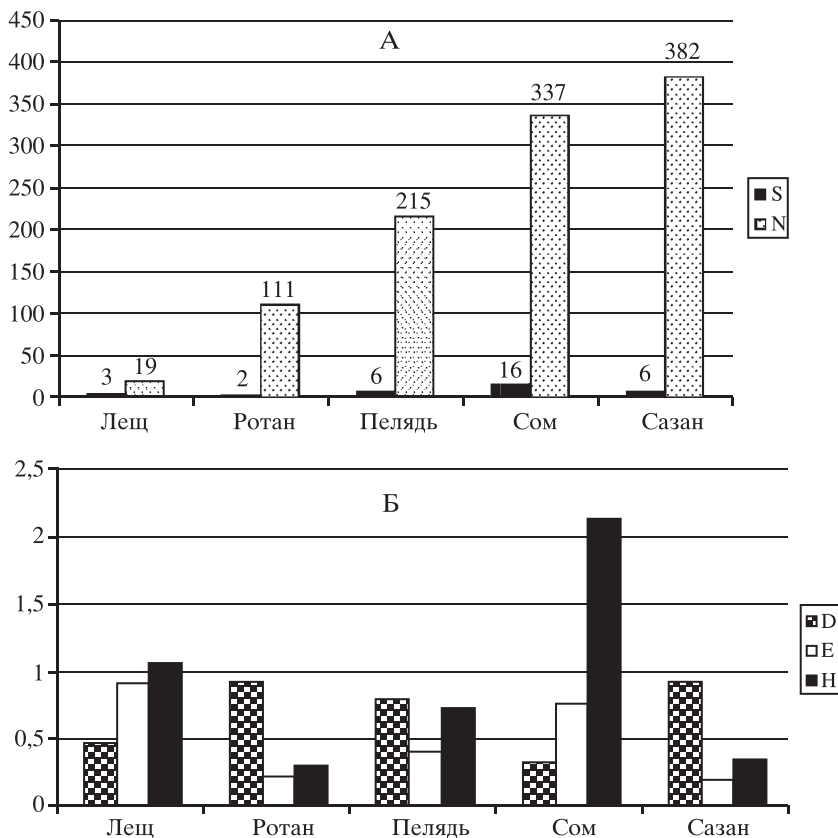


Рис. 1. Диаграммы показателей компонентных сообществ (А, В) паразитов рыб, интродуцированных в оз. Байкал (условные обозначения: D – индекс Бергера-Паркера; E – выравнивание видов по обилию; H – индекс Шеннона; S – количество видов паразитов; N – число особей паразитов)

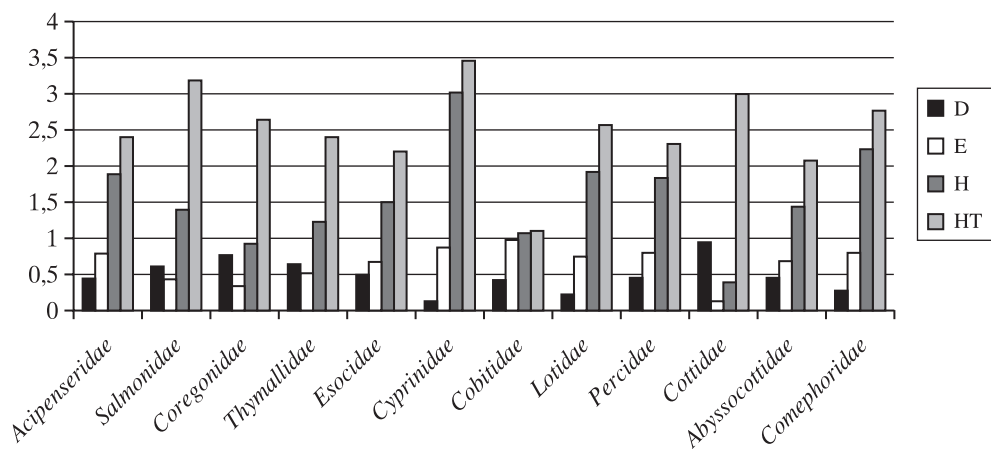


Рис. 2. Значения статистических индексов, характеризующих компонентные сообщества паразитов в соответствии с принадлежностью рыб-хозяев к определенным семействам

в новых условиях обитания протекают сложно и неравномерно, вероятно, отражая специфику каждого вида хозяина и сообщества его паразитов. Паразитарные сообщества формируются как из специфичной фауны, завезенной в Байкал с рыбами, а также за счет местных видов паразитов, которые включают новых хозяев в свой жизненный цикл. Предсказать, как поведут себя формирующиеся сообщества паразитов в новых условиях обитания их хозяев пока довольно сложно, потому что динамично развиваются не только системы паразит–хозяин, но окружающие их условия, особенно в период интенсивного освоения водных экосистем человеком.

Анализ этих данных убедил нас в необходимости продолжить эти исследования, поскольку у нас складывалось определенное представление, что в индексах заключается не только количественная информация. В индексах биологического разнообразия скрыты качественные характеристики зрелости или незрелости сообществ. Кроме того, проанализировав компонентные сообщества паразитов рыб Байкала, мы установили, что состояние сообщества как в случае его зрелости, так и его незрелости характеризуется определенной неоднородностью или, точнее, многовариантностью.

Согласно полученным данным, зрелым компонентным сообществам паразитов рыб в Байкале соответствуют пять вариантов сочетаний видов специалистов и генералистов:

1) видов-специалистов больше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует вид-специалист (сообщества паразитов тайменя *Hucho taimen* и серебряного карася *Carassius auratus gibelio*);

2) видов-специалистов больше, чем генералистов, доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует генералист (обыкновенный голянь *Phoxinus phoxinus*, сибирская щиповка *Cobitis melanoleuca*);

3) видов-специалистов меньше, чем генералистов; доля особей специалистов больше доли особей генералистов; доминирует специалист (осетр *Acipenser baerii*, щука *Esox lucius*, озерный голянь *Phoxinus phoxinus*, панцирная *Asprocottus platycephalus*, острорылая *A. pulcher*, плоская *Limnocottus bergianus*, темная *L. griseus*, узкая *L. pallidus*, тепловодная широколобки *Neocottus termalis*);

4) видов-специалистов меньше, чем генералистов (или столько же); доля особей специалистов меньше доли особей генералистов; доминирует специалист (ленок *Brachymystax lenok*, окунь *Perca fluviatilis*, большая *Comephorus baicalensis* и малая голомянки *C. dybowski*, крапчатая *Limnocottus godlewskii* и полуголая широколобки *Asprocottus intermedius*);

5) видов-специалистов меньше, чем генералистов (или столько же); доля особей-специалистов меньше доли особей-генералистов; доминирует генералист (язь *Leuciscus idus*, елец *L. leuciscus biacalensis*, плотва *Rutilus rutilus*, налим *Lota lota*, большоголовая *Batrachocottus baicalensis*, жирная *B. nikoskii*, песчаная *Leocottus kesslerii*, каменная *Paracottus knerii*, малоглазая *Abyssocottus korotneffi* и горбатая широколобки *Cyphocottus megalops*).

Было отмечено, что в незрелых компонентных сообществах паразитов рыб Байкала видов-специалистов всегда меньше, чем видов-генералистов. Но доля особей специалистов может быть меньше доли особей генералистов при доминировании вида генералиста (омуль, сиг, пестрокрылая широколоб-

ка, желтокрылка, длиннокрылая широколобка в период нереста и глубоко-водная широколобка) и доля особей специалистов может быть больше доли особей генералистов с доминированием по обилию вида специалиста (хариус, шершавая и белая широколобки).

С учетом полученных данных мы сочли необходимым рассмотреть все теоретически возможные варианты сочетаний видов специалистов и генералистов:

- а) а1 – больше видов-специалистов;
а2 – больше видов-генералистов;
- б) б1 – больше доля особей видов-специалистов;
б2 – больше доля особей видов-генералистов;
- в) в1 – доминирует вид-специалист;
в2 – доминирует вид-генералист.

На основе этих данных мы построили матрицу. Оказалось, что теоретически возможно только 8 вариантов состояния зрелых компонентных сообществ паразитов. Остались незаполненными 3 из 8 ячеек, но вероятность существования таких зрелых сообществ вполне реальна при соответствии этим состояниям значений индексов биологического разнообразия (табл. 1).

По нашим данным минимальным количеством случаев представлены сообщества, имеющие следующие варианты структуры: а1б1в1, а1б1в2, а2б2в2. В первых двух вариантах сообществ паразитов доминируют виды специалисты по количеству видов и доле особей, отличие состоит в доминантном виде (специалист или генералист), в последнем варианте во всех случаях доминируют генералисты. Первый и последний случаи являются прямо противоположными, но те и другие сообщества являются зрелыми.

Структура а1б1в1 характерна для сем. Cyprinidae, а2б1в1 – для Esocidae, Acipenseridae, Coregonidae и Thymallidae, а1б1в2 – Cobitidae, а2б2в1 – Percidae, Comphoridae и Abyssocottidae, а1б2в2 – для Salmonidae и Lotidae, а2б2в2 – для Cottidae.

Наибольшее количество случаев имеют сообщества с двумя вариантами структуры а2б1в1 и а2б2в1. При доминировании количества видов-генералистов, вид доминант – специалист, а по доле особей могут доминировать как специалисты, так и генералисты.

В связи с тем, что в незрелых компонентных сообществах паразитов количество видов-специалистов всегда было меньше видов-генералистов, то теоретически возможное количество вариантов таких сообществ будет только 4 (в два раза меньше, чем зрелых сообществ) (табл. 2):

- а) а1 – больше видов-специалистов (в незрелых сообществах этот вариант отсутствует);
а2 – больше видов-генералистов;
- б) б1 – больше доля особей видов-специалистов;
б2 – больше доля особей видов-генералистов;
- в) в1 – доминирует вид-специалист;
в2 – доминирует вид-генералист.

Незрелым сообществам соответствует 4 варианта сочетаний видов-специалистов и генералистов и эти же варианты имеют место в зрелых компонентных сообществах (табл. 3).

Таблица 1

Варианты структура зрелых компонентных сообществ паразитов рыб в Байкале

| | a1 | a2 |
|------|---|---|
| б1в1 | 1) Карась ($D = 0,375$; $E = 0,756$; $H = 1,741$; $Smp = 4,8$) $HT = 2,303$ $SmpT = 10$ Таймень ($D = 0,285$; $E = 0,519$; $H = 1,406$; $Smp = 5,43$; $HT = 2,708$; $SmpT = 15$) | 3) Осетр ($D = 0,439$; $E = 0,787$; $H = 1,92$; $Smp = 4,57$), щука ($D = 0,469$; $E = 0,679$; $H = 1,492$; $Smp = 3,235$), озерный голянь ($D = 0,584$; $E = 0,586$; $H = 1,221$; $Smp = 2,461$), панцирная ($D = 0,581$; $E = 0,736$; $Smp = 2,657$), острорылая ($D = 0,333$; $E = 0,945$; $H = 1,311$; $Smp = 4,135$), плоская ($D = 0,557$; $E = 0,674$; $H = 1,676$; $Smp = 2,966$), темная ($D = 0,655$; $E = 0,651$; $H = 1,047$; $Smp = 2,206$), узкая ($D = 0,365$; $E = 0,817$; $H = 1,958$; $Smp = 5,317$) и тепловодная ($D = 0,55$; $E = 0,741$; $H = 1,192$; $Smp = 2,737$) $D_{\min} - D_{\max} = 0,333-0,655$ $E_{\min} - E_{\max} = 0,586-0,945$ $H_{\min} - H_{\max} = 1,047-1,958$ $Smp_{\min} - Smp_{\max} = 2,202-5,317$ $HT_{\min} - HT_{\max} = 1,609-2,485$ $SmpT_{\min} - SmpT_{\max} = 4-12$ |
| б1в2 | 2) Обыкновенный голянь ($D = 0,269$; $E = 0,874$; $H = 2,096$; $Smp = 6,975$), щиповка ($D = 0,412$; $E = 0,977$; $H = 1,073$; $Smp = 2,238$) $HT_{\min} - HT_{\max} = 1,098-2,398$ $SmpT_{\min} - SmpT_{\max} = 3-11$ | |
| б2в1 | | 4) Ленок ($D = 0,617$; $E = 0,464$; $H = 1,257$; $Smp = 2,29$), окунь ($D = 0,45$; $E = 0,797$; $H = 1,836$; $Smp = 4,178$), большая ($D = 0,413$; $E = 0,709$; $H = 1,423$; $Smp = 3,321$) и малая голомянки ($D = 0,477$; $E = 0,794$; $H = 1,381$; $Smp = 3,191$), крап- чатая ($D = 0,283$; $E = 0,844$; $H = 2,285$; $Smp = 7,334$) и полуголая ($D = 0,36$; $E = 0,36$; $H = 1,259$; $Smp = 3,614$) широколобки $D_{\min} - D_{\max} = 0,283-0,617$ $E_{\min} - E_{\max} = 0,464-0,844$ $H_{\min} - H_{\max} = 1,257-2,285$ $Smp_{\min} - Smp_{\max} = 2,27-7,334$ $HT_{\min} - HT_{\max} = 1,386-2,944$ $SmpT_{\min} - SmpT_{\max} = 4-19$ |
| б2в2 | | 5) язь ($D = 0,250$; $E = 0,949$; $Sch = 1,187$; $Smp = 6,986$) |

По нашему мнению это очень интересная информация. Но пока ее трудно объяснить однозначно. Можно предположить, что при таких вариантах грань между зрелыми и незрелыми сообществами проявляется, например, в том, что минимальные значения индексов зрелых сообществ соответствуют

Таблица 2

Варианты структуры незрелых компонентных сообществ паразитов рыб в Байкале

| a2 | |
|------|--|
| б1в1 | Хариус ($D = 0,7$; $E = 0,428$; $H = 0,992$; $Smp = 1,89$), шершавая ($D = 0,743$; $E = 0,596$; $H = 0,826$; $Smp = 1,386$) и белая широколобки ($D = 0,769$; $E = 0,492$; $H = 0,882$; $Smp = 1,678$) $D_{\min} - D_{\max} = 0,7-0,769$ $E_{\min} - E_{\max} = 0,428-0,596$ $H_{\min} - H_{\max} = 0,826-0,992$ $Smp_{\min} - Smp_{\max} = 1,386-1,89$ $HT_{\min} - HT_{\max} = 1,386-2,485$ $SmpT_{\min} - SmpT_{\max} = 4-12$ |
| б1в2 | |
| б2в1 | |
| б2в2 | Омуль ($D = 0,654$; $E = 0,285$; $H = 0,772$; $Smp = 2,086$), сиг ($D = 0,633$; $E = 0,479$; $H = 0,871$; $Smp = 1,92$), желтокрылая ($D = 0,992$; $E = 0,03$; $H = 0,054$; $Smp = 1,017$), и длиннокрылая ($D = 0,953$; $E = 0,131$; $H = 0,275$; $Smp = 1,112$), широколобки в период нереста, пестрокрылая ($D = 0,828$; $E = 0,514$; $H = 0,565$; $Smp = 1,098$) и глубоководная ($D = 0,731$; $E = 0,575$; $H = 0,926$; $Smp = 1,857$) широколобки. $D_{\min} - D_{\max} = 0,633-0,992$ $E_{\min} - E_{\max} = 0,03-0,575$ $H_{\min} - H_{\max} = 0,054-0,926$ $Smp_{\min} - Smp_{\max} = 1,017-2,086$ $HT_{\min} - HT_{\max} = 1,098-2,398$ $SmpT_{\min} - SmpT_{\max} = 3-11$ |

Таблица 3

Теоретически возможные варианты структуры компонентных сообществ паразитов рыб

| Зрелые сообщества | Незрелые сообщества |
|-------------------|---------------------|
| a1б1в1 | |
| a1б1в2 | |
| a1б2в1 | |
| a1б2в2 | |
| a2б1в1 | a2б1в1 |
| a2б1в2 | a2б1в2 |
| a2б2в1 | a2б2в1 |
| a2б2в2 | a2б2в2 |

Примечание: полужирным шрифтом выделены варианты сообществ, представленные в наших материалах.

максимальным значениям индексов незрелых сообществ (a2б1в1). Но в другом случае это не выполняется (a2б2в2).

Согласно нашим данным пока не удается установить четко выраженной связи значений статистических индексов и качественной структурой сообществ.

Таблица 4

Характеристика компонентных сообществ паразитов рыб из различных вертикальных зон Байкала (в соответствии с глубиной отлова рыб)

| Вертикальная зона | <i>N</i> | АВ | АЛ | Доминант- ный вид | <i>D</i> | <i>E</i> | $\frac{H}{HT}$ | $\frac{Smp}{SmpT}$ |
|---|--------------------|----|----|----------------------|----------|----------|-----------------------|--------------------|
| Литораль, 0–5 м (песчаная, каменная, желтокрылая широколобки) | 19 | 13 | 6 | <i>P. exiguus</i> | 0.95 | 0.09 | $\frac{0.267}{2.944}$ | $\frac{1.087}{19}$ |
| Сублитораль, 5–100 м (длиннокрылая широколобка, омуль, сиг, хариус) | 23 | 18 | 5 | <i>P. exiguus</i> | 0.49 | 0.5 | $\frac{1.527}{3.135}$ | $\frac{3.099}{23}$ |
| Профундаль, 100–300 м (голомянки, большоголовая, жирная и пестрокрылая широколобки) | 15 | 13 | 2 | <i>P. exiguus</i> | 0.51 | 0.68 | $\frac{1.834}{2.708}$ | $\frac{3.515}{15}$ |
| Псевдоабиссаль 300–500 м (рыбы семейства Abyssocottidae) | 15 | 13 | 2 | <i>D. colonus</i> | 0.28 | 0.8 | $\frac{2.170}{2.708}$ | $\frac{6.019}{16}$ |
| Абиссаль, более 500 м | Данные отсутствуют | | | | | | | |

Примечание: *P. exiguus* – *Proteocephalus exiguus*, *D. colonus* – *Dactylogyrus colonus*; *N* – количество видов паразитов, АВ, АЛ – автогенные и аллогенные виды; *D* – индекс Бергера–Паркера, *E* – выравненность видов по обилию, *H* – индекс Шеннона, *HT* – теоретический индекс Шеннона, *Smp* – индекс Симпсона, *SmpT* – теоретический индекс Симпсона.

Структура паразитарных сообществ и распределение рыб по глубинам. Одной из основных особенностей Байкала являются его большие глубины, и поэтому его сравнивают с морскими и с океаническими водоемами. Зоологами было предложено несколько схем вертикального деления озера (Базикалова, 1945; Талиев, 1948, 1955; Верещагин, 1949; Кожов, 1962). Имеющиеся у нас материалы по компонентным сообществам паразитов были систематизированы в соответствии с глубиной отлова рыб и принадлежностью этой глубины к определенной вертикальной зоне по схеме Д.Н. Талиева (1948) (табл. 4).

Анализ полученных данных показал, что наиболее зрелыми паразитарными сообществами являются сообщества из сублиторальной, профундальной и псевдоабиссальной зон. Компонентные сообщества паразитов рыб литорали являются незрелыми и характеризуются большими значениями индекса Бергера–Паркера ($> 0,5$) и низкими значениями выравненности видов по обилию ($< 0,5$) и индексов Шеннона (< 1) и Симпсона (стремится к 1). В литорали, профундали и псевдоабиссали зарегистрировано одинаковое количество видов специалистов – 4; все они являются эндемиками рогатковидных рыб. В сублиторали отмечено 10 видов-специалистов, среди которых преобладают специфичные паразиты сиговых и хариусовых рыб.

Структура паразитарных сообществ литорали, сублиторали и профундали соответствует варианту – а2б2в2, псевдоабиссали – а2б2в1.

Структура паразитарных сообществ и трофическая дифференциация рыб. Байкальские рыбы характеризуются весьма широким спектром пищевых компонентов и поэтому относятся к эврифагам (Sideleva, 2002).

Таблица 5

Характеристики компонентных сообществ паразитов в зависимости от пищевой специализации рыб из Белого моря (по материалам Шульмана, Шульман-Альбова, 1953)

| Пищевая специализация рыб | <i>N</i> | <i>AB</i> | <i>AL</i> | <i>D</i> | <i>E</i> | <i>H</i> | <i>HT</i> | <i>Smp</i> | <i>SmpT</i> |
|---------------------------|----------|-----------|-----------|----------|----------|----------|-----------|------------|-------------|
| Планктофаги: | | | | | | | | | |
| Сайка | 18 | 12 | 6 | 0,271 | 0,819 | 2,413 | 2,89 | – | 18 |
| Беломорская сельдь | 10 | 2 | 8 | 0,246 | 0,906 | 2,133 | 2,3 | – | 10 |
| Пинагор | 13 | 6 | 7 | 0,466 | 0,679 | 1,744 | 2,565 | – | 13 |
| Бентофаги: | | | | | | | | | |
| Керчак | 16 | 13 | 3 | 0,236 | 0,803 | 2,226 | 2,77 | – | 16 |
| Четырехрогий бычок | 9 | 3 | 6 | 0,234 | 0,959 | 2,108 | 2,2 | – | 9 |

Примечание: – данные отсутствуют.

В этой связи весьма интересны выводы, сделанные Г.В. Никольским (1953, с. 67), который, давая оценку биологической специфике фаунистических комплексов, отмечал, что “в пределах фаунистического комплекса в результате более или менее одновременного возникновения видов, его слагающих, наблюдается расхождение спектров питания и тем самым – ослабление напряженности пищевых отношений”. Стабильность пищевых условий, по мнению Г.В. Никольского, определяет и “дробность” пищевых ниш; спектры питания видов, образующих фаунистический комплекс, ограничены, и поэтому виды являются стенофагами. При нестабильных кормовых условиях формы, приспособившиеся к кормам, численность которых подвержена значительным колебаниям, периодически элиминируются, и разнообразие форм, слагающих комплекс, сокращается. Поэтому, как считает Г.В. Никольский, можно прийти к заключению, что, чем более широкую пищевую нишу занимают виды, образующие комплекс, тем, следовательно, в менее стабильных условиях шло его развитие и тем к большему диапазону кормов они адаптированы, т.е. являются эврифагами.

Несмотря на то, что большинство байкальских рыб имеют довольно широкие спектры питания, тем не менее, некоторых из них вполне можно систематизировать по этому признаку и использовать при оценке компонентных сообществ паразитов.

Анализ полученных нами данных позволяет отнести к зрелым сообществу паразитов рыб бентофагов и хищников; сообщество планктофагов является незрелым, поскольку имеет все черты несбалансированности – высокий индекс Бергера–Паркера и низкие значения индексов выравненности по обилию и Шеннона.

Сравнение наших результатов с данными по структуре сообществ паразитов рыб планкто- и бентофагов из Белого моря показали, что компонентные сообщества паразитов этих рыб являются хорошо сбалансированными по обилию, разнообразными, а значит зрелыми (табл. 5).

Эти результаты косвенно могут являться подтверждением данных о сравнительной молодости планктонного сообщества в целом для экосистемы Байкала. Ряд исследователей (Безрукова и др., 1991; Градина и др., 1993;

Grachev et al., 1998; Лихошвай, 2004, и др.), оценивая различные природные процессы, высказали предположения о том, что пелагическое сообщество Байкала, отдельные представители которого имеют древнюю эволюционную историю, могло сформироваться около 11 тыс. лет назад.

Структура паразитарных сообществ рыб согласно их пищевой специализации представлена разными вариантами: в случае зрелых компонентных сообществ соответствует варианту – a1b1v1 (для паразитов рыб бентофагов), a2b2v1 (бентофаги семейства Abyssocottidae), a1b2v1 (отмечен у хищников; у которых доля видов-генералистов в сообществах этих рыб увеличивается за счет хищничества), для незрелых компонентных сообществ (планктофаги) – a2b2v2.

Структура паразитарных сообществ и систематическое положение рыб. Исследованы компонентные сообщества рыб 14 семейств (Acipenseridae, Salmonidae, Coregonidae, Thymallidae, Esocidae, Cyprinidae, Percidae, Lotidae, Cobitidae, Siluridae, Odontobutidae, Cottidae, Abyssocottidae, Comephoridae). Завезенные из других регионов виды рыб принадлежат семействам: Coregonidae (пелядь), Cyprinidae (сазан и лещ), Siluridae (амурский сом) и Odontobutidae (потан-головешка).

Наибольшее количество видов паразитов отмечено в сем. Cyprinidae (32), наименьшее – в сем. Cobitidae (3). Наибольшее количество автогенных видов отмечено также у карповых рыб (29), а наименьшее – у вьюновых (3). Максимальное количество аллогенных видов паразитов (5) выявлено у сиговых и налимовых рыб. Аллогенные виды у вьюновых рыб отсутствовали, у осетровых и щуковых – их количество минимальное (по одному виду). Видов-специалистов больше всего у сиговых (13) и карповых (24), меньше всего у налимовых и голомянковых (по одному виду). Генералисты преобладают у керчаковых (Cottidae) – 17 и у глубоководных подкаменщиков (Abyssocottidae) – 13; у вьюновых (Cobitidae) их всего один вид. Значения индексов биологического разнообразия в компонентных сообществах паразитов рыб различных семейств показывают, что наиболее сбалансированным и устойчивым, а значит и зрелым является компонентное сообщество паразитов сем. Cyprinidae (см. рис. 2).

Анализ компонентных сообществ паразитов рогатковидных рыб позволил выявить следующее. Компонентное сообщество паразитов рыб сем. Cottidae представлено 20 видами многоклеточных паразитов; 5 видов имеют простой, 15 – сложный жизненный цикл. Автогенных видов – 14, аллогенных – 6. Доминирует автогенный генералист *Proteocephalus exiguus* (паразит находится на молодой нестробилированной стадии взрослой фазы развития).

Компонентное сообщество паразитов сем. Abyssocottidae представлено 16 видами многоклеточных паразитов. Пять видов имеют простой, 11 – сложный жизненный цикл. Автогенных видов – 13, аллогенных – 3. Доминирует автогенный специалист, эндемик Байкала – *Dactylogyrus colonus*. Компонентное сообщество паразитов сем. Comephoridae представлено 8 видами; один из них имеет простой, 7 – сложный жизненный цикл. Автогенных видов – 6, аллогенных – 2. Доминирует автогенный специалист, эндемик – *Gyrodactylus comephori*. Значения статистических индексов компонентных сообществ паразитов эндемичных семейств Comephoridae и Abyssocottidae более сбалансированные, чем у рыб сем. Cottidae.

Таблица 6

Характеристики компонентных сообществ паразитов рыб отдельных фаунистических комплексов

| Фаунистический комплекс | <i>N</i> | AB | AL | <i>D</i> | <i>E</i> | $\frac{H}{HT}$ | $\frac{Smp}{SmpT}$ |
|--------------------------|----------|----|----|----------|----------|-----------------------|---------------------|
| Бореальный равнинный | 46 | 41 | 5 | 0.145 | 0.832 | $\frac{3.185}{3.828}$ | $\frac{16.608}{46}$ |
| Бореальный предгорный | 26 | 23 | 3 | 0.448 | 0.513 | $\frac{1.744}{3.258}$ | $\frac{3.552}{26}$ |
| Арктический пресноводный | 23 | 16 | 7 | 0.744 | 0.324 | $\frac{1.015}{3.135}$ | $\frac{1.746}{23}$ |
| Байкальский | 24 | 18 | 6 | 0.863 | 0.237 | $\frac{0.744}{3.178}$ | $\frac{1.340}{24}$ |
| Сино-индийский равнинный | 20 | 17 | 3 | 0.339 | 0.643 | $\frac{1.989}{3.091}$ | $\frac{4.663}{20}$ |

Структура паразитарных сообществ и принадлежность хозяев к фаунистическим комплексам. Анализ компонентных паразитарных сообществ рыб, принадлежащих в Байкале к нескольким фаунистическим комплексам, показал, что компонентное сообщество паразитов бореального равнинного комплекса является наиболее зрелым и отличается высокой сбалансированностью, что отражают большие значения выравненности видов по обилию, индекса Шеннона и низкие значения индекса Бергера–Паркера (табл. 6).

К незрелым и слабо сбалансированным относятся сообщества паразитов байкальского и арктического пресноводного фаунистических комплексов, для которых характерны низкие значения выравненности видов по обилию, индекса Шеннона и высокие значения индекса Бергера–Паркера. Очень большие значения индекса Бергера–Паркера определяются у рогатковидных рыб высокой численностью цестод рода *Proteocephalus*, для которых Cottoidei являются паратеническими (или резервуарными) хозяевами. Это соответственно определяет низкие значения индексов выравненности видов по обилию, Шеннона и Симпсона. По нашему мнению, такое состояние сообществ может быть связано со сравнительно недавним включением рогатковидных рыб в круг хозяев паразитов из других фаунистических комплексов (Русинек, 2003а, б; 2005).

Структура паразитарных сообществ согласно предложенной классификации для бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов соответствует варианту – a1b1v1, арктического пресноводного – a2b1v1, для байкальского – a2b2v2.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлена оригинальная классификация компонентных паразитарных сообществ из рыб Байкала по соотношению видов специалистов и генералистов, а также доле их особей. У рыб Байкала отмечено пять вариантов зрелых и два варианта незрелых компонентных сообществ паразитов. Установлено,

что зрелые сообщества паразитов характерны для глубоководного Байкала, незрелые – для его литорали. Зрелые сообщества паразитов отмечены для рыб семейства Cyprinidae. Зрелые сообщества паразитов рыб в Байкале отмечены у хищных рыб и рыб бентофагов, у планктофагов – незрелые. Зрелые паразитарные сообщества характерны для рыб бореального равнинного и бореального предгорного фаунистических комплексов, незрелые – для байкальского и арктического пресноводного. На основе предложенной классификации показано, что теоретически может существовать восемь вариантов зрелых и четыре варианта – незрелых компонентных сообществ паразитов рыб в Байкале. Не выявлено определенных связей между значениями статистических индексов и качественными характеристиками сообществ. Представленные в работе результаты считаем важными для понимания особенностей (а возможно, и для выявления закономерностей) формирования сообществ различных организмов. По нашему мнению, необходимо в сравнительном аспекте изучать показатели биологического разнообразия, а также структурные особенности сообществ паразитических и свободноживущих организмов в условиях конкретных водных экосистем.

Литература

- Алимов А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2000. 147 с.
- Базикалова А.Я. Амфиподы озера Байкал // Тр. Байкал. лимнол. ст. 1945. Т. 11. 440 с.
- Безрукова Е.В., Богданов Ю.А., Вильямс Д.Ф. и др. Глубокие изменения экосистемы северного Байкала в голоцене // Докл. АН СССР. 1991. Т. 321, № 5. С. 1032–1037.
- Беэр С.А. Основы паразитологического мониторинга // Мониторинг биоразнообразия. М.: Наука. 1997. С. 189–195.
- Беэр С.А. Паразитизм и вопросы биоразнообразия // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. Тр. Института паразитологии РАН. 2002. Т. 63. С. 25–36.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 2. 477 с.
- Верещагин Г.Ю. Байкал. М.: Географгиз, 1949. 227 с.
- Гранина Л.З., Грачев М.А., Карabanов Е.Б. и др. Аккумуляция биогенного кремнезема в донных отложениях Байкала // Геология и геофизика. 1993. Т. 34, № 10/11. С. 149–160.
- Догель В.А. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9–54.
- Догель В.А. Общая паразитология. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1962. 464 с.
- Доровская Г.Н. Паразиты пресноводных рыб Северо-Востока Европейской части России: Автореф. ... дис. докт. биол. наук. – Сыктывкар, 2002. – 51с.
- Кожов М.М. Биология озера Байкал. М., 1962. 315 с.
- Лихошвай Е.В. Эволюция диатомовых водорослей рода *Aulacoseira* Thwaites в озере Байкал / Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Новосибирск, 2004. 32 с.
- Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Никольский Г.В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Л.: Изд-во АН СССР. 1953. С. 67.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Павловский Е.Н. Учение о биоценозах в приложении к некоторым паразитологическим проблемам // Известия АН СССР, биол. сер. 1937. Вып. 4. С. 1388–1422.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург, 1999. 50 с.

- Русинек О.Т.* Зоогеографический анализ паразитов рыб озера Байкал // Проблемы современной паразитологии: Тез. междунар. конф. и 3 съезд Паразитологического общества РАН, 6–12 окт., 2003, Петрозаводск. Петрозаводск, 2003а. С. 88–89.
- Русинек О.Т.* Гипотезы происхождения ихтио- и паразитофауны озера Байкал // Проблемы современной паразитологии: Тез. междунар. конф. и 3 съезд Паразитологического общества РАН, 6–12 окт., 2003, Петрозаводск. Петрозаводск, 2003б. С. 90–91.
- Русинек О.Т.* Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 48 с.
- Сонин М.Д., Беэр С.А., Ройтман В.А.* Паразитарные системы в условиях антропопрессии (Проблемы паразитарного загрязнения) // Паразитология. 1997. Т. 31, № 5. С. 453–457.
- Талиев Д.Н.* К вопросу о причинах и темпах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei* // Тр. Байкал. лимнолог. ст. 1948. Т. 12. С. 107–158.
- Талиев Д.Н.* Бычки-подкаменщики Байкала (*Cottoidei*). М., Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 603 с.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е.* Паразиты рыб Белого Моря. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 199 с.
- Grachev M.A., Vorobyova S.S., Likhoshway Ye.V. et al.* A high-resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 My from Lake Baikal // Quat. Sci. Rev. 1998. 17. P. 1101–1106.
- Holmes J.C., Price P.W.* Parasite communities: the roles of phylogeny and ecology // Systematic Zoology. 1980. 29. P. 203–213.
- Holmes J.C., Price P.W.* Communities of parasites // Community ecology: patterns and processes. Blackwell Scientific. Oxford, England. 1986. P. 186–213.
- Kennedy C.R.* Richness and diversity of macroparasite communities in tropical eels *Anguilla reinhardtii* in Queensland, Australia // Parasitology. 1995. 111. P. 233–245.
- Sideleva V.G.* Hypotesis of fish speciation in Lake Baikal // Ancient Lakes: speciation, development in time and space, natural history. 3 International Symposium. Novosibirsk: Nauka, 2002. P. 169.

О КОЭВОЛЮЦИИ СИСТЕМЫ ХОЗЯИН–ПАЗАРИТ НА ПРИМЕРЕ БИТИНИИДЫ–ТРЕМАТОДЫ

Е.А. СЕРБИНА¹

Паразитарные системы – неотъемлемая составная часть биоценозов (Беклемишев, 1970). Их основные характеристики определяются схемой жизненного цикла паразита. Процесс коэволюции системы хозяин–паразит достаточно продолжителен, поэтому филогенетически более старые группы паразитов строго приурочены к своим хозяевам, что ранее показано на примере систем рыбы–паразиты. Паразиты древних рыб никогда не переходят на филогенетически более молодые группы рыб, в то время как сами древние рыбы иногда могут стать хозяевами паразитов от более молодых групп (Шульман, 1958). Трематоды, характеризующиеся сложными жизненными циклами, формируют сложноструктурированные паразитарные системы, обязательной составляющей которых выступают моллюски. Многогранность взаимоотношений в системе моллюски–трематода делает их крайне интересным объектом для фундаментальных исследований общебиологической направленности как на популяционном, так и экосистемном уровне. Фаунистические исследования зараженности пресноводных брюхоногих моллюсков трематодами проведены в Англии (Pike, 1967), Нидерландах (Keulen, 1981), Чехии, Словакии, Польше (Zdarska, 1963; Opravilova, 1968; Faltynkova, Literak, 2002 и др.), Германии (Faltynková, Haas, 2006), Литве (Алишаускайте, 1958), в Казахстане (Белякова, 1975, 1981), Украине (Черногоренко, 1983), Корее (Chung et al., 1980, Choi, 1982), Тайланде (Nithiuthai et al., 2002; Sri-aroon et al., 2007), Японии (Urabe, 2003). В водоемах России аналогичные исследования проведены не только в водоемах западной части России (Фролова, 1975; Куприянова-Шахматова, 1961, 1962; Гинецинская, Добровольский, 1964, 1968; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Козминский, 1999), но и в Сибири (Филимонова, Шаляпина 1979, 1980; Водяницкая, 2008) и на Дальнем Востоке (Беспрозванных, 2000, 2007 и др.). Брюхоногие моллюски, обитающие в пресноводных водоемах Палеарктики, зарегистрированы не только первыми промежуточными, но и вторыми промежуточными (Судариков и др., 2002), а в редких случаях и окончательными хозяевами трематод (Черногоренко-Бидулина, Близнюк, 1960; Сербина, 1998б, 2007а). С 1981 по 1994 г. мы принимали участие в популяционных исследованиях, посвященных изучению роли легочных моллюсков в жизненных циклах трематод в экосистеме оз. Чаны (юг Западной Сибири) (Юрлова, Сербина, 1995,

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН.

2004; Yurlova et al., 2006). С 1994 г. нами проводятся исследования видового разнообразия трематод, паразитирующих у моллюсков семейства Bithyniidae из водоемов Западной Сибири. За это время опубликованы сведения о видовом составе трематод по отдельным популяциям битиниид – из бассейна оз. Чаны (Сербина, 1997, 2004а), из Карасукской системы озер (Сербина, 2008в), из бассейна р. Обь (в Верхней и Нижней Оби) (Сербина, 1998а, 2007б). Следует подчеркнуть, что рядом авторов отмечена специфичность (родовая, видовая и т.п.) трематод к хозяину (Куприянова-Шахматова, 1961; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Судариков, 1973; Карманова, 1974; Фролова, 1975; Филимонова, Шаляпина, 1980; Филимонова, 1985, и др.). Специфичность трематод к хозяевам может носить как экологическую, так и филогенитическую природу. В пресноводных водоемах Палеарктики обитают брюхоногие моллюски (Gastropoda) двух подклассов, существенно различающихся филогенетическим возрастом: первичноводные – Prosobranchia (в частности, моллюски семейства Bithyniidae) и вторичноводные – Pulminata (семейства Lymnaeidae, Planorbidae и др.).

Цель настоящего исследования – проанализировать видовой состав трематод пресноводных экосистем, реализующих свой жизненный цикл через переднежаберных (семейства Bithyniidae) и легочных моллюсков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

С 1994 по 2008 г. нами обследовано более ста водоемов в Новосибирской области (в Новосибирском, Ордынском, Карасукском, Баганском, Усть-Таркском, Татарском, Искитимском, Каргатском, Доволенском, Чановском, Венгеровском, Чулымском, Черепановском, Кольванском и Здвинском районах). В 2006 г. были обследованы битинииды из водоемов Ханты-Мансийского национального округа (в Ханты-Мансийском, Сургутском и Октябрьском районах), а в 2007 г. – в водоемах Омской области (в Калачинском, Нижнеобском и Черлакском районах). Изучены битинииды 30 популяций из 20 водоемов. Большинство популяций битиниид (12) обнаружены в бассейне Оби: на пойменных участках Верхней Оби (ниже плотины Новосибирской ГЭС д. Нижняя Ельцовка), в Обском водохранилище (у с. Завьялово, в заливе Бердский: около санатория «Медуза» и в устье р. Тальменка), на пойменных участках Нижней Оби (п. Шеркалы), а кроме этого, в ее притоках: р. Уень, Бакса и Иня (д. Карагужево, д. Черный Мыс, с. Пихтовка, д. Лаптевка). Выборки битиниид из бассейна Иртыша собраны на еще более дальних расстояниях друг от друга. Две популяции обнаружены непосредственно на пойменных участках Иртыша в среднем (д. Бещаул) и нижнем течении (г. Ханты-Мансийск) и битинииды шести популяций обнаружены в притоках реки Омь (р. Ича, Кама, Мусиха и оз. Мурашевское¹ – д. Покровка, д. Туруновка, д. Крещенское, с. Мураши). Со стороны Урала исследованы битинииды из р. Миасс (связаны с Иртышом через р. Тобол). Битинииды из бассейна внутреннего стока Чано-Барабинской системы озер были изучены

¹ Битинииды из р. Мусиха собраны А.И. Чечулиным из оз. Мурашевское – С.Н.Водяницкой; из р. Белая (г. Бирск, Башкирия) и р. Миасс (г. Челябинск) – А.В. Катохиным.

в озерах Чаны и в Кротовая Ляга (Карасукская система озер). Обнаруженные моллюски семейства Bithyniidae относились к двум видам: *Bithynia troscheli* (Paasch, 1842) и *Bithynia tentaculata* (L., 1758) (Жадин, 1952). Экстенсивность инвазии (ЭИ%), моллюсков оценивали на основании компрессорных вскрытий. Компрессорно исследованы 3326 *B. tentaculata* и 10 693 *B. troscheli* (из 14 и 16 популяций, соответственно). Изучение морфологии трематод на всех стадиях развития проведено на живом материале с применением витальных красителей (0,01%-ные растворы нейтральный красный и сульфат нильского синего), а измерение после фиксирования их 4%-ным раствором горячего формалина или уксусно-кислым кармином (Гинецинская, 1968; Судариков и др., 2002). Временные препараты просветлены глицерином. Определение видовой принадлежности партенит трематод проведены по живым церкариям, самостоятельно покидающим раковину моллюска-хозяина. У метацеркарий измеряли диаметр и толщину цисты. Цисту удаляли механически или растворяли в антиформине. При определении трематод использованы работы русских и зарубежных авторов, указанных нами ранее (Сербина, 2003, 2004).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Поскольку у моллюсков семейства Bithyniidae трематоды обнаружены на разных стадиях развития (Сербина, 2002а), то при характеристике видового состава трематод в систематическом порядке сведения представлены с учетом фазы развития: партениты, метацеркарии и мариты.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПАРТЕНИТ И ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД

К настоящему времени у моллюсков семейства Bithyniidae из водоемов Западной Сибири нами обнаружены партениты и церкарии трематод 33 видов 15 семейств.

FASCIOLIDA SKRJABIN ET SCHULZ, 1937

С Е М Е Й С Т В О MONORCHIDAE ODHNER, 1911

Церкарии трематод этого семейства относятся к группе бесхвостых, поэтому их называют церкариумы. Церкариумы имеют крупные размеры тела с хорошо развитыми ротовой и брюшной присоской. У некоторых видов ротовая присоска вооружена стилетом. Кутикула тела может быть гладкой или покрыта шипиками. Развитие церкариумов происходит в редиях. Как правило, партеногенетические стадии Monorchidae обнаружены у переднежаберных моллюсков (Пестушко, 1960, Choi, 1982; Probst, Kube, 1999; Urabe, 2003; Kube et al., 2002; Mastitsky, 2007). Однако есть упоминания их регистрации и у легочных моллюсков: *Radix auriculata* (Куприянова-Шахматова, 1962), *Anisus contortus* и *Lymnaea stagnalis* (Белякова, 1975), *Physa fontinalis* (Черногоренко, 1983). У обследованных нами битиниид из 30 популяций партениты трематод семейства Monorchidae обнаружены в девяти. Встре-

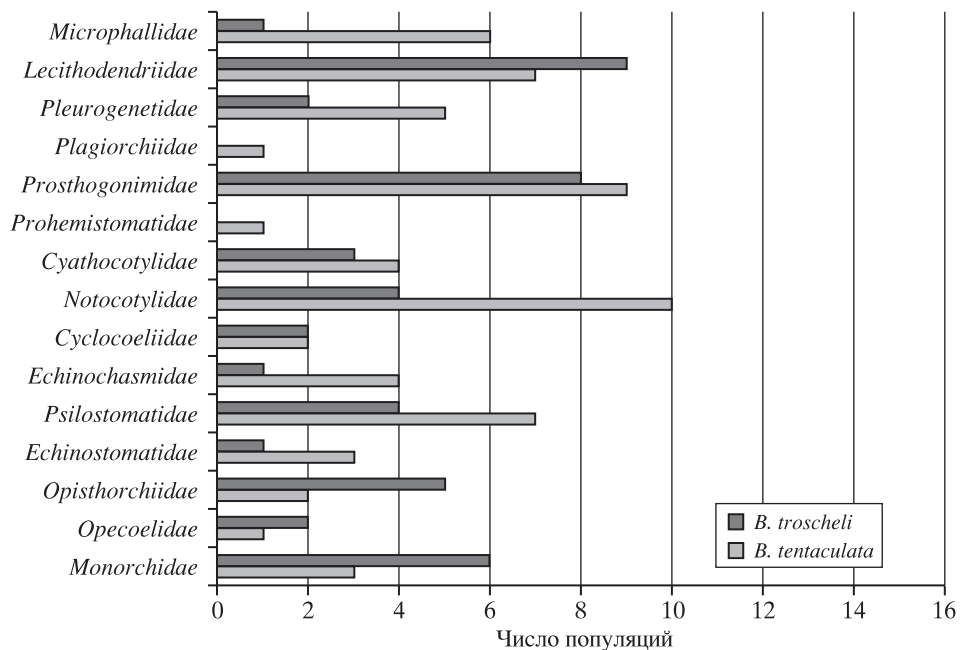


Рис. 1. Встречаемость отдельных семейств трематод в обследованных популяциях битиниид

чаемость монархий в популяциях *B. troscheli* зарегистрирована чаще, чем в популяциях *B. tentaculata*: в шести и трех, соответственно (рис. 1). Обнаруженные партениты трематод семейства Monorchidae относятся к двум родам: *Asymphylogora* Looss, 1899 и *Parasymphylogora* Szidat, 1943 к трем видам: *A. tincae* Modeer, 1790 (син.: *Cercariaeum paludinae impurae* De Filippi, 1854); *P. progenetica* Sercowa et Bychowsky, 1940; *P. markewitschi* Kulakowskaja, 1947. Партениты и церкарии *A. tincae* и *P. progenetica* у битиниид из водоемов Западной Сибири регистрируются впервые (Сербина, 1998а, 2002а).

СЕМЕЙСТВО ОРЕКОЕЛИДЫ OZAKI, 1925

Морфологическими особенностями этих церкарий является наличие короткого хвоста, который примерно в шесть раз короче тела. Обе присоски хорошо развиты. Имеется очень маленький стилет. Развитие церкарий происходит в спороцистах. Как правило, партениты и церкариумы Орекоелиды развиваются у переднежаберных моллюсков, например у представителей родов *Juga*, *Semisulcospira*, *Lithoglyphus* и др. (Abdul-Salam, Sreelatha, 1998; Choi, 1982; Беспрозванных, 2000; Yoshida, Urabe, 2005; Mastitsky, 2007). У битиниид Палеарктики обнаружены опекоелиды одного рода *Sphaerostomum* Stiles et Hassal, 1898. Ранее трематод на стадии партенит и церкарий под названиями *Cercaria micrura* (Filippi, 1857), *S. globiporum* (Rudolphi 1802) или *S. branae* (Mull., 1776) отмечали у битиниид в водоемах России, Англии, Голландии, Казахстана, Украины (Пестушко, 1960; Pike, 1967; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Фролова, 1975; Keulen, 1981; Белякова, 1975, 1981; Черногоренко, 1983). У битиниид Западной Сибири зарегистрированы

партениты *S. globiporum* (Размашкин, 1972; Филимонова, Шаляпина 1980; Сербина, 1998 б). У обследованных нами битиниид из 30 популяций партениты опекоилид обнаружены в трех: *B. tentaculata* (р. Бакса) и *B. troscheli* (пойма Верхней и Нижней Оби).

С Е М Е Й С Т В О OPISTHORCHIDAE LASS, 1899

Представителям этого семейства традиционно уделяется много внимания (Федоров, 1979; Сидоров, 1983; Беэр, 2005, и др.), поскольку они могут вызывать трематодозы не только у животных, но и у людей. Наиболее опасными из них считаются представители родов: *Clonorchis* (Cobbold, 1875); *Opisthorchis* Blanchard, 1895 и *Metorchis* Looss, 1899. Анализируя систему паразит-хозяин, в которой роль интегрирующего фактора исполняют описторхиды, было установлено, что в экосистемах Западной Сибири зарегистрированные природные очаги описторхоза по биоценотическим характеристикам относятся к двум типам: пойменно-речным и озерно-междуречным. Основные отличия между типами очагов заключаются в том, что в первом случае вторыми промежуточными хозяевами описторхид являются промысловые карповые рыбы, окончательными – человек и домашние плотоядные, а во втором – непромысловые виды карповых и дикие плотоядные и(или) ондатра (Карпенко и др., 2008). В разных частях Палеарктики роль первых промежуточных хозяев исполняют переднежаберные моллюски, например роды *Clypeomorus*, *Semisulcospira*, *Bythinella* (Abdul-Salam, Sreelatha, 1996; Chung et al., 1980; Choi, 1982; Faltynkova, Literak, 2002). У битиниид Палеарктики обнаружены партениты двух родов: *Metorchis* и *Opisthorchis* (Vogel, 1934; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Белякова, 1975, 1981; Филимонова, Шаляпина, 1980; Черногоренко, 1983; Adam, Arnold et al., 1993; Adam et al., 1995; Козминский, 1999; Сербина, Юрлова, 2002; Faltynková, Naas, 2006; Intapan, et al., 2008 и др.). В обследованных нами популяциях битиниид партениты трематод семейства Opisthorchidae обнаружены в семи: *B. tentaculata* (пойма Верхней Оби, р. Уень и оз. Мурашевское) и *B. troscheli* (р. Нижний Иртыш, р. Белая, поймы Верхней и Нижней Оби. Описторхиды относятся к трем видам: *M. albidus* Braun, 1893 (син.: *M. bilis* Braun 1890) *O. felineus* (Rivolta, 1884); *M. intermedius* Heinemann, 1937 (син.: *Distomum xanthosomus* Creplin, 1846; син.: *M. crassiusculus* (Rudolphi, 1809); син.: *M. coeruleus* Braun, 1902; син.: *M. pinguicola* Skrjabin, 1913; син.: *Metorchis xanthosomus*).

С Е М Е Й С Т В О ECHINOSTOMATIDAE DIETZ, 1909

Личинки трематод семейства Echinostomatidae обладают рядом общих признаков. Хвост длинный. У церкариев на переднем конце тела развит адоральный диск, который несет вооружение в виде хитиновых шипиков. Их количество, размер и расположение на воротничке различно у разных видов. Ротовая присоска обычно несколько меньше брюшной или равна ей. Церкарии развиваются в редиях, которые часто имеют латеральные отростки и валикообразный выступ на переднем конце тела. Роль первых промежуточных хозяев для эхиностоматид, как правило, исполняют легочные моллюски (Алишаускайте, 1958; Гиницинская, Добровольский, 1964). Партениты

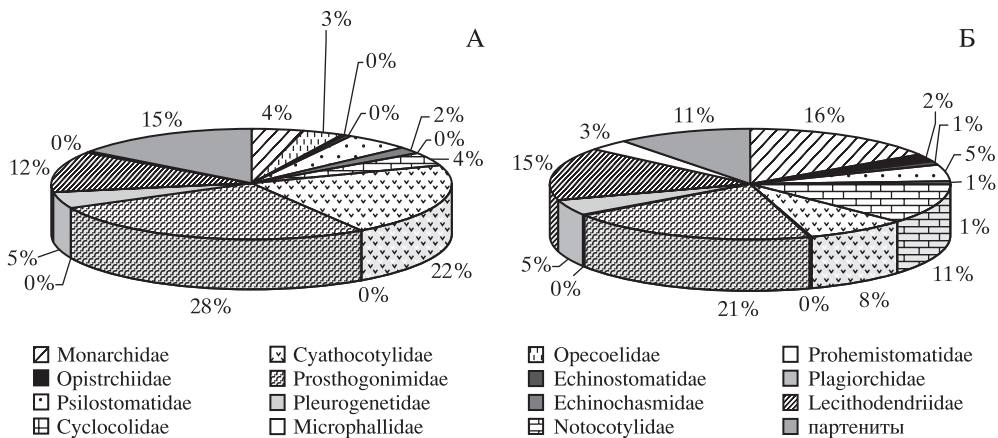


Рис. 2. Доля разных семейств трематод среди битиниид зараженных партенитами
 А – *Bithynia troscheli* (Paasch, 1842) (n = 924 экз.), Б – *B. tentaculata* (L., 1758) (n = 495 экз.)

трематод семейства Echinostomatidae обнаружены у битиниид из четырех популяций, однако доля зараженных моллюсков среди других семейств мала и составляет 0,43% *B. troscheli* и 0,99% *B. tentaculata* (рис. 2). У битиниид из водоемов юга Западной Сибири нами обнаружены партениты и церкарии трематод двух родов (*Moliniella* Hubner, 1939 и *Echinoparyphium* Dietz, 1909), представленных по одному виду (*M. anceps* Molin, 1859 и *E. aconiatum* Dietz, 1909) (Сербина, 2002 а, 2004). Представители переднежаберных моллюсков и ранее упоминались как хозяева партенит семейства Echinostomatidae, например М.И. Бидулина (1955) обнаружила у *B. tentaculata* из р. Днепр партеногенетические стадии *Echinoparyphium echinatoides* (син.: *Echinoparyphium petrowi* Nevostrueva 1953). У моллюсков того же вида Е.Н. Фролова (1975) находила партенит и церкарий *Cercaria ehinata*² Siebold, 1837, отмечая трематод этого вида как случайного паразита, т.е. не характерного для переднежаберных моллюсков. Мы согласны с мнением автора, что партениты семейства Echinostomatidae, впервые отмеченные у битиниид юга Западной Сибири, не характерны для переднежаберных моллюсков.

Нередко исследователи обнаруженных личинок трематод определяли по "церкарной" классификации (Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Keulen, 1981; Adam et al., 1993; Nithiuthai et al., 2002; Urabe 2003 и др.), не указывая семейство, а только группу церкарий по системе Люэ (Lühe, 1909, по Гинецинской, 1968). Поскольку в основу этой системы положены только морфологические признаки, то в одну группу попадали представители разных семейств. Это внесло определенную путаницу при составлении систематических списков партенит трематод при фаунистических исследовани-

² Одним из основных морфологических признаков для определения видовой принадлежности трематод семейства Echinostomatidae (на всех стадиях развития) – это количество шипиков на воротничке. Для обоих видов *E. ehinata* и *E. aconiatum* оно равно 37 (Vasilev, Kanev, 1985). По мнению И. Канева первым промежуточным хозяином *E. ehinata* является легочный моллюск *Planorbis planorbis*. Возможно, партениты и церкарии, обнаруженные Е.Н. Фроловой, также относились к *E. aconiatum*.

ях. Например, несмотря на сходство морфологического строения церкарий (группы невооруженных – Gymnocephala), развивающихся в речьях, представители семейств Echinochasmidae и Psilostomatidae имеют ряд различий. Поэтому прежде чем характеризовать видовой состав партенит и церкарий трематод этих семейств, мы подробнее остановимся на признаках, по которым мы их различаем. Так, наличие рабдитовидных клеток характерно только для церкарий семейства Echinochasmidae. У представителей семейства Echinochasmidae экскреторные гранулы в сифонах выделительных каналов крупные и расположены в один ряд, а не в несколько рядов, как это характерно для церкарий семейства Psilostomatidae³. Некоторые различия связаны с особенностями биологии церкарий. Для массовой эмиссии церкарий семейства Echinochasmidae характерны ранние утренние часы, а не середина дня, что типично для церкарий семейства Psilostomatidae. Церкарии обоих семейств обладают положительным фототаксисом. Однако после выхода из моллюска церкарии семейства Echinochasmidae направляются в ярко освещенные места, а не на участки, освещенные рассеянным светом. Церкарии же семейства Psilostomatidae после выхода из моллюска избегают прямых лучей солнца, устремляясь в затененные места. Продолжительность жизни церкарий семейства Echinochasmidae более суток, а церкарий семейства Psilostomatidae не превышает нескольких часов. Метацеркарии трематод семейства Echinochasmidae формируются только на жабрах рыб, а не во внешней среде или на внутренней стороне раковины моллюсков, что типично для трематод семейства Psilostomatidae.

С Е М Е Й С Т В О PSILOSTOMATIDAE ODHNER, 1913

Анализ литературы показал, что в разных частях Палеарктики роль первых промежуточных хозяев псилостоматид исполняют переднежаберные моллюски родов *Hydrobia*, *Bithynia*, *Voreoelona* и др. (Филимонова, Шаляпина, 1980; Козминский, 1999; Сербина, 2002а; Kube et al., 2002; Беспрозванных, 2007, и др.). У обследованных нами битиниид из 30 популяций партеногенетические стадии трематод семейства Psilostomatidae обнаружены в 11 (см. рис. 1). Найдены партениты трематод двух родов (*Sphaeridiotrema* Odhner, 1913 и *Psilotrema* Odhner, 1913), трех видов: *S. globulus* Rudolphi, 1819 (син.: *Cercaria helvetica* XIX; син.: *Cercaria cystogenata*), *P. simillimum* Muhling, 1898 (син.: *Distomum simillium* Muhling, 1898; син.: *Psilostomum simillium* Braun) и *P. tuberculata* Filippi, 1857 (син.: *P. spiculigerum* Muhling, 1898; син.: *P. oligoon* Linstow, 1887) и *P. tuberculata* Filippi, 1857 (син.: *P. spiculigerum* Muhling, 1898 син.: *P. oligoon* Linstow, 1887 син.: *Cercaria tuberculata* (Filippi, 1857); син.: *Psilostomum spiculigerum* Looss, 1899). Более подробная информация о распространении трематод Psilostomatidae в экосистемах Западной Сибири представлена нами ранее (Сербина, 2006а).

³Исключение – род *Sphaeridiotrema* Odhner, 1913.

СЕМЕЙСТВО ECHINOCHASMIDAE ODHNER 1911

Выделение трематод в самостоятельное семейство обосновано В.Е. Судариковым и Е.М. Кармановой (1977). Однако ряд исследователей продолжают относить личинок к семейству Echinostomatidae (Беспрозванных, 2000; Urabe, 2003, и др.). В разных частях Палеарктики роль первых промежуточных хозяев эхинохазмид исполняют переднежаберные моллюски родов *Bithynia*, *Semisulcospira*, *Juga* (Кармановой, 1974; Choi, 1982; Беспрозванных, 2000; Urabe, 2003; Choi, Kim, et al., 2006). В Западной Сибири партениты трематод семейства Echinochasmidae обнаружены в пяти популяциях битиниид (см. рис. 1). Обнаруженные эхинохазмиды относились к четырем родам: *Echinochasmus* Dietz, 1909; *Epishmium* Lühe, 1909; *Monilifer* (Dietz, 1909) и *Schiginella* Karmanova, 1974. Род *Echinochasmus* был представлен двумя видами *E. coaxatus* (Dietz, 1909) и *E. beleocephalus* (Linstow, 1837). Остальные роды представлены по одному виду: *E. bursicola* (Streplin, 1837), *M. spinosus* Odhner 1911 (син.: *Cercaria helvetica* XVII Dubois, 1929) и *S. columbi* (Schigin, 1956). Партениты и церкарии *Echinochasmus beleocephalus*, *E. coaxatus*; *Epishmium bursicola*; *Schiginella columbi* и *Monilifer spinosus* у битиниид из водоемов Западной Сибири регистрируется впервые

СЕМЕЙСТВО CYCLOCOLIIDAE KOSSACK, 1911

Морфологическими особенностями этих церкарий является отсутствие хвоста, поскольку они принадлежат к группе бесхвостых церкариумов *Cercarieum*. Все тело церкарии заполнено множеством железистых клеток с темным зернистым содержимым. Ротовая присоска лишена мышечных элементов и состоит из крупных пузыревидных клеток. Замкнутый кишечник образует на заднем конце тела церкарии характерную для данного семейства уплощенную арку. Выделительная система представлена двумя заметными боковыми каналами, сливающимися на заднем конце тела в грушевидный мочевого пузырь. Церкариумы не покидают тело моллюска, ицистируясь рядом с редией. Ранее первыми промежуточными хозяевами были отмечены легочные моллюски: *Globa palustris*, *Radix ovata*, *L. stagnalis*, *L. pereger*, *P. corneus* и *Pl. Planorbis* (Генецинская, 1954; Zdarska, 1963; Белякова, 1981, и др.). Партениты трематод *Cyclocoliidae* gen. sp. обнаружены нами в четырех популяциях: *B. tentaculata* (пойма Верхней Оби; устье р. Каргат); *B. troscheli* (устье р. Каргат, р. Нижний Иртыш). Однако доля моллюсков с партенитами циклоцелиид среди других зараженных невелика и составляет 0,22% *B. troscheli* и 0,80% *B. tentaculata* (см. рис. 2). Переднежаберные моллюски в качестве первых промежуточных хозяев трематод семейства Cyclocoliidae отмечены впервые.

НОТОСОТЫЛИДА SKRJABIN ET SCHULZ, 1933

СЕМЕЙСТВО NOTOCOTYLIDAE LÜNE, 1909

Наиболее полные сведения о трематодах этого семейства представлены в монографии Л.В. Филимоновой (1985). Нотокотилиды характеризуются отсутствием родовой гостальности и используют в качестве первых промежуточных хозяев брюхоногих моллюсков обоих подклассов. Однако авто-

ром показано, что отдельные виды приспособлены к узкому кругу хозяев. В Западной Сибири партениды трематод семейства Notocotylidae обнаружены в 14 популяциях битиниид (см. рис. 1). Обнаруженные нами партениды и церкарии трематод относятся к двум родам (*Notocotylus* Diesing, 1839 и *Catatropis* Odhner, 1905). Род *Notocotylus* представлен двумя видами: *N. parviovatus* Yamaguti, 1934 (син.: *N. chionis* Baylis, 1928, *N. orientalis* Ku, 1937) и *N. imbricatus* Looss, 1894, Szidat, 1935 (син.: *Cercaria imbricata*, син.: *Cercaria fennica*; син.: *N. babai*; син.: *N. anatis*; син.: *N. indicus*; син.: *N. solitaria*; син.: *N. duboisi*; син.: *Hindolana babai*; син.: *H. lucknowensis*; син.: *Hindia lucknowensis*; син.: *H. babai*). Второй род был представлен одним видом – *C. verrucosa* (Frohl.) Odhner, 1905, который к настоящему времени считается сборным⁴ (Филимонова 1985). Виды *N. parviovatus* и *C. verrucosa* зарегистрированы в Западной Сибири впервые.

STRIGEIDIDA (LA RUE, 1926) SUDARIKOV, 1959

СЕМЕЙСТВО СУАТНОКОТИЛИДЫ РОСНЕ, 1925

Церкарии семейства *Syathocotylidae* принадлежат к группе стеномных фуркоцеркарий, обладают широким листовидным телом и хвостом, состоящим из стволика и фурук. Длина тела короче хвостового стволика. На фурах иногда имеется плавательная мембрана. Передний орган овальный. Брюшная присоска отсутствует. Хорошо просматриваются кишечные ветви. Церкарии развиваются в спороцистах. Следует отметить, что в разных частях Палеарктики роль первых промежуточных хозяев *Syathocotylidae* исполняют только переднежаберные моллюски, например представители родов *Bithynia*, *Cerithidea*, *Melonopsis*, *Semisulcospira*, *Juga* и др. (Wisniewski, 1934; Гинецинская, Добровольский, 1968; Огравилова, 1968; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Vojtek, 1971; Судариков, 1973, 1974; Abdul-Salam, 1993; Adam et al., 1993; Галактионов и др., 1980; Chung, et al., 1980; Черногоренко, 1983; Козминский, 1999; Беспрозванных, 2000; Сербина, 2002 а; Faltýnková, Naas, 2006, и др.). В Западной Сибири партениды трематод семейства *Syathocotylidae* обнаружены в семи популяциях битиниид (см. рис. 1). Обнаруженные циатокотилиды относятся к трем видам: *Syathocotylidae* gen. sp., *C. bithyniae* Sudarikov, 1974 и *C. opaca* Vojtek, 1971 (син.: *Prohemistomulum opaca* Wisniewski, 1934).

СЕМЕЙСТВО ПРОГЕМИСТОМАТИДЫ СУДАРИКОВ, 1961

Строение церкарий *Prohemistomatidae* сходное с церкариями предыдущего семейства *Syathocotylidae*, но различается соотношениями длины тела и хвостового стволика. В Западной Сибири партениды *Paracoenogonimus ovatus* Katsurra, 1914 обнаружены у *B. tentaculata* (пойма Верхней Оби).

⁴В литературе имеется два разных описания жизненного цикла трематоды этого вида. В 1922 г. Жюеих расшифровал цикл развития сосальщика, которого отнес к виду *N. attenuatus*. Партениды развивались в моллюсках *Planorbis rotundatus*. В 1951 г. Ж. Дюбоис (Dubois, 1951), ознакомившись с препаратами Жуайю, определил выращенных им сосальщиков как *C. verrucosa*.

Ранее первыми промежуточными хозяевами были отмечены переднежаберные моллюски *Viviparus viviparus* (L.) и *V. contectus* (Mill.) (Гинецинская, Добровольский, 1968; Черногоренко, 1983). Поскольку трематоды впервые зарегистрированы у нового хозяина – *B. tentaculata*, то размеры обнаруженных церкарий *Par. ovatus* и сведения по их жизненному циклу были нами представлены ранее (Сербина, 2002б).

PLAGIORCHIDA LA RUE, 1957

Церкарии небольшие, с простым хвостом, равной с телом длины. Ротовая присоска вооружена стилетом. Развитие церкарий происходит в спороцистах.

СЕМЕЙСТВО PLAGIORCHIIDAE LÜHE, 1901

Роль первых промежуточных хозяев для трематод этого семейства, как правило, исполняют легочные моллюски (Краснолобовой, 1987), однако партениты и церкарии Plagiorchiidae ранее отмечены у *B. tentaculata* (Куприянова-Шахматова, 1962, Филимонова, Шаляпина, 1980; Козминский, 1999). В Западной Сибири партениты трематод *Plagiorchis arcuatus* Strom обнаружены нами один раз за все годы исследований.

СЕМЕЙСТВО PROSTHOGONIMIDAE LÜHE, 1909

В Западной Сибири партениты трематод семейства Prosthogonimidae обнаружены в 17 популяциях (см. рис. 1). Обнаруженные нами партениты и церкарии трематод семейства Prosthogonimidae относятся к двум родам: *Schistogonimus* Lühe, 1909 и *Prosthogonimus* Lühe, 1909, трем видам *S. rarus* Braun, 1901 (син.: *Cercaria rumniensis*, Pike, 1967); *P. cuneatus* Rudolphi, 1809 (син.: *C. helvetica* XI, Dubois) и *P. ovatus* Rudolphi, 1803. Более подробная информация о распространении трематод семейства Prosthogonimidae в Палеарктике представлена нами ранее (Сербина, 2005а,б, 2008а).

Характеризуя личинок трематод по "церкарной" классификации, в группе стилетных исследователи нередко отмечают "вигулярные виды" (Масу 1964; Pike, 1967; Chung et al., 1980; Choi, 1982; Madhavi, Dhanumkumari et al., 1987; Adam et al., 1993; Reubel et al., 1998; Nithiuthai, Wiwanitkit et al., 2002). Морфологические особенности этих церкарий в том, что у ротовой присоски располагается резервуар секрета мукоидных желез – виргула. В состав этой группы входят представители двух семейств Lecithodendriidae и Pleurogenetidae.

СЕМЕЙСТВО PLEUROGENETIDAE LOOSS, 1898

Роль первых промежуточных хозяев для трематод этого семейства, как правило, исполняют переднежаберные моллюски, в частности роды *Alocinma*, *Juga* (Madhavi et al., 1987; Беспрозванных, 2000). Представители рода *Pleurogenoides* Travassos, 1921 специфичны для битиниид и широко

распространены (Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Филимонова, Шаляпина, 1980; Черногоренко, 1983). В Западной Сибири партениты трематод семейства Pleurogenetidae обнаружены в семи популяциях битиниид (см. рис. 1). Трематоды были представлены одним видом *P. medians* Olsson, 1876 (син.: *Pleurogenes medians*; син.: *Cercaria helvetica* VIII).

С Е М Е Й С Т В О LECITHODENDRIIDAE ODHNER, 1911

Следует отметить, что партеногенетические стадии Lecithodendriidae в разных частях Палеарктики обнаружены только у переднежаберных моллюсков: роды *Bithynia*, *Bythinella*, *Juga* (Филимонова, Шаляпина, 1980; Беспрозванных, 2000; Faltynkova, Literak, 2002; Сербина, 2002а, 2006б). В Западной Сибири партениты трематод семейства Lecithodendriidae обнаружены у битиниид из 7 популяций (см. рис. 1). Обнаруженные лецитодендрииды относятся к двум видам: *Cercaria Xiphidiocercaria* sp.1 Odening, 1962 и *Lacithodolfusia arenula* Creplin, 1825. К настоящему времени имеется описание более десятка разновидностей церкарий семейства Lecithodendriidae (с условными названиями), обнаруженных у битиниид (Pike, 1967; Гинецинская, Добровольский, 1968; Филимонова, Шаляпина, 1980; Keulen, 1981; Черногоренко 1983; Nithiuthai, Wiwanitkit et al., 2002; Сербина, 2006б; Faltýnková, Haas, 2006), что связано с недостаточной изученностью жизненных циклов трематод этого семейства. В качестве исключения можно отметить трематод *L. arenula*, обнаруженных у битиниид из водоемов Англии, Казахстана, Западной части России и Западной Сибири (Гинецинская, Добровольский, 1968; Белякова, 1981; Сербина, 2008б). Одной из особенностей биологии трематод этого вида является вторичное упрощение цикла развития. Как правило, трематода обнаружена на стадии метацеркарий, но огромные значения интенсивности инвазии свидетельствуют, что исследованные моллюски исполняли роль не только второго промежуточного хозяина, но и первого.

С Е М Е Й С Т В О MICROPHALLIDAE TRAVASSOS, 1926

Роль первых промежуточных хозяев трематод семейства Microphallidae исполняют переднежаберные моллюски из пресноводных и морских водоемов – роды *Clypeomorus*, *Hydrobia*, *Juga*, *Bythinella* (Abdul-Salam, Sreelatha, 1997; Probst, Kube, 1999; Беспрозванных, 2000; Faltynkova, Literak, 2002; Kube et al., 2002; Mouritsena 2002; Levri et al., 2005). У битиниид трематоды *Atriophallophorus minutus* (Price, 1934) Deblock et Rose, 1964 чаще всего зарегистрированы на стадии метацеркарии, которые в огромном количестве заполняли всю пищеварительную железу (Pike, 1967; Филимонова, Шаляпина, 1979; Сербина, 2002а и др.). В Западной Сибири партениты трематод семейства Microphallidae обнаружены у битиниид из семи популяций (см. рис. 1).

ВИДОВОЙ СОСТАВ МЕТАЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД

К настоящему времени у моллюсков семейства Vithyniidae из водоемов Западной Сибири нами обнаружены метацеркарии трематод 20 видов восьми семейств: Monorchidae, Opescoelidae, Echinostomatidae, Cyathocotylidae, Cyclocoliidae, Strigeidae, Lecithodendriidae, Microphallidae. Сравним видовой состав метацеркарий трематод, выявленных у битиниид и других моллюсков, так же обитающих в пресноводных водоемах.

Метацеркарии семейства Monorchidae, обнаруженные у моллюсков на территории Восточно-Европейского региона, относятся к семи видам трех родов (Судариков и др., 2002). У переднежаберных моллюсков отмечены все семь видов, а у легочных моллюсков (семейства Lymnaeidae, Planorbidae) зарегистрированы монархиды трех. У битиниид из обследованных нами популяциях обнаружены три вида метацеркарий, отмеченные выше, из них *A. tincae* и *P. progenetica* у битиниид из водоемов Западной Сибири регистрируется впервые.

Метацеркарии семейства Opescoelidae обнаружены у представителей разных типов животных (у бокоплавов, пиявок, моллюсков и др.). В условиях лабораторного эксперимента метацеркарии этого рода образовывались у моллюсков десяти видов разных семейств (Быховская-Павловская, Кулакова, 1971). На территории Восточно-Европейского региона у моллюсков обнаружены метацеркарии двух видов одного рода (Судариков и др., 2002). В Западной Сибири найдены метацеркарии одного вида *Sphaerostomum globiporum* (Размашкин, 1972; Филимонова, Шаляпина, 1979; Сербина, 1998б, 2002а, 2007 а). Мы обнаружили метацеркарии *S. globiporum* только в одной популяции у *B. troscheli* (пойма Верхней Оби). Интересно отметить, что стадия метацеркарии *S. globiporum* представлена у битиниид несколькими формами: бесхвостые церкариумы, инцистированные и неинцистированные метацеркарии. Причем у моллюсков указанной популяции инцистированные метацеркарии в спороцистах не отмечены, однако в полости моллюска обнаружены как инцистированные, так и неинцистированные метацеркарии (соотношение 1:6).

Большинство видов метацеркарий трематод, обнаруженных у моллюсков, принадлежат к семейству Echinostomatidae. Так на территории Восточно-Европейского региона выявлено 22 вида шести родов (Судариков и др., 2002). У битиниид юга Западной Сибири обнаружены метацеркарии трематод четырех родов (*Echinoparyphium* Dietz, 1909, *Echinostoma* Rudolphi, 1809, *Hypoderaeum* Dietz, 1909 и *Moliniella* Hübner, 1939) (Филимонова, Шаляпина, 1979; Сербина, 1997, 2002а). Метацеркарии рода *Echinoparyphium* были представлены четырьмя видами: *E. aconiatum* Dietz, 1909; *E. clerici* Skrjabin, 1915; *E. cinctum* (Rudolphi, 1802) Dietz, 1909; и *E. recurvatum* Linstow, 1873. Метацеркарии этих видов ранее зарегистрированы у 19 видов брюхоногих и трех видов двустворчатых моллюсков, а также у пиявок, личинок стрекоз, головастиков и болотной черепахи (Судариков и др., 2002). Метацеркарии рода *Echinostoma* были представлены тремя видами: *E. grandis* Baschkirova, 1946; *E. revolutum* Frohlich, 1808; Kanev, 1985 и *E. uralensis* Skrjabin, 1915. Метацеркарии этих видов ранее зарегистрированы более чем у двух десят-

ков видов брюхоногих и у пяти видов двустворчатых моллюсков, а также у личинок стрекоз (Судариков и др., 2002). На территории Восточно-Европейского региона метацеркарии рода *Hypoderaeum* представлены двумя видами, оба обнаружены у битиниид юга Западной Сибири *H. conoideum* Bloch, 1782 и *H. cubanicum* Artjuch, 1958, Yatschenko, 1987 (Сербина, 1997, 2002а). В экосистемах России метацеркарии этого рода зарегистрированы у брюхоногих (9 видов) и двустворчатых (4 видов) моллюсков, а также пиявок и головастиков (Судариков и др., 2002). Метацеркарии четвертого рода были представлены одним видом – *Moliniella ansceps* Molin, 1859, которые ранее зарегистрированы у шести видов брюхоногих моллюсков (Судариков и др., 2004).

Метацеркарии *Cyclocoliidae* gen. sp. у переднежаберных моллюсков (*B. tentaculata* из поймы Верхней Оби) обнаружены нами впервые. Ранее метацеркарии семейства Cyclocoliidae четырех видов трех родов обнаружены у легочных моллюсков (Судариков и др., 2002).

Трематоды семейства Syathocotylidae на стадии метацеркарии найдены как у позвоночных (земноводные, рыбы), так и у беспозвоночных животных (моллюски, пиявки) (Судариков, 1974, и др.). У моллюсков обнаружено два вида метацеркарий рода *Syathocotyle* Muhling, 1896 (Судариков и др., 2002). Трематода *S. bushiensis* Khan, 1962 – редко встречающийся вид, впервые обнаруженный у спонтанно зараженных *Valvata piscinalis* и *B. tentaculata* в Англии (Khan, 1962). Впервые в России четыре вида легочных и три вида переднежаберных моллюсков зарегистрированы хозяевами метацеркарий *S. bushiensis* (Сербина, 1998 а; Юрлова, Сербина 2004). Однако более 80% обнаруженных метацеркарий были сконцентрированы в битинидах: *B. troscheli* (пойма Верхней Оби, устье р. Каргат, оз. М. Чаны, оз. Майское) и *B. tentaculata* (пойма Верхней Оби, р. Иня, р. Ича, р. Бакса, р. Каргат в среднем течении и в устье). Метацеркарии второго вида *S. bithyniae* Sudarikov, 1974 обнаружены у *B. troscheli* (в устье р. Каргат, пойма Верхней Оби, залив оз. М. Чаны, р. Курья) и *B. tentaculata* (пойма Верхней Оби, р. Бакса, р. Ича, р. Каргат в среднем течении и в устье). Ранее в качестве вторых промежуточных хозяев трематоды *S. bithyniae* были зарегистрированы как переднежаберные (Судариков, 1974; Филимонова, Шалапина, 1979; Сербина, 2002а), так и легочные моллюски (Юрлова, Сербина 2004; Yurlova et al., 2006, Водяницкая, 2008).

Метацеркарии семейства Strigeidae Railliet, 1919 зарегистрированы у представителей беспозвоночных, рыб, амфибий и рептилий. На территории Восточноевропейского региона у моллюсков обнаружены метацеркарии четырех родов (Судариков и др. 2002). У битиниид Западной Сибири зарегистрированы метацеркарии *Cotylurus cornutus* Rudolphi, 1808, Szidat, 1929 (Филимонова, Шалапина 1979; Сербина, 2002а). Следует отметить наличие сверхпаразитизма, когда метацеркарии *S. cornutus* инцистируются не только во внутренних органах моллюска, но также в спороцистах или редиях трематод, паразитирующих в нем.

Представители двух видов *Lacithodolfusia arenula*, Creplin, 1825 и *Atriophallophorus minutus* (Price, 1934) Deblock et Rose, 1964 (семейства Lecithodendriidae и Microphallidae), зарегистрированы на стадии метацерка-

рии, которые в огромном количестве заполняли всю пищеварительную железу, о чем мы писали выше.

Следует не забывать о представителях еще двух семейств: Psilostomatidae и Notocotylidae, адалескарии которых образуются не только на внешней, но и на внутренней стороне раковины моллюсков (Гинецинская, 1968; Сербина, 2006а).

ВИДОВОЙ СОСТАВ ТРЕМАТОД, ОБНАРУЖЕННЫХ У МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА BITHYNIIDAE НА СТАДИИ МАРИТЫ

Известно, что у трематод, характеризующихся сложными жизненными циклами, наблюдаются сокращения путей циркуляции паразита в экосистеме (Сербина, 2008б). При этом моллюск исполняет не только роль первого, но и второго промежуточного хозяина. Другой вариант сокращения жизненного цикла, когда метацеркарии продолжают развитие во втором промежуточном хозяине. Так, при исследовании битиниид из пойменных участков Верхней Оби трематоды *P. progenetica* были представлены двумя жизненными формами: метацеркариями (23,5% *B. troscheli* и 24,5% *B. tentaculata*) и маридами (максимальная экстенсивность инвазии 18,2%). Ранее прогенетические метацеркарии *P. progenetica* обнаружены у битиниид из разнотипных водоемов Днепропетровщины, на Среднем Поволжье и в бассейне р. Обь (Пестушко, 1960; Быховская-Павловская, Кулакова, 1971; Куприянова-Шахматова, 1962; Сербина, 1998б, 2002а). Аналогичные сведения обнаружения партеногенетических, прогенетических форм и метацеркарий *A. tincae* были отмечены у моллюсков *Bithynia* sp. из водоемов Голландии (Broek, Jong, 1979). Половозрелых трематод рода *Sphaerostomum* находили у битиниид в разных частях Палеарктики: на Украине (Черногоренко-Бидулина, Близнюк, 1960); на юге Западной Сибири (Филимонова, Шалыпина, 1979); в Казахстане (Белякова, 1981). При изучении сезонной динамики развития трематоды *S. globiporum* выяснено, что в условиях юга Западной Сибири полный жизненный цикл возможен в моллюсках *B. troscheli* (Сербина, 1998б, 2007а). Из 30 изученных популяций битиниид марида трематод рода *Sphaerostomum* обнаружены в двух: у *Bithynia troscheli* из Верхней и Нижней Оби. Проведенная нами количественная оценка численности трематод *S. globiporum* в пойме р. Обь выявила, что количество марида на одного среднестатистического зараженного моллюска снижалось с мая к июлю от 124 экз. до 46 экз. (Сербина, 2007а). Марида выявлены не во все годы обследования. Максимальная экстенсивность инвазии не превышала 5%.

Таким образом, проведенное исследование показало, что трематоды двух видов *P. progenetica* (Monorchidae) и *S. globiporum* (Oprescoelidae) могут достигать половозрелой фазы у битиниид. Поскольку трематоды этих видов на стадии партенит и метацеркарий встречаются гораздо чаще, то роль битиний как окончательных хозяев трематод, следует оценивать как исключение из правил.

ОБСУЖДЕНИЕ

В Западной Сибири видовое разнообразие трематод, паразитирующих у битиниид, изучали в 1970-е годы (Филимонова, Шалапина 1979, 1980). Они обнаружили 22 вида трематод 10 семейств на стадии партенит и церкарий и 13 видов восьми семейств на стадии метацеркарий. В результате проведенных нами исследований 1994–2008 гг. видовой список трематод, паразитирующих в моллюсках семейства Bithyniidae из водоемов Западной Сибири, пополнился 20 видами. Из них трематоды 14 видов семи семейств были обнаружены на стадии партенит: *Notocotylus parviovatus* и *Catatropis verrucosa* (Notocotylidae); *Parasymphylodora progenetica* и *Asymphylodora tincae* (Monorchidae); *Metorchis albidus* (Opisthorchidae); *Moliniella ansceps* и *Echinoparyphium aconiatum* (Echinostomatidae); *Echinochasmus beleocephalus*, *E. coaxatus*; *Schiginella columbi*; *Epishmium bursicola*, *Monilifer spinosus* (Echinochasmidae); *Paracoenogonimus ovatus* (Prohemistomatidae) и *Cyclocoliidae* sp. (Cyclocoliidae). Виды *P. progenetica*, *S. columbi*, *M. spinosus* и *N. parviovatus* впервые указаны для Западной Сибири. На стадии метацеркарий обнаружены трематоды восьми видов, пяти семейств: *A. tincae* и *P. progenetica* (Monorchidae); *Hypoderaeum cubanicum*, *Echinoparyphium clercki*, *Echinostoma grandis* (Echinostomatidae); *Lecithodollfusia arenula*, (Lecithodendriidae); *Cyathocotyle bushiensis* (Cyathocotylidae), *Cyclocoliidae* sp. (Cyclocoliidae).

Проведенный анализ видового состава трематод показал, что партениты трематод десяти семейств (Opicoelidae, Opisthorchidae, Echinochasmidae, Cyathocotylidae, Prohemistomatidae, Prosthogonimidae, Pleurogenetidae, Lecithodendriidae, Microphallida) из 15, выявленных нами у моллюсков семейства Bithyniidae, ранее зарегистрированы только у переднежаберных моллюсков. Сведений о нахождении представителей этих семейств у легочных моллюсков не обнаружено. Сопоставление видового списка трематод, зарегистрированных при наших исследованиях, с литературными сведениями показало, что партениты трематод⁵ 25 из 33 видов, зарегистрированных нами ранее, обнаружены только у представителей семейства Bithyniidae и никогда не отмечены у легочных моллюсков, обитающих в тех же биотопах. Известно, что специфичность трематод к первым промежуточным хозяевам может носить как экологическую, так и филогенетическую природу (Odening, 1964). Поскольку мы анализировали видовой состав трематод пресноводных экосистем, для которых роль первого промежуточного хозяина исполняют брюхоногие моллюски, различающиеся филогенетическим возрастом, то вероятно, выявленные особенности носят неогенетический характер. Отдельных комментариев требуют представители трех семейств (*A. tincae*, *C. verrucosa* и рода *Psilotrema*), партениты которых при наших исследованиях отмечены нередко (см. рис. 2), что позволяет нам отнести эти виды также к разряду специфичных для битиниид. Поскольку паразиты

⁵ *Parasymphylodora progenetica*, *P. markewitschi*; *Sphaerostomum globiporum*; *Metorchis albidus*, *M. intermedius*, *Opisthorchis felinus*; *Echinochasmus beleocephalus*, *E. coaxatus*; *Epishmium bursicola*; *Schiginella columbi*; *Monilifer spinosus*; *Psilotrema simillimum*, *P. tuberculata*, *Sphaeridiotrema globulus*; *Notocotylus imbricatus*, *N. parviovatus*; *Cyathocotyle bithynia*; *C. opaca*; *Schistogonimus rarus*, *Prosthogonimus cuneatus*, *P. ovatus*; *Pleurogenoides medians*; *Lecithodollfusia arenula*, *Xiphidiocercaria* sp.1; *Atriophallophorus minutus*.

филогенетически более древних групп хозяев никогда не переходят на филогенетически более молодые группы хозяев, то единичные сообщения о нахождении партенит этих видов у легочных моллюсков (Белякова, 1975; Черногоренко, 1983) вероятнее всего связаны с неточностями определения. Еще одним аргументом в пользу классификации трематод к разряду специфичных для битиниид можно считать тот факт, что именно представители семейств *Oprescoelidae* и *Monorchidae* отмечены на прогенетических стадиях. Первыми промежуточными хозяевами трематоды *Paracoenogonimus ovatus* ранее были отмечены пресноводные переднежаберные моллюски рода *Vivaparvus* (Гинецинская, Добровольский, 1968; Черногоренко, 1983). Наряду с указанными видами трематод были обнаружены представители семейств *Cyclocolliidae*, *Plageorchidae* и *Echinostomatidae*, для которых первыми промежуточными хозяевами, как правило, служат филогенетически более молодые – легочные моллюски. Их суммарная доля среди зараженных особей мала и составляет 0,79% и 1,69% у разных видов битиниид (см. рис. 2). Полученные результаты показали, что в экосистемах юга Западной Сибири моллюски семейства *Vithyniidae* играют роль первого промежуточного хозяина как для трематод специфичных видов, так и для трематод, характерных для легочных моллюсков, относящихся к филогенетически более молодой группе.

Трематоды 20 видов восьми семейств обнаружены на стадии метацеркарий: *A. tincae*, *P. progenetica*, *P. markewitschi*, *S. globiporum*, *M. ansceps*, *E. aconiatum*, *E. recurvatum*, *E. clerici*, *E. cinctum*, *E. revolutum*, *E. uralensis*, *E. grandis*, *H. conoideum*, *H. cubanicum*, *C. bithyniae*, *C. bushiensis*, *Cyclocolliidae* gen. sp., *C. cornutus*, *A. minutus*, *L. arenula*. Кроме указанных видов метацеркарий на раковинах моллюсков нередко отмечены и адальескарии семейств *Psilostomatidae* и *Notocotylidae*. Сопоставление видового списка метацеркарий трематод, зарегистрированных при наших исследованиях, с литературными сведениями показало, что для большинства этих видов трематод роль вторых промежуточных хозяев выполняют как переднежаберные, так и легочные моллюски, а также представители других типов животных (Судариков и др., 2002). Это свидетельствует о полигостальности трематод на стадии метацеркарий. Трематоды двух видов, отмеченные на стадии марит, вероятнее всего результат сокращения жизненных циклов. Оба вида относятся к разряду специфичных для битиниид.

Таким образом, проведенный анализ показал, что трематоды, паразитирующие у моллюсков семейства *Vithyniidae* на стадии партенит, характеризуются узкой специфичностью по отношению к первому промежуточному хозяину, тогда как для метацеркарий характерна полигостальность. Специфичность партенит трематод связана с древностью сложившейся системы моллюски семейства *Vithyniidae* – партениты трематод. Трематоды, характерные для филогенетически более молодой группы легочных моллюсков, могут развиваться в моллюсках семейства *Vithyniidae* (филогенетически более древних). Так, не отличаясь широкой распространенностью в современных пресноводных водоемах юга Западной Сибири, моллюски семейства *Vithyniidae* занимают значительное место в экосистемах как хозяева уникальной фауны трематод.

Автор признателен А.П. Яновскому, К.П. Федорову, С.Н. Водяницкой, А.В. Катохину, В.А. Мордвинову, К.В. Романову и М.А. Седых за по-

мощь при сборе моллюсков, а также сотрудникам Чановской и Карасукской научных баз ИСиЭЖ СО РАН за помощь при проведении полевых исследований.

Литература

- Алишаускайте В. Фауна личинок эхиностоматид трематод пресноводных моллюсков Литовской ССР // Acta parasitol. lith. 1958. № 1. P. 29–42.
- Беклемиев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 504 с.
- Белякова Ю.В. Зараженность пресноводных моллюсков Казахстана личинками трематод, паразитирующих у рыб // Экология паразитов водных животных. Алма-Ата: Наука КазССР, 1975. С. 173–186.
- Белякова Ю.В. Паразиты – компоненты водных и наземных биоценозов Казахстана. Алма-Ата: Наука КазССР, 1981. С. 28.
- Беспрозванных В.В. Фауна, биология, экология партенит и церкарий трематод моллюсков рода *Juga* (Pachychilidae) из рек Приморского края / Ред. Б.И. Лебедев. Владивосток: Дальнаука, 2000. 121 с.
- Беспрозванных В.В. Трематоды *Psilotrema simillimum* и *Psilotrema oschmarini* sp. n. (Psilostomatidae) и их жизненные циклы в условиях Приморского края // Зоол. журн. 2007. Т. 86, № 7. С. 771–777.
- Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза. М.: Наука, 2005. 336 с.
- Бидулина М.И. Фауна личиночных форм трематод в моллюсках р. Северного Днепра: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1955.
- Быховская-Павловская И.Е., Кулакова А.П. Церкарии битиний (*Bithynia tentaculata* и *B. leachi*) Куршского залива // Паразитология. 1971. Т. 5. С. 222–232.
- Водяницкая С.Н. Динамика зараженности популяции *Lymnaea saridalensis* (Gastropoda, Pulminata) метацеркариями трематод в бассейне озера Чаны // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: (IV Съезд Паразитол. о-ва при РАН), СПб., 2008. Т. 1. С. 129–132.
- Галактионов К.В., Оленев А.В., Добровольский А.А. Два вида циатокотилидных из пресноводного моллюска *Melonopsis praetorsa* // Паразитология. 1980. Т. 14, № 4. С. 299–307.
- Гинецинская Т.А. Жизненный цикл и биология стадий развития *Cyclocoelum microstomum* (Trematoda) // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. 1954. Т. 172, № 35. С. 90–112.
- Гинецинская Т.А. Трематоды – их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука, 1968. 411 с.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги. II. Эхиностоматидные церкарии (сем. Echinostomatidae) // Тр. Астрахан. заповедника. 1964. Т. 9. С. 64–108.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков дельты Волги. III. Фуркоцеркарии (сем. Syathocotylidae) и стилетные церкарии (Xiphidiocercariae) // Там же. 1968. Т. 11. С. 29–96.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1952. 376 с.
- Карманова Е.М. К познанию жизненного цикла трематод *Echinochasmus coaxtus* и *E. beleocephalus* (Echinostomatidae) // Экология и география. М., 1974. С. 46–53. (Тр. ГЕЛАН; Т. 24).
- Карпенко С.В., Чечулин А.И., Юрлова Н.И., Сербина Е.А., Водяницкая С.Н., Кривопалов А.В., Федоров К.П. Характеристика очагов описторхоза юга Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2008. № 5. С. 675–680.
- Козминский Е.В. Популяционный анализ сообщества *Bithynia tentaculata* (Gastropoda, Prosobranchia) – партениты трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 20 с.
- Краснолобова Т.А. Трематоды фауны СССР. Род *Plagiorchis*. М.: Наука, 1987. 164 с.
- Куприянова-Шахматова Р.А. Некоторые наблюдения по экологии личинок трематод // Helminthologia. 1961. № 1/4. P. 193–200.

- Куприянова-Шахматова Р.А. К фауне трематод пресноводных моллюсков Среднего Поволжья // Тр. ГЕЛАН. 1962. Т. 11. С. 130–143.
- Пестушко Е.И. Видовой состав личинок трематод моллюска *Bithynia leachi* и сезонная динамика его зараженности в условиях Днепропетровщины // Проблемы паразитологии. Киев: Наук. думка, 1960. С. 57–59.
- Размаикин Д.А. О жизненном цикле *Sphaerostomum globiporum* (Rud. 1802) (Trematoda, Oprescoelidae) // Паразиты водных беспозвоночных животных. Львов, 1972. С. 71–72.
- Сербина Е.А. Трематоды моллюсков семейства Bithyniidae в бассейне озера Чаны // Проблемы сохранения биологического разнообразия Южной Сибири. Кемерово, 1997. С. 91–92.
- Сербина Е.А. Трематоды моллюсков семейства Bithyniidae (Gastropoda, Prosobranchia) реки Обь (окрестности города Новосибирска) // Беспозвоночные животные Южного Зауралья и сопредельных территорий. Курган, 1998а. С. 281–284.
- Сербина Е.А. Сезонная динамика развития *Sphaerostomum globiporum* (Rud. 1802) (Trematoda, Oprescoelidae) // Состояние водных экосистем Сибири и перспективы их использования. Томск, 1998б. С. 266–268.
- Сербина Е.А. Моллюски сем. Bithyniidae в водоемах юга Западной Сибири и их роль в жизненных циклах трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2002а. 22 с.
- Сербина Е.А. Моллюск *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia: Bithyniidae) – новый промежуточный хозяин *Paracoenogonimus ovatus* (Trematoda: Prohemistomatidae) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Новосибирск, 2002б. С. 177–180.
- Сербина Е.А. Фаунистический обзор трематод моллюсков семейства Bithyniidae (Gastropoda: Prosobranchia) из водоемов юга Западной Сибири // Проблемы биологической науки и образования в педагогических вузах. Новосибирск, 2003. С. 38–44. (Тр. НГПУ; № 3).
- Сербина Е.А. Церкарии трематод в моллюсках семейства Bithyniidae (Gastropoda: Prosobranchia) из бассейна оз. Малые Чаны (юг Западной Сибири) // Сиб. экол. журн. 2004. № 4. С. 457–462.
- Сербина Е.А. Распространение трематод семейства Prosthogonimidae в речных и озерных экосистемах юга Западной Сибири // Паразитология. 2005а. Т. 39. С. 50–65.
- Сербина Е.А. Природное заражение первых промежуточных и окончательных хозяев простогонимидами (Trematoda: Prosthogonimidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) // Биол. науки Казахстана. 2005б. № 1. С. 36–49.
- Сербина Е.А. Распространение трематод семейства Psilostomatidae Odhner, 1913 в Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2006а. № 4. С. 409–418.
- Сербина Е.А. Распространение трематод семейства Lecithodendriidae Odhner, 1911 в экосистемах юга Западной Сибири // Биоразнообразие экосистем Внутренней Азии. Улан-Удэ, 2006б. Т. 2. С. 176–177.
- Сербина Е.А. Количественная оценка численности трематод с гомоксенным жизненным циклом (*Sphaerostomum globiporum* (Rud. 1802) Oprescoelidae) // Актуальные проблемы экологии и природопользования в Казахстане и сопредельных территориях. Павлодар, 2007а. Т. 1. С. 302–304.
- Сербина Е.А. Роль моллюсков сем. Bithyniidae из Нижней Оби в жизненных циклах трематод (Западная Сибирь, Ханты-Мансийский национальный округ) // Экология биосистем: Проблемы изучения, индикации и прогнозирования. Астрахань, 2007б. (Тр. АГУ).
- Сербина Е.А. Особенности сезонного развития *Schistogonimus rarus* (Trematoda: Prosthogonimidae). Опыт количественной оценки трематоды в экосистеме озера Малые Чаны (юг Западной Сибири) // Паразитология. 2008а. Т. 42. № 1. С. 53–65.
- Сербина Е.А. Разнообразие диксенных жизненных циклов трематод, паразитирующих у моллюсков семейства Bithyniidae // XXII Люблинские чтения. Ульяновск: УГПУ, 2008б. Т. 2. С. 178–184.
- Сербина Е.А. Систематический обзор трематод, обнаруженных у моллюсков семейства Bithyniidae (Gastropoda, Prosobranchia) из озера Кротовая Ляга (Карасукская система озер, Новосибирская область, Западная Сибирь, Россия) // Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Прииртышья. Павлодар, 2008в. Т. 2. С. 186–191.
- Сербина Е.А., Юрлова Н.И. Участие *Codiella troscheli* (Mollusca, Prosobranchia) в жизненном цикле *Methorcis albidus* (Trematoda: Opisthorchidae) // Мед. паразитология и паразитарн. болезни. 2002. № 3. С. 21–23.

- Сидоров Е.Г. Природная очаговость описторхоза. Алма-Ата: Наука КазССР, 1983. 240 с.
- Судариков В.Е. О некоторых биологических особенностях трематод подотряда *Cyathocotylata* // Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М.: Наука, 1973. С. 140–145.
- Судариков В.Е. К биологии некоторых видов трематод подотряда *Cyathocotylata* // Экология и география гельминтов. М., 1974. С. 182–194. (Тр. ГЕЛАН; Т. 24).
- Судариков В.Е., Карманова Е.М. О правомочности Echinochasmidae и его структуре // Цестоды и трематоды. М., 1977. С. 129–146. (Тр. ГЕЛАН; Т. 27).
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метацицеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука, 2002. 298 с.
- Федоров К.П. Экология описторхид Новосибирской области // Экология и морфология гельминтов Западной Сибири. Новосибирск. 1979. С. 5–55.
- Филимонова Л.В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды. М.: Наука, 1985. 128 с.
- Филимонова Л.В., Шалыпина В.И. Метацицеркарии моллюсков *Bithynia inflata* из озер Северной Кулунды // Гельминты животных и растений. М.: Наука, 1979. С. 157–166.
- Филимонова Л.В., Шалыпина В.И. Церкарии трематод в переднежаберных моллюсках *Bithynia inflata* из озер Северной Кулунды // Гельминты водных и наземных биоценозов. М.: Наука, 1980. С. 113–124.
- Юрлова Н.И. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука, 1975. 184 с.
- Черногоренко М.И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ: (Фауна, биология, закономерности формирования). Киев: Наук. думка, 1983. 212 с.
- Черногоренко-Бидулина М.Н., Близинок И.Д. О жизненном цикле трематоды *Sphaerostoma bratae* Mull., 1776 // Докл. АН СССР. 1960. Т. 134, № 1. С. 237–240.
- Шульман С.С. Специфичность паразитов рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 109–121.
- Юрлова Н.И., Сербина Е.А. Пространственно-временное распределение партенит трематоды *Echinoparyphium recurvatum* в популяциях моллюсков // VI Всеросс. симпозиум по популяц. биологии паразитов. М., 1995. С. 115–116.
- Юрлова Н.И., Сербина Е.А. Новые сведения о *Cyathocotyle bushiensis* Khan, 1962 (Trematoda: Cyathocotylidae) // Паразитология. 2004. Т. 38, № 2. С. 191–205.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B.N.S. Studies on cercariae from Kuwait Bay. II. Description and surface topography of Cercaria kuwaitae II sp. n. (Digenea, Cyathocotylidae) // Acta parasitol. 1993. Vol. 38, N 1. P. 1–7.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B.S. Studies on cercariae from Kuwait Bay. VII. Description and surface topography of a new cercaria, *Cercaria kuwaitae* (Opisthorchioidea: Heterophyidae) // Zool. Sci. 1996. Vol. 13, N 1. P. 167–174.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B.S. Studies on cercariae Opecoelidae from Kuwait Bay. VIII. Description and surface topography of *Cercaria kuwaitae* sp. n. (Digenea: Opecoelidae) // Parasitol. Intern. 1998. Vol. 47, N 2. P. 87–94.
- Abdul-Salam J., Sreelatha B.S., Al-Kandari W. Temporal variations in the infection of a population of *Clypeomorus bifasciata* (Gastropoda: Prosobranchia) by a digenean microphallid larva in Kuwait Bay // J. Helminthol. 1997. Vol. 71, N 1. P. 1–7.
- Adam R., Arnold H., Pipitgool V., Sithithaworn P., Hinz E., Storch V. Studies on lophocercous cercariae from *Bithynia siamensis goniomphalus* (Prosobranchia: Bithyniidae), Southeast Asian // J. Trop. Med. Public Health. 1993. Vol. 24, N 4. P. 697–700.
- Adam R., Pipitgool V., Sithithaworn P., Hinz E., Storch V. Morphology and ultrastructure of the digestive gland of *Bithynia siamensis goniomphalus* (Prosobranchia: Bithyniidae) and alterations induced by infection with the liver fluke *Opisthorchis viverrini* (Trematoda: Digenea) // Parasitol. Res. 1995. Vol. 81, N 8. P. 684–692.
- Broek E. van den, De Jong N. Studies on the life cycle of *Asymphylogora tincae* (Modeer, 1790) (Trematoda: Monorchiiidae) in a small lake near Amsterdam. 1. The morphology of various stages // J. Helminthol. 1979. Vol. 53, N 1. P. 79–89.
- Choi D.W. Larval trematodes from *Semisulcospira* snails in Kyungpook Province, Korea // Korean J. Parasitol. 1982. Vol. 20, N 2. P. 147–159.
- Choi M.H., Kim S.H., Chung J.H., Jang H.J., Eom J.H., Chung B.S., Sohn W.M., Chai J.Y., Hong S.T. Morphological observations of *Echinochasmus japonicus* cercariae and the in vitro maintenance of its life cycle from cercariae to adults // J. Parasitol. 2006. Vol. 92, N 2. P. 236–241.

- Chung B.J., Joo C.Y., Choi D. W. Seasonal Variation of snail of *Parafossarulus manchouricus* and larval trematode infection in River Kumho, Kyungpook Province, Korea // Korean J.Parasitol. 1980. Vol. 18, N 1 P. 54–64.
- Faltýnková A., Haas W. Larval trematodes in freshwater molluscs from the Elbe to Danube Rivers (Southeast Germany): before and today // Parasitol. Res. 2006. Vol. 99, N 5. P. 572–582.
- Faltýnkova A. Literak I. Cercariae of trematodes from *Bythinella austriaca* (Frauenfeld, 1857) agg. (Gastropoda, Prosobranchia) // Acta parasitol. 2002. Vol. 47, N 3. P. 196–204.
- Intapan P.M., Thanchomnang T., Lulitanond V., Pongsakulchoti P., Maleewong W. Detection of *Opisthorchis viverrini* in infected bithynid snails by real-time fluorescence resonance energy transfer PCR-based method and melting curve analysis // Parasitol. Res. 2008. Vol.103, N 3. P. 649–655.
- Keulen S.M.A. Cercariae of the lakes maarsveen (Netherlandes) infecting *Bithynia* spp. (Gastropoda: Prosobranchia) and *Physa fontinalis* (Gastropoda: Pulmonata) // Bijdr.dierk. 1981. Vol. 1, N 1. P. 89–104.
- Khan D. Studies on larval Trematodes infecting freshwater snail in London (U. K.) and some adjoining ureas group and the life history of *Cercaria bushiensis* n. sp. (*Cyathocotyle bushiensis* n. sp) // J. Helminthol. 1962. Vol. 36, N 1/2. P. 67–94.
- Kube S., Kube J., Bick A. Component community of larval trematodes in the mudsnail *Hydrobia ventrosa*: Temporal variations in prevalence in relation to host life history // J. Parasitol. 2002. Vol. 88, N 4. P. 730–737.
- Levri E.P., Dillard J, Martin T. Trematode infection correlates with shell shape and defence morphology in a freshwater snail // Parasitology. 2005. Vol. 130. P. 699–708.
- Macy R.W. Life cycle of the digenetic trematode *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898) (Lecithodendriidae) // J. Parasitol. 1964. Vol. 50, N 4. P. 564–568.
- Madhavi R., Dhanumkumari C., Ratnakumari T.B. The life history of *Pleurogenoides orientatis* (Srivastava, 1934) (Trematoda: Lecithodendriidae) // Parasitol. Res. 1987. Vol. 73. P. 41–45.
- Mastitsky S.E. First report of parasites in *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) from Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2, N 2. P. 149–151.
- Mouritsena K.N. The *Hydrobia ulvae*–*Maritrema subdolum* association: cercarial emergence controlled by host activity // J. Helminthol. 2002. Vol. 76. P. 349–353.
- Niewiadomska K. The cercaria of *Cyathocotyle bithyniae* Sudarikov, 1974 (Trematoda, Cyathocotylidae) // Acta parasitol. pol. 1980. Vol. 26, N 12/21. P. 137–142.
- Nithiuthai S., Wiwanitkit V., Suwansakri J., Chaengphukeaw P. A survey of trematode cercariae in *Bithynia goniomphalos* in Northeast Thailand // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. 2002. Vol. 33, N 3. P. 106–109.
- Odening K. Zur Rolle der Mollusken bei Artbildung und Phylogenese der Trematoden // Angew. Parasitol. 1964. Bd. 5, N 1. S. 71–75.
- Opravilova V. Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Holostephanus cobitidis* sp. n. (Trematoda: Cyathocotylidae) // Vesth. Českosl. spol. zool. 1968. Sv. 32, N 1. S. 46–65.
- Pike A.W. Some stylet cercariae and a microphallid type in British from water molluscs // Parasitology. 1967. Vol. 57. P. 729–754.
- Probst S., Kube J. Histopathological effects of larval trematode infections in mudsnails and their impact on host growth: What causes gigantism in *Hydrobia ventrosa* (Gastropoda: Prosobranchia)? // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1999. Vol. 238, N 1. P. 49–68.
- Reubel G.H., Barlough J.E., Madigan J.E. Production and characterization of *Ehrlichia risticii*, the agent of Potomac horse fever, from snails (Pleuroceridae: *Juga* spp.) in aquarium culture and genetic comparison to equine strains // J. Clin. Microbiol. 1998. Vol. 36, N 6. P. 1501–1511.
- Sri-aroon P., Butraporn P., Limsoomboon J., Kaewpoolsri M., Chusongsang Y., Charoenjai P., Chusongsang P., Numnuan S., Kiatsiri S. Freshwater mollusks at designated areas in eleven provinces of Thailand according to the water resource development projects // Southeast Asian J. Trop. Med. Public Health. 2007. Vol. 38, N 2. P. 294–301.
- Urabe M. Trematode fauna of prosobranch snails of the genus *Semisulcospira* in Lake Biwa and the connected drainage system // Parasitol. Intern. 2003. Vol. 52, N 1. P. 21–34.
- Vasilev I., Kanev I. On the morphology, biology, ecology and taxonomy of 37-collar spiner echinostomes from Vietnam // Helminthologia. 1985. Vol. 22. P. 15–22.
- Vogel H. Der Entwicklungszyclus von *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) nebst Bemerkungendie Systematik und Epidemiologie // Zoologica. 1934. Bd. 33, N 86. S. 63–81.

- Vojtek J.* Beitrag zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Cyathocotyle opaca* (Wisniewski, 1934) n. comb. (Trematoda: Cyathocotylidae) // Ztschr. Parasitenk. 1971. Bd. 36, N 1. S. 51–60.
- Wisniewski L.W. *Prihemistomulum opaca* sp. n. eine Larval formder Cyathocotylidae (Trematoda) // Bull. Acad. pol. sci et lettres. Ser. B. 1934. P. 269–286.
- Yoshida R., Urabe M.* Life cycle of *Coitocoecum plagiorchis* (Trematoda: Digenea: Opecoelidae) // Parasitol. Intern. 2005. Vol. 54, N 4. P. 237–242.
- Yurlova N.I., Vodyanitskaya S.N., Serbina E.A., Biserkov V.Y., Georgiev B.B., Chipev N.H.* Temporal variation in prevalence and abundance of Metacercariae in the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis* in Chany Lake, West Siberia, Russia: Long-term patterns and environmental covariates // J. Parasitol. 2006. Vol. 92, N 2. P. 249–259.
- Zdaska Z.* Larvalni stadia motolic z vodnich Plizu na uzemi ĀSSR // Āeskoslovo parasitol. 1963. Sv. 10. S. 207–262.

МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА *CLINOSTOMUM FOLIIFORME* (TREMATODA, CLINOSTOMIDA)

Д.И. СМЕРНОВА, М.В. ЯСТРЕБОВ, И.В. ЯСТРЕБОВА¹

Многие виды трематод тратят значительные усилия на сохранение локализации в окончательном хозяине при изгоняющем действии среды. Упомянутое действие обусловлено подвижностью органов хозяина или их участков, а также движением различных веществ в полых структурах. Усилия гельминтов распределяются в той или иной пропорции между прикреплением и перемещением в пределах места паразитирования. Сохранение локализации имеет у трематод чрезвычайно разнообразную морфологическую основу, которая изучена слабо. В частности, очень мало известно о пространственном распределении мышечных элементов в теле марит и о функциональной нагрузке различных групп мышц при фиксации и передвижении гельминтов. Данная статья является попыткой дать новую информацию по этому вопросу.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве материала использованы мариты *Clinostomum foliiforme* (Clinostomidae) из ротовой полости чегравы (*Hydroprogne tschegrava*). Для определения и микроскопического изучения отобраны половозрелые черви от одной особи хозяина. Их видовая принадлежность установлена по «Определителю трематод рыбоядных птиц Палеарктики» (1985). Материал фиксирован 80%-ным этанолом. Тотальные препараты окрашены уксуснокислым кармином. Микроморфология марит изучена с помощью микроскопа АУ-12 по полным сериям парафиновых срезов толщиной 8 мкм, изготовленных по стандартной методике и окрашенных по Маллори. Всего обработано три серии сагиттальных срезов и по одной фронтальных и поперечных. Промеры выполнены с помощью градуированной окулярной линейки. Весь цифровой материал приведен в микрометрах. Присоски измерены на срезах, а не на тотальных препаратах. В их общих размерах доли микрометра не учтены. При измерении диаметров мышечных элементов приняты в расчет два из них — вертикальный, перпендикулярный базальной пластинке, вдоль которой идет волокно, и горизонтальный, параллельный ей. Если вертикальный диаметр больше горизонтального, то форма поперечного сечения мышечного волокна

¹ Ярославский государственный университет.

именуется овальной, если меньше, то поперечноовальной. Для мышц, расположенных не строго перпендикулярно плоскости среза (диагональных, дорсовентральных и некоторых других) приведена толщина, измеренная в одной плоскости. В слое мышц расстояние между соседними мышечными элементами приводится в их горизонтальных диаметрах. Расстояние между диагональными мышцами указано для тех из них, которые параллельны друг другу. Под углом пересечения диагональных мышц понимался угол, ориентированный к концам тела червя, а не к его боковым сторонам. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

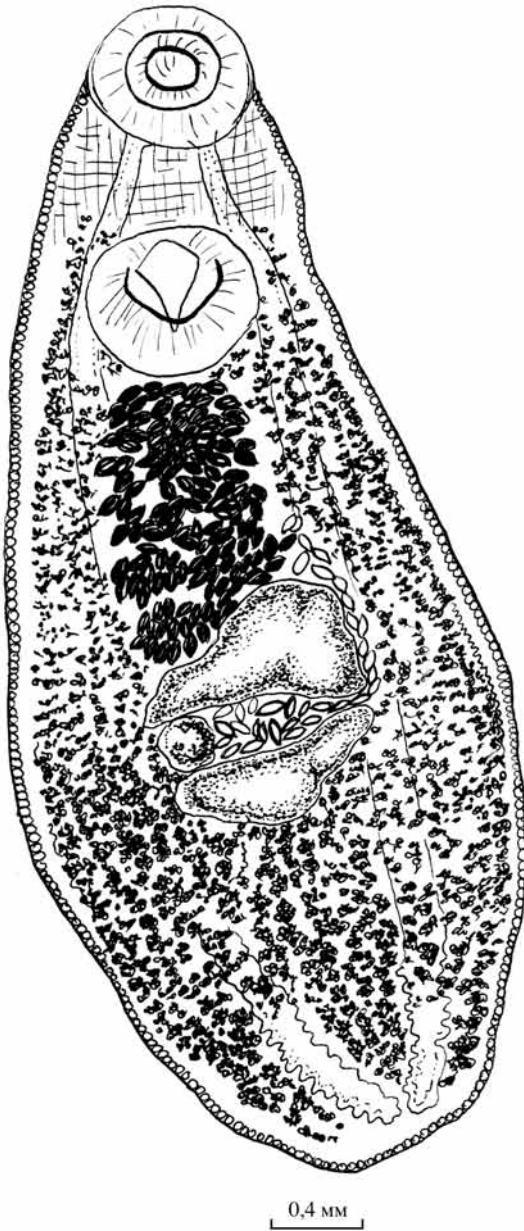
РЕЗУЛЬТАТЫ

Clinostomum foliiforme – трематоды среднего размера, имеющие мускулистое тело языковидной формы, разделенное на локомоторный и половой отделы, с неглубокой, но отчетливой вентральной впадиной (рис. 1). На переднем конце тела расположено типичное для клиностомид ротовое поле в виде плоской площадки, в центре которой находится ротовая присоска. Брюшная присоска располагается в передней трети тела.

Покровы тела хорошо развитые (рис. 2). Они включают в себя тегумент, базальную пластинку и три слоя мышц: кольцевой, продольный и диагональный. Наружная пластинка тегумента невооруженная. Она несколько толще на брюшной стороне тела (5.6)¹, чем на спинной (5.0). Базальная пластинка отчетливо различима на всех участках покровов. Цитоны тегумента гроздевидные, собраны в группы. Они находятся на уровне диагональной мускулатуры или глубже ее. Кольцевые мышцы овальные в сечении. Их диаметр варьирует в пределах 2,6–6,2 × 2,2–5,6. На спинной и брюшной сторонах тела до середины локомоторного отдела мышечные волокна распределены в несколько «этажей», за счет чего кольцевой слой становится толстым и рыхлым. Его рыхлость обусловлена сравнительно большими и неравномерными расстояниями между соседними мышечными волокнами. Неравномерность, в свою очередь, связана с тем, что мышечные волокна концентрируются в участках между лакунами вторичной экскреторной системы. По всей длине боковых сторон тела, а также на спинной и брюшной сторонах в задней половине полового отдела кольцевые мышцы представлены одним рядом овальных в сечении волокон, отстоящих друг от друга не более, чем на один горизонтальный диаметр. Кольцевые мышцы в районе ротового поля, свободного от лакун, вплотную прилегают друг к другу. Слой продольной мускулатуры мощный, состоит из овальных в сечении волокон. На брюшной стороне тела их диаметр составляет 14,0–19,5 × 3,9–5,0, на спинной стороне – 6,7–11,2 × 2,8–4,9. Слой прерывается лишь на участке, занятом брюшной присоской. Подобно кольцевым мышцам, продольные распределены между лакунами вторичной экскреторной системы, и расстояния между соседними мышечными волокнами неравномерны. Диагональная мускулатура обнаружена на всей площади покровов. Толщина мышечных волокон в локомоторном отделе тела 6,2–7,8, в половом заметно меньше – 2,2–3,4. Угол пересече-

¹ Все размеры в мкм.

Рис. 1. *Clinostomum foliiforme* (ориг.)



ния диагональных мышц тупой, причем в локомоторном отделе тела наблюдается почти полное совпадение хода кольцевых и диагональных мышц.

Паренхимная мускулатура *C. foliiforme* хорошо развитая и довольно разнообразная. Дорсо-вентральная мускулатура обнаружена почти по всему телу червя (рис. 3–5). Единственные места, где она почти отсутствует – две узкие латеральные зоны между наружными краями желточных полей и покровами. Причиной слабого развития предположительно является большой объем в этих зонах лакун вторичной экскреторной системы. В локомоторном отделе тела мышечные элементы распределены довольно равномерно. В районе вентральной впадины они достигают наибольшей толщины – 6,2. В половом отделе толщина дорсо-вентральных мышц не превышает 4,9, и они более разрежены, поскольку существенную часть объема здесь занимают компоненты половой системы и кишечные ветви. Возле брюшной присоски дорсо-вентральные мышцы изменяют характерное для них перпендикулярное оси тела направление. Здесь их вентральные концы крепятся не только к покровам, но и к оболочке присоски

ки в районе устья. Мышечные волокна обходят присоску спереди и сзади, прилегая к ней вплотную. Дорсальные концы тех из них, что начинаются у переднего края органа, отклоняются назад, а у начинающихся от его заднего края – вперед. Образуется своего рода «шалаш», покрывающий присоску спереди и сзади. Часть волокон, крепящихся у боковых сторон присоски, отклоняются дорсальными концами к боковым сторонам тела.

Продольные паренхимные мышцы мощные и многочисленные (см. рис. 3–5). Их общая протяженность – от переднего до заднего конца тела. На поперечных срезах хорошо видно, что они очерчивают в толще тела

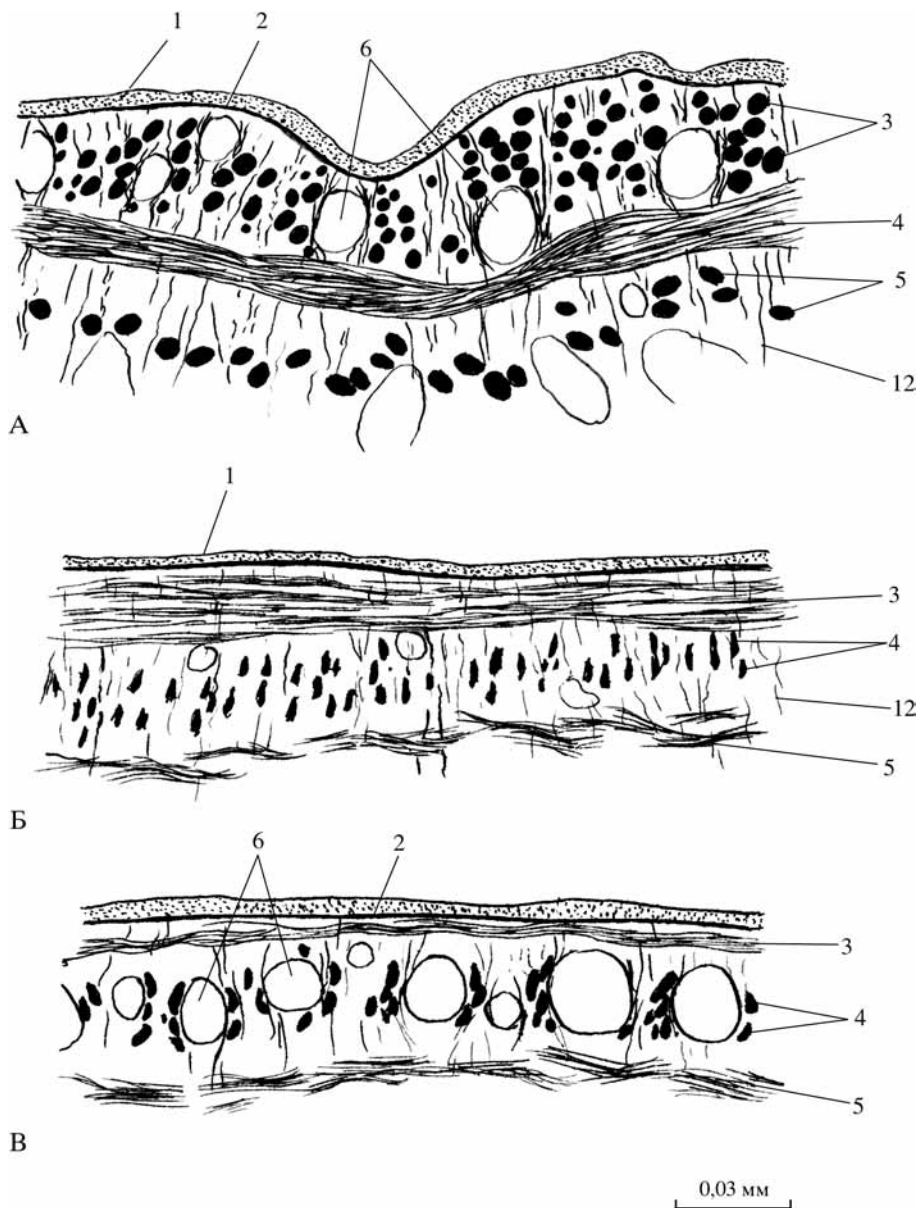


Рис. 2. Мышечатура покровов в локомоторном отделе тела *C. foliiforme*: сагиттальный срез на брюшной стороне тела (А) и поперечные срезы на брюшной (Б) и спинной (В) сторонах (ориг.)

6-14 – в тексте

кольцеобразную экстерцекальную зону, довольно компактную в половом отделе тела и более рыхлую в локомоторном. В половом отделе их диаметр составляет в среднем 19,3, в локомоторном – 8,4. Мышечные волокна, проходящие в медиальной части тела по его брюшной стороне, крепятся спереди и сзади к брюшной присоске. В локомоторном отделе тела от устья брюшной

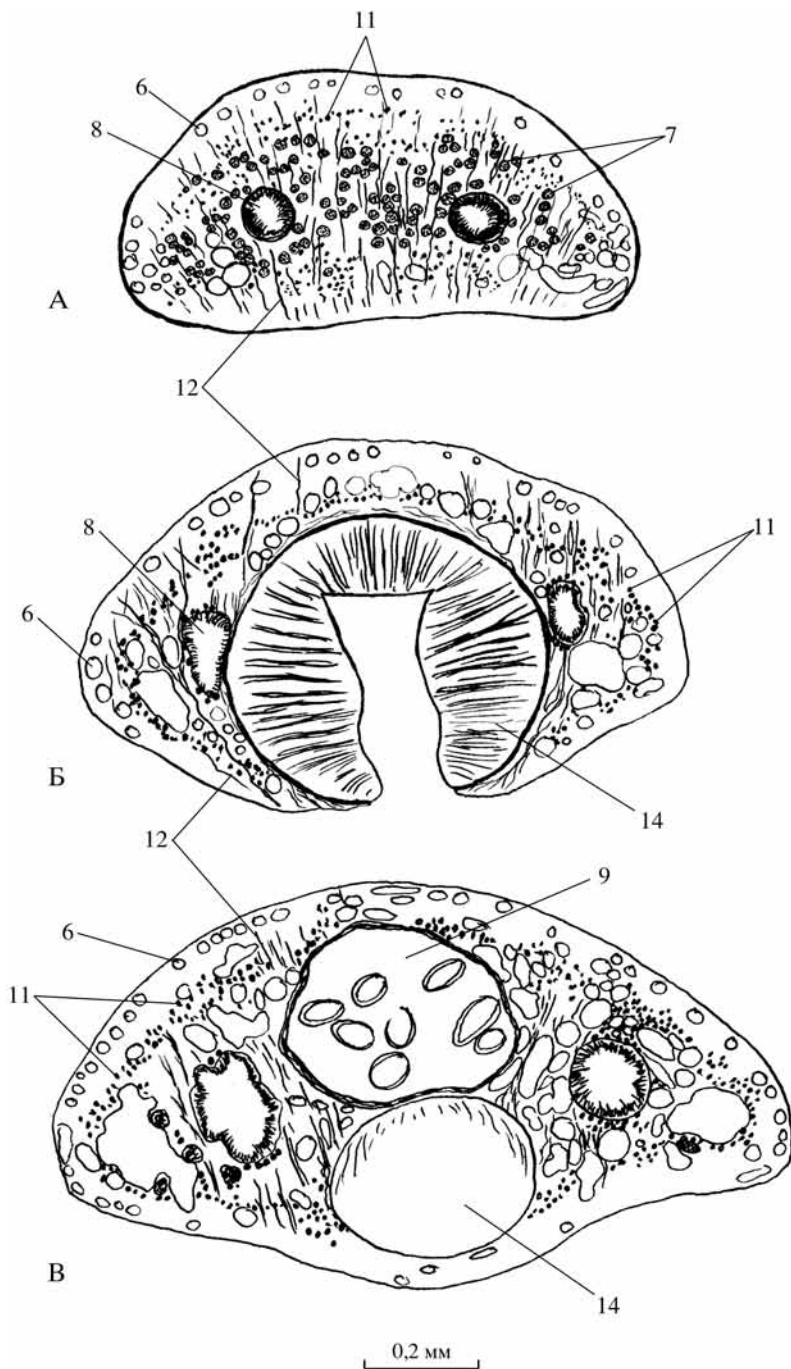


Рис. 3. Паренхимная мускулатура в локомоторном отделе тела *C. foliiforme*: поперечные срезы между присосками (А), на уровне середины брюшной присоски (Б) и ее задней трети (В) (ориг.)

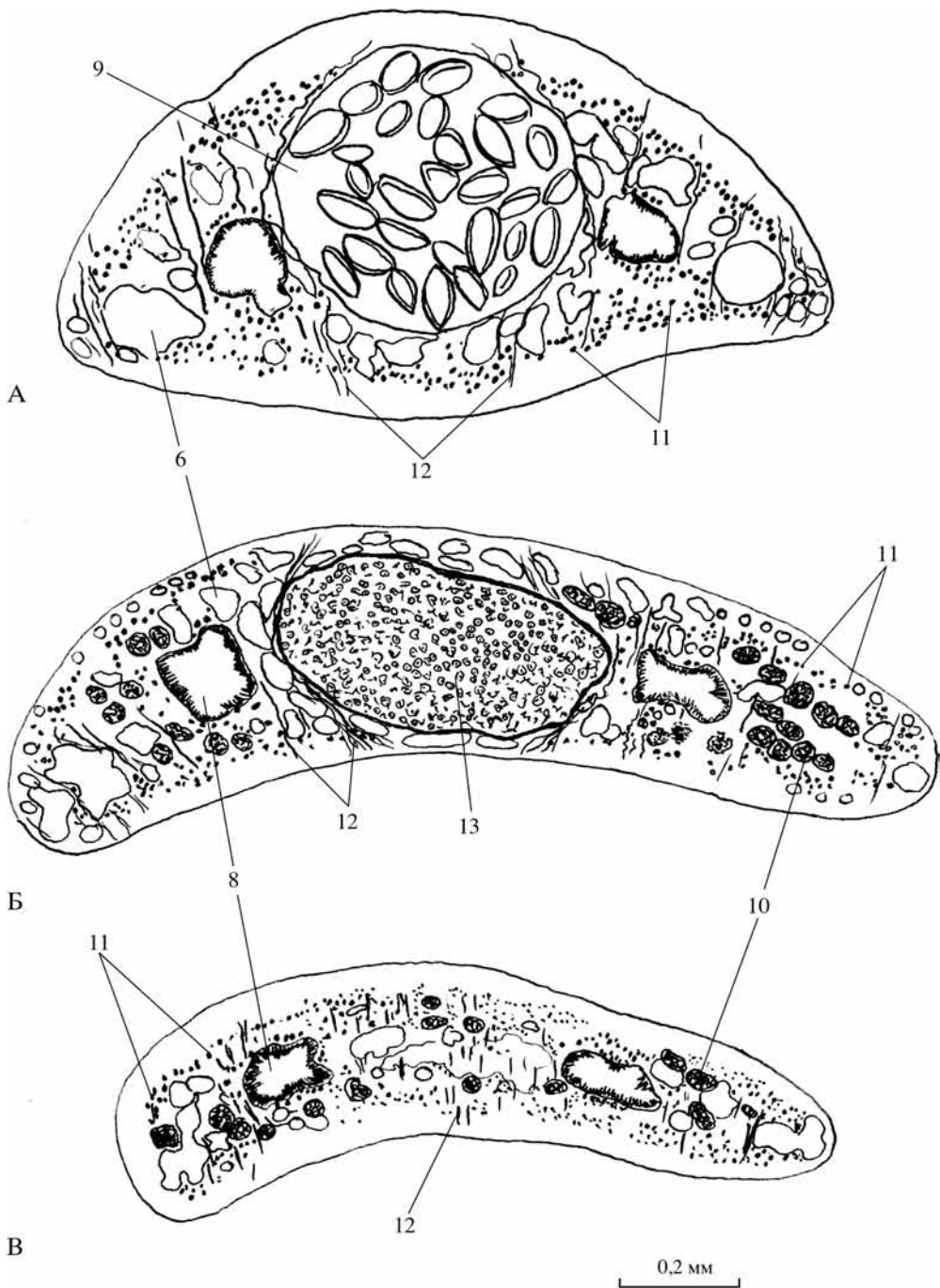


Рис. 4. Паренхимная мускулатура в половом отделе тела *C. foliiforme*: поперечные срезы на уровне матки (А), семенника (Б) и на участке позади гонад (В) (ориг.)
 6–12 – см. в тексте

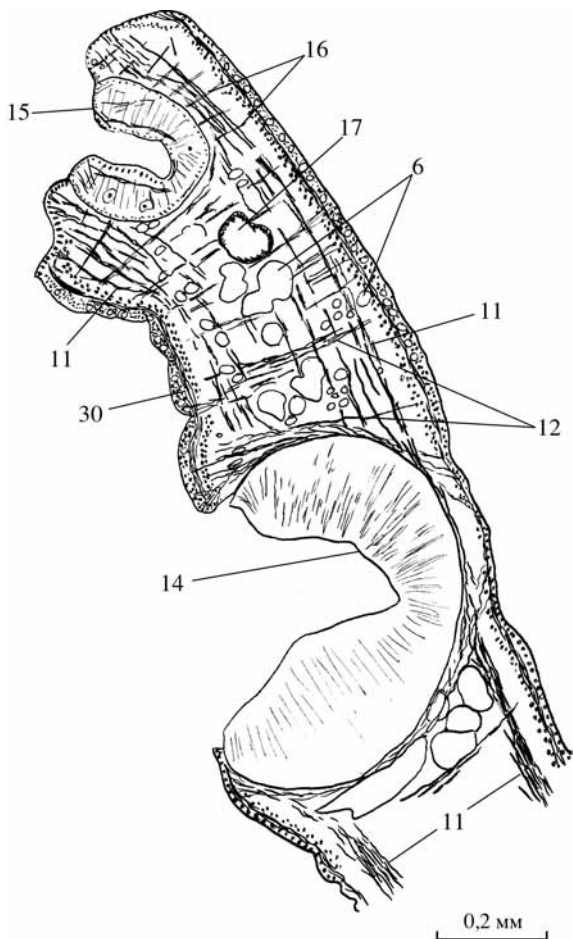


Рис. 5. Паренхимная мускулатура локомоторного отдела *C. foliiforme* на сагиттальном срезе в плоскости симметрии тела (ориг.)
6–30 – см. в тексте

присоски отходит вперед весьма крупный пучок мышечных волокон, который разветвляется на множество более мелких, идущих параллельно друг другу. На переднем конце тела ответвления толщиной 5,0 заканчиваются на покровах ротового поля, равномерно распределяясь по его площади. Более тонкие (2,8) волокна, по сути протракторы ротовой присоски соединяют ее задний край с вентральной частью ротового поля. В половом отделе продольные паренхимные мышцы прилегают к семенникам, яичнику, матке, пронизывают желточное поле. У кишечных ветвей также имеется мышечная обкладка. Здесь продольные мышечные волокна толщиной 5,0–8,4 прилегают к ветвям сверху и снизу, но не с боков.

Прочие группы паренхимных мышц, связаны с ротовой присоской и глоткой. Многочисленные дилататоры толщиной 6,7 расходятся радиально от всего периметра устья присоски к краям ротового поля. Позади устья дилататоры концентрируются на дорсальной и вентральной сторонах органа, а в направлении к боковым поверхностям присоски их число постепенно сходит на нет. От заднего края присоски к покровам спинной и брюшной сторон тела отходят с наклоном назад ретракторы толщиной 3,9–6,2. Эти мышцы имеют терминальные конусы на обоих концах. Они крепятся к покровам на уровне пищевода. Небольшое число очень тонких мышечных волокон идет от передней половины глотки к заднему краю брюшной присоски, а от задней половины глотки – к бифуркации кишечника.

Ротовая присоска субтерминальная, размером 117 × 162 × 112 (рис. 6). Полость в поперечном сечении округлая. В присоске имеются наружные продольные, наружные кольцевые, внутренние продольные, внутренние кольцевые, хордальные и радиальные мышцы. Первый из названных слоев находится снаружи от оболочки органа. Он очень тонкий, из овальных волокон диаметром 2,8 × 2,5. Под оболочкой присоски располагается непрерывный слой наружных кольцевых мышц, округлых в сечении, диаметром

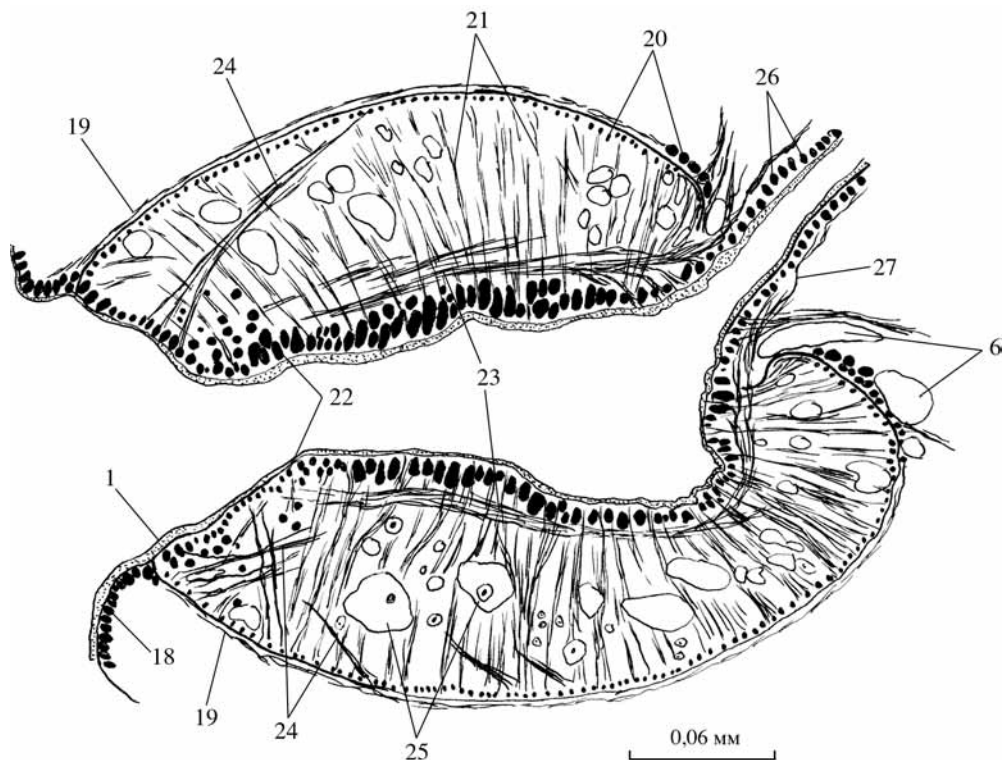


Рис. 6. Ротовая присоска *C. foliiforme*: сагиттальный срез в плоскости симметрии тела (ориг.)

6–27 – см. в тексте

1,4–2,8, отстоящих друг от друга на один диаметр или меньше. На заднем конце присоски данный слой усилен небольшим числом поперечноовальных волокон диаметром $5,6 \times 6,7$. Они расположены на наружной стороне оболочки органа. Характерно, что наружные продольные мышцы доходят сзади только до этих волокон. Внутренний кольцевой слой гораздо более мощный. Входящие в его состав волокна овальные или с неправильной формой сечения, их диаметр достигает $8,4 \times 7,0$. В устье присоски есть передний сфинктер. Он диффузный, из далеко отстоящих друг от друга, округлых в сечении мышечных волокон. Часть из них лишь немного толще волокон наружного кольцевого слоя, а диаметр самых крупных $6,7$ – $8,4$. Диаметр внутренних продольных мышц такой же, как у внутренних кольцевых. С обоими внутренними слоями связан факт, который мы пока не в состоянии объяснить. Мышечные волокна этих слоев выходят за пределы присоски, переходя без видимого перерыва в аналогичные слои пищевода. В месте выхода нам не удалось обнаружить оболочку присоски. Создается впечатление, что оболочка незамкнутая. Хордальные мышцы располагаются крест-накрест, направляясь от устья присоски к ее оболочке, либо к покровам ротовой полости. Первые из них заходят назад до середины длины присоски, вторые лишь слегка удаляются от устья. Радиальная мускулатура состоит из очень тонких

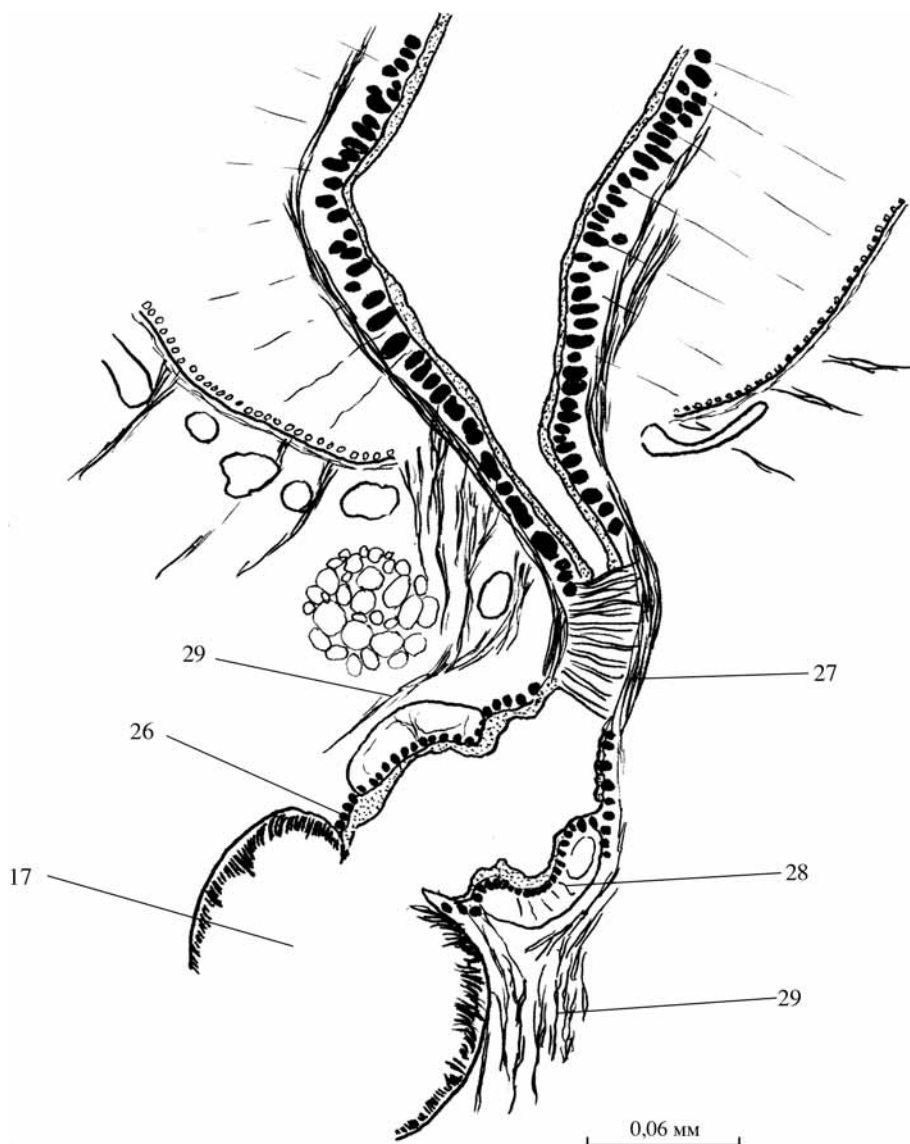


Рис. 7. Глотка *C. foliiforme*: сагиттальный срез в плоскости симметрии тела (ориг.)
7–29 – см. в тексте

волокон, плотно «упакованных» в пучки толщиной 5,6–8,4. В промежутках между пучками находятся крупные клеточные элементы, гистологическая природа которых нам не ясна.

Одним из диагностических признаков отряда Clinostomida является отсутствие глотки. Однако у одной особи нами обнаружена рудиментарная глотка длиной всего 31, расположенная непосредственно перед бифуркацией кишечника (рис. 7). В ней удалось различить овальные в сечении внутренние кольцевые мышцы, а также радиальные. Те и другие столь тонкие, что достоверно измерить их толщину при световом микроскопировании не представляется возможным.

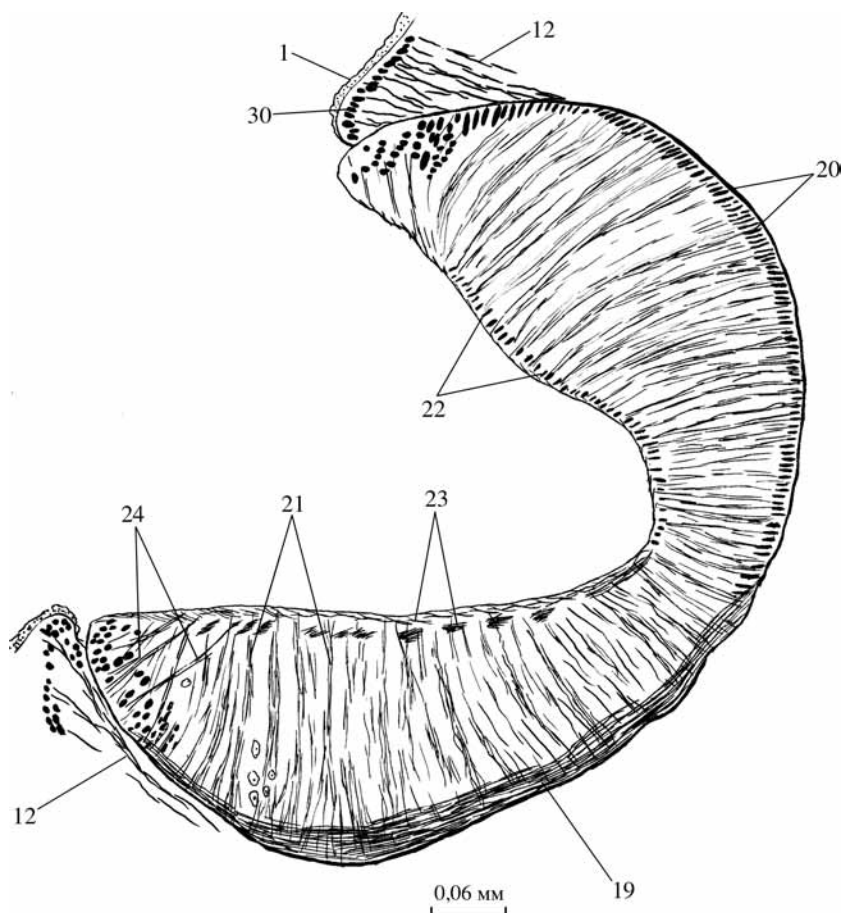


Рис 8. Брюшная присоска *C. foliiforme*: сагиттальный срез в плоскости симметрии тела (ориг.)

1–30 – см. в тексте

Брюшная присоска с субтерминальным устьем, крупная, мускулистая, слегка сжатая вдоль своей оси симметрии (рис. 8). Ее размер $208 \times 308 \times 224$. Полость в поперечном сечении треугольная или близкой к треугольнику формы. Наружная пластинка тегумента в полости присоски такой же толщины, как и в покровах рядом с ней, а в устье образует кольцевое утолщение. Под оболочкой органа в его передней половине находится кольцевой мышечный слой из волокон диаметром $7,0\text{--}9,2 \times 2,2\text{--}2,8$. Волокна разнесены друг от друга менее чем на один горизонтальный диаметр, либо прилегают друг к другу вплотную. В устье присоски расположены самые крупные волокна, диаметр которых достигает $14\text{--}16,8 \times 3,6\text{--}5,6$. В задней половине органа под оболочкой находятся наружные продольные мышцы, овальные в сечении, диаметром $16,8\text{--}19,6 \times 8,4\text{--}9,8$. Данный слой берет свое начало на вершине присоски, там, где заканчивается наружная кольцевая мускулатура. Он простирается до устья, в направлении которого диаметр мышечных волокон плавно уменьшается до $7,0 \times 11,2$. Внутренний кольцевой слой и внутренний

продольный распределены в передней и задней половинах присоски точно так же, как аналогичные наружные слои. Мышечные волокна, входящие в состав внутреннего кольцевого слоя, овальные в сечении и сравнительно тонкие (2,8–4,2 × 5,6–7,0). Внутренний продольный слой очень тонкий. Диаметр отдельных мышечных волокон в нем менее 1,0. Они формируют своеобразную решетчатую структуру, возможно, образуя анастомозы. Хордальные мышцы в устье брюшной присоски толщиной 1,4–2,1, с мелкими терминальными конусами на наружных концах. Очень мощная радиальная мускулатура, заполняет всю толщу присоски. Она состоит из собранных в пучки волокон толщиной 2,8–4,2. Сфинктер присоски образован диффузно расположенными в устье кольцевыми волокнами различного диаметра. Наиболее часто встречающийся диаметр составляет 8,4–9,2 × 5,6–7.

ОБСУЖДЕНИЕ

Трематоды семейства Clinostomidae являются типичными реофильными представителями сосальщиков с первичной дифференцировкой тела на локомоторный и половой отделы (Ошмарин, Егорова, 1978; Ястребов, Фрезе, 1997; Oshmarin, 1958). Однако наличие дифференцировки во внешнем строении не означает в данном случае, радикальных отличий одного отдела от другого по общему количеству мускулатуры. Здесь разница касается, прежде всего, разнообразия групп мышц и особенностей архитектоники мускулатуры.

Мускулатура покровов хорошо развита практически на всей площади тела, несколько ослабевая лишь в его задней половине. Обращает на себя внимание «многоэтажность» кольцевого и продольного слоев мышц, которая встречается у трематод очень редко (Ястребов и др., 2008). Это придает обоим слоям дополнительную силу, что весьма важно при обитании в механически агрессивной среде, каковой является начальный участок пищеварительной трубки птиц. Тупой угол пересечения диагональных мышц делает их почти полным синергистом кольцевой мускулатуры. Вероятно, сохранение локализации требует от обсуждаемого вида значительных усилий по вытягиванию тела. Вытягивание бессмысленно без последующего сокращения. Поэтому продольная мускулатура покровов также имеет синергиста в виде продольных паренхимных мышц, мощных и довольно равномерно распределенных в теле червя.

Архитектоника дорсовентральных мышц указывает на то, что они уплощают тело, участвуют в фиксации гельминта и регулируют положение отверстия брюшной присоски. Основная часть мышечных элементов сосредоточена в пределах вентральной впадины. По всей вероятности, тело в районе впадины работает как присоска, а дорсовентральные мышцы выступают функциональным аналогом радиальных мышц присосок (Ястребов, 1997, 1998в). В половом отделе тела толщина мышечных элементов меньше, а расстояние между ними больше, чем в локомоторном, хотя в целом данная группа мышц здесь тоже хорошо развита, что указывает на высокую подвижность всего тела гельминта.

Высокая подвижность характерна и для ротовой присоски. В строении органа обращает на себя внимание не большое количество мускулатуры, а в

первую очередь ее разнообразие. Радиальные, хордальные и четыре группы периферических мышц способны обеспечить очень разнообразные изменения формы присоски. Отметим особо, что хордальные мышцы идут в двух направлениях, что придает устью присоски дополнительную подвижность. Насколько нам известно, подобное сочетание двух групп хордальных мышц ранее у трематод не отмечалось. В их ротовых присосках обычны лишь те, что идут от устья к наружной оболочке. Вынос наружного кольцевого или наружного продольного слоя на поверхность органа, напротив, явление обычное и встречается у представителей разных отрядов (Ястребов, 1998а, б). Вероятной причиной выноса является дефицит пространства для размещения мышечных элементов. Значительное число паренхимных мышц, связанных с ротовой присоской, говорит о том, что не только она, но и весь передний конец тела гельминта обладает высокой подвижностью. По-видимому, ретракторы и дилататоры выполняют не только функции, указанные в их названиях, но их сокращение приближает к присоске участки покровов и компоненты пищеварительной системы, если присоска жестко фиксирована. Что же касается ротового поля, то в его районе нам не удалось обнаружить каких-либо специфических групп мышц. Оно является местом прикрепления большого числа продольных паренхимных мышц. Однако этого факта недостаточно, чтобы судить о роли данного участка тела в фиксации, передвижении или иных функциях, связанных с мышечными усилиями. Есть лишь два предположения. Сильная кольцевая мускулатура покровов в районе ротового поля может играть роль сфинктера, сжимающего ротовое отверстие, поскольку в ротовой присоске переднего сфинктера нет. Не исключено также, что сокращение продольных паренхимных мышц делает поле вогнутым с возникновением дополнительного присасывательного эффекта.

Брюшная присоска резко отличается от ротовой по двум параметрам. Во-первых, в ней мало (относительно объема) периферических и хордальных мышц при общем сильном развитии радиальных. Скорее всего, присоска является малоподвижным, но мощным органом фиксации. Во-вторых, архитектура периферических мышечных слоев придает органу черты билатеральности. Сходное сочетание пространственного распределения продольной и кольцевой мускулатуры отмечено в брюшных присосках *Patagifer bilobus* (Echinostomatidae) и *Lecithochirium* sp. (Lecithochiriidae) (Ястребова, 2000; Ястребова и др., 2004). Причину описанной архитектуры мы видим в субтерминальном положении устья брюшной присоски. Сокращение кольцевых мышц в ее передней половине и продольных – в задней разворачивает устье перпендикулярно субстрату, что, по всей видимости, периодически оказывается необходимым для гельминта. Интересно, что субтерминальное устье брюшной присоски встречается у трематод довольно часто, но причина данного положения еще не выявлена. Предположительно она состоит в следующем. Обсуждаемое положение устья брюшной присоски, обычное, например, у Echinostomata и ряда Nemiurida, встречается у видов, имеющих на теле вентральную впадину того или иного объема. Брюшная присоска находится у заднего края впадины, и полость последней естественным образом дополняется полостью присоски, позволяя усилить присасывательный эффект. У *C. foliiforme*, по-видимому, наблюдается аналогичная ситуация. В целом данный вид показывает сочетание свойств, позволяющее весьма

эффективно прикрепляться к подвижному субстрату с помощью комплекса разных структур и передвигаться при сильном сопротивлении среды, которое имеет место при прохождении пищи по начальным участкам пищеварительного тракта хозяина.

Условные обозначения на рисунках: 1 – наружная пластинка тегумента; 2 – базальная пластинка; 3 – кольцевые мышцы; 4 – продольные мышцы; 5 – диагональные мышцы; 6 – лакуны вторичной экскреторной системы; 7 – железистые клетки; 8 – ветвь кишечника; 9 – матка; 10 – желточники; 11 – продольные паренхимные мышцы; 12 – дорсовентральные мышцы; 13 – семенник; 14 – брюшная присоска; 15 – ротовая присоска; 16 – дилататоры ротовой присоски; 17 – бифуркация кишечника; 18 – кольцевые мышцы покровов на ротовом поле; 19 – наружные продольные мышцы; 20 – наружные кольцевые мышцы; 21 – радиальные мышцы; 22 – внутренние кольцевые мышцы; 23 – внутренние продольные мышцы; 24 – хордалные мышцы; 25 – клеточные элементы; 26 – кольцевые мышцы пищевода; 27 – продольные мышцы пищевода; 28 – задний край ротовой присоски; 29 – глотка; 30 – паренхимные мышцы.

Литература

- Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики / Ред. М.Д. Сонин. М.: Наука, 1985. Т. 1. 256 с.
- Ошмарин П.Г., Егорова М.Н. Эколого-морфологические типы трематод // Экология гельминтов. Ярославль, 1978. С. 52–71.
- Ястребов М.В. Мускулатура тела некоторых трематод и фиксация фаз в эволюции присасывательной функции // Зоол. журн. 1997. Т. 76, № 6. С. 645–656.
- Ястребов М.В. Строение двигательных аппаратов трематод с пассивной фиксацией на примере *Naplometra cylindracea* (Plagiorchiidae) и *Brandesia turgida* (Pleurogenidae) // Там же. 1998а. Т. 77, № 2. С. 166–176.
- Ястребов М.В. Локомоторные аппараты некоторых Trematoda (Plathelminthes) с недифференцированным телом // Там же. 1998б. Т. 77, № 6. С. 627–638.
- Ястребов М.В. Архитектоника мускулатуры трематод и некоторые пути эволюции их локомоторных аппаратов // Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М., 1998в. С. 273–280.
- Ястребов М.В., Фрезе В.И. Дифференцировки тела в эволюции трематод // Экологическое и таксономическое разнообразие паразитов. М., 1997. С. 214–218. (Тр. ИНПА РАН; Т. 41).
- Ястребов М.В., Ястребова И.В., Филимонова Л.В. Об эволюционной пластичности мышечной системы гермафродитного поколения трематод (Plathelminthes, Trematoda) // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. 2008. Т. 45. С. 184–214.
- Ястребова И.В. Мускулатура присосок и глотки *Patagifer bilobus* (Trematoda: Echinostomatidae) // Современные проблемы биологии и химии. Ярославль: Изд-во Яросл. ун-та, 2000. С. 12–18.
- Ястребова И.В., Ястребов М.В., Фрезе В.И. Мышечная система *Lecithochirium* sp. (Trematoda, Lecithochiriidae) // Успехи общей паразитологии. М.: Наука, 2004. С. 433–450. (Тр. ИНПА РАН; Т. 44).
- Oshmarin P. On the differentiation of the body of trematodes into motor and genital parts and on the phylogenetical age of this property // Acta vet. 1958. Vol. 8. P. 257–263.

ЕCHINOCOCCUS MULTILOCULARIS: АМИНЕРГИЧЕСКИЕ, ПЕПТИДЕРГИЧЕСКИЕ И НИТРОКСИДЕРГИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ В НЕРВНОЙ СИСТЕМЕ.

Н.Б. ТЕРЕНИНА¹, О.О. ТОЛСТЕНКОВ¹, М.К.С. ГУСТАФССОН²

Ленточные гельминты семейства Taeniidae Ludwig, 1886, в число которых входит род *Echinococcus* Rudolphi, 1801 и вид *Echinococcus multilocularis* Leuckart, 1963, принадлежат к числу наиболее патогенных возбудителей болезней домашних, диких животных и человека (Бессонов, 2003). Необходимость борьбы с гельминтозами животных, возникновение резистентности к имеющимся химиотерапевтическим препаратам требует поиска новых высокоэффективных и малотоксичных веществ, воздействующих на паразитов.

Прогресс в исследовании нейрохимических основ жизнедеятельности гельминтов даст возможность выработать принципиально новый подход в борьбе с паразитическими червями, используя их нервную систему как мишень при химиотерапии, однако многие аспекты этого направления в паразитологии, остаются недостаточно изученными до сих пор. Это относится, в частности, к изучению наличия и функционального значения нейромедиаторов у паразитических плоских червей, включая различные стадии их развития. Информация о нейрональных сигнальных веществах у *Echinococcus multilocularis* достаточно ограничена. В литературе имеются некоторые данные, касающиеся наличия серотонинергических, пептидергических и холинергических элементов у *E. granulosus* (Shield, 1969; Brownlee et al., 1994; Fairweather et al., 1994). Имеются также сведения о тонком строении нервной системы у *E. granulosus* и *E. multilocularis* (Morseth, 1967; Sakamoto, Sugimura, 1969). Исследования, проведённые нами ранее, показали наличие в нервной системе протосколексов *E. multilocularis* серотонинергических и пептидергических элементов (Gustafsson et al., 2002).

Целью настоящей работы явилось исследование наличия и локализации серотонина, нейропептида FMRFамида, а также структур, генерирующих новое атипичное нейромедиаторное вещество – оксид азота в нервной системе взрослой формы *Echinococcus multilocularis*.

¹ Центр паразитологии ИПЭЭ РАН им. Северцова А.Н.

² Отдел биологии Университета г. Турку, Финляндия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе использовали 28 –дневных *E. multilocularis* из кишечника хомяка. Гельминты были фиксированы в 4%-ном параформальдегиде при температуре +4 °С и затем перенесены в 10% раствор сахарозы в 0,1 М растворе фосфатного буфера (рН 7,4). Серотонин и нейропептид выявляли иммуноцитохимическим методом, описанным Coons et al. (1955), используя криостатные срезы и тотальные препараты. Срезы или целые гельминты инкубировались в первичной антисыворотке (Incstar, USA, в разведении 1 : 500), затем после промывания, инкубировались во вторичной антисыворотке (в разведении 1 : 50). Контроль на специфичность окрашивания включал инкубацию образцов в растворе без первичных антител и использование неиммунной сыворотки.

Для идентификации нервных структур, содержащих фермент синтазу оксида азота (NO) – NO-синтазу, использовали никотинамид-динуклеотид-фосфат (НАДФН, восстановленная форма) – диафоразный (НАДФН-д) гистохимический метод (Dawson et al., 1991; Hope et al., 1991). Гистохимическая реакция основана на определении фермента НАДФН – диафоразы, известной как маркер NO-синтазы, которая включает перенос водорода от субстрата НАДФН (никотинамид-динуклеотидфосфат, восстановленная форма) к акцептору водорода – тетразолиевой соли, которая превращается в нерастворимый голубой формазан.

Для окраски мускулатуры использовали меченный тетраметилпродамин-изотиоцианатом (TRITC) фаллоидин (Sigma; разведение 1:200) (Wahlberg, 1998). Для выявления взаимоотношения между НАДФН-д позитивными структурами и структурами, содержащими серотонин, а также мышечными волокнами было проведено двойное или тройное окрашивание препаратов – НАДФН-диафоразным гистохимическим методом с последующим использованием иммуноцитохимического метода для выявления локализации структур, содержащих серотонин или нейропептид FMRFамид, а также TRITC – меченного фаллоидина для окраски мышечных волокон. Для анализа результатов был использован конфокальный сканирующий лазерный микроскоп Leica TCS 4D, соединенный с Leitz Aristoplan флуоресцентным микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В начале описания нервных структур, содержащих исследуемые нейромедиаторы у *E. multilocularis*, мы сочли целесообразным привести схему строения нервной системы, имеющуюся в литературе в отношении другого представителя рода *Echinococcus*, а именно *E. granulosus*. Согласно данным Brownlee et al. (1994), полученными на основании исследования серотонинергических нервных структур у *E. granulosus*, центральная часть нервной системы паразита состоит из пары латеральных (церебральных) ганглиев, расположенных внутри сколекса, которые связаны центральным нервным кольцом и поперечной комиссурой (рис. 1). От латеральных ганглиев вперед идут парные нервы, которые объединяются в хоботковые ганглии, расположенные у основания хоботкового влагалища. Нервы от хоботкового ганглия

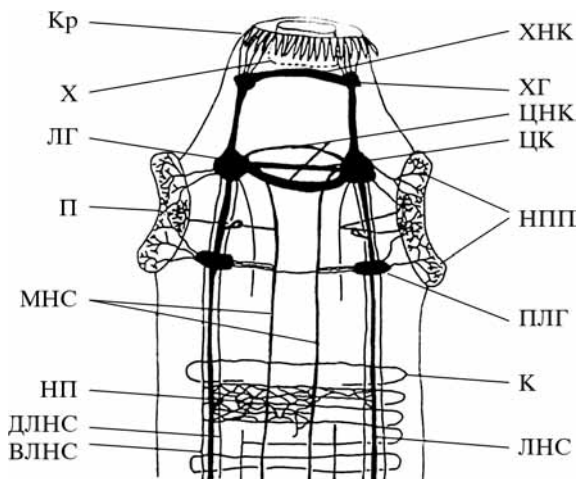


Рис. 1. Схема строения нервной системы сколекса *Echinococcus granulosus*

Кр – крючья; Х – хоботок; ЛГ – латеральный ганглий; П – присоска; МНС – медианный нервный ствол; НП – нервный плексус; ДЛНС – дорзо-латеральный нервный ствол; ВЛНС – вентро-латеральный нервный ствол; ХНК – хоботковая нервная комиссура; ХГ – хоботковый ганглий; ЦНК – центральная нервная комиссура; ЦК – церебральная комиссура; НПП – нервный плексус присоски; ПЛГ – постлатеральный ганглий; К – комиссура; ЛНС – латеральный нервный ствол (Brownlee et al., 1994)

иннервируют вооруженный крючьями хоботок. Постлатеральные ганглии в отличие от хоботковых и латеральных ганглиев, не связаны нервным кольцом или комиссурой, но соединены с медианным нервным стволом тонкими нервными отростками. От медианного нервного ствола, латерального и постлатерального ганглиев к присоскам идут нервные волокна, образуя сеть из тонких волокон и иннервируя мускулатуру этих прикрепительных органов. Продольные нервные стволы (в количестве 10), идущие вдоль тела паразита, связаны между собой поперечными комиссурами. Помимо нервного плексуса, иннервирующего хоботок и присоски, периферическая часть нервной системы представлена также нервной сетью, связанной с мускулатурой субтегумента, чувствительными рецепторами субтегумента и протоками репродуктивной системы.

Исследование нитроксидергических структур в нервной системе *E. multilocularis*, проведенное нами, показывает наличие позитивного окрашивания на НАДФН-диафорузу в нервной системе паразита, что свидетельствует о наличии фермента синтеза оксида азота – синтазы оксида азота. Реакция наблюдалась в трех парах ганглиев, расположенных в сколексе – хоботковых, латеральных и постлатеральных, в комиссурах, связывающих ганглии, в продольных нервных стволах, главным образом, в наиболее развитых главных латеральных нервных стволах (рис. 2, А, Б). Положительное окрашивание обнаружено также в волокнах, иннервирующих присоски паразита.

Применение TRITC меченного фаллоидина показывает, что мускулатура тела, хоботка и присосок *E. multilocularis* хорошо развита. Четко выражены продольные и кольцевые мышечные волокна тела, а также мускулатура хоботка, присосок и конечных отделов половой системы (рис. 2. В–Е)

В результате проведенного цитохимического исследования в сколексе *E. multilocularis* обнаружено несколько иммунореактивных к серотонину нервных клеток. Эти клетки (диаметром порядка 6 мкм) расположены под хоботком (хоботковые ганглии), в области расположения латеральных и постлатеральных ганглиев. От клеток к хоботку и присоскам идут серотонинергические нервные волокна. Положительное окрашивание наблюдалось в волокнах и нервных клетках, расположенных по ходу продольных нервных стволов, а также в комиссуре, связывающей латеральные ганглии (рис. 3, А–Г). Сеть серотонинергических нервных волокон видна в мускулатуре бурсы цирруса (см. рис. 3, Д). Кроме того, вблизи полового отверстия обнаружена группа нервных клеток иммунореактивных к серотонину (см. рис. 3, Д, Е).

Специфическое для нейропептида FMRFамида окрашивание выявляется в нервных волокнах ганглиев сколекса, в продольных стволах, идущих вдоль тела. Волокна, содержащие FMRFамид, иннервируют мускулатуру хоботка и присосок. Иммуноспецифическая к FMRFамиду реакция наблюдается также в области репродуктивного отверстия паразита.

Двойное окрашивание препаратов с использованием иммуноцитохимической реакции на серотонин и нейропептид FMRFамид, а также применение гистохимической НАДФН-д гистохимической реакции позволило сделать заключение, что серотонинергические, FMRFамидергические и NO-ергические элементы располагаются в различных нервных волокнах.

ОБСУЖДЕНИЕ

Опубликованные данные свидетельствуют, что в деятельности нервной системы паразитических плоских червей участвует ряд нейромедиаторных веществ, включая серотонин, катехоламины, нейропептиды, ацетилхолин и другие вещества. Ранее нами было показано наличие серотонинергических и пептидергических элементов в нервной системе протосколексов *E. multilocularis*. Сведения о нервной системе взрослых форм *E. multilocularis* ограничены. В литературе имеются некоторые данные, касающиеся *E. granulosus*. Так, показано наличие холинэстеразной активности, серотонинергических и пептидергических элементов в нервной системе этого паразита (Shield, 1969; Brownlee et al., 1994; Fairweather et al., 1994). Тонкая структура нервной системы *E. granulosus* и *E. multilocularis* описана в работах Morseth (1967) и Sakamoto, Sugimura (1969).

Иммуноцитохимическое исследование серотонинергических и FMRFергических нервных структур у взрослой формы *E. multilocularis*, проведенное нами, показало наличие исследуемых нейромедиаторов в центральных и периферических отделах нервной системы паразита. Нервные клетки и волокна, содержащие серотонин, выявлены в ганглиях сколекса, комиссурах, связывающих их, в волокнах, иннервирующих, хоботок и присоски, в продольных нервных стволах. Сеть серотонинергических нервных волокон видна в хорошо развитой мускулатуре бурсы цирруса. Вблизи полового отверстия обнаружена положительная окраска на FMRFамид и группа нервных клеток иммунореактивных к серотонину. Полученные данные в целом согласуются

с результатами, полученными нами ранее на протосколексах этого вида, а также с данными, имеющимися в отношении взрослой формы *E. granulosus* (Brownlee et al., 1994). В то же время следует отметить, что распространение выявленных нами серотонинергических нервных структур у *E. multilocularis* было меньше, чем это отмечено у *E. granulosus* (Brownlee et al., 1994). Это относится к числу обнаруженных серотонинергических нервных клеток, отсутствию четко выраженных поперечных комиссур между продольными нервными стволами, а также между ганглиями.

В результате проведенного нами исследования в нервной системе цестоды *E. multilocularis* впервые выявлены структуры, способные синтезировать новое нейрональное сигнальное вещество – оксид азота. Открытие функции оксида азота (NO) как нового атипичного нейронального сигнального вещества в нервной системе млекопитающих (Garthwaite, 1991; Snyder, 1992; Vincent et al., 1995) явилось новым этапом в исследовании роли этого вещества не только у млекопитающих, но и других животных, в том числе и беспозвоночных. В результате использования НАДФН-диафоразной гистохимической реакции, в качестве селективного маркера для выявления фермента NO-синтазы, были получены данные о наличии этого фермента в нервной системе моллюсков, аннелид, ракообразных, насекомых, а также показана функциональная роль оксида азота в регуляции ряда функций у этих животных (Elofsson et al., 1993; Moroz et al., 1994; Elpfick et al., 1993 и др.).

Эксперименты, проведенные нами ранее, выявили наличие НАДФН-диафоразной реакции в центральных и периферических отделах нервной системы ряда представителей паразитических плоских червей – цестод и трематод (Gustafsson et al., 2001, 2003; Lindlöm et al., 1998; Terenina et al., 1999, 2003). Полученные данные дают основание заключить, что в нервной системе исследованных гельминтов содержатся клетки и нервные волокна, способные синтезировать оксид азота, что предполагает наличие у гельминтов NO-ергической нейрональной сигнальной системы.

НАДФН-диафоразное гистохимическое окрашивание нервных структур, расположенных вблизи мышечных волокон стенки тела, прикрепительных органов и репродуктивного тракта у цестод и трематод свидетельствуют об участии NO в регуляции деятельности мускулатуры гельминтов. Наличие НАДФН-диафараза позитивных фибрилл в волокнах, пронизывающих тегумент и идущих к поверхности тела указывает на возможную связь NO-ергических нервных структур с сенсорной функцией паразитов. Выявление НАДФН-диафараза позитивных нервных структур у личиночных форм цестод и трематод свидетельствует о важной роли NO-нейрональной сигнальной системы на различных стадиях развития гельминтов.

Проведенные нами эксперименты показали, что НАДФН-диафоразная реакция, свидетельствующая о наличии нитроксидергических нервных структур у *E. multilocularis*, наблюдалась в трех парах ганглиев, расположенных в сколексе – хоботковых, латеральных, постлатеральных, в комиссурах, связывающих ганглии, в продольных нервных стволах (главным образом, в наиболее развитых главных латеральных нервных стволах), в нервных волокнах, иннервирующих присоски паразита. Следует отметить, что в отличие от сведений, имеющихся в отношении *E. granulosus* (Brownlee et al., 1994) применение НАДФН-диафоразной гистохимической реакции выявило наличие

некоторых деталей в строении нервной системы *E. multilocularis*, в частности, обнаружена дополнительная комиссура, связывающая постлатеральные ганглии, данные о наличии которой у *E. granulosus* отсутствуют. Полученные данные показывают, что помимо серотонинергических, пептидгических и холинергических элементов в нервной системе *E. multilocularis* присутствуют нитроксидагические нервные структуры.

Таким образом, проведенное исследование впервые выявило аминергические, пептидгические и нитроксидагические нервные структуры у взрослой формы *E. multilocularis*. Полученные данные свидетельствуют о важной функциональной роли этих веществ в иннервации мускулатуры хоботка, присосок, репродуктивной системы у исследованного паразита.

Плоские черви являются наиболее примитивными представителями многоклеточных с билатеральной симметрией. В эволюции нервной системы они занимают стратегически важную ключевую позицию, поскольку являются самыми простыми организмами с билатеральной симметрией, где впервые появляется централизация и цефализация нервных элементов. Присутствие NO на ранних этапах эволюции, данные о наличии NO сигнальной системы у других беспозвоночных – насекомых, ракообразных, моллюсков, нематод, свободноживущих плоских червей, а также наши данные, относящиеся к паразитическим плоским червям, свидетельствуют о том, что NO сигнальная система является эволюционно древней и имеет широкое распространение.

Авторы выражают благодарность д.б.н Коваленко Ф.П. за предоставленный материал *E. multilocularis*.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 08-04-00271а, 09-04-00243а

Литература

- Бессонов А.С. Альвеолярный эхинококкоз и гидатидоз. М., 2003. 334 с.
- Brownlee D.J.A., Fairweather I., Johnston C.F., Rogan M.T. Immunocytochemical localization of serotonin (5-HT) in the nervous system of the hydatid organism, *Echinococcus granulosus* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 233–241.
- Coons A.H., Leduc E.H., Connolly J. Studies on antibody production. I. A method for the histochemical demonstration of specific antibody and its application to a study of the hyperimmune rabbit // J. Exp. Med. 1955. Vol. 102. P. 49–60.
- Dawson T.M., Bredt D.S., Fotui M., Hwang P.M., Snyder S.H. Nitric oxide synthase and neuronal NADPH diaphorase are identical in brain and peripheral tissue // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1991. Vol. 88. P. 7797–7801.
- Elphick M.R., Green I.C., O'Shea M. Nitric oxide synthesis and action in an invertebrate brain // Brain Res. 1993. Vol. 619. P. 344–346.
- Elofsson R., Carlberg M., Moroz L.L., Nezlin L.P., Sakharov D.A. Is nitric oxide (NO) produced by invertebrate neurons? // Neuroreport. 1993. Vol. 4. P. 279–282.
- Fairweather I., Mcmillan M.T., Johnston C.F., Halton D.H., Rogan M.T., Reb H. Serotonergic and peptidergic nerve elements in the protoscolex of *Echinococcus granulosus* (Cestoda, Cyclophyllidae) // Parasitol. Res. 1994. Vol. 80. P. 649–656.
- Garthwaite J. Glutamate, nitric oxide and cell-cell signalling in the nervous system // Trends Neurosci. 1991. Vol. 14, N 2. P. 60–67.
- Garstafsson M.K.S., Terenina N.B., Bessonov A.S., Kovalenko F.P., Rusakov S.V. The aminergic and peptidergic nervous system in *Echinococcus multilocularis* protoscolex // Proc. of ICOPA X. Vancouver, 2002. P. 369–373.

- Gustafsson M.K.S., Gaivoronskaja T.V., Terenina N.B., Tolstenkov O.O.* The nitregeric nervous system in flatworms // *Helminthologia*. 2003. Vol. 40. P. 79–85.
- Gustafsson M.K.S., Terenina N.B., Kreshchenko N.D., Reuter M., Maule A.G., Halton D.W.* Comparative study of the spatial relationship between nicotinamide adenine dinucleotide phosphate-diaphorase activity, serotonin immunoreactivity, and GYIRfamide immunoreactivity and musculature of the adult liver fluke, *Fasciola hepatica* (Digenea, Fasciolidae) // *J. Comp. Neurol.* 2001. Vol. 429. P. 71–79.
- Hope B.T., Vincent S.R.* Histochemical localization of neuronal NADPH-diaphorase // *J. Histochem. Cytochem.* 1989. Vol. 37. P. 653–661.
- Lindholm A.M., Lindstrom Ch.A., Terenina N.B., Reuter M., Gustafsson M.K.S.* No nerves in parasites. A NADPH-diaphorase histochemical study of tapeworms and flukes // Simple nervous systems: Abstr. of 5th East Europ. Conf. of Intern. Soc. Invertebr. Neurobiol. Moscow, 1997. P. 42.
- Moroz L.L., Winlow W., Turner R.W., Bulloch A.G.M., Lukowian K., Syed N.J.* Nitric oxide synthase-immunoreactive cells in the CNS and periphery of *Limnea* // *Neuroreport*. 1994. Vol. 5. P. 1277–1280.
- Morseth D.J.* Observation on the fine structure of the nervous system of *Echinococcus granulosus* // *J. Parasitol.* 1967. Vol. 53. P. 492–500.
- Sakamoto T.M., Sugimura M.* Studies on echinococcosis. XXI. Electron microscopical observations on general structure of larval tissue of multilocular echinococcus // *Jap. J. Vet. Res.* 1969. Vol. 17. P. 67–81.
- Shield J.M.* *Dipilidium caninum*, *Echinococcus granulosus* and *Hydatigera taeniaeformis*: Histochemical identification of cholinesterases // *Exp. Parasitol.* 1967. Vol. 25. P. 217–231.
- Snyder S.H.* Nitric oxide: First in a new class of neurotransmitters // *Science*. 1992. Vol. 257. P. 494–496.
- Terenina N.B., Gustafsson M.K.S.* Nitric oxide and its target cells in cercaria of *Diplostomum chromatophorum* – a histochemical and immunocytochemical study // *Parasitol. Res.* 2003. Vol. 89. P. 199–206.
- Terenina N.B., Reuter M., Gustafsson M.K.S.* An experimental, NADPH – diaphorase histochemical and immunocytochemical study of *Mesocoestoides vogae* tetrathyridia // *Intern. J. Parasitol.* 1999. Vol. 29. P. 787–793.
- Vincent S.R.* Localization of nitric oxide in the central nervous system // *Nitric oxide in the nervous system* / Ed. S. Vincent. L.: Acad. press, 1995. P. 83–102.
- Wahlberg M.H.* The distribution of F-actin during the development of *Diphyllobothrium dendriticum* (Cestoda) // *Cell and Tissue Res.* 1998. Vol. 291. P. 561–570.

АНТИСТРЕССОВОЕ ДЕЙСТВИЕ ФУРОСТАНОЛОВЫХ ГЛИКОЗИДОВ – НОВОГО КЛАССА ПРИРОДНЫХ АДАПТОГЕНОВ – ПРИ ЗАРАЖЕНИИ РАСТЕНИЙ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ НЕМАТОДАМИ

Ж.В. УДАЛОВА, И.С. ВАСИЛЬЕВА, С.В. ЗИНОВЬЕВА,
В.А. ПАСЕШНИЧЕНКО

Понятие «стресс», изначально применявшееся в основном к животным, в настоящее время широко применяется и при изучении реакций растений на действие экстремальных факторов (Александров, 1975; Генкель, 1982; Удовенко, 1979). Выделяют три основные группы факторов, вызывающих стресс у растений: физические — недостаточная или избыточная влажность, освещенность, температура, радиоактивное излучение, механические воздействия; химические — соли, газы, ксенобиотики (гербициды, инсектициды, фунгициды, промышленные отходы и др.); биологические — поражение возбудителями болезней или вредителями. Согласно современным представлениям, фитопатогены являются факторами стресса, вызывающими определенные реакции клеток растений, в основных чертах сходных с ответом на абиотические стрессоры (Levitt, 1972, и др.). Вопрос о реакциях растений на воздействие стрессовых факторов биогенной и абиогенной природы изучается на протяжении многих десятилетий. Установлено, что стресс у растений — это комплексная защитная реакция, включающая как неспецифические (общие для разных типов стрессоров), так и специфические компоненты. К неспецифической составляющей стресса относятся, в частности, следующие явления: повышение проницаемости и деполяризация клеточных мембран, повышение содержания в цитоплазме ионов кальция, выход ионов калия из клеток, увеличение вязкости цитоплазмы, синтез особых «стрессорных» белков, торможение роста и деления клеток, усиление дыхания, угнетение фотосинтеза, увеличение продукции гормонов стресса — абсцизовой и жасмоновой кислот, этилена. Всего насчитывается от 15 до 20 «неспецифических» признаков стресса у растений (Тарчевский, 2001; Пятагин, 2008). Некоторые исследователи полагают, что этими признаками все и исчерпывается, т.е. стресс предлагается рассматривать как интегральный *неспецифический* ответ, направленный на мобилизацию защитных сил растения. Однако, существует еще и *специфическая* составляющая стресса, зависящая от вида стрессора. В процессе эволюции растения выработали защитные механизмы, которые позволяют им успешно противостоять различного рода неблагоприятным воздействиям, в том числе биогенным: вредителям и фитопатогенным микроорганизмам. Адаптация растений к стрессовым условиям среды, в том числе к заболеваниям, вызванным фитопатогенами, является не только чисто научной проблемой физиологии растений, но и выходит на передний план среди проблем современной сельскохозяйственной биотехнологии

Проблема расшифровки молекулярных механизмов биотического стресса, вызванного паразитическими нематодами, и связанные с ней вопросы устойчивости растений к этим паразитам до сих пор остаются малоизученными. Исследования паразитических нематод как агентов, вызывающих стресс у растений, стали проводиться не так давно. Литературных данных, в которых фитопаразитические нематоды рассматриваются как фактор стресса, немного (Browder et al., 1994; Dyer et al., 1993; Fasan, Havercort, 1991; Heinrichs, 1994; Nutter et al., 2002; Showler et al., 1991; Singh et al., 1994). Уже в первых работах о заболеваниях, вызванных паразитическими нематодами, отмечались симптомы, характерные для воздействий экстремальных факторов абиогенного происхождения, таких, как засуха, холод, минеральное голодание и др. (Устинов, 1959; Деккер, 1974). В ряде работ проводится параллель между стрессовым воздействием, вызванным нематодой, и стрессами абиогенной природы (Fasan, Havercort, 1991; Havercort et al., 1991; Schans, 1991). Было показано, что нематода является причиной водного и окислительного стрессов, стресса, вызванного минеральным голоданием и др. (Browder et al., 1994; Guida et al., 1992; Kirkpatrick et al., 1991; Kuroda, 1991). Установлено, что нематоды вызывают нарушения многих звеньев обмена растений. При этом характер изменений в обмене, возникающих при заражении растений, зависит от видовых особенностей нематод, их физиологической активности. Наряду с этим, не меньшее значение имеют те свойства высшего растения, которые обуславливают его способность сопротивляться воздействию нематод, локализовать и ингибировать паразита, сохранить нормальный ход своего развития и процессов жизнедеятельности в целом. Как уже отмечалось, существуют принципиальные различия между действием нематоды как фактора стресса и факторами абиогенной природы. При проникновении нематод в растение образуется система паразит–хозяин, где биотрофный паразит – нематода «не заинтересован» в гибели растительной клетки. В процессе эволюции были выработаны особые механизмы адаптации растений, обеспечивающие их выживание.

Вместе с тем биогенный стресс, индуцированный паразитическими организмами, имеет ряд особенностей, отличающих его от стресса, вызванного воздействием абиогенных экстремальных факторов. Воздействие любого паразитического организма на своего хозяина складывается из механического повреждения, химического воздействия и отнятия пищи. Это в равной мере касается и фитопаразитических нематод, которые оказывают на растения многофакторное воздействие физической и химической природы. В процессе двигательной и пищевой активности фитонематоды разрушают клетки и ткани хозяина. При этом особенно выражено химическое воздействие, так как фитонематоды выделяют разнообразные ферменты и соединения с гормональной активностью. Выделяемые ими соединения нарушают в местах повреждения процессы метаболизма, роста и дифференциации тканей растений. В выделениях нематод, кроме белков, обнаружены в большом количестве аммиак, аминокислоты, амины, альдегиды и органические кислоты. Эти продукты жизнедеятельности могут быть причиной гибели клеток растения и тем самым являются для них токсинами (Mateill, 1994; Sijmons et al., 1994).

Биохимические средства адаптации растений к паразитическим нематодам можно условно разделить на две группы: первая группа факторов – преинфекционные защитные вещества (препятствующие установлению контакта растения с нематодой) и вторая – постинфекционные вещества (обеспечивающие устойчивость в том случае, когда нематоды вступают в непосредственные отношения с клетками своего хозяина).

К числу факторов, способствующих растениям выживать в условиях стресса, большую роль отводят веществам специализированного обмена, которые выполняют в растениях функцию адаптогенов. Понятие «адаптогены» было введено в научный лексикон советским исследователем Н.В. Лазаревым в 1947 г. Адаптогены – вещества, обладающие антиоксидантными свойствами и усиливающие неспецифический иммунитет организма, благодаря чему повышается его сопротивляемость к стрессовым воздействиям. Большинство известных биогенных адаптогенов имеют растительное происхождение. Это соединения различной химической структуры: фенолы, изопреноиды, гликозиды и некоторые другие вещества специализированного обмена растений, среди которых особую роль отводят изопреноидным соединениям (Васильева, Пасешниченко, 2000). Наиболее высокой биологической активностью обладают стероидные гликозиды, которые играют значительную роль в экологической адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. Наиболее часто они встречаются в растениях, принадлежащих к сем. *Asparaginaceae*, *Alliaceae*, *Liliaceae*, *Dioscoreaceae*, *Scrophulariaceae*, *Zygophyllaceae*, *Solanaceae*, где могут накапливаться в значительных количествах. Сами по себе стероидные гликозиды нетоксичны для патогена, однако продукты их гидролиза – агликоны – достаточно токсичны. В клетке растения гликозиды содержатся в вакуоле, а ферменты, вызывающие их гидролиз, – β -гликозидазы – в цитоплазме. При повреждении клетки, например при внедрении патогена, нарушается проницаемость мембраны вакуоли. Гликозиды поступают в цитоплазму, где происходит их гидролиз под действием фермента с образованием высокотоксичных агликонов (Tschesche, Wulff, 1973; Васильева, Пасешниченко, 2000).

Важным свойством стероидных гликозидов, определяющих их биологическую активность, является способность образовывать комплексы со стеринами. Благодаря этому стероидные гликозиды обладают гемолитической, гипохолестеролемической, противоопухлевой, фунгицидной, антимикробной и другими видами биологической активности (Tschesche, Wulff, 1973). Адаптогенное воздействие таких соединений связано с ослаблением негативных биохимических и функциональных сдвигов при стресс-реакциях и активацией синтеза соединений, приводящих к улучшению энергетического обмена и восстановительных процессов. Однако механизм их действия при действии стресс-факторов в каждом конкретном случае имеет свои особенности и требует специального изучения.

В настоящее время активно изучаются стероидные гликозиды диоскореи дельтовидной (*Dioscorea deltoidea* Wall). За рубежом растения и культуру клеток диоскореи используют в основном в качестве источника диосгенина для получения стероидных лекарственных препаратов. У стероидных гликозидов фураностанолового ряда (ФГ), выделенных из культуры клеток *Dioscorea deltoidea*, были выявлены антиоксидантная, иммуномодулирующая

щая, анаболическая, антивирусная и антимикробная активности (Васильева, Пасешниченко, 1999; Васильева, Пасешниченко, 2000). Широкий спектр биологического действия стероидных гликозидов позволили сделать вывод о ведущей роли этих соединений в природной устойчивости сапонинсодержащих растений к фитопатогенам (Васильева, Пасешниченко, 1999; Васильева, Пасешниченко, 2000; Кинтя и др., 1987) и предположить, что их действие связано неким универсальным общебиологическим механизмом, включающим взаимодействие с клеточными мембранами.

Адаптогенное действие ФГ культуры клеток диоскореи при действии стресс-факторов биогенной природы были изучены на растениях, инвазированных паразитическими нематодами. Для обработки растений использовали препарат ФГ, который был выделен из суспензионной культуры клеток *Dioscorea deltoidea* Wall шт. ИФР ДМ-0,5 и представлял собой смесь двух стероидных гликозидов: дельтозида и протодиосцина (2 : 3). Исследовали экзогенное влияние препарата ФГ на паразито-хозяйных системах: галловая нематода *M. incognita* – томаты и огурцы; цистообразующая нематода *G. rostochiensis* – томаты и картофель; цистообразующая нематода *G. pallida* – картофель. Было установлено, что обработка семян и вегетирующих растений томатов, огурцов и картофеля ФГ заметно снижала поражаемость растений паразитическими нематодами (Васильева и др., 1998; Зиновьева и др., 1995; Zinovieva et al., 1997). Защитное действие ФГ проявлялось не только в меньшей поражаемости растений – количестве образовавшихся галлов и цист на корнях, но и сказывалось на морфо-физиологических и популяционных характеристиках самого паразита: уменьшались размеры (таб. 1), увеличивались сроки развития и менялось соотношение полов в сторону увеличения доли мужских особей в популяции (Васильева и др., 1998; Зиновьева и др., 1995; Zinovieva et al., 1997). Проведенный анализ показал, что при сохранении общей тенденции, проявляющейся в ингибировании паразита и подавлении его популяции (меньшая поражаемость нематодами, уменьшение размеров паразитов по сравнению с контрольными, уменьшение плодовитости, снижение темпов развития паразитов, изменении структуры популяции), действие препарата на эти показатели на различных растениях-хозяевах заметно различаются, что, по-видимому, обусловлено таксоноспецифическими свойствами растений-хозяев.

Действие ФГ на физиологические и биохимические показатели, характеризующих состояние стресса, исследовали на растениях томатов *Lycopersicon esculentum* Mill F₁ Карлсон (индекс устойчивости ~30%), инвазированных галловой нематодой *Meloidogyne incognita*.

Контакт растения с паразитическими нематодами сопровождаются явлениями, характерными для первичного неспецифического стрессового ответа, такими, как окислительный взрыв, активация окислительных ферментов и т.д. (Molinari, 1991, 1995; Molinari, Miacola, 1997, и т.д.). Это является причиной существенных нарушений гомеостаза клетки и в первую очередь нарушает функционирование биологических мембран. Следует отметить, что свободнорадикальное окисление протекает в любом живом организме при наличии в системе кислорода и ионизирующей радиации, и в норме этот процесс происходит непрерывно и на низком уровне под контролем ферментативных и иных систем клетки. Окислительный стресс начинает разви-

Таблица 1

Влияние ФГ на развитие растений томатов и их зараженность *Meloidogyne incognita*, морфо-физиологические и популяционные показатели нематоды

| Вариант обработки | Незараженные | | | | Зараженные |
|-------------------|-------------------------------|-------------------|-----------|------------|-------------------------------|
| | Масса | | m_n/m_k | Высота, см | Масса |
| | надземных ор-ганов, m_n , г | корней, m_k , г | | | надземных ор-ганов, m_n , г |
| ФГ | 61,2±1,1 | 7,3±2,1 | 8,3 | 73,8±5,2 | 61,6±5,4 |
| Контроль | 37,5± 6,7 | 6,7±1,7 | 5,6 | 56,8±4,8 | 31,2±6,3 |

ваться под влиянием избытка продуктов свободнорадикального окисления ненасыщенных липидов: свободных радикалов, альдегидов, кетонов, перекисей ненасыщенных жирных кислот. Для организма интенсивное цепное окисление липидов крайне нежелательный процесс, т.к. приводит к бесполезному сжиганию ценных компонентов клетки и к образованию чрезвычайно токсичных продуктов. Замедлить цепное окисление за счет обрыва цепей помогают соединения с антиоксидантными свойствами – адаптогены.

В повреждении структуры биологических мембран важную роль играют процессы перекисного разрушения их липидных компонентов. Процессы перекисного окисления липидов (ПОЛ) протекают в клетках растений в обычных условиях, участвуя в катаболизме липидов, но значительно усиливаются при различных стрессовых воздействиях на растительный организм. Одним из основных продуктов окислительных процессов, происходящих в липидах мембран, являются конъюгированные диены (КД) – молекулы с сопряженными двойными связями, образующиеся вследствие липопероксидации ненасыщенных жирных кислот и образования их гидроперекисей. Обнаружение КД и малонового альдегида (МДА) – высоко активного гидрофильного соединения, в норме присутствующего в клетках в низких концентрациях являются чувствительным тестами на процесс перекисного окисления липидов.

Проведенные исследования показали, что ФГ влияют на ПОЛ в листьях и корнях растений (Васильева и др., 2005). Определение продуктов ПОЛ в листьях и корнях проводили через 7, 8, 10, 12, 14, 21 сутки после инвазии нематодой и, соответственно, через 3 ч и 1, 3, 5, 7, 14 сутки после опрыскивания ФГ (рис. 1, 2).

Содержание КД в листьях здоровых растений, обработанных ФГ, на протяжении всего эксперимента (14 дней) снижалось или находилось на уровне контроля; в листьях инвазированных растений, обработанных ФГ, количество КД заметно отличалось от контроля (см. рис. 1, а).

Обработка растений ФГ заметно увеличила содержание КД в корнях растений инвазированных растений по сравнению с контролем, что наблюдалось на протяжении всего эксперимента. (см. рис. 1, б).

| Зараженные | | | | | | |
|----------------------------|-----------|----------------|-------------------------------------|---------------------|----------------------|-----------------------|
| Масса корней, m_k , г | m_n/m_k | Высота, см | Количество галлов в 1 г корня | Балл зара- жения | Размер самок, mm^2 | Число яиц в отеках |
| $9,5 \pm 0,9$ | 6,4 | $60,2 \pm 2,1$ | 84 ± 15 | 1 | $0,219 \pm 0,030$ | 102 ± 20 |
| $8,7 \pm 0,6$ | 3,6 | $47,3 \pm 2,3$ | 296 ± 35 | 4 | $0,309 \pm 0,019$ | 166 ± 24 |

Полученные данные свидетельствует о том, что ФГ вызывают перестройку в молекулах непредельных жирных кислот с образованием КД преимущественно у зараженных растений, делая их молекулы более устойчивыми к эпексидированию (окислению) в условиях стресса. Обладая разносторонней и достаточно высокой активностью в очень малых концентрациях, ФГ вызывают ответную реакцию у растений и в месте воздействия – в листьях, и на достаточно большом удалении от места воздействия – в корнях, что, по-видимому, связано с появлением сигнальных молекул, способных транспортироваться из листьев в корни растений. Одним из основных конечных продуктов ПОЛ у растений является малоновый диальдегид (МДА), в норме присутствующий в клетках в низких концентрациях. При обработке растений ФГ и в здоровых и зараженных томатах содержание МДА в листьях в начале эксперимента было либо на уровне незараженного контроля, либо несколько ниже (см. рис. 2, а.). На 5-е сутки отмечалось резкое увеличение содержания МДА в листьях обработанных ФГ растений (в здоровых – в 1,6 раза, зараженных – в 1,9 раза по сравнению с контролем). В то время как в корнях обработка растений ФГ вызывала в первые дни эксперимента увеличение уровня МДА (см. рис. 2, б). К концу эксперимента и в листьях, и в корнях обработанных ФГ растений отмечалось его значительное снижение, тогда как в зараженных томатах уровень содержания МДА было достаточно высоким.

Полученные данные позволяют сделать вывод о том, что адаптогенное действие ФГ особенно ярко проявляется в том органе растений, который подвергается воздействию биотического стресса. Действуя как антиоксиданты и подавляя окислительные процессы в листьях растений, ФГ в стрессуемом органе – в корнях вызывают неспецифическую защитную реакцию, связанную с кратковременной активацией ПОЛ и образованием термодинамически более устойчивой конформации молекул полиненасыщенных жирных кислот, что в условиях стресса способствует увеличению их стабилизации в структуре липидов клеточных мембран.

Природная антиоксидантная система защиты растений осуществляется низко- и высокомолекулярными соединениями, в том числе пероксидазами, которые входят в состав антиоксидантной системы растений. Окислительный

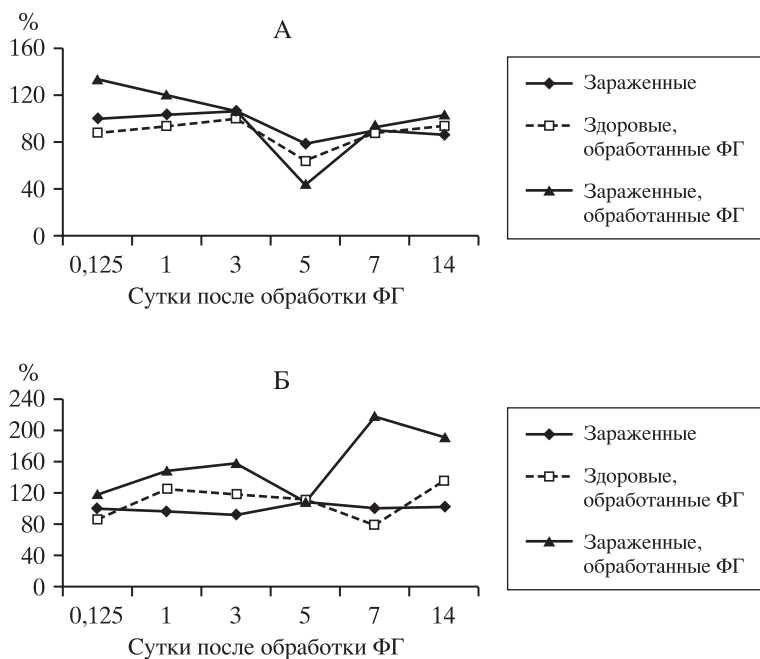


Рис. 1. Изменения в содержании КД в листьях (А) и корнях (Б) томатов, обработанных фураностаноловыми гликозидами (% от здорового и необработанного контроля)

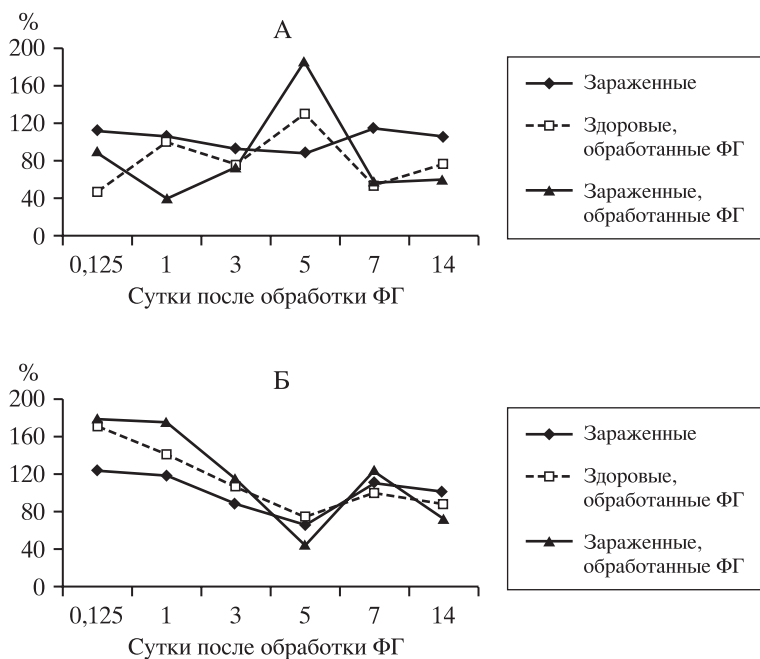


Рис. 2. Изменения в содержании МДА в листьях (А) и корнях (Б) томатов, обработанных фураностаноловыми гликозидами (% от здорового и необработанного контроля)

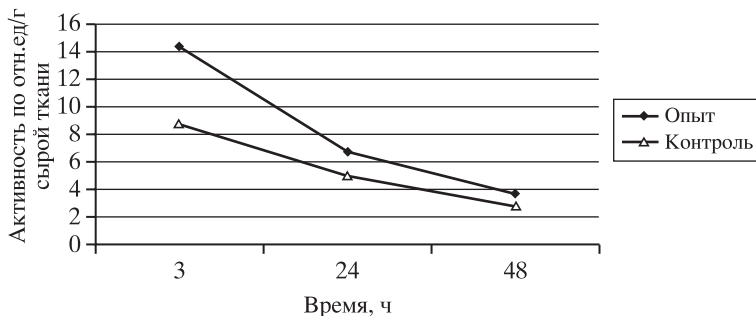


Рис. 3. Действие ФГ на активность пероксидазы в корнях здоровых растений томатов (обработка ФГ – НСР = 2,6; контроль – НСР = 1,4 при $P = 0,05$)

стресс активирует мембраносвязанные и клеточные пероксидазы, которые общепринято считают первыми неспецифическими стрессовыми ферментами (Cassels et al., 2001). Инвазирование растений галловой нематодой приводит к проявлению признаков гиперчувствительного ответа растений на атаку фитопатогенов, выражающееся в изменении экспрессии как щелочных, так и кислых пероксидаз. В различных патологических системах, как правило, первыми откликаются на действие патогена кислые изоформы.

На рис. 3. и в табл. 2. представлены данные об изменении активности ПО в корнях томатов после обработки их ФГ. Судя по табл. 2 уже через 3 часа после опрыскивания растений активность ПО в корнях возрастала в 1,6 раза. В дальнейшем ее активность уменьшалась и в контроле, и в опыте, но на протяжении всего эксперимента активность ПО в корнях обработанных растений оставалась выше, чем в контрольных. Это свидетельствует о быстрой передаче сигнала, вызванного препаратом, из надземных органов растения, обработанных ФГ, в корни.

Заражение обработанных растений нематодами вызвало очень сильное активирование ПО (более чем в 5 раз по сравнению с обработанными неинвазированными растениями). В то время как в необработанных растениях активность фермента изменилась незначительно. Быстрое и сильное нарастание активности ПО в восприимчивом к галловой нематоды сорте томата в ответ на инвазию при действии ФГ аналогично реакции на инвазию устойчивых сортов (Zacheo et al., 1995).

Таким образом, полученные данные указывают на то, что препарат ФГ усиливает метаболизм растений и обладает системным иммуностимулирующим действием.

Одной из приспособительных реакций фотосинтетического аппарата к стрессу, позволяющей растениям адаптироваться к новым условиям, является изменение количественного соотношения пигментов в хлоропластах. Содержание и соотношение этих пигментов, различающихся по химическим, физическим и функциональным свойствам связаны со всем комплексом жизнедеятельности растений. Характер этой связи непостоянен, он зависит от самых различных условий, включая генетически обусловленные свойства растений и влияние внешних факторов.

В основном пигментный состав фотосинтетического аппарата листьев томатов представлен хлорофиллами *a* и *b*, а также и желтыми пигментами:

Таблица 2

Влияние предпосевного замачивания семян в препарате ФГ на активность ПО в корнях томатов, инвазированных *M. incognita*

| Растения | Активность ПО, отн.ед./г сырой ткани | | Активность ПО, % к контролю |
|----------------|--------------------------------------|-----------------|-----------------------------|
| | Опыт (ФГ) | Контроль (вода) | |
| Здоровые | 4,0 | 2,3 | 174 |
| Инвазированные | 19,6 | 3,7 | 530 |
| НСР (P = 0,05) | | 1,9 | |

(β-каротином и окисленными каротиноидами – ксантофиллами: лютеином, зеаксантином, антероксантином, виолаксантином, неоксантином).

Анализ хлоропластных пигментов проводили через 7, 10, 12, 14, 21 сут. и для общего содержания пигментов, хлорофиллов *a*, *b*, каротиноидов через 42 сут. после инвазии нематодой и, соответственно, через 3 ч и 3, 5, 7, 14, 35 сут. после опрыскивания ФГ (Васильева и др., 2003). Было показано, что через 1 неделю после инвазии нематодой происходит некоторое увеличение общего содержания фотосинтетических пигментов (на 11,6% от контрольных растений, см рис. 4–6), особенно хлорофилла *a* (на 12,8%) и каротиноидов (на 15,9%). Анализ динамики образования пигментов в зараженных растениях показал, что на 12-е сут после инвазии томатов происходило снижение, а затем постепенное накопление фотосинтетических пигментов. В результате, через 3 нед. после заражения общее количество их увеличилось на 25,7% по сравнению со здоровыми растениями, при этом значительно возросла доля хлорофилла *b* – на 38,9%. По мере развития заболевания содержание фотосинтетических пигментов снижалось и через 6 недель после заражения было ниже контрольного.

Обработка здоровых растений томатов также вызывала увеличение образования фотосинтетических пигментов (см. рис. 4–6.). Накопление пигментов происходило постепенно. Содержание хлорофилла *b* была выше, чем хлорофилла *a*. Через 2 нед. количество хлорофилла *a* возросло на 26,2%, а *b* – на 46,5%, по сравнению со здоровыми растениями.

При обработке инвазированных растений ФГ наблюдали значительное увеличение количества пигментов (см. рис. 4–6) Так, через 3 ч после опрыскивания ФГ общее содержание пигментов возросло на 20,6%, при этом количество хлорофилла *a* увеличилось на 19,4%, хлорофилла *b* – на 21,3%. К концу эксперимента содержание пигментов у зараженных и здоровых растений, обработанных ФГ, снизилось и достигло уровня контроля

Проводя анализ содержания хлорофиллов *a* и *b*, было отмечено значительное увеличение биосинтеза хлорофиллов на начальной стадии стрессового воздействия, вызванного нематодой, что, по-видимому, является неспецифической защитной реакцией растения на внедрение патогена.

Известно, что содержание хлорофилла с возрастом в инфицированных *Meloidogyne* spp. растениях томатов стремительно сокращается по сравнению со здоровыми растениями. Особенно резко снижается количество хлорофилла *a* по сравнению с хлорофиллом *b*. (Bird, Loveys, 1975; Ahmed, Jehan, 1992). По-видимому, изменения в количестве и составе хлорофилла вызваны

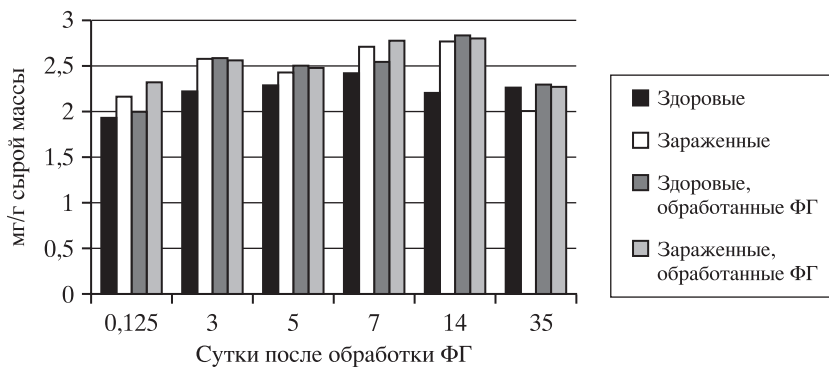


Рис. 4. Динамика общего содержания пигментов в листьях томатов ($HCP_{0,125\text{сут}} = 0,204$; $HCP_{3\text{сут}} = 0,286$; $HCP_{5\text{сут}} = 0,203$; $HCP_{7\text{сут}} = 0,234$; $HCP_{14\text{сут}} = 0,354$; $HCP_{35\text{сут}} = 0,215$ при $P = 0,05$)

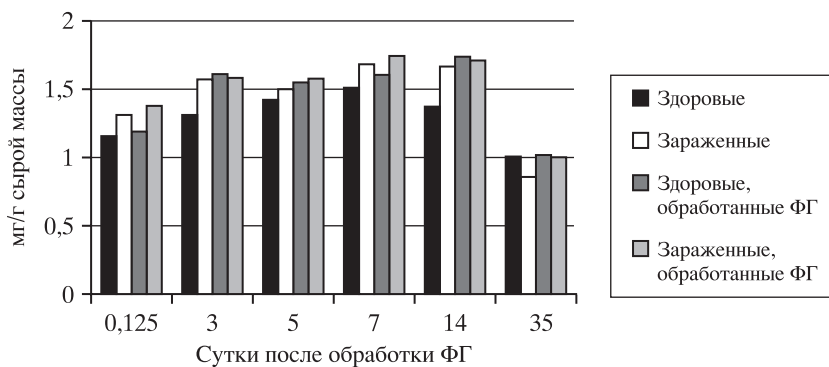


Рис. 5. Динамика содержания хлорофилла *a* в листьях томатов ($HCP_{0,125\text{сут}} = 0,135$; $HCP_{3\text{сут}} = 0,217$; $HCP_{5\text{сут}} = 0,167$; $HCP_{7\text{сут}} = 0,163$; $HCP_{14\text{сут}} = 0,281$; $HCP_{35\text{сут}} = 0,068$ при $P = 0,05$)

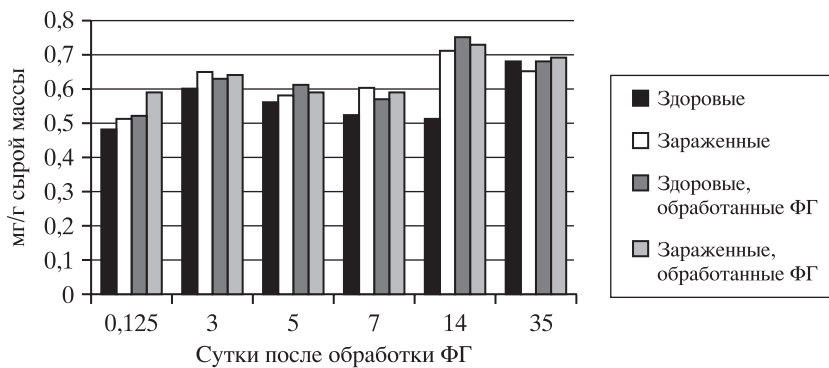


Рис. 6. Динамика содержания хлорофилла *b* в листьях томатов ($HCP_{0,125\text{сут}} = 0,093$; $HCP_{3\text{сут}} = 0,035$; $HCP_{5\text{сут}} = 0,025$; $HCP_{7\text{сут}} = 0,048$; $HCP_{14\text{сут}} = 0,175$; $HCP_{35\text{сут}} = 0,028$ при $P = 0,05$)

нарушением проводящих функций корневой системы. Образование галлов на корнях растений нарушает водный баланс, а потеря воды снижает активность фотосинтеза (Рубин, 1976). Причем небольшое обезвоживание тканей положительно действует на фотосинтетический процесс, а при больших потерях воды наступает угнетения фотосинтеза. Нужно заметить, что подавление фотосинтетической деятельности растительного организма зависит в большей мере от фазы развития заболевания (Рубин и др., 1975). Кроме того, на фотосинтез оказывает влияние уровень инвазии. Так при значительном заражении растений томатов личинками *M. javanica* интенсивность фотосинтеза уменьшалась, а при небольшом – увеличивалась (Wallace, 1974, цит. по Покровской, 1988). Снижение содержания хлорофилла в листьях связывают с образованием нематодой гигантских клеток, что увеличивает метаболическую активность корней (McClure, 1977). Обработка зараженных растений томатов ФГ приводит к стабилизации фотосинтетического аппарата, что выражается в более растянутом во времени снижении содержания фотосинтетических пигментов.

В антиоксидантную систему защиты растения входят каротиноиды. Одной из основных функций каротиноидов, помимо структурной и светособирающей, является светозащитная – они рассеивают избыточную энергию с помощью ксантофиллового кольца, гасят возбужденное состояние хлорофилла, а также каротиноиды могут «тушить» активные формы кислорода. В условиях стресса каротиноиды, как вещества легко окисляющиеся, защищают фотосинтетический аппарат от повреждающего действия окислительных радикалов и синглетного кислорода. В большинстве случаев антиоксидантная активность каротиноидов определяется строением молекулы данного вещества. Наличие в каротиноидах большого числа (11 и более) двойных связей усиливает их биологическую активность, в том числе это проявляется в торможении процессов перекисного окисления липидов; с увеличением длины полиеновой цепочки возрастает степень ее стабилизации и увеличивается антиоксидантная активность; каротиноиды с планарной структурой обладают большей антиоксидантной активностью по сравнению с каротиноидами с трехмерной структурой (Капитонов, Пименов, 1996). Отмечено, что при наличии в кольцевых структурах каротиноидов кето- и гидроксигрупп (лютеин, зеаксантин и др) наблюдается снижение концентрации данных соединений, необходимых для торможения перекисного окисления липидов (Капитонов, Пименов, 1996). Виолоксантиновый цикл (ВКЦ) – это химические циклические реакции, предотвращающие фотодеструкцию. Так, на сильном свете каротиноид виолаксантин восстанавливается до зеаксантина, при этом выделяется кислород, когда освещенность снижается, зеаксантин окисляется до виолаксантина (рис. 7.). В ряде работ было показано, что при некоторых видах стресса происходит значительное увеличение зеаксантина, которое коррелирует с увеличением биосинтеза бета-каротина, являющегося предшественником зеаксантина (см. рис. 7). После обработки инвазированных растений увеличивается содержание каротиноидов виолаксантинового цикла, что, возможно, является частью механизма защиты от биотического стресса.

Ранее было показано, что в растениях картофеля, зараженного *Globodera rostochiensis*, значительно увеличивалось содержание каротиноидов

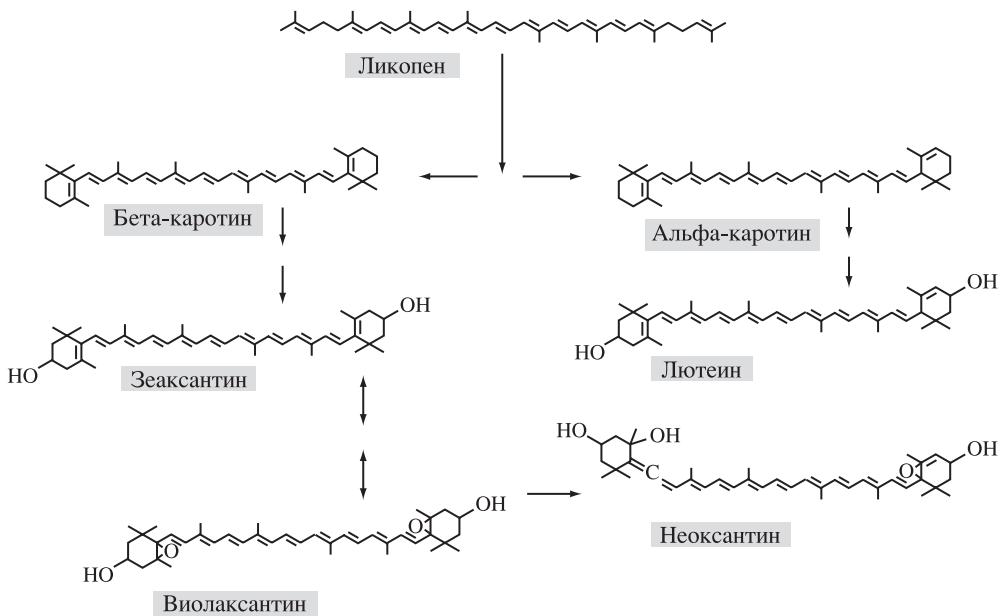


Рис. 7. Упрощенная схема превращения циклических каротинов в циклические ксантофиллы (по Armstrong, Hearst, 1996)

(Соловьева, 1989). Было отмечено, что в растительных клетках при стрессе значительно увеличивается уровень ксантофилла – неоксантина (Шакирова, 1989), а при стрессе абиогенной природы (засоление, гипоксия и др.) в растениях происходит образование большого количества зеаксантина, предшественником которого является β -каротин (Cowan et al., 1995; Demmig-Adams, Adams, 1992; Маслова и др., 1996).

Стресс, вызванный галловой нематодой, также приводил к увеличению каротиноидов (рис. 8.). Через неделю после инвазии увеличилось содержание β -каротина и пигментов ВКЦ по сравнению со здоровыми растениями (рис. 9, 10.). Поскольку инвазия томатов приводит к интенсификации окислительных процессов в тканях растений, это отразилось на количестве сильно окисленных форм – ксантофиллов (рис. 10, 11). Так, количество наиболее окисленной формы – неоксантина увеличилось почти в 2 раза, существенно возросло содержание виолаксантина и антероксантина в общем содержании ВКЦ. Причем через 3 недели после инвазии нематодой уровень β -каротина и пигментов ВКЦ снизился ниже уровня здоровых растений, а уровень неоксантина остался достаточно высоким. Тогда как в здоровых растениях, обработанных ФГ, наблюдается существенное увеличение содержания каротиноидов (β -каротина, пигментов ВКЦ, кроме неоксантина), к концу эксперимента их количество практически сравнялось с контролем. Даже через 3 ч после обработки ФГ здоровых и зараженных нематодой томатов в 1,7 раза увеличилось содержание β -каротина, а содержание пигментов ВКЦ в 1,5 раза по сравнению со здоровыми растениями. В то же время доля неоксантина снизилась после обработки ФГ инвазированных растений, хотя и была значительно выше контроля (см. рис. 9–11).

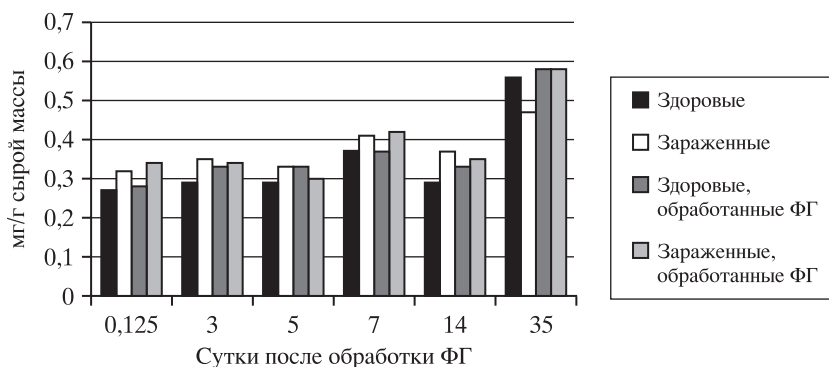


Рис. 8. Динамика содержания каротиноидов в листьях томатов ($HCP_{0,125\text{сут}} = 0,044$; $HCP_{3\text{сут}} = 0,052$; $HCP_{5\text{сут}} = 0,6$; $HCP_{7\text{сут}} = 0,038$; $HCP_{14\text{сут}} = 0,041$; $HCP_{35\text{сут}} = 0,068$ при $P = 0,05$)

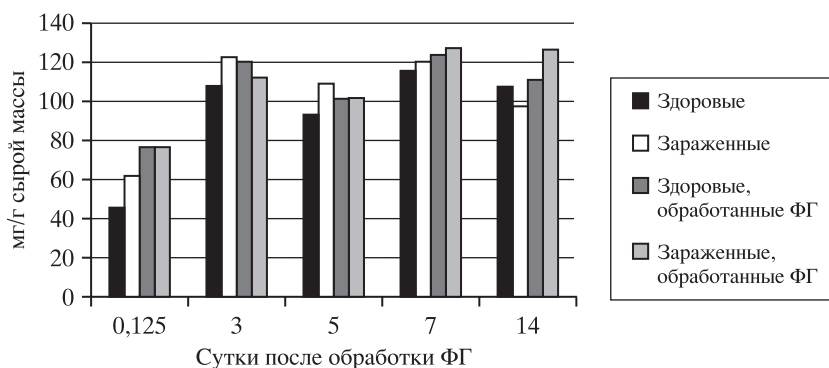


Рис. 9. Динамика содержания β -каротина в листьях томатов ($HCP_{0,125\text{сут}} = 15,23$; $HCP_{3\text{сут}} = 8,65$; $HCP_{5\text{сут}} = 7,33$; $HCP_{7\text{сут}} = 6,47$; $HCP_{14\text{сут}} = 3,43$ при $P = 0,05$)

Таким образом, ФГ стимулирует фитоиммунитет путем сдвига метаболизма каротиноидов в сторону образования пигментов ВКЦ, играющих защитную роль, стабилизируя фотосинтетический аппарат. Очевидно, что ФГ способствуют увеличению скорости образования в растениях каротиноидов – соединений, защищающих клетки от окислительного стресса, в данном случае инициированного галловыми нематодами, благодаря антиоксидантными свойствами.

Механизм адаптогенного действия ФГ можно представить следующим образом. Фуростаноловые гликозиды являются стероидными гликозидами, имеющими две углеводные цепи, присоединенные к агликону с разных концов молекулы. Они не образуют комплексы со стеринами наружного бислоя мембран, как спиростаноловые гликозиды, а их взаимодействие с мембранами, скорее всего, опосредовано рецепторами белковой природы на поверхности или внутри мембраны. Существование подобных взаимодействий показано для гликозидов женьшеня, которые, благодаря отсутствию цитотоксических свойств способны оказывать влияние на функциональную активность мембранных ферментов и клеточных сигнальных систем. Неко-

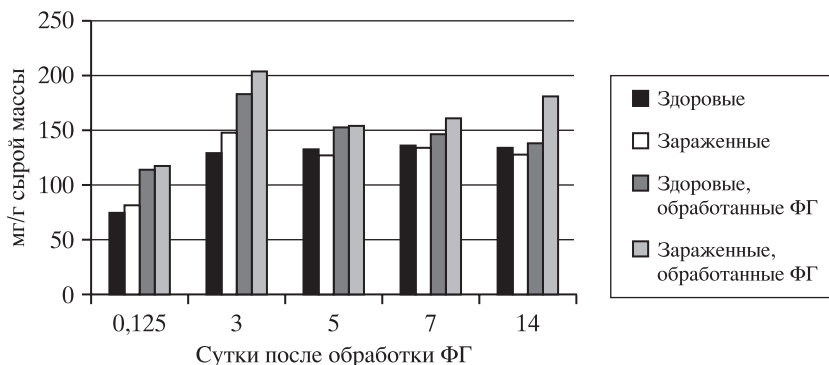


Рис. 10. Динамика содержания ксантофиллов в листьях томатов ($HCP_{0,125сут} = 22,34$; $HCP_{3сут} = 18,72$; $HCP_{5сут} = 17,44$; $HCP_{7сут} = 9,86$; $HCP_{14сут} = 24,15$ при $P = 0,05$)

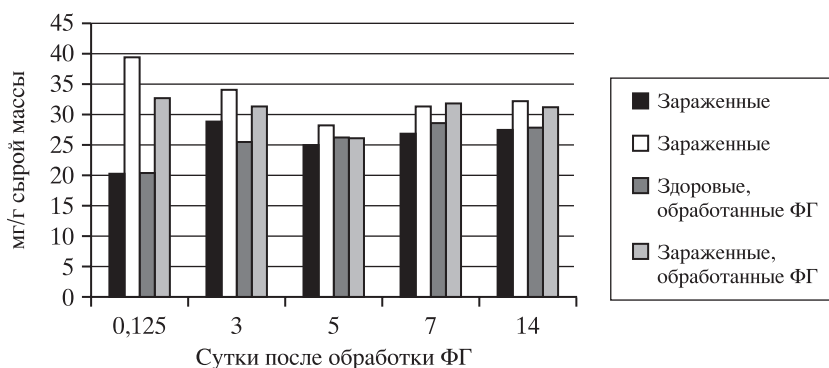


Рис. 11. Динамика содержания неоксантина в листьях томатов ($HCP_{0,125сут} = 10,41$; $HCP_{3сут} = 2,86$; $HCP_{5сут} = 3,14$; $HCP_{7сут} = 3,58$; $HCP_{14сут} = 2,88$, при $P = 0,05$)

валентное взаимодействие рецептора со стероидной молекулой приводит к изменению конформации рецепторного белка. Конформационный импульс с помощью вспомогательных белков передается на стартовый фермент, специфичный для той или иной сигнальной системы. Сигнал поступает в генетический аппарат клетки, что приводит к экспрессии защитных генов, позволяющей растению активировать химическую защиту и адаптироваться к изменившимся условиям. Известно, что некоторые растительные гормоны, в частности брассиностероиды, жасмоновая кислота и ее производные и некоторые синтетические аналоги природных цитокининов действуют подобно «мягкому стрессу», активизируя биохимическую систему защиты растений.

По-видимому, обработка растений томатов ФГ вызывает неспецифические защитные реакции, которые выражаются в наблюдаемом нами увеличении пигментного фонда фотосинтетического аппарата, особенно пигментов виолаксантинового цикла, активизации процессов, связанных с ПОЛ, и возрастании активности фермента антиоксидантной защиты пероксидазы. При инвазии растений паразитическими нематодами усиливается опасный для клетки процесс перекисного окисления липидов (ПОЛ). Фуростаноло-

вые гликозиды способствуют повышению активности антиоксидантной системы защиты, сдерживающей неблагоприятные изменения в мембранах и снижающей интенсивность ПОЛ до уровня, близкого к норме. Активизируя общие неспецифические системы стрессорного ответа, ФГ способствуют запуску специализированных механизмов долговременной адаптации, что позволяет растениям в течение некоторого времени находиться в состоянии повышенной сопротивляемости к неблагоприятным условиям.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В.Я. Клетки, микромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975, 330 с.
- Васильева И.С., Ванюшкин С.А., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Большевцева Ю.В., Пасешниченко В.А. Фотосинтетические пигменты растений томатов в условиях биотического стресса и действие на них фураностаноловых гликозидов // Прикл. биохимия и микробиология. 2003. Т. 39, № 6. С. 689–696.
- Васильева И.С., Ванюшкин С.А., Зиновьева С.В., Удалова Ж.В., Волкова Л.А., Носов А.М., Пасешниченко В.А. Адаптогенное действие фураностаноловых гликозидов *Dioscorea deltoidea* Wall на окислительные процессы растений томатов в условиях биотического стресса // Там же. 2005. Т. 41, № 3. С. 347–353.
- Васильева И.С., Зиновьева С.В., Пасешниченко В.А., Удалова Ж.В. Защитное действие фураностаноловых гликозидов на растения, зараженные галловой нематодой *Meloidogyne incognita* // Там же. 1998. Т. 34, № 5. С. 560–563.
- Васильева И.С., Пасешниченко В.А. Биологически активные изопреноиды растений: Биосинтез и значение для биотехнологии: (Обзор) // Там же. 1999. Т. 35, № 5. С. 521–535.
- Васильева И.С., Пасешниченко В.А. Стероидные гликозиды растений и культуры клеток дикоскорей, их метаболизм и биологическая активность // Успехи биол. химии. 2000. Т. 40. С. 153–204.
- Генкель П.А. Физиология устойчивости растительных организмов. М., 1982. 220 с.
- Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними. М.: Колос, 1972. 444 с.
- Зиновьева С.В., Васильева И.С., Удалова Ж.В., Пасешниченко В.А. Адаптогенные свойства стероидных гликозидов фураностанолового ряда в связи с их действием на паразитических нематод в растениях // Докл. РАН. 1995. Т. 342, № 1. С. 131–133.
- Капитонов А.Б., Пименов А.М. Каротиноиды как антиоксидантные модуляторы клеточного метаболизма // Успехи соврем. биологии. 1996. Т. 116, № 2. С. 179–193.
- Кинтя П.К., Лазурьевский Г.В., Балашова Н.Н. Строение и биологическая активность стероидных гликозидов ряда спиростана и фураностана. Кишинев: Штинца, 1987. 142 с.
- Лазарев Н.В. Эволюция фармакологии. Л.: Воен.-мор. мед. акад., 1947. 276 с.
- Маслова Т.Г., Попова И.А., Корнюшенко Г.А., Королева О.Я. // Физиология растений. 1996. Т. 43, № 3. С. 437–449.
- Рубин Б.А. Курс физиологии растений. М.: Высш. шк., 1976. 576 с.
- Рубин Б.А., Арциховская Е.В., Аксенова В.А. Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Высш. шк., 1975. 320 с.
- Покровская Т.В. Мелойдогеноз и борьба с галловыми нематодами. М.: Наука, 1988. 111 с.
- Пятыгин С.С. Стресс у растения: физиологический подход // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 4. С. 294–298.
- Соловьева Г.И., Потаевич Е.В., Богданова А.П., Макарычева И.В., Коваленко Т.Е. Физиология глободеро-резистентности. Л.: Наука, 1989. 134 с.
- Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе. Казань: Фэн, 2001. 448 с.
- Уовенко Г.В. Механизмы адаптации растений к стрессам // Физиология и биохимия культ. растений. 1979. Т. 2, № 2. С. 3–8.
- Устинов А.А. Галловая нематода. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1959. 293 с.
- Шакирова Ф.М., Безрукова М.В. // Физиология растений. 1998. Т. 45, № 3. С. 451–455.
- Ahmed S., Jehan N. Effect of *Meloidogyne javanica* infection on certain metabolites of *Lycopersicon esculentum* // Pakistan J. Nematol. 1992. Vol. 10, N 1. P. 41–49.
- Armstrong G.A., Hearst J.E. Carotenoids 2: Genetics and molecular biology of carotenoid pigment biosynthesis // FASEB J. 1996. Vol. 10, N 2. P. 228–237.

- Bird A.F., Loveys B.R. The incorporation of photosynthesis by *Meloidogyne javanica* // J. Nematol. 1975. Vol. 7. P. 111–113.
- Browder J.A., Pedigo L.P., Owen M.D.K., Tylka G.L. Soybean yield and pest-management as influenced by nematodes, herbicides and defoliating insects // Agron. J. 1994. Vol. 86, N 4. P. 601–608.
- Cassels A.C., Curry R.F. Oxidative stress and physiological, epigenetic and genetic variability in plant tissue culture: Implications for micropropagators and genetic engineers // Plant Cell Tissue Organ. Cult. 2001. Vol. 64. P. 145–167.
- Cowan A.K., Logie M.R.R., Rose P.D., Phillips L.G. Stress induction of zeaxanthin formation in the alga *Dunaliella salina* Teod. // J. Plant. Physiol. 1995. Vol. 146, N 5. P. 554–562.
- Demmig-Adams B., Adams W.W. Photoprotection and other responses of plants to high light stress // Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1992. Vol. 43, N 5. P. 599–626.
- Dyer M.L., Coleman D.S., Freckman D.W., McNaughton S.I. Measuring heterotroph-induced source-sink, relationships in *Panicum coloratum* with C-11 technology // Ecolo. Appl. 1993. Vol. 3, N 4. P. 654–665.
- Fasan T., Haverkort A.J. The influence of cyst nematodes and drought on potato growth. 1. Effect of on plant-growth under semi-controlled conditions // Netherl. J. Plant Pathol. 1991. Vol. 97, N 3. P. 151–161.
- Guida G., Zacheo G., Blevé-Zacheo T. Superoxide dismutase induction by nematode infection and paraquat in tomato roots // Nematologica. 1992. Vol. 38, N 4. P. 484.
- Haverkort A.J., Fasan T., Vandewaart M. The influence of cyst nematodes and drought on potato growth. 2. Effect of plant water relations under semi-controlled conditions // Netherl. J. Plant Pathol. 1991. Vol. 97, N 3 P. 162–170.
- Heinrichs E.A. Development of multiple pest resistant crop cultivars. // J. Agr. Entomol. 1994. Vol. 11, N 3. P. 225–253.
- Kirkpatrick T.L., Oosterhuis D.M., Wullschlegel S.D. Interaction of *Meloidogyne incognita* and water stress in 2 cotton cultivars // J. Nematol. 1991. Vol. 23, N 4. P. 462–467.
- Kuroda K. Mechanism of cavitation development in the pine wilt disease // Europ. J. Forest Pathol. 1991. Vol. 21, N 2. P. 82–89.
- Levitt J. Responses of plant to environmental stresses. N.Y.: Acad. press, 1972. 666 p.
- Mateill T. Biologie de la relation plantes-nématodes: Perturbations physiologiques et mécanismes de défense des plantes // Nematologica. 1994. Vol. 40, N 2. P. 276–311.
- McClure M.A. *Meloidogyne incognita*: A metabolic sink // J. Nematol. 1977. Vol. 9. P. 88–90.
- Molinari S. Effect of paraquat on tomato roots cultured *in vitro* susceptible and resistant to nematodes // Plant Cell. Physiol. 1991. Vol. 32. P. 1129–1135.
- Molinari S. Role of oxidative and peroxidative processes on the plant-nematode interactions // Nematol. Mediterr. 1995. Vol. 23. P. 69–73.
- Molinari S., Miacola C. Antioxidant enzymes in phytoparasitic nmatodes // J. Nematol. 1997. Vol. 29, N 2. P. 153–159.
- Nutter F.W., Tylka G.L., Guan J., Moreira A.J.D., Marett C.C., Rosburg T.R., Basar, Chong C.S. Use of remote to detect soybean cyst nematode-induced plant stress // Ibid. 2002. Vol. 34, N 3. P. 222–231.
- Schans J. Reduction of leaf photosynthesis and transpiration rates of potato plants by 2nd-stage juveniles of *Globodera pallida* // Plant Cell and Environ. 1991. Vol. 14, N 7. P. 707–712.
- Showler A.T., Reagan T.E., Flynn I.L. Augmentation and aldicarb treatment of nematodes in selected sugarcane weed habitats // J. Nematol. 1991. Vol. 23, N 4. P. 713–723.
- Sijmons P.S., Atkinson H.J., Wyss U. Parasitic strategies of root nematodes and associated host cell responses // Annu. Rev. Phytopathol. 1994. Vol. 32. P. 235–259.
- Singh K.B., Malhotra R.S., Halila M.H., Knights E.J., Verma M.M. Current status and future strategy in breeding chickpea for resistance to biotic and abiotic stresses // Euphytica. 1994. Vol. 73, N 1/2. P. 137–149.
- Tschesche R., Wulff G. Chemie und Biologie der Saponine // Fortschr. chem. organ. Natur. 1973. B. 30. S. 461.
- Zacheo G., Blevé-Zacheo T., Pacoda D., Orlando C., Durbin R.D. The association between heat-induce susceptibility on tomato to *Meloidogyne incognita* and peroxidase activity // Physiol. and Mol. Plant Pathol. 1995. Vol. 46, N 6. P. 491–507.
- Zinovieva S.V., Udalova Z.V., Vasiljeva I.S., Paseschnichenko V.A. Action of sterol glycosides on *Meloidogyne incognita* infecting tomato and cucumber roots // Russ. J. Nematol. 1997. Vol. 5, N 2. P. 77–80.

БИОЦЕНОЛОГО-ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В.Н. БЕКЛЕМИШЕВА – ОСНОВА РАЗРАБОТКИ ИМ ПРИНЦИПОВ СТРОЕНИЯ ПАРАЗИТАРНЫХ СИСТЕМ

Л.В. ЧЕСНОВА¹

Изучение научного наследия В.Н. Беклемишева приводит к убеждению, что все многообразие разрабатываемых им проблем было сфокусировано на выявлении у ряда беспозвоночных, главным образом паразитических групп, общих признаков их конструктивно-морфологической организации, ее многоуровневости и системности. Эта креативная идея, формировавшаяся в сознании Владимира Николаевича уже в начале его творческого пути, способствовала возникновению пристального внимания ученого к проблемам зарождавшейся биоценологии.

СТАНОВЛЕНИЕ БИОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ПОДХОДОВ В ОТЕЧЕСТВЕННОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ (РАБОТЫ В.Н. БЕКЛЕМИШЕВА И ЕГО НАУЧНОЙ ШКОЛЫ В 20–30-х гг. XX в.)

Тривиальной истиной звучит тот факт, что качественные сдвиги в развитии конкретных наук, областей знаний не возникают спонтанно. Впечатляющий пример этому представляет процесс становления и развития системной экологии – биоценологии, которая к началу XX в. привлекала внимание многих ведущих специалистов-биологов различных специальностей (Möbius, 1904; Vestal, 1913; Резвой, 1924; Еленкин, 1921, и др.).

Формирование биоценологии, основанной на принципах системного мышления, не могло не сказаться на частных дисциплинах, изучающих те или иные группы и сообщества организмов. Естественно, что этот процесс касался и паразитологии, поскольку паразито-хозяйинные (паразитарные) системы живут и развиваются в конкретных биоценозах и связаны с ними сложными и многообразными взаимоотношениями.

В рассматриваемый период ученые начали уделять все большее внимание коренному переосмыслению самой методологической основы паразитологических исследований, поискам новых методик для их проведения. Смещение центра изучения паразитологических проблем в сферу «системной эвристики», «перевод» специальных и общих разработок на новые методологические и методологические «рельсы» несомненно способствовало ускорению перехода этой области знания в более сложную стадию развития.

¹ Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН..

В этом плане особый интерес представляет ретроспективный анализ специфики становления биоценологии в отечественной паразитологии начала XX в.

Историко-научный метод дает возможность установить, что одним из первых, кто обратил внимание на биоценологические (и даже биогеоценологические) связи паразитов, был К.И. Скрябин (1924 г.). Занимаясь многоаспектным изучением гельминтов, он пришел к выводу, что эти паразиты в процессе своего сложного онтогенеза связаны, во-первых, метаболическими отношениями с органами и тканями хозяина, а во-вторых, с фауной их промежуточных хозяев, а также с природными условиями рассматриваемой территории. Подчеркивая важность второй группы взаимоотношений, Скрябин (1924. С. 78–79), что особенно ценно, проводил идею о возможности биоценологического и даже биогеоценологического подходов в гельминтологии как залого наиболее полного и всестороннего познания той роли, которую играют гельминты в конкретных сообществах организмов.

Более того, ранее других исследователей Константин Иванович (1925, 1925а, б) сумел применить биоценологический подход для определения сущности взаимоотношений гельминтов, пребывающих одновременно в одном хозяине. Скрябин подчеркивал, что эти паразиты связаны особыми отношениями не только друг с другом, но и с другими видами паразитов, населяющих данного хозяина.

Возникает предположение, что в этом информативном подходе автор весьма отчетливо выражал идею о существовании в паразитологии специфических биоценозов¹.

Примерно в это же время (20-е – начало 30-х годов) большую заинтересованность к разработке биоценологической тематики начал проявлять Беклемишев. В начальный период внимание ученого было сосредоточено на изучении структурных особенностей биоценозов, их морфологии. Биоцено-

¹ Следует напомнить, что новое название такого специфического биоценоза – «паразитоценоз» было введено в научный оборот паразитологии спустя почти десятилетие Е.Н. Павловским (1933. С. 23). Рассматривая паразитарное население хозяина как своеобразный биоценоз, Павловский вслед за Скрябиным высказал мысль о далеко не однотипном характере взаимоотношений, существовавших между отдельными компонентами паразитоассоциации и организмом хозяина. Напомним, что восприятие самого термина «паразитоценоз» было воспринято неоднозначно. Несмотря на то, что Павловский раскрыл качественные отличия паразитоценоза от биоценоза, часть паразитологов и экологов подвергли новое понятие критике (Кашкаров, 1939). Павловскому ставили в упрек проведение прямой аналогии паразитоценоза с сообществом свободноживущих организмов. Утверждению нового понятия способствовал его тщательный анализ, проведенный В.А. Догелем (1958). Он ясно показал, что совокупность паразитов, обитающих в одном и том же хозяине, представляет собой своеобразный биоценоз, все компоненты которого находятся не только в зависимости друг от друга, но и от общего хозяина, а также от окружающей среды. И все же выбор Павловским самого термина «паразитоценоз», его аналогия с понятием биоценоза, проводимая Е.Н., продолжали обсуждаться и уточняться специалистами и в более поздние годы (К.В. и Л.В. Арнольди, 1963; Рафес, 1970; Гиляров, 1978; Кеннеди, 1981; Балашов, 1982, и др.). Принципиально важно уяснить, что независимо от того, каким термином корректнее обозначить совокупность паразитов, обитающих в одном хозяине, выделение самого понятия имело важное методологическое значение. Новый подход к паразитофауне хозяина как некоему противоречивому единству, давал реальную возможность глубже его изучать, позволял разобраться в его сложных приспособительных реакциях, понять их эволюционный смысл.

зы уже тогда рассматривались Владимиром Николаевичем как естественная структурная единица живого вне зависимости от ее строения и даже «конструктивного порядка».

Знаменательно, что изучение биоценозов, целенаправленная оценка полученных результатов не представляли в морфо-конструктивных исследованиях В.Н. обособленную область. Наоборот, оба эти направления развивались ученым параллельно в течение всего творчества. Концептуально они составляли общее целое.

Накопленный в течение нескольких десятилетий фактический материал, сделанные на его основе обобщения открывали Беклемишеву реальный путь к осуществлению главной идеи. Как известно, она заключалась в некоем выстраивании реальной, но весьма сложной «совокупности» живых конструктивных морфологических единиц различного ранга, иерархически соподчиненных друг другу.

Эта теоретически и методологически адекватно «создаваемая» сложная системная совокупность всех организмов на поверхности Земли и составляет, согласно представлениям Беклемишева, ее «живой покров» – Геомериду.

Кроме основного побудительного мотива, который привел Беклемишева в итоге к успешной разработке как теоретических, так и практических² основ биоценологии, укажем еще на два важных обстоятельства, объективно способствовавших его целенаправленной деятельности в развитии этого направления. Первое из них было связано с активным участием Владимира Николаевича (период: 1911–1912 гг.; 1914 г.; 1920 г.) в научных и научно-промысловых экспедициях по изучению морской фауны Баренцева, Каспийского, Черного, Аральского морей. Руководителями и участниками этих экспедиций были такие всемирно известные зоологи, гидробиологи и экологи, как Н.М. Книпович, С.А. Зернов, К.М. Дерюгин, позже – Л.А. Зенкевич. Все они тогда увлекались не только изучением фауны, но и биоценозами акваторий. Вполне естественно, что проблемы распространения биоценозов, их структура не могли не привлечь пылкий ум Беклемишева. Особенно занимали его прибрежные комплексы растительных – животных сообществ³.

По всей вероятности, Беклемишев уже после первых экспедиционных наблюдений, а также в результате штудирования основных литературных источников по биоценозам пришел к твердому убеждению, что реальный путь к познанию качественных и количественных свойств этих природных комплексов связан только с их практическим изучением.

Второе обстоятельство имело социо-экономическую подоплеку.

Как ни парадоксально, но в «обретении» Беклемишевым оптимальных условий для развертывания первых, но весьма значимых биоценологических исследований важную роль как раз и сыграла та суровая социо-экономическая обстановка, которая возникла в первые послереволюционные годы в России.

²Практический аспект в изучении биоценозов был связан с решением В.Н. актуальных проблем паразитологии и арахноэнтомологии.

³Напомним, что в 1920 г., несмотря на все трудности того времени, Беклемишев в составе Аральской экспедиции проводил ряд фаунистических исследований. Наряду с ними он провел изучение видового состава биоценозов прибрежных зон Арала. Беклемишев интересовался также структурой и динамикой взаимного расположения отдельных компонентов этих сообществ. Итоги наблюдений были опубликованы Владимиром Николаевичем в 1923 г.

Как известно, реорганизация науки, связанная с началом Первой мировой войны 1914 г., способствовала тому, что в 1916 г. в Перми было организовано отделение Петроградского университета, который в 1916 г. получил статус самостоятельности.

Тяжелые годы Первой империалистической войны, резкое ограничение средств, необходимых для нормального проведения как стационарных, так и экспедиционных исследований, а также тревожная социально-политическая обстановка, складывавшаяся в Петрограде, «сподвигнула» большинство ведущих специалистов отечественного естествознания, переехать в течение 1916–1918 гг. во вновь организованный университет, где создались необходимые условия для всех видов научной работы!

Беклемишев из-за указанных выше обстоятельств также не мог продолжать так успешно начавшуюся научно-исследовательскую, экспедиционную и преподавательскую деятельность в Петрограде. Поэтому воспользовавшись приглашением Д.М. Федотова, который заведовал в тот период кафедрой зоологии пермского университета, В.Н. без колебаний переехал в 1918 г. в Пермь.

Пермский университет вплоть до середины 1930-х гг. являлся местом научной и преподавательской деятельности для таких ведущих специалистов, как уже упоминавшегося Д.М. Федотова, а также Д.К. Давыдова, А.А. Заварзина, П.Г. Светлова, А.А. Любищева, Б.С. Кузина, П.П. Иванова, Д.А. Сабина и ряда др. Но, кроме этого, Пермский университет был также центром плодотворного научного общения, переходящего порой в тесное содружество неординарно мыслящих, высокоодаренных личностей.

Несмотря на сравнительно молодой возраст Беклемишев к тому времени, когда он связал свою научную и организационно-педагогическую деятельность с Пермским университетом, был уже сложившимся исследователем. Он обладал необыкновенно широкой эрудицией, не только в сфере науки, но и во многих областях духовной и культурной жизни.

Здесь, в Перми, особенно отчетливо проявились кроме исследовательского весьма размах его преподавательских и организационных способностей. В подтверждение этому утверждению приведем следующие факты.

Уже через два года после начала своей деятельности в Пермском университете Владимир Николаевич становится профессором зоологии. В 1922 г. он утверждается действительным членом Биологического НИИ, который в этом же году был создан при университете. В период 1924–1931 гг. Беклемишев – заместитель директора этого НИИ. Кроме того, начиная с 1923 г., Владимир Николаевич был вплоть до 1931 г. директором Камской биологической станции Биологического НИИ. В последние годы пребывания в Перми (1931–1932 гг.) он занимал также и административную должность, являясь заместителем ректора Пермского университета по науке.

Обе названных организации – Биологический научно-исследовательский институт и особенно Камская биологическая станция сыграли существенную роль в разработке Владимиром Николаевичем экспериментальных и полевых, в первую очередь биоценологических исследований.

В пойме реки Камы и на нижнем Иртыше под руководством Беклемишева и по разработанной им программе с начала 1920-х гг. его ученики и последо-

ватели приступили одними из первых в нашей стране к регулярным и весьма масштабным исследованиям «морфологической стороны» биоценозов.

В итоге Беклемишев публикует частично в соавторстве со своими учениками цикл биоценологических работ (1923, 1925, 1926, 1928а, 1931). Их содержание свидетельствует о том, что внимание Владимира Николаевича на этом первом этапе (20-е – начало 30-х гг.) было сосредоточено на изучении таких симморфологических характеристиках биоценозов, как их видовой состав, динамика его расположения, смена биоценозов во времени. Сам биоценоз определялся Беклемишевым как определенная ступень организации сравнительно мало индивидуализированная, мало интегрированная и слабо замкнутая. Характеризуя с этих позиций биоценоз в одной из своих теоретико-методологических работ конца 1920-х гг., Беклемишев писал, что эта система (биоценоз – *Л. Ч.*) «...все время получает новые зачатки, которые отражаются на социальном давлении внутри него и могут существенно изменить направление его морфопротесса: биоценоз в этом отношении больше зависит от внешней среды, менее самодовлеющ, менее индивидуален» (1928. – Биоценологические основы. ... 1970. С. 30).

В результате проведенных наблюдений и сопоставлений накапливались данные для установления определенных обобщений и методических приемов относительно характера пространственного распределения компонентов природных сообществ.

Изучая творчество Беклемишева, главные «составляющие» этого сложного процесса, убеждаешься в том, что в нем наличествуют либо непосредственно, либо опосредованно два аспекта: сугубо научный и «прикладной». При анализе научного и практического вклада Владимира Николаевича в широкий спектр биологических наук всегда или почти всегда, прослеживаются связи, проводимые ученым между раскрытием сложных теоретических проблем и использованием полученных результатов для решения актуальных задач, выдвигаемых самой «жизнью» общества.

Так, в ходе изучения видового состава речных и прибрежных биоценозов, динамики этого процесса Беклемишев, будучи первоклассным знатоком беспозвоночных, в том числе и фауны насекомых, обратил серьезное внимание на качественное отличие биотопов сообществ малярийных комаров в зависимости от стадии их развития.

Не следует забывать, что в 1920-е гг. в стране наблюдался колоссальный рост заболеваемости малярией.

Наблюдения, проводимые Владимиром Николаевичем и его учениками в эти и последующие годы, внесли существенный вклад в решение круга неотложных проблем, связанных с изучением конкретных биоценозов, главным сочленом которых являлся малярийный комар. В этом аспекте тщательно изучалась вся цепь тесных взаимосвязей, которые были характерны для данного биоценоза.

Биоценологические исследования Беклемишева этого периода были сопричастны также к формировавшейся им идее построения иерархического сообщества всех элементов живых структур вплоть до «живого покрова Земли».

Поэтому совсем не случайно, что главное внимание при изучении и водных, и наземных биоценозов уделялось выявлению общих принципов структурного расположения составляющих это сообщество компонентов.

Полученные данные свидетельствовали, что этот важный показатель зависел от степени равномерности распределения соподчиненных, взаимосвязанных биоценологических элементов.

Все эти положения весьма подробно были изложены и проанализированы исследователем в работе «Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ» (1931. – Биоценол. основы. ... 1970).

Судя по композиции этого труда он был задуман как развернутый методический обзор.

Однако ряд доводов и положений, приведенных автором в вводной части, делают эту работу важным пособием не только методического, но и теоретического характера.

Знакомство с содержанием «Введения» давало специалистам реальную возможность весьма детально разобраться в сложных особенностях биоценологических «единиц», понять те предпосылки, которые дают основания для их «использования» при более полном познании строения «живого покрова Земли».

Останавливаясь на проблеме структуры сообществ, Владимир Николаевич исходил из того положения, что общие принципы строения «у всего живого» одинаковы. Основываясь на этом утверждении, Беклемишев провел как бы определенную параллель между основными понятиями аут- и симморфологии. Не останавливаясь на подробностях, отметим, с нашей точки зрения, главное.

Так, если в аутморфологии конструктивной единицей высшей порядка служит орган, то в симморфологии этой ступени организации соответствует архитектурный комплекс, например «население» озера. Подобно органу такой комплекс обладает планом строения, выраженным в данном случае определенным взаимным расположением конкретных сообществ. Такие сообщества «...и являются, – рассуждал В.Н., – теми промежуточными конструктивными единицами, в которые мы группируем животных и растения и из которых, подымаясь по ступеням возрастающей сложности, последовательно реконструируем живой покров» (Там же. С. 57).

Как же на практике выделяет Беклемишев конкретный участок «живого покрова Земли»?

По всей вероятности для подобного «выделения» необходимо объективное основание, которое Владимир Николаевич видит в признаке однородности конкретных сообществ. В биоценологическом аспекте однородность характеризуется такими свойствами, как смешение компонентов данного сообщества в определенном численном соотношении и находящихся одновременно в одинаковом взаимном расположении. При этом Беклемишев со свойственной ему глубиной мышления отмечает, что «абсолютное равенство численных взаимоотношений» и «абсолютное тождество взаимного расположения» практически невозможны. Здесь речь может идти лишь о совпадении статистических норм для установленных признаков в пределах данного сообщества. Таким образом, все или большая часть компонентов биоценоза должна соответствовать одним статистическим нормам каса-

тельно таких признаков, как численность и взаимное расположение⁴. Очевидно, что чем полнее набирается арсенал таких статистических показателей, тем более полную характеристику можно составить для конкретного сообщества.

Во второй части рассматриваемого труда автор вводит и подробно оценивает такие статистические характеристики биоценозов, как их видовой состав, обилие, встречаемость, равномерность распределения, общность, верность, вертикальное расчленение «населения» или ярусность. Рассматривалась также смена сообществ во времени или сукцессия.

Следует подчеркнуть, что работа эта способствовала дальнейшему развитию теоретической биоценологии, обогащению представлений о закономерностях, свойственных биоценозам.

Систематически изложенные и проанализированные данные легли в основу создания Беклемишевым совместно с Д.Н. Кашкаровым и С.П. Ивановым специальной методики количественного учета воздушной фауны биоценозов.

Эта методика была заслушана и принята участниками фаунистической конференции, проходившей под эгидой Зоологического института АН СССР в 1932 г. В 1933 г. доклад по новым методам был опубликован в тезисах конференции.

Беклемишев были лидером в науке. Обладая богатым запасом мыслей, он создавал фундаментальные идеи, которые всегда проверял опытным путем.

Постепенно распространяя и широко транслируя свои гипотезы, он определял пути и методы решения многих актуальных задач.

Как правило, исследователи такого уровня, «...соединяющие в себе большую научную интуицию и богатство идей...» (Родный, 1972. С. 86), умели заразить научным энтузиазмом своих учеников. Поэтому нет ничего удивительного в том, что обдуманная Владимиром Николаевичем в годы работы в Пермском университете идея о многоаспектном изучении биоценозов как необходимого этапа для создания биоценологических основ сравнительной паразитологии увлекала своими новыми подходами, активной научной позицией многих его ближайших сотрудников и коллег.

В результате за такой сравнительно непродолжительный срок сформировалась «спаянная» научная школа Беклемишева. Итоги ее деятельности оказали большое влияние на развитие многих смежных дисциплин и направлений.

Среди первой когорты учеников Беклемишева, решавших поставленные им сложные задачи, в которые включалась также разработка системы методик изучения биоценозов, следует назвать имена Г.М. Фридман, В.П. Баскиной,

⁴ Важность статистического анализа как метода определения пространственных характеристик сообществ, составляющих в конечном счете структуру живого покрова «как всякого коллективного явления», отмечалась Беклемишевым неоднократно (См.: (1928). – Биоценол. основы... 1970. С. 40). Значение этого методического приема более подробно излагалось Владимиром Николаевичем в специальной работе, выполненной с К.И. Игошиной. В этой статье констатировалось, в частности, что при анализе равномерности распределения биоценологических компонентов, расположение которых «сложно и непонятно», гораздо больше дает «чисто статистическая оценка степени равномерности распределения и основанный на ней анализ» ((1928a) – Биоценол. основы... 1970. С. 43).

В. Гудошековой, К.И. Игошиной, В.И. Митрофановой, В.П. Половодовой. Все они со временем выросли в высококвалифицированных специалистов биоценологов и маляриологов.

СОЗДАНИЕ В.Н. БЕКЛЕМИШЕВЫМ И ЕГО ПОСЛЕДОВАТЕЛЯМИ УЧЕНИЯ О СИСТЕМЕ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ВИДОВЫХ СВЯЗЕЙ – СОЧЛЕНОВ БИОЦЕНОЗОВ (1930–1950-е гг.)

С конца 30-х гг. XX в. начался следующий период развития отечественной биоценологии. Как уже отмечалось, в 20-е – начале 30-х гг. внимание зоологов, экологов, в том числе и Беклемишева, было в основном сконцентрировано на изучении «морфологической стороны» биоценозов, описании их видового состава, взаимного расположения биоценозов, их смены во времени и т.п.

К середине же XX в. экологи стали проявлять все больший интерес к «раскрытию» тех процессов, которые протекали «внутри» биоценозов. Становилось очевидным, что ход, специфика этих процессов детерминирована взаимодействием сочленов биоценозов как между собой, так между ними и средой.

Беклемишев подчеркивал, что в эти годы начал усиленно развиваться «тот раздел биоценологии, который обозначается, может быть, несколько условно как физиология живого покрова или симфизиология (1951. – Биоценол. основы ... 1970. С. 90).

Симфизиологическому направлению в изучении биоценозов, в первую очередь связанному с анализом характера межвидовых биоценологических связей, посвящалось большинство работ школы Л.А. Зенкевич (выявление пищевых связей в донных биоценозах моря). Нельзя не упомянуть целенаправленную деятельность Н.С. Гаевской по изучению «трофологии» биоценозов пресных вод. В расширяющемся русле симфизиологической биоценологии значительное место занимала деятельность Беклемишева и его школы.

Напомним, что с 1932 г. начался Московский период в жизни и творчестве Владимира Николаевича, когда по ряду причин (Музрукова, Чеснова 2001) сместился вектор его научной и научно-организационной деятельности. Занимаясь с этого времени и, по существу, до конца жизненного пути главным образом вопросами медицинской арахноэнтомологии и маляриологии, Беклемишев планомерно развивал, тем не менее, симморфологические исследования, применительно к выявлению жизнедеятельности сложных систем паразитарного типа.

Несмотря на то, что проводимые в этот период Беклемишевым и его школой «полевые» и лабораторные биоценологические исследования носили четкую эпидемио-паразитологическую направленность, ученый сумел на основе полученного материала, обдумывания характера сделанных наблюдений уловить главное.

Ученый выдвинул в качестве первоочередной задачи симфизиологическое изучение биоценологических связей. Их наличие, характер взаимоотношений Беклемишев рассматривал как существенную сторону круговорота форм, – один из первостепенных источников поддержания «живого покрова Земли».

В итоге в 1951 г. он создал обобщенное симфизиологическое исследование, в котором впервые была выявлена теоретическая сущность самого феномена межвидовых связей. Автор сумел разработать также их полную классификацию.

Характеризуя межвидовые «симфизиологические» связи, Беклемишев обращал внимание на то принципиальное обстоятельство, которое отражало имманентное развитие всей системы биологических наук.

Он отмечал, что к середине XX в. центральное положение при изучении смежной совокупности «биологических макросистем», происходящих в них процессах, «заняла» популяция – основная структурная единица надорганизменной ступени организации.

Ориентируясь на этот популяционный уровень познания, Беклемишев перешел к решению важного, но специального вопроса – определению коренного отличия, существующего между периодическими и постоянными симфизиологическими связями. Так, характеризуя межвидовые симфизиологические связи, он подчеркивал, что особи, населяющие определенную территорию, всегда находятся в периодическом взаимодействии между собой. Но такое взаимодействие, – утверждал Беклемишев, – еще не является связью. Лишь длительные взаимодействия между видовыми популяциями квалифицировались им как «... настоящие биоценологические связи» (1951. – Биоценол. основы ... 1970. С. 91).

В контексте развиваемой проблемы Владимир Николаевич придавал первостепенное значение разработке четкой и обоснованной характеристике межпопуляционных связей, степени их экстенсивности и напряженности. Под степенью экстенсивности межпопуляционных связей понималась степень охвата ими всего состава вступающих в связь популяций. Под степенью же их интенсивности – степень воздействия на каждую особь, охваченную данной связью популяции.

Классифицируя биоценологические связи, Беклемишев использовал характерный для его методических установок системный подход к изучаемым явлениям. Исследователю удалось и в этих категориях определить уровни сложностей, выделяя при этом первую ступень – простые связи и вторую – систему связей. Он писал в связи с этим: «Итак, системы связей между парами видов или видовых популяций обладают структурой: они слагаются из комплексов связей. Связи одного комплекса тесно спаяны между собой: иногда они представляют не более как ряд сторон единого взаимодействия обоих видов или популяций... Отдельные же комплексы связей, входящие в систему, гораздо более независимы между собой, более автономны» (Там же. С. 94).

Обозначив буквами отдельные связи, а комплексы связей произведением этих букв, Беклемишев выразил систему симфизиологических связей в виде формулы:

$$abcd + klmn + xyz + \dots$$

Предельно ясно, какое существенное значение для понимания «жизни биоценозов», экологии входящих в них видов представлял анализ структуры систем этих связей. Заметим, что для более детального аналитического подхода к выяснению структуры биоценозов чрезвычайно важно было разо-

браться в классификации отдельных простых связей как ингредиентов этих сложных систем.

Классификация и определение многообразных по форме своего проявления связей между популяциями видов, составляющих существо бесконечно многообразных биоценозов, и явились следующей ступенью на пути изучения их внутренней структуры.

Необходимо отметить, что до исследования этой проблемы школой Беклемишева экологи обращали внимание лишь на трофические связи, которые «образуются» сочленами биоценоза. [Например, работы Smith (1928); Кашкарова (1933)]. Беклемишев же показал предметно, что для существования биоценозов характерны и весьма типичны другие связи (включая, конечно, трофические).

- | | |
|-------------------------|-----------------------------|
| I. Прямые трофические | Ia. Косвенные трофические |
| II. Прямые топические | IIa. Косвенные топические |
| III. Прямые фабрические | IIIa. Косвенные фабрические |
| IV. Прямые форические | IVa. Косвенные форические |

Под прямой трофической связью понимались такие межпопуляционные взаимоотношения, при которых особи одной из популяций питаются за счет особей другой популяции. Косвенная же связь этого типа проявлялась в том, что один из ее участников опосредованно воздействует на уничтожение («поедаемость») второго участника третьим, либо на доступность для него пищи.

Прямая же топическая связь заключалась в том, что отдельные особи одного из партнеров (видовая популяция) или даже вся популяция в целом способствует физико-химическому изменению среды в неблагоприятном направлении для другой особи или всей видовой популяции.

При косвенной топической связи, отмечал Беклемишев, необходимо наличие двух, а в некоторых случаях и трех видовых популяций. Этот тип связей проявляется в том, что один из партнеров способствует или, наоборот, препятствует тому воздействию, которое оказывается на второго участника средой и которое обусловлено прямым топическим воздействием третьей видовой популяции.

Прямые же и косвенные фабрические связи отражают, согласно Владимиру Николаевичу, такие взаимоотношения между видовыми популяциями биоценозов, при которых особи одной из популяций непосредственно используют для «строительства» своих «сооружений» особей другой популяции (прямая связь), либо опосредованно (косвенная связь) третью видовую популяцию как строительный материал (абиотического и органического происхождения). В этом случае участвуют три члена.

Было установлено также, что форические связи выражают собой прямые либо опосредованные взаимоотношения между двумя видовыми популяциями. Эти взаимоотношения заключаются в том, что миграции особей одной из популяций (переносимый вид) закономерно осуществляется с помощью особей другой популяции (вид – переносчик). Это прямая связь. Косвенная же связь подобного типа проявляется тогда, когда один из ее участников косвенно воздействует на уничтожение («поедаемость») второго участника третьим, либо на возможность получения им необходимой пищи. При косвенной

форической связи между двумя видовыми популяциями влияния одного из ее участников на перенос второго участника или, наоборот, препятствие этому переносу осуществляются при помощи третьего вида.

Выявление межвидовых популяционных связей, существующих в конкретном биоценозе, их классификация представляет согласно взглядам, развиваемым Беклемишевым, первый, хотя и значительный этап на пути их изучения. За ним должно следовать:

- 1) раскрытие системы связей между отдельными видовыми популяциями при изучении самой структуры этих связей;
- 2) установление всего круга связей популяций одного какого-либо вида со всеми другими видовыми популяциями определенного биоценоза;
- 3) изучение систем приспособлений, которые возникают у различных организмов, в связи с типами связей и систем связей.

Подробно изложенная нами система биоценологических связей, разработанная Беклемишевым, имела и имеет кроме теоретического большое практическое значение, являясь важным ориентиром при определении переносчиков открываемых трансмиссивных заболеваний.

Хорошо известно, что в конце 1940-х, начале 1950-х гг. шел весьма активный процесс формирования теоретических и практических основ экологии. И если учесть при этом, что основополагающими направлениями в изучении этой отрасли знания, по словам выдающегося эколога XX в. С.С. Шварца, являлся «...популяционный подход к исследованиям экологии отдельных видов; углубленное и всестороннее изучение биоценологических связей ... исследование эколого-физиологических закономерностей с учетом динамики популяций; синтез ауто- и симэкологии, отвечающей положению «ценотические связи – это связи между популяциями, а не видами (В.Н. Беклемишев)» [Шварц, 1967. С. 363], то становится понятным, какое актуальное значение имели и имеют те направления, развитием которых занимался Беклемишев и его ученики. Их исследования в области биоценологии и популяционной биологии, выполненные (в 30-е – начале 60-х гг. XX в.) на членистоногих – переносчиках трансмиссивных заболеваний, дали возможность углубить понятия о пространственно-функциональной структуре популяций, поставить и решить вопрос, касающийся способности популяций к самостоятельному воспроизведению.

Глубокое понимание Беклемишевым всей сложности организации живой материи и лежащего в ее основе взаимодействия отдельных частей органического мира, раскрывало необходимость изучения еще неизвестных сторон этого взаимодействия в биологических надорганизменных системах: популяция отдельных видов и их совокупностях, т.е. естественных биоценозах.

Используя достижения своих учеников, а также проведя серию самостоятельных исследований (1954, 1959, 1959а, 1960), Владимир Николаевич смог в течение 1950-х, начале 1960-х гг. глубоко и детально раскрыть пространственную и функциональную структуру популяций, их иерархическое строение, что дало возможность более подробно определить само понятие «популяция». Беклемишев рассматривал популяции как компоненты или сочлены биоценоза, определяющие, в свою очередь, его структуру и составляющие одновременно единую надорганизменную систему организации. Следуя логике и принципам научного исследования, созданным им и его школой в

предшествующий период, Беклемишев и в данном случае смог (сумел) связать разработку основных теоретических проблем популяционной биологии с решением конкретных задач паразитологии.

Так, пространственно-функциональная структура популяций изучалась Владимиром Николаевичем на примере популяций паразитов и нидиколов. Им было установлено, в частности, наличие в природе «микробиотопов», «микробиоценозов» и населяющих их «микропопуляций». Введя понятие «микробиотопа», Беклемишев подразумевал под ним мелкие объекты (норы, гнезда и даже животные), заселенные организмами, в отличие от настоящих биотопов, которые представляют собой участки земной поверхности различного «размера».

Выделенные «микробиотопы» заселялись микропопуляциями, состоящими из паразитов либо из нидиколов.

Образовавшийся в результате «микробиоценоз» со сложной системой биоценологических связей обладал рядом специфических особенностей. Владимир Николаевич выделял как самую характерную из них – крайнюю недолговечность входящих в него «микробиотопов» и соответственно населяющих их «микропопуляций». Пример крайней эфемерности такого «микробиотопа» и населяющей его «микропопуляции», существовавших всего несколько дней, был описан американским энтомологом М. Бэйтсом (Bates, 1949).

Проанализировав фактический материал, полученный Л.В. Ивановой на «микропопуляциях» дрожжей, В.П. Дербеневой-Уховой на личиночных фазах паразитических мух (1942), В.Н. Белозерова (1957) и А.А. Тагильцева на некоторых видах клещей (1957), Беклемишев выявил ряд закономерностей, определяющих функциональную структуру «микропопуляций».

«Каждая микропопуляция существует недолго, одни микропопуляции возникают, другие, – считал Беклемишев, – гибнут, и жизнь популяции складывается из их возникновения, развития и гибели... Чем долговечнее микробиотоп, тем больше число видов, которые могут создавать в его пределах истинные микропопуляции, так как с увеличением долговечности микробиотопа увеличивается максимально возможная в его условиях длительность жизненных циклов, а следовательно, большее число гомотопных видов может дать там ряд поколений – жить микропопуляциями» (1959а. – Биоценол. основы ... 1970. С. 218).

Таковыми же недолговечными являлись, с точки зрения Беклемишева, и микропопуляции нидиколов, исчезающие после того, как нора или гнездо покидается хозяином. Это положение было доказано экспериментально С. Норбергом (Norberg, 1936) на микропопуляциях нидиколов птиц, а на гамазодных клещах – паразитах малого суслика – Е.Н. Нельзиной с соавторами (1958).

К концу рассматриваемого периода Владимир Николаевич разработал новую оценку для естественных популяций, населяющих естественные биоценозы (1960. – Биоценол. основы ... 1970. С. 233–238]. Введение этой «оценки» было обусловлено теми коренными отличиями, которые существуют в строении естественных и искусственных популяций. Беклемишев особо подчеркивал, что искусственные популяции, изучаемые в эксперименте, как правило, являются простыми, пространственно нерасчлененными,

представляющими собой однородное целое, непосредственно слагающееся из особей.

Естественные же популяции очень часто как бы слагаются из популяций низшего порядка, составляя некий сложный комплекс.

На основании этих данных исследователь и в этом случае развивает понятие о сложной иерархии внутривидовой структуры популяций.

В возникающем взаимодействии между особями отдельных естественных популяций, взаимодействии, разнообразном по своей интенсивности и формам его проявления исследователь видел основной механизм саморегуляции, который необходим в системах надорганизменного уровня. Ученый напоминал, что такие системы лишены центральной регуляции. Ориентируясь на многообразие форм отмеченного взаимодействия, Беклемишев ввел два дополнительных критерия в наиболее распространенное определение самого понятия популяции. Прежде популяции (естественные) рассматривались как «совокупность особей одного вида, совместно населяющих общую территорию» (Allee et al., 1949, p. 265). Владимир Николаевич в представлении о популяции в рассматриваемом им смысле включал следующее содержание: «...популяция есть совокупность особей одного вида, находящихся во взаимодействии между собой и совместно населяющих общую территорию, более или менее обособленную от территорий, занятых другими популяциями (1960. – Биоценолог. основы ... 1970. С. 227.).

Исходя из сделанных обобщений, естественная популяция, находящаяся в составе естественного биоценоза, входящего, в свою очередь, в состав еще более сложных биогеоценологических компонентов, рассматривалась как определенная живая система пространственно-функциональной структуры, способной к воспроизведению.

Предположение о том, что интенсивное взаимодействие между отдельными популяциями ведет к образованию функциональных сочетаний, высказывалось Беклемишевым в работах 1956 и 1959 гг. Развитие этих «прогнозов» нашло свое отражение в работе 1960 г.

Он пришел к важному выводу о том, что степень интенсивности обмена особями между двумя популяциями обратно пропорциональна их функциональной обособленности.

В этом обменном процессе очень важную роль, по мнению Владимира Николаевича, играет способность популяции к ее самостоятельному воспроизведению. В зависимости от степени данной способности Беклемишев подразделял популяции на следующие категории:

1. Независимые, когда приток особей, получаемых извне, не определяет численность популяций. Такие популяции обладают полной способностью к самовоспроизведению;

2. Полузависимые популяции, когда приток особей извне значительно повышает численность такой популяции, хотя и собственного «приплода» хватает для поддержания ее существования;

3. Зависимые популяции. Самостоятельное воспроизведение у них проявляется в минимальной степени. Жизненность таких популяций может быть поддержана лишь притоком особей из окружающей среды;

4. К четвертой категории были отнесены псевдопопуляции, у которых полностью отсутствовала способность к самовоспроизведению.

Проведенные наблюдения свидетельствовали о наличии постоянного обмена между отдельными и «разнотипными» популяциями одного вида, что подтверждало точку зрения Беклемишева рассматривать их наряду с симморфологическими и симфизиологическими сочетаниями. Вследствие этого Беклемишев включал изучение процессов взаимодействия между различными видовыми популяциями, входящими в состав биоценоза, как важнейший фактор учения о круговороте форм.

Таким образом, изучение биоценологических систем разного плана, проведенное Беклемишевым и его школой, дало возможность выявить ряд закономерностей, связанных с особенностями их строения и регуляции.

СРАВНИТЕЛЬНО-ПАЗИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
В.Н. БЕКЛЕМИШЕВА.
АНАЛИЗ ВОЗНИКНОВЕНИЯ И РАЗВИТИЯ ПАЗИТИЗМА
КАК ОДНОГО ИЗ ТИПОВ МЕЖВИДОВЫХ
БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ
(1940–1950 гг.)

Тенденция Беклемишева к объединению и систематизации живых объектов по степени их родства и различия привлекла внимание его и возглавляемого им коллектива к изучению возникновения и развития паразитизма членистоногих на позвоночных как одного из типов межвидовых связей. Этот весьма оригинальный и своеобразный, даже для своего времени, аспект, кроме специального, имел общебиологический интерес.

Разработка узловых проблем сравнительной паразитологии развивалась по заранее разработанной Владимиром Николаевичем программе. Она включала вопросы становления и развития паразитизма как специфического системного образования, а также выявление эволюционной корреляции между геологическим возрастом групп членистоногих – кровососов и числом и числом их связей с возбудителями. В процессе решения этих фундаментальных задач также плодотворно рассматривался ряд специальных проблем, связанных с эколого-эволюционной «природой» трансмиссивных болезней.

Следует отметить, что все основные положения, разработанные автором в области сравнительной паразитологии, сделанные обобщения сконцентрированы им главным образом в четырех трудах, изданных в период 40–50-х гг. (1945, 1948, 1951а, 1954 гг.).

Подход Владимира Николаевича к паразитизму как системному образованию, оценка его теоретического и практического значения и обуславливало «двустороннее» исследование ученым этого феномена.

Сразу же отметим, что при весьма кратком рассмотрении основного содержания указанных выше работ нами допущено два отступления от принятой логики изложения материала.

Во-первых, в ряде случаев при анализе самих трудов Беклемишева и его учеников мы не придерживались хронологической последовательности их публикации.

Во-вторых, в связи с тем, что сам автор при рассмотрении теоретических аспектов паразитизма почти всегда разбирал их в «тесной связке» с пробле-

мами прикладной арахноэнтомологии, видя в нем особое биоценологическое направление, мы также считали более логичным рассматривать эти аспекты более или менее параллельно, порой даже в определенной системной зависимости.

Изучая труды этой направленности, убеждаешься в том, что все они проникнуты желанием Владимира Николаевича выявить по возможности строгие, лаконичные определения основных понятий в этой области, построить естественную систему для паразито-хозяйственных отношений.

Исследуя паразитизм с широких биоценологических позиций, Беклемишев выявил в формировании специфической системы «паразит–хозяин» поступательно-исторический процесс, который имеет общебиологическое значение. Так, в работе 1951 г., анализируя процесс возникновения паразитизма членистоногих на наземных позвоночных, он писал: «Помимо всего прочего история возникновения и развития паразитарных связей представляет громадный общебиологический интерес. Возникновение новых связей между доселе чуждыми друг другу видами – один из главных двигателей эволюции, один из важнейших источников диалектических противоречий, двигающих вперед мир живых существ. Обусловленное этими противоречиями дальнейшее развитие межвидовых связей, развитие приспособлений, вызванных к жизни этими связями, составляют значительную часть содержания эволюции. Поэтому, – заключал он, – анализ возникновения и развития паразитизма как одного из типов межвидовых связей может представить интерес и для эволюционного учения в целом» (1951а. – Биоценол. основы ... 1970. С. 261).

Беклемишев вполне резонно считал, что, изучая явление паразитизма, следует, прежде всего, внести ясность в само определение этого понятия. Уже в первой работе (1945), останавливаясь на содержании и основных признаках феномена «паразитизм», ученый констатировал, что среди специалистов не было в течение длительного времени необходимой ясности в этом вопросе. Существовавшие разногласия, по мнению автора, объяснялись в известной мере «чрезвычайной сложностью и разнообразием паразитарных или близких к ним отношений организмов» (1945. – Биоценол. основы ... 1970. С. 250). В силу этого «каждый из биологов, – отмечал далее Владимир Николаевич, – задавшись определением паразитизма, ограничивает это понятие по-своему...» (Там же)⁵.

⁵ Для краткого ознакомления читателя с основными определениями паразитизма приведем несколько определений этого явления, которые давались естествоиспытателями в течение нескольких десятилетий. Впервые наиболее четко такие «наглядные признаки» паразитов, отличающих их от свободноживущих организмов, как способность питаться за счет хозяина и использовать его в качестве среды обитания, были указаны И.И. Мечниковым (1874). Спустя пять лет эти же два свойства, характеризующие паразитов, отмечались Р. Лейкартом (1879, 1881).

В этом же 1879 г. А. де Бари ввел для оценки паразитизма новый признак. Он рассматривал паразитизм как сожительство антагонистическое по своему характеру, одно из крайних выражений симбиоза. В дальнейшем, как это часто бывает в науке, началось различное толкование этого термина. Ученые постепенно сужали понятие симбиоза, что привело, в конечном итоге, к выделению из него паразитизма. Последний как бы противопоставлялся симбиозу. Подобной точки зрения придерживались С.В. Аверенцев (1925), В.М. Шимкевич (1923), П.Ю. Шмидт (1941). Примечательно, что некоторые ведущие паразитологи весьма

Сложившиеся обстоятельства вынудили Беклемишева с самого начала разработки сравнительно-паразитологических проблем окончательно установить наиболее существенные признаки «типичного» паразита. «Типичный паразит, – считал исследователь, – ...характеризуется, прежде всего, тесным сожительством с хозяином, тело которого является для него постоянной средой обитания, за счет которого он питается и которому приносит вред» (Там же).

Но, как обычно происходит в биологических науках, наряду с «типичными» проявлениями или формами существуют отклонения. Применительно к рассматриваемой проблеме совершенно очевидно, что «Если типичный паразит, – рассуждал автор, – соединяет в себе признаки тесного симбиоза с хозяином – жизнь на нем или в нем – и вредоносности, то при выпадении вредоносности мы переходим к различным категориям безразличного симбиоза и дальше – к мутуализму» (Там же. С. 251). Исследуя последовательность этого процесса, Владимир Николаевич показал на конкретных примерах, как выпадение или ослабление такого признака, как связи с хозяином, приводит к переходу «типичного» паразита во временного.

А при одновременном выпадении и второго признака – питания за счет хозяина – паразит становится «гнездовым сожителем».

Особенно внимательно ученый относится к такому факту, что противоположность понятий паразитизма и мутуализма носит «соотносительный» характер. Эта форма сожительства, как и большинство природных явлений связаны переходами. Поэтому, характеризуя все эти типы взаимоотношений, «мы должны помнить, – писал Беклемишев, – что понятие паразитизма в тесном смысле слова (в смысле вредоносности для хозяина) и противоположное ему понятие мутуализма – соотносительны; следовательно, мы должны говорить о степени паразитарности или мутуалистичности данной системы взаимоотношений между двумя организмами» (Там же. С. 251).

Рассматривая явление паразитизма как особую специфическую систему, представляющую собой взаимодействие двух организмов со средой, Беклемишев пришел к выводу, что паразитарная система типа «паразит–хозяин», имеющая широкое распространение в природных биоценозах, составляет наравне с такими системами, как «хищник–добыча», «опыляемое растение–опылитель», внутреннюю жизнь биоценоза, определяя собой численность и биомассу его отдельных сочленов. В основе всех этих биоценологических систем лежат трофические, форические и другие связи.

осторожно, а во многих случаях и весьма критически отнеслись к тенденции оценивать вредоносность как основополагающий признак. К.И. Скрябин, к примеру, в 1923 г. обошел при характеристике паразитизма этот признак молчанием. Он лишь отметил, что при паразитарном типе отношений как бы отсутствуют «ответные услуги» со стороны паразита хозяину.

1930-е гг. в связи с бурным развитием экологии ее основные постулаты нашли свое отражение в новых подходах к оценке паразитизма.

А.А. Филипенко (1937) считал, что предметом паразитологии являются паразито-хозяинские отношения, которые следует рассматривать как взаимоотношения организма и специфической среды его обитания. В этом случае делал практически невозможным выделение любого признака как основного.

Само понятие вреда в таком аспекте становилось весьма неопределенным из-за его крайней относительности и субъективности определения.

Расширяя и углубляя учение о происхождении паразитизма среди членистоногих, Беклемишев к концу 40-х гг. (1948. – Биоценол. основы ... 1970. С. 354) пришел к выводу, что тройная паразитарная система организмов (возбудитель – паразит, членистоногое – переносчик, позвоночное – хозяин) является одним из частных случаев эволюционного развития симфизиологической системы. Однако он считал, что, несмотря на экологическую общность этих систем, между ними существует коренное отличие. Оно заключалось в том, что в тройной паразитарной системе один из его сочленов – возбудитель, в течение своего жизненного цикла последовательно паразитирует за счет каждого из двух остальных сочленов. Беклемишев поставил перед собой задачу – вскрыть закономерности перехода в процесс эволюции тройных симфизиологических систем в тройные паразитарные системы, выяснить происхождение связей между возбудителем – паразитом и переносчиком – позвоночным, а также проследить эволюцию этих связей.

С таких же позиций рассматривал Беклемишев закономерности перехода членистоногих от хищничества к паразитизму, оценивая его как процесс постепенно изменяющихся форм взаимоотношений организмов в специфических биоценологических системах.

На основе детального анализа большого количества сравнительно-морфологических и палеонтологических данных Беклемишев пришел к выводу, что наибольшую склонность к паразитизму среди всех крупных отрядов насекомых проявляют кровососущие двукрылые (личиночный паразитизм в этом отряде рассматривался как вторичное явление, относящееся к более поздним геологическим эпохам).

В основу этих представлений ученым была положена особая единица сравнения видов, жизненная схема, которая выражает «...совокупность всех взаимоотношений вида со всеми элементами его среды обитания, в первую очередь совокупность приспособлений вида и совокупности условий его существования (1945. – Биоценол. основы ... 1970. С. 256). В качестве модельного объекта была взята жизненная схема малярийного комара. Применяя сравнительный метод исследований, Беклемишев впервые проследил эволюцию подобных жизненных схем на отдельных семействах и родах кровососущих двукрылых (роды *Phlebotomus*, *Stromoxys*) и ряд других. Одновременно Владимиру Николаевичу удалось установить эволюционную последовательность всех видов паразитарных взаимоотношений – от свободного хищничества (*Glossina*) до паразитизма (*Pupipara*).

Изучив накопленный материал, Беклемишев пришел к выводу, что подобный переход становится возможным за счет выпадения из «жизненной схемы» стадии питающейся личинки, вследствие чего ликвидировалась гетеротопность вида.

К середине 1950-х гг. школа Беклемишева располагала большим массивом данных, раскрывавших жизненные схемы многих видов членистоногих-кровососов. Подобные сведения были получены и обработаны В.И. Олифан и Л.В. Ивановой. По взрослым формам Culicidae – Н.К. Шипициной и О.Н. Виноградской. По москитам (сем. Phlebotomidae) – Т.И. Дергачевой. По Aphaniptera – М.Р. Нельзиной. По иксодовым клещам (сем. Ixodidae) – М.В. Пospelовой-Штрот и Л.В. Бабенко. Полученные факты дали возможность Владимиру Николаевичу проанализировать паразито-хозяинные

отношения в сравнительном аспекте и построить «ряды развития» – *** генетически-последовательные «жизненные схемы» паразитов на низемных позвоночных (1954. – Биоценол. основы ... 1970. С. 289–311).

Исходя из того, что паразитизм представляет собой вторичное явление, а паразиты возникли от свободноживущих предков, ученый пришел к заключению о существовании комплекса причин, которые приводят свободноживущих членистоногих к паразитическому образу жизни. Среди этих причин главными назывались: способ первоначальной встречи будущего паразита с будущим хозяином, исходные способы питания, размножения и развития.

Проведя детальный анализ развития тройных симфизиологических систем, Беклемишев обнаружил переходную ступень в этом процессе: системы промежуточного типа, которые с его точки зрения, относились еще к симфизиологическим. В системах такого рода прослеживалось, с одной стороны, ясно выраженное паразитирование одного из сочленов за счет другого, в большинстве случаев позвоночного, а с другой – переход паразита от одной особи к другой при помощи третьего сочлена, которым обычно являлось членистоногое. За счет третьего сочлена – посредника возбудитель не питается и поэтому не может считаться его паразитом. Переносчик такого типа был назван Беклемишевым «механическим». Выделив, по существу, из этой системы два сочлена – переносчика и возбудителя он провел сравнительное изучение их взаимных приспособлений, т.е. степени их взаимосвязанности, начиная с механического переноса возбудителя членистоногими и кончая постоянным паразитированием первого сочлена на втором.

Установив далее, что все истинные переносчики – кровососущие, Беклемишев выявил определенную коррелятивную зависимость между древностью кровососания и числом паразитологических связей среди отдельных систематических групп переносчиков. Более древние паразиты – членистоногие оказались связанными с большим числом возбудителей, причем характер их связей был очень разнообразен. Вследствие этого по числу и многообразию таких связей можно было определить древность паразитизма.

Им было доказано, что знание исторически сложившихся связей между отдельными группами возбудителей и переносчиков служит прекрасным ориентиром при определении в каждом конкретном случае вероятных членистоногих для передачи возбудителей. Большое значение придавалось также вопросу возникновения связей возбудителя с переносчиком. Решение его опиралось на зависимость между филогенетическим возрастом переносчика и количеством его связей с возбудителем. До исследований Владимира Николаевича невозможно было ответить на вопрос, представляет ли собой переносчик первичного хозяина возбудителя, который лишь вторично перешел к паразитированию на позвоночном, или, наоборот, возбудитель, приспособившись к трансмиссии через членистоногое, и есть первоначальный паразит позвоночного. Анализ этих взаимоотношений осложняется тем, что паразит–возбудитель мог совершать в процессе своей эволюции неоднократные переходы от позвоночного к членистоногому, а от него к другому виду позвоночного.

Концепция Беклемишева о происхождении паразитизма членистоногих на позвоночных, так же как учение об эволюции и способах перехода тройных биоценологических систем в паразитарные, явилось прочным доказа-

тельностью исторической обусловленности биоценологической схемы трансмиссивных болезней позвоночных. «Можно полагать, что нет ни одного крупного естественного биоценоза суши, – писал Беклемишев, – в состав которого не входили бы тройные паразитарные системы – трансмиссивные болезни позвоночных, передаваемые членистоногими» (1948. – Биоценол. основы ... 1970. С. 357).

Согласно этому учению, локализация и распространение любого трансмиссивного заболевания обуславливалось, в первую очередь, успешным существованием трехчленной паразитарной системы и внутренней прочностью топических и косвенных связей между ее компонентами (Беклемишев, 1955. – Биоценол. основы ... 1970. С. 315). Естественно, что вначале трехчленная паразитарная система, основанная лишь на простом механическом переносе возбудителя членистоногим, представляет собой более примитивную форму симбиотического комплекса. В этом начальном случае и сами связи между возбудителем и переносчиком более простые. Их существование обеспечивается меньшим количеством адаптаций. Рисуя схему дальнейшего эволюционного развития таких взаимоотношений, Беклемишев установил, что проникновение возбудителя в организм хозяина представляет собой сложное биологическое явление, которое основывается на исторически сложившихся древних системах взаимоотношений и взаимных адаптациях возбудителя, хозяина – позвоночного и переносчика.

Таким образом, всестороннее изучение тройных паразитарных систем со всеми разнообразными взаимосвязями ее сочленов на основе сравнительно-эволюционного метода послужило звеном, которое прочно соединило комплекс теоретических проблем паразитологии с познанием структурных особенностей живых систем.

Формируя в конце 1950-х – начале 1960-х гг. основные понятия об общих принципах организации жизни, которые в какой-то мере подводили итог его разносторонней деятельности, в разработке единой системы взглядов на явления органического мира, он в значительной степени использовал данные биоценологии.

Исходя из этого положения, Беклемишев очень широко трактовал конечные задачи биоценологического направления, понимая под ним: «...установление общих закономерностей круговорота форм, материи и энергии в живом покрове Земли с тем, чтобы выработать такие формы воздействия на этот круговорот, при которых создавались бы нормальные условия для существования живого покрова планеты и человечества в его составе» (Беклемишев, 1964. – Биоценол. основы ... 1970. С. 24).

Литература

- Аверinceв С.В.* Основы зоологии. 3-е изд. М.; Л.: Печатный двор, 1925. Т. 1: Общая зоология. 252 с.
- Арнольди К.В., Арнольди Л.В.* О биоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 2. С. 161–185.
- Балашов Ю.С.* Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, 1982. 318 с.
- Беклемишев В.Н.* О некоторых видах прибрежных биоценозов Арала // Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. гос. ун-те. 1923. Т. 1, вып. 9–10. С. 141–148.
- Беклемишев В.Н.* Экология личинки *Anopheles maculipennis* и характер распространения этого вида в Пермском Прикамье // Там же. 1925. Вып. 9. С. 337–373.

- Беклемишев В.Н.* К экологии личинки *Anopheles maculipes* Meig. – проблема распределения // Там же. 1926. Т. 4, вып. 6. С. 237–248. Совместно с Ю.Г. Митрофановой.
- Беклемишев В.Н.* Организм и сообщество // Тр. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. гос. ун-те. 1928. Т. 1, вып. 2/3. С. 127–149. Там же // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 26–43.
- Беклемишев В.Н.* О статистическом характере распределения индивидов разного порядка внутри сообщества ... (1928а) // Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. С. 43–52. Совместно с К.И. Игошиной.
- Беклемишев В.Н.* Основные понятия биоценологии в приложении к животным компонентам наземных сообществ (1931) // Там же. С. 53–89.
- Беклемишев В.Н.* Гонотрофический ритм как один из основных принципов биологии малярийного комара (1940) // Там же. 1970. С. 388–408.
- Беклемишев В.Н.* О сравнительном изучении жизненных схем кровососущих членистоногих (1942) // Там же. 1970. С. 420–426.
- Беклемишев В.Н.* О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим (1945) // Там же. 1970. С. 250–260.
- Беклемишев В.Н.* О взаимоотношениях между систематическим положением возбудителей и переносчиком трансмиссивных болезней, поражающих человека (1948) // Там же. 1970. С. 353–371.
- Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей (1951) // Там же. 1970. С. 90–138.
- Беклемишев В.Н.* Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных: Пути его возникновения (1951а) // Там же. 1970. С. 261–288.
- Беклемишев В.Н.* Паразитизм членистоногих на наземных позвоночных. II. Основные направления его развития (1954) // Там же. 1970. С. 289–311.
- Беклемишев В.Н.* Популяционная биология как одна из теоретических основ борьбы с комарами (1954а) // Там же. 1970. С. 202–215.
- Беклемишев В.Н.* Круг естественных переносчиков трансмиссивных болезней... (1955) // Там же. 1970. С. 315–333.
- Беклемишев В.Н.* Возбудители болезней как члены биоценозов (1956) // Там же. 1970. С. 334–352.
- Беклемишев В.Н.* Некоторые принципы нозогеографии облигатно-трансмиссивных болезней, поражающих человека (1959) // Там же. 1970. С. 372–382.
- Беклемишев В.Н.* Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов (1959а) // Там же. 1970. С. 215–225.
- Беклемишев В.Н.* Пространственная и функциональная структура популяций (1960) // Там же. 1970. С. 226–238.
- Беклемишев В.Н., Иванов С.П., Кашкаров Д.Н.* Методика количественного учета воздушной фауны: (Тезисы докладов) // Тр. фаунист. конференции Зоол. ин-та АН СССР, 3–8 февр. 1932 г. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 60–64.
- Белозеров В.Н.* К биологии и анатомии *Poecilochirus necrophori* // Зоол. журн. 1957. Т. 36, № 12. С. 1802–1814.
- Гиляров М.С.* Место паразитоценологических исследований в биогеоценологии // Итоги и перспективы исследований по паразитоценологии в СССР. М.: Наука, 1978. С. 3–5.
- Дербенева-Ухова В.П.* Личинки мух – компоненты навозных биоценозов // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1942. Т. XI, № 3. С. 46–58.
- Дербенева-Ухова В.П.* Материалы по экологии копробионтных мух сем. Muscidae: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1945.
- Догель В.А.* Паразитофауна и окружающая среда: Некоторые вопросы экологии паразитов пресноводных рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ, 1958. С. 9–54.
- Долматова А.В.* К биологии норových москитов // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1946. Т. 16, № 8.
- Долматова А.В.* Владимир Николаевич Беклемишев // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66, вып. 1. С. 153.
- Еленкин А.А.* Закон подвижного равновесия в сожительстве и сообществах растений // Изв. Гл. Ботан. сада. 1921. Т. 22, № 2. С. 75–121.
- Иванова Л.В.* Некоторые данные о микрофлоре *** *A. maculipes* // Мед. паразитология. 1946. Т. 16, № 6. С. 98–110.

- Кацкаров Д.Н.* Среда и сообщество: (Основы синэкологии). М.: Медгиз, 1933. 242 с.
- Кацкаров Д.Н.* По поводу некоторых экологических терминов и понятий // Вопросы экологии и биоценологии. Л.: Медгиз, 1939. Вып. 7. С. 179–184.
- Кеннеди К.Р.* Динамика паразитоценозов в британских пресноводных экосистемах // Экологические аспекты паразитологии. Л.: Наука, 1981. С. 9–22. (Тр. ЗИН АН СССР. Т. 108).
- Лейкарт Р.* Общая естественная история паразитов... (1879) / Пер. с нем. под ред. Э.К. Брандта. СПб., 1881. 196 с.
- Мечников И.И.* Общий очерк паразитической жизни (1874) // Собр. соч. М.: Медгиз, 1955. Т. 1. С. 200–234.
- Мирзоян Э.Н.* Теория эволюции и концепция геомериды: (К 100-летию со дня рождения В.Н. Беклемишева) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1990. Т. 95, вып. 5. С. 3–15.
- Мирзоян Э.Н.* К истории глобальной экологии: Концепция Геомериды В.Н. Беклемишева. М., 2007. 127 с.
- Музрукова Е.Б., Чеснова Л.В.* Создание В.Н. Беклемишевым методологических основ морфологии животных в контексте его философских воззрений // Науковедение. 2001. № 2. С. 172–181.
- Павловский Е.Н.* Доклад на пленуме фаунистической конференции и задачах, стоящих по линии научного исследования биологии паразитов и вредителей животных и человека... // Тр. фаунист. конф. Зоол. ин-та АН СССР, 3–8 февр. 1932 г. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 5–25.
- Рафес П.М.* Развитие учения о биогеоценозах // Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. С. 147–194.
- Резвой П.К.* К определению понятия «биоценоз» // Рус. гидробиол. журн. 1924. Т. 3, № 8/9. С. 204–210.
- Родный Н.И.* Научные школы // Природа. 1972. № 12.
- Скрябин К.И.* К фауне паразитических червей пустынь степей Туркестана: (Материалы по геогельминтологии.) // Тр. Гос. Ин-та эксперим. ветеринарии. 1924. Т. 2, вып. 1. С. 78–81.
- Скрябин К.И.* Гельминтологические обследования населения как метод изучения санитарных условий труда и быта. Харьков: Урядова *** им. Т. Фрунзе, 1925. 7 с.
- Скрябин К.И.* Аскариды и их значение в медицине и ветеринарии: Гельминтологический этюд. М.: Наркомздрав, 1925а. 140 с.
- Скрябин К.И.* Значение глистного фактора в эпизоотологии бактериальных болезней // Вестн. ветеринарии. 1925б. Т. 26, № 2. С. 1–9.
- Тагильцев А.А.* О некоторых взаимоотношениях паразитов и нидиколов из числа клещей // Мед. паразитология и паразитар. болезни. 1957. Т. 26, № 4.
- Федотов Д.М.* Организация Камской биологической станции и ее работа в 1918–1921 годах. Пермь, 1959. 7 с.
- Филипченко А.А.* Экологическая концепция паразитизма и самостоятельность паразитологии как науки // Учен. зап. МГУ. Сер. биол. 1937. Т. 3, вып. 4. № 13. С. 4–14.
- Шварц С.С.* Экология животных // Развитие биологии в СССР. М.: Наука, 1967. С. 356–371.
- Шимкевич В.Н.* Биологические основы зоологии. Пг.; М., 1923. Т. 2. С. 405–724.
- Шмидт П.Ю.* Организм среди организмов: Жизнь и взаимные отношения живых существ. Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 168 с.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O., Schmidt K.* Principles of animal ecology. Philadelphia; L., 1948. 837 p.
- Allee W.C., Emerson A.E., Park O.* et al. Principles of animal ecology. Philadelphia; L., 1949.
- Bates M.* The natural history of mosquitoes. N.Y., 1949. P. 210–247.
- Bary A. de.* Die Erscheinung der Symbiose. Strussberg, 1879. 30 S.
- Dajoz R.* Précis d'écologie. P., 1972. Цит. по рус. пер.: *Дажо Р.* Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
- Hertwig O.* Allgemeine Biologie. 6.–7. Aufl. 1923.
- Möbius.* Die Lebensgemeinschaften im Natur kundlichen Unterrichte // Natur und Schule. 1904. Bd. 3, H. 7. S. 289–293.
- Smith V.G.* Animal communities of a deciduous forest succession // Ecology. 1928. Vol. 9, N 4. P. 419–501.
- Svedberg Th.* Ett bidrag till de statistiska metodernas anvandning inom växtbiologien // Sven. bot. tidskr. 1922. Vol. 16, N 1. P. 25–37.
- Vestal A.G.* An associational study of the Illinois sand prairie // State Lab. Natur. Hist. Bull. 1913. Vol. 10, N 3. P. 1–6.

ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ГЕЛЬМИНТОВ ЗЕМНОВОДНЫХ (AMPHIBIA) СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

И.В. ЧИХЛЯЕВ

Земноводные занимают определенную нишу на стыке водной и наземной сред обитания и служат важным компонентом биоценозов, принимая широкое участие как хищники второго порядка, в регуляции численности популяций беспозвоночных или являясь ценным пищевым объектом для позвоночных. В то же время они исполняют роль дополнительных, вставочных, резервуарных и окончательных хозяев в циркуляции ряда видов паразитов и обеспечивают их передачу от моллюсков, ракообразных и насекомых по трофическим связям далее – рептилиям, птицам и млекопитающим.

В настоящей работе предпринята попытка охарактеризовать жизненные циклы гельминтов амфибий, а также степень участия последних в циркуляции паразитов в биоценозах Среднего Поволжья.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения послужили результаты гельминтологических вскрытий земноводных, выполненных автором в период 1997–2002 и 2004–2008 гг. на территории девяти районов Самарской области. Всего исследовано 1874 экз. животных, относящихся к 2 отрядам, 5 семействам, 5 родам и 7 видам. В их числе: озерная *Rana ridibunda* Pallas, 1771, прудовая *Rana lessonae* Camerano, 1882 и остромордая *Rana arvalis* Nilsson, 1842 лягушки, зеленая жаба *Bufo viridis* Laurenti, 1768, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* Linnaeus, 1761, обыкновенные чесночница *Pelobates fuscus* Laurenti, 1768 и тритон *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 (табл. 1).

При сборе, фиксации и обработке гельминтологического материала использованы традиционные методики (Скрябин, 1928). Моногенеи, цестоды, трематоды и скребни фиксировались 70°-ным этанолом, окрашивались квасцовым или уксуснокислым (плероцеркоиды цестод, мезо- и метацеркарии трематод) кармином, проводились через батарею спиртов возрастающей крепости и после просветления в диметилфталате (Судариков, 1965) заключались в бальзам. Нематод фиксировали жидкостью Барбагалло, просветляли в молочной кислоте и просматривали на тотальных препаратах в глицерин-желатине. Пиявки фиксировались 2%-ным раствором формалина, после чего готовились препараты с просветлением в глицерине.

Таблица 1.

Состав гельминтов земноводных (Amphibia) Самарской области

| Вид амфибий | Вскрыто | Monogenea | Cestoda | Trematoda | Nematoda | Acanthocephala | Hirudinea | Итого |
|-------------------------|---------|-----------|---------|-----------|----------|----------------|-----------|-------|
| Озерная лягушка | 1142 | – | 1 | 28 | 12 | 1 | – | 42 |
| Прудовая лягушка | 143 | – | – | 21 | 3 | – | – | 24 |
| Остромордая лягушка | 134 | – | – | 18 | 5 | – | – | 23 |
| Обыкновенная чесночница | 97 | – | – | 10 | 7 | – | – | 17 |
| Зеленая жаба | 115 | 1 | 1 | 6 | 5 | 1 | – | 14 |
| Краснобрюхая жерлянка | 203 | – | – | 10 | 3 | – | 1 | 14 |
| Обыкновенный тритон | 40 | – | – | 4 | 3 | – | – | 7 |

Определение гельминтов выполнено по материалам К.М. Рыжикова с соавт. (1980), В.Е. Сударикова с соавт. (2002) и «Определителя паразитов пресноводных рыб фауны СССР» (Т. 3, 1987). Дополнительно использованы данные о хозяевах гельминтов, полученные при изучении их жизненных циклов в других регионах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего у амфибий Самарской области установлено 52 вида гельминтов, относящихся к 6 классам, 24 семействам и 42 родам: *Monogenea* – 1, *Cestoda* – 2 (1 вид на стадии плероцеркоида), *Trematoda* – 32 (1 вид на стадии мезо- и 12 – метацеркарий), *Nematoda* – 15 (5 видов на личиночной стадии), *Acanthocephala* – 1 и *Hirudinea* – 1 (см. табл. 1). Из них 49 – определено до вида. Обнаружено 6 новых видов гельминтов для земноводных фауны России, 7 – для Волжского бассейна и 38 – для Самарской области. У 10 видов паразитов отмечены новые хозяева.

Из общего числа гельминтов 30 видов являются широко специфичными паразитами амфибий, 13 – специфичными для семейства *Ranidae* и 2 – узко специфичными для представителей родов *Bufo* (*Cosmocerca commutata* Diesing, 1851), *Lissotriton* и *Triturus* (*Chabaudgolvania terdentatum* Linstow, 1890). Еще два вида нематод (*Thelandros tba* (Dinnik, 1930) Volgar, 1959 и *Aplectana acuminata* Schrank, 1788) принадлежат к категории специфичных паразитов головастиков земноводных.

Для 26 видов гельминтов амфибии служат окончательными хозяевами; для 19 – дополнительными, вставочными и(или) резервуарными. Еще четыре вида гельминтов совмещают обе функции и являются амфиксеническими хозяевами. В роли случайных хозяев земноводные указываются для четырех видов гельминтов. В их числе разовые находки трематод *Phyllodistomum*

angulatum Linstow, 1907 и *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819), larvae, нематоды *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814) и пиявки *Helobdella stagnalis* Linnaeus, 1758.

Для выяснения путей циркуляции гельминтов земноводных на Среднем Поволжье нами проведена типизация их жизненных (биологических) циклов по принципу вариаций в сочетаниях хозяев, изложенному В.Е. Судариковым (1964) при описании особенностей биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. При этом, в типах циклов хозяева отдельных категорий принадлежат к различным классам беспозвоночных и позвоночных животных, а группы циклов определяются по числу категорий хозяев (моно-, ди-, три- и тетраксенные). Позже этот принцип был использован в работах Н.Н. Шевченко (1965) о путях циркуляции гельминтов в биоценозе Северского Донца, Г.Р. Юмагуловой (2000) по гельминтам амфибий Южного Урала и других авторов.

Ниже приводится описание групп и типов циклов развития гельминтов земноводных, отмеченных на территории Самарской области, за исключением тех видов, находка которых носит случайный (единичный) характер.

ГРУППА 1. МОНОКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 1.1. Амфибии – внешняя среда.

Подтип 1.1а. *Амфибии – водная среда.* Специфичный путь циркуляции паразита мочевого пузыря зеленой жабы – моногенеи *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798). Вылупившиеся из яиц личинки паразита, поселяясь на жабрах молодых головастиков, превращаются в гиродактилоидную или «жаберную» форму, продуцирующую яйца. Выходящие из них неотенические личинки, в связи с зарастанием жаберной щели у взрослых головастиков, мигрируют через клоаку к месту локализации для завершения метаморфоза (Быховский, 1957). Подобным же путем развиваются отдельные виды кишечных геогельминтов – нематод, заражающих амфибий перорально при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками в воде. В их числе *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Strongyloides spiralis* Grabda-Kazubskaja, 1978, *Thelandros tba* (Dinnik, 1930) Volgar, 1959 и *Aplectana acuminata* (Schrank, 1788). Все они обычные паразиты водных амфибий (Grabda-Kazubskaja, 1978), причем последние два вида нематод встречаются исключительно у головастиков.

Подтип 1.1б. *Амфибии – наземная среда.* Более распространенный путь развития геонематод земноводных. К таковым принадлежат *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Cosmocerca commutata* (Diesing, 1851), *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) и *Chabaudgolvania terdentatum* (Linstow, 1890). Первая из них паразитирует в легких бесхвостых амфибий, куда попадает в результате перкутанного проникновения из почвы инвазионных личинок и последующей их миграции с лимфо- и кровотоком (Hartwich, 1975), либо через резервуарных хозяев – моллюсков, олигохет. Остальные виды нематод – паразиты кишечника и заражают земноводных путем перорального переноса при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками на суше. Из них *O. filiformis* встречается в основном у наземных

амфибий; *N. brevicaudatum* обнаружен только у обыкновенной чесночницы и озерной лягушки; *C. commutata* и *Ch. terdentatum* – строго специфичны для зеленой жабы и обыкновенного тритона, соответственно.

ГРУППА 2. ДИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 2.1. Амфибии – гастроподы – водная среда. Этим путем происходит циркуляция типового вида трематод семейства Diplodiscidae – *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) – паразита прямой кишки головастика и взрослых особей озерной, прудовой и остромордой лягушек, краснобрюхой жерлянки, обыкновенных чесночницы и тритона. Амфибии являются окончательными хозяевами и заражаются паразитом, проглатывая с водой, илом, пищей или с каким-либо субстратом инцистированные адолескарии. В роли промежуточных хозяев выступают моллюски рода *Planorbis*, реже – *Anisus* (Калабеков, 1976).

Тип 2.2. Амфибии – наземная среда – изоподы. Данный цикл развития известен для скребня *Acanthocephalus falcatus* (Fröhlich, 1788), встречающегося в кишечнике зеленой жабы и редко – озерной лягушки. Заражение им амфибий происходит при поедании промежуточных хозяев – мокриц *Ligidium hypnorum* (Вакаренко, Лисицына, 2001).

ГРУППА 3. ТРИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 3.1. Амфибии – бивальвии – насекомые. Типичный путь развития трематод семейства Gorgoderidae – *Gorgodera pagenstecheri* Ssinitzin, 1905, *G. asiatica* Ssinitzin, 1905 и *G. varsoviensis* Ssinitzin, 1905 – паразитов мочевого пузыря бесхвостых амфибий. Окончательными хозяевами являются озерная, прудовая, редко – остромордая лягушки, которые заражаются при потреблении дополнительных хозяев паразита – личинок и имаго стрекоз родов *Coenagrion*, *Lestes*, *Agrion*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Epithea*, *Cordulia*, *Libellula*, *Sympetrum* и *Leucorrhinia*; ручейников рода *Limnophilus*. В числе промежуточных хозяев – моллюски родов *Sphaerium* и *Pisidium* (Пигулевский, 1952).

Тип 3.2. Амфибии – бивальвии – амфибии. Специфичный путь развития трематоды *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876) из мочевого пузыря озерной лягушки и краснобрюхой жерлянки. В данном случае маритогония возможна исключительно у амфибий, склонных к каннибализму, а инвазия происходит через головастика или позднее – сеголетков, зараженных метацеркариями. Последние локализуются обычно в стенках пищевода и желудка, легких и брыжейках. Головастики в свою очередь заражаются, проглатывая крупных макроцеркных церкарий паразита. Таким образом, земноводные играют роль амфиксенического хозяина паразита, отдельные стадии которого используют в качестве дополнительного и окончательного хозяев животных разного возраста одного или родственных видов. Промежуточными хозяевами служат моллюски родов *Sphaerium* и *Pisidium* (Калабеков, 1976).

Тип 3.3. Амфибии – гастроподы – насекомые. Данный цикл развития – один из самых распространенных среди гельминтов земноводных и присущ

трематодам семейства Plagiorchiidae. Они представлены паразитами легких – *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819), *P. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *S. breviansa* Sudarikov, 1950. Окончательными хозяевами их служат озерная, прудовая и остромордая лягушки; реже – краснобрюхая жерлянка (*P. asper*), обыкновенная чесночница и зеленая жаба (*P. variegatus*). Заражение амфибий в данном случае связано с потреблением дополнительных хозяев паразитов – водных насекомых. Таковыми являются личинки и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Coenagrion*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Cordulia*, *Orthetrum*, *Libellula* и *Sympetrum* (Добровольский, 1965а; Grabda, 1960), а для *P. variegatus* также двукрылые *Anopheles maculipennis*, *Culex pipiens* и *C. territans* (Скрябин, Антипин, 1962). Из промежуточных хозяев известны моллюски родов *Planorbis*, *Anisus* и *Coretus*.

Подтип 3.3а. Амфибии – гастроподы – насекомые (ракообразные).

Эта разновидность типа является основным путем циркуляции трематод семейства Pleurogenidae: *Pleurogenoides medians* Olsson, 1876, *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) и *P. intermedius* Issaitchikow, 1926. Первые три вида из них – обычные паразиты кишечника озерной, прудовой и остромордой лягушек, редко – зеленой жабы; последний встречается только у остромордой лягушки. Поступление их в организм амфибий происходит также по трофическим связям через дополнительных хозяев. В их числе: личинки и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Coenagrion*, *Aeschna*, *Erythromma*, *Epitheca*, *Cordulia*, *Orthetrum*, *Libellula*, *Leucorrhinia* и *Sympetrum*; ручейников родов *Limnophilus*, *Phryganea*; поденок родов *Ephemera*, *Ordella*; жуков *Hydrous piceus*, *Cybister laterimarginalis*, родов *Acilius*, *Dytiscus*, *Rhantus*, *Hidrophilus*, *Ilybius*; вислокрылки рода *Sialis*. Кроме водных насекомых эту функцию выполняют ракообразные *Asellus aquaticus*, *Gammarus lacustris*, *G. pulex*, *Pontogammarus robustoides* (Шевченко, Вегун, 1961; Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubaska, 1971). Промежуточные хозяева – моллюски *Bithynia leachi* и *B. tentaculata*.

Тип 3.4. Амфибии – гастроподы – амфибии. Менее распространенный цикл развития трематод семейства Plagiorchiidae, характерный для *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) и *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876) – достаточно редких паразитов легких и кишечника остромордой лягушки, соответственно. Земноводные играют одновременно роль окончательного (взрослые особи) и дополнительного (головастики, сеголетки) хозяина трематод, являясь, таким образом, их амфиксеническими хозяевами (Добровольский, Райхель, 1973; Grabda-Kazubaska, 1968, 1970). Заражение начинается на стадии головастиков путем перкутанного, реже – перорального или назального проникновений стилетных церкарий паразитов. Последние, в зависимости от места инвазии, либо инцистируются в печени, брыжейках, жабрах и продолжают развитие только в случае каннибализма; либо, минуя стадию метацеркарий, мигрируют к месту локализации с последующей маритогонией (Калабеков, 1976). К числу промежуточных хозяев принадлежат моллюски рода *Lymnaea*.

Подтип 3.4а. Амфибии – гастроподы – амфибии (гастроподы). Данная разновидность типа специфична для трематоды *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) – распространенного паразита кишечника бесхвостых амфибий. В роли его окончательных хозяев зарегистрированы озерная, прудовая и остромордая лягушки, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница и зеленая

жаба. Одновременно с маридами у тех же земноводных, за исключением последнего вида, в мускулатуре, брыжейках, стенках желудка и кишечника встречаются также метацеркарии, образующиеся вследствие перкутанного проникновения стилетных церкарий паразита. Таким образом, взрослые амфибии служат его амфиксеническими хозяевами и заражаются через головастика и сеголетков в случае каннибализма, либо через других дополнительных хозяев – моллюсков семейства Lymnaeidae. Промежуточными хозяевами являются моллюски родов *Lymnaea* и *Anisus*, редко – *Planorbis*, *Planorbarius* и *Physa* (Добровольский, 1965b; Grabda-Kazubska, 1968).

Тип 3.5. Рептилии – гастроподы – амфибии. Этим путем циркулируют трематоды семейства Plagiorchidae – *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 и *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819) из семейства Encyclometridae, паразитирующие в кишечнике ужей, редко – гадюк. Метацеркарии паразитов локализируются в полости тела, внутренних органах, мускулатуре и брыжейках амфибий – их дополнительных хозяев. Заражение обусловлено перкутанным проникновением стилетных церкарий паразитов. Трематода *P. cloacicola* встречается у всех исследованных видов земноводных; остальные – у озерной и остромордой лягушек, обыкновенной чесночницы и краснобрюхой жерлянки. Для первого вида промежуточным хозяином является моллюск *Planorbis planorbis* (Добровольский, 1969); для второго – *Bithynia leachi* (Шевченко, Вергун, 1960).

Тип 3.6. Рептилии – копеподы – амфибии (моллюски, насекомые, рыбы, рептилии). Данный цикл развития известен для нематоды *Spiroxys contortus* (Rudolphi, 1819) – в половозрелой форме паразита желудка болотной черепахи. Личиночные стадии встречаются в стенках желудка и кишечника у озерной лягушки, которая относится к числу резервуарных хозяев паразита. Заражение амфибий происходит через других резервуарных хозяев – моллюсков, нимф стрекоз, мальков рыб, головастиков; либо через промежуточных – циклопов *Mesocyclops leuckarti*, *Macrocyclus albidus* и *Eucyclops serrulatus* (Hedrick, 1935).

Тип 3.7. Птицы – олигохеты – рыбы (амфибии, рептилии). Жизненный цикл редкой для земноводных нематоды *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909, зарегистрированной на личиночной стадии в стенках желудка озерной лягушки. Амфибии относятся к числу резервуарных хозяев паразита и заражаются им, употребляя в пищу дополнительных хозяев – бычков или других резервуарных хозяев – мелких окуневых и карповых. Промежуточными хозяевами служат олигохеты *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* и *Limnodrilus* sp. (Карманова, 1968); окончательными – бакланы (Дубинин, 1952).

Тип 3.8. Птицы – гастроподы – амфибии. Этот путь развития обычен для трематод семейства Diplostomatidae – *Tyloodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) и *Neodiplostomum spathoides* Dubois, 1937, паразитирующих в организме амфибий – их дополнительных хозяев – на стадии метацеркарий. Первый встречается в спинномозговом канале у краснобрюхой жерлянки и озерной лягушки; второй – в мускулатуре обыкновенной чесночницы, озерной, прудовой и остромордой лягушек. Заражение земноводных осуществляется посредством перкутанного проникновения фуркоцеркарий. Промежуточные хозяева – моллюски *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus* и *Coretus*

corneus. В качестве окончательных хозяев известны голенастые (цапли, выпей) и хищные птицы, соответственно (Судариков, 1960a; Odening, 1965). Для *N. spathoides* цикл развития может быть усложнен включением резервуарных хозяев, прежде всего, рептилий.

Тип 3.9. Птицы – амфиподы – рыбы (амфибии). Цикл развития нематоды *Desmidocercella numidica* Seurat, 1920, обнаруженной на личиночной стадии в стекловидном теле глаз и головном мозге озерной, остромордой лягушек и обыкновенной чесночницы. Земноводные, вероятно, являются резервуарными хозяевами паразита, наряду с обычными для этой роли карповыми и окуневыми рыбами. Промежуточными хозяевами служат бокоплавцы. Во взрослой стадии паразитирует в воздухоносных мешках цапель, выпей и бакланов (Дубинин, 1952).

Тип 3.10. Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии). Путь развития трематоды семейства Alariidae – *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850) – паразита мускулатуры, полости тела, серозных покровов внутренних органов и брыжеек озерной, прудовой, остромордой лягушек и обыкновенного тритона. Амфибии относятся к дополнительным или резервуарным хозяевам паразита, поступление которого происходит при перкутанном проникновении фуркоцеркарий, либо в результате потребления зараженных головастиков и сеголетков земноводных, соответственно. Промежуточным хозяином является моллюск *Planorbis planorbis*; половозрелые стадии встречаются в кишечнике псовых (Судариков и др., 1991).

Тип 3.11. Млекопитающие – копеподы – амфибии (рептилии). По этому циклу развивается только цестода *Spirometra erinaceieuropaei* (Rudolphi, 1819), паразитирующая на стадии плероцеркоидов в бедренной мускулатуре озерной лягушки. Амфибии служат дополнительными хозяевами паразита и заражаются его личинками через промежуточных хозяев – циклопов *Acanthocyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti* (Дубинина, 1951). Половозрелые формы паразитируют в кишечнике псовых и кошек.

ГРУППА 4. ТЕТРАКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 4.1. Амфибии – гастроподы – копеподы – насекомые. Типичный цикл развития трематод семейства Halipegidae, в частности *Halipegus ovocaudatus* Vulpian, 1859 – паразита ротовой полости и евстахиевых труб бесхвостых амфибий. В качестве окончательных хозяев известны краснобрюхая жерлянка, прудовая и озерная лягушки, которые заражаются при употреблении в пищу вторых дополнительных хозяев – личинок и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Coenagrion*, *Libellula* и *Sympetrum*. Функцию промежуточного хозяина выполняют моллюски *Planorbis planorbis*; первого дополнительного – циклопы рода *Macrocyclops* (Kechemir, 1976).

Тип 4.2. Птицы – гастроподы – амфибии – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие). По этому пути циркулируют трематоды семейства Strigeidae – *Strigea strigis* (Schrank, 1788), *S. sphaerula* (Rudolphi, 1803), *S. falconis* Szidat, 1928 и *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – во взрослой форме паразиты кишечника сов, врановых, дневных хищных птиц и выпей (Судариков, 1960b; Niewiadomska, 1964; Odening, 1967), соответ-

ственно. Земноводные служат для них дополнительными и резервуарными хозяевами, у которых в полости тела, внутренних органах, брыжейках и мускулатуре встречаются метацеркарии. Из них первые два вида отмечены у всех бесхвостых амфибий; остальные – исключительно у зеленых лягушек. Инвазия осуществляется фуркоцеркариями паразита, проникающими перкутанно, либо через головастиков и сеголетков земноводных. Для рода *Strigea* промежуточным хозяином являются моллюски *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex* и *A. leucostomus*; для рода *Codonocephalus* – *Lymnaea palustris* и *L. stagnalis*.

Тип 4.3. Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие) – млекопитающие. Этот тип цикла развития характерен для типового представителя семейства Alariidae – трематоды *Alaria alata* (Goeze, 1782), паразитирующей на стадии мезоцеркарий в подъязычной мускулатуре, жировых телах и внутренних органах у обыкновенной чесночницы, прудовой и остромордой лягушек. Земноводные играют роль вставочных (интеркалярных) или резервуарных хозяев паразита и заражаются им вследствие перкутанного проникновения фуркоцеркарий, либо при употреблении в пищу головастиков и сеголетков, соответственно. В дальнейшем паразит передается по трофическим связям резервуарным хозяевам I (батрахофаги), затем II (миофаги) порядка и заканчивает развитие в организме псовых. Промежуточными хозяевами служат моллюски родов *Planorbis* и *Anisus* (Судариков, 1959).

ГРУППА 5. ВИДЫ С НЕВЫЯСНЕННЫМИ ЦИКЛАМИ РАЗВИТИЯ

К группе паразитов с невыясненными циклами развития принадлежат пять видов гельминтов. В их числе паразитирующая в кишечнике зеленой жабы цестода *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) и трематода из двенадцатиперстной кишки озерной и прудовой лягушек – *Brandesia turgida* (Brandes, 1888). Среди гельминтов, не определенных до вида: трематода *Strigea* sp., larvae – паразит мускулатуры озерной, прудовой лягушек и обыкновенного тритона; нематоды *Agamospirura* sp., larvae и *Nematoda* sp., larvae из стенок желудка, кишечника и печени озерной лягушки и обыкновенного тритона, соответственно.

* * *

Развитие гельминтов земноводных на территории Среднего Поволжья протекает по 17 типам из четырех групп жизненных циклов. Наибольшая их часть циркулирует по сложным – триксенным (25 видов) и тетраксенным (6) циклам; часть (10) – по моноксенным и наименьшая (2) – по диксенным циклам. Неизвестны циклы развития пяти видов гельминтов. Большинство видов паразитов развиваются с участием брюхоногих (24 вида) и двустворчатых (4) моллюсков в качестве промежуточных хозяев; насекомых (12), ракообразных (7), молоди земноводных (4) и олигохет (1) – в роли дополнительных хозяев. Амфибии как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 30 видов гельминтов; как дополнительные и/или резервуарные – 4 видов гельминтов

рептилий, 8 – птиц и 3 – млекопитающих. Наибольшим разнообразием типов жизненных циклов (12) характеризуются трематоды; в меньшей степени – нематоды (4), моногенеи (1), цестоды (1) и скребни (1).

Литература

- Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Вакаренко Е.Г., Лисицына О.И. Цистакант *Acanthocephalus falcatus* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) из нового промежуточного хозяина – мокрицы *Ligidium hypnorum* (Isopoda, Ligiidae) // Вестн. зоологии. 2001. Т. 35, № 6. С. 67–69.
- Добровольский А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) // Материалы науч. конф. ВОГ. М.: Изд-во АН СССР, 1965а. Ч. 4. С. 59–64.
- Добровольский А.А. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) // Helminthologia, 1965b. Vol. 3. P. 205–221.
- Добровольский А.А. Жизненный цикл *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестн. ЛГУ. 1969. № 21. С. 28–38.
- Добровольский А.А., Райхель А.С. Жизненный цикл *Halpometra cylindracea* Zeder, 1800 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Там же. 1973. № 3. С. 5–13.
- Дубинин В.В. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги // Паразитол. сб. / ЗИН АН СССР. 1952. Т. 14. С. 213–262.
- Дубинина М.Н. О биологии и распространении *Diphyllbothrium erinacei-europaei* (Rud., 1819) Iwata, 1933 // Зоол. журн. 1951. Т. 30, № 5. С. 421–429.
- Калабеков А.Л. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macropsnemis* Boul.) // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1976. С. 3–42.
- Карманова Е.М. Диоктофимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Наука, 1968. 261 с. (Основы нематодологии; Т. 20).
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Пигулевский С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 7, ч. 1.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Скрыбин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Скрыбин К.И., Антипин Д.Н. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 14. С. 75–669.
- Судариков В.Е. Биологические особенности трематод рода *Alaria* // Тр. ГЕЛАН. 1959. Т. 11. С. 326–332.
- Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Ч. 2. Надсемейство Diplostomatoidea Nicoll., 1937 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1960а. Т. 17. С. 157–533.
- Судариков В.Е. К биологии трематод *Strigea strigis* (Schr., 1788) и *S. sphaerula* (Rud., 1803) // Тр. ГЕЛАН. 1960б. Т. 10. С. 217–226.
- Судариков В.Е. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // Экспериментальная и экологическая гельминтология: М., 1964. С. 201–220. (Тр. ГЕЛАН; Т. 14).
- Судариков В.Е. Новая среда для просветления препаратов // Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. М., 1965. Т. 15. С. 156–157. (Тр. ГЕЛАН; Т. 15).
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Семенова Н.Н. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги // Гельминты животных. М., 1991. С. 142–147. (Тр. ГЕЛАН; 1991. Т. 38).
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метациркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метациркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука, 2002. Т. 1.

- Хотеновский И.А. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Наука, 1970. Т. 23. С. 139–306.
- Шевченко Н.Н. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Харьков, 1965. 45 с.
- Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130, № 4. С. 949–952.
- Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 // Helminthologia. 1961. Vol. 3, N 1/4. С. 294–298.
- Юмагулова Г.Р. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 19 с.
- Grabda B. Life cycle of *Haematoleech similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta parasitol. pol. 1960. Vol. 8, N 23. P. 357–366.
- Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. 1968. Vol. 16. P. 20–27.
- Grabda-Kazubska B. Studies on the life-cycle of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. 1970. Vol. 18. P. 497–512.
- Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Ibid. 1971. Vol. 19. P. 337–348.
- Grabda-Kazubska B. *Strongyloides spiralis* sp.n. (Nematoda, Strongyloididae), a parasite of *Rana esculenta* s.l. in Poland // Ibid. 1978. Vol. 25. P. 235–242.
- Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I. Rhabditida und Ascaridida. B., 1975. 256 S. (Mitt. Zool. Mus. Berlin; Bd. 62).
- Hedrick L. The life history and morphology of *Spiroxys contortus* (Rudolphi) (Nematoda, Spirurata) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1935. Vol. 44, N 4. P. 307–335.
- Кеchemir N. Cycle a quatre hotes obligatoires du trematode hemiuride *Halipegus ovocaudatus* // Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101, N 5. P. 1061–1062.
- Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta parasitol. pol. 1964. Vol. 12. P. 283–296.
- Odening K. Der Lebenszyklus von *Neodiplostomum spathoides* Dubois (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin nebst Baitragen zur Entwicklungsweise verwandter Arten // Zool. Jahrb. Syst. 1965. H. 92. S. 523–624.
- Odening K. Die Lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Ibid. 1967. H. 94. S. 1–67.

**НЕМАТОДЫ РОДА *MELOIDOGYNE*
(NEMATODA: TYLENCHIDA)
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ
(видовой состав, биология, диагностика,
хозяйственное значение)**

В.Н. ЧИЖОВ, М.В. ПРИДАННИКОВ¹

Галловые нематоды рода *Meloidogyne* Göldi, 1892 являются облигатными эндопаразитами корневой системы растений и в географических зонах своего обитания имеют важное экономическое значение. Важнейшим фактором, снижающим урожай полевых и овощных культур, а также культур защищенного грунта, является высокий уровень адаптации к корневому паразитизму, который обеспечивает этим нематодам гарантированные условия питания от модифицированных клеток растения-хозяина и защиты для самок и их потомства от хищников и патогенных микроорганизмов в пределах корневого галла. В настоящее время для Европы известен 21 вид галловых нематод (Karssen, 2002).

На территории европейской части Российской Федерации отмечено всего пять видов галловых нематод, три из которых: *M. incognita*, *M. javanica* и *M. arenaria* встречаются только в защищенном грунте, где исключительно патогенны для всех видов овощных и многих видов декоративных культур. Эти нематоды обладают очень высоким потенциалом размножения и способны при благоприятных условиях развивать 10–12 поколений в год. Однако они очень чувствительны к низким температурам и в естественных условиях не перезимовывают даже в южных регионах страны. *M. hapla* и *M. ardenensis* – нематоды открытого грунта, причем если первая – широкий полифаг и поражает как овощные культуры, так и многие виды сорной и декоративной растительности, то последняя встречается крайне редко и на территории европейской части России известна только как паразит березы бородавчатой (*Betula pendula*).

Идентификация видов галловых нематод традиционно базируется на особенностях строения анально-вульварной пластинки яйцекладущей самки. В качестве дополнительных критериев используются длина стилета и геалиновой части хвоста инвазионной личинки 2-го возраста, а также строение головной шапочки у инвазионных личинок и самцов. В качестве дополнительной информации и определения трофических рас для наиболее патогенных видов применяется набор растений-дифференциаторов. В последнее время широко используется метод полимеразной цепной реакции (ПЦР), который с наибольшей точностью позволяет идентифицировать виды галловых нематод.

¹ Центр паразитологии ИПЭЭ РАН.

АРАХИСОВАЯ ГАЛЛОВАЯ НЕМАТОДА

Meloidogyne arenaria (Neal, 1889) Chitwood, 1949

(Песчаная галловая нематода)

(Рис. 1, 2. Табл. 1)

Самки. Тело круглое, овальное или грушевидное, с шейкой умеренной длины. Стилет хорошо развит 13–17(16) мкм, с округлыми головками основания, ширина которых равна 4–5 мкм, а высота 1,8–2,0 мкм. Отверстие дорсальной железы пищевода (DGO) находится на расстоянии 3–7(5) мкм от основания копыя. Выделительная пора 17–80(34) мкм от головного конца. Анально-вulварная пластинка более или менее округлая, как правило, с характерным для вида рисунком, но вариабельность пластинки значительная, что затрудняет определение. Часто встречаются пластинки, расположенные на небольшом конусе. Дорсальная дуга, как правило, низкая и округлая, реже высокая и даже квадратная. Боковое поле в зоне анально-вulварной пластинки слабо выражено; чаще всего оно с разрывами в круговых линиях, иногда на месте боковых полей спинные и брюшные линии могут сходиться под углом. Характерной особенностью является строение бокового поля, образованного слегка заходящими друг за друга раздвоенными кутикулярными складками. При большой выборке у некоторых особей рисунок анально-вulварной пластинки *M. arenaria* может напоминать таковой у *M. incognita* или *M. javanica*. Размеры вulварной щели 17,5–30,0 (22,9±3,12) мкм. Расстояние вulва-анус 12,5–20,5(16,8±1,66) мкм. Точечность в зоне анально-вulварной пластинки отсутствует. Яйцевой мешок имеется.

Яйца. Удлиненно-овальной формы, размером 77–105(89) × 33–44(38) мкм.

Самцы. Типичной червеобразной формы. Форма головы является полезным диагностическим признаком. Головная шапочка имеет опорный скелет, отделена от тела перетяжкой, состоит из четырех колец. Губное кольцо очень широко и при рассматривании сбоку имеет форму прямоугольника. Стилет хорошо развит, его коническая часть заметно меньше цилиндрической.

Таблица 1

Линейные размеры (в мкм) самцов и личинок *M. arenaria* (по Cliff, Hirschmann, 1985)

| Параметр | Самцы | Личинки |
|-------------------------|-------------------------|--------------------------|
| L | 979–2279 (1720±287,2) | 391,6–605,2 (503,6±4,26) |
| Ширина тела | 27,0–48,0 (36,0±3,9) | 12,8–18,3 (15,3±0,09) |
| a | 30,0–64,0 (48,0±7,8) | 22,4–40,5 (33,5±0,29) |
| b | 12,0–20,0 (17,0±2,0) | 3,8–6,7 (5,3±0,10) |
| c | 88,0–190,0 (127,0±22,0) | 7,5–11,4 (9,3±0,05) |
| Стилет | 20,0–28,0 (23,0±1,5) | 10,1–11,9 (11,1±0,03) |
| DGO | 4,0–8,0 (6,0±1,0) | 2,7–4,8 (3,8±0,04) |
| Спикулы | 27,0–39,0 (32,0±1,2) | – |
| Губернакулум | 7,0–10,0 (9,0±0,8) | – |
| Длина хвоста | 11,0–17,0 (14,0±2,0) | 43,6–69,4 (55,0±0,53) |
| Геалиновая часть хвоста | – | 6,0–13,0 (9,0±0,8) |

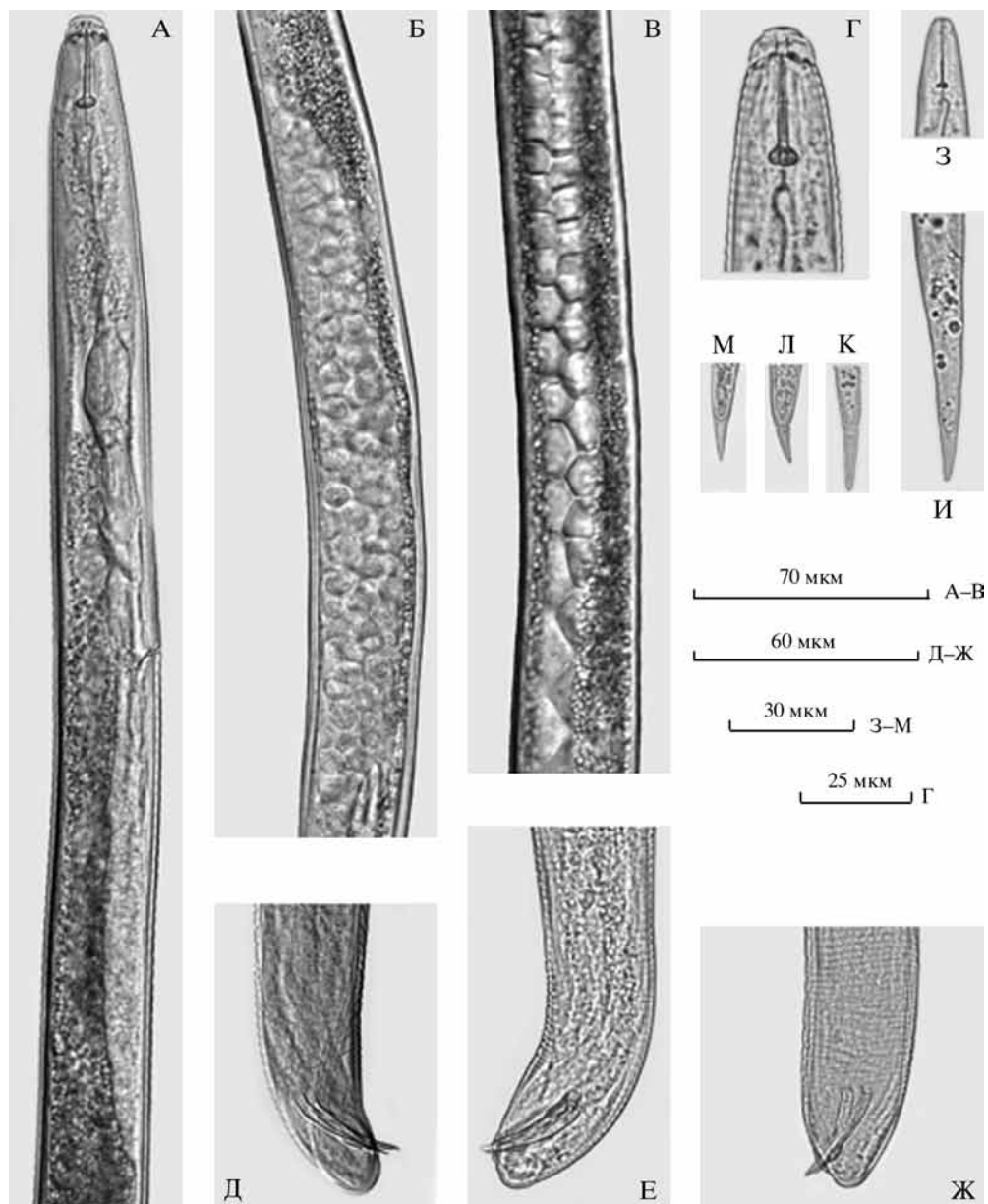


Рис. 1. Строение самцов и инвазионных личинок нематод рода *Meloidogyne*

А – передний конец тела самца; Б – гонада в зоне семенного пузырька; В – герминативная зона гонады; Г – головной конец самца; Д – область спикул *M. incognita*; Е, Ж – область спикул *M. hapla*; З – головной конец инвазионной личинки *M. incognita*; И, К – хвостовой конец инвазионной личинки *M. incognita*; Л, М – хвостовой конец инвазионной личинки *M. arenaria*

Головки основания стилета округлые, сливающиеся со стилетом. В основании шириной 4–5 мкм, высотой 2–3 мкм. Экскреторная пора 119–213(173) мкм от головного конца. Гемизонид 1–6 колец кутикулы впереди экскреторной поры. Тело немного сужается позади головы. Семенников

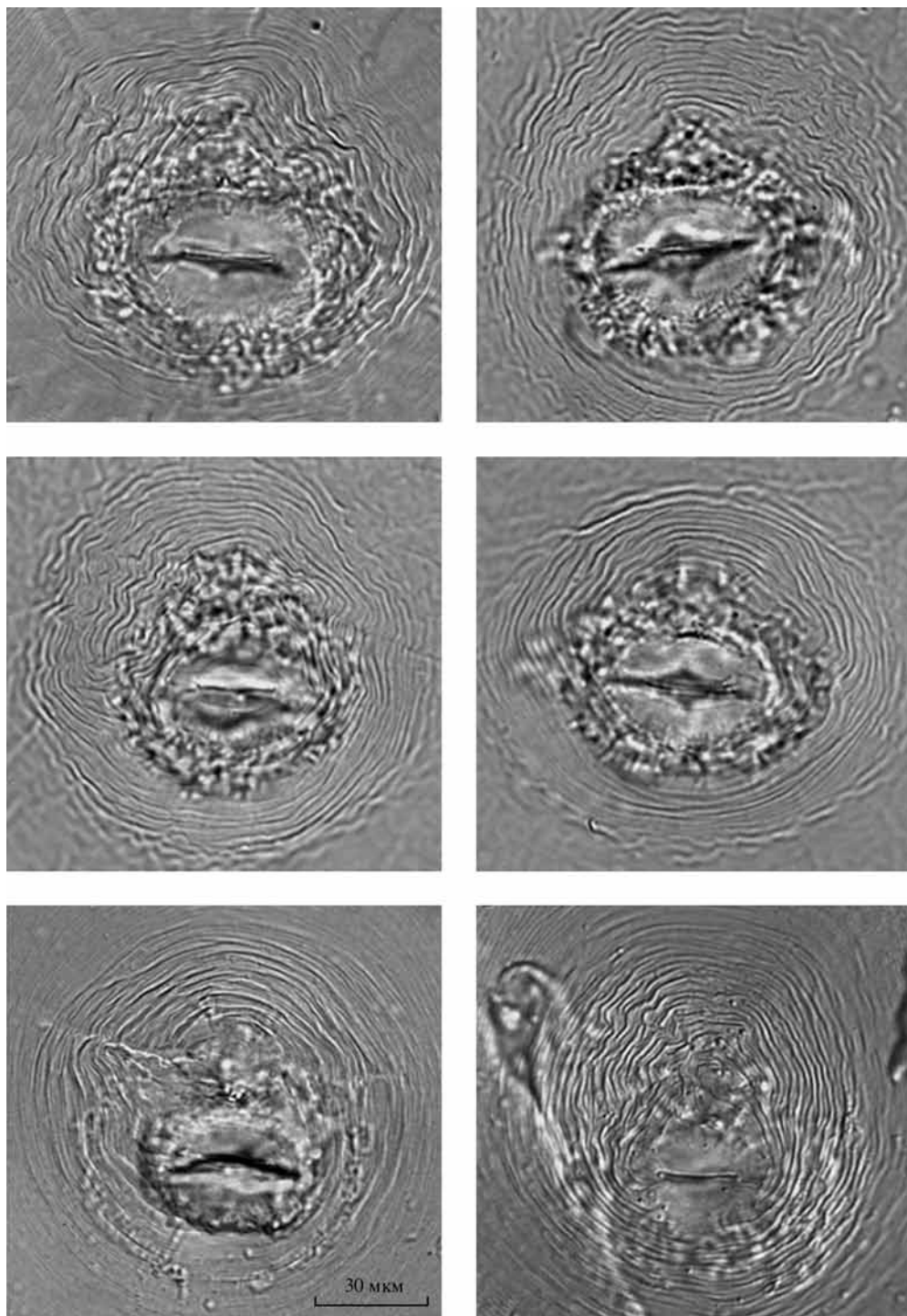


Рис. 2. Особенности строения анально-вульварной пластинки *M. arenaria*

два, они могут быть прямыми или загнутыми, иногда достигают основания пищеводных желез. Сперматозоиды овальной формы. Спиккулы окружены тонкой оболочкой. Губернакулум простой, серповидный. Боковое поле 4-й линии, хорошо наблюдается в области спиккул. Фазмиды прианальные или латероанальные. Самцы развиваются из личинки 4-го возраста, не питаются и после оплодотворения самки погибают. Наиболее часто встречаются в яйцевых мешках самок. При неблагоприятных условиях количество самцов в популяции увеличивается.

Личинки II возраста. Размеры инвазионной личинки сильно варьируют. Кольчатость кутикулы тонкая, боковое поле 4-й линии. Головная шапочка отделена от тела. Стиллет тонкий, головки его основания 2 мкм ширины и 1 мкм высоты. Расстояние от головного конца до клапана метакорпального бульбуса 49–71(61) мкм, до экскреторной поры – 75–105(89) мкм. Гемизонид 1–3 кольца кутикулы впереди экскреторной поры. Половой зачаток из трех клеток, расположен чуть ниже середины тела. Анальный диаметр тела 8–13(10) мкм. Фазмиды маленькие, на расстоянии 8–12 колец позади ануса. Геалиновый участок хвоста хорошо обособлен. Кончик хвоста от округленного до заостренного.

Биология. Нематода – облигатный эндопаразит корневой системы. Воспроизводство *M. arenaria* проходит с митотическим партеногенезом. В естественных условиях личинка из яйцевого мешка выходит в почву, мигрирует и проникает в точку роста корня. Жизненный цикл в условиях защищенного грунта характеризуется множественными поколениями, следующими одно за другим с интервалом около 30 дней (при оптимальных температурах 22–28 °С). Эмбриональное развитие занимает от 15 до 18(17) дней. Продолжительность жизни яйцекладущей самки около двух месяцев. Яйцевая продуктивность самки зависит от растения-хозяина и колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен яиц. Самки часто полностью погружены в ткань растения, тогда как яйцевые мешки обычно расположены на поверхности галла. На овощных культурах при образовании крупных сингаллов (после 3–4 поколений) личинки могут не покидать ткань растения-хозяина, а мигрируют вдоль проводящих пучков корня развиваясь эндопаразитически. Сохраняются личинки в яйцевых мешках, а инвазионные личинки в почве.

Растения-хозяева. Поражает свыше 350 видов культурных и диких растений. Только 33 вида растений отмечены как полностью или частично устойчивые к заражению. Нематода особенно патогенна для большинства овощных культур: баклажан, брюссельская капуста, капуста, свекла, картофель, морковь, сельдерей, салат, лук, горох, перец, картофель, шпинат, батат, арбузы, огурцы и томаты. Зерновые злаки: ячмень, овес, кукуруза, рожь и пшеница. Бобовые и злаковые травы: многие виды клевера, ежа сборная и райграсс пастбищный (*Dactylis glomerata* и *Lolium multiflorum*), фруктовые (банан, инжир, виноград, персик), декоративные растения (различные виды *Aphelandra*, *Begonia*, *Dahlia*, *Digitalis*, *Maranta*, *Pelargonium*, *Philodendron*, *Sansevieria* и *Viola*). В цветочных комбинатах Москвы обнаружена на корневой системе разных видов бегоний, фикусов, кактусов (эхинопсис, гимнокалициум, лобивия, эхиноцереус), пассифлоре, пеперонии, пахистахисе, каллах, кислице, гибискусах и некоторых других (Чижов, 2006). Поражает также технические культуры: арахис, сахарную свеклу, табак и некоторые

виды хлопчатника (Goodey *et al.*, 1965). Среди устойчивых к *M. arenaria* растений можно отметить некоторые виды *Nicotiana* (Graham, 1952), *Crotalaria mucronata*, *C. spectabilis*, *Rhododendron* sp., землянику (Sasser, 1954), а также бархатцы – *Tagetes erecta*, *T. patula* (Winoto Suatmadji, 1968) и некоторые виды трав (McGlohon *et al.*, 1961).

Симптоматика. У поражаемых растений овощных культур нематода вызывает образование довольно крупных галлов и является буквально бичом овощеводства. Иногда, однако, некоторые популяции могут вызывать образование множества мелких, подобно бусинкам галлов, которые, располагаясь вдоль корня, могут напоминать нитку жемчуга. Обычно в таких местах наблюдается дополнительное ветвление корней. Эта симптоматика характерна и для большинства диких растений, являющихся хозяевами *M. arenaria*. Кроме специфического поражения корневой системы, поражение нематодой может проявляться и на надземных органах в виде отставания в росте, хлоротичности и потери тургора.

Трофические расы. Две расы *M. arenaria*, различающиеся по растениям-хозяевам, были выделены Hartman и Sasser (1985). Все популяции могут поражать томаты, арбуз и устойчивые к *M. incognita* сорта табака. Они различаются по их способности паразитировать на арахисе и перце. Часть мировой популяции хорошо размножается на арахисе и рассматривается как раса 1, или арахисовая раса; тогда как другая часть популяции (раса 2) не может размножаться на арахисе. Часто раса 2 не воспроизводится на перце, и ни раса 1 и раса 2 не поражает хлопчатник и землянику.

Распространение. Типовое местообитание — местность Арчер, или Лейк-Сити во Флориде (США). Считается всесветно распространенной нематодой, причем в закрытом грунте может встречаться повсеместно, а в полевых условиях только на юге. В России встречается только в теплицах и оранжереях.

ЮЖНАЯ ГАЛЛОВАЯ НЕМАТОДА

Meloidogyne incognita (Kofoid & White, 1919) Chitwood, 1949

(Рис. 1, 3. Табл. 2)

Самки. Форма тела овальная или грушевидная длиной 500–723(609) мкм и шириной 331–520(415) мкм, часто с очень длинной шейкой, которая может быть загнута на сторону. Стиллет хорошо развит, длиной 13–17(15) мкм. Конус стилета резко заострен и отчетливо изогнут дорсально в средней части. Ось стилета расширяется к основанию. Головки стилета не сливаются со стилетом, округлой или немного вытянутой в стороны формы, ширина 4–5 мкм, высота 1,8–2,0 мкм. Впадение протока дорсальной железы пищевода находится на расстоянии 2–4 мкм от основания копыя. Выделительная пора находится на уровне отверстия дорсальной железы пищевода или 10–20 колец кутикулы от головного конца. Анально-вульварная область *M. incognita* характеризуется присутствием высокой, почти квадратной дорсальной дуги. Дорсальная дуга обычно в форме буквы «П», состоящая из тесно расположенных волнистых и зигзаговидных линий. Правая и левая стороны

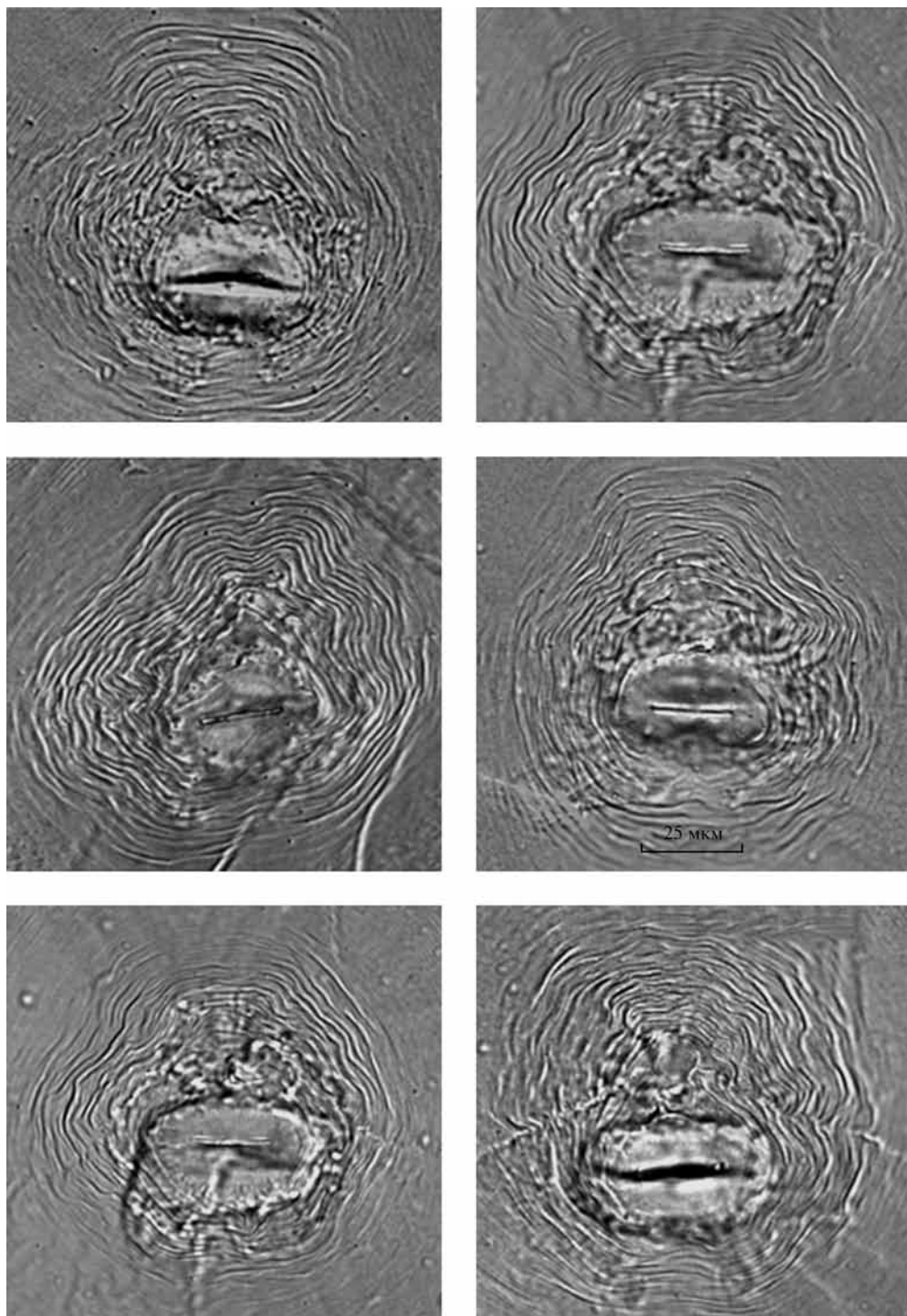


Рис. 3. Особенности строения анально-вульварной пластинки *M. incognita*

Таблица 2

Линейные размеры самцов и личинок *M. incognita* (Whitehead, 1968)

| Параметр | Размеры, мкм | |
|-------------------------|------------------|------------------|
| | Самцы | Личинки |
| L | 1108–1953 (1583) | 337–403 (371) |
| a | 31,4–55,4 (46,3) | 24,9–31,5 (28,3) |
| b | 13,8–20,5 (17,4) | 6,4–8,4 (7,1) |
| c | 97–255 (146) | 6,9–10,6 (8,1) |
| Стилет | 23,0–32,7 (25,0) | 9,6–11,7 (10,5) |
| DGO | 1,7–3,5 (2,5) | 2,0–3,0 |
| Спикулы | 28,8–40,3 (35,2) | – |
| Длина хвоста | – | 38–55 (46) |
| Геалиновая часть хвоста | – | 6,0–13,5 (9,0)* |

* По Jерson, 1987

дорсальной дуги часто несимметричны. Рудимент хвоста очерчен линией в форме завитка, который по бокам не прерывается. От задней губы вульвы, по направлению к анальному отверстию, обычно отходят две короткие прямые складки, расположенные вертикально к щели вульвы. Хорошо заметные боковые линии отсутствуют, но боковое поле может быть отмечено разрывами или разветвлениями бороздок. Они намечаются раздвоением или угловым изгибом линий вдоль боковых полей со спинной и брюшной сторон анально-вульварной пластинки. Длина вульварной щели 17,5–27,5(23,1) мкм, расстояние вульва-анус 15,0–20,0(17,2) мкм. Точечность в зоне анально-вульварной пластинки отсутствует. Яйцевой мешок имеется.

Яйца. Удлиненно-овальной формы, относительно мелкие, размеры варьируют от 63–90(77) × 24–37(32) мкм (Whitehead, 1968) до 80–98 × 30–38 мкм (Кириянова, Кралль, 1971).

Самцы. Тело самца удлиненное, типичной червеобразной формы. Форма головы самцов *M. incognita* сильно отличается от головы самцов других видов галловых нематод, что является важным диагностическим признаком. Ширина головной капсулы 6,8–8,6(7,9) мкм, высота около 6 мкм. Большой округлый губной диск отчетливо поднят выше средних губ и может быть вогнутым в центре (Eisenback et al., 1981). **Количество колец, образующих головную шапочку** может быть от одного до пяти. При этом они не отличаются по диаметру от первых колец тела, и голова как бы сливается с телом. Стилет характерной для мелойдогин формы. Кончик копыя немного закруглен и сглажен с боков. Форма стилета цилиндрическая, но часто сужающаяся в области головок, сливающихся со стилетом. Форма головок округлая, шириной 4,7–6,8 мкм и высотой 3,0–3,5 мкм. Расстояние от отверстия дорсальной железы пищевода до основания копыя варьирует от 1,4–2,5(2,1) мкм (по Whitehead, 1968), до 1,7–3,5(2,5) мкм (по Eisenback, 1981). Выделительная пора на уровне задней половины истмуса, гемизонид 0–5 колец кутикулы впереди выделительной поры. Хвост очень короткий, округлый. Боковое поле хорошо наблюдается чуть выше области спикул, и состоит из 4 линий, внешний край бокового поля слегка ареолирован. Фазмиды на уровне клоаки или немного впереди. Спикулы немного изогнутые. Губернакулум простой,

серповидный, длиной 9,4–13,7(11,2) мкм. В потомстве от одной самки могут встречаться самцы как с 1, так и с 2 семенниками.

Личинки II возраста. Форма тела червеобразная, прямая. Размеры личинок могут варьировать от 337–403(371) мкм (по Whitehead, 1968) до 346–463 (405) мкм (по Eisenback et al., 1981). Голова личинок имеет форму усеченного конуса и, как правило, состоит из 4 колец, но может наблюдаться от 2 до 7 колец, в диаметре близком к диаметру первых колец тела. Боковое поле 4 линии. Головки стилета не сливаются с основанием, округлые, ширина 2 мкм, высота 1,3–1,5 мкм. Расстояние от основания стилета до отверстия протока дорсальной железы пищевода 1,4–2,5(2,1) мкм. Расстояние от головного конца до полового зачатка 212–247(230) мкм. Хвост простой, сужающийся к закругленному концу. Длина по разным данным варьирует от 38–55(46) мкм (по Whitehead, 1968) до 42–63(52) мкм (по Eisenback et al., 1981), длина геалиновой части 6,0–3,5(9) мкм (по Jepson, 1987).

Биология. Как и все галловые нематоды *M. incognita* является облигатным эндопаразитом корневой системы растений. Инфекционные личинки второго возраста проникают в корни растения-хозяина в зоне корневого чехлика и мигрируют. Обосновываются в различных тканях корня (часто это сосудистая паренхима), где питаются содержимым индуцированных ферментами пищеводных желез гигантских клеток, которые развиваются вокруг головы нематоды. Инвазионные личинки второго возраста последовательно проходят две линьки (3-я и 4-я). В неблагоприятных условиях развития, например высокая степень инвазии, развивается более высокий процент самцов (Triantaphyllou, 1960). Размножение всегда проходит партеногенетически. На развитие второй личиночной стадии самки внутри корня томатов при 29 °С требуется 11–13 дней. При той же температуре на развитие третьей личиночной стадии требуется лишь несколько часов, а на развитие личинки самки четвертого возраста требуется 2–4 дня. Взрослые самки появляются через 15 дней после внедрения инвазионных личинок второго возраста в корень, а через 6 дней они уже начинают откладывать яйца (Triantaphyllou, Hirschmann, 1960). Продолжительность жизненного цикла сильно варьирует в зависимости от внешних условий и растения-хозяина. Так, развитие одного поколения на табаке занимает 30 дней при 28 °С (Tanaka, 1962), а на томатах занимает 57–59 дней при температуре около 20 °С (Tarjan, 1952).

Растения-хозяева. Типовое растение-хозяин морковь. Общее число кормовых растений свыше 300 (Goodey et al., 1965, перечислил более чем 700 видов растений-хозяев и их сортов), а частично или полностью устойчивых – около 90 видов (Кирьянова, Кралль, 1971). В открытом грунте сильно поражает большинство овощных (*Brassica* spp., морковь, *Cucurbita* spp., салат, бамя, горох, *Phaseolus* spp., томаты, баклажаны, перец красный стручковый), бахчевых культур (тыква, арбуз), бобовых трав (клевер, люцерна), кустарников – чай, слива (*Prunus* spp.), *Vitis* spp., зерновых и декоративных растений, сорняков и технических культур (сахарный тростник, картофель, табак). Галлы корней, вызванные *M. incognita*, являются наиболее важным нематодным заболеванием хлопка (Sasser, 1972). Почти повсеместно *M. incognita* встречается и вредит овощным и декоративным культурам в условиях защищенного грунта.

Симптоматика. Галлы, вызванные паразитированием *M. incognita*, обычно очень массивные, до 4–5 см в диаметре. Хотя многочисленные мелкие галлы, образованные одной самкой, могут формироваться и локально. Характер галлообразования во многом зависит от растения-хозяина, но обычно множество галлов сливаются и формируют большой, а иногда и массивный сингалл, как это имеет место на овощных культурах в теплицах. Из галла могут появляться вторичные корни, но их не так много, как при паразитировании *M. hapla*.

Трофические расы. Четыре расы *M. incognita* были дифференцированы по растениям-хозяевам (Hartmann, Sasser, 1985). Популяции всех четырех рас могут размножаться на перце, томатах, арбузах. Они отличаются по их ответу на заражение табака сорта NC95 и хлопчатника сорта Deltapine 16. Популяция расы 1 не размножается ни на табаке, ни на хлопчатнике. Популяция расы 2 размножается на табаке, но не на хлопчатнике. Популяция расы 3 размножается на обеих культурах. Популяция расы 4 поражает хлопчатник и не поражает табак. Популяция расы 1 является самой распространенной. Популяции рас 2 и 3 менее распространены. Популяция расы 4 вообще самая редкая. Дополнительные физиологические расы были описаны по размножению на других растениях-хозяевах (Southards, Priest, 1971), но они не были широко приняты для идентификации рас *M. incognita*.

Распространение. *M. incognita* – один из самых распространенных видов галловых нематод. Типовое местообитание – Эль Пазо штата Техас, США. Она известна в более широком географическом диапазоне, чем любые другие виды галловых нематод, приблизительно от 40° северной до 33° южной широт (Taylor et al., 1982) и имеет чрезвычайно большой диапазон растений-хозяев. Среднегодовой диапазон температур для *M. incognita* между 18 °С и 30 °С, но большинство популяций были найдены в диапазоне среднегодовых температур 24–30 °С. Оптимальная средняя ежемесячная температура 27 °С. Этот вид редко обнаруживается в областях, где минимальная средняя ежемесячная температура ниже 3 °С. *M. incognita* обычно обнаруживается в комплексе с *M. javanica*.

ЯВАНСКАЯ ГАЛЛОВАЯ НЕМАТОДА

Meloidogyne javanica (Treub, 1885) Chitwood, 1949

(Рис. 4. Табл. 3)

Самки. Форма тела округлая или грушевидная, размером 541–804 × 311–581 мкм, с шейкой различной длины. Голова с одним кольцом позади головной шапочки, немного шире, чем первое кольцо тела. Стиллет *M. javanica* сходен со стилетом *M. incognita*, за исключением того, что конусовидная часть стилета немного изогнута дорсально (Eisenback et al., 1980). Длина стилета 14–18(16) мкм, ось цилиндрическая, расширяется к основанию. Ширина основания стилета 4–5 мкм, высота 2 мкм. Головки округлой формы, большие, удлинённые поперек, не сливаются с осью стилета. Расстояние от основания копы до отверстия дорсальной железы пищевода 2–5 мкм (Whitehead, 1968).

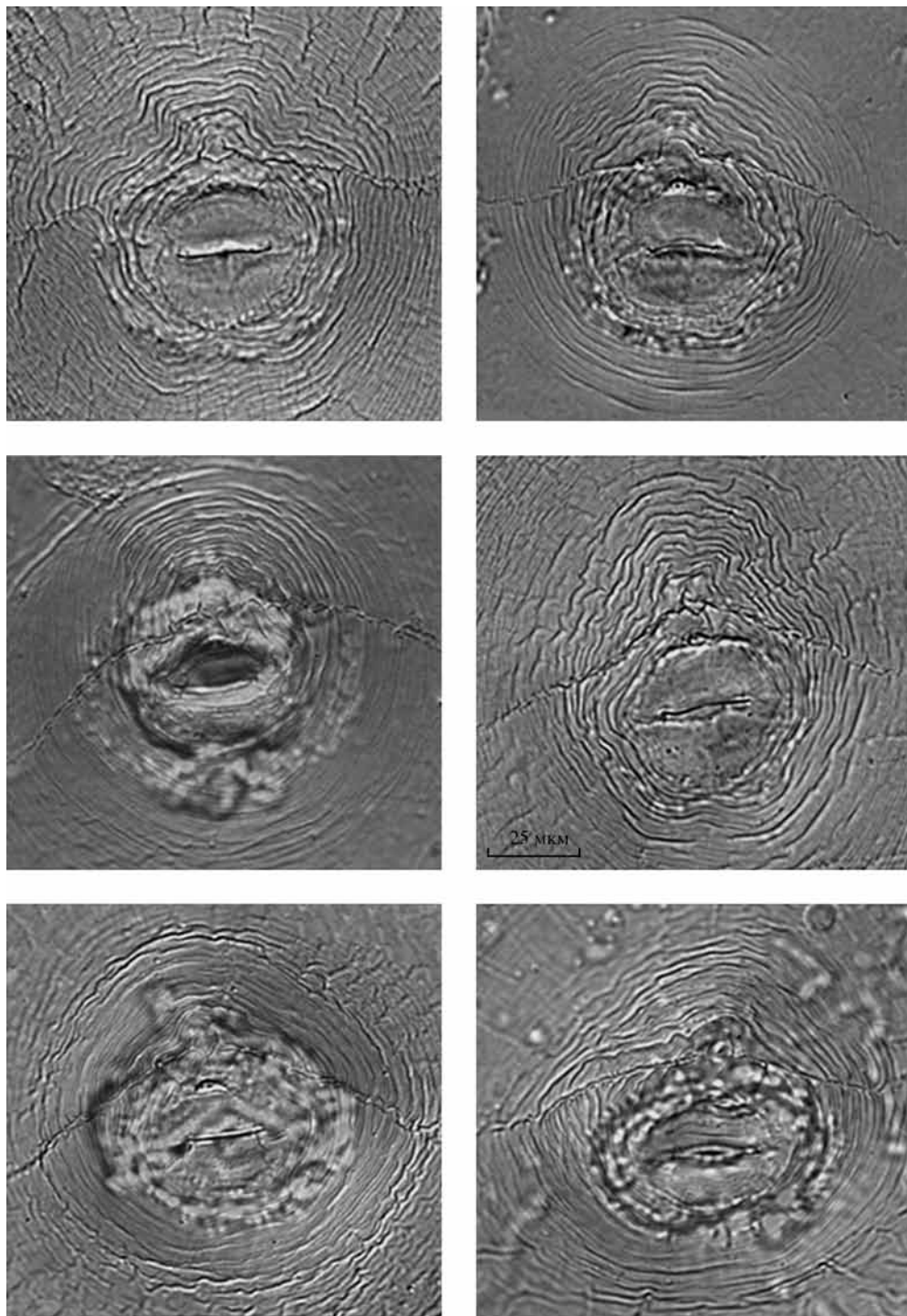


Рис. 4. Особенности строения анально-вульварной пластинки *M. javanica*

Таблица 3

Линейные размеры самцов и личинок *M. javanica* (Whitehead, 1968)

| Параметр | Размеры, мкм | |
|-------------------------|-------------------|-------------------|
| | Самцы | Личинки |
| Длина L | 757–1297 (1131) | 387–459 (417) |
| a | 17,5–42,9 (37,5) | 27,1–35,9 (30,6) |
| b | 13,0–18,4 (15,7) | 2,10–3,35 (2,42) |
| c | 50,0–144,0 (91,0) | 7,3–11,1 (8,5) |
| Стилет | 20,0–23,0 (21,2) | 9,4–11,4 (10,4) |
| DGO | 2,2–4,7 (2,9) | 3–5 (4)* |
| Спикулы | 20,9–31,7 (26,7) | – |
| Длина хвоста | – | 51–63 (56)* |
| Геалиновая часть хвоста | – | 9,0–18,0 (13,7)** |

* Eisenback et al., 1981; ** Jepsen, 1987

Анально-вульварная пластинка, как правило, круглая или овальная, отличается оригинальным рисунком, с простыми круговыми линиями, которые прерываются в области боковых полей. Вульварная область *M. javanica* уникальна, так как она содержит хорошо наблюдаемое боковое поле. Боковое поле в виде ясной двойной полосы, которая не прерывается с боковыми линиями спинной и брюшной сторон (Chitwood, 1949; Eisenback, 1981). Характерно, что боковое поле очень отчетливо видно и за пределами анально-вульварной пластинки и тянется далеко вперед по бокам тела нематоды. Дорсальная дуга низкая или умеренно высокая и узкая, имеет гладкие или слегка шероховатые ломаные бороздки, которые могут иметь форму вилки около боковых линий. Рудимент хвоста ясно выражен. Кончик хвоста часто отмечен завитушкой неправильной формы. Некоторые бороздки могут сгибаться к вульве. Длина вульварной щели 20,0–25,0 (22,5) мкм, расстояние вульва-анус 12,5–22,5 (16,6) мкм.

Яйца. Удлиненно-овальной формы, размером 71–101 × 25–45 мкм. По разным авторам варьируют в размерах: 76–100 × 31–40 мкм (по Chitwood, 1949); 84–101 × 32–45 мкм (по Christie, Navis, 1948); 71–89 (81) × 27–35 (30) мкм (по Whitehead, 1968).

Самцы. Типичной червеобразной формы. Головная шапочка высокая, состоит из 4 колец кутикулы. При боковом рассмотрении явно отделена от головной области за счет менее широкого диаметра, чем передний конец тела. Головки стилета большие, более широкие в поперечнике, с осью стилета не сливаются. Ширина основания стилета 3,6–5,4 мкм, высота 3,0–3,5 мкм. Расстояние от основания стилета до протока дорсальной железы пищевода 2–4 мкм. Имеет один или два семенника. Фазмиды расположены несимметрично: перед анусом и на уровне последнего. Спикулы немного изогнуты, кончики заостренные. Губернакулум тонкий, серповидный, длиной 7,2–9,4(8,4) мкм. Боковое поле обычно с 4 линиями. Внешние линии иногда имеют ареализованность. Скрученность тела зачастую не позволяет увидеть боковое поле в области хвоста. Форма хвоста достаточно изменчива, часто хвост закруглен в брюшную сторону. У самцов нередко наблюдаются интерсексы, у которых, наряду с нормально развитыми мужскими половы-

ми органами, на некотором расстоянии выше отверстия ануса образуется вульва или ее рудимент (Chitwood, 1949; Eisenback et al., 1981). Некоторые популяции не имеют самцов вовсе.

Личинки II возраста. Обычной червеобразной формы. Размеры могут варьировать от 340–400 мкм (по Кирьянова, Кралль, 1971) до 402–560 (488) мкм (по Eisenback et al., 1981). Головная капсула сливается с телом, при боковом рассмотрении имеет форму усеченного конуса с 3 кольцами. Форма стилета сходна с таковой у *M. incognita*, но головки стилета более удлиненные в поперечнике. Структуры пищевода хорошо наблюдаются. Гемизонид обычно находится на 3 кольца ниже выделительной поры. Половой зачаток немного ниже середины тела. Боковое поле 4-й линии. Геалиновая часть хвоста хорошо отличимая и может иметь сжатые кольца. Кончик хвоста от округленного до заостренного.

Биология. Как и другие галловые нематоды, *M. javanica* является облигатным эндопаразитом корневой системы. Первая личиночная линька происходит в яйце, и из яйца выходит личинка 2-го возраста. После вылупления инвазионной личинки она движется в направлении к кончику корня. В течение одного-двух дней после проникновения в корни растения-хозяина личинки теряют подвижность и инвазивность (Bird, 1967). До линьки в личинку третьего возраста походит около 14 дней, за это время личинки утолщаются и приобретают заостренный хвост. Третья и четвертая линьки проходят быстро в пределах кутикулы личинки второго возраста. При оптимальных условиях 2-я, 3-я и 4-я линьки проходят в течение 3 дней. К 19-му дню все личинки находятся в фазе заключительной линьки. Наибольший рост самки наблюдается между 20-м и 27-м днем, когда начинают формироваться яйцевые мешки, спустя 2 дня начинается откладка яиц, в это время самка почти достигает максимального размера. Между 30-м и 40-м днем яйцевой мешок растет, и интенсивность откладки яиц быстро увеличивается. Взрослые самки откладывают яйца в специфический желатиновый яйцевой мешок, который продуцируется шестью ректальными железистыми клетками. Желатиновый мешок может прорываться через покровы корня, а может и не прорваться, но в любом случае полностью покрывает яйца и защищает их от потери влаги. Размножение всегда является партеногенетическим. В условиях стресса (таких, как высокая инвазионная нагрузка, нехватка питательных веществ, высокая температура, или неподходящее растение-хозяин) процент самцов в популяции увеличивается.

Растения-хозяева. Типовое растение – сахарный тростник *Saccharum officinarum* L., на корнях которого нематода вызывает образование большого количества мелких галлов. Поражает многие виды семейства злаковых, у которых образуются столь же мелкие галлы. У многих других растений, особенно у овощных и бахчевых культур (например, огурцов, помидоров, баклажанов, дынь, арбузов, тыкв, патиссонов и ряда других), вызывает образование весьма крупных галлов, часто совершенно изменяющих внешний вид пораженных корней. Общий список растений-хозяев включает более 700 видов (Goodey et al., 1965). Это такие растения, как чай, табак, картофель, виноградная лоза, томаты, бобовые культуры, кукуруза, овощные культуры, плодовые деревья, хлебные злаки и декоративные растения. Количество иммунных или слабо поражаемых растений относительно невелико, в частно-

сти к ним относится хлопчатник. Хотя имеются лишь единичные сообщения о слабом заражении яванской галловой нематодой отдельных сортов хлопчатника (Van der Linde, 1956).

Симптоматика. Галлы, вызванные паразитированием *M. javanica*, сходны с таковым при паразитировании *M. incognita*, *M. arenaria* и многих других видов, и таким образом внешнее проявление заражения не несет характерных для этой нематоды особенностей. *M. javanica* может входить в смешанные популяции видов *Meloidogyne* spp. на одном и том же растении-хозяине. В смешанных популяциях *M. javanica* и *M. hapla* на томатах *M. javanica* является доминирующим видом (Kinloch, Allen 1971). Иногда естественные инфекции *Meloidogyne* spp. вызывают образование галлов на надземных частях растений.

Трофические расы. Деление популяций *M. javanica* на расы отсутствует, хотя несколько популяций отличаются по ответу стандартного тестового растения-хозяина (Hartman, Sasser, 1985). Обычные популяции *M. javanica* размножаются на арбузе, томате и устойчивом к *M. incognita* табаке, но не размножаются на хлопчатнике, перце и арахисе (Hartman, Sasser, 1985). Иногда, однако, некоторые популяции могут размножаться на перце и совсем редко на арахисе. Эти популяции неофициально называются как «перечная раса» и «арахисовая раса» *M. javanica*.

Распространение. Типичный представитель фауны тропических и субтропических зон земного шара. Родиной считается о-в Ява (Богор-Бейтензорг и Черибон), откуда она расселилась по всем странам мира. Диапазон распространения для *M. javanica* приблизительно от 33° северной до 33° южной широт, что приблизительно на 3° меньше, чем у *M. incognita* (Taylor et al., 1982). Этот вид редко обнаруживается в областях, где самые холодные средние ежемесячные температуры ниже 3 °С. На территории России встречается только в защищенном грунте.

СЕВЕРНАЯ ГАЛЛОВАЯ НЕМАТОДА

Meloidogyne hapla Chitwood, 1949

(Рис. 1; 5. Табл. 4)

Самки. Тело овальное или грушевидное, размером 419–845(612) × 311–561(430) мкм, шея на одной линии с задним концом тела. Головная шапочка с 2 кольцами. Длина стилета у разных популяций довольно существенно колеблется от 10–13(11) мкм (по Whitehead, 1968) до 14–17(15,5) мкм (по Eisenback et al., 1980). Головки стилета довольно маленькие и округлые, обособленные от ствола стилета. Расстояние до отверстия дорсальной железы пищевода до основания стилета 5–6 мкм. Выделительная пора на 14–20 колец кутикулы позади головы, гемизонид рядом с порой. Рисунок анально-вульварной пластинки, как правило, характерен для вида. Форма анально-вульварной пластинки от сглаженного по углам шестиугольника до овальной. Дорсальная дуга низкая, обычно округлая и гладкая, но иногда может быть достаточно высокой и даже квадратной.

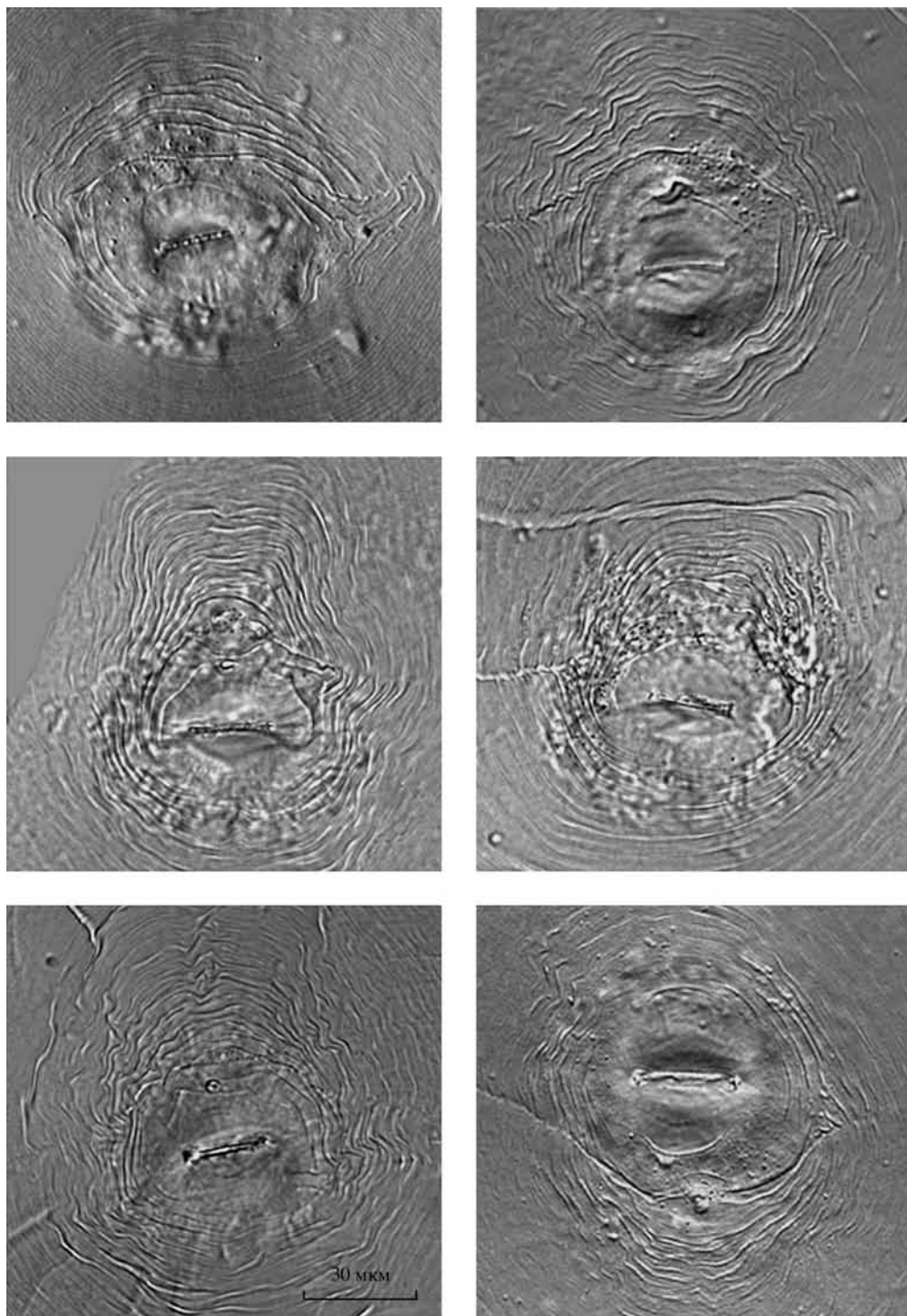


Рис. 5. Особенности строения анально-вульварной пластинки *M. hapla*

Таблица 4

Линейные размеры (в мкм) самцов и личинок *M. hapla* (по Whitehead, 1968)

| Параметр | Самцы (25) | Личинки (20) |
|-------------------------|------------------|------------------|
| Длина (L) | 791–1432 (1139) | 312–355 (337) |
| a | 33,3–47,0 (41,7) | 20,1–26,6 (23,9) |
| b | 12,8–19,2 (15,5) | – |
| c | 73–283 (118) | 7,3–10,2 (7,9) |
| Стилет | 17,0–23,0 (20,0) | 7,9–10,9 (9,7) |
| DGO | 2,5–3,2 (2,9) | 3–4 |
| Спикулы | 21,6–28,1 (25,7) | – |
| Губернакулум | 7,2–9,4 (8,2) | – |
| Длина хвоста | – | 33–69 (52) |
| Геалиновая часть хвоста | – | 12–19 (16) |

Боковое поле в районе анально-вульварной пластинки выражено слабо; однако, оно может быть отмечено небольшими неровностями в бороздках или спинными и брюшными бороздками, которые встречаются под углом. Часто боковые поля отмечены глубоким углублением, делящим спинные и брюшные сектора анально-вульварного рисунка. Иногда бороздки могут простираются в стороны и формировать одно или два крыла. Основная диагностическая особенность этого вида нематоды – наличие точечности (маленьких темных кутикулярных бугорков) в области хвоста и ануса. Эта точечность может плохо наблюдаться, но практически всегда присутствует. Длина вульварной щели 17,5–30,0(23,4±2,92) мкм; расстояние вульва-анус 12,5–20,0(16,8±1,75) мкм. Фазмиды расположены равномерно и широко.

Яйца. Удлиненно-овальной формы, размером 71–91 × 26–40 мкм. Оболочка яйца прозрачная.

Самцы. Типичной червеобразной формы. Размеры в разных популяциях сильно колеблются, встречаются особи вдвое короче обычной длины (Thorne, 1961). Губной диск и средние губы сливаются в высокую головную шапочку. При боковом рассмотрении головная шапочка округлой или полусферической формы. Ее диаметр обычно немного больше, чем диаметр первого кольца тела. Стилет самца хорошо развит, конус стилета постепенно увеличивается по ширине сзади. Головки основания стилета маленькие, округлые, не сливающиеся со стилетом. Ширина основания стилета 2,5–5,0(3,5) мкм. Гемизонид расположен на расстоянии 45–58 колец позади головы, и до 1–4 кольца перед выделительной порой. Семенников один или два. Иногда апикальной клеткой достигают основания пищеводных желез. Спикулы немного изогнуты. Губернакулум серповидный. Фазмиды обычно находятся на уровне ануса. Боковое поле состоит из 4 линий. Хвост очень короткий, округлый.

Личинки второго возраста. Обычной червеобразной формы. Длина личинок по разным данным сильно варьирует. Так по данным Eisenback et al., (1980) личинки популяция расы А длиной 357–467 (413) мкм, личинки расы В длиной 410–517 (474) мкм. Длина хвоста у личинок расы А – 46–58(53) мкм, а личинок расы В – 54–69(62) мкм. Голова личинки имеет форму усеченного конуса. Стилет тонкий, округлые головки стилета обособлены от

основания стилета, маленькие. Структуры пищевода хорошо наблюдаются. Половой зачаток в середине тела. Геалиновая часть хвоста обособлена от тела. Форма кончика хвоста от округлого до заостренного конуса.

Биология. Как и другие виды галловых нематод, *M. hapla* является облигатным эндопаразитом корневой системы. По данным Triantaphyllou (1966), большинство популяций *M. hapla* с различным набором хромосом воспроизводится митотическим партеногенезом или амфимиксисом, если в популяции присутствуют самцы. Самцы развиваются из личинок 4-го возраста, не питаются и после оплодотворения самок погибают. При неблагоприятных условиях количество самцов в популяции увеличивается. При оптимальных температурах 18–25 °С появление первых яиц происходит через 20–39 дней после заражения, а новых инвазионных личинок второго поколения – через 39–68 дней (Tarjan, 1952). В центральной Европе обычно развивается не более двух поколений. Количество яиц в яйцевом мешке варьирует от 25 до 1337 (в среднем 400–600 яиц). Нематода зимует в виде яиц в яйцевых мешках или в виде самки третьего возраста в тканях растения-хозяина (Thorne, 1961).

Растения-хозяева. Типовое растение-хозяин *Solanum tuberosum* L. (сорт картофеля Green Mountain). *M. hapla* – широкий полифаг, поражает большое количество диких и культурных растений. По данным Goodey et al., (1965) по всему миру известно более чем 550 видов растений-хозяев и их сортов. В более прохладном климате средней полосы России это почти все возделываемые овощи (кроме огурца), клевер, люцерна и другие травянистые бобовые, сахарная свекла, земляника, морковь, розы, салат, сельдерей, а также многие декоративные растения. В более теплых областях растениями-хозяевами *M. hapla* являются арахис, соя и пиретрум. Sasser (1966) нашел, что ни одна из проверенных им популяций *M. hapla* не поражала кофе, хлопчатник, кукурузу и арбузы. Большинство злаковых трав и хлебных злаков также устойчивы к поражению *M. hapla*.

Симптомы. Галлы, вызванные *M. hapla* на восприимчивых растениях часто являются специфическими для вида. Обычно галлы маленькие, сферические, имеют многочисленные вторичные корешки, появляющиеся из них и торчащие в разные стороны. Сильно пораженные корни кажутся толстыми и спутанными, однако некоторые популяции на восприимчивых растениях могут вызвать образование галлов, по форме сходных с таковыми при поражении *M. incognita*, *M. javanica* и *M. arenaria*. При сильном поражении *M. hapla* может происходить значительная деформация корней и остановка роста растений. В почве инвазионные личинки *M. hapla* могут распространяться приблизительно на расстояние до 100 см в год (Stein, 1965). В средней полосе России нематода особенно сильно вредит моркови и сельдерее.

Трофические расы. Есть много сообщений, указывающих на существование биологических рас *M. hapla*, которые обычно отличаются по способности повреждать специфические растения-хозяева. Популяции *M. hapla* размножаются на арахисе, перце, табаке и томатах, но не поражают хлопок или арбуз (Hartman, Sasser, 1985). Популяции расы А и расы В различаются по их способности поражать *Tagetes patula* (Eisenback, 1987). Раса В может размножаться на *T. patula*, а раса А не может. Только одна популяция расы А с 17 хромосомами из Вирджинии может поражать *T. erecta*.

Распространение. Типовое место обитания – Bridgehampton, Long Island, New York, USA. *M. hapla*, иногда называемая северной галловой нематодой, является одним из немногих известных видов *Meloidogyne*, способных к размножению и развитию вне оранжерей в умеренном климате, где она способна наносить значительный экономический ущерб. В Северном полушарии она больше всего распространена между 34 °N и 43 °N широтами (Taylor et al., 1982). На территории Российской Федерации, начиная с северных границ Центрального района (Карелия, Ленинградская и Вологодская области) и до предгорий Северного Кавказа, встречается практически повсеместно. В субтропических или тропических областях она обычно распространена в высокогорных районах (больше чем 1000 м над уровнем моря). В южном полушарии *M. hapla* может присутствовать к югу от 45 °S широты. Диапазон распространения включает Европу и страны Средиземноморья, Россию, Канаду, США и часть Южной Америки, Японии, Австралии, Центральной и Южной Африки, части Азии.

КОЛУМБИЙСКАЯ ГАЛЛОВАЯ НЕМАТОДА

Meloidogyne chitwoodi Golden, O'Bannon, Santo & Finley, 1980

(Рис. 6. Табл. 5 и 5а)

Объект внешнего карантина

Самки. Тело самок от шаровидной до грушевидной формы, с небольшой выпуклостью на заднем конце, на которой расположена вульва. Размеры самок: длина 430–740(591±60) и ширина 344–518(422±42) мкм. Отношение длины к ширине 1,1–1,8(1,4±0,2). Тело самки имеет характерную особенность: задний конец тела (область вульвы), как правило, находится на одной линии с шеей (Golden et al., 1980). Стиллет самки *M. chitwoodi* морфологически уникален: маленький, но сильный, головки округленные с наклоном назад. Передний конец стилета резко заострен и немного изогнут дорсально. Длинной 11,2–12,5(11,9±0,3) мкм. Ширина головок стилета 3,4–4,3(3,8±0,3) мкм. Проток дорсальной железы (DGO) на расстоянии 3,4–5,5(4,2±0,6) мкм от основания стилета. Выделительная пора ясно видна и обычно располагается на расстоянии, равном приблизительно 1,5 длины стилета или 10–27(18±5) мкм от переднего конца тела (Jepson, 1987). Расстояние от головного конца до центра клапана среднего бульбуса 52–80(63±7) мкм. Форма анально-вulварного рисунка *M. chitwoodi* от круглой до овальной. Дорсальная дуга от низкой и округлой до высокой и иногда квадратной, подобно *M. incognita*. Бороздки от крупных и гладких до волнистых, в зависимости от их расстояния от анально-вulварной области. Бороздки около анально-вulварной области искривлены или изогнуты и часто накладываются друг на друга. Бороздки в спинной области более искривлены, чем в брюшной. Нечеткие очертания бокового поля сформированы неясным разветвлением спинных и брюшных бороздок. Редко линии бокового поля видны отчетливо. Иногда боковые бороздки могут быть изогнуты к вульве. Длина щели вульвы 19–32(27±3) мкм; расстояние вульва – анус 13–22(18±2) мкм. Точечность отсутствует. Вульва, утопленная по форме и лишенная бороздок (Golden et al., 1980). Яйцевой мешок имеется.

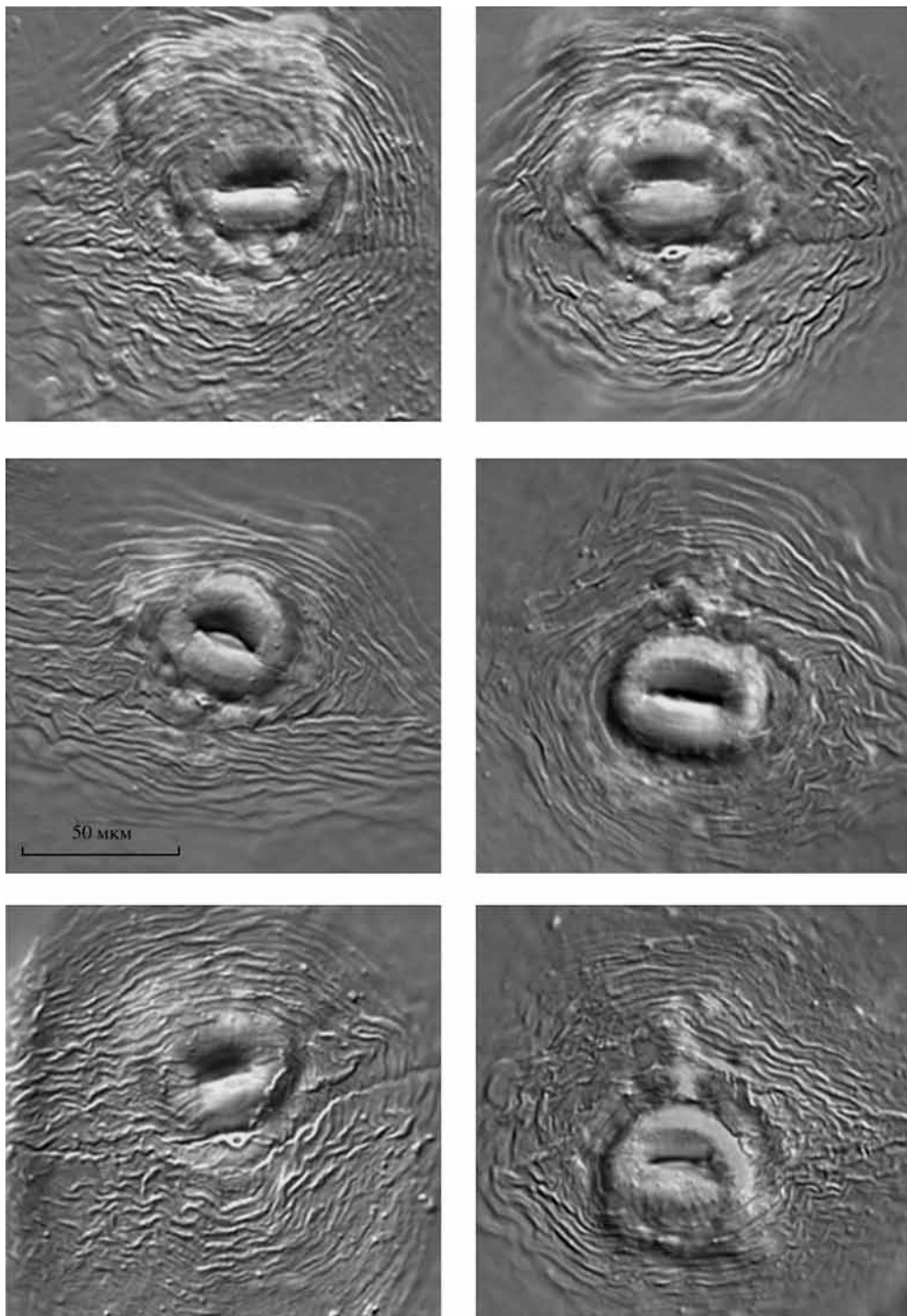


Рис. 6. Особенности строения анально-вульварной пластинки *M. chitwoodi*

Таблица 5

Линейные размеры (в мкм) самцов и личинок *M. chitwoodi* (по Golden et al., 1980).

| Параметр | Самцы | Личинки |
|-------------------------|-----------------------|----------------------|
| L | 887–1268 (1068±100,0) | 336–417 (390±16,0) |
| Ширина тела | 22–37 (30±3,9) | 12,5–15,5 (14,2±0,6) |
| a | 28–46 (36±4,0) | 24,5–29,8 (27,5±1,2) |
| b | 6–9 (7,2±1,0) | 3,3–3,8 (3,6±0,2) |
| c | 140–226 (162± 20,0) | 7,9–9,6 (8,9±0,4) |
| Стилет | 18,1–18,5 (18,3±0,2) | 9,0–10,3 (9,9±0,3) |
| DGO | 2,2–3,4 (3±0,4) | 2,6–3,9 (3,2±0,2) |
| Спикулы | 26–29 (27±1,2) | – |
| Губернакулум | 6,5–8,2 (7.7±0,6) | – |
| Длина хвоста | 4,7–9,0 (6,8±0,9) | 39–47 (43 ±1,8) |
| Геалиновая часть хвоста | – | 8,6–13,8 (11±1,0) |

Таблица 5а

Линейные размеры (в мкм) самцов и личинок *M. chitwoodi* (по Karszen, 2002)

| Параметр | Самцы | Личинки |
|-------------------------|----------------------|-----------------------|
| L | 896–1070 (983±60,0) | 362 – 394 (380±11,5) |
| Ширина тела | 22–37 (29,7±2,6) | 12,6–13,9 (13,1±0,5) |
| a | 31,4–36,8 (33,2±2,1) | 26,0–31,0 (29,1±1,3) |
| b | – | – |
| c | – | 8,1–9,5 (8,8±0,4) |
| Стилет | 17,1–18,3 (17,7±0,4) | 9,5–10,1 (9,7±0,3) |
| DGO | 2,5–3,8 (3,3±0,5) | 2,5–3,8 (3,4±0,4) |
| Спикулы | 26,5–27,8 (27,1±0,6) | – |
| Губернакулум | 8,2–9,5 (8,9±0,7) | – |
| Длина хвоста | – | 39,8–44,8 (43,2 ±1,6) |
| Геалиновая часть хвоста | – | 8,9–12,0 (10,9±0,8) |

Яйца. Удлиненно-овальной формы, длиной 79–92(85±3,6) мкм, шириной 40–46(42±1,8) мкм. Соотношение длины к ширине 1,8–2,3(2±0,1). Яйца с прозрачной стенкой, без видимой в световой микроскоп окраски или отметин (Golden et al., 1980).

Самцы. Тело самцов тонкое, червеобразное, немного суженое по обоим концам тела. Кутикулярные кольца хорошо различимы, становясь более видимыми на коротком расстоянии от любого конца тела. Боковое поле с четырьмя линиями, сосредоточенными в группу, расстояние между внешними линиями меньше, чем между внутренними, слегка ареализованно. Гладкая и округлая головная шапочка отделена от основной области головы. Кольца головной области и тела одинаковы по форме. Отчетливо различимые большие боковые губы. Стилет и головки стилета хорошо развиты. Расстояние от головного конца до центра среднего бульбуса 61–77(71±5) мкм. Гемизонид, выделительная пора, а также строение пищевода хорошо различимы. Яичников один или два, иногда они загнутые. Губернакулум простой. Фазмиды находятся около или перед анусом. Хвост очень короткий, округлый (Golden et al., 1980).

Личинки второго возраста. Типичного для нематод рода *Meloidogyne* строения. Кутикулярная кольчатость видна на большей части тонкого тела, ширина колец кутикулы в середине тела приблизительно 1 мкм. Боковое поле с четырьмя линиями, без ареола. Стиллет, головки стилета, гемизонид, выделительная пора и структуры пищеводы хорошо различимы. Расстояние от головного конца до клапана среднего бульбуса 43–56(51±3,0) мкм. Половой зачаток чуть ниже середины тела. Прямая кишка не расширена. Хвост намного короче чем у большинства других видов, имеет короткую, тупую геалиновую часть, которая отчетливо разграничена с предыдущим отделом тела. Фазмиды маленькие, трудно различимые и расположены в передней трети хвоста. Кончик хвоста округлый, прямая кишка вздутая (Golden et al., 1980; Nuzcepir et al., 1982).

Биология. В умеренных широтах жизненный цикл *M. chitwoodi* при благоприятных условиях занимает приблизительно 3–4 недели. Температура почвы имеет существенное значение для размножения *M. chitwoodi*. Она лучше приспособлена к низким температурам почвы, чем большинство других видов галловых нематод (кроме *M. hapla*). На картофеле замедленное размножение *M. chitwoodi* происходит уже при температуре 10 °С. *M. chitwoodi* значительно лучше размножается и проявляет патогенность при 15–20 °С. (Santo, O'Bannon, 1981). Раннее инвазирование *M. chitwoodi* картофеля в большей степени сказывается на качестве клубней, чем на общем урожае. В США урожай не подлежит коммерческой реализации, если клубни имеют более чем 10 % поражения, вызванного *M. chitwoodi* (Lehman et al., 1983). Воспроизводство обычно происходит в отсутствие самцов в процессе митотического партеногенеза. Характерной особенностью паразитирования этой нематоды на картофеле является то, что самки формируются под поверхностью клубня или корнеплода, а яйцевой мешок выносится на поверхность. Эта нематода, в отличие от *M. incognita*, *M. javanica* и *M. arenaria* не образует сингаллов. Яйцевой мешочек может содержать до 1000 яиц. Личинки первого возраста линяют еще в оболочке яйца, и через 10 дней линяют снова в личинок второго возраста, которые и покидают яйцевую оболочку. В течение зимы нематоды сохраняются в виде яиц в почве или иногда в виде личинок в тканях корней, клубнях или прикорневой почве. Как и у *Meloidogyne hapla* тело самки полностью погружено в массу галла, а яйцевые массы находятся на поверхности ткани корня.

Растения-хозяева. Типовое – картофель (*Solanum tuberosum* L.). *M. chitwoodi* имеет широкий диапазон растений-хозяев. В настоящее время известно более 50 видов растений, являющихся хозяевами этой нематоды (O'Bannon et al., 1982). Кроме картофеля поражаются ячмень (*Hordeum vulgare* L.), пшеница (*Triticum aestivum* L.), кукуруза (*Zea mays* L.), овес (*Avena sativa* L.), сахарная свекла (*Beta vulgaris* L.), томат (*Lycopersicon esculentum* Mill.), бобы, горох, капуста, латук, осот розовый, бодяк полевой и др. Отдельные трофические расы нематоды могут поражать люцерну, морковь, и некоторые виды трав. Было также установлено, что *M. chitwoodi* может размножаться на различных сортах луковичных растений, таких как лук (*Alliums* sp.), шафран (*Crocus* sp.) и ирис (*Iris* sp.). Некоторые луковичные растения, такие как гиацинты, нарциссы, тюльпаны, а также некоторые сорта шафрана и ириса сильно не поражаются данной нематодой, но могут

служить источником первичного заражения почвы при посадке в нее зараженных луковиц (Van der Sommen et al., 2007).

Симптоматика. Галлы, вызванные паразитированием *M. chitwoodi*, сходны с таковыми, вызванные другими видами галловых нематод. Но на картофеле симптомы поражения клубней могут быть использованы для отличия *M. chitwoodi* от *M. hapla*. Клубни, инфицированные *M. chitwoodi* имеют многочисленные маленькие выпуклые области с пупырышками на поверхности, тогда как при поражении *M. hapla* такие выпуклости, как правило, не наблюдаются. Признаки повреждения растений *M. chitwoodi* практически нельзя заметить по состоянию надземных органов, а также корней большинства поражаемых растений. Однако клубни и проводящие корни показывают разную степень галлообразования и деформаций. На корнях это мелкие галлы, вызывающие дополнительное ветвление корней. Повреждение точки роста моркови может вызвать деформацию и неправильный рост, известный как «зубчатость», хотя такие признаки могут также быть показателем повреждения другими патогенами, например, такими как грибы.

Трофические расы. Две расы на основании растений-хозяев были описаны для популяций *M. chitwoodi* (Santo, Pinkerton, 1985). Популяции расы 1 не могут размножаться на люцерне и хорошо размножаются на большинстве культурных сортов моркови. В тоже время раса 2 хорошо размножается на люцерне, но не поражает большинство культурных сортов моркови (Santo et al., 1988).

Распространение. *M. chitwoodi* является основным экономически значимым вредителем на Северо-западном побережье Тихого океана в Соединенных Штатах (Golden et al., 1980). Есть сообщения о вредоносности *M. chitwoodi* в штатах Вашингтон, Орегон, Калифорния, Юта, Невада, Айдахо и Вирджиния. Также имеются сообщения о вредоносности этого вида из Аргентины, Голландии и Мексики (Esbenshade, Triantaphyllou, 1985; Sosa-Moss, 1985). В Мексике *M. chitwoodi* является основным экономически важным вредителем на некоторых зерновых культурах, картофеле и подсолнечнике. Этот вид также был найден в Южной Африке и был обнаружен на семенных клубнях картофеля, импортированного в Южную Африку из Австралии (Eisenback, Triantaphyllou, 1991). В Европе *M. chitwoodi* была найдена в Бельгии, Германии (Heinicke, 1993) и Нидерландах (Brinkman, van Riel, 1990).

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ДИАГНОСТИКА НЕМАТОД РОДА *MELOIDOGYNE* SPP. С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ПОЛИМЕРАЗНОЙ ЦЕПНОЙ РЕАКЦИИ (ПЦР)

Молекулярная диагностика – это диагностика организмов на основе данных о строении фрагментов их ДНК. Для диагностики выбирают и сравнивают гомологичные гены или другие фрагменты ДНК, которые у разных видов различаются по нуклеотидным последовательностям, а у всех особей одной популяции или одного вида эти последовательности одинаковы. Процедура диагностики обычно состоит из следующих этапов: выделение фрагмента ДНК, анализ его нуклеотидной последовательности и затем сравнение результатов с данными для известных видов.

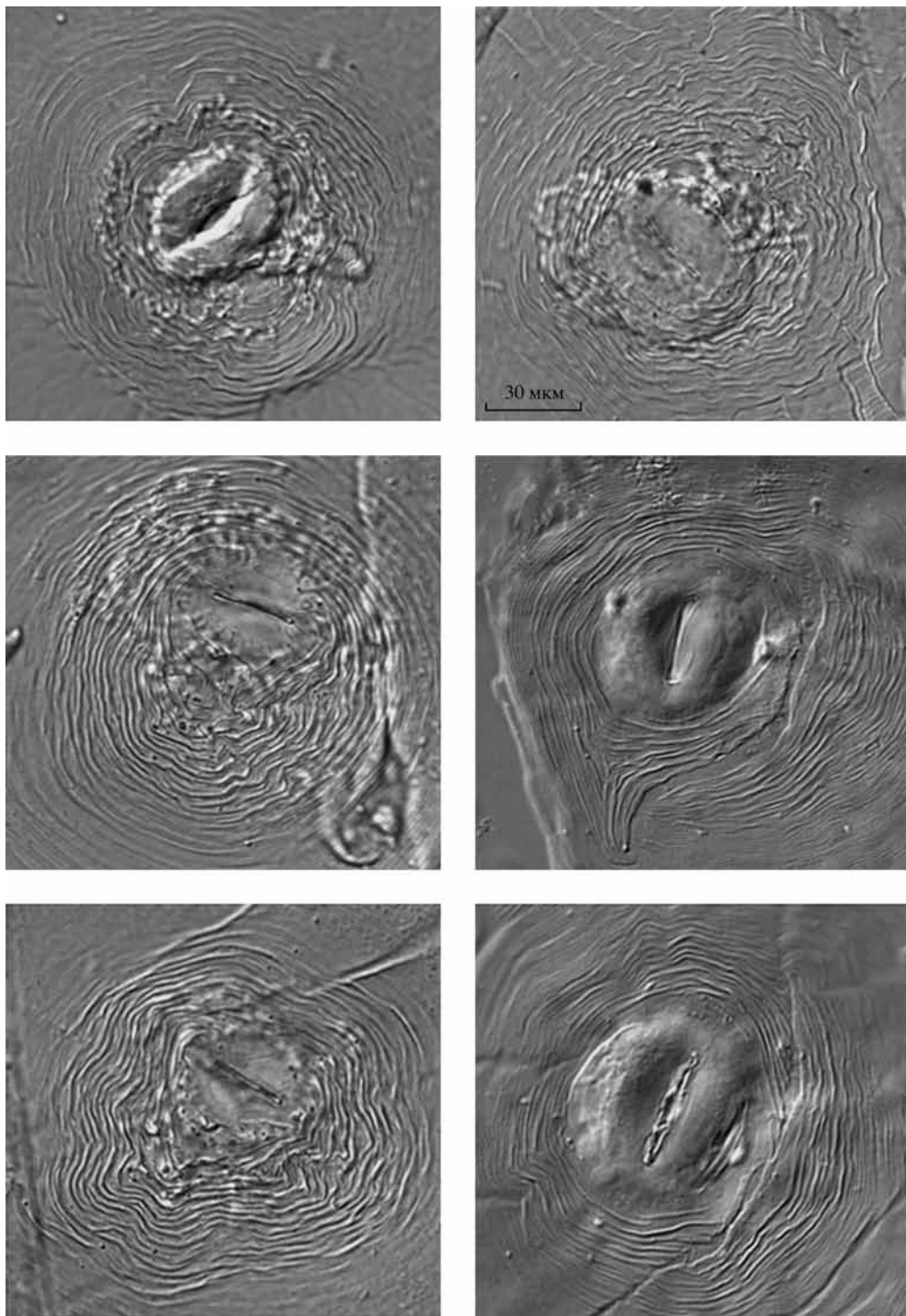


Рис. 7. ПЦР продукт межгенного спейсера мДНК для 21 изолята галловых нематод, полученный в результате амплифицирования праймерами C2F3 и 1108

М – ДНК маркер, 1 – *M. hapla*, 2–8 – *M. arenaria*, 9–12 – *M. javanica*, 13–21 – *M. incognita* (по Blok et al., 2002)

В настоящее время разработано несколько методов диагностики галловых нематод на основе полиморфизма в нескольких участках ДНК: межгенного спейсера мДНК, внутренних транскрибируемых спейсеров и межгенного спейсера ядерной рРНК. В настоящее время получили широкое использование в диагностике нематод два ПЦР метода: ПЦР с последующим анализом полиморфизма длины рестрикционных фрагментов (ПДРФ) и ПЦР с видоспецифическими праймерами. Предложено несколько пар видоспецифических праймеров для основных видов галловых нематод. Используя эти методы, можно идентифицировать фрагменты или отдельные особи многих фитопаразитических нематод в почвенных или растительных пробах.

Диагностика на основе митохондриальной ДНК. Полная нуклеотидная последовательность митохондриальной ДНК для *M. javanica* была впервые определена Okimoto с соавторами (Okimoto et al., 1991). Митохондриальный геном галловых нематод содержит несколько генов, кодирующих протеины, рибосомальные РНК и транспортные РНК гены, так же как и другие митохондриальные геномы нематод.

В настоящее время в различных лабораториях используются несколько подходов диагностики на основе межгенного спейсера мДНК. Один из методов подробно описан (Powers, Harris, 1993; Orui, 1998; Blok et al., 2002). Участок мДНК, включающий межгенный спейсер, амплифицируют праймерами C2F3 и 1108, расположенными, соответственно, на участках генов COII и lr-RNA. Первоначальную диагностику проводят по размеру ампликона (рис. 7). Размер ПЦР продукта для *M. javanica* (гаплотип D), *M. incognita* (гаплотип B), *M. arenaria* (гаплотип C), составляет около 17 000 нуклеотидов, для *M. arenaria* (гаплотип A) – около 1100 нуклеотидов, а для *M. hapla* и *M. chitwoodi*, размер ампликона варьирует от 500 до 580 нуклеотидов. Заключительный этап диагностики этим методом включает рестрикцию ПЦР продукта одним из двух ферментов: HinfI или DraI. Основное затруднение с использованием этого подхода для диагностики галловых нематод может быть связано с возможным присутствием нескольких гаплотипов этого фрагмента в митохондриальном геноме, в различных популяциях одного вида. В результате этого явления может возникать достаточно сложная картина рестрикции. В табл. 6 приводятся известные в настоящее время рестрикционные фрагменты и их сочетания для разных видов.

Диагностика на основе внутреннего транскрибируемого спейсера (ВТС) рибосомального РНК гена. Впервые подробное описание диагностики галловых нематод с использованием ПЦР-ПДРФ внутреннего транскрибируемого спейсера рибосомального РНК гена было описано группой голландских ученых (Zijlstra et al., 1995). Было показано, что полиморфизм ВТС по нескольким рестриктазам позволяет диагностировать *M. hapla*, *M. chitwoodi*, *M. fallax* друг от друга и от группы тропических видов, включая *M. incognita* и *M. javanica*. Позднее аналогичные результаты были получены группой ученых из Германии при использовании другой комбинации праймеров (Schmitz et al., 1998). Для диагностики галловых нематод эти авторы предложили использовать рестрикцию ПЦР продукта одновременно двумя рестриктазами HinfI/RsaI или DraI/RsaI (табл. 7). Эти фрагменты представляют собой другие гаплотипы или даже возможно псевдогены

Таблица 6

Приблизительные* размеры фрагментов для некоторых видов галловых нематод, полученных в результате ПЦР-ПДФ мДНК, амплифицированной праймерами C2F3 и 1108 (Powers, Harris, 1993; Orui, 1998; Hugall et al., 1997; Blok et al., 2002)

| Вид | Размер ПЦР-продукта | Фрагменты ПЦР-продукта после рестрикции энзимами | |
|---------------------|---------------------|--|---------------|
| | | HinPI | DraI |
| <i>M. arenaria</i> | 1100 | 1100 | 1100 |
| | 1700 | 1700 | 1700 |
| <i>M. incognita</i> | 1700 | 1300; 1000; 400; 300 | 1700 |
| | 1700 | 1300; (850)**; 400 | 1700 |
| | 1050 | 1050, 400 | Нет данных |
| <i>M. javanica</i> | 1700 | 1700; 1000; 700 | 1700 |
| | 1700 | 1700 | 1700 |
| <i>M. hapla</i> | 520 | 520 | 290; 230 |
| <i>M. chitwoodi</i> | 520 | Нет данных | 290, 130, 100 |

* Точные размеры рестрикционных фрагментов могут быть рассчитаны в результате виртуальной рестрикции известной последовательности это участка.

** В скобках даются размеры фрагментов для некоторых популяций.

Таблица 7

Приблизительные размеры фрагментов для некоторых видов галловых нематод, полученных в результате ПЦР-ПДФ-ВТС рибосомальной ДНК, амплифицированной праймерами 5367 и F195 (Schmitz et al., 1998).

| Вид | Размер ПЦР-продукта | Фрагменты ПЦР-продукта после рестрикции энзимами | | |
|---------------------|---------------------|--|---------------|----------|
| | | HinPI | DraI | RsaI |
| <i>M. incognita</i> | 770 | 460, 310 | 400, 240, 130 | 770 |
| <i>M. javanica</i> | 770 | 460, 310 | 400, 240, 130 | 770 |
| <i>M. hapla</i> | 750 | 480, 270 | 400, 350 | 630, 120 |
| <i>M. chitwoodi</i> | 750 | 420, 270 | 650, 100 | 750 |

рибосомальной РНК (Zijlstra et al., 1995; Hugall et al., 1999). Причем ни в одном из проведенных исследований не было обнаружено рестрикционных энзимов, позволяющих дифференцировать *M. incognita* и *M. javanica* друг от друга (Xue et al., 1993; Zijlstra et al., 1995; Schmitz et al., 1998). Последующее секвенирование этих участков для *M. incognita*, *M. javanica* и *M. arenaria* выявило почти полную идентичность этих видов (Hugall et al., 1999). Таким образом, различия в секвинсе ВТС рРНК гена не позволяют идентифицировать несколько важных видов галловых нематод из тропической группы. Различия в нуклеотидных последовательностях в ВТС между несколькими видами дали возможность сконструировать несколько видоспецифических праймеров, позволяющих диагностировать в смеси *M. hapla*, *M. chitwoodi*, *M. fallax* друг от друга и от группы тропических видов. Диагностика была успешной даже тогда, когда какой-либо из видов составлял только 2–5% от общего количества нематод (табл. 8) (Zijlstra, 1997).

Видоспецифические праймеры для диагностики галловых нематод

| Вид | Комбинация праймеров (5'-3') | Размер ампликона | Амплифицируемый участок | Источник |
|---------------------|--------------------------------------|------------------|-------------------------|-------------------------|
| <i>M. arenaria</i> | Far TCG GCG ATA GAG GTA AAT GAC | 420 | СВП | Zijstra et al., 2000° |
| | Rar TCG GCG ATA GAC ACT ACA AAC T | | | |
| | TCG AGG GCA TCT AAT AAA GG | | | |
| <i>M. incognita</i> | GGG CTG AAT AAT CAA AGG AA | 399 | СВП | Dong et al., 2001 |
| | Inc-K14-F GGG ATG TGT AAA TGC TCC TG | | | |
| | Inc-K14-R CCC GCT ACA CCC TCA ACT TC | | | |
| <i>M. javanica</i> | TAG GCA GTA GGT TGT CGG G | 1350 | СВП | Dong et al., 2001 |
| | CAG ATA TCT CTG CAT TGG TGC | | | |
| | Finс CTC TGC CCA ATG AGC TGT CC | | | |
| <i>M. hapla</i> | Rinc CTC TGC CCT CAC ATT AGG | 1200 | СВП | Zijstra et al., 2000 |
| | Fjav GGT GCG CGA TTG AAC TGA GC | | | |
| | Rjav CAG GCC CTT CAG TGG AAC TAT AC | | | |
| <i>M. chirwoodi</i> | CCT TAA TGT CAA CAC TAG AGC C | 670 | СВП | Zijstra et al., 2000 |
| | GGC CTT AAC CGA CAA TTA GA | | | |
| | H-18S CTT GGA GAC TGT TGA TC | | | |
| <i>M. hapla</i> | HCFI-28S TTC CTC CGC TTA CCT GAT ATG | 1650 | СВП | Dong et al., 2001 |
| | GGC TGA GCA TAG TAG ATG ATG TT | | | |
| | ACC CAT TAA AGA GGA GTT TTG C | | | |
| <i>M. chirwoodi</i> | Fh TGA CGG CGG TGA GTG CGA | 610 | СВП | Zijlstra, 1997 |
| | Rh TGA CGG CGG TAC CTC ATA G | | | |
| | MH0F CAG GCC CTT CCA GCT AAA GA | | | |
| <i>M. chirwoodi</i> | MH1R CTT CGT TGG GGA ACT GAA GA | 1500 | СВП | Dong et al., 2001 |
| | MC3F CCA ATG ATA GAG ATA GGA AC | | | |
| | MC1R CTG GCT TCC TCT TGT CCA AA | | | |
| <i>M. chirwoodi</i> | C64 GAT CTA TGG CAG ATG GTA TGG A | 600 | СВП | Williamson et al., 1997 |
| | 1839 AGC CAA AAC AGC GAC CGT CTA C | | | |
| | Fc TGG AGA GCA GCA GGA GAA AGA | | | |
| <i>M. chirwoodi</i> | Rc GGT CTG AGT GAG GAC AAG AGT A | 800 | СВП | Zijlstra, 2000 |
| | | | | |
| | | | | |

* Видоспецифические праймеры, полученные из случайно амплифицированных фрагментов ДНК.

Диагностика на основе межгенного спейсера ядерных рибосомальных РНК генов. Секвенировав межгенный участок ядерных рибосомальных РНК генов у *M. arenaria*, Vahidi и Honda (1991) обнаружили, что он содержит рибосомальный ген 5S, разделяющий межгенный спейсер на участки, содержащие межгенный спейсер 1 и межгенный спейсер 2 с повторяющимися фрагментами. Количество таких повторов может варьировать у некоторых видов даже внутри генома одной особи. В этом случае при амплификации этого участка универсальными праймерами на геле проявляется несколько полос. Для некоторых видов, однако, длина межгенного участка постоянна для всех особей внутри популяции и для всех популяций вида, т.е. этот участок может быть использован как маркер для определения некоторых нематод. Petersen и Vrain, (1996) предложили диагностировать *M. chitwoodi* и *M. hapla* по длине межгенного участка. Этой же группой (Petersen et al., 1997) одновременно был разработан мультиплекс ПЦР тест с использованием комбинации видоспецифических праймеров для определения вышеназванных видов на основе различий в нуклеотидных последовательностях этого участка. На основе детального исследования межгенного спейсера было также предложено несколько праймеров для идентификации *M. chitwoodi* и *M. hapla* (Wishart et al., 2002).

Диагностика с использованием случайных видоспецифических праймеров. Исследование генома галловых нематод с использованием ПЦР-ПСАФД метода показало, что для многих видов галловых нематод могут быть выявлены видоспецифические маркеры и на их основе разработаны праймеры. Наборы таких праймеров были предложены несколькими исследовательскими группами (табл. 8). Некоторые из них разработаны для использования в ПЦР с только одной парой праймеров, другие в мультиплекс ПЦР. В настоящее время использование ПЦР со случайными специфическими праймерами кажется наиболее перспективным методом для диагностики отдельных видов галловых нематод. Недавнее применение этого метода позволило обнаружить два вида галловых нематод *M. fallax* и *M. chitwoodi* в Южной Африке (Zijlstra, 2000; Fourie et al., 2001). Однако в то же время требуется значительно более широкое тестирование многих праймеров для подтверждения их видоспецифичности.

Ограничения метода ПЦР. Многолетнее применение методов ПЦР с универсальными и специфическими праймерами выявило несколько существенных проблем, с которыми может столкнуться исследователь.

Первое – ПЦР позволяет амплифицировать ДНК, выделенных как из живых, так и мертвых особей. Это налагает определенные ограничения при использовании ПЦР, например, для контроля эффективности применения нематотрицидов в борьбе с нематодами. Применение одной из разновидностей ПЦР (РТ-ПЦР) снимает эту проблему. В этом подходе только РНК выделяется из живых организмов и затем ферментом транскриптазой из РНК создается копия ДНК, которая в дальнейшем и амплифицируется.

Вторым ограничением является вероятность перекрестной реакции. Подбор праймеров осуществляется на основе существующих знаний о секвинсе ДНК фрагмента для диагностируемой нематоды и других генетически сходных нематод. Например, при проведении ПЦР с видоспецифическими праймерами или ПЦР ПДРФ теоретически существует возможность присут-

ствия точно такого же фрагмента или фрагментов как у диагностируемой нематоды, так и у других нематод, которые в настоящее время не были исследованы, и их ДНК фрагмент не был расшифрован. Присутствие этих нематод в пробе приведет к ложноположительному результату. Надо всегда помнить, что в настоящее время некоторые предложенные универсальные праймеры для нематод настолько универсальны, что могут амплифицировать участки аналогичных генов не только у нематод, но и у других организмов: некоторых грибов и растений. В этом случае исследователь после проведения ПЦР может обнаружить два или несколько ПЦР продуктов на геле, один или несколько из них могут быть амплифицированы из организмов, ассоциированных с исследованной пробой.

Третье ограничение, как противоположность второму, – это возможность ложноотрицательной реакции. Хотя при подборе специфического праймера используется ДНК фрагмент консервативный для особей из всех популяций этого вида, однако нельзя исключить, что изменчивость может приводить к тому, что некоторые особи или популяции исследуемого паразита могут приобретать мутации в амплифицируемом участке, и таким образом становиться неуловимыми данной тест-системой.

Четвертое – это вероятность лабораторного загрязнения пробы. Проведение ПЦР диагностики нематод связано с проблемой, обусловленной высокой чувствительностью метода – возможностью загрязнения пробы во время исследования, и как следствие, к появлению ложноположительных результатов. Включение негативного контроля, содержащего только реакционную смесь без ДНК, является обязательным условием при проведении ПЦР диагностики. При работе с методом ПЦР необходимо строго следовать разработанным правилам, предотвращающим загрязнения (в частности, подготовка реакционной смеси в специальном помещении, оснащенном ультрафиолетовыми лампами, только пипетками с наконечниками, имеющими аэрозольный фильтр, хранение ПЦР продуктов в холодильнике отдельно от исследуемых ДНК проб).

Приведенные ограничения показывают, что, во-первых, метод ПЦР должен применяться осмысленно, и нематолог, решивший использовать ПЦР в своей работе должен обладать определенными знаниями об особенностях и возможностях данного метода. Во-вторых, в спорных случаях, необходимо всегда подтверждать определение нематод несколькими методами, в том числе и использованием традиционной диагностики по морфологическим или морфометрическим признакам (Субботин, 2006).

АССОЦИИИ С ДРУГИМИ ПАТОГЕНАМИ

После того Atkinson (1892) заметил, что галловые нематоды увеличивают поражение хлопка вилтом, вызванного грибами *Fusarium spp.*, различные виды *Meloidogyne spp.* были зарегистрированы в комплексе со многими широко распространенными грибными и бактериальными инфекциями. На табаке Porter и Powell (1967) показали, что значительное поражение вилт-устойчивых и вилт-восприимчивых сортов может возникать только при совместном поражении галловыми нематодами (*M. arenaria*, *M. incognita* и *M. javanica*) и грибами.

Южная галловая нематода *M. incognita* специфически взаимодействует с различными видами грибов и бактерий и формирует комплексные инфекции, где объединенный эффект двух микроорганизмов больше, чем только любого одного микроорганизма. Было показано, что инфекция *M. incognita*, приводя к ослаблению растения, делает его более восприимчивым к последующей инфекции грибами (Powell et al., 1971). Многие комплексы с *M. incognita* включают возбудителей фузариозных вилтов, например, *Fusarium oxysporum* в различных его формах. Так, *M. incognita* с *Fusarium oxysporum* f. sp. *batatas* на люцерне (Kushner, Crittenden, 1967); f. sp. *conglutinans* на капусте (Fassuliotis, Rau, 1969); f. sp. *dianthi* на гвоздике (Schindler et al., 1961); и на устойчивом к *Fusarium* томате “Chesapeake” (Jenkins, Coursen, 1957; Binder, Hutchinson, 1959); f. sp. *nicotianae* на табаке (Porter, Powell, 1967); с *Pythium aphanidermatum* на хризантеме (Johnson, Littrell, 1970).

Взаимодействие между *M. arenaria* и *F. oxysporum* было отмечено на арбузе (Sumner, Johnson, 1972) и томатах (Treskova, 1972). Снижение уровня засухоустойчивости хлопка, вызванного другим грибом *Rhizoctonia solani*, значительно увеличивается в присутствии *M. arenaria* (Brodie, Cooper, 1964). Возможное взаимодействие между *M. arenaria* и *Aspergillus flavus* на арахисе было исследовано Minton и Jackson (1967) и Bell et al., (1971). Было показано, что *M. arenaria* и несколько грибов, включая *Pythium myriotylum*, *Rhizoctonia solani*, *Macrophomina phaseolina*, *Aspergillus niger*, *Trichoderma* spp. и *Fusarium* spp. были связаны в комплекс болезни, который приводит к серьезному повреждению и гниению корней и стручков и даже гибели растенный арахиса во Флориде, США (Dickson, Mitchell, 1974).

Яванская галловая нематода *M. javanica* обнаруживается в комплексной инфекции с грибом *Fusarium oxysporum* и его формами, вызывающим вилт на: гвоздике (*Dianthus caryophyllus*) (Schindler et al., 1961); хризантемах (Johnson, Littrell, 1969); люцерне (McGuire et al., 1958); табаке (Porter, Powell, 1967); томате (Oteifa, Ragab, 1958). Кроме того, *M. javanica* обнаруживается в комплексной инфекции с *Rhizoctonia solani* на сое (Taylor, Wyllie, 1959); с *Phytophthora parasitica* var. *nicotianae* на табаке (Sasser et al., 1955, Miller, 1968); и с *Pseudomonas caryophylli*, возбудителе вилта гвоздики (Stewart, Schindler, 1956).

Северная галловая нематода *M. hapla* увеличивает степень увядания гвоздики, зараженной *Pseudomonas caryophylli* (Stewart, Schindler, 1956). *M. hapla* также снижает уровень устойчивости томата к поражению *P. solanacearum* (Libman et al., 1964). О подобном взаимодействии нематоды с *Corynebacterium insidiosum* на люцерне сообщал Norton (1969) и впоследствии Hunt et al. (1971). Griffin et al. (1968) отметил, что рост галлов при поражении *Agrobacterium tumefaciens* имеется на сортах малины “Canby” и “Newburgh” только когда присутствовала *M. hapla*. Было установлено, что количество азотфиксирующих бактериальных клубеньков сои, вызванных *Rhizobium japonicum* снижалось при паразитировании *M. hapla* (Balasubramanian, 1971). На устойчивом к вилту сорте томата “Chesapeake” было показано 60%-ное увеличение пораженности *Fusarium oxysporum* f. sp. *lycopersici* при совместном паразитировании с *M. hapla* (Jenkins, Coursen, 1957). О подобном снижении устойчивости, вызванном паразитированием *M. hapla* и *Fusarium* на других устойчивых сортах томата, сообщали Cohn, Minz (1960).

О синергистических ответах между *M. hapla* и *F. oxysporum* f. sp. *vasinfectum* на люцерне также сообщали McGuire et al., 1958. *M. hapla* и *F. oxysporum* f. sp. *pisi* на горохе (Davis, Jenkins, 1963). *Rhizoctonia solani* и *M. hapla* в комбинации вызывали 98%-ное увеличение поражения сои по сравнению с 50%-ным для одного только гриба (Taylor, Wyllie, 1959). *M. hapla* также взаимодействует с *Phytophthora sojae* на сое (Wyllie, Taylor, 1960), с *Aspergillus flavus* на арахисе (Minton et al., 1969), с *Verticillium dahliae* на землянике (Meagher, Jenkins, 1970) и с *Plasmodiophora brassicae* на капусте (Jensen, Vaughan, 1972, 1973).

Такие комплексные инфекции в значительной степени повышают патогенность каждого компонента в отдельности, что практически всегда приводит к существенным потерям урожая или декоративности при поражении растений галловыми нематодами.

МЕРЫ БОРЬБЫ

В настоящее время имеется достаточно много литературы по применению различных методов контроля численности нематод рода *Meloidogyne* spp., однако применение каждого конкретного способа или их совокупности в значительной степени зависит от возделываемого растения, климатических, экономических условий, а также экологической безопасности. На рисунках 8 и 9 показаны внешние признаки поражения растений галловыми нематодами на территории Московской области.

Химические средства борьбы. Химические методы борьбы с галловыми нематодами в настоящее время в России не применяются из-за отсутствия разрешенных к применению нематодицидов.

Физические методы борьбы. Обработка посадочного материала погружением на 60 мин в воду при температуре 45,5 °С была эффективной для роз при инфекции корней *M. hapla* (Martin, 1968). Martin (1968) показал, что все стадии *M. javanica* погибали после погружения в воду с температурой 46–47,5 °С в течение 2 часов, при этом картофельные клубни оставались жизнеспособными. Такие же положительные результаты применения горячей воды показаны для *M. arenaria* (Schneider, 1969; Джекоб et al., 1973). Почва теплиц может быть стерилизована паром.

Агротехнические приемы. Эффективный контроль численности галловых нематод может быть достигнут при возделывании устойчивых сортов растений. Устойчивость к *M. incognita* известна у многих растений, например клевера, хлопка, *Cucumis* sp., *Lespedeza* sp., персика, арахиса, ананаса, кукурузы, батата, табака и томатов.

Очень эффективным методом снижения численности *M. hapla* в полевых условиях является чистый пар. Для снижения численности *M. hapla* можно применять севооборот с включением пшеницы и других зерновых. В Нидерландах часто используется выращивание хлебных злаков для предотвращения наращивания численности *M. hapla* (Hijink, Kuiper, 1964).

Карантинные мероприятия. В настоящее время в связи с огромными объемами торговли живым растительным материалом во всем мире, а особенно растениями с закрытой корневой системой, границы государств и континен-

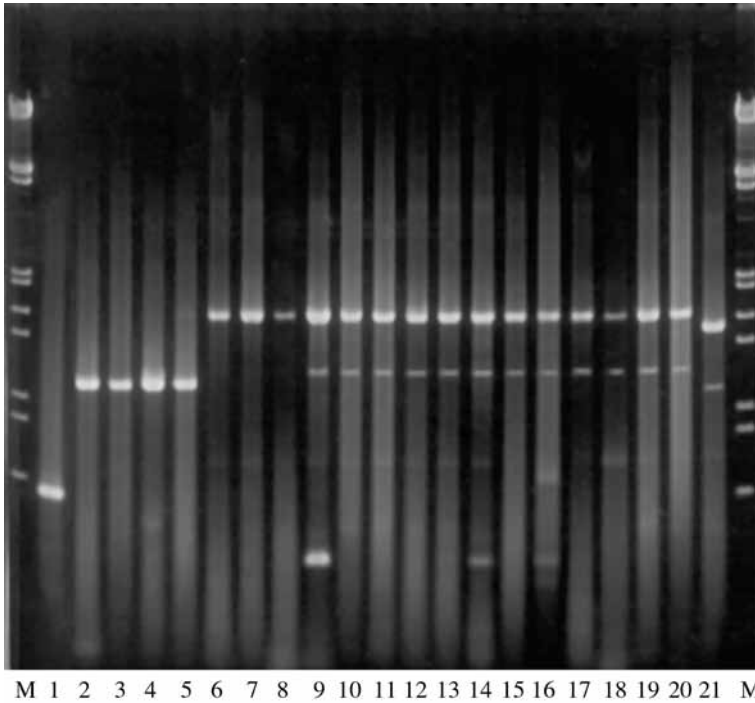


Рис. 8. Внешние симптомы поражения растений галловыми нематодами

А – галлы *M. incognita* на корнях огурца в теплице; Б – яйцевые мешки *M. incognita* на корнях огурца; В – корни томата, пораженные *M. javanica*; Г – морковь, пораженная *M. hapla* на стадии проростка; Д – более позднее поражение моркови *M. hapla*; Е – петрушка, пораженная *M. hapla*; Ж – сельдерей, пораженный *M. hapla*

тов пересекают и фитопатогенные нематоды. Вне всякого сомнения в будущем объемы обмена растительным материалом будут только возрастать. Вот почему меры фитосанитарного контроля являются важным элементом в общем комплексе борьбы с фитопаразитическими нематодами. Так, на корневой системе различных сортов роз, клематисов, кактусов, фиалок, астильбы, древовидных пионов, цикламенов, георгинов, лилий и других декоративных растений в нашу страну поступают и различные виды галловых нематод. На рис. 10 показаны анально-вulварные пластинки *Meloidogyne* spp., обнаруженные на корнях выше перечисленных растений, и поступивших в нашу страну из стран Центральной Европы.

Ключ для определения видов галловых нематод

1. – Нематоды поражают культурные и дикие растения в открытом грунте (очень редко в защищенном грунте). Вызывают образование одиночных мелких галл с многочисленными боковыми (вторичными) корешками. Такие галлы, обычно, образованы только одной самкой, на поверхности клубней и корнеплодов они наблюдаются в виде многочисленных мелких бугорков с яйцевым мешком на поверхности. Самцы, как правило, многочисленны 2

– Высоко патогенные нематоды способны поражать культурные растения только в условиях защищенного грунта. На овощных культурах вызывают образование крупных сингаллов с многочисленными самками и личинками на разных стадиях развития. На

декоративных растениях (в зависимости от вида) способны вызывать образование как крупных сингаллов, так и многочисленных мелких галлов с придаточными корешками. Самцы, как правило, редки **3**

2. – Дорсальная дуга низкая. Боковое поле наблюдается как ломаная линия. Кутикулярные бороздки вблизи бокового поля часто резко отклоняются в сторону, образуя с линией бокового поля острый угол, и прерываются на краю бокового поля. **В промежутке между анусом и рудиментом хвоста или вокруг ануса наблюдается отчетливая точечность в виде мелких кутикулярных бугорков**, иногда ограниченная тонкой кутикулярной бороздкой. Стилет самца 17–23(20) мкм ***M. hapla***.

– Дорсальная дуга различного строения, низкая или высокая, кутикулярные бороздки различной степени изогнутости. Нечеткие очертания бокового поля сформированы прерывающимися разветвлениями спинных и брюшных бороздок. Редко линии бокового поля наблюдаются более отчетливо. **Точечная структура в районе ануса и рудимента хвоста отсутствует**. Стилет самца 17–19(18) мкм ***M. chitwoodi***

3. – Дорсальная дуга невысокая. Кутикулярные бороздки в районе дорсальной дуги иногда в форме ломаных линий с разрывами. **Боковое поле неравномерное по ширине, наблюдается как четкая двойная линия**. Кутикулярные бороздки прерываются на краю бокового поля. Стилет самца 20–23(21) мкм ***M. javanica***.

– Дорсальная дуга другой формы. Четкие линии бокового поля отсутствуют. Боковое поле наблюдается как нечеткая полоска, образованная прерывающимися окончаниями или изгибами кутикулярных бороздок **4**

4. – Дорсальная дуга обычно низкая, кутикулярные бороздки в районе дорсальной дуги в разной степени изогнуты. **Боковое поле наблюдается как светлая полоска, образованная концами прерывающихся кутикулярных бороздок, иногда слегка заходящими друг за друга**. Стилет самца 20 – 28 (23) мкм ***M. arenaria***.

– Дорсальная дуга высокая, **кутикулярные бороздки сильно согнуты, образуют фигуру в виде буквы “П”**. Боковое поле плохо наблюдается, обычно выглядит как линия, образованная угловыми изгибами кутикулярных бороздок, часто не прерывающимися на линии бокового поля. Длина стилета самца 23–33(25) мкм ***M. incognita***

Литература

- Atkinson G.F. A preliminary report upon the life-history and metamorphoses of a root-gall nematode, *Heterodera radicicola* (Greef) Müller, and the injuries caused by it upon the roots of various plants // Bull. Ala. Polytech. Inst. N. S. 1889. N 9.
- Bell D.K., Minton N.A., Doupnik B., Jr. Effects of *Meloidogyne arenaria*, *Aspergillus flavus*, and curing time on infection of peanut pods by *Aspergillus flavus* // Phytopathology. 1971. Vol. 61. P. 1038–1039.
- Brinkman H., Van Riel H.R. *Meloidogyne chitwoodi* – maize root-knot nematode // Directie Gewasbescherming, Plantenziektenkundige Dienst, Jaarboek, 1989/1990. Wageningen, 1990. P. 146–155.
- Brodie B.B., Cooper W.E. Relation of parasitic nematodes to post-emergence damping-off of cotton // Phytopathology. 1964. Vol. 54. P. 1023–1027.
- Chitwood B.G. Root-knot nematodes. I. A revision of the genus *Meloidogyne* Goeldi, 1887 // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1949. Vol. 16. P. 90–104.
- Christie J.R., Havis L. Relative susceptibility of certain peach stocks to races of the root-knot nematode // Plant Diseases. Rep. 1948. Vol. 32. P. 5104.
- Cliff G., Hirschmann H. Evaluation of morphological variability in *Meloidogyne arenaria* // J. Nematol. 1985. Vol. 17. P. 445–459.
- Dickson D.W., Mitchell D.J. Nematode and soil-borne disease control on peanut // Ibid. 1974. Vol. 6. P. 138–139. [Abstr.].
- Eisenback J.D., Hirschmann H., Triantaphyllou A.C. Morphological comparisons of *Meloidogyne* female head structures, perineal patterns, and stylets // Ibid. 1980. Vol. 12. P. 300–313.
- Eisenback J.D., Hirschmann H., Sasser J.N., Triantaphyllou A.C. A guide to the four most common species of root-knot nematodes (*Meloidogyne* species) with a pictorial key: A coop. publ. Dep. Plant Pathol. and Genetics and US Agency International Develop. Raleigh (N.C.), 1981.

- Esbenshade P.R., Triantaphyllou A.C.* Use of enzyme phenotypes for identification of *Meloidogyne* species // *J. Nematol.* 1985. Vol. 17. P. 6–20.
- Golden A.M., O'Bannon J.H., Santo G.S., Finley A.M.* Description and SEM observations of *Meloidogyne chitwoodi* n. sp. (Meloidogynidae), a root-knot nematode on potato in the Pacific Northwest // *Ibid.* 1980. Vol. 12. P. 319–327.
- Göldi E.A.* Relatório sobre a molestia do cafeeiro na provincia do Rio de Janeiro // *Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro.* 1892. Vol. 8. P. 1–121.
- Goodey J.B., Franklin M.T., Hooper D.J.* T. Goodey's the Nematode parasites of plants catalogued under their hosts. 3rd ed. Farnham Royal: Commonwealth Agr. Bureaux, 1965.
- Graham T.W.* Nematode root knot of tobacco and other plants // *S.C. Agr. Exp. Station Bull.* 1951. Vol. 390. P. 25.
- Hartman K.M., Sasser J.N.* Identification of *Meloidogyne* species on the basis of differential host test and perineal pattern morphology // *An advanced treatise on meloidogyne* / Ed. K.R. Barker. Raleigh: Graphics, 1985. Vol. 2: Methodology.
- Heinicke.* Break crops and nematode control // *Kartoffelbau.* 1993. Bd. 44. S. 300.
- Hugall A., Moritz C., Stanton J., Wolstenholme D.R.* Low but strongly structured mitochondrial DNA diversity in root-knot nematodes (*Meloidogyne*) // *Genetics.* 1994. Vol. 138. P. 903–912.
- Jepson S.B.* Identification of the root-knot nematodes (*Meloidogyne species*). Farnham Royal: Commonwealth Agr. Bureaux, 1987.
- Karssen G.* The plant-parasitic nematode genus *Meloidogyne* Göldi, 1892 (Tylenchida) in Europe. Leiden: Brill, 2002.
- Kinloch R.A., Allen M.W.* // *J. Nematol.* 1972. Vol. 4. P. 7–16.
- Kofoed C. A., White W.A.* A new nematode infection of man // *J. Amer. Med. Assoc.* 1919. Vol. 62. P. 567–569.
- Lehman P.S., Santo G.S., O'Bannon J.H.* The Columbia root-knot nematode, *Meloidogyne chitwoodi* // *Fla. Dep. of Agr. and Consumer Serv. Div. of Plant Industry. Nematol. Cir.* 1983. N 96. P. 2.
- McGlohon N.E., Sasser J.N., Sherwood R.T.* Investigations of plant-parasitic nematodes associated with forage crops in North Carolina // *N. C. Agr. Exp. Station Techn. Bull.* 1961. Vol. 148. P. 39.
- Minton N.A., Jackson C.R.* Invasion of peanut pods by *Aspergillus flavus* and other fungi in the presence of root-knot nematodes // *Oléagineux.* 1967. Vol. 22. P. 543–546.
- Neal J.C.* The root-knot nematode disease of the peach, orange, and other plants in Florida, due to the work of *Anguillula* // *Bull. US Bur. Entomol.* 1889. N 20. P. 1–31.
- Nyczepir A.P., O'Bannon J.H., Santo G.S., Finley A.M.* Incidence and distinguishing characteristics of *Meloidogyne chitwoodi* and *M. hapla* in potato from Northwestern United States // *J. Nematol.* 1982. Vol. 14. P. 347–353.
- O'Bannon J.H., Santo G.S., Nyczepir A.P.* Host range of the Columbia root-knot nematode // *Plant Disease.* 1982. Vol. 66. P. 1045–1048.
- Okimoto R., Chamberlain H.M., Macfarlane J.L., Wolstenholme D.R.* Repeated sequence sets in mitochondrial DNA molecules of rootknot nematodes (*Meloidogyne*): Nucleotide sequences, genome location, and potential for host race identification // *Nucl. Acids Res.* 1991. Vol. 19. P. 1619–1626.
- Orui Y.* Identification of Japanese species of the genus *Meloidogyne* (Nematoda: Meloidogynidae) by PCR-RFLP analysis // *Appl. Entomol. Zool.* 1998. Vol. 33. P. 43–51.
- Porter D.M., Powell N.T.* Influence of certain *Meloidogyne* species on Fusarium wilt development in flue cured tobacco // *Phytopathology.* 1967. Vol. 57. P. 282–285.
- Powell N.T., Melendez P.L., Batten C.K.* Disease complexes in tobacco involving *Meloidogyne incognita* and certain soil-borne fungi // *Ibid.* 1971. Vol. 61. P. 1332–1337.
- Powers T.O., Harris T.S., Hyman B.C.* Mitochondrial DNA sequence divergence among *Meloidogyne incognita*, *Romanomermis culicivorax*, *Ascaris saum* and *Caenorhabditis elegans* // *J. Nematol.* 1993. Vol. 25. P. 564–572.
- Santo G.S., O'Bannon J.H.* Pathogenicity of the Columbia root-knot nematode (*Meloidogyne chitwoodi*) on wheat, corn, oat and barley // *Ibid.* 1981. Vol. 13. P. 548–550.
- Santo G.S., Pinkerton J.N.* A second race of *Meloidogyne chitwoodi* discovered in Washington // *Plant Diseases.* 1985. Vol. 69. P. 361.

- Santo G.S., O'Bannon J.H., Finley A.M., Golden A.M. Occurrence and host range of a new root-knot nematode (*Meloidogyne chitwoodi*) in the Pacific Northwest // Plant Diseases. Contrib. Bur. Nematol. 1980. Vol. 64. P. 951–952.
- Sasser J.N. Identification and host parasite relationship of certain root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) // Bull. Md. Agr. Exp. Station 1954. N A-77. P. 1–30.
- Sasser J.N. Physiological variation in the genus *Meloidogyne* as determined by differential hosts // OEPP/EPPO Bull. 1972. Vol. 6. P. 41–48.
- Southards C.J., Priest M.F. Physiologic variation of seventeen isolates of *Meloidogyne incognita* // J. Nematol. 1971. Vol. 3. P. 330. [Abstr.].
- Stein W. // Nematologica. 1965. Vol. 11. P. 291–296.
- Sumner D.R., Jolmson A. // Phytopathology. 1972. Vol. 62. P. 791. [Abstr.].
- Tanaka I. // Bull. Kagoshima Tob. Exp. Station. 1962. N 10. P. 42.
- Tarjan A.C. Comparative studies of some root-knot nematodes infecting the common snap dragon, *Antirrhinum majus* L. // Phytopathology. 1952. Vol. 42. P. 641–644.
- Taylor A.L., Sasser J.N., Nelson L.A. Relationship of climate and soil characteristics to geographical distribution of *Meloidogyne* species in agricultural soils: A coop. publ. Dep. Plant Pathol., North Carolina State Univ. and US. Agency Intern. Develop. Raleigh, 1982.
- Treub M. Onderzoekingen over sereh-ziek suikerriet // Meded. PITuin. Batavia. 1885. Vol.2. P. 39.
- Triantaphyllou A.C., Hirschmann H. Post-infection development of *Meloidogyne incognita* Chitwood 1949 (Nematoda: Heteroderidae) // Ann. Inst. Phytopathol. Benaki. N.S.1960. Vol. 3. P. 3–11.
- Triantaphyllou A.C. Sex determination in *Meloidogyne incognita* Chitwood, 1949 and intersexuality in *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 // Ibid. 1960. Vol. 3. P. 12–31.
- Triantaphyllou A.C. Polyploidy and reproductive patterns in the root-knot nematode *Meloidogyne hapla* // J. Morphol. 1966. Vol. 118. P. 403–413.
- Vahidi H., Honda B.M. Repeats and subrepeats in the intergenic spacer of rDNA from the nematode *Meloidogyne arenaria* // Mol. and Gen. Genet. 1991. Vol. 227. P. 334–336.
- Van der Linde W.J. The *Meloidogyne* problem in South Africa // Nematologica. 1956. Vol. 1. P. 177–183.
- Whitehead A.G. Taxonomy of *Meloidogyne* (Nematoda: Heteroderidae) with descriptions of four new species // Trans. Zool. Soc. London. 1968. Vol. 31. P. 263–401.
- Winoto Suatmadji R. // Studies on the effect of *Tagetes* species on plant parasitic nematodes. Wageningen, 1968.
- Xue B., Baillie D.L., Webster J.M. Amplified fragment length polymorphisms of *Meloidogyne* spp. using oligonucleotide primers // Fundam. and Appl. Nematol. 1993. Vol. 16. P. 481–487.
- Zijlstra C., Lever A.E., Uenk B.J., Vansilfhout C.H. Differences between ITS regions of isolates of root-knot nematodes *Meloidogyne hapla* and *M. chitwoodi* // Phytopathology. 1995. Vol. 85. P. 1231–1237.
- Zijlstra C., Uenk J.B., Silfhout C.H. A reliable, precise method to differentiate species of root-knot nematodes in mixtures on the basis of ITS-RFLPs // Fundam. and Appl. Nematol. 1997. Vol. 20. P. 59–63.
- Treskova V.S. Nematody rastenii. Voronezh, 1975.
- Кирьянова Е.С., Краль Э.Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
- Субботин С.А. Молекулярная диагностика фитопаразитических нематод с использованием полимеразной цепной реакции // Прикладная нематология // Под ред. С.В. Зиновьевой и В.Н. Чижова. М.: Наука, 2006. С. 349.

ЮБИЛЕЙ В.Л. КОНТРИМАВИЧУСА



22 января 2010 г. исполнилось 80 лет Витаутасу Леоновичу Контримавичусу, члену-корреспонденту Российской академии наук и академику Литовской академии наук, доктору биологических наук, профессору, почетному члену Паразитологического общества при РАН, президенту Балтийского паразитологического общества — крупнейшему специалисту в области общей паразитологии и гельминтологии, ученому и человеку, которого хорошо знают и ценят не только на Дальнем Востоке России, но и на всем постсоветском пространстве и далеко за его пределами. Уроженцем г. Каунаса в Литве, Витаутас Леонович получил высшее профессиональное

образование в стенах Литовской ветеринарной академии и Ленинградского ветеринарного института (1947–1952 гг.).

Становление В.Л. Контримавичуса как ученого (от аспиранта до старшего научного сотрудника) прошло в стенах Гельминтологической лаборатории АН СССР (Москва) под руководством акад. К.И. Скрябина. С этого времени жизнь и научная деятельность Витаутаса Леоновича многие годы была тесно связана с Таймыром, Якутией, Дальним Востоком, Магаданом.

Широкую мировую известность В.Л. Контримавичусу принесли результаты изучения гельминтов куньих мировой фауны по теме докторской диссертации (1968 г.), опубликованной в виде монографии – «Гельминтофауна куньих и пути ее формирования», М.: Наука, 1969 г. (эта и еще три монографии переведены на английский язык в 1985 г.). Результаты этих исследований дали В.Л. Контримавичусу ценный и добротный материал для освещения и анализа целого ряда фундаментальных проблем общей биологии и паразитологии, связанных с эволюцией и филогенией паразитических червей, а также с явлением паразитизма в целом.

В 1960-е же годы раскрылись и незаурядные организаторские способности Витаутаса Леоновича, предопределившие его переезд в 1968 г. в Магадан, в СВКНИИ СО АН СССР для организации в его стенах Отдела биологических проблем Севера. В 1970 г. за личный вклад в развитие паразитологии и проблем общей биологии В.Л. Контримавичус был избран членом-корреспондентом СССР. К 1972 г. Отдел уже имел в своем составе девять лабораторий и две исследовательские группы, в которых работали 60 сотрудников, в том числе два доктора и 17 кандидатов наук. Одновременно с привлечением крупных, известных ученых В.Л. Контримавичус сделал ставку на молодежь: Отдел имел 19 аспирантов, прикомандированных к различным крупным институтам страны, а также обучавшихся в целевой аспирантуре. Этот подход в дальнейшем себя полностью оправдал. Научные успехи Отдела, начавшие реализовываться в избранном В.Л. Контримавичусом и его единомышленниками стратегическом направлении исследований, с самого начала ориентированного на передовой рубеж мировой биологической науки, привели к необходимости реорганизации Отдела в самостоятельный Институт биологических проблем Севера, что и было осуществлено 1 февраля 1972 г. Сложившийся к этому времени спектр личных профессиональных пристрастий В.Л. Контримавичуса составляли традиционные интенсивно развивавшиеся в паразитологии направления – фауна и систематика, морфология, экология, биогеография и эволюция паразитических червей позвоночных, главным образом наземных млекопитающих и птиц.

В 1970-е годы В.Л. Контримавичус, будучи членом рабочей группы смешанной Советско-Американской комиссии в области охраны окружающей среды и членом рабочей группы Советско-Канадской комиссии по вопросам исследования Арктики, приложил много усилий для развития широких международных связей ИБПС, в первую очередь с учеными США, Канады, скандинавских государств и Японии. Тогда еще экспедиции и полевые исследования с широким участием иностранцев, тем более из капиталистических государств, в наших субарктических районах, вообще на северо-востоке (традиционно закрытой пограничной территории) были в диковинку. Тем не менее это был наиболее интенсивный, широкомасштабный и продуктивный период международного сотрудничества биологов в тундровых экосистемах крайнего Северо-Востока Азии и Аляски, даже в сравнении с реалиями сегодняшнего дня. Именно в те годы был либо реализован, либо инициирован на перспективу целый ряд крупных как региональных, так и международных проектов, результаты которых сегодня, как никогда, очевидны: созданы государственные заповедники «Остров Врангеля» и «Магаданский», осуществлена реакклиматизация овцебыка в тундрах Азии; проведено широкомасштабное кольцевание цветными кольцами и радиомечение различных видов гусей, лебедей и морских птиц, а также белого медведя с мониторинговыми исследованиями их пострепродуктивных и сезонных трансконтинентальных миграций; начато изучение гельминтов животных амфиберингийского пространства и др.

Еще работая в Магадане, В.Л. Контримавичус выступил инициатором, а впоследствии явился и одним из главных участников преобразования Гельминтологической лаборатории АН СССР (Москва) в Институт паразитологии (ныне Центр паразитологии ИПЭЭ РАН), способствовавшего развитию

паразитологических исследований и их координации в стране между ведомствами. В.Л. Контримавичус стоял и у истоков создания Паразитологического общества при АН СССР (РАН).

В 1981 г. Витаутас Леонович избран действительным членом Академии наук Литовской ССР и переехал в Вильнюс, где вначале возглавил Отдел паразитологии в Институте зоологии и паразитологии, а в 1984 г., став директором, реорганизовал его в Институт экологии АН Литвы.

Новый импульс развитию не востребованных ранее идей и концепций отечественных паразитологов, разработке новых подходов и направлений в паразитологии дала опубликованная в 1980-е годы, широко цитируемая в настоящее время серия основополагающих работ В.Л. Контримавичуса, в числе которых «Паразитизм и эволюция экосистем» (Журнал общей биологии. 1982. Т. 43, № 3), «Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов» (Паразитология. 1982. Т. 16, вып. 3) (совместно с Г.И. Атрашкевичем), «Современные проблемы экологической паразитологии» (Журнал общей биологии. 1982. Т. 43, № 6) и др. Указанные работы В.Л. Контримавичуса среди прочего посвящены разработке теоретических вопросов популяционной биологии паразитов, значимости в паразитологии смежных биологических дисциплин, в первую очередь генетики и иммунологии, и, наконец, разработке теоретического наследия великого отечественного паразитолога В.Н. Беклемишева, его учения о биоценологических основах сравнительной паразитологии, о паразитарных системах с привлечением и анализом накопленного к этому времени в мировой паразитологии фактического материала, в том числе в стенах ИБПС.

Вполне закономерным является присуждение В.Л. Контримавичусу в 1987 г. Золотой медали Академии наук СССР им. Е.Н. Павловского за серию работ по экологической паразитологии и систематике гельминтов, занимающей особое место среди многих других его государственных и академических наград.

Обладая широкой эрудицией и глубокими познаниями в естествознании и биологии, В.Л. Контримавичус отличается редким даром предвидения и чутьем к актуальности и перспективности того или иного научного направления и не боится взять на себя ответственность в его своевременной поддержке, касается ли это паразитологии, ботаники или генетики. Это, наряду с другими замечательными чертами личности В.Л. Контримавичуса, – простотой в общении, добротой, отзывчивостью, остротой ума и чувством юмора, особым вниманием и поддержкой молодых исследователей, всегда неизменно тянуло и тянет к нему, сплачивает людей, увлекающихся его идеями, где бы Витаутас Леонович ни работал, что в значительной степени влияло на успехи и достижения ИБПС ДВО РАН в годы его руководства и по традиции сказывается в настоящем.

С полным основанием можно утверждать, что В.Л. Контримавичус имеет в паразитологии свою научную школу. Его многочисленные ученики и последователи успешно ведут активную деятельность и развивают идеи своего Учителя в различных НИИ и университетах России, Литвы и многих других государств, некогда входивших в состав СССР.

В настоящее время В.Л. Контримавичус, являясь главным научным сотрудником Института экологии Вильнюсского университета и членом бюро

Отделения химических и биологических наук Литовской академии наук, ведет активную научную деятельность по реализации многих национальных и международных проектов, публикуя их результаты в престижных журналах.

Горячо поздравляя с Юбилеем, многочисленные друзья, коллеги и ученики искренне желают Витаутасу Леоновичу Контримавичусу крепкого здоровья и дальнейшего продолжения плодотворной творческой деятельности на благо биологии!

Коллектив Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, г. Москва
Коллектив ИБПС ДВО РАН, г. Магадан

К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ СЕРГЕЯ ОГАНЕСОВИЧА МОВСЕСЯНА

*академик Национальной академии наук
Республики Армения*



Сергей Оганесович Мовсесян родился 20 декабря 1928 г. в с. Мец-Шен Мартакертского района Нагорно-Карабахской Республики, где в 1946 г. окончил среднюю школу. С 1946 по 1951 г. он студент ветеринарного факультета Ереванского всесоюзного зооветеринарного института, в 1951–1953 гг. – заведующий Шинуаирским зооветеринарным участком Горисского района Армении; в 1953–1955 гг. – ординатор кафедры паразитологии Ереванского зооветеринарного института. 1955–1959 гг. – главный ветеринарный врач Каларашского района Молдавии. 1959–1962 гг. – аспирант Всесоюзного института гельминтологии имени К.И. Скрябина (ВИГИС, г. Москва). 1963 г. – кандидат наук,

1963–1965 гг. младший научный сотрудник ВИГИС. 1965–1971 гг. – старший научный сотрудник того же института. 1972 г. – доктор биологических наук, заведующий лабораторией морфологии и систематики с Центральным гельминтологическим музеем ВИГИС. 1976–2007 гг. – директор Института зоологии Академии наук Армении (г. Ереван) и зав. лабораторией общей гельминтологии (по приглашению Президиума АН Армении). 1994–2006 – зам. директора по науке и заведующий лабораторией экспериментальной паразитологии Института паразитологии Российской академии наук г. Москва (по приглашению Отделения биологических наук РАН). 2004–2006 гг. и.о. директора Института паразитологии РАН. С 2007 г. по настоящее время – заведующий лабораторией экспериментальной паразитологии Центра паразитологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, одновременно научный руководитель Научного Центра зоологии и гидроэкологии НАН РА, заведующий лабораторией общей гельминтологии и паразитологии Института зоологии указанного Центра (г. Ереван). Научный руководитель Совместного Российско-Армянского научно-экспериментального центра зоологии и паразитологии ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН и НЦЗ и ГЭ НАН РА.

1982 г. – член-корреспондент АН Армении;

1989 г. – профессор;

1990 г. – действительный член Академии наук Армении.

Первые годы научной деятельности С.О. Мовсисяна были посвящены изучению гельминтофауны водоплавающих птиц Молдавии, эпизоотологии гельминтозов, гельминтологической оценке водоемов, исследованию водных беспозвоночных животных для установления их роли как промежуточных хозяев – переносчиков гельминтозов. Материалы этих работ послужили основой кандидатской диссертации, защищенной в ВИГИСе в 1962 г.

В дальнейшем С.О. Мовсисян много лет занимался изучением одной из сложнейших групп ленточных гельминтов подотряда *Davaineata*, охватывающего более 400 видов мировой фауны, паразитирующих у около 380 видов птиц, ряда видов млекопитающих, особенно из числа грызунов, у приматов и человека.

На основании скрупулезного изучения большого количества оригинального гельминтологического материала, собственных сборов из разных географических точек и коллекционных фондов ВИГИС, Женевского музея естественной истории, Лондонского музея, естествознания Американского музея (национальные коллекции г. Белтсвилл), гельминтологической лаборатории Болгарии (г. София), зоологического музея Венгрии (г. Будапешт) и многих других.

Цикл этих исследований завершился защитой докторской диссертации в 1971 г. на тему «Морфолого-систематическая, биологическая, зоогеографическая характеристика цестод подотряда *Davaineata* Skrjabin, 1940 и опыт установления их филогенетических связей».

Кандидатскую и докторскую диссертации С.О. Мовсисян выполнял под руководством всемирно известного гельминтолога–цестодолога, профессора Ерануи Матвеевны Матевосян. Становление С.О. Мовсисяна как ученого было связано с ее именем. Е.М. Матевосян на протяжении многих лет оказывала помощь и содействие в научном развитии своего ученика – С.О. Мовсисяна.

По результатам исследований в области морфологии, экологии, биологии, зоогеографии и филогении С.О. Мовсисяном были представлены более совершенные системы по отдельным таксонам цестод, а также описан ряд новых для науки видов, обоснованы новые родовые и надродовые таксоны, которыми пользуются исследователи многих стран.

В дальнейшем круг этих исследований постоянно расширялся, охватывая различные аспекты общей гельминтологии и паразитологии, в частности по изучению биологического разнообразия гельминтофауны у различных таксономических групп позвоночных животных, расшифровке паразито-хозяйственных отношений, гостальному и зоогеографическому распространению паразитических организмов.

Результаты исследований С.О. Мовсисяна опубликованы в более чем 300 работах, в том числе девяти фундаментальных монографиях.

С.О. Мовсисян – организатор и участник многочисленных научных конференций (в том числе международных) по паразитологии и зоологии. Член редакционных коллегий различных научных журналов, он выполняет также многочисленные обязанности в научных организациях и Советах,

успешно развивает международное сотрудничество с академиями наук Болгарии, Польши, Финляндии, США и других стран, руководит ведущей научной гельминтологической школой (основоположник школы – академик К.И. Скрябин) Российской Федерации.

С.О. Мовсесяну присуждена научная премия им. акад. К.И. Скрябина Российской академии наук. С.О. Мовсесяном подготовлено 17 кандидатов и четыре доктора наук.

В настоящее время С.О. Мовсесян продолжает свою активную научную и научно-организационную деятельность.

С.О. Мовсесян является одним из ярких последователей гельминтологической школы академика Константина Ивановича Скрябина.

Коллектив гельминтологов

ПАМЯТИ МАРКА ДМИТРИЕВИЧА СОНИНА



26 января 2010 г. скончался Марк Дмитриевич Сонин – выдающийся ученый и замечательный человек. Многие годы он возглавлял коллектив Института паразитологии РАН (ныне Центр паразитологии ИПЭЭ РАН). М.Д. Сонин был для нас и авторитетным ученым, и наставником, и образцом творческого отношения к науке. Он многое успел сделать в своей жизни и оставил глубокое научное наследие. Паразитологическая наука потеряла широко эрудированного ученого, чьи научные интересы далеко выходили за рамки той отрасли науки, которой он посвятил свою жизнь.

Марк Дмитриевич Сонин родился 1 августа 1932 г. в г. Горьком. В 1955 г. с отличием окончил биологический факультет Горьковского государственного университета, где учился в группе у профессора А.А. Соболева. После окончания университета он работал преподавателем химии в Учебно-консультативном пункте Всесоюзного заочного учетно-кредитного техникума Минфина СССР. С 1 марта 1956 г. был принят на работу на должность старшего лаборанта Тувинской гельминтологической экспедиции АН СССР, а в 1957 г. поступил в аспирантуру Гельминтологической лаборатории АН СССР (ГЕЛАН), и вся его дальнейшая жизнь была связана с этим учреждением. В 1983 г. М.Д. Сонин возглавил ГЕЛАН, а с 1992 по 2001 г. был директором Института паразитологии РАН. 30 мая 1997 г. М.Д. Сонин был избран членом-корреспондентом РАН Отделения общей биологии.

М.Д. Сонин много сделал для развития Института паразитологии РАН. Он был первым руководителем Научной школы гельминтологов академика К.И. Скрябина, по его инициативе и при его участии Гельминтологический музей института получил самостоятельный статус, был сформирован диссертационный совет по защите докторских и кандидатских диссертаций, создан Совместный научно-экспериментальный центр Института паразито-

логии РАН и Института зоологии национальной академии наук Республики Армения.

Свою научную деятельность М.Д. Сонин начал под непосредственным руководством академика К.И. Скрябина, основателя отечественной гельминтологической науки. В ГЕЛАНЕ Марк Дмитриевич блестяще защитил кандидатскую (1965 г.), а затем и докторскую (1987 г.) диссертации, став признанным авторитетом в своей области науки. Первой научной работой, принесшей М.Д. Сонину известность среди паразитологов, стала четырехтомная монография «Филяриаты животных и человека», вышедшая в 1966–1967 гг. На огромном оригинальном и литературном материале им была изучена морфология представителей более 50 родов филяриат мировой фауны, пересмотрена система нематод этого подотряда, обосновано несколько крупных таксонов, описано более 100 родов и около 600 видов филяриат.

Его многолетние исследования были посвящены изучению морфологии, филогении и систематики круглых червей – патогенных паразитов человека и хозяйственно-полезных животных, а результаты монографического изучения мировой фауны гельминтов вошли в несколько томов известной серии «Основы нематодологии», издаваемой под редакцией академика К.И. Скрябина. Эти работы М.Д. Сонины получили международное признание и были опубликованы за рубежом на английском языке. Он автор многочисленных научных трудов и изобретений. Всего М.Д. Сониным опубликовано 10 монографий и более 200 научных работ.

В последние годы работы М.Д. Сонин особое внимание уделял изучению теоретических и практических проблем паразитологии, роли паразитов в биоценозах, вопросам эволюции паразитизма, биоразнообразию паразитов. Он один из авторов открытия «Закономерность формирования паразитарного загрязнения среды в урбанизированных экосистемах» (Диплом № 118, Научные открытия: сборник кратких описаний, 1999 г., выпуск 2).

Под руководством М.Д. Сонины в Институте получили развитие новые направления в изучении экологии гельминтов (исследования по вирусологии, микологии и иммунитету растений при гельминтозах, радиоэкологии паразитов), начались исследования по проблемам протозоологии и радиобиологии.

За серию работ по исследованию паразитических нематод в 1992 г. Марк Дмитриевич был удостоен премии имени академика К.И. Скрябина, присуждаемой Российской академией наук

Все годы работы М.Д. Сонины в Институте его научная деятельность ученого-энциклопедиста сочеталась с участием в различных экспедициях от Дальнего Востока до Крайнего Севера. Он был блестящим организатором полевых исследований, неутомимым полевиком, заботливым и ответственным начальником экспедиций.

Помимо плодотворной научной деятельности М.Д. Сонин вел большую научно-организационную работу, состоял членом ряда специализированных Ученых советов, был вице-президентом Всероссийского общества гельминтологов и Паразитологического общества, председателем Научного совета по проблемам паразитологии при РАН, членом Национального комитета советских биологов, членом редколлегии нескольких журналов, включая

«Helminthologia» (Словакия) и «Паразитология», многократно назначался ответственным редактором монографий и трудов Института.

Много сил и внимания М.Д. Сонин отдавал ученикам, многие из которых под его руководством успешно защитили кандидатские и докторские диссертации.

М.Д. Сонин неоднократно являлся ответственным исполнителем и координатором крупных научно-исследовательских проектов, включая совместные исследования с академиями наук зарубежных стран (Чехия, Германия). За вклад в развитие паразитологических исследований Президиум Чехословацкой академии наук наградила М.Д. Сони́на серебряной медалью им. Менделя (1982 г.), а паразитологические общества Чехословакии (1975 г.) и Германии (1988 г.) избрали его почетным членом.

Марк Дмитриевич, обладая огромной эрудицией во многих областях науки и знаний, в жизни всегда оставался интеллигентным, внимательным, отзывчивым человеком, снисходительным по отношению ко многим проявлениям человеческой слабости. Будучи очень требовательным и принципиальным в профессиональных делах, он в то же время оставался всегда доброжелательным человеком в многогранной жизни коллектива Института паразитологии РАН.

Таким Марк Дмитриевич Сонин и останется навсегда в нашей памяти.

Коллектив ЦП ИПЭЭ РАН

SUMMARIES

Morphological Variability of the Cestode *Proteocephalus longicollis* (Zeder, 1800), a Parasite of Salmonoidei, from Local Populations of Smelt *Osmerus eperlanus* L.

© Anikieva L.V.

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science, 185910 Petrozavodsk, Russia

e-mail: anikieva@krc.karelia.ru

Morphological variability was studied in a salmonoid parasitic cestode *P. longicollis* from smelt inhabiting Lakes Ladoga and Onego, as well, from smelt spontaneously introduced into Lake Syamozero. Host specific groupings of the parasite were characterized, the structure of their diversity within populations was compared, normal response of the parasite to environmental conditions was assessed. The principal trend in morphological variance of *P. longicollis* as it colonizes a host new in the waterbody was detected. It was concluded that the structure of intrapopulational variability reflects an overall trend in the parasite's adaptation to conditions within a host.

Spiny-Headed Worms (Acanthocephala) of Birds of the Ob' River Lower Reaches

Gennady I. Atrashkevich¹, Mark D. Sonin²

Institute of Biological Problems of the North (IBPN), FEB RAS Portovaja street, 18. Magadan, 685000 Russia, gatr@ibpn.ru

Center Parasitology of A.N. Severtzov Institute of Ecology & Evolution, Moscow 119071

The book generalizes the perennial information on fauna of Acanthocephalans from birds in the lower stream of the Ob' river and the south of the peninsula of Yamal. It has revealed their relatively high biodiversity. We have registered 17 species and forms of 8 genera, of 6 families, of 3 orders, of 3 classes in composition of Acanthocephales type. For the first time, seven species of Acanthocephalans were registered for birds of this region: *Polymorphus minutus*, *P. strumosoides*, *Profilicollis pupa*, *Filicollis trophimrnkoi*, *Prosthorhynchus cylindratus*, *Mediorhynchus papillosus* and *Neoechinorhynchus crassus* (pseudoparasite). Natural intermediate hosts were determined for four dominant hydrotopical species of Acanthocephalans of birds in lower stream of the Ob' river: freshwater *Asellus latifrons* (Isopoda) – for *Arhythmorhynchus petrochenkoi* and *Filicollis anatis*;

lake side-swimmer *Gammarus lacustris* (Amphipoda) – for *Polymorphus minutus* and *P. magnus*. To make preliminary conclusion about nature of the parasitic systems of these Acanthocephalans on peninsula of Yamal.

Muscular System of *Cardiocephalus Longicollis* (Trematoda, Strigeidae)

Belova N.A., Yastrebov M.V.

Yaroslavl State University, Yaroslavl 150000, Russia

The musculature of body, organs of attachment and copulatory organs of *Cardiocephalus longicollis* (Rudolphi, 1819) is described. The body wall includes three muscle layers (circular, longitudinal and diagonal), except for the cavity of the forebody and genital atrium where diagonal muscles are absent. The body wall in the cavity of the forebody forms two large horizontal blade-shaped protrusions – dorsal and ventral. Dorso-ventral muscles are found at the base of the genital atrium only. Radial parenchymal muscles are present in the wall of the forebody and in the narrow part of the hindbody. Longitudinal parenchymal muscles form bundles, the number and size of which vary in different parts of the body. The bundles give a lot of branches to the body wall and internals. At the level of genital atrium these muscles form the layer near the body wall. The lappets are small and cannot be the effective organs of attachment. The terminal part of the atrium wall is very thick. It contains a long twisted postatrial canal with a small genital opening. Possible mechanisms of fixation and copulation of *C. longicollis* are considered.

Aspects of biology of *Opisthorchis felineus* Rivolta (1884) which are in need of further studies

Be'er S.A.

Based on many years of studies, aspects of *O. felineus* biology which are both important in the light of opisthorchiasis problem and those little-known are listed. These include types of loci, systematics of the first intermediate host, mechanisms blocking hyperinvasion of the snail host, sensitivity of different species of fish hosts to invasion and other questions.

Features speciation of monogeneans (Monogenea, Platyhelminthes) into shelf and intracontinental seas during fluctuation of stability level of the World Ocean

Gerasev P.I., Dmitrieva E.V., Kolpakov N.V., Pugachev O.N.

The evolution of monogeneans and their host fishes has occurred by coevolution and host switching. Host switching probably occurs during abrupt changes of environmental conditions, when host populations are depleted, and when different ecological populations of fish mix. The main factor in speciation of euryhaline, estuarine fish in the Japan Sea was fluctuations of the World Ocean level, which resulted in its desalination during regressions. During transgressions on Russian Far East to exist the isolation ichthyofaunas of separate rivers and it's migrated into different watersheds through connections (captures). During periods of regression in sea level to exist the isolation ichthyofaunas into of semi isolated low-running lakes, formed through fragmentation of the common river basins, and its redistribution (mix) into united rivers estuaries. Explosive evolution of monogenean and events of their switching to taxonomically distant, but ecologically close host occurred

under transgressions and regressions in the World Ocean level. Species diversity of parasites is greater than their host species numbers at stable World Ocean level and this is a result of continual dem selection and symxenotic panmixia .

An expansion of potato cyst nematode in Russain North West

Gruzdeva L.I., Matveeva E.M.

An analysis of fauna of soil nematodes and phytoparasitic nematodes' complexes from Karelia and Murmansk regions different in climate and soil factors, as well as in degree of soil infection by specific potato parasite – a potato cyst nematode. Effects of these factors on soil nematode communities are established. Reasons for expansion of potato cyst nematode in Karelia during 30 years of monitoring are discussed.

A systematic status of species from genus *Cotylurus* (Trematoda)

Zazornova O.P.

A systematic status is discussed based on own and literature data. A revised key to species is given.

Effect of felling with watershed area of Lake Gabi on lake biocenosis state: an analysis of hosts and parasites diversity

Kasakov B.E., Protasova E.N., Sokolov S.G.

Center of Parasitology A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky Pr., 33. 119071 Moscow, Russia; E-mail: protasova39@mail.ru

Changes in biota structure of Lake Gabi as a result of felling on its watershed area are described. Data on long-term studies of zooplankton, fish and their parasites collected prior to 1996 (before felling) and after 2004 (following felling) have been analyzed. Quantitative and qualitative zooplankton composition changed in the reservoir, that is cladose quota was increased and that of copepods reduced. The structure of reservoir fish population have been changed: perch number rose compared with that of roach, fish size-age row reduced, population sex structure was disturbed (i.e. female predominance in roach population, equal sex ratio in that of perch). Species composition of perch and roach parasites did not undergo significant changes, but indices of fish infection with several parasite species did change. Abundance and occurrence of *Camallanus lacustris*, *Ligula intestinalis* and *Philometra rischta* decreased. Changes in structures of perch and roach component communities are described. Reasons for changes observed are discussed.

History and present state of phytonematological researches in Armenia

Karapetyan J.A., Mkrtchyan H.S., Akopyan K.V., Galstyan S.Kh.

The Scientific Centre of Zoology and Hydroecology (SCZHE) NAS Republic of Armenia, Erevan, 375014, Armenia, cara_akopian@mail.ru.

Systematic study of plant nematodes in Armenia was started by E.Y. Poghosyan since 1950. Later on, under the leadership of E.Y. Poghosyan a helminthological group has been established at the Department of General Helminthology and Parasitology, the Institute of Zoology Armenian NAS which remains active today.

During the study of various plant nematodes on the Armenian territory, a large number of parasitic species causing damage to vegetables and melons (in open field and greenhouses), industrial crops, cereals, fruit/orchard crops, grapevine, and a range of cultivated and wild grasses has been discovered. These belong to the genus of *Macropostonia*, *Globodera*, *Meloidogyne*, *Tylenchorhynchus*, *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Anguina*, *Ditylenchus*, *Aphelenchus*, *Xiphinema* and other. The eco-biological traits and infestation rates of the most destructive parasitic nematodes have been studied under experimental conditions and effective measures of control have been developed and recommended to the RA Ministry of Agriculture.

A total of 16 new nematode species have been identified and described. As a result of faunal studies on cultivated and wild plant species held for many years in Armenia, more than 400 species of nematodes including 208 plant nematodes have been identified. The species list is shown in the Table.

Helminthes of ungulates in biocenoses of Moscow Region North East

Maklakova L.P.

Helminthes, being a part of biocenosis' faunistic complex, are intimately connected with the ecology of their hosts (intermediate and definitive). The existence of each helminth species in possible at given territory only where exist all necessary conditions for completion of its life circle from egg to mature worm. Examples of adaptation mechanisms which enable infection of the host organisms by wild ungulates' helminthes from Moscow Region North East are given.

Parasitologic studies of the birds: louse-flies (Hippoboscidae) of the East Europe

Matyukhin A.V.

Parasitologic studies of the louse-flies (Diptera:Hippoboscidae) of the East Europe *Ornithoica turdi*, *Ornithophila metallica*, *Ornithomya avicularia*, *Ornithomya chloropus*, *Ornithomya fringillina*, *Crataerina pallida*, *Pseudolynchya canariensis* and other species in different regions of East Europe are discussed in this article.

On property proposed by V.Ya. Trofimenko for differentiation between *Neoechinorhynchus crassus* Van Cleave, 1919 and *N. tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae)

Mikhailova Ye.I.

A revision is made of the point of view of E.S. Skryabina (1978) on the validity of the species *Neoechinorhynchus tumidus* Van Cleave et Bangham, 1949. The structure was investigated of the roots of anterior and middle hooks in representatives of the genera *Neoechinorhynchus* from different populations of the North-Eastern Russia. In specimens from two lakes belonging to the Sea of Okhotsk watershed, it was found out that the roots of these hooks have not manubria. This property V.Ya. Trofimenko (1969) considered a distinguishing feature between *N. tumidus* and *N. crassus* Van Cleave, 1919 whose hooks have roots with manubria. Thereupon, the validity is confirmed of *N. tumidus* and its habitats are specified in the lakes Khaddy (61° 43' N, 145 ° 54' E) and Mak-Mak (59° 57' N, 152° 06'E).

Fauna of nematodes and acanthocephalans from vertebrates of Armenia

Movsesyan S.O., Chubaryan F.A., Nikogosyan M.A., Petrosyan R.A.

A review based on literature data published in 1923–2008 and authors' own previous studies. There exist 543 species of vertebrates on Armenia territory, including 39 species of fishes, 7 of amohibies, 53 of reptiles, 351 of birds and 93 of mammals.

Fine morphology and histogenesis of the tail appendix (exocyst) in cysticercoids of the “typical diplocyst” modification

Nikishin V.P.

We studied fine morphology of the exocyst, which is derivative of the tail appendix, by the example of five cysticercoids' species, referred to the “typical diplocyst” modification. We found tegument cytons of the outer exocyst surface, of its inner surface, muscle and low-differentiated cells at all studied exocysts and, besides, “parenchymal” cells at some exocysts. Exocyst histogenesis was analyzed by the example of two species. Low-differentiated cells were shown to be the source for muscular and “parenchymal” cells. Population replenishment of both tegument forms is apparently carried out by deletion of the embryo epithelial cell. We emphasize the absence of connective-tissue cell elements. Exocyst is supposed to provide secondary protection for the response of the intermediate host organism and besides it realizes trophic function during metacestode development period.

The new information about life cycles to some species of the trematodes of intertidal fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk

Orlovskaya O.M.

*Institute of Biological Problems of the North (IBPN), FEB RAS
Portovaja street, 18. Magadan, 685000 Russia, gafr@ibpn.ru*

For the first time are present to describe and drawing the metacercariae to 6 species, 6 genus and 4 families of trematodes of salt-water intertidal and migratory fishes of the northern part of the Sea of Okhotsk (*Proisorhynchus crucibulum*, *Crepidostomum farionis*, *Podocotyle atomon*, *Plagioporus myoxocephalus*, *Neophasis oculatus* and *Stephanostomum baccatum*). There are present as to mass, habitat species, so and to rarity. The stage of metacercariae was found to 8 species of Amphipods (*Thethygeneia rostrata*, *Eogammarus tiuschovi*, *Locustogammarus aestuariorum*, *Spinulogammarus ochotensis*, *Lagunogammarus setosus*, *L. wilkitzkii*, *Parallorchestes ochotensis*, *Dogielinotus moskvitini*) and to 3 species of intertidal fishes (*Hexagrammos stelleri*, *Hadropareia middendorffii*, *Pleuronectes asper*).

Key words: trematoda, metacercaria, life cycle, intermediate host, intertidal fishes, the northern part of the Sea of Okhotsk.

Areas of migrating birds' parasites

Pelgunov A.N., Gafina B.V.

*Center for Parasitology, SevIn, RAS
Moscow, Leninsky prosp., 33, apelgunov@list.ru*

Various definitions of species' area are given. It's established that area category is the same for migrating animals as for others. It's necessary to divide species in geographic area from its area structure which is based mainly on the species' biology. Area structure of migrating birds' helminthes is detailed

Rostellar apparatus fine morphology in *Sobolevicanthus spasskii* (Cestoda: Hymenolepididae)

Pospekhova N.A.

Rostellar and rostellum sacs musculature consists of the outer longitudinal and inner circular layers, divided by basal lamina. Muscular fibres of a circular layer in rostellum and rostellum sac have the general feature: they consist of several mutually perpendicular myofibrils.

The apical tegument of the scolex and rostellum secretes three kinds of secretory material, which, possibly, serve for protection of cestode teguments.

Occurrence of gastro-intestinal parasites in perch from Karelian lakes: results of monitoring during 1998 – 2000

Protasova E.N.¹, Sokolov S.G.¹, Kazakov B.E.¹, Rubanovich A.V.²

¹ *Center of Parasitology of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky Pr., 33, 119071 Moscow, Russia; E-mail: protasova39@mail.ru*

² *Institute of Genetics, Gubkina, 3, Moscow 119991, Russia.*

A species distribution of parasites of perch intestine from Karelia lakes was studied. 6 helminthes species were found. An infection occurrence rate was high throughout all years of study. Most specimen of parasites were concentrated in intestine itself in all studied populations. There were some peculiarities of parasite distribution along intestinal tract's regions in different lakes. An analysis of infection rates of dioecious parasites (*Camallanus lacustris* and *Acantocephalus lucii*) has shown that numbers of females of *C. lacustris* in pyloric appendage and *A. lucii* in median intestine are higher than that of males. It was shown that infection by one species of parasite doesn't affect a possibility of infection by others. The only exception is pair *Camallanus lacustris* – *Acantocephalus lucii*. An infection by *A. lucii* doesn't occur if numbers of *C. lacustris* are high enough (>3). While occurrence of parasites is almost equal in perch of both sexes, an abundance is higher in females.

Metazoan Parasite Communities In Fish From Lake Baikal

Rusinek O.T.

This paper presents the data on component communities of 47 fish parasite species and subspecies from Lake Baikal. Values of biodiversity indices have been used to demonstrate that they rank among mature and immature component communities. The findings provided a basis for a classification of the communities according to the

combination of specialist and generalist species (the number of specialist and generalist species, the proportion of their individuals, and the dominant species). All theoretically possible varieties of combinations of specialist and generalist species were examined for mature and immature parasite communities. It was found that the theoretically possible diversity of the varieties of mature component communities is twice as large as the diversity of immature communities. An assessment is made of the status of the component communities according to the habitat depth of fishes, the type of their food, the systematic position, and to their belonging in the complex of fishes, the parasite hosts.

Coevolution of Host – Parasite systems (Bithyniidae- Trematode)

Serbina E.A.

Institute of Systematics and Ecology of Animals.

Frunzi, Str. 11, Novosibirsk, 630091, Russia. Serbina@ngs.ru; serbina_elena_an@mail.ru

The Bithyniidae molluscs (Gastropoda, Prosobranchia) of 30 population from Western Siberia have been researched. The Bithyniidae molluscs were defined as the first intermediate host – 33 species of 15 trematode families; second intermediate host – 20 species of 8 trematode families and 2 species of 2 families as final hosts. The Bithyniidae molluscs and parthenitae of trematodes of 29 species (87,9%) were phylogenetically specific. All species of trematode metacercariae infected many species of fresh water molluscs (Prosobranchia and Pulminata).

Muscle System of *Clinostomum foliiforme* (Trematoda, Clinostomidae)

D.I. Smirnova, M.V. Yastrebov, I.V. Yastrebova

Yaroslavl State University

Morphology of the body wall, suckers and parenchymal musculature of *Clinostomum foliiforme* is described. Some peculiarities of musculature architectonics and possible modes of action of different muscular groups are under consideration.

***Echinococcus multilocularis*: the aminergic, peptidergic and nitroxydergic elements in nerve system**

Terenina N.B.¹, Tolstenkov O.O.¹, Gustafsson M.²

¹*Center of Parasitology of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky Pr., 33. 119071 Moscow, Russia;* ²*Department of Biology, Turku University, Finland.*

The localization and distribution of serotonin, neuropeptide FMRFamide and nitric oxide synthase in adult *E. multilocularis* were determined by methods of immunocytochemistry and NADPH-diaphorase histochemistry. Serotonin and FMRF-amide immunoreactive components were present in the ganglia of scolex, in neurons and fibers near rostellum, suckers and genital atrium innervating them. NADPH-diaphorase staining was observed throughout the central and peripheral nervous system, occurring in the paired lateral, posterior lateral and rostellar ganglia in the scolex, in their connecting commissures and nerve rings in the scolex, in the longitudinal nerve cords, near reproductive pore, in the nerve fibers running to rostellum and suckers.

Antistressful action of furostanol glycosides – the new class of natural adaptogen – at infection of plant parasitic nematode

Udalova Zh.V., Vasilieva I.S., Zinovieva S.V., Pasishnichenko V.A.

The stress in plants is the complex protective reaction including both nonspecific and specific components. Nematodes cause breaches of many links of metabolism of plants. To number of the factors promoting plants to survive in the conditions of stress, the big role take away to substances of a secondary metabolism which accomplish function adaptogen in plants. The highest biological activity possesses steroid glycosides, including furostanol glycosides (FG). Researches were carry out in several systems nematode (*Meloidogyne incognita*; *Globodera rostochiensis*) – a host-plant (tomatoes, cucumbers, potato). Protective action of FG was shown not only in smaller infected plants – quantity of the formed galls and cysts on roots, but also affected on morpho-physiological and population characteristics of the parasite (the sizes decreased, term of ontogeny increased and the correlation of sexes varied). On the basis of the analysis of some biochemical characteristics describing stress-resistance of plants (the oxidative processes descending in cells, structure of photosynthetic pigments of plants) the possible mechanism of action FG is resulted.

V.N. Beklemishev biocoenosis and population researches as a basis of development of parasitical systems

Chesnova L.V.

On the basis of an historical and scientific method attempt to define and analyze stages of V.I. Beklemishev biocoenosis and population researches is undertaken. Owing to the innovative approach to the decision of biocoenology and population biology base questions V.N. Beklemishev could use the obtained results for successful solving of system parasitology actual problems.

Characteristics of life cycles of helminthes of amphibiany (Amphibia) from Middle Volga Region.

Chikhlyayev I.V.

The results of helminthes research of 7 amphibians species from Middle Volga region are given. 52 species of helminthes are discovered and they are classified to 6 taxonomic groups: Monogenea (1), Cestoda (2), Trematoda (32), Nematoda (15), Acanthocephala (1), Hirudinea (1). A development of amphibians helminthes on region proceeds according with 17 types among 4 groups of life cycles. The greater part circulates by complicated trixenic (25 species) and tetraxenic (6) cycles; some of them (10) – by monoxenic and minor part (2) – by dixenic cycles. Most of parasite species develop concerning gastropods (24 species) and bivalvia (4) mollusc as their intermediate hosts; and as their additional hosts – insects (12), crustaceans (7), amphibians younglings (4) and oligochaets (1).

Nematodes from g. *Meloidogyne* (Nematoda: Tylenchida) from European Russia (species composition, biology, diagnostics, economical effect)

Chizhov V.N., Pridannikov M.V.

Center for Parasitology of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Leninsky Pr., 33. 119071 Moscow, Russia.

A review, based on literature data and authors' own studies, of root-knot nematodes from g. *Meloidogyne* registered in European Russia. It includes species composition, morphological characteristics with morphometrical tables, biology (host plants and symptomatics) and geographic distribution of species *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*, *M. hapla*, as well as quarantine species *M. chitwoodi*. Data on root-knot nematodes relationships with fungal and bacterial pathogens are given. Includes a key for species definition.

Key words: root-knot nematodes; *Meloidogyne*; biology; morphology; plant-host; symptoms; key.

Nematodes of ruminants from steppe zone of East Mongolia

Kuznetsov D.N.¹, Danzan G.², Batchimeg M.², Khrustalev A.V.³

¹*Center for Parasitology, SevIn, RAS;* ²*Mongolia State Education University;* ³*Skryabin's Russian State Institute of Helminthology.*

Results of studies of nematode fauna from abomasum of sheep, goats, cows and Mongolian gazelles from steppe zone of East Mongolia are given. All ruminant species studied contained nematodes *Orloffia bisonis* (including minor morph – *O. kashstanica*), *Marshallagia mongolica*, *Trichostrongylus colubriformis*, *T. probolurus*. There were also *Nematodirus dogieli* in sheep and *N. oiratianus* in goats. *Nematodirus archari* and *N. andreevi* were registered in Mongolian gazelle for the first time. Apart from these, a few specimen of *Parabronema skrjabini* were found in sheep and goats from one area. The article also contains a short discussion on incorrectness of making *Orloffia dahurica* a separate species, which again places *O. dahurica* as synonymous to *O. bisonis*.

CONTENTS

| | |
|--|--|
| Foreword | |
| Anikieva L.V. Morphological Variability of the Cestode <i>Proteocephalus Longicollis</i> (Zeder, 1800), a Parasite of Salmonoidei, from Local Populations of Smelt <i>Osmerus Eperlanus</i> L. | |
| Atrashkevich G.I., Sonin M.D. Spiny-Headed Worms (Acanthocephala) of Birds of the Ob' River Lower Reaches | |
| Belova N.A., Yastrebov M.V. Muscular System of <i>Cardiocephalus Longicollis</i> (Trematoda, Strigeidae) | |
| Be'er S.A. Aspects of biology of <i>Opisthorchis felineus</i> Rivolta (1884) which are in need of further studies..... | |
| Gerasev P.I., Dmitrieva E.V., Kolpakov N.V., Pugachev O.N. Features speciation of monogeneans (Monogenea, Platyhelminthes) into shelf and intracontinental Seas during fluctuation of stability level of the World Ocean | |
| Gruzdeva L.I., Matveeva E.M. An expansion of potato cyst nematode in Russian North West | |
| Zazornova O.P. A systematic status of species from genus <i>Cotylurus</i> (Trematoda) | |
| Kasakov B.E., Protasova E.N., Sokolov S.G. Effect of felling with watershed area of Lake Gabi on lake biocenosis state: an analysis of hosts and parasites diversity | |
| Karapetyan J.A., Mkrtychyan H.S., Akopyan K.V., Galstyan S.Kh. History and present state of phytonematological researches in Armenia | |
| Kuznetsov D.N., Danzan G., Batchimeg M., Khrustalev A.V. Nematodes of ruminants from steppe zone of East Mongolia | |
| Maklakova L.P. Helminthes of ungulates in biocenoses of Moscow Region North East..... | |
| Matyukhin A.V. Parasitologic studies of the birds: louse-flies (Hippoboscidae) of the East Europe | |
| Mikhailova Ye.I. On property proposed by V.Ya. Trofimenko for differentiation between <i>Neoechinorhynchus crassus</i> Van Cleave, 1919 and <i>N. tumidus</i> Van Cleave et Bangham, 1949 (Acanthocephales: Neoechinorhynchidae)..... | |
| Movsesyan S.O., Chubaryan F.A., Nikogosyan M.A., Petrosyan R.A. Fauna of nematodes and acanthocephales from vertebrates of Armenia | |
| Nikishin V.P. Fine morphology and histogenesis of the tail appendix (exocyst) in cysticercoids of the "typical diplocyst" modification | |
| Orlovskaya O.M. The New Information about Life Cycles of Some Species of the Trematodes of Intertidal Fishes of the Northern Part of the Sea of Okhotsk | |
| Pelgunov A.N., Gafina B.V. Areas of migrating bird's parasites | |

| | |
|--|--|
| Pospekhova N.A. Rostellar apparatus fine morphology in <i>Sobolevicanthus spasskii</i> (Cestoda: Hymenolepididae) | |
| Protasova E.N., Sokolov S.G., Kazakov B.E., Rubanovich A.V. Occurrence of gastrointestinal parasites in perch from karelian lakes: results of monitoring during 1998 – 2000 | |
| Rusinek O.T. Metazoan Parasite Communities In Fish From Lake Baikal..... | |
| Serbina E.A. Coevolution of Host – Parasite systems (Bithyniidae-Trematode)..... | |
| Smirnova D.I., Yastrebov M.V., Yastrebova I.V. Muscle System of <i>Clinostomum foliiforme</i> (Trematoda, Clinostomidae)..... | |
| Terenina N.B., Tolstenkov O.O., Gustafsson M. <i>Echinococcus multilocularis</i> : the Aminergic, Peptidergic and Nitroxydergic Elements in Nerve System..... | |
| Udalova Zh.V., Vasilieva I.S., Zinovieva S.V. Antistressful action of furostanol glycosides – the new class of natural adaptogen – at infection of plant parasitic nematode | |
| Chesnova L.V. V.N. Beklemishev biocoenosis and population researches as a basis of development of parasitological systems..... | |
| Chikhlyayev I.V. Characteristics of life cycles of helminthes of amphibians (Amphibia) from Middle Volga Region | |
| Chizhov V.N., Pridannikov M.V. Nematodes from g. <i>Meloidogyne</i> (Nematoda: Tylenchida) from European Russia (species composition, biology, diagnostics, economical effect)..... | |
| Summaries | |

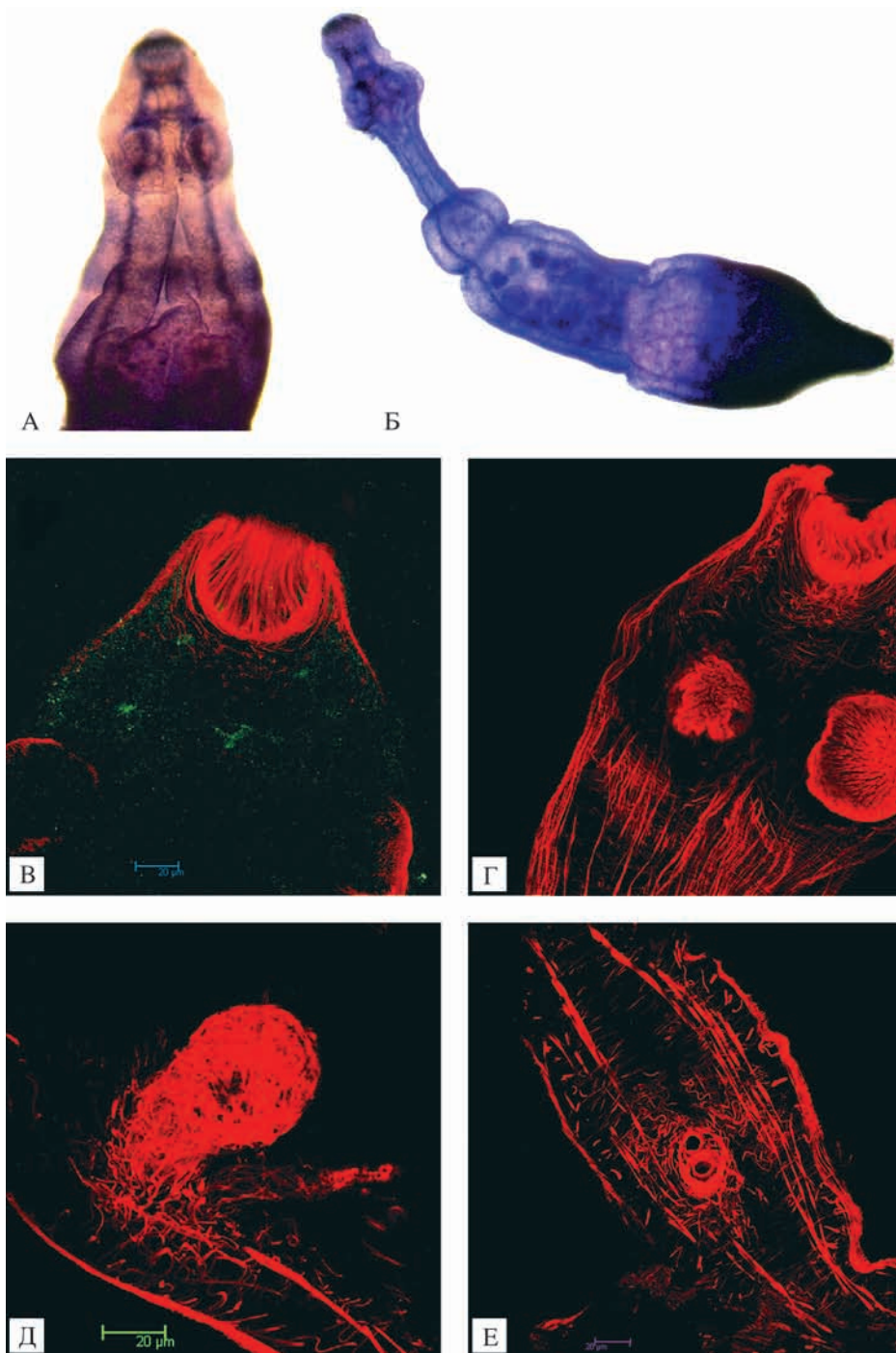


Рис. 2. А, Б – Нервная система *E. multilocularis*, окрашенная НАДФН-диафоразным методом; В–Е. Мышечная система *E. multilocularis*: В, Г – мускулатура хоботка, присосок и стенки тела; Д, Е – мускулатура бурсы цирруса и области полового отверстия.

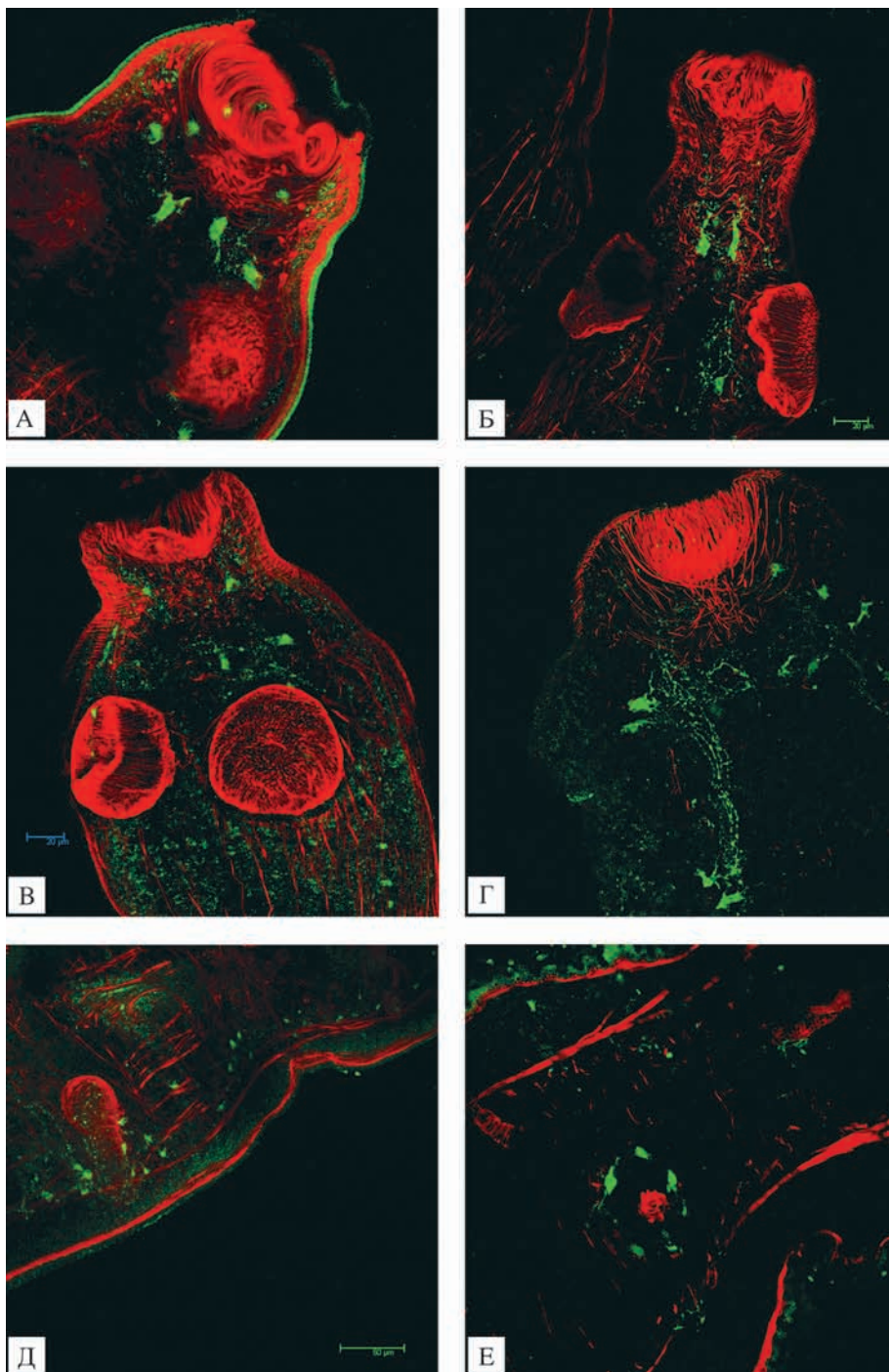


Рис. 3. Иммунореактивные к серотонину нервные клетки и волокна у *E. multilocularis*: А, Б, В, Г – в сколексе; Д, Е – в области конечных отделов репродуктивной системы.

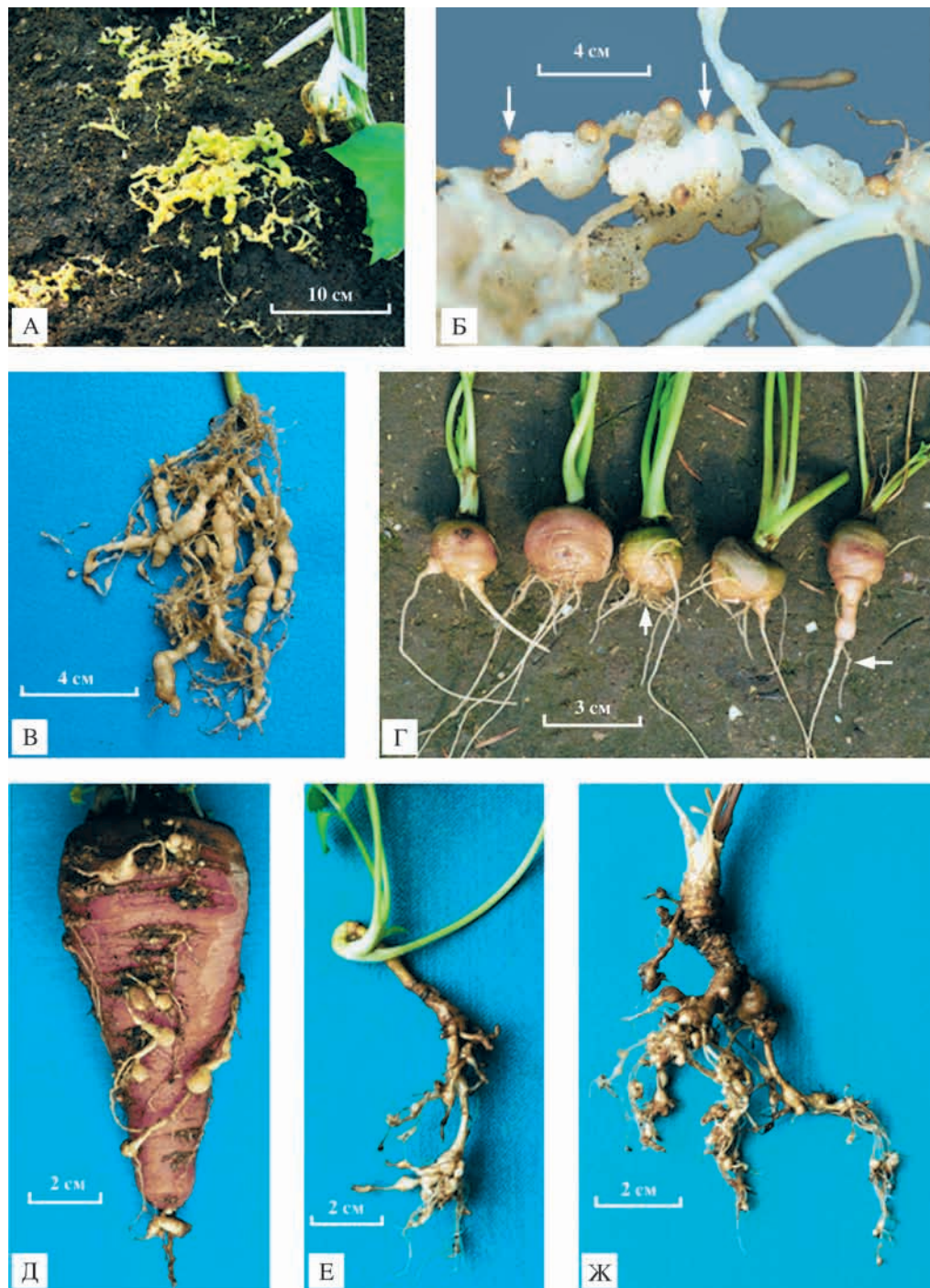


Рис. 8. Внешние симптомы поражения растений галловыми нематодами: А – галлы *M. incognita* на корнях огурца в теплице; Б – яйцевые мешки *M. incognita* на корнях огурца; В – корни томата, пораженные *M. javanica*; Г – морковь, пораженная *M. hapla* на стадии проростка; Д – более позднее поражение моркови *M. hapla*; Е – петрушка, пораженная *M. hapla*; Ж – сельдерей, пораженный *M. hapla*

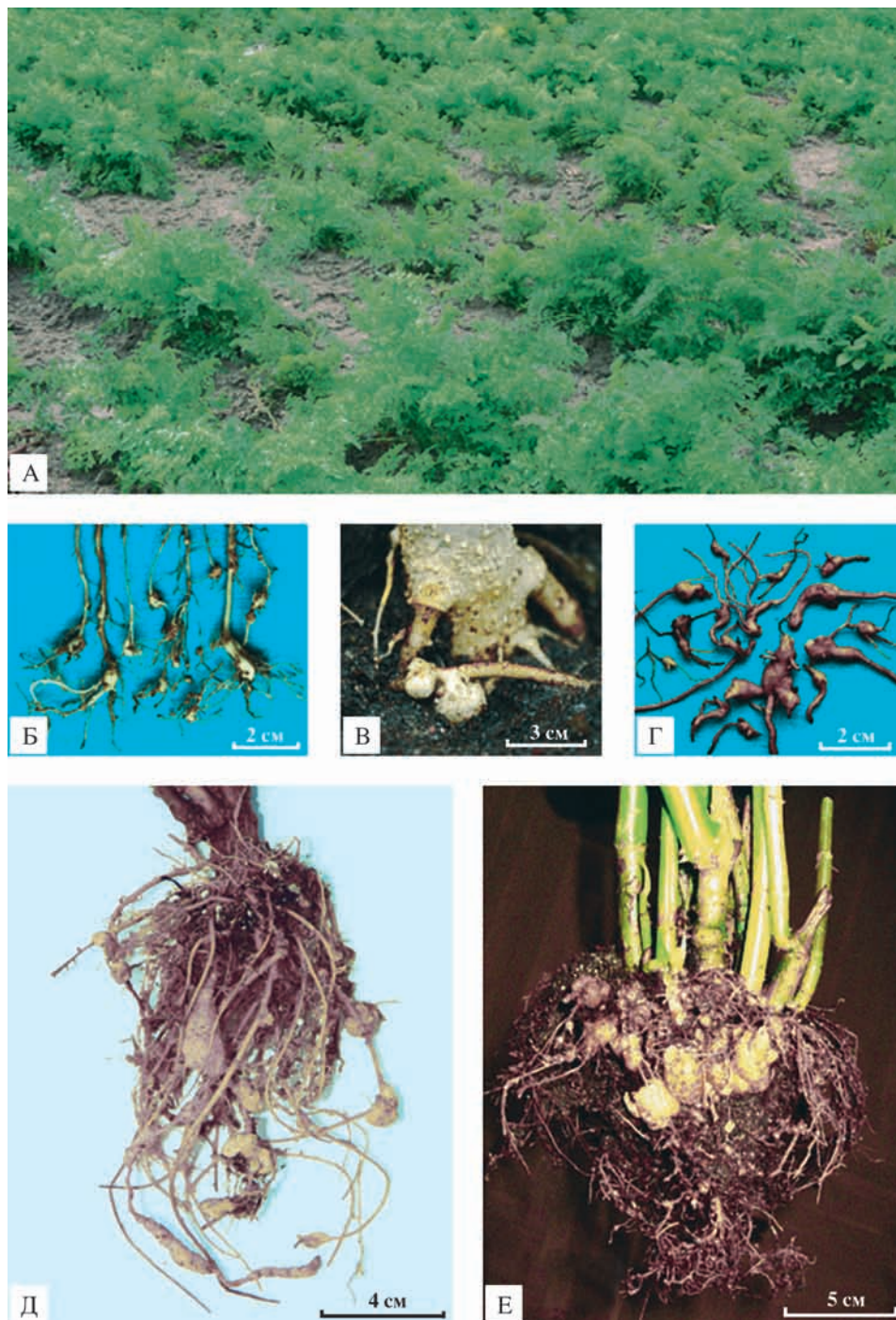


Рис. 9. Внешние симптомы поражения растений галловыми нематодами: А – внешний вид очага *M. hapla* на поле моркови; Б – корни пустырника (*Leonurus quinquelobatus*), пораженные *M. hapla*; В – мелколистный фикус пораженный *M. arenaria*; Г – корни климатиса, пораженные *M. hapla*; Д – корни гвоздики, пораженные *M. incognita*; Е – бегония, пораженная *M. arenaria*.

Научное издание

БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЯ ПАРАЗИТОВ

Труды Центра паразитологии
Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук

Том XLVI

*Утверждено к печати
Ученым советом Института проблем экологии
и эволюции им. А.Н. Северцова
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*
Редактор *Е.М. Муронец*
Художник *Ю.И. Духовская*
Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*
Технический редактор *Т.А. Резникова*
Корректор

Подписано к печати
Формат 70 × 100/16 Гарнитура Таймс
Печать офсетная
Усл.печ.л. Усл.кр.-отг. Уч.-изд.л.
Тираж экз. Тип зак.

Издательство “Наука”
117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru
www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов
в ГУП “Типография “Наука”
199034, Санкт-Петербург, 9 линия, 12