

# Вестник зоологии

Отдельный выпуск

№ 23

2009

НАУЧНЫЙ ЖУРНАЛ • ОСНОВАН В ЯНВАРЕ 1967 ГОДА • ВЫХОДИТ 6 РАЗ В ГОД • КИЕВ

## СОДЕРЖАНИЕ

ПАМЯТИ ВИКТОРА ПЕТРОВИЧА ШАРПИЛО	5–7
МОНЧЕНКО В. И. Воспоминания о В. П. Шарпило (ученый, личность, друг)	8–11
АКИМОВ И. А., ДИДЫК Ю. М. Использование морфологических показателей капсул личинок трихинелл ( <i>Nematoda</i> , <i>Trichinellidae</i> ) для их видовой идентификации	12–16
БОШКО Е. Г. О нахождении личинок нематоды рода <i>Tetrameres</i> ( <i>Nematoda</i> , <i>Tetrameridae</i> ) у речных раков ( <i>Astacus leptodactylus</i> ) водоемов Украины	17–19
БОШКО Е. Г. Комменсальные кругоресничные инфузории ( <i>Ciliophora</i> , <i>Peritrichia</i> ) на кольчатых червях и моллюсках водоемов бассейна Среднего Днепра	20–25
ДАВИДОВ О. Н., КУРОВСКАЯ Л. Я., ТЕМНИХАНОВ Ю. Д. Роль чужеродных видов рыб в формировании фауны паразитов водоемов Украины	26–30
ДАХНО И. С., ДАХНО Г. Ф., ЛАЗОРЕНКО Л. Н., НЕГРЕБА Ю. В., САВЧУК И. Н., ДАХНО Ю. И., СЕМУШИН П. В. Развитие паразитарных груннел при формировании системы «паразит-хозяин»	31–34
ЖИТОВА Е. П., КОРОЛЬ Э. Н. <i>Haematoloechus asper</i> (Digenea, Haematoloechidae) из пресноводных моллюсков <i>Planorbarius corneus</i> в Украине	35–38
ЗАИЧЕНКО Н. В. Инфузории рода <i>Trichodina</i> из моллюсков <i>Theodoxus fluviatilis</i> некоторых водоемов бассейна Днепра	39–42
ЗАЛОЗНАЯ Л. М., КИРЮШИН В. Е. Изменения акарофауны ульев медоносных пчел в летний и зимний период	43–47
ЗВЕГИНЦОВА Н. С. Гельминтологический статус ситатунги ( <i>Tragelaphus spekei gratus</i> ) в зоопарке «Аскания-Нова» (Украина)	48–52
КЕКШИНА А. М., АНИСИМОВА Е. И. Фауна гельминтов благородного оленя ( <i>Cervus elaphus</i> ) различных популяций в Беларуси	53–57
КИЛОЧИЦКАЯ Н. П., КИЛОЧИЦКИЙ П. Я. Изменения кулицидофауны Киева за последние 30 лет	58–62
КОРНИЙЧУК Ю. М. Дополненное описание гермафродитного поколения трематоды черноморских рыб <i>Helicometra fasciata</i> (Trematoda)	63–68
КОРНЮШИН В. В. <i>Taenia lata</i> : положение в системе семейства Diphyllbothriidae	69–76
КОРНЮШИН В. В., КОРОЛЬ Э. Н., ГРЕБЕНЬ О. Б. Новые в фауне Украины виды давенеид ( <i>Cestoda</i> , <i>Cyclophyllidea</i> ) птиц отряда Columbiformes	77–84
КОРНЮШИН В. В., САЛАМАТИН Р. В., ГРЕБЕНЬ О. Б., ГЕОРГИЕВ Б. Б. <i>Spiniglans sharploii</i> sp. n. ( <i>Cestoda</i> , <i>Dilepididae</i> ) — паразит сороки обыкновенной, <i>Pica pica</i> Палеарктики	85–93

КОРОПЕЦ С. И., ГАЛАГАН Т. А., НИКИШИЧЕВА Е. С. Фауна нематод ризосферы сеянцев сосны обыкновенной ( <i>Pinus sylvestris</i> ) лесных питомников	94–101
КУДЛАЙ Е. С. Биология <i>Neoacanthoparyphium echinatoides</i> (Trematoda, Echinostomatidae) в условиях Северо-Западного Приазовья	102–106
КУЗЬМИНА Т. А., ХАРЧЕНКО В. А., ЗВЕГИНЦОВА Н. С. Структура сообществ строн- гилид (Strongilidae) домашних и диких эквид в Украине	107–118
КУЗЬМИН Ю. И. Проблемы и перспективы в систематике и таксономии нематод семей- ства Rhabdiasidae	119–125
ЛИСИЦЫНА О. И. Переописание редкого вида акантоцефалов <i>Centrorhynchus embae</i> (Acanthocephales, Centrorhynchidae)	126–130
ЛОСЕВ А. А. Экспериментальные заражения кровепаразитическими жгутиконосцами (Euglenozoa, Kinetoplastidea) рыб, принадлежащих разным семействам	131–138
МОНЧЕНКО В. И. Морфофункциональные предпосылки паразитического тренда в эво- люции Понто-Каспийских Cyclopidae (Copepoda)	139–148
МУРВАНИДЗЕ Л. П., ГОГЕБАШВИЛИ И. Г., НИКОЛАИШВИЛИ К. Г., ЛОМИ- ДЗЕ Ц. В., КАКАЛОВА Э. Ш., АРАБУЛИ Л. Ш. Материалы к изучению паразито- фауны амфибий и рептилий прибрежной территории Тбилисского водохранилища	149–152
НИКИШИН В. П., ЛЕБЕДЕВ Д. В. Структура и функция экзоцисты у цистицеркоидов <i>Microsomacanthus lari</i> (Cestoda, Hymenolepididae)	153–160
ОВЧАРЕНКО Н. А. Формирование и охрана сбалансированных симбиоценозов — совре- менная стратегия профилактики паразитарных заболеваний	161–166
ОВЧАРЕНКО Н. А. Микроспоридии — полтора века неопределенности	167–171
ПОСПЕХОВА Н. А. Хоботковый аппарат цестоды <i>Gastrotaenia dogieli</i> (Cyclophyllidea, Hy- menolepididae)	172–182
СИГАРЕВА Д. Д., ГАЛАГАН Т. А., НИКИШИЧЕВА Е. С. Новый подход к мониторингу нематодозов растений	183–190
СЛИВИНСКАЯ Е., ВРУБЛЕВСКИЙ З., ГАВОР Я., ЯВОРСКИЙ З. Обнаружение <i>Ano- plocephala perfoliata</i> (Cestoda) у диких коников польских ( <i>Equus caballus</i> ) в лесном за- поведнике в Попельно, Польша	191–193
ШМАЮН С. С., СОРОКА Н. М. Роль перекисных процессов в патогенезе аскаридоза свиней	194–198
ЮРАХНО В. М. Происхождение фауны микроспоридий (Мухозоа, Мухоспореа) рыб Чер- ного моря	199–207
ЮРАХНО М. В., СТРЮКОВ А. А. Гельминтологические данные как показатель путей и направлений расселения ластоногих по Мировому океану	208–212
ЮРИШИНЕЦ В. И. Жизненный цикл паразитической инфузории <i>Ophryoglena hemophaga</i> (Oligohymenophorea, Ophryoglenida): наблюдение и гипотезы	213–216

Затверджено до друку вченою радою  
(протокол № 19, 28.10.2009)

Адреса редакції:

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна

Редактор *Н. С. Новиченко*  
Оператор *Д. В. Матіяш*  
Комп'ютерна верстка *Т. Я. Кушки*

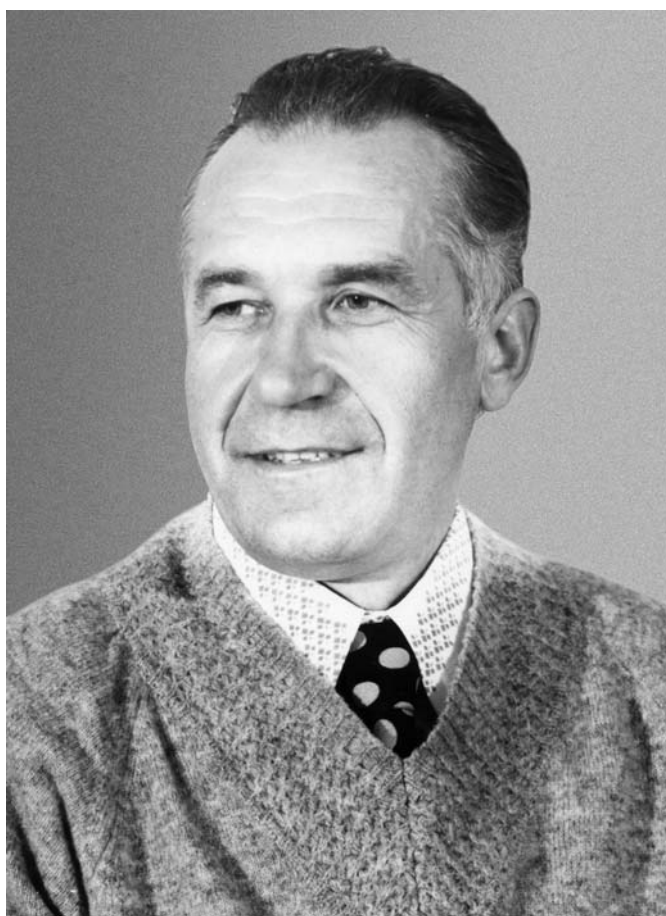
Підписано до друку 22.12.09 Формат 70x108/16. Папір офсетний. Гарн. Таймс.  
Ум. друк. арк. 17,8. Ум.-вид. арк. 18,9. Тираж 200 прим. Зам. 2691.

Оригінал-макет підготовлено редакцією журналу «Вестник зоології»

Видавничий дім «Академперіодика» НАН України  
вул. Терещенківська, 4, Київ, 01004 Україна

**ВИКТОР ПЕТРОВИЧ ШАРПИЛО**  
(29 сентября 1933 — 16 марта 2005)

Этот отдельный выпуск журнала «Вестник зоологии» посвящается выдающемуся украинскому паразитологу, одному из немногих крупных специалистов по фауне, систематике и биологии гельминтов холоднокровных наземных позвоночных, рептилий и амфибий. Он разрабатывал различные аспекты проблемы становления и эволюции жизненных циклов паразитов и путей их циркуляции в экосистемах. Областью особых научных интересов В. П. Шарпило была проблема паратенического паразитизма.



**VIKTOR PETROVICH SHARPILO**  
(September, 29, 1933 — March, 16, 2005)

This special number of "Vestnik Zoologii" is dedicated to the outstanding Ukrainian parasitologist, one of few eminent specialists on biodiversity, systematics and biology of helminths from cold-blooded terrestrial vertebrates, amphibians and reptiles. He worked out various aspects of the problem of formation and evolution of life cycles of parasites and their modes of transmission in ecosystems. The problem of paratenic parasitism was the field of scientific interests of V. P. Sharpilo. His monograph "Paratenic Parasitism: Formation and Development of the Concept" is a significant impact to study of this important parasitological problem.



## ВИКТОР ПЕТРОВИЧ ШАРПИЛО

Виктор Петрович Шарпило, выдающийся украинский паразитолог, получивший широкое мировое признание, родился 29 сентября 1933 г. в г. Гатчина под Ленинградом, в семье киевлян. Отец, Шарпило Петр Васильевич, кадровый военный, вскоре был переведен в г. Псков, где проходили детские годы будущего ученого. Начавшаяся в 1941 г. война разрушила семью. Отец ушел на фронт, Псков оккупировали немецкие войска, и мать Шарпило Нонна Теретьевна была угнана на принудительные работы в Германию. Виктор, оставшись один, вынужден был работать подмастерьем у местного художника. Впрочем, этот ранний опыт рисования в сочетании с врожденным художественным талантом очень пригодился ему в научной работе. После войны (1946 г.) только счастливый случай помог двенадцатилетнему Виктору встретиться с младшим братом и матерью, которая после возвращения из Германии искала его в Пскове. Втроем они вернулись в том же 1946 г. в Киев. С отцом жизненные пути разошлись, и мать сама поднимала двух сыновей.



Школьные годы Виктора Петровича проходили на зеленых холмах Куреневки и Подола, на берегах Днепра. Здесь зарождался его интерес к живой природе, пронесенный через всю жизнь. Первым университетом начинающего биолога-шестиклассника стала Киевская станция юных натуралистов. Еще юннатом он принимал участие в экспедициях Леонида Александровича и Лидии Алексеевны Смогоржевских, которые заинтересовали его миром паразитических червей — гельминтов, тогда же освоил методику паразитологических вскрытий, изготовления препаратов этих паразитов. Следующей естественной ступенью его жизненного пути стал биологический факультет Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко (1953–1958 гг.). Он был блестящим студентом и уже с первого курса начал работать в научном кружке при кафедре зоологии беспозвоночных животных под руководством А. П. Маркевича и В. П. Коваль. Почти сразу определился и объект его исследований — гельминты рептилий. В университете Виктор Петрович приобрел и первый опыт настоящих научных экспедиций в поездках на практику в Канев, на Белое и Баренцево моря, Дальний Восток, в Карпаты. Этот опыт ему очень пригодился, особенно в период работы в Зоологическом музее. Изготовленные руками Виктора Петровича препараты паразитов, собранных им в школьные и студенческие годы, сохранились в коллекции отдела паразитологии Института зоологии НАН Украины. В студенческие годы были подготовлены и опубликованы и первые его научные работы.

В 1955 г. Виктор Петрович женился. Жена — Шарпило Лидия Дмитриевна — также профессиональный паразитолог, кандидат биологических наук. Все годы совместной жизни она активно поддерживала Виктора Петровича в его научных исследованиях, была первым читателем, рецензентом и редактором всех его публикаций.

После окончания университета в 1958 г. Виктор Петрович пришел в Институт зоологии АН Украины и проработал здесь всю жизнь. За 46 лет он прошел путь от таксидермиста до заведующего отделом паразитологии, который возглавил в 1982 г., а после 1999 г. работал в этом отделе главным научным сотрудником. За это время им опубликовано более 120 работ, в том числе несколько монографий: «Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР» (1976), «Гельминты амфибий фауны СССР» (1980), «Фауна Украины; Т. 34, вып. 3: Плагиорхиаты» (1980), «Каталог гельминтов позвоночных Украины. Трематоды наземных позвоночных» (1995), а также разделы о паразитах в монографиях «Прыткая ящерица» (1976) и «Разноцветная ящурка» (1993) и др. Им описано свыше 20 новых видов и надвидовых таксонов гельминтов.

Особенно следует отметить, что в ходе многочисленных экспедиций, охвативших почти всю территорию Советского Союза и некоторые сопредельные страны, Виктором Петровичем собрана уникальная коллекция гельминтов рептилий и амфибий Палеарктики, одна из самых крупных в мире, хранящаяся в его родном институте, а также внесен значительный вклад в формирование коллекции гельминтов птиц и млекопитающих того же Института зоологии.

В 1964 г. Виктор Петрович успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему: «Гельминты рептилий фауны Украинской ССР», а в 1982 г. — докторскую диссертацию «Паразитические черви рептилий фауны СССР». В 1997 г. ему присвоено звание профессора. Его научные достижения отмечены премией им. Д. К. Заболотного НАН Украины (1977), он награжден медалями «За доблестный труд», в ознаменование 100-летия со дня рождения В. И. Ленина (1970), «Ветеран труда», (1984), «За трудовую доблесть» (1986), а также юбилейной памятной медалью «100 лет со дня рождения академика К. И. Скрябина» (1983).

Еще одна область научных интересов Виктора Петровича — проблема паратенического паразитизма. Он занимался разработкой современной концепции этого явления, раскрывающей его общепаразитологический, общебиологический смысл и важную роль в трансмиссии паразитов, в обеспечении надежного функционирования паразитарных систем. Монография «Паратенический паразитизм. Становление и развитие концепции» (2005) увидела свет уже после смерти Виктора Петровича.

Всегда интересовала Виктора Петровича также проблема становления и эволюции жизненных циклов паразитов и путей их циркуляции в экосистемах, тесно смыкающаяся с проблемой паратенического паразитизма. В частности, им обоснована концепция дублирующих эпизоотологических систем и сформировано понятие о паратенических хозяевах-ловушках. В целом он внес огромный вклад в изучение этих проблем, значение которого еще предстоит оценить будущим поколениям паразитологов.

Кроме того, В. П. Шарпило — один из создателей Зоологического музея как части Национального научно-природоведческого музея НАН Украины. Он принимал активное непосредственное участие в разработке научной концепции будущего музея, основополагающих принципов построения экспозиции, разработке экспозиции многих разделов музея, посвященных различным группам беспозвоночных и в претворении этих разработок в жизнь. Его руками в ходе многочисленных экспедиций собрана и подготовлена к демонстрации значительная часть представленных в экспозиции материалов.

Помимо научных исследований Виктор Петрович всегда активно участвовал и в научно-организационной работе. Многие годы был членом специализированного ученого совета Института зоологии НАН Украины, входил в состав экспертного совета ВАК Украины. Кроме того, он был членом президиума, вице-президентом Украинского научного общества паразитологов, входил в состав редколлегии всех публиковавшихся в последние 40 лет сборников и других изданий этого общества. Он был также членом редколлегии журналов «Вестник зоологии» и «Паразитология», референтом реферативного журнала «Биология».

Большое внимание Виктор Петрович уделял преподавательской работе. В течение нескольких лет он читал спецкурс «Гельминтология» студентам биологического факультета Киевского университета им. Тараса Шевченко, руководил подготовкой студентами курсовых и дипломных работ, под его руководством защищено 5 кандидатских диссертаций, он консультировал и своих коллег-докторантов.

Жизнь Виктора Петровича Шарпило оборвалась 16 марта 2005 года. Остались незавершенные научные разработки, рукописи статей и монографий. В последние годы Лидия Дмитриевна приводит в порядок его научный архив, рукописи неопубликованных работ.

29 сентября 2008 г. исполнилось 75 лет со дня рождения Виктора Петровича Шарпило. В связи с этой датой его коллеги и ученики подготовили сборник научных работ, посвященный памяти этого выдающегося паразитолога и душевного человека.

*Коллеги*

## ВОСПОМИНАНИЯ О В. П. ШАРПИЛО (ученый, личность, друг)

Не могу назвать точную дату моего знакомства с Виктором Петровичем, потому что оно состоялось заочно и очень необычно. Все началось в ясный, почти летний день, сентября 1948 г., когда в школу, где я тогда учился в восьмом классе, пришел пожилой (по юношеским меркам) преподаватель математики Борис Соломонович Вайман. Азарт летних каникул еще не покинул нас, и мы вели себя просто безобразно. Поэтому один из уроков, а вернее его часть, Борис Соломонович посвятил нашему воспитанию. Лейтмотивом беседы была мысль о том, что каждый человек должен иметь серьезную цель в жизни. И в качестве главного примера он назвал своего ученика по имени Виктор из школы на Подоле, где он тогда работал. Виктор был на год младше нас. Но он активно посещал занятия Республиканской станции юных натуралистов. И что особенно восхитило Ваймана — это первое научное открытие Виктора — какого-то «жучка» (а на самом деле — трематоду) он нашел впервые для фауны Украины.



Но это было потом. А сначала было крайне трудное военное детство. Слово «крайне» — это не преувеличение, оно отражает лишь малую долю тех лишений, которые совсем юный Виктор претерпел, например, при пешем переходе в Псков по оккупированной Белоруссии, где семью застала война (воинская часть была на ученьях в г. Лида)... Начавшаяся в 1941 г. война разбросала семью — отец ушел на фронт. Когда мать с младшим братом немцы угнали в Германию, десятилетний Виктор остался совсем один и был вынужден жить в чужой семье, где его не очень-то жаловали. Для того чтобы как-то прокормиться, он попросился работать помощником местного художника. Здесь, среди примитивных плакатов с изображениями «лебедей на озере», он получил свой первый опыт рисования. Впрочем этот опыт ему очень пригодился, ведь все свои научные работы Виктор Петрович оформлял самостоятельно.

С матерью и братом он встретился уже после войны. Надо сказать, что этот эпизод своей жизни Виктор Петрович вспоминал неохотно, а если и вспоминал, то без слезы здесь было не обойтись...

Встреча с матерью состоялась среди развалин Пскова в 1946 г., совершенно случайно, когда Виктор шел по воду возле того места, где раньше был их дом. Мимо него прошла женщина с ребенком (прошло уже 5 лет с момента их разлуки), и Виктор не сразу узнал мать. Она окликнула его первой. Конечно, счастьем тогда не было предела. Вскоре они вернулись в родной город — Киев.

Первыми профессиональными учителями-зоологами юного Виктора были Леонид Александрович и Лидия Алексеевна Смогоржевские, которые не только



направляли его по научному пути, но и привили любовь к познанию биоразнообразия живой природы, умению узнавать в полевых условиях и птиц, и рыб, и млекопитающих, и всех прочих животных. Это последнее качество выгодно отличало Виктора Петровича во все периоды его жизни от многих узкопрофильных зоологов или паразитологов и в особенности пригодились ему в дальнейшем при напряженной работе в Зоологическом музее Института зоологии АН УССР, когда он формировал экспозиционные витрины по всем возможным группам животного мира в разных ландшафтах и естественных зонах Советского Союза.

Однако путь к этому лежал через напряженные годы учебы на биологическом факультете, как он тогда назывался, Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко, который Виктор Петрович окончил в 1958 г. Здесь в университете он выполнил великолепные студенческие работы в области паразитологии, по гельминтам рептилий и амфибий. Из хорошо подобранного научного коллектива кафедры зоологии беспозвоночных наибольший вклад в формирование молодого ученого внесли его непосредственные учителя — академик АН УССР А. П. Маркевич и доцент В. П. Коваль. Их благотворное влияние на воспитание целой плеяды молодых зоологов следует отметить особо. Оно сказывалось не только на получении знаний по специальным предметам, но и в мировоззренческом плане. Они работали в смутное для общей биологии время (до нас — их учеников — еще докатились его отголоски), но сумели с честью отстоять доброе научное имя и вынести невредимым богатейший научный багаж, которым они щедро делились с нами — своими учениками, в том числе и с Виктором Петровичем. В этом заключаются истоки его бескомпромиссности и честности в науке, презрения к любому проявлению соглашательства, беспринципности, а уж тем более к таким порокам, как плагиат.

Глубокое влияние на нас — студентов — оказала сама научная среда того времени, культивируемая нашими выдающимися профессорами и преподавателями, такими как академики Д. К. Зеров, А. В. Топачевский, профессора А. Б. Кистяковский, А. Ф. Крышталь, Б. Н. Мазурмович, Д. Л. Фердман, Л. И. Рубенчик и др. Подкупала широкая и глубокая образованность лекторов не только в специальных областях, но и в вопросах культуры.

Здесь же, в университете, Виктор Петрович встретился со своей будущей женой, Лидией Дмитриевной. Общие жизненные и научные интересы соединили их в 1955 г. Лидия Дмитриевна (гельминтолог, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института зоологии) помогала Виктору Петровичу как в научной работе, так и в семье. Вместе они писали научные труды, ездили в экспедиции, воспитывали дочь, которая родилась в 1956 г.

Работу в Зоологическом музее Института зоологии АН УССР Виктор Петрович начал с должности таксидермиста и достиг большого мастерства в придании объектам естественных положений, отражающих их повадки. Следующим этапом роста была должность старшего научного сотрудника. С этой работой связаны его многочисленные экспедиции по Средней Азии, Курильским островам, Белому и Баренцову морях, Закавказью, Карпатам и Крыму, трудно все перечислить. Целеустремленное исследование паразитофауны постепенно перетекло в кандидатскую (1964), посвященную проблемам гельминтологии рептилий в масштабе всей Украины, а затем и в докторскую диссертацию (1981), где тоже речь шла о биологии гельминтов рептилий, но в зоогеографических масштабах гигантской территории всей Палеарктики. Давайте сравним эти масштабы со звучанием некоторых современных фаунистических диссертаций, которые нередко бывают ограниченными, например, рамками Центрального Полесья. Эти исследования Виктора Петровича, в свою очередь, послужили основой для подготовки ряда монографий по гельминтам рептилий и амфибий, две из которых посвящены

гельминтологии рептилий Палеарктики (1976, 1980), одна — рептилий Украины (1980). С таким научным багажом он возглавил в 1982 г. отдел паразитологии Института зоологии АН УССР. Отдел и раньше был на хорошем счету. Однако он нашел то звено, которое позволило отделу занять главенствующее положение среди аналогичных подразделений в бывшем Советском Союзе — это создание систематических научных фондов по гельминтам.

Делом всей творческой жизни Виктора Петровича является книга, изданная в 2005 г. по паратеническому паразитизму, посвященная становлению и развитию самой концепции, раскрывающей ее общебиологический смысл, экологическую сущность и важную роль в трансмиссии паразитов. К сожалению, сам автор, не смог увидеть в готовом виде результаты своих многолетних трудов.

К организаторским талантам Виктора Петровича следует отнести его огромную роль в успешной работе Украинского научного общества паразитологов, вице-президентом которого он являлся долгие годы. Член редколлегий журналов «Паразитология», «Вестник зоологии», член экспертного совета ВАК Украины, спецсовета при Институте зоологии НАН Украины и т. д. Многие годы он читал спецкурсы по паразитологии в Киевском университете. И вообще его отношение к молодым исследователям было внимательным и трепетным.

Говоря об общечеловеческих качествах Виктора Петровича, следует сказать, что это была очень гармоничная личность. В. П. Шарпило на протяжении всей своей жизни воспринимал свои служебные обязанности ученого не как труд, а как органическую часть своего бытия. А понятие о счастье он формулировал как желание утром поскорее попасть на работу, а вечером успешно добраться домой. Помню, в свое время он впервые обратил мое внимание на восходящую звезду Н. Баскова, которого он был готов слушать часами. То же о Д. Хворостовском. Если позволяло время, много читал. Мы с ним обменивались книгами исторического характера. Он очень хорошо рисовал, сам иллюстрировал свои статьи и книги. Был активным футбольным болельщиком.

Он всегда был готов на самопожертвование. Помнится, при разделке сивуча на нескольких огромных валунах Охотского моря в сотне метрах от берега Кунашира, он первый заметил, как волна слизала веревку от лодки и уже отнесла лодку на несколько метров. Ни секунды не раздумывая, он бросился в ледяную воду, хотя самопожертвование было напрасным, его самого пришлось вынимать (я лег с вытянутой рукой на валун, а Н. Н. Щербак держал меня за ноги).

Человек с большим юмором (иногда даже не угадаешь, говорит ли он всерьез или шутит), Виктор Петрович любил шутки, веселые розыгрыши. Помню, на Шикотане пришлось в голову написать по-грузински приглашение нашему сотруднику полугрузину-полуукраинцу В. М. Ермоленко от грузинской девушки. Так он не поленился купить бутылку вина, выпущенную в Грузии, и мастерски использовал весь грузинский алфавит. Все равно никто не поймет. Он был основателем и бессменным вдохновителем световой газеты, которая появлялась на экранах по каждому удобному случаю. Никто не поверит, что нередко он сам имитировал голоса «действующих лиц», например, заместителя директора по общим вопросам Петерса — грозу всего института. Однако главным имитатором чужих голосов была его супруга, младший, а потом и старший научный сотрудник Л. Д. Шарпило. Между прочим в институте в ту пору был небольшой хор, в котором регулярно участвовали такие сотрудники, как В. А. Мамонтова, Е. М. Терезникова и др.

К сказанному следует добавить, что Виктор Петрович был человеком редкого душевного обаяния, отзывчивым, доброжелательным. Однако когда замечал чью-то хитрость, был и строгим и принципиальным. Когда люди к нему обращались со своими проблемами, он, независимо от того, занимал ли он в то время какую-либо общественную должность или нет, всегда изыскивал возможности помочь человеку. И люди ему обычно платили тем же.

Виктор Петрович был воистину мужественным человеком. Прекрасно осознавая серьезность своего заболевания, он говорил образно и даже с юмором: «снаряды падают все ближе». И по-прежнему много работал. Напоследок судьба приготовила ему оптимальный вариант: жизнь закончилась мгновенно на любимом научном поприще среди друзей-коллег... Мало кто помнит, как Виктор Петрович, будучи редактором стенной газеты, вставил в передовую статью, посвященную Дню Победы, стихи М. Исаковского: «Я желаю всей душой, если смерти, то мгновенной, если раны — небольшой». Вот такое пророческое совпадение. У нас осталась светлая память о Викторе Петровиче, а сам он принадлежит истории.

Биографические данные и библиографические материалы о В. П. Шарпило приведены в статье В. В. Корнюшина (Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 5. — С. 93–94).

*В. И. Монченко*

УДК 595.122

## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ КАПСУЛ ЛИЧИНОК ТРИХИНЕЛЛ (NEMATODA, TRICHINELLIDAE) ДЛЯ ИХ ВИДОВОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ

И. А. Акимов, Ю. М. Дидык

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: didykj@izan.kiev.ua

**Использование морфологических показателей капсул личинок трихинелл (Nematoda, Trichinellidae) для их видовой идентификации.** Акимов И. А., Дидык Ю. М. — Исследованы морфометрические показатели: длина, ширина и форминдекс капсул вокруг личинок трихинелл от диких и домашних природно-зараженных животных. Установлено, что по заданным значениям капсулы трихинелл, выделенные от хищных млекопитающих, достоверно отличаются от капсул трихинелл домашних свиней. Капсулы видов *Trichinella spiralis* Owen, 1835 и *T. britovi* Pozio, La Rosa, Murrell et Lichtenfels, 1992 четко дифференцируются по показателям длины и форминдекса. Изменчивость морфологических признаков капсул у разных видов паразитов подтверждена молекулярно-генетическими методами. Обсуждается возможность использования морфологических признаков капсул трихинелл для видовой идентификации паразитов рода *Trichinella* Railliet, 1895.

Ключевые слова: *Trichinella* spp., капсулы трихинелл, дикие и домашние животные, морфология.

**Using of Morphological Characters of *Trichinella* Capsules (Nematoda, Trichinellidae) for Species Identification.** Akimov I. A., Didyk J. M. — The study of morphological characters — length, width and formindex of capsules around *Trichinella* larvae from wild and domestic natural-infected animals was carried out. It was found that the capsules allocated from predatory mammals, significantly different from the capsules from domestic pigs. *Trichinella spiralis* Owen, 1835 and *Trichinella britovi* Pozio, La Rosa, Murrell et Lichtenfels, 1992 capsules are clearly differentiated by the length and formindex. Variability of morphological characters of capsules parasites confirmed by molecular genetic techniques. The possibility of using the morphological characters of capsules for species identification of parasites *Trichinella* Railliet, 1895 was discussed.

Key words: *Trichinella* spp., *Trichinella* capsule, wild and domestic animals, morphology.

### Введение

Трихинеллёз — острое заболевание человека и животных, вызываемое нематодами рода *Trichinella*, Railliet, 1895. Восприимчивы к трихинеллезу все виды млекопитающих, а также рептилии и птицы. До 2006 г. описано 5 капсулообразующих видов трихинелл — *T. spiralis* Owen, 1835; *T. nativa* Britov et Boev, 1972; *T. nelsoni* Britov et Boev, 1972; *T. britovi* Pozio, La Rosa, Murrell et Lichtenfels, 1992; *T. murrelli* Pozio et La Rosa, 2000; 3 безкапсульные — *T. pseudospiralis* Garkavi, 1972; *T. papuae* Pozio, Owen, Rosa, Sacchi, Rossi et Corona, 1999; *T. zimbabwensis* Pozio et al., 2002 и 3 генотипа — *Trichinella* T6, T8, и T9, классификация которых окончательно не установлена (Pozio et al., 2006). Все перечисленные виды и генотипы идентифицированы благодаря молекулярно-генетическим методам. Такие исследования наиболее надежны в идентификации видовой принадлежности, поскольку окончательно определяют уровень изменчивости в последовательности нуклеотидов в ДНК. Тем не менее эти методы остаются слишком дорогостоящими для обычного исследования генетического разнообразия паразитов. Они трудоемки, длительны, требуют определенных условий и соответствующего оснащения лаборатории.

С другой стороны, еще в 1938 г. было отмечено, что капсулы в мышцах домашних свиней имеют лимonoобразную форму, а в мышцах волков — округлую (Коряжнов, 1938). В своих работах Б. Ф. Бобров (1957), А. А. Прокофьев (1960), В. А. Бритов (1982), С. Н. Боев (1978) и Л. С. Мирошниченко (1976) отмечали, что размер и конфигурация капсул в мышечной ткани у разных видов паразитов не одинаковы.

В связи с этим целью нашей работы было изучение морфологических признаков капсул трихинелл диких и домашних природно-зараженных животных и их сравнение с результатами молекулярно-генетических исследований.

### Материал и методы

Изучение морфологических показателей капсул трихинелл проводили на паразитах, полученных от 8 волков (*Canis lupus* L., 1758), 12 лисиц (*Vulpes vulpes* L., 1758) и 2 домашних свиней (*Sus scrofa domestica* L., 1758). Материалы от диких хищников были собраны в лесохозяйственных хозяйствах Закарпатской и Житомирской областей, во время охотничьих сезонов 2006–2007 гг. От каждого животного было изучено в среднем 40 капсул с личинками нематод. Обработаны мышечные капсулы трихинелл медведя (*Ursus arctos* L., 1758) из Закарпатской обл. В целом изучено 880 капсул трихинелл. Промеры проводили при помощи окуляр-микрометра  $\times 7$ . Измеряли длину, ширину и форминдекс капсул, окружающих личинок трихинелл. Форминдекс — отношение длины капсулы трихинеллы к ширине (Бритов, 1982). Для сравнения средних абсолютных и относительных значений признаков использовали *t*-критерий (Лакин, 1980; Смуров, 1989). Все вычисления проведены с использованием пакетов программ STATISTICA v. 6.0 для Windows (StatSoft, Inc., США) и Microsoft Excel v. 9.0. Все личинки трихинелл, выделенные от волков, лисиц и домашних свиней, исследованы молекулярно-генетическими методами (Дидык, 2008). Состояние материала, полученного от медведя, не позволило провести такое исследование.

### Результаты и обсуждение

Промеры капсул личинок трихинелл диких и домашних животных представлены в таблице 1. Форминдекс капсул трихинелл у волков составил  $1,5 \pm 0,03$ , у лисиц из Житомирской и Закарпатской областей — соответственно  $1,6 \pm 0,03$ , и  $1,6 \pm 0,04$ , а у домашних свиней —  $2,1 \pm 0,1$ . Форма капсул нематод в мышечной ткани у диких хищников — удлинённая, у домашних свиней — овальная, а у медведя — округлая (рис. 1, 2).

Влияние на морфологические признаки и форминдекс таких факторов как видовая принадлежность хозяина и паразита оценены при помощи однофакторного дисперсионного анализа. Был создан комплекс из 4 выборок личинок от разных животных. Проверка объединённой выборки по тесту Колмогорова-Смирнова показала, что значения отклоняются не существенно от нормального распределения. Показатель корреляции для длины капсул  $0,29$  ( $p < 0,01$ ), ширины —  $0,19$  ( $p < 0,01$ ), форминдекса —  $0,17$  ( $p < 0,01$ ). Но так как тест Левена указывал на неоднородность дисперсии при уровне значимости  $p < 0,05$ , для проведения дисперсионного анализа был установлен 1%-ный уровень значимости ( $p < 0,01$ ).

Исследования показали, что на изменчивость морфологических признаков и форминдекса капсул трихинелл влияют одновременно видовая принадлежность хозяина и паразита.

Таблица 1. Морфометрические значения капсул трихинелл, мкм

Table 1. Morphological characters of *Trichinella* capsules,  $\mu\text{m}$

Вид	n	Признак	Среднее значение	Min	Max
<i>V. vulpes</i> (Житомирская обл.)	6	Длина	$369,4 \pm 5,1$	300,0	400,0
		Ширина	$236,5 \pm 3,9$	200,0	300,0
<i>V. vulpes</i> (Закарпатская обл.)	6	Длина	$359,4 \pm 4,7$	300,0	400,0
		Ширина	$226,8 \pm 5,1$	150,0	275,0
<i>C. lupus</i> (Житомирская обл.)	8	Длина	$413,8 \pm 9,1$	350,0	550,0
		Ширина	$279,3 \pm 6,9$	200,0	400,0
<i>S. s. domestica</i>	2	Длина	$534,0 \pm 16,8$	350,0	800,0
		Ширина	$257,0 \pm 7,1$	200,0	350,0
<i>U. arctos</i> (Закарпатская обл.)	1	Длина	$408,8 \pm 7,5$	330,0	450,0
		Ширина	$390,8 \pm 9,5$	300,0	450,0

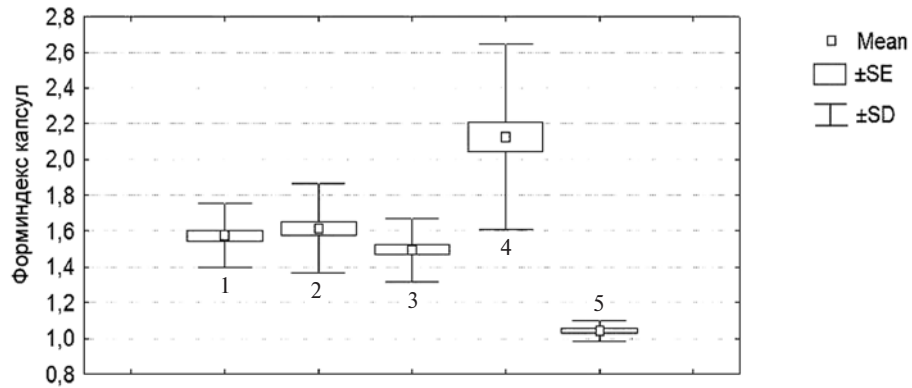


Рис. 1. Форминдекс капсул трихинелл разных видов животных. 1 — *V. vulpes* (Zhitomir); 2 — *V. vulpes* (Transcarpatian); 3 — *C. lupus* (Zhitomir); 4 — *S. domestica*; 5 — *U. arctos* (Transcarpatian).

Fig. 1. Formindex of *Trichinella* capsules from different animals species. 1 — *V. vulpes* (Zhitomir); 2 — *V. vulpes* (Transcarpatian); 3 — *C. lupus* (Zhitomir); 4 — *S. domestica*; 5 — *U. arctos* (Transcarpatian).

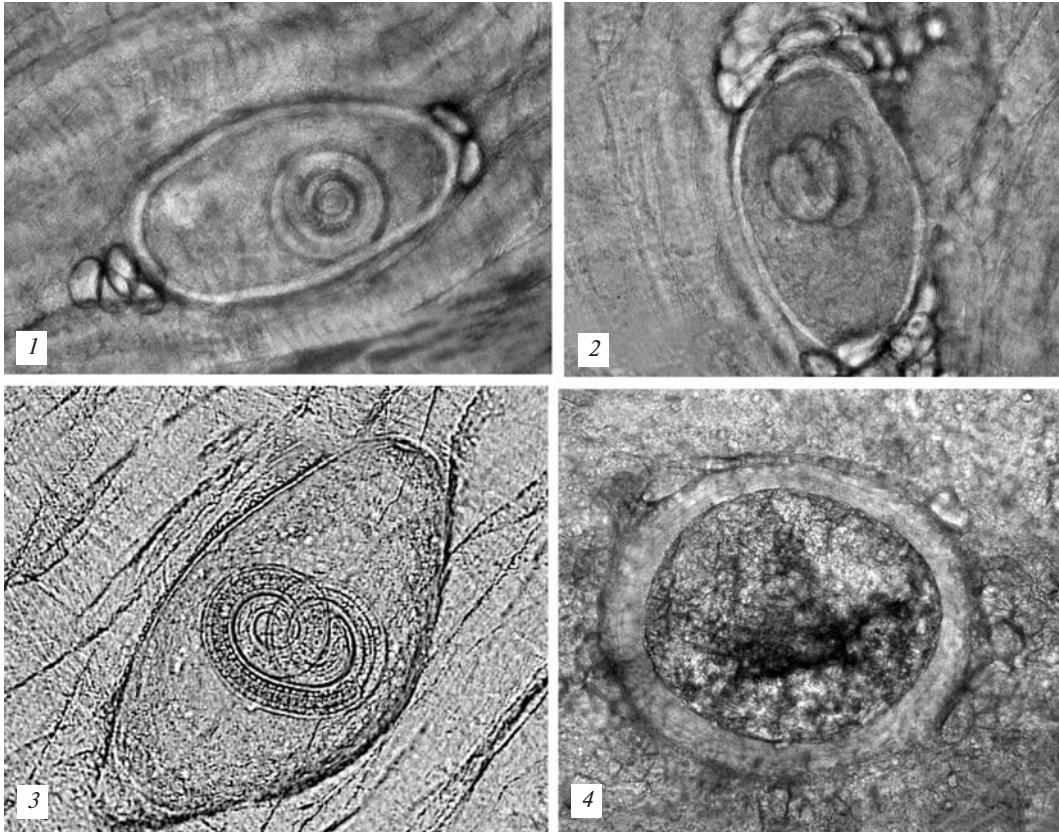


Рис. 2. Капсулы личинок трихинелл в мышечной ткани: 1 — волка (*C. lupus*), 2 — лисицы (*V. vulpes*); 3 — домашней свиньи (*S. s. domestica*); 4 — медведя (*U. arctos*).

Fig. 2. *Trichinella* capsules in muscle tissue: 1 — wolf (*C. lupus*); 2 — fox (*V. vulpes*); 3 — domestic pig (*S. s. domestica*); 4 — bear (*U. arctos*).

Дискриминантный анализ также показал, что морфологические показатели отличаются как у разных видов паразитов, так и у разных видов хозяев (табл. 2, 3). Тем не менее точность идентификации для разных видов личинок трихинелл выше, чем для разных видов хозяев паразитов (табл. 4, 5).

Таблица 2. Дисперсионный анализ достоверности отличий морфологических признаков капсул трихинелл у описанных видов хозяев

Table 2. Dispersion analysis of the reliability of different morphological traits capsules in different types of owners

Признак	Средний квадрат	Дисперсионное отношение	p
Длина	4137,6	62,1	< 0,00001
Ширина	1392,3	15,6	< 0,00001
Форминдекс	0,09	33,2	< 0,00001

Таблица 3. Дисперсионный анализ достоверности отличий морфологических признаков капсул *T. spiralis*, *T. britovi*

Table 3. Dispersion analysis of the reliability of different morphological traits capsules in different types of parasites

Признак	Средний квадрат	Дисперсионное отношение	p
Длина	4509,3	156,7	< 0,00001
Ширина	1769,5	1,5	0,21
Форминдекс	0,1	96,1	< 0,00001

Таблица 4. Классификационная таблица точности идентификации (для разных видов паразитов)

Table 4. The classification table of the accuracy of identification (for different species of parasites)

Группа	форминдекс, %	длина—ширина, %
<i>T. britovi</i>	99,2	98,3
<i>T. spiralis</i>	50,0	62,5
В среднем	86,9	89,4

Таблица 5. Классификационная таблица точности идентификации (для разных видов хозяев паразитов)

Table 5. The classification table of the accuracy of identification (for different types of host parasite)

Группа	форминдекс, %	длина—ширина, %
<i>V. vulpes</i> (Житомирская обл.)	12,5	52,5
<i>V. vulpes</i> (Закарпатская обл.)	32,5	47,5
<i>C. lupus</i> (Житомирская обл.)	62,5	62,5
<i>S. s. domestica</i>	62,5	67,5
В среднем	42,5	57,5

Для выявления различий по видам хозяев проведено попарно сравнение выборок по t-критерию. Капсулы диких и домашних животных статистически достоверно отличаются по всем признакам. Капсулы *T. spiralis* и *T. britovi* достоверно отличаются только по длине и форминдексу ( $p < 0,01$ ).

Молекулярно-генетические исследования трихинелл показали, что паразиты, выделенные от волков и лисиц из разных областей Украины, принадлежат виду *T. britovi*. Трихинеллы, выделенные от домашних свиней, идентифицированы как *T. spiralis*. Таким образом, обнаруженные отличия морфологических признаков капсул разных видов паразитов подтверждают результаты генетических исследований.

Следовательно, между морфологическими признаками капсул вокруг личинок трихинелл в мышечной ткани, полученных нами от природно-зараженных диких и домашних животных, определенно существуют отличия. Это согласуется с результатами исследований В. П. Коряжнова (1938), С. Н. Боева (1978), В. А. Бритова (1982) и Л. С. Мирошниченко (1976). Форма и размер капсул вокруг личинок трихинелл разных видов достоверно отличаются. Эти различия в большей степени зависят от видовых характеристик паразитов. Это подтверждают и экспериментальные исследования Ю. Г. Артеменко (1997) по заражению разных видов млекопитающих природными и синантропными видами трихинелл.

Поскольку в нашем исследовании установлено, что нематоды от волков и лисиц из разных областей Украины — *T. britovi*, а от домашних свиней — *T. spiralis*, то сравнение показателей форминдекса этих животных с таковыми от медведя из Закарпатской обл. указывает на то, что эти паразиты принадлежат иному, третьему виду трихинелл (рис. 1, 2). По утверждению Л. С. Мирошниченко и С. Н. Боева (Боев, 1978; Мирошниченко, 1976), форминдекс 1,1–1,5 соответствует виду *T. nativa*. Таким образом, следует предположить, что нематоды, выделенные от медведя, принадлежат именно этому виду (рис. 2).

### Заключение

Проведенный анализ показал, что изменчивость морфологических признаков капсул трихинелл больше связана с видом паразита, чем хозяина. Длина и форминдекс капсул вокруг личинок трихинелл в мышечной ткани хозяина — характерные видовые признаки паразитов. Форминдекс для паразитов *T. spiralis* составляет 1,9–2,1, а для *T. britovi* — 1,5–1,6. Молекулярно-генетические исследования личинок трихинелл подтвердили видоспецифичность морфологических изменений капсул.

Таким образом, видовой идентификации молекулярно-генетическими методами может предшествовать анализ морфологических признаков личинок трихинелл в мышечной ткани хозяина.

Артеменко Ю. Г., Артеменко Л. П. К вопросу о восприимчивости различных видов животных к синантропной и природной популяции трихинелл // Мед. паразитология и параз. болезни. — 1997. — № 1. — С. 19–27.

Бобров Б. Ф. Трихинеллез волков в Саратовской области // Биол. науч.-техн. информ. всесоюз. ин-та гельминтологии им. К. И. Скрябина. — 1957. — № 1. — С. 7–8.

Боев С. Н. Трихинеллы и трихинеллез. — Алма-Ата : Наука, 1978. — 244 с.

Бритов В. А. Возбудители трихинеллеза. — М. : Наука, 1982. — 270 с.

Дидык Ю. М. Трихинеллы (*Trichinella* spp.) диких млекопитающих Украины : Тр. IV Междунар. науч.-практ. конф. «Паразитарные болезни человека, животных и растений» (Беларусь, Витебск, 25–26 сентября 2008 г.). — Витебск : 2008. — С. 249–252.

Коряжнов В. П. Из наблюдений по трихинеллезу (опыты на крысах и кроликах) // Мед. паразитология и параз. болезни. — 1938. — № 2. — С. 258–259.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М. : Высш. шк., 1980. — 293 с.

Мирошниченко Л. С. Некоторые отличительные признаки трихинелл разных видов // Гельминтозы Дальнего Востока. — Хабаровск, 1976. — С. 52–56.

Прокофьев А. А. Некоторые данные по трихинеллезу в Приморском крае // Ветеринария. — 1960. — № 9. — С. 49–52.

Смуров А. В., Полищук Л. В. Количественные методы оценки основных популяционных показателей: статистический и динамический аспекты. — М. : Изд-во МГУ, 1989. — 208 с.

Pozio E., Murrell K. D. Systematics and epidemiology of *Trichinella* // Advances in Parasitology. — 2006. — 63. — P. 36–439.



УДК 595.132:595.2(477)

## О НАХОЖДЕНИИ ЛИЧИНОК НЕМАТОДЫ РОДА *TETRAMERES* (NEMATODA, TETRAMERIDAE) У РЕЧНЫХ РАКОВ (*ASTACUS LEPTODACTYLUS*) ВОДОЕМОВ УКРАИНЫ

Е. Г. Бошко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: boshko@izan.kiev.ua

О нахождении личинок нематоды рода *Tetrameres* (Nematoda, Tetrameridae) у речных раков (*Astacus leptodactylus*) водоемов Украины. Бошко Е. Г. — Приведено описание личинки III стадии нематоды рода *Tetrameres* Creplin, впервые обнаруженной в задней кишке длиннопалого речного рака *Astacus leptodactylus* Esch. из р. Ольшанка (Днепровский бассейн).

Ключевые слова: *Tetrameres*, Nematoda, *Astacus leptodactylus*, личинка, новый хозяин.

On the Find of Nematode Larvae of Genus *Tetrameres* (Nematoda, Tetrameridae) in Crayfish (*Astacus leptodactylus*) from Water Bodies of Ukraine. Boshko E. G. — The description of the third stage nematode larva of genus *Tetrameres* Creplin from the hindgut of *Astacus leptodactylus* Esch. is given for the first time. The larvae were found in the river Olshanka (Dnieper Basin).

Key words: *Tetrameres*, Nematoda, *Astacus leptodactylus*, larva, new host.

### Введение

Нематоды рода *Tetrameres* Creplin, 1846 имеют гетероксенный цикл развития, в котором definitive хозяином являются птицы. Яйца, содержащие личинку I стадии, выделяются с фекалиями птиц и их заглатывает промежуточный хозяин (водные беспозвоночные, наземные насекомые, изоподы). В полости его тела, в мышцах, жабрах развивается инвазионная личинка III стадии, которая со временем инкапсулируется. У ряда видов тетрамер имеется резервуарный хозяин (рыбы). Сведения о нахождении личинок рода *Tetrameres* у речных раков, кроме наших исследований (Бошко, 1981, 1987), в литературе отсутствуют.

### Материал и методы

Материал собран при помощи раколовки в р. Ольшанка (приток Днепра; г. Городище Черкасской обл.) в мае, июне, августе 1979 г. и в июне 1980 г. Всего было обследовано 115 ос. длиннопалого речного рака *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 и обнаружено 27 личинок нематод. Изучали личинок в живом состоянии в капле воды, в фиксированном состоянии — в капле молочной кислоты, а также на глицериновых и глицерин-желатиновых препаратах, изготовленных по общепринятым методикам. Фиксированный 4%-ным раствором формальдегида материал хранится в коллекции отдела фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины (Киев).

Все размеры приведены в миллиметрах.

### Результаты и обсуждение

При исследовании паразитов и комменсалов речных раков в водоемах Украины на протяжении 1974–1985 гг. и с 2003 г. по настоящее время у длиннопалого речного рака *A. leptodactylus* из р. Ольшанка были обнаружены личинки паразитической нематоды рода *Tetrameres*. Личинки локализовались в стенке задней кишки рака, были свернуты спиралью и свободно (без капсулы) лежали в ее соединительнотканном и эпителиальном слоях. Всего было заражено 16 из 115 обследованных раков (13,9%).

Личинки этой нематоды регистрировали в 1979 и 1980 гг. в четырех из пяти сборов. Экстенсивность инвазии соответственно составляла 4,0; 10,0; 22,9 и 40,0%, интенсивность — колебалась от 1 до 3 экз. в одной особи хозяина.

Описание личинок (рис. 1). Длина личинок 1,2–1,7, максимальная ширина на уровне середины длины тела 0,044–0,062. Кутикула на большей части тела с нежной поперечной исчерченностью, которая особенно хорошо заметна в передней части. Рот с двумя плотно прилегающими губами. У основания каждой губы расположено по два маленьких сосочка. Воронковидная ротовая полость ведет в очень короткую глотку, длина которой 0,0055–0,006. Пищевод, общая длина которого 0,51–0,66, состоит из передней мышечной части (длина 0,18 — 0,27) и задней железистой (длина 0,33–0,39). Хвост относительно длинный, (0,11–0,14) с тупой вершиной (ширина 0,016–0,018), усаженной 7–8 довольно крупными шипами (длина 0,007–0,009). На расстоянии 0,044–0,061 от конца хвоста расположена латерально пара крупных островеи, направленных кзади и слегка в стороны, кутикулярных выростов (длина 0,017–0,022).

У водоплавающих и болотных птиц Украины зарегистрировано 11 видов рода *Tetrameres* (Смогоржевская, 1976). По ряду морфологических признаков, обнаруженные личинки имели сходство с личинками III стадии *T. fissispina* (Diesing, 1861), паразитирующими у бокоплавов, водяных осликов и дафний. Окончательным хозяином этой нематоды являются водоплавающие птицы, в том числе домашние утки и гуси. Б. Л. Гаркави (1949) изучил цикл развития *T. fissispina*

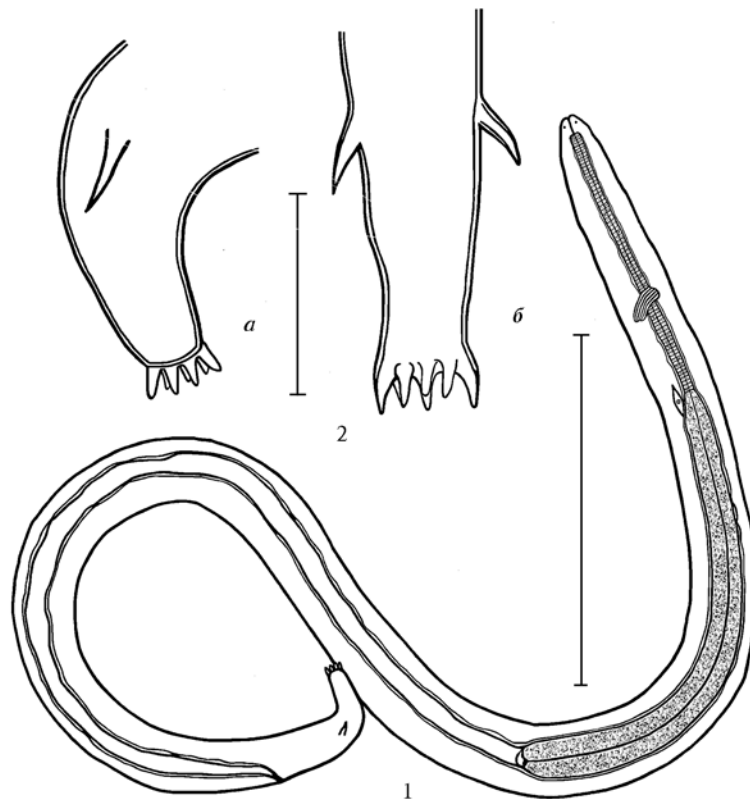


Рис. 1. Личинка *Tetrameres* sp.: 1 — общий вид; 2 — задний конец тела: а — сбоку, б — спереди. Масштабная линейка: 1 — 0,25 мм; 2 — 0,05 мм.

Fig. 1. The larva of *Tetrameres* sp.: 1 — general view; 2 — posterior end: а — lateral view, б — frontal view. Scale bar: 1 — 0.25 mm; 2 — 0.05 mm.

и проследил все его стадии у *Gammarus lacustris* Sars, 1863 из утководческого хозяйства Западной Сибири. Личинки III стадии (длина 0,9–1,1, ширина 0,032–0,042) имели венчик на хвостовом конце из 10 шипиков, были инцистированы и локализовались в жабрах и мышцах бокоплавов. Сведения о личинках *T. fissispina*, обнаруженных в окончательном хозяине (разные виды утиных), приведены в работе О. П. Серковой (1948), изучавшей круглых червей перелетных птиц Новосибирской области. По данным этого автора, длина личинок с длинными шипами на конце составляла 1,08–1,56 мм, ширина — 0,06–0,08 мм, количество шипов равнялось 8. Личинки *T. fissispina* зарегистрированы в Украине у *Pontogammarus maeoticus* (Sowinskyi, 1894) и *G. aequicauda* Mart, 1931 на фермах водоплавающих птиц Таганрогского залива Азовского моря (Коваленко, 1960) и у *P. maeoticus* и *G. lacustris* из Киевского и Каховского водохранилищ (Курандина, 1989). Для *T. fissispina* известен резервуарный хозяин (рыбы). В Украине личинки этих паразитов обнаружены у 6 видов рыб из Таганрогского залива Азовского моря (Коваленко, 1960). Обнаруженные нами личинки отличаются от личинок *T. fissispina* по ряду морфологических признаков, что не позволяет отнести их к этому виду.

Анализ полученных данных и литературных сведений позволяют заключить, что речные раки могут также являться резервуарным хозяином для нематод рода *Tetrameres*. Заражение происходит в результате поедания промежуточного хозяина этих тетрамер, скорее всего бокоплава, содержащего личинки III стадии. В дальнейшем, такие раки могут стать источником заражения водоплавающих птиц тетрамерозом.

Большую помощь в определении личинок нематод оказал сотрудник Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины Виктор Петрович Шарпило (1933–2005), за что автор ему глубоко признателен.

- Бошко Е. Г. К изучению паразитов длиннопалых речных раков некоторых водоемов Украины // Тез. докл. Симп. гидропаразитологов IV съезда ВГБО.— Киев : Наук. думка, 1981. — С. 9–11.
- Бошко Е. Г. Фаунистический комплекс беспозвоночных организмов, населяющих речных раков в водоемах Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб. — Киев : Наук. думка, 1987. — С. 22–36.
- Гаркави Б. Л. Расшифровка цикла развития нематоды *Tetrameres fissispina*, паразита домашних и диких уток // Докл. АН СССР. — 1949. — 66, № 6. — С. 1215–1218.
- Коваленко И. И. Изучение циклов развития некоторых гельминтов домашних уток, выращиваемых в хозяйствах на Азовском побережье // Докл. АН СССР. — 1960. — 133, № 5. — С. 1259–1261.
- Курандина Д. П. Паразиты и другие симбионты ракообразных и насекомых // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ / Л. Н. Зимбалевская, П. Г. Сухойван, М. И. Черногоренко и др. — Киев : Наук. думка, 1989. — С. 200–210.
- Серкова О. П. Круглые черви птиц Барабинских озер // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. — 1948. — 10. — С. 209–244.
- Смогоржевская Л. А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. — Киев : Наук. думка, 1976. — 416 с.

УДК 593.175:[595.14+594](282.247.32)

## КОММЕНСАЛЬНЫЕ КРУГОРЕСНИЧНЫЕ ИНФУЗОРИИ (CILIOPHORA, PERITRICHIA) НА КОЛЬЧАТЫХ ЧЕРВЯХ И МОЛЛЮСКАХ ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА СРЕДНЕГО ДНЕПРА

Е. Г. Бошко

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: boshko@izan.kiev.ua

**Комменсальные кругоресничные инфузории (Ciliophora, Peritrichia) на кольчатых червях и моллюсках водоемов бассейна Среднего Днепра.** Бошко Е. Г. — На олигохетах, бранхиобделлидах, пиявках и моллюсках водоемов бассейна Среднего Днепра обнаружено 26 видов комменсальных сидячих кругоресничных инфузورий. Приведены сведения об их распространении, заселении носителя, локализации и морфологических адаптациях.

Ключевые слова: кругоресничные инфузории, олигохеты, бранхиобделлиды, пиявки, моллюски, комменсалы, Средний Днепр.

**The Commensal Sessile Peritrichous Ciliates (Ciliophora, Peritrichia) on Annelid Worms and Mollusks from Water Bodies of the Middle Dnieper.** Boshko E. G. — 26 species of commensal sessile peritrichous ciliates on oligochaetes, branchiobdellidans, leeches and mollusks in water bodies of the Middle Dnieper were found. Data on distribution of the commensal peritrichs, their infestation of the host, localization and morphological adaptations is given.

Key words: peritrichous ciliates, oligochaetes, branchiobdellidans, leeches, mollusks, commensals, Middle Dnieper.

Кругоресничные инфузории распространены в водоемах разных типов и прикрепляются к разнообразным живым и неживым субстратам. Они являются постоянными сочленами симбиоза многих групп водных беспозвоночных, в том числе кольчатых червей и моллюсков. От олигохет, пиявок и моллюсков описано 46 видов кругоресничных инфузурий. В фауне Украины, до наших исследований (Бошко, 2006), зарегистрировано 4 вида комменсальных перитрих на олигохетах (Гасовский, 1960; Костенко, 1987) и два вида на унионидах (Иванцов, 1987).

### Материал и методы

Сбор материала проведен в 2004–2008 гг. в Днепре (г. Киев — Русановка, Гидропарк, Оболонь, пристань, набережная), его притоках — реках Ирпень (г. Ирпень), Унаве (с. Патеевка), Козинке (с. Пятихатки), Стугне (г. Украинка) и озерах — в г. Киеве (Голосеевский парк, Гидропарк, Пуца-Водица, Глинка) и в пгт Ворзель. Всего собрано 64 пробы и обследовано почти 2500 ос. беспозвоночных — олигохет (20 видов из родов *Aeolosoma*, *Nais*, *Veydovskiyella*, *Chaetogaster*, *Stylaria*, *Pristina*, *Dero*, *Tubifex*, *Limnodrilus*, *Potamothrix*), бранхиобделлид (*Branchiobdella kozarovi* Subchev, 1978), пиявок (6 видов из родов *Glossiphonia*, *Erpobdella*, *Helobdella*) и моллюсков (25 видов из родов *Anodonta*, *Unio*, *Dreissena*, *Sphaerium*, *Theodoxus*, *Valvata*, *Viviparus*, *Bythinia*, *Lymnaea*, *Physa*, *Acrolexus*, *Planorbarius*, *Anisus*, *Planorbis*, *Armiger*). Изучение инфузурий проводили в живом состоянии под микроскопом с использованием иммерсионной системы. Фиксированный 4%-ным раствором формальдегида материал и микрофотографии живых инфузурий хранятся в отделе фауны и систематики беспозвоночных Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины.

### Результаты и обсуждение

В результате микроскопического обследования олигохет, бранхиобделлид, пиявок и моллюсков обнаружено 45 видов кругоресничных инфузурий, 26 из которых являются комменсалами, а большинство остальных обычно встречаются на водных растениях. Шесть видов (*Scyphidia helobdellae* Nenninger, 1948, *S. hirudi-*

*neorum* Nenninger, 1948, *Epistylis jaroschenkowi* Shubernetsskiy, 1978, *E. tschorici* Shubernetsskiy, 1978, *Opercularia clepsinis* Popov, 1904 и *Orbopercularia oligochaetae* Shubernetsskiy, 1978) впервые отмечены в фауне Украины, 6 видов будут описаны как новые.

Анализ полученных данных по распределению кругоресничных инфузурий по разным группам водных организмов, а также сравнение их с собственными данными прошлых лет, показал, что почти все виды исследованных гидробионтов (за исключением бранхиобделл, некоторых видов олигохет и моллюсков) постоянно несут на себе один-два вида, или целый комплекс инфузурий, специфичных для носителя определенного таксономического ранга. На их качественный состав и количественное развитие существенное влияние оказывает степень расчленения тела хозяина, наличие на нем разнообразных выростов, а также его размеры и способ жизни. Наиболее разнообразный состав кругоресничных инфузурий нами отмечен у ракообразных, на которых было обнаружено 93 вида перитрих (Бошко, 2004). Формы с тонкой кутикулой, с незначительным количеством щетинок или гладким телом, такие как олигохеты, бранхиобделлы и пиявки, а также моллюски, тело которых спрятано в раковину, имеют небольшое количество комменсальных видов (9, 1, 5 и 13 соответственно).

На исследованных олигохетах водоемов бассейна Среднего Днестра обнаружено 9 видов кругоресничных инфузурий, 8 из которых — известные (*Rhabdostyla tubificis* Nenninger, 1948, *Epistylis tubificis* d'Udekem, 1864, *E. jaroschenkowi*, *E. tschorici*, *E. balatonica* Stiller, 1931, *E. discostyla* (Sveç, 1897), *Opercularia inclinans* (O. F. Müller, 1786), *Orbopercularia oligochaetae*), а один (представитель рода *Haplocaulus*) будет описан в качестве нового для науки.

Самыми распространенными видами перитрих, которые были обнаружены во всех исследованных водоемах, являются *O. inclinans*, *E. tubificis* и *E. discostyla*. Первые два вида зарегистрированы на представителях родов *Nais*, *Stylaria*, *Tubifex*, *Potamothrix*, *Limnodrilus* и *Oligochaeta* gen sp. Инфузории локализовались преимущественно на заднем конце тела тубифицид и почти по всей поверхности наидид; экстенсивность заселения ими червей колебалась от 10,0 до 35,0%, интенсивность — до 200 экз. и более. Часто к стеблю *O. inclinans*, *E. tubificis* и *E. tschorici* прикреплялась перитриха *E. balatonica*, которая встречается и на других гидробионтах. *E. discostyla* заселяла малощетинковых червей семейства Naididae (экстенсивность — до 45,0%, интенсивность — до 300 экз.). Чаще всего она была представлена одиночными формами и двузоидными колониями. Другими широко распространенными видами кругоресничных инфузурий на олигохетах являются *R. tubificis*, обитающая на червях семейства Tubificidae, преимущественно на их заднем конце, и инфузурии рода *Haplocaulus*, прикрепляющиеся исключительно к щетинкам *Stylaria lacustris* (Linnaeus, 1767). Два представителя рода *Epistylis* (*E. jaroschenkowi*, *E. tschorici*) и *Orb. oligochaetae* обнаружены на наидидах и тубифицидах в некоторых исследованных водоемах (*E. tschorici*, *E. jaroschenkowi* — в Днестре в окр. Киева, *E. jaroschenkowi* и *Orb. oligochaetae* — в р. Стугна).

При исследовании специфичного комменсала речных раков бранхиобделлиды *Branchiobdella kozarovi* из Днестра и Стугны обнаружен один вид перитрих *Orbopercularia astacicola* (Matthes, 1950). Эти инфузурии заселяли щетинки *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 и при своем массовом развитии поселялись и на бранхиобделлах, преимущественно на их присоске.

На пиявках в исследованных водоемах выявлено 5 видов перитрих. Наиболее распространенными видами, зарегистрированными на пиявке *Glossiphonia complanata* (Linnaeus, 1758) и *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758) во всех исследованных водоемах, являются *Scyphidia hirudineorum* (экстенсивность заселения червей колебалась от 5,0 до 80,0%, интенсивность — от 3 до 400 экз.) и *Epistylis balatonica*

(20,0–60,0%; до 150 экз. соответственно). *Opercularia clepsinis* была встречена на *H. stagnalis* в р. Ирпень, *E. thienemanni* (Nenninger, 1948) — на *Erpobdella* sp. и *G. complanata* в р. Ирпень и озерах в Гидропарке и Пуще-Водице, *S. helobdellae* — на *H. stagnalis* в Унавском водохранилище и в р. Стугне.

На моллюсках в исследованных водоемах обнаружено 31 вид перитрих. На раковине моллюсков обитают широко распространенные виды инфузорий, которые чаще всего встречаются на водных растениях. Выявлено 17 видов таких перитрих из родов *Epistylis* (3 вида), *Opercularia* (2 вида), *Carchesium* (2 вида), *Vorticella* (6 видов), *Cothurnia* (2 вида), *Vaginicola* (1 вид), *Platycola* (1 вид). Своеобразную экологическую нишу для инфузорий представляет внутренний периостракум унионид, на котором постоянно присутствует ряд инфузорий — *Epistylis entzii* Stiller, 1935, *E. balatonica* (на стеблях других перитрих), *E. plicatilis* Ehrenberg, 1838, *Opercularia gracilis* Fauré-Fremiet, 1904 и *O. plicatilis* Stokes, 1884 (*E. plicatilis* и *O. plicatilis* встречены также и на раковине). Комменсальные перитрихи обитают на краю мантии моллюска, на вводном и выводном сифонах, щупальцах, жабрах, ноге и строго приурочены к моллюскам определенных родов и даже видов. Всего было обнаружено 13 комменсальных видов перитрих родов *Epistylis* (2 вида) и *Mantoscaphidia* (11 видов). Пять видов мантиосцифидий оказались ранее неизвестными.

На мягких частях тела моллюсков родов *Unio* и *Anodonta* в обследованных водоемах широко распространен один вид перитрих — *Epistylis borysthenticus* Boshko, 1987 (экстенсивность заселения колебалась от 10,0 до 70,0%, интенсивность часто превышала 200 экз.). Иногда были отмечены случаи прикрепления к стеблям *E. borysthenticus* другого комменсального вида — *E. balatonica*. Мантиосцифидии — широко распространены на брюхоногих моллюсках (зарегистрировано 10 видов); на двустворчатых обнаружен только один вид.

Большинство комменсальных перитрих рода *Mantoscaphidia* сопровождает своих носителей во всех исследованных водоемах. Одним из самых распространенных видов мантиосцифидий, зарегистрированным во всех исследованных водоемах, является *M. physarum* Lachmann, 1856. Он обнаружен у 60,0% исследованных *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), 45,0% *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) и 6,0% *Acrolexus lacustris* (Linnaeus, 1758). У *Th. fluviatilis*, исследованных из Днепра, Стугны и Козинки, одновременно встречались три вида мантиосцифидий — *M. physarum*, *M. theodoxis* Boshko, 1993 и *Mantoscaphidia* sp.<sub>5</sub>. Первые два вида локализовались на щупальцах теодоксуса, его голове и мантии, третий, который будет описан как новый, — на ктенидии. *Mantoscaphidia* sp.<sub>5</sub> была встречена у 55,0% исследованных моллюсков из Днепра, количество инфузорий часто превышало 200 экз. у одной особи хозяина. На представителях лимней подродов *Radix* та *Peregriana* одновременно встречались два вида мантиосцифидий — *M. radixi* Boshko, 1993 (экстенсивность заселения 50,0 и 30,0% соответственно) и новый вид *Mantoscaphidia* sp.<sub>2</sub>, который также распространен и на *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758). Эти инфузории зарегистрированы во всех исследованных водоемах. На планорбидах почти во всех водоемах также выявлено совместное обитание двух видов инфузорий — *M. limacina* Lachmann, 1856, — в дыхательной полости и нового вида *Mantoscaphidia* sp.<sub>4</sub> — на щупальцах, краях мантии и голове. Моллюск *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) постоянно несет на себе *M. hydrobiae* Kahl, 1933 — вид, который описан с гидробий Кильской бухты. По одному новому виду мантиосцифидий обнаружено на *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) (*Mantoscaphidia* sp.<sub>1</sub>; во всех водоемах) и *L. truncatula* (O. F. Müller, 1774) (*Mantoscaphidia* sp.<sub>3</sub>; в озере в Гидропарке). На исследованных сфериридах *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818) из Днепра обнаружена мантиосцифидия — *M. sphaeridarum* Boshko, 1993 (экстенсивность заселения — 10,0%), которая локализовалась на ноге носителя.

Кругоресничные инфузории, распространенные на разнообразных живых и неживых субстратах или на широком круге хозяев, не проявляют специфичности к месту своего прикрепления на теле хозяина. Перитрихи со строгой специфичностью к данному носителю, как правило, имеют определенную экологическую нишу на его теле, причем чем выше степень специфичности, тем уже локус их прикрепления. Так, например, среди комменсальных перитрих рода *Mantoscaphidia*, которые встречаются на узком круге хозяев, по одному виду обитают исключительно на ноге, ктенидии и в дыхательной полости моллюсков. Среди комменсалов олигохет один вид (*Haplocaulus* sp.) локализуется на щетинках *S. lacustris*. Комменсал пиявок *O. clepsinis* прикрепляется преимущественно к хитиноидной пластинке *H. stagnalis*.

В результате исследования морфологических адаптаций перитрих к условиям существования на своих хозяевах, выявлены разнообразные приспособления. К наиболее существенным относятся следующее:

1. Характерная форма прикрепительной пластинки (в виде диска, вогнутая сторона которого плотно прилегает к покровам) и увеличение ее размера, что наблюдается у ряда видов перитрих от олигохет и пиявок, а также у *E. borysthenticus* от унионид. Прикрепление таких форм настолько прочное, что часто при попытке их оторвать, вместе с базодиском отрывается и эпителий хозяина.

2. Соединение прикрепительных пластинок у нескольких особей *E. borysthenticus* в один общий базодиск также способствует более надежному прикреплению. Доказательством этого является то, что хорошо развитый стебель и колонии с 3–10 зооидами образуются только у инфузорий с объединенными базодисками.

3. Слияние прикрепительного вещества, которое выделяется скопулой мантиосцифидий, в один крупный агрегат и образование псевдоколоний.

4. Прикрепление комменсальных перитрих пиявок преимущественно к зубчатому краю их тела, к сосочкам и хитиноидной пластинке. Прикрепление *E. balatonica* не непосредственно к телу хозяина, а к стеблю и прикрепительному диску других инфузорий.

5. Уменьшение длины стебля у *E. borysthenticus* от унионид и ряда видов перитрих от олигохет (*E. discostyla*, *O. inclinans*).

6. Уменьшение числа зооидов у колониальных видов до двух и одного.

Изучение сезонной динамики кругоресничных инфузорий от олигохет и пиявок показало, что на олигохетах перитрихи встречаются на протяжении всего года, а на пиявках — с апреля по октябрь, когда они были обнаружены в пробах. Массовое развитие *O. inclinans* — одного из наиболее распространенных комменсалов олигохет, при котором инфузории почти сплошь покрывали червей, отмечен как в холодные месяцы года при температуре воды 0–4°C, так и летом при температуре воды 26–27°C. У других видов комменсальных перитрих массовое развитие на олигохетах и пиявках наблюдали с мая по сентябрь.

При сравнении фауны перитрих от гидробионтов исследованных водоемов разного типа установлено, что их видовой состав почти одинаковый, но количественные показатели значительно больше в озерах и мелководных, заиленных заливах рек, хорошо прогретых солнцем, с хорошо развитой водной растительностью. Среди исследованных нами олигохет наиболее интенсивно заселены перитрихами те, которые обитали на поверхности воды в зарослях *Cladophora*, *Enteromorpha intestinalis*, *Lemna*. В середине клубков, образованных сплетением нитей кладофоры, под слоем ряски олигохеты, главным образом, наидиды, а также их комменсалы, находят благоприятные условия для развития — отсутствие течения, избыток корма, хорошую аэрацию (за счет фотосинтеза растений). У унионид, которые находятся в грунте, наиболее интенсивно заселены перитрихами вводной и выводной сифоны, у тубифицид — задний конец тела. Массовое развитие

эпистилисов и вортицелид наблюдали на раковине моллюсков из мелководных озер и заливов рек.

В результате анализа собственных данных по сообществу кругоресничных инфузорий на олигохетах, пиявках и мягком теле моллюсков и сравнению их с литературными сведениями установлено, что на этих группах гидробионтов обитают специфичные для них виды перитрих. Исключение составляет один вид — *E. balatonica*, который широко распространен на разных гидробионтах и прикрепляется преимущественно к стеблям других перитрих. Четыре вида кругоресничных инфузорий до настоящего времени зарегистрированы на одном виде хозяина: *Haplocaulus* sp. (*Stylaria lacustris*), *Mantoscaphidia sphaeriidarum* (*Sphaerium rivicola*), *Mantoscaphidia* sp.<sub>1</sub> (*Lymnaea stagnalis*), *Mantoscaphidia* sp.<sub>3</sub> (*Lymnaea truncatula*).

Взаимоотношения между перитрихами и их носителем в большинстве случаев носят характер односторонней выгоды, а между отдельными видами инфузорий — индифферентные. Иногда отмечены антагонистические отношения между отдельными видами перитрих, а также между некоторыми инфузориями и их носителем. Антагонистические отношения между разными комменсальными инфузориями возникают тогда, когда они занимают одну и ту же микронишу на теле носителя и массовое развитие одного вида угнетает развитие другого и наоборот. Как пример можно привести поселение двух видов мантиосцифидий у одной особи теодоксусов или лимней и совместное обитание *O. inclinans* и *E. tubificis* на теле наидид. Всегда доминирует один из двух видов.

Одиночные поселения инфузорий на гидробионтах не причиняют, по видимому, заметного вреда своим хозяевам. Однако массовое развитие некоторых видов комменсалов может значительно ослабить его носителя. Мы неоднократно наблюдали массовое развитие мантиосцифидий на ктенидии теодоксусов и в дыхательной полости планорбид, которое, скорее всего, негативно влияет на дыхание моллюска. Суммарное влияние высокой численности комменсальных перитрих на олигохетах и молоди пиявок способствует угнетению носителя и уменьшает его подвижность.

## Выводы

1. На олигохетах, бранхиобделлидах, пиявках и моллюсках водоемов бассейна Среднего Днепра обнаружено 26 видов комменсальных сидячих кругоресничных инфузорий (9, 1, 5 и 13 соответственно). Самыми распространенными видами перитрих, встреченными во всех исследованных водоемах, являются *O. inclinans*, *E. tubificis*, *E. discostyla* (олигохеты), *S. hirudineorum* (пиявки), *E. balatonica* (пиявки, олигохеты, моллюски), *M. physarum*, *M. radixi*, *Mantoscaphidia* sp.<sub>1</sub>, *Mantoscaphidia* sp.<sub>2</sub> (моллюски).

2. Выявлены и исследованы наиболее существенные адаптации инфузорий к своим носителям. К ним относятся: а) характерная форма прикрепительной пластинки и увеличение ее размера; б) объединение прикрепительных пластинок в один общий базодиск; в) объединение прикрепительного вещества, выделяемого скопулой мантиосцифидий, в один крупный агрегат и образование псевдоколоний; г) прикрепление инфузорий преимущественно к зазубренному краю, сосочкам, хитиноидной пластинке пиявок; д) уменьшение длины стебля и числа зооидов в колонии до двух и одного.

3. Установлено, что на олигохетах, пиявках и мягком теле моллюсков обитают специфичные для них виды перитрих. Исключение составляет один вид — *E. balatonica*, который широко распространен на разных гидробионтах и прикрепляется преимущественно к стеблям других перитрих.



4. Взаимоотношения между перитрихами и их носителем в большинстве случаев носят характер односторонней выгоды, а между отдельными видами инфузорий — индифферентные. Антагонистические отношения между разными комменсальными инфузориями возникают тогда, когда они занимают одну и ту же микронишу на теле носителя и массовое развитие одного вида угнетает развитие другого и наоборот.

5. Одиночные поселения инфузорий на гидробионтах не причиняют, по-видимому, заметного вреда своим хозяевам. Однако массовое развитие некоторых видов комменсалов может значительно ослабить его носителя.

*Бошко О. Г.* Круговійчасті інфузорії — коменсали ракоподібних басейну Середнього Дніпра / Сучасні проблеми зоологічної науки : Матеріали Всеукраїн. наук. конф. «Наукові читання, присвячені 170-річчю заснування кафедри зоології та 100-річчю з дня народження професора О. Б. Кістяківського». — К. : Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2004. — С. 20–22.

*Бошко Е. Г.* Сидячие комменсальные кругоресничные инфузории (Ciliophora, Peritrichia) водных моллюсков Украины // Эколого-функциональные та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища : Зб. наук. пр. — Житомир : Вид-во ЖДУ ім. І. Франка, 2006. — Вип. 2. — С. 34–37.

*Гасовський Г. М.* Практичне значення інфузорій та історія їх дослідження на Україні // Зб. пр. Зоологічного музею. — 1960. — № 29. — С. 58–90.

*Иванцев В. В.* Систематический анализ симбиофауны двустворчатых моллюсков сем. Unionidae некоторых водоемов Украины // Паразиты и другие симбионты водных беспозвоночных и рыб : Сб. науч. тр. — Киев : Наук. думка, 1987. — С. 36–46.

*Костенко С. М.* Приуроченность кругоресничных инфузорий к субстратам и хозяевам-носителям в некоторых водоемах Украины. — Киев, 1987. — 22 с. — Деп. в ВИНТИ № 8182.

УДК 576.89:597.2/.5(477)

## РОЛЬ ЧУЖОРІДНИХ ВИДІВ РИБ У ФОРМУВАННІ ФАУНИ ПАРАЗИТІВ ВОДОЙМ УКРАЇНИ

О. М. Давидов, Л. Я. Куровська, Ю. Д. Темніханов

*Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна*

**Роль чужорідних видів риб у формуванні фауни паразитів водойм України.** Давидов О. Н., Куровська Л. Я., Темніханов Ю. Д. — Наведено список 33 чужорідних видів риб у водоймах України, вказано кількість видів паразитів, відомих за даними вітчизняних (578 видів) та зарубіжних (861 вид) авторів. Розглядаються перспективи вселення нових видів паразитів та епізоотичне значення чужорідних видів риб.

Ключові слова: паразити, чужорідні види риб, водойми України.

**The Role of Alien Species Fish in Formation of Parasite Fauna in Reservoirs of Ukraine.** Davydov O. N., Kurovskaia L. Ja., Temnichanov Ju. D. — The checklist 33 alien species fish in reservoirs Ukraine is presented with indication the number of parasite famous homeland (578 species) and foreign (861 species) of authors. Perspectives of new invaders of parasites and epizootic significance of alien species are discussed.

Key words: parasites, alien species fish, reservoirs Ukraine.

Існує декілька інвазійних «коридорів», що сприяють проникненню у водойми небажаних вселенців (Щадрин, 2000; Панов, 2007; Козлова, 2008).

Проблема вселення чужорідних видів в екології не нова. В останні роки інтерес до цієї проблеми зростає, зокрема до вселенців у прісноводні водойми та прибережні зони морів, що пов'язано з питаннями збереження біологічного різноманіття, підвищення рибопродуктивності, впливу риб-вселенців на аборигенні види і якість водного середовища. У багатьох випадках чужорідні види риб приживаються, дають потомство та розселяються у новому ареалі.

Випадкова інвазія чи цілеспрямоване вселення риб часто супроводжується небажаними, а іноді катастрофічними наслідками, оскільки пов'язані з небезпекою занесення у нові водойми їхніх паразитів та захворювань. Види-вселенці також можуть провокувати зростання чисельності популяції місцевих паразитів, порушуючи тим самим існуючий у біоценозі баланс паразитичних та вільно існуючих компонентів, а також вносячи в нові водойми нехарактерних для них паразитів, наслідки чого передбачити дуже важко (Жохов, Пугачева, 2001; Низова, 2007).

Феномен масової інвазії чужорідних видів риб зумовлює необхідність оцінки та з'ясування причин кількісних і якісних змін у структурі паразитофауни риб водойм України та вирішення низки питань фундаментальної і прикладної науки (Сарабеев, 2000; Мачкевский, Гаевская, 2005; Давыдов и др., 2007).

### Матеріал і методи

У повідомленні систематизовано відомості, що стосуються інвазій чужорідних видів риб у прісних та прибережних акваторіях України (Мовчан и др., 2002; Мовчан, 2005; Болтачев, Мовчан, 2005; Насека, Дирипаско, 2005; Ситник та ін., 2005; Шевченко, Мальцев, 2005; Alexandrov et al., 2007; Жукинський и др., 2007, 2008). У публікаціях наведено різні списки вселенців-риб, що нараховують від 26 до 45 назв видів. Відповідно до Положення Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури (Універсальна..., 2000; Шербуха, 2003, Міжнародний..., 2003; Мовчан, 2005) та сучасних вимог іхтіологічної науки і українського правопису внесено необхідні зміни та уточнення в латинські й українські назви окремих видів, авторства та року першоопису тощо.

Досліджуючи фауну паразитів риб застосовували загальнозживані методи паразитологічного розтину (Догель, 1933; Быховская-Павловская, 1985). Для визначення видової належності паразитів користувались «Определителем паразитов пресноводных рыб фауны СССР» (1984–1987).

### Результати та обговорення

Ми спробували модифікувати принцип розподілу чужорідних видів риб на групи. Відповідно перша група (17 видів) об'єднує інвазивних риб-інтервентів, що самостійно поширились у водоймах України. До цієї групи увійшло 4 представника

далекосхідного комплексу, які мають 106 видів паразитів та 13 видів понто-каспійської фауни, у яких налічується 128 видів паразитів (табл. 1).

Серед видів-інтервентів найповніше вивчена фауна паразитів сріблястого і золотого карасів з різних водних екосистем України. Незважаючи на широке розповсюдження амурського чебачка і ротана, кількість виявлених у них видів паразитів значно менша, ніж відомо з літератури, що пов'язано з малою вивченістю їхньої паразитофауни та, можливо, підвищеною стійкістю до інвазій (Стрелков, Шульман, 1971; Еловенко, Данилов, 1980; Пронин и др., 1998).

Збільшення ролі понто-каспійських видів рыб значною мірою — результат їхнього саморозселення водоймами України. Головною особливістю цих видів рыб є перехід їх з морської води (лимани, естуарії Чорного та Азовського морів) до існування у прісній воді протягом всього життєвого циклу. Серед рыб — представників понто-каспійської іхтіофауни досліджувались паразитологами такі види, як оселедець чорноморський, риба-голка, атерина, бичок-кругляк, бичок-головач, бичок-батіг (Квач, 2005; Холодковская, Квач, 2006).

У понто-каспійських рыб переважають солонуватоводні види паразитів (*Glugea* sp., *Cryptocotyle concavum* Creplin, 1825, *Asymphylogora* sp., *Ligula pavlovskii* Dubinina, 1959, *Proteocephalus* sp., *Diplostomum* sp., *Thersitina gasterostei* Pagenstecher, 1861 та ін.), які були виявлені в усіх вивчених акваторіях (лимани Причорномор'я, Одеська затока та ін.).

Інші паразити (*Muxobolus carassii* Klokaieva, 1914; *M. bramae* Reuss, 1906; *Vucephalus polymorphus* Baer, 1827; *Nicolla skrjabini* Iwanitzky, 1928; *Ligula pavlovskii* Linnaeus, 1758; *Eustrongylides excisus* Jdgerskiild, 1909; *Acanthocephalus lucii* Myller, 1776; багато видів моногеней, п'явок, глохидій молосків та ін.) розповсюджені переважно в опріснених районах, таких як Дніпровський, Дністровський лимани, передгірло Дунаю. Багато з цих паразитів присутні завдяки наявності їхніх головних хазяїв — прісноводних рыб. Так, *L. intestinalis* виявлена у плітки, ляща, судака в опріснених Дніпровському та Дністровському лиманах, а також у ляща в Одеській затоці. Проте внаслідок зараження солонуватоводних хазяїв прісноводні види спостерігаються

Таблиця 1. Паразити рыб-інтервентів  
Table 1. Parasites of fish-interventionist

Вид рыбы	Кількість видів паразитів*
Представники далеосхідного комплексу	
Чебачок амурський — <i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck et Schlegel, 1846)	29 (14)
Головешка Глена (ротан) — <i>Perccottus glenii</i> (Dubowski, 1877)	45 (4)
Карась сріблястий звичайний (срібний) — <i>Carassius auratus gibelio</i> (Bloch, 1792)	75 (39)
Карась сріблястий китайський (золотий) — <i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	50 (49)
Представники понто-каспійської фауни	
Оселедець чорноморський — <i>Alosa pontica</i> (Eichwald, 1838)	22 (16)
Оселедець пузанок — <i>Alosa caspia</i> (Grimm, 1901)	18 (1)
Тюлька звичайна — <i>Clupeonella cultriventris</i> (Nordmann, 1840)	10 (1)
Колюшка багатоголчаста мала (південна) — <i>Pungitius platygaster</i> (Kessler, 1859)	7 (3)
Колюшка триголчаста — <i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758)	5 (4)
Риба-голка пухлошока чорноморська — <i>Syngnathus abaster</i> (Eichwald, 1831)	15 (12)
Атерина південно-європейська — <i>Atherina mochon pontica</i> (Eichwald, 1831)	19 (17)
Бичок довгохвостий Книповича — <i>Knipowitschia longicaudata</i> (Kessler, 1877)	3 (2)
Чорноморсько-каспійський бичок-кругляк — <i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	56 (32)
Чорноморсько-каспійський бичок Кеслера (головач) — <i>Neogobius kessleri</i> (Günther, 1861)	20 (19)
Чорноморсько-каспійський бичок гонець — <i>Neogobius gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	5 (3)
Лисий бичок мартовик (бичок батіг) — <i>Mesogobius batrachocephalus</i> (Pallas, 1814)	32 (16)
Пуголовка зірчаста — <i>Benthophilus stellatus</i> (Sauvage, 1874)	15 (2)

\* Тут і далі: в дужках — дані вітчизняних авторів, без дужок — іноземних.

у достатньо осолонених акваторіях, наприклад, нематода *E. excisus* — у бичка-кругляка в Будакському лимані.

Морські види паразитів (*Microcotyle pomatomi* Gotto, 1899; *Lecithochirium floridensis* (Manter, 1934); *Helicometra* sp.; *Christianella minuta* (Beneden, 1849); *Hysterothylacium adunca* (Rudolphi, 1802); *Acanthocephaloides propinquus* (Dujardin, 1845) та ін.) менше поширені у прибережних акваторіях Чорного моря і взагалі відсутні в опріснених лиманах. Частіше вони зустрічаються у районі Каркинитської затоки у водах відносно високої солоності, де виявлено трематоди, яких немає в інших районах: *Galactosomum phalocrococoracis* Yamaguti, 1939; *L. floridensis*, *Magnibursatus skrjabini* (Vlasenko, 1931); *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819); *H. pulchella* (Rudolphi, 1819) і акантоцефала *Paracanthocephaloides incrassatus* (Molin, 1859). Проте морські види паразитів іноді виявляються також у достатньо опріснених ділянках.

Таким чином, неоднорідність солоності водних мас формує змішану іхтіопаразитофауну, в якій присутні як солонуватоводні та морські, так і прісноводні види-інтервенти.

У другу групу увійшли 16 чужорідних видів риб з різних регіонів світу, що цільоспрямовано інтродуковані й акліматизовані. У таких риб з водою України виявлено 344 видів паразитів (табл. 2). Наведені цифри свідчать про суттєві зміни кількості виявлених видів паразитів і відображають різний ступінь вивченості їх у риб. Так, невдачі, що трапляються з інтродукцією та акліматизацією екзотичних для України видів: великоротий і чорний буфало, аміур та тиліпія — не дали змоги детально дослідити їхню паразитофауну.

Аналіз розпочатих у 2006 р. попередніх досліджень свідчить про серйозні зміни у фауні паразитів риб (табл. 2). Вони втратили більше половини видів, що відомі в умовах вихідних водою. В основному збіднення видового складу відбулося за рахунок паразитів, які мають прямий цикл розвитку. Разом з тим у завезених, наприклад, рослиноїдних риб ряд паразитів зі складним циклом розвитку (*Bothriocephalus gowkongensis* Yeh, 1955; *Khawia sinensis* Нсь, 1935) завдяки пластичності та життєстійкості широко розповсюджуються серед місцевих риб, викликаючи спалахи хвороб, особливо серед молоді. У далекосхідних рослиноїдних риб також спостерігається зараження місцевими паразитами (майже 16 видів) — *Cryptobia*

Таблиця 2. Паразити риб, яких використовували для інтродукції і акліматизації  
Table 2. Parasites of fish to make use for introduction and acclimatization

Вид риби	Кількість видів паразитів
Стерлядь — <i>Acipenser ruthenus</i> (Linnaeus, 1758)	30 (23)
Веслоніс північноамериканський — <i>Polyodon spathula</i> (Walbaum, 1792)	5 (3)
Прісноводний вугор європейський — <i>Anguilla anguilla</i> (Linnaeus, 1758)	19 (19)
Білий амур гострозубий — <i>Stenopharyngodon idella</i> (Valenciennes, 1844)	51 (67)
Чорний амур широкозубий — <i>Mylopharyngodon piceus</i> (Richardson, 1846)	8 (3)
Товстолоб китайський (строкатий) — <i>Aristichthys nobilis</i> (Richardson, 1845)	37 (58)
Товстолоб амурський (білий) — <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> (Valenciennes, 1844)	79 (64)
Буфало великоротий — <i>Ictiobus cyprinellus</i> (Valenciennes, 1844)	15 (1)
Буфало чорний — <i>Ictiobus niger</i> (Rafinesque, 1819)	4 (–)
Американський сомик каналний — <i>Ictalurus punctatus</i> (Rafinesque, 1818)	61 (14)
Американський сомик карликовий (аміур) — <i>Ameiurus nebulosus</i> (Le Sueur, 1919)	1 (1)
Лосось сталевоголовий райдужний (райдужна форель) — <i>Salmo gairdnerii</i> (Richardson, 1936)	36 (38)
Кефаль піленгас — <i>Mugil soiyu</i> (Basilewsky, 1855)	49 (35)
Ореохроміс мозамбікський (тиліпія) — <i>Oreochromis niloticus</i> (Linnaeus, 1758)	16 (–)
Гамбузія місісіпська східна — <i>Gambusia affinis</i> (Baird et Girard, 1853)	4 (2)
Сонячний окунь звичайний (сонячна риба) — <i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	20 (16)

*branchialis* Nie (by Chen, 1956), *Ichthyophthirius multifiliis* Fouquet, 1876; *Apiosoma pisciculum* Blanchard, 1885; *Trichodina reticulata* Hirschmann et Partsch, 1955; *Trichodinella epizootica* Raabe, 1959; *Chilodonella cyprini* Moroff, 1902; *L. intestinalis*, *Posthodiplostomum cuticola* Nordmann, 1932; *Capillaria* sp., *Argulus* sp. та ін. Вселенці з Північної Америки (вселоніс, сомик каналний, гамбузія) частіше заражаються паразитичними інфузоріями (*I. multifiliis*, види родів *Trichodina* і *Ambiphria*), видами роду *Gyrodactylus*, а також *Diplostomum spathaceum* Rudolphi, 1819; *Lernaea elegans* Leigh-Sharpe, 1925; *Ergasilus sieboldi* Nordmann, 1831; *Argulus foliaceus* Linnaeus, 1758; *Unionidae* gen. sp. та ін.

Таким чином, не зважаючи на тенденцію до зниження чисельності паразитів різних систематичних груп у риб-вселенців, взаємний обмін ряду видів місцевих і чужорідних риб паразитами зі складним циклом розвитку, можливо, змінює ступінь паразитарного навантаження у біорізноманітті та чисельність видів гідробіонтів.

Завдяки узагальненому аналізу наших даних та численним вітчизняним публікаціям за період 1960–2008 рр. було з'ясовано, що у риб-вселенців зареєстровано 578 видів паразитів, визначено їхній розподіл у різних водоймах України. На сьогодні, за даними закордонних авторів, в інших регіонах у цих риб зареєстровано 861 вид паразитів (табл. 1, 2).

Проникнення у водні екосистеми України нових видів паразитів триватиме і надалі. Це зумовлено зв'язком водного простору України з басейнами Азовського та Чорного морів, Волги, ріками Західної Європи. Специфічною особливістю «біологічного забруднення», на відміну від хімічного або теплового, є необмеженість у часі. Наприклад, хімічне забруднення можна регулювати через удосконалення методів очистки стоків, часткову утилізацію відходів або припинення через закриття виробництва.

Окрім цього, натуралізовані види паразитів-вселенців, що випадково потрапили, як і їхні хазяї, з автохтонних водних екосистем, практично неможливо усунути з нових місцезнаходжень, вони можуть еволюціонувати у нових умовах тільки разом з біотою. При цьому різке збільшення чисельності паразитів-вселенців може призвести до скорочення популяції певних місцевих видів риб. Так або інакше розуміння закономірностей поширення паразитів-вселенців, переходу їх до паразитування у місцевих риб, формування паразитофауни останніх у нових умовах середовища важливе для оцінки сучасної епізоотологічної ситуації в рибпромислових водоймах України та прогнозування її змін у найближчі роки.

- Болтачев А. Р., Мовчан Ю. В. О распределении чебачка амурского *Pseudorasbora parva* (Cyprinidae, Сурѓініформес) в водоемах Крыма // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 2. — С. 88.
- Быховская-Павловская И. Е. Паразитологическое исследование рыб. — Л.: Наука, 1985. — 122 с.
- Давыдов О. Н., Куровская Л. Я., Темниханов Ю. Д., Бутков Р. В. Общая характеристика разнообразия паразитов рыб-вселенцев в водоемах Украины // Биоразнообразии и роль животных в экосистемах. — Днепропетровск, 2007. — С. 331–333.
- Догель В. А. Проблемы исследования паразитофауны рыб // Тр. Ленинград. об-ва естествоиспыт. — 1933. — 62, вып. 3. — С. 247–268.
- Еловенко В. Н., Данилов В. И. К паразитофауне ротана (*Perccottus glehni* Dyb.) в Хабаровском рыбхозе // Экспресс-информация. Сер. Рыбхозхозяйственное использование внутренних водоемов. — М., 1980. — С. 1–5.
- Жохов А. Е., Пугачева М. Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотии // Паразитология. — 2001. — 35, № 3. — С. 201–213.
- Жукинский В. Н., Харченко Т. А., Ляшенко А. В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 2. Лучеперые рыбы // Гидробиол. журн. — 2007. — 43, № 4. — С. 3–24.
- Жукинский В. Н., Харченко Т. А., Ляшенко А. В. Адвентивные виды и изменение ареалов аборигенных гидробионтов в поверхностных водных объектах Украины. Сообщение 3. Итоговое обсуждение // Гидробиол. журн. — 2008. — 44, № 1. — С. 3–24.
- Квач Ю. В. Гельминты бичків (Gobiidae) та інших фонових видів риб Одеської затоки та лиманів Північно-західного Причорномор'я (фауна, екологія): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2005. — 22 с.

- Козлова Ф. Ш. Вселенцы неплановой интродукции // Рыбное хозяйство. — 2008. — № 3. — С. 84–86.
- Мачкевский В. К., Гаевская А. В. Современные тенденции развития морской паразитологии // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 19. — С. 221–224.
- Міжнародний кодекс зоологічної номенклатури. (— 4-е вид.). — К. : Бібліотека офіційних видань, 2003. — 175 с.
- Мовчан Ю. В. До характеристики різноманіття іхтіофауни прісноводних водойм України (таксономічний склад, розподіл по річковим басейнам, сучасний стан) // Зб. пр. Зоологічного музею Нац. наук.-природ. музею НАН України. — 2005. — № 37. — С. 70–82.
- Мовчан Ю. В., Паньков А. В., Рабцевич Ю. Е. Находки новых видов рыб для среднего и верхнего течения Южного Буга // Вестн. зоологии. — 2002. — 36, № 5. — С. 85–88.
- Насека А. М., Дирипаско О. П. Новые рыбы-вселенцы в водоемах Северного Приазовья // Вестн. зоологии. — 2005. — 39, № 4. — С. 89.
- Низова Г. А. Влияние направленной и случайной интродукции гидробионтов на паразитологический статус Азово-Черноморского бассейна // Тез. докл. междунар. науч. конф. «Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия животных». — Ростов н/Д, 2007. — С. 225–226.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР: В 3 т. — Л. : Наука, 1984–1987. — Т. 1. — 432 с. ; Т. 2. — 426 с. ; Т. 3. — 584 с.
- Панов В. Е. Значение внутренних водных путей для биологической инвазии в Европе // Тез. докл. Междунар. науч. конф. «Естественные и инвазивные процессы формирования биоразнообразия животных». — Ростов н/Д, 2007. — С. 237–238.
- Пронин Н. М., Селгеби Д. Х., Литвинов А. Г., Пронина С. В. Сравнительная экология и паразитофауна экзотических вселенцев в Великие озера мира: ротана-головешки (*Perccottus glehni*) в оз. Байкал и ерша (*Gymnoperhalus cernuus*) в оз. Верхнее // Сибирский экол. журн. — 1998. — № 5. — С. 397–406.
- Сарабеев В. Л. Паразити піленгаса та місцевих риб у Північно-західній частині Азовського моря : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2000. — 20 с.
- Ситник Ю. М., Кундієв В. А., Ткаченко А. А. та ін. Вивчення складу іхтіофауни ставків річки Нивка в межах міської зони Києва // Актуальні проблеми аквакультури : Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. — К., 2005. — С. 312–316.
- Стрелков Ю. А., Шульман С. С. Эколого-фаунистический анализ паразитов рыб Амура // Паразитол. сб. — Л. : Наука, 1971. — С. 196–223.
- Універсальна десяткова класифікація. — К. : Книжкова палата України, 2000. — С. 420–435.
- Холодковская Е. В., Квач Ю. В. Паразиты гидробионтов // Северо-западная часть Черного моря: биология и экология / Под. ред. Ю. П. Зайцева. — К. : Наук. думка, 2006. — С. 333–343.
- Шевченко П. Г., Мальцев В. И. Изменения в ихтиофауне Днепра в пределах Украины во II половине XX столетия // Актуальні проблеми аквакультури : Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. — К., 2005. — С. 291–297.
- Шадрин Н. В. Дальние вселенцы в Черном и Азовском морях: экологические взрывы, их причины, последствия, прогноз // Экология моря. — 2000. — Вып. 51. — С. 72–78.
- Щербуха А. Я. Українська номенклатура іхтіофауни України / Зоологічний музей Національного науково-природничого музею НАН України. — К., 2003. — 49 с.
- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T. et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasion. — 2007. — 2, N 3. — P. 215–242.

УДК 576.89

## РОЗВИТОК ПАРАЗИТАРНИХ ГРАНУЛЬОМ ПРИ ФОРМУВАННІ СИСТЕМИ «ГЕЛЬМІНТ–ХАЗЯЇН»

І. С. Дахно, Г. П. Дахно, Л. М. Лазоренко,  
Ю. В. Негреба, І. М. Савчук, Ю. І. Дахно, П. В. Семушин

Сумський національний аграрний університет,  
вул. Кірова, 160, Суми, 40021 Україна  
E-mail: [ilvandakhno@ukr.net](mailto:ilvandakhno@ukr.net)

**Розвиток паразитарних гранульом при формуванні системи «гельмінт–хазяїн».** Дахно І. С., Дахно Г. П., Лазоренко Л. М., Негреба Ю. В., Савчук І. М., Дахно Ю. І., Семушин П. В. — Дослідженнями встановлено, що личинки езофагостом свиней, стронгілят органів травлення коней та мюллерій овець під час розвитку сенсibiliзують організм тварин, підсилюють імунологічні реакції та зумовлюють формування паразитарних гранульом. Інвазійні личинки *Ascaris suum* в організмі неспецифічних хазяїв (білих мишей) та неінвазійні личинки дирофілярій під час паразитування в організмі собак не стимулюють розвиток паразитарних гранульом.

Ключові слова: імунітет, імунокомпетентні клітини, езофагостомоз, стронгілятози коней, аскароз, дирофіляріоз.

**Development of Parasitogenic Granuloms at Forming the “Helminth–Host” System.** Dakhno I. S., Dakhno G. F., Lazorenco L. N., Negreba J. V., Savchuk I. N., Dakhno Ju. I., Semushyn P. V. — It is set researches, that the larvae of pigs esophagostom, strongilates of gastrointestinal tract of horse and mulleria of sheep at development sensibilizate organism of animals, strengthen the immunological reactions and provide forming of parasitogenic granulosomes. Larvae of *Ascaris suum* in the organism of heterospecific hosts (white mouses) and the uninvasion larvae of dirofilaries at parasitizing do not stimulate development of parasitogenic granulosomes.

Key words: immunity, immunocompetency cages, esophagostomosis, strongilatosi of horse, ascariasis, dirofilariosis.

### Вступ

Імунологічна несумісність між гельмінтом і хазяїном призводить до розвитку певних біологічних взаємовідносин, стійкість яких з боку хазяїна зумовлено генетичною мінливістю відносно чутливості до інвазії, а з боку гельмінтів — їхньою інвазійною здатністю (Секретарюк, Скварчевський, 2007: 63–64). У процесі розвитку таких взаємин захисні механізми організму хазяїна, генетично сприйнятливо до гельмінта, спрямовані на знищення паразита різними шляхами: за допомогою гуморального імунітету, який відповідає за антитілзалежне гальмування інвазії, продукції комплементзв'язуючих антитіл і антитілзалежної клітинної агрегації; розчинених медіаторів — лімфокінів і монокінів; а також клітинного імунітету, в якому важливу роль відіграють еозинофіли, нейтрофіли та специфічні ефекторні клітини — макрофаги і Т-лімфоцити. Гельмінти протидіють імунній системі хазяїна: змінюється структура поверхневих антигенів, іде перерозподіл амінокислот в амінокислотному ланцюгу, в одних випадках антигени гельмінтів пригнічують активність імунокомпетентних клітин, в інших — активні молекули ферментів гельмінтів стають подібними до активних молекул ферментів хазяїна, простежується явище мімікрії. Наприклад, фасціоли при паразитуванні у жовчних ходах печінки виділяють секреторні та ексекреторні продукти життєдіяльності, які токсично діють на імунокомпетентні клітини. Внаслідок такої дії імунна система хазяїна не може розпізнати «своє» і «чуже» (Бессонов, 2007: 219–246).

Отже, гельмінти в процесі розвитку ухиляються від дії імунної системи хазяїна. У личинок гельмінтів, які під час розвитку (линьки) змінювали чохлик і таким чином забезпечували постійне стимулювання імунної системи, що у подальшому призводило до розвитку на місці їх локалізації паразитарних гранульом. Навколо личинок більшості видів нематод, які не мали чохлика, та личинок трематод — паразитарні гранульоми не розвивалися.

Надалі паразитарні гранульоми в одних випадках забезпечували розвиток личинок гельмінтів, в інших — призводили до їхньої загибелі (Ершов, 1968: 8–46).

### Матеріал і методи

Розвиток паразитарних гранульом (вузликів) вивчали макроскопічно при розтині свиней, коней і овець, забитих на Сумському м'ясокомбінаті, а також собак після евтаназії на прохання хазяїв. Мікроскопічно досліджували гістологічні препарати, виготовлені із органів, уражених личинками гельмінтів. Вивчення морфологічних особливостей личинок гельмінтів проводили компресорним методом.

### Результати

Під час макроскопічних досліджень товстого відділу кишечника свиней були виявлені паразитарні гранульоми (вузлики), які досягали в діаметрі 5 мм (рис. 1). Всередині гранульом, при компресорному дослідженні, виявляли личинок, які за морфологічними ознаками були віднесені до виду *Oesophagostomum dentatum* (рис. 2). При незначному надавлюванні на скельця компресорія личинки активно рухалися, що вказувало на їхню життєздатність. У більшості тварин паразитарні гранульоми мали отвір. Отже, личинки виходили із гранульом та продовжували свій розвиток в організмі свиней. Таким чином, паразитарні гранульоми забезпечували виживання личинок езофагостом. Проте кількість паразитарних гранульом із живими

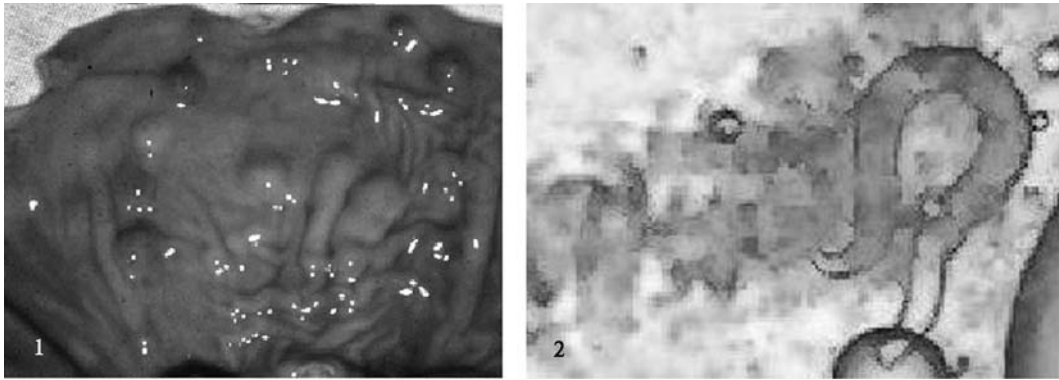


Рис. 1. Езофагостомозні гранульоми (вузлики) у стінці товстого відділу кишечника.

Fig. 1. *Oesophagostomum's* granulomas (knots) in wall of thick intestine.

Рис. 2. Личинка *Oe. dentatum* із паразитарної гранульоми.

Fig. 2. Larva *Oe. dentatum* from parasitic granuloma.

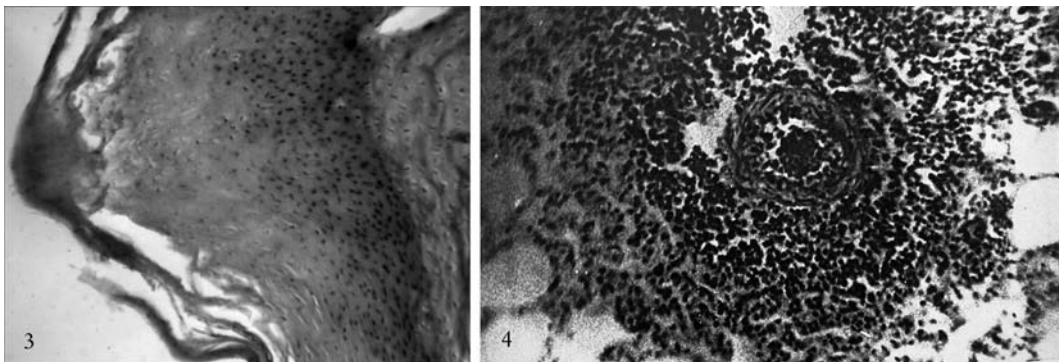


Рис. 3. Паразитарна гранульома у стінці кишечника за стронгілятозної інвазії у коней.

Fig. 3. Parasitic granuloma in wall of gastrointestinal tract of horses with strongilates invasion.

Рис. 4. Паразитарна гранульома (ок. 7, об. 8).

Fig. 4. Parasitic granuloma.



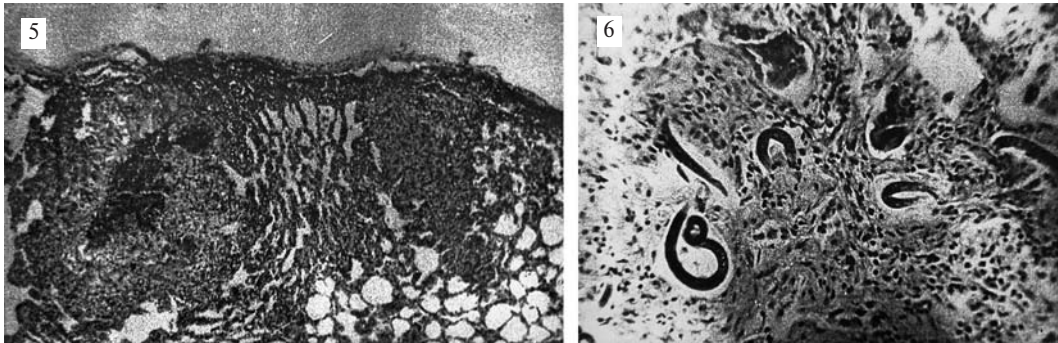
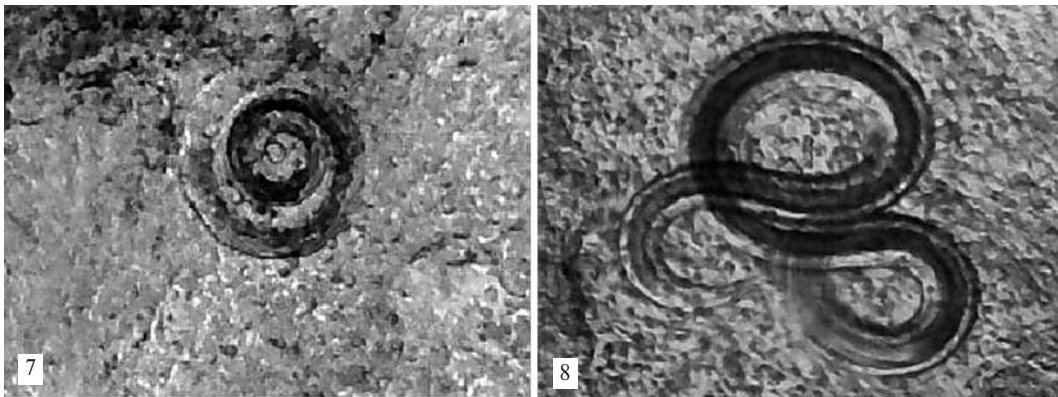


Рис. 5. Тканинна та судинна еозинофілія (ок. 7, об. 20).

Fig. 5. Eosinophilia in tissues and vessels.

Рис. 6. Яйця та личинки мюллерій в альвеолах (ок. 7, об. 40).

Fig. 6. Mulleria's eggs and larvae in alveols.

Рис. 7. Личинка *A. suum* у печінці.Fig. 7. Larva *A. suum* in liver.Рис. 8. Личинка *A. suum* у легенях.Fig. 8. Larva *A. suum* in lights.

личинками езофагостом була значно меншою, що вказувало на захисну реакцію організму свиней при супер- та реінвазії.

Подібні паразитарні гранульоми виявляли у стінці товстого відділу кишечника коней при паразитуванні личинок стронгілід та ціатостомід (рис. 3).

За гістологічною будовою паразитарні гранульоми мали в своєму складі тяжі фіброзної сполучної тканини, між якими знаходилися нейтрофіли, моноцити (макрофаги) і лімфоцити.

Інші зміни виявляли у легенях овець за експериментального мюллеріозу. При повторному зараженні тварин, через 20 діб після першого зараження, виявляли макроскопічно на 67-му добу під капсулою та в паренхімі легень сірі щільні вузлики. Нова доза личинок мюллерій, які надходили до сенсibilізованого організму, забезпечувала розвиток еозинофільної реакції. Альвеоли були заповнені еозинофільними інфільтратами. У сірих щільних вогнищах виявляли живих мюллерій та їхніх личинок, а всередині паразитарних гранульом — мертвих личинок. Навколо мертвих личинок та в центрі гранульом виявляли: епітеліальні клітини, зону еозинофілів, а навколо еозинофільного детриту — зону лімфоїдних клітин та гістіоцитів (рис. 4–6). Отже, при реінвазії в легенях овець розвивалися алергічні



Рис. 9. Личинка *A. suum* у серцевому м'язі.  
Fig. 9. Larva *A. suum* in cardiac muscle.

та імуноморфологічні реакції, які забезпечували знищення частини личинок мюллерій всередині паразитарних гранульом.

При експериментальному одноразовому зараженні неспецифічних хазяїв (білих мишей) інвазійними яйцями *Ascaris suum* личинки, які виходили з яєць, проходили міграцію через печінку (рис. 7), легені (рис. 8) та серцевий м'яз (рис. 9). Проте паразитарні гранульоми при цьому не розвивалися.

Паразитарні гранульоми не виявляли у собак при паразитуванні у підшкірній клітковині та правому шлуночку серця гельмінтів *Dirofilaria repens* і *D. immitis*, а в крові — неінвазійних личинок (мікродирофілярій).

### Висновки

1. Інвазійні личинки езофагостом свиней, стронгілят органів травлення коней та мюллерій овець стимулюють імунокомпетентні клітини, сенсibilізують організм тварин та стимулюють формування паразитарних гранульом.

2. Під час міграції інвазійних личинок *Ascaris suum* в організмі неспецифічних хазяїв та неінвазійних личинок дирофілярій в організмі собак — паразитарні гранульоми не розвиваються.

Бессонов А. С. Цистный эхинококкоз и гидатидоз. — М., 2007. — 670 с.

Ершов В. С. Иммунизация сельскохозяйственных животных при гельминтозах. — М., 1968. — 139 с.

Секретарюк К. В., Сварчевський О. А. Основи екологічної зоопаразитології. — Львів, 2007. — 358 с.

УДК 576.693.293 (477)

## **HAEMATOLOECHUS ASPER (DIGENEA, HAEMATOLOECHIDAE) ИЗ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ *PLANORBARIUS CORNEUS* В УКРАИНЕ**

**Е. П. Житова<sup>1</sup>, Э. Н. Король<sup>2</sup>**

<sup>1</sup> Житомирский национальный агроэкологический университет,  
Старый Бульвар, 7, Житомир, 10008 Украина

<sup>2</sup> Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: korols@ukr.net

*Haematoloechus asper* (Digenea, Haematoloechidae) из пресноводных моллюсков *Planorbarius corneus* в Украине. Житова Е. П., Король Э. Н. — Дана морфологическая характеристика церкарий *Haematoloechus asper* Looss, 1899, впервые обнаруженных у пресноводных моллюсков *Planorbarius corneus* L., 1758 в Украине.

Ключевые слова: *Planorbarius corneus*, церкария, *Haematoloechus asper*, Украина.

*Haematoloechus asper* (Digenea, Haematoloechidae) of Fresh Water Mollusks *Planorbarius corneus* in Ukraine. Zhytova O. P., Korol E. N. — The paper presents the morphological characteristics of trematode cercariae *Haematoloechus asper* Looss, 1899 which were for the first time found in Ukraine, in fresh water mollusks — *Planorbarius corneus* L., 1758.

Key words: *Planorbarius corneus*, cercaria, *Haematoloechus asper*, Ukraine.

### **Введение**

Одним из перспективных и необходимых методов профилактики заболеваний человека и животных является изучение фауны паразитов, в частности трематод. Наличие в жизненном цикле дигеней расселительной личиночной стадии — церкарий, развивающихся в моллюсках, дает возможность быстро и эффективно осуществлять оценку паразитологической ситуации. При этом необходимым условием, обеспечивающим высокую эффективность профилактических мероприятий, является знание фауны церкарий, степени инвазированности пресноводных моллюсков, а также распределения трематод в популяции хозяев, что в целом и обуславливает определенный научный интерес.

### **Материал и методы**

Материалом для работы послужили сборы пресноводных моллюсков *Planorbarius corneus* в 2007–2008 гг. на территории Житомирской области. Исследовано 250 экз. *Planorbarius corneus*. Видовую принадлежность определяли согласно классификации А. П. Стадниченко (1990). Определение и изучение морфологии церкарий трематод проводили на живых объектах по общепринятым методикам с применением витальных красителей — нейтрального красного и сульфата нильского синего (Здун, 1961; Гинецинская, 1968; Черногоренко, 1983). Рисунки и описание церкарий сделаны по предварительно обездвиженным живым экземплярам. При изучении церкарий использовали микроскоп Axiolab Zeiss и фотокамеру Digital Camera (DCM 500, 5 Mpixels, 40X).

### **Результаты и обсуждение**

В результате проведенных исследований моллюсков *P. corneus* нами обнаружены церкарии трематод группы «*ornatae*», по морфологии и размерам они оказались близки к личинкам *H. asper*, описанным Т. А. Гинецинской и А. А. Добровольским (1968) (табл. 1). Исходя из этого, мы сочли возможным отнести изученных нами церкарий к виду *Haematoloechus asper* (Haematoloechidae Freitas et Lent,

Таблица 1. Основные размеры церкарий трематод семейства *Haematoloechidae*, мм  
Table 1. The basic dimensions of *Haematoloechidae* cercaria trematoda, mm

Вид	Длина тела	Ширина тела	Размеры ротовой присоски	Размеры брюшной присоски	Длина стилета	Длина хвоста	Ширина хвоста
<i>Haematoloechus asper</i> (наши данные, n = 18)	0,120– 0,128	0,063–0,0 75	0,038– 0,045	0,020– 0,028	0,025	0,073– 0,088	—
<i>Haematoloechus asper</i> (Гинецинская, Добро- вольский, 1968)	0,120– 0,140	0,064– 0,070	0,040– 0,046	0,026– 0,028	0,025	0,140– 0,150	—
<i>Haematoloechus variegatus</i> (Гинецинская, До- бровольский, 1968)	0,084– 0,116	0,074– 0,101	0,028– 0,038	0,026– 0,034	0,021	0,066–0,1 40	—
<i>Cercaria prima</i> (Здун, 1961)	0,250– 0,320	0,045– 0,090	0,035	0,020	0,025	0,230	0,010
<i>Cercaria pilosa</i> (Здун, 1961)	0,080– 0,210	0,039– 0,070	0,030– 0,037	0,021– 0,023	0,020	0,045– 0,165	0,011– 0,022
<i>Haematoloechus</i> sp. I (Черногоренко, 1983)	0,25– 0,28	—	0,055	0,045	0,025	0,230	—
<i>Haematoloechus</i> sp. II (Черногоренко, 1983)	0,095– 0,210	0,042– 0,084	0,031– 0,037	0,021– 0,024	0,021	—	—

1939). Церкарии трематоды *Haematoloechus asper* у промежуточных хозяев обнаружены в Украине впервые. Дефинитивными хозяевами являются лягушки — озерная, прудовая, остромордая и травяная (Шарпило, Искова, 1989).

#### Церкария *Haematoloechus asper*

Хозяин: *Planorbarius corneus*.

Локализация: гепатопанкреас.

Места обнаружения: водоем закрытого типа с. Белоковичи (Олевский р-н); р. Кремно (Лугинский р-н) Житомирской обл.

Тело церкарии овально-вытянутой формы, равномерно покрытое нежными шипиками (рис. 1, а), которые на переднем и заднем конце тела более крупные. Длина тела 0,125 мм, ширина 0,073 мм. Стиллет имеет широкие боковые крылья, его длина — 0,025 мм (рис. 1, б). Размеры ротовой присоски 0,043 x 0,043 мм, она крупнее брюшной. Брюшная присоска размером 0,025 x 0,025 мм находится на расстоянии 0,080 мм от переднего конца тела. Пищеварительная система представлена префаринксом, мышечным фаринксом, коротким пищеводом и кишечником. Бифуркация кишечника происходит перед брюшной присоской, кишечные ветви доходят до основания мочевого пузыря. Железы проникновения в количестве 5 и 6 клеток, расположены по бокам брюшной присоски. Выделительная система представлена бокаловидным экскреторным пузырем и впадающими в него с двух сторон выделительными каналами. Формула экскреторной системы  $2 [(3+3+3) + (3+3+3)] = 36$ . Хвост церкарии 0,082 мм длиной, снабжен хорошо развитой плавательной мембраной, одинаковой ширины вдоль всего хвоста (рис. 1, а).

До последнего времени у пресноводных моллюсков Украины отмечено 6 видов церкарий трематод семейства *Haematoloechidae*: *Cercaria prima* (Ssin, 1905), *Cercaria pilosa* Zdun, 1958 (Здун, 1961), *Haematoloechus variegatus* (Rud., 1819) (Герман, Стенько, 1980), *Haematoloechus* sp. I, *Haematoloechus* sp. II, *Skryabinoeces similis* (Looss, 1899) (Черногоренко, 1983).

В то же время у амфибий на территории Украины отмечено лишь 4 вида двух родов семейства *Haematoloechidae*: 3 вида рода *Haematoloechus*: *H. abbreviatus* (Burchowsky,

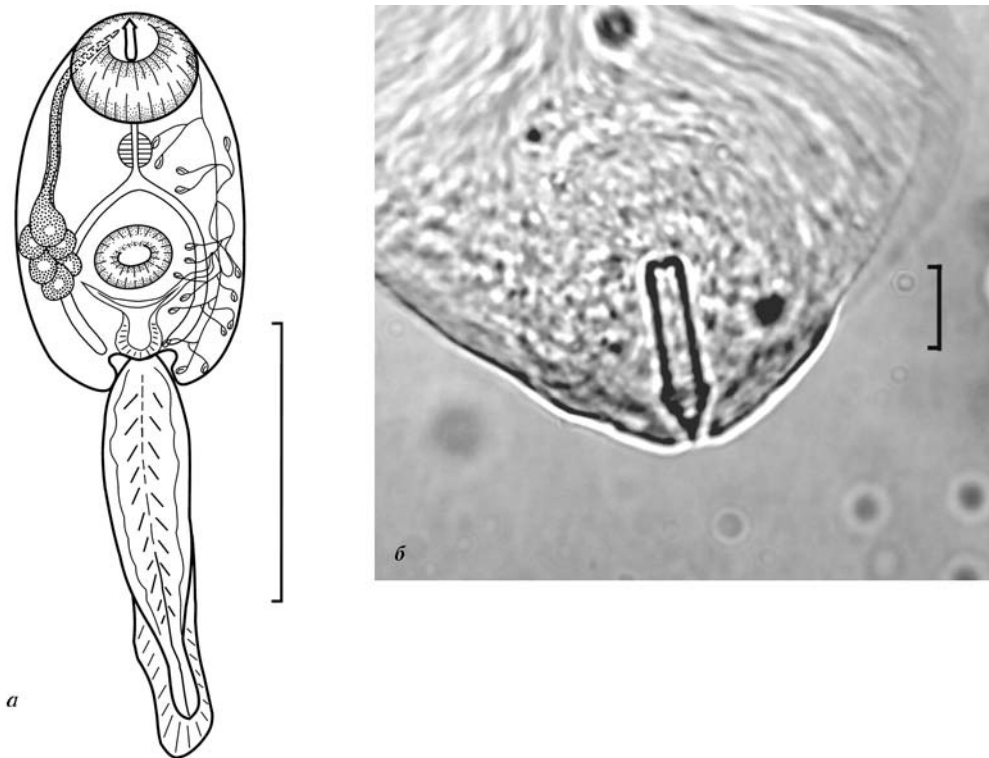


Рис. 1. *Haematoloechus asper*. а — церкария; б — стилет. Масштабная линейка: а — 0,1 мм; б — 0,01 мм.  
 Fig. 1. *Haematoloechus asper*. а — cercaria; б — stylet. Scale bar: а — 0,1 мм; б — 0,01 мм.

1932), *H. asper*, *H. variegatus* (Rud., 1819) и *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) (Шарпило, Искова, 1989; Искова и др., 1995).

Сравнительный анализ морфологии и размеров личинок трематод семейства Haematoloechidae, отмеченных на территории Украины, показал, что церкарии *Haematoloechus* sp. I, обнаруженные М. И. Черногоренко (1983) близки виду *Cercaria prima* в описании В. И. Здуна (1961) и лишь отличаются размерами присосок. Что касается *Haematoloechus* sp. II (Черногоренко, 1983), то данная церкария по своим морфологическим признакам и размерам имеет черты сходства с *Cercaria pilosa* (Здун, 1961) (табл. 1). Эти церкарии по морфологическим признакам близки к виду *H. variegatus*.

При гельминтологическом исследовании *P. corneus* в обоих водоемах установлено, что средняя экстенсивность инвазии исследуемых моллюсков в водоеме с. Белокоровичи составляет  $8,52 \pm 2,10\%$  тогда как в р. Кремно —  $2,84 \pm 1,25\%$ . Одним из факторов, определяющих зараженность моллюсков партенитами и личинками трематод, является характер самого водоема. В частности в стоячих и слабопроточных водоемах экстенсивность инвазии более высокая по сравнению с реками и недавно созданными водохранилищами (Голикова, 1960 и др.). Проведенный сравнительный анализ средней экстенсивности инвазии *P. corneus* в разных водоемах показал наличие статистически достоверной разницы в зараженности моллюсков ( $t = 2,33$ ;  $P = 98,02\%$ ).

Таким образом, результаты наших исследований свидетельствуют о необходимости дальнейшего проведения исследования современной трематодофауны моллюсков, а также их зараженности в определенных экологических условиях.

- Герман В. В., Стенько Р. П. Партениты и личинки трематод пресноводных моллюсков Северного Крыма // Девятая конф. Украинского об-ва паразитологов. — Киев : Наук. думка, 1980. — Ч. 1. — С. 143–144.
- Гинецинская Т. А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища // Экологическая паразитология. — Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1959. — С. 96–149.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. К фауне личинок трематод пресноводных моллюсков Дельты Волги // Тр. Астрахан. заповедника : Сб. гельминтол. работ. — 1968. — Вып. 11. — С. 29–96.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. — Л. : Наука, 1968. — 411 с.
- Голикова М. Н. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области // Вестн. Ленинград. ун-та. — 1960. — № 2. — С. 40–94.
- Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних моллюсках України. — К. : Вид-во АН УРСР, 1961. — 141 с.
- Искова Н. И., Шарпило В. П., Шарпило Л. Д., Ткач В. В. Каталог гельминтов позвоночных Украины. Трематоды наземных позвоночных. — Киев, 1995. — 93 с.
- Стадниченко А. П. Прудовикообразные (пузырчковые, витушковые, катушковые). — Киев : Наук. думка, 1990. — 292 с. — (Фауна Украины ; Т. 29, вып. 4).
- Черногоренко М. И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ (фауна, биология, закономерности формирования) / М. И. Черногоренко. — К. : Наук. думка, 1983. — 212 с.
- Шарпило В. П., Искова Н. И. Трематоды. Вып. 3. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). — Киев : Наук. думка, 1989. — 280 с. — (Фауна Украины ; Т. 34.)

УДК 576.89:594(282.247.32)

## ИНФУЗОРИИ РОДА *TRICHODINA* ИЗ МОЛЛЮСКОВ *THEODOXUS FLUVIATILIS* НЕКОТОРЫХ ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА ДНЕПРА

**Н. В. Заиченко**

*Институт гидробиологии НАН Украины  
пр. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина  
E-mail: stalinka2112@yandex.ru*

**Инфузории рода *Trichodina* из моллюсков *Theodoxus fluviatilis* некоторых водоемов бассейна Днепра. Заиченко Н. В.** — Исследованы показатели инвазии моллюсков *Theodoxus fluviatilis* Linne, 1758. инфузориями рода *Trichodina* в некоторых водоемах бассейна Днепра. У моллюсков обнаружены два вида инфузорий: *Trichodina baltica* (Quennerstedt, 1869) и *Trichodina pediculus* (O. F. Müller, 1786). Установлены отличия интенсивности инвазии моллюсков инфузориями в зависимости от условий местообитаний моллюсков (скорость течения, температура среды, наличие высшей водной растительности, плотность поселения моллюсков).

Ключевые слова: *Theodoxus fluviatilis*, *Trichodina*, интенсивность инвазии, факторы среды.

**Infusoria of a Genus *Trichodina* from *Theodoxus fluviatilis* of Some Water-Bodies of the Dnipro River Basin. Zaichenko N. V.** — The parameters of invasion of molluscs *Theodoxus fluviatilis* Linne, 1758 by the ciliate of a genus *Trichodina* in some water-bodies of the Dnipro River Basin are revealed. Two species of ciliates: *Trichodina baltica* (Quennerstedt, 1869) and *Trichodina pediculus* (O. F. Müller, 1786) are revealed. The some differences in intensity of invasion of molluscs by ciliates depending on environmental conditions (speed of flow, temperature, presence of higher water plants, density of molluscs populations) are suggested.

Key words: *Theodoxus fluviatilis*, *Trichodina*, intensity of invasive, environmental factors.

### Введение

Пресноводные моллюски являются хозяевами нескольких групп симбиотических инфузорий, к числу которых относятся и представители рода *Trichodina* (Oligohymenophorea, Peritrichia, Mobilida). Известно, что триходины являются облигатными симбионтами беспозвоночных, рыб и амфибий (Костенко, 1981; Lynn, 2000). Разная степень изолированности этих инфузорий от воздействия факторов внешней среды (локализация на покровах, в открытых полостях и мочевом пузыре позвоночных), а также различная степень патогенности по отношению к хозяевам обусловили для триходин выяснение вопросов изменчивости инфузорий в зависимости от абиотических и биотических факторов среды (Костенко, 1981; Kazubski, 1971, 1981, 1982).

Целью настоящей работы было изучение показателей инвазии и изменчивости триходин, обитающих в мантийной полости распространенных бентостных и перифитонных моллюсков *T. fluviatilis*, в зависимости от абиотических и биотических характеристик местообитаний хозяев.

### Материал и методы

Материалом для исследования послужили сборы моллюсков в трех точках: на реке Рось (2 точки сбора: в районе городов Белая Церковь и Корсунь-Шевченковский) и на Днепре (в районе ст. метро «Славутич», Киев) в июле–августе 2008 г. Исследуемые участки были выбраны с учетом отличия условий обитания моллюсков и плотности их популяций (табл. 1).

Из каждого биотопа были отобраны моллюски *Theodoxus fluviatilis* в количестве не менее 30 экз. Моллюсков подвергали полному паразитологическому вскрытию с последующим приготовлением сухих мазков инфузорий, которые импрегнировали азотнокислым серебром по Кляйну (Иванов, Полянский, 1981). Инфузорий определяли с учетом обобщающих публикаций (Костенко, 1981; Raabe, 1959).

## Результаты и обсуждение

При изучении препаратов инфузорий из моллюсков *T. fluviatilis* во всех изученных биотопах были обнаружены два вида инфузорий рода *Trichodina* — *Trichodina baltica* (Quennerstedt, 1869) и *Trichodina pediculus* (O. F. Müller, 1786). Преобладающим по распространению и численности видом оказалась *T. baltica* (рис. 1), экстенсивность инвазии (ЭИ) *T. baltica* во всех биотопах составила 100%, интенсивность инвазии (ИИ) — от 1 до 257 экз./особь. Для вида *T. pediculus* характерны существенно более низкие показатели инвазии: ЭИ — 5–9%, ИИ — 1–15 экз./особь.

Отличия в показателях инвазии моллюсков из различных биотопов позволили предположить влияние на эти показатели факторов среды обитания (табл. 1).

Наибольшая ИИ моллюсков триходинами наблюдалась в исследованном биотопе № 3 (табл. 1), этому, на наш взгляд, сопутствовало отсутствие высшей водной растительности (ВВР), умеренная скорость течения и высокая температура. Для биотопа № 1 характерна наименьшая ИИ несмотря на высокую плотность поселения моллюсков (90 экз./м<sup>2</sup>), причиной такого низкого показателя могли стать несколько большая скорость течения и обилие высшей водной растительности. Биотоп № 2 занимает промежуточное положение как по показателям инвазии, так и по наблюдаемым факторам окружающей среды (умеренная скорость течения и незначительное развитие ВВР).

Для поиска отличий между исследованными биотопами не только по показателям инвазии, была проанализирована межпопуляционная изменчивость некоторых морфологических признаков инфузорий. Для этого нами сравнивались следующие показатели: диаметр прикрепительного диска с прилегающей мембраной ( $d_B$ ), длина лезвия зубца ( $l_1$ ), длина луча зубца ( $l_2$ ), количество зубцов прикрепительного диска ( $n$ ). Для инфузорий из всех биотопов характерна положительная зависимость количества зубцов и диаметра прикрепительного диска.

**Таблица 1. Некоторые характеристики исследованных биотопов и показатели инвазии моллюсков *Theodoxus fluviatilis* инфузориями**

**Table 1. Some characteristics of the surveyed biotops and parametres of invasion of molluscs *Theodoxus fluviatilis* by ciliates**

Биотоп	Скорость течения, м/с	Водная растительность	Локализация популяции	Плотность поселения, экз./м <sup>2</sup>	Температура среды, t°С	ИИ, экз./особь
р. Днепр (№ 1)	0,5	Водорослевые обрастания в месте обитания моллюсков. Большое количество высшей водной растительности ( <i>Potamogeton natans</i> L., <i>Elodea canadensis</i> , <i>Ceratophyllum Trapa natans</i> L.).	Каменная насыпь (шпора)	90	22	19,08
р. Рось — Белая Церковь (№ 2)	0,5	Водорослевые обрастания в месте обитания моллюсков. Незначительное количество высшей водной растительности ( <i>Potamogeton natans</i> , <i>Najas</i> sp.).	Бетонная плита	70	22	74,72
р. Рось — Корсунь-Шевченковский (№ 3)	0,3	Водорослевые обрастания в месте обитания моллюсков незначительны. Высшая водная растительность отсутствует.	Каменистое дно	85	24	92,68





- Костенко С. М. Урцеоляріїди (перитрихи, мобілії). — К. : Наук. думка, 1981. — 145 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. — Л. : Наука. 1970. — 372 с.
- Харченко Т. А. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. — К. : Інститут гідробіології НАН України, 2000. — 64 с
- Юришинец В. И., Баланда О. В. Влияние алкалоидов кубышки желтой *Nuphar lutea* (L.) Smith на симбиоценотические системы некоторых видов двустворчатых моллюсков // Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. — Житомир : Волинь, 2004. — С. 251–254
- Kazubski S. L. Morphological variability of *Semitrichodina sphaeronuclea* (Lom, 1956) // *Acta Protozoologica*. — 1971. — N 3. — P. 251–259.
- Kazubski S. L. Morphological variability of *Trichodina nigra* Lom (Ciliata, Peritrichida), a Parasite of *Lucioperca lucioperca* (L.) from Szczecin Gulf // *Acta Protozoologica*. — 1981. — N 3. — P. 103–107.
- Kazubski S. L. Morphological Variability of *Trichodina reticulata* Hirschmann et Partsch, 1955 (Ciliata, Peritrichida), a Parasite of *Carassius carassius* (L.) from Small Pond in Kortowo // *Acta Protozoologica*. — 1982. — N 12. — P. 1–6.
- Lynn D. H., Small E. B. Phylum Ciliophora, Doflein, 1901 // *The illustrated guide to the Protozoa* (second edition). Vol. 1 / Eds J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Brandbury. — USA : Society of Protozoologists, 2000. — P. 630–631
- Raabe Z., Raabe J. Urceolariidae of molluscs of the Baltic Sea // *Acta Parasitol. Polonica*. — 1959. — 4. — P. 453–467.

УДК 595.42:595.799+591.51

## ИЗМЕНЕНИЯ АКАРОФАУНЫ УЛЬЕВ МЕДОНОСНЫХ ПЧЕЛ В ЛЕТНИЙ И ЗИМНИЙ ПЕРИОД

Л. М. Залозная, В. Е. Кирюшин

*Институт зоологии им. Шмальгаузена НАН Украины  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: kyrya1@yandex.ru, zablud@izan.kiev.ua*

**Изменения акарофауны ульев медоносных пчел в летний и зимний период.** Залозная Л. М., Кирюшин В. Е. — Описаны изменения акарофауны ульев медоносных пчел в летний и зимний период. Обнаружено 15 видов гамазовых и 9 видов акароидных клещей, среди которых можно выделить два различных комплекса. В ноябре–марте преобладают акароидные сапрофаги, в мае–июле — гамазовые хищники. Максимальное разнообразие акарофауны ульев наблюдается в апреле–мае, минимальное — в ноябре–январе.

Ключевые слова: акарофауна ульев, клещи, медоносная пчела, сезонная динамика.

**Changes of Hives Acarofauna are Described in a Summer and Winter Period.** Zaloznaya L. M., Kiryushin V. E. — The changes of hives acarofauna are described in a summer and winter period. Found out 15 species of parasitiformes and 9 species of acariformes mites, among which it is possible to select two different complexes. Acaroid saprophages prevail in November–March, in May–July — gamasoidae predators. The maximal variety of hives acarofauna is observed in April–May, minimal in November–January.

Key words: hives acarofauna, mites, honey bee, seasonal dynamics.

### Введение

Ульи медоносных пчел являются специфическим биотопом, с очень своеобразными обстоятельствами, обусловленными обитанием в них пчелиной семьи. Это обеспечивает возможность развития в нем большого количества клещей различных групп, которые составляют основу фауны ульевого сора. Существование своеобразной фауны ульев во многом зависит от состояния пчелиных семей. Большинство ульевых клещей не связаны напрямую с пчелами, питаются органическими остатками, имеющимися на дне, и обитают в улье соре, хотя, среди них также встречаются паразиты и вредители медоносных пчел.

Изучению акарофауны ульевого сора медоносной пчелы на территории бывшего СССР посвящено достаточное количество работ (Брегетова, 1953; Гробов, 1991; Дудинский, 1992 и др.).

Для фауны клещей ульев в СССР описано более 120 видов постоянных и факультативных видов (Гробов, 1991). Была также изучена акарофауна пчелиных ульев отдельных регионов Закарпатья (Дудинский 1990, 1991, 1992). Имеется несколько работ по фауне клещей, обитающих в ульях с медоносными пчелами, в Польше (Chmielewski, 1998) и тропиках Южной Азии, в ульях медоносной и восковой пчел (Delfinado-Baker, Baker, 1983). Однако в центральной и северной части Украины, за исключением отдельных работ по изучению акарофауны сора в бортиях Полесского заповедника (Залозная, Пилецкая, 2007), такие исследования не проводили.

### Материал и методы

Изучен видовой состав клещей (Acari), обитающих в улье соре на протяжении одного года. Материал собран из 30 ульев пасеки Института зоологии в г. Киеве. Пчел содержали в лежаках на рамку Дадана.

Уход за пчелами производили по общепринятым методикам, зимовка (ноябрь–март) проходила в приспособленном помещении с принудительной вентиляцией и температурой в 4–7°C.

Ежемесячно в течение года собирали ульевый сор со дна ульев, преимущественно из подрамочного пространства. Ульевый сор разбирали с помощью бинокуляра МБС–9, отобранных клещей фиксировали в постоянные препараты в жидкости Фора–Берлезе. Сходство видового состава клещей из различных проб в течение года определяли с помощью индекса Сьеренсена–Чекановского.

### Результаты исследований

Всего зарегистрировано 22 вида клещей. Большую часть из них составляли паразитиформные клещи: *Varroa destructor* (Anderson et Trueman), *Lasioseius berlesei* (Evans), *L. ometes* (Willman), *L. furcisetus* (Athias-Henriot), *Ameroseius* sp., *Proctolaelaps pigmaeus* (Evans), *P. bickleyi* (Westerboer), *Paragarmania dentriticus* (Evans), *Macrocheles* sp., *Hypoaspis* (C.) *vacua* (Evans et Till), *H. (G.) heselhausi* (Oudemans), *Parasitellus crinitus* (Oudemans), *P. fucorum* (De Gees), *Urobovella* sp., *Oplitis minutissima* (Berlese). Все клещи, кроме *V. destructor*, который постоянно присутствует в ульях, появлялись в апреле и исчезали в сентябре. Вид *Ameroseius* sp. в этот период был зафиксирован во всех пробах в значительном количестве.

Акариформные клещи оказались менее разнообразными и были представлены *Acatiledon redikorzevi* (A. Z.), *Glycyphagus domesticus* (Deg), *Carpoglyphus lactis* (L.), *Thyrophagus* sp., *Acarus siro* (L.), *Sheloribates* sp., *Cheyletus eruditus* (Schrank). В течение всего года встречались *Gl. domesticus* и *Thyrophagus* sp., в апреле–июне появились *C. lactis* и *A. siro*. Наибольшее видовое разнообразие акариформных клещей наблюдалось в мае (табл. 1).

Как видно из таблицы 1, в ноябре–январе в пробах ульевого сора находили два вида клещей — *Glycyphagus domesticus* и *Acatiledon redikorzevi*. В феврале–марте к ним присоединяется *Acarus siro*.

В начале апреля доминировали также *G. domesticus*, *A. redikorzevi*, которые питаются органическими остатками, количество этих хищников было незначительным. Однако, в отличие от акарофауны ульев марта, их уже обнаруживали. Названные 2 вида активно размножались в подморе пчел, о чем свидетельствует

Таблица 1. Встречаемость клещей в ульевого сора в течение года\*

Table 1. The find of mites in hive dust at the different time of year

Вид	Месяц								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
<i>Lasioseius berlesei</i>					1(25)				
<i>L. ometes</i>					1(25)				
<i>L. furcisetus</i>					1(25)	1(10)			
<i>Ameroseius</i> sp.					11 (25)	7(10)	2(2)		
<i>Proctolaelaps pigmaeus</i>			1(32)	1 (10)	3(25)				
<i>P. bickleyi</i>					1(25)				
<i>Paragarmania dentriticus</i>					1(25)	1(10)			
<i>Macrochele</i> sp.			2 (32)		1(25)	1(10)			
<i>Hypoaspis</i> (C.) <i>vacua</i>					3(25)				
<i>H. (G.) heselhausi</i>					1(25)				
<i>Parasitellus crinitus</i>				1(10)		1(10)			
<i>P. fucorum</i>				1 (10)					
<i>Urobovella</i> sp.					1(25)				
<i>Oplitis minutissima</i>			1 (32)			3(10)	2(2)		
<i>Acatiledon redikorzevi</i>	8 (10)	8 (10)	22 (32)	5 (10)	10(25)		2(2)	12 (25)	5 (10)
<i>Glycyphagus domesticus</i>	9 (10)	10 (10)	31 (32)	8 (10)	15(25)	4(10)	2(2)	6 (10)	9 (10)
<i>Carpoglyphus lactis</i>						3(10)			
<i>Thyrophagus</i> sp.					3(25)	5(10)			
<i>Acarus siro</i>		1(10)	4 (32)	2 (10)	1(25)	1 (2)			
<i>Sheloribates</i> sp.			1 (32)						
<i>Cheyletus eruditus</i>					2(25)		1(2)		
<i>Amblyseis</i> sp.					1(25)				

\* Пробы, в которых обнаружен клещ данного вида (общее количество проб).

наличие большого числа их преимагинальных форм, что, очевидно, свидетельствует о том, что условия в марте–апреле являлись оптимальными для этих видов. С другой стороны, ни в период декабря–февраля, когда в зимовнике наблюдались температуры  $5 \pm 0,02^\circ\text{C}$ , ни в мае, когда зимняя фауна сменилась летней, не наблюдалось интенсивного размножения этих клещей. Преимагинальные формы встречались в единичных пробах.

В то же время в начале апреля не обнаружено более теплолюбивого *Carpoglyphus lactis*, который являлся одним из доминантов в Закарпатье в аналогичный период, сосуществуя с *Glycyphagus domesticus*. Единичных паразитиформных клещей обнаруживали в отдельных пробах. Очевидно, условия улья в этот период не благоприятствуют их появлению. В целом, в апреле акарофауна ульев является значительно более разнообразной, чем в марте.

В мае акарофауна ульев значительно обогатилась. В этот период по-прежнему доминировали *Glycyphagus domesticus*, и *Acatiledon redikorzevi*. Появились тироглифиды. Резко возросло количество хищников, таких как *Ameroseius* sp. (встречавшийся в 40% проб), *Cheyletus eruditus*, *Amblyseis* sp., *Proctolaelaps pigmaeus*, гипоасписы. В одной пробе отмечены почвенные *Urobovella* sp. В то же время из проб ульевого сора исчезли виды рода *Parasitellus*.

В этот период по встречаемости доминировали хищные виды, *Ameroseius* sp. Из других видов паразитиформных клещей появился *Oplitis minutissima*. В комплексе видов акароидных клещей продолжалось вытеснение *G. domesticus* такими видами, как *Thyrophagus* sp. Появляется *Carpoglyphus lactis*, и совершенно исчезает *Acarus siro*. Выраженного доминанта среди акароидных клещей не наблюдалось. Таким образом, к июню происходило подавление видов «зимней» фауны видами «летней». Из видов первой в июне остается практически только *G. domesticus*, имеющий значительно меньшую численность и встречающийся лишь в 40% проб, тогда как весной — 60–80%.

Следовательно в условиях Киевской обл. становление «летней» фауны клещей ульевого сора наблюдается практически на два месяца позже, чем в Закарпатье (Дудинский, 1992), а переходный период растягивается на март–май. Значительно позже, в меньшем количестве и числе проб появляется *Carpoglyphus lactis*, занимающий ту же нишу, что и *Glycyphagus domesticus* — клещ, поедающий легкодоступные органические остатки, но развивающийся при более высоких температурах. Полного же вытеснения второго вида первым в летний период так и не происходит.

В связи с усилением семей в июле количество ульевого сора резко снижалось, а в августе–сентябре отбор проб ульевого сора оказался вообще невозможным. Видимо, это и обусловило значительно меньшее количество видов клещей (пять), обнаруженных в июле.

Различия между фауной клещей, обитающей в ульевоом соре, в зимний и летний период доказывает низкий коэффициент фаунистического сходства (табл. 2).

В ноябре акарофауна ульевого сора идентична январской. В ней встречаются исключительно *A. redikorzevi* и *G. domesticus*. Это можно объяснить изоляцией ульев в стабильных условиях зимовника, умеренно низкими температурами. Некоторое обогащение фауны наступает уже в феврале, до выставки зимовника пчелиных семей. Возможно, это связано с увеличением количества легкодоступной пищи — подмора пчел — в этот период, а также началом активной деятельности пчел по выращиванию расплода.

Между акарофауной ульев в январе и июне сходство является незначительным (коэффициент Соренсена-Чекановского равен 0,15).

Таблица 2. Коэффициенты Соренсена-Чекановского для акарофаун ульевого сора в течение года  
 Table 2. Coefficients of Sorensen-Chekanovsky for acarofaunes of hive dust at the different time of year

Месяц	Месяц								
	1	2	3	4	5	6	7	11	12
1	1	0,8	0,44	0,5	0,21	0,15	0,57	1	1
2	0,8	1	0,86	0,66	0,3	0,15	0,5	0,8	0,8
3	0,44	0,86	1	0,62	0,42	0,47	0,5	0,44	0,44
4	0,5	0,66	0,62	1	0,35	0,25	0,36	0,5	0,5
5	0,21	0,3	0,42	0,35	1	0,44	0,36	0,21	0,21
6	0,15	0,15	0,47	0,25	0,44	1	0,4	0,15	0,15
7	0,57	0,5	0,5	0,36	0,36	0,4	1	0,57	0,57
11	1	0,8	0,44	0,5	0,21	0,15	0,57	1	1
12	1	0,8	0,44	0,5	0,21	0,15	0,57	1	1

В целом же, данные таблицы 2 свидетельствуют о происходящей весной постепенной замене «зимней» фауны клещей на «летнюю», значительно более богатую, а также четких различиях между «зимним» и «летним» комплексами видов.

### Обсуждение

Согласно полученным данным, фауна клещей ульевого сора отличалась значительной изменчивостью как в течение сезона, так и между различными ульями пасеки. При этом четко прослеживалась группа видов, присутствующих в большинстве ульев в данный период, и составляющих основу акарофауны.

Основные представители фауны клещей ульев являются либо сапротрофами, питающимися легкодоступными органическими остатками, как *G. domesticus*, *Thyroglifus* sp., *Acarus siro*, либо хищниками, как хейлетида, фитосеиды и большинство видов гамазовых клещей.

Наибольшее видовое разнообразие акароидных клещей наблюдалось в июне, в то же время количество особей в пробе снижалось, что мы объясняем активностью пчел по освоению улья и уменьшением количества ульевого сора, и, с другой стороны, активизацией клещей подстилки в местах размещения ульев. Резко возрастало также количество хищников. Снижение видового разнообразия клещей в июле обусловлено, очевидно, небольшим объемом ульевого сора, поскольку в этот период пчелы полностью осваивают улей и выносят сор. В августе и сентябре нам, по тем же причинам, не удалось собрать ульевый сор.

Таким образом, в июне–сентябре ульи малопригодны для обитания в них клещей. Значительное сходство акарофауны ульев в июле с «зимней», кроме того, может быть обусловлено значительно более ранней заменой «зимней» фауны на «летнюю», чем это было описано ранее (Дудинский, 1992). Причины этого явления требуют дальнейшего изучения. Таким образом, акароидные клещи являлись постоянными обитателями улья, в то время как паразитиформные (за исключением *V. destructor*) встречались лишь в раннелетний период. Это свидетельствует о том, что в зимне-весенний период основные представители акарофауны ульев — сапротрофы, связанные с органическими остатками, а в летний — хищники.

Необходимо отметить, что схожие закономерности смены видов клещей фауны ульевого сора в течение года отмечались в работах Т. Т. Дудинского (1990, 1991, 1992), хотя имеются и отличия, обусловленные как различиями, связанными с тем, что исследования проводили в разных природно-климатических зонах, так и особенностями ухода за пчелиными семьями на разных пасеках.

## Заключение

Проведенное исследование фауны клещей ульев медоносных пчел выявило следующее.

Акарофауна ульев медоносных пчел пасеки Института зоологии представлена 24 видами клещей.

В зимний и летний период фауна клещей ульев медоносных пчел представлена различными комплексами видов, сходство между которыми является незначительным. В ноябре–марте преобладают акароидные сарпрофаги, в мае–июле–гамазовые хищники.

Максимальное разнообразие акарофауны ульев наблюдается в апреле–мае, когда происходит смена «зимней» фауны клещей «летней».

В условиях Киева это происходит позже, чем в Закарпатье, и более продолжительно. При этом не наблюдается полного исчезновения доминантов зимнего периода, таких как *G. domesticus*, как это происходит в Закарпатье.

Несмотря на определенные общие закономерности смены видов в акарофауне ульев в условиях Закарпатья и Киева, наблюдаются и отличия, что может быть обусловлено особенностями биологии пчелиных семей в разных регионах.

*Брегетова Н. Г.* К фауне гамазовых клещей Дальнего Востока // Паразитол. сб. — 1953. — 15. — С. 302–338.

*Гробов О. Ф.* Клещи: паразиты пчел и вредители их продукции. — М. : Росагропромиздат, 1991. — С. 19–69.

*Дудинский Т. Т.* Клещи-обитатели гнезд карпатской медоносной пчелы // Ветеринария. — 1990. — № 3. — С. 45–46.

*Дудинский Т. Т.* Гамазовые клещи из гнезд карпатской пчелы // Вестн. зоологии. — 1991. — № 5. — С. 25–26.

*Дудинский Т. Т.* Акарофауны гнезд карпатской пчелы в условиях Закарпатья : Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. — Киев, 1992. — 16 с.

*Залозная Л. М., Пилецкая И. В.* Клещи (Acari) на медоносной пчеле *A. Mellifera* L. и шмелях (*Hymenoptera, Apidae*) в Полесском заповеднике, Украина // Проблемы и перспективы общей энтомологии : Тез. Тринадцатого съезда Русского энтомол. об-ва (Краснодар, 9–15 сент. 2007 г.) — Краснодар, 2007. — С. 119–120.

*Chmielewski W.* Mites (Acarina) occurred on social bees // Wiad. entomol. — 1998. — 16 (3–4). — P. 201–261.

*Delfinado-Baker M., Baker E. V.* A new species of *Neocyphoaelaps* (Acari, Ameroseiidae) from combs of Indian honey bee // Apidol. — 1983. — 14 (1). — P. 1–7.

УДК 576.895.1:599.73(477.72)

## ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКИЙ СТАТУС СИТАТУНГИ (*TRAGELAPHUS SPEKEI GRATUS*) В ЗООПАРКЕ «АСКАНИЯ-НОВА» (УКРАИНА)

Н. С. Звегинцова

Биосферный заповедник «Аскания-Нова» им. Ф. Э. Фальц-Фейна УААН  
ул. Фрунзе, 13, Аскания-Нова, Херсонская обл., 75230 Украина  
E-mail: askazveg@rambler.ru

**Гельминтологический статус ситатунги (*Tragelaphus spekei gratus*) в зоопарке «Аскания-Нова» (Украина).** Звегинцова Н. С. — Обобщены результаты гельминтологических исследований ситатунги за период 1979–2008 гг. Средняя интенсивность инвазии ситатунги стронгилидами желудочно-кишечного тракта составила  $31,5 \pm 11,5$  я/г, экстенсивность — 68%. Приведен анализ сезонной динамики инвазии. Гельминтофауна включает 8 видов нематод, в т. ч. 6 видов стронгилид (*Strongylidae*), из которых доминируют *Cooperia verrucosa* и *Haemonchus contortus*. Вид *C. verrucosa* специфичен для жвачных животных Африки, остальные виды гельминтов обычны для домашних жвачных юга Украины. Приведен ряд профилактических противопаразитарных мероприятий.

Ключевые слова: ситатунга, паразитологическая ситуация, инвазия, стронгилиды, Украина.

**Helminthological Status of the Sitatunga (*Tragelaphus spekei gratus*) at Askania Nova Zoo (Ukraine).** Zveginsova N. S. — The results of helminthological researches of the sitatunga between 1979 and 2008 are generalized. A mean intensity of the sitatunga's infection with helminthes of the digestive tract (*Strongylidae*) was  $31,5 \pm 11,5$  eggs/g, and the prevalence 68%. An analysis of the seasonal dynamics of infection is given. The helminthic fauna is represented by 8 species of the class Nematoda, including six species of the strongylides *Strongylidae*. The most prevalent species are *Cooperia verrucosa* and *Haemonchus contortus*. *C. verrucosa* species is specific for ruminants of Africa. The rest of helminthes' species are common for domestic ruminants of South Ukraine. A series of preventive antiparasitic measures is given.

Key words: sitatunga, parasitological situation, helminth infection, strongylidae, Ukraine.

Зоологический парк является составляющей частью Биосферного заповедника «Аскания-Нова», одного из старейших в Украине. Уже более 130 лет здесь занимаются сохранением видового разнообразия животного мира нашей планеты.

Совместное содержание животных, завезенных с разных континентов, из разных зоогеографических зон, наложение аборигенной и завозной паразитофаун, трансформация, происходящая с различными компонентами паразитоценозов в условиях южноукраинской степи привели к сложному и многоступенчатому формированию современного паразитарно-фаунистического комплекса (Звегинцова, 1998). В связи с этим изучение паразитофауны интродуцентов зоопарка в динамике представляет особый научный интерес. В доступной нам литературе сведения о гельминтологических исследованиях ситатунги крайне скудны. Известно, что в Уганде в печени ситатунги находили *Fasciola tragelaphi*, у родственников ситатунги *Tragelaphus angasi* регистрировали 10 видов нематод, у *T. strepsiceros* — 5 видов (Boomker et al., 1986). Предварительные данные о гельминтах этой антилопы в «Аскания-Нова» опубликованы нами ранее (Треус и др., 2000).

В данной работе представлены результаты многолетнего мониторинга гельминтологического статуса ситатунги *Tragelaphus spekei gratus* Sklater, 1880 — акклиматизанта с африканского континента. Ареал обитания ситатунги очень велик и простирается от Сахары до северных границ Южной Африки, но распространение ее пятнисто, а о численности нет точных сведений. В природных условиях эти животные населяют гидроморфные территории (заболоченные участки, окрестности озер, берега крупных рек), поедают в основном водную траву: *Vossia cuspidata*, *V. papyrus*, *V. mauritanus*. Держатся преимущественно по одиночке, редко создавая группы из 2–4 особей (Наумов, Кузякин, 1971).

Ситатунга является редким видом, вследствие чего она внесена в Красный список МСОП (статус LR/nt — сниженного риска / близки к находящимся на грани уничтожения).



## Материал и методы

В зоопарк «Аскания-Нова» ситатунга была завезена в 1960 г. и с тех пор постоянно присутствует в коллекции в количестве 4–6 особей. Эти животные очень пугливы, поэтому в течение теплого сезона года, с апреля по ноябрь, их содержат поодиночке или группами по 2–3 особи в небольших вольерах (0,04–0,15 га) с грунтовым покрытием и травяной растительностью изолированно от других видов животных. С наступлением холодов (с ноября по апрель), этих антилоп переводят в зимние помещения, в станки с грунтовым и асфальтовым покрытием. В последние годы практикуют совместное содержание ситатунги и сайгаков в вольере экскурсионного маршрута.

Случаев смертности ситатунг от инвазий в истории их разведения в зоопарке «Аскания-Нова» не зарегистрировано. Вероятность присутствия инвазионного фактора могла иметь место в патологиях желудочно-кишечного тракта. Причинами смертности ситатунг в зоопарке «Аскания-Нова» с 1979 по 2008 гг. являлись: травма, инфаркт и актиномикоз (каждая из причин — по 17%), слаборожденность (в т. ч. мертворожденность) и пневмония — по 11,4%, воспалительные процессы желудочно-кишечного тракта, следствие инбридинга (врожденные уродства, контрактура суставов) и физиологическая старость — по 5,7%, патологические роды, туберкулез и гибель по неустановленной причине — по 3%.

За 1979–2008 гг. проведены паразитологические исследования 22 ос. ситатунги. Использовали методы прижизненных (гельминтово- и ларвоскопия) и постмортальных исследований. Овоскопические исследования проводили по Фюллеборну (Котельников, 1984) и МакМастеру (Whitlock, 1980). Интенсивность инвазии (ИИ) животных определяли по количеству яиц гельминтов в 1 г фекалий (ЕрG), всего исследовано 192 пробы. Применение этих же методов дает возможность определять фаунистическую принадлежность некоторых гельминтов с точностью до рода благодаря специфической структуре яиц. Метод ларвоскопии по Берману-Орлову в модификации Щербовича с предварительным культивированием личинок (Котельников, 1984) использовали для изучения состава сообщества кишечных гельминтов посредством дифференцирования структуры инвазионных личинок. Этим методом исследовано 17 проб фекалий. Постмортально изучали гельминтофауну павших или вынужденно убитых животных, применяя метод полного гельминтологического вскрытия отдельных органов по Скрыбину (Котельников, 1984): исследовали содержимое сычуга, тонкого и толстого отделов кишечника на наличие гельминтов пищеварительного тракта, слизистую оболочку этих органов с целью сбора всех половозрелых и личиночных форм гельминтов, а также бронхи, подкожную клетчатку, брюшную полость и печень. Исследовано три особи ситатунг, собрано и определено до вида 76 экз. гельминтов. Фиксировали их в растворе Барбагалло или 70°-ном этиловом спирте. Для просветления нематод применяли молочную кислоту, глицерин или 80%-ный раствор фенола в глицерине. Видовую принадлежность собранных гельминтов определяли по морфологическим признакам (Gibbons, 1981; Трач, 1986; Говорка и др., 1988; Ивашкин и др., 1989).

Статистическую обработку проводили с применением стандартных статистических методов (Лакин, 1990). Для определения достоверности разницы средних использовали критерий Вилкоксона (W).

## Результаты

У ситатунги обнаружены только круглые черви класса Nematoda, паразитирующие в пищеварительном тракте. Основу сообщества желудочно-кишечных нематод составляют представители отряда Strongylida. В фекалиях выявляли яйца стронгилидного типа, в частности *Nematodirus* sp., идентифицируемые морфологически. На рисунке 1 представлена динамика основных параметров зараженности ситатунги стронгилидами по результатам прижизненных исследований.

Средняя экстенсивность инвазии (ЭИ) ситатунги оказалась достаточно высокой — 68%. Только для восьми из 26 лет исследований она не превышала 50%, но и 100%-ной была лишь для 5 лет. В некоторые годы (1980, 1982, 1985 и 2001) инвазию не регистрировали совсем. В большинстве случаев из 3–6 исследованных особей одна или две оказывались свободными от гельминтов. Средняя ИИ ситатунг составляет  $31,5 \pm 11,5$  я/г (limit 0–416). В начале исследований ЕрG не превышало 50, но в течение 1987–1988 гг. у них наблюдали резкий рост интенсивности стронгилидоза, в связи с чем были проведены дегельминтизации. При этом уже повторное использование антгельминтика имидазолового ряда, тетраимизол-гранулята венгерского производства, который в течение нескольких применений был достаточно эффективным у других видов антилоп, в частности, канны и нильгау, (повторное использование оказалось для ситатунг не достаточно эффективным). Замена этого антгельминтика на препарат с другим действующим веществом (фенбендазолового ряда) позволила добиться ожидаемого эффекта.

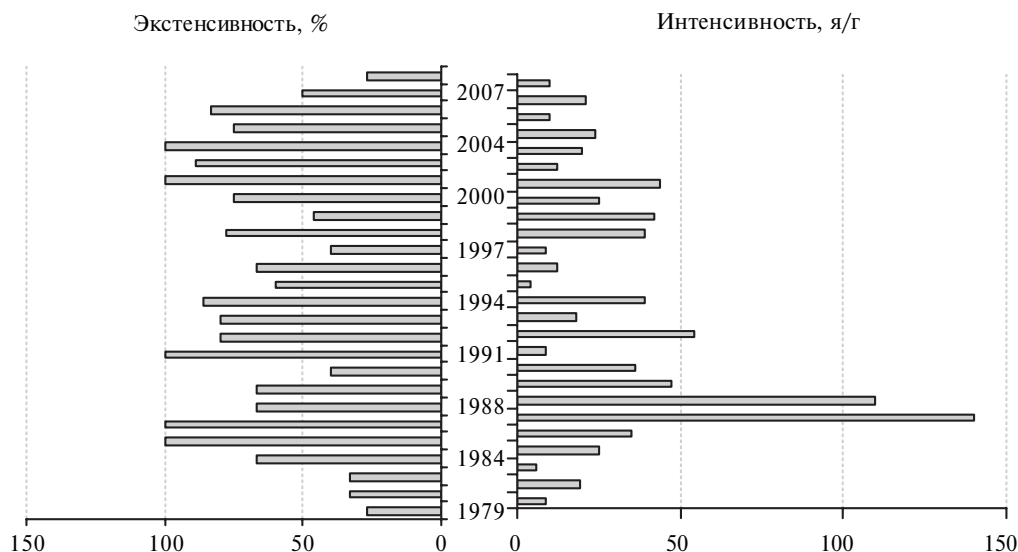


Рис. 1. Зараженность ситатунги стронгилидами желудочно-кишечного тракта по данным копрологических исследований.

Fig. 1. Infection of Sitatunga by gastrointestinal Strongylidae according to coprologic tests.

Подобных вспышек за время исследований больше не наблюдалось. Начиная с 2003 г. ЕрG не превышает 25 я/г.

Исследования сезонной динамики стронгилидозов ситатунги выявили два пика инвазии: весенний —  $35,7 \pm 15,1$  и несколько более высокий зимний —  $47,7 \pm 4,3$  я/г, хотя эта разница оказалась статистически незначимой ( $p > 0,05$ ).

Учитывая малочисленность поголовья ситатунг в зоопарке, был применен метод ларвоскопии с предварительным культивированием инвазионных личинок в пробах фекалий ( $n = 132$ ) в разные сезоны 2003–2004 гг. Обнаружены личинки четырех родов стронгилид (Strongylida), в том числе трихостронгилиды (Strongylida, Trichostrongylidae): *Trichostrongylus* — 30 экз. (22,7%), *Ostertagia* — 26 экз. (19,7%), *Haemonchus* — 10 экз. (7,6%) и хабертииды (Strongylida, Chabertiidae) *Oesophagostomum* — 2 экз. (1,5%). Кроме того, в пробах присутствовали рабдитовидные личинки *Strongyloides papillosus* (Rhabditida, Strongyloididae) — 64 экз. (48,5%).

Обнаруженные при вскрытиях половозрелые гельминты (76 экз.) являлись представителями трех видов: один вид капиллярий *Aonchotheca bovis* (Trichurida, Capillariidae) — 1 экз. (1,3%) и два вида стронгилид — *Cooperia verrucosa* — 57 экз. (75%) и *Haemonchus contortus* — 18 экз. (23,7%).

### Обсуждение

В соответствии с разработанной нами шкалой инвазированности (Звезгинцова, Треус, 1989), уровень зараженности до 100 я/г позволяет отнести ситатунгу к группе наиболее устойчивых к гельминтам видов животных наряду с некоторыми другими видами антилоп Antilopinae, оленями Cervidae и быковыми Bovidae.

Наличие зимнего пика инвазии отличает ситатунгу от большинства других видов антилоп, исследованных нами в зоопарке «Аскания-Нова», у которых второй пик инвазии наблюдается осенью. Это может объясняться более растянутым периодом развития гельминтов, что может быть обусловлено своеобразным иммунным ответом этих хозяев на гельминтозную агрессию.

У домашних жвачных степной зоны Украины насчитывается 49 видов стронгилид (Трач, 1986). По совокупности результатов всех проведенных нами исследований, в составе гельминтофауны ситатунги выявлено только 8 видов гельминтов класса Nematoda: 6 видов стронгилид — *Cooperia verrucosa*, *Haemonchus contortus*, *Nematodirus* sp., *Ostertagia* sp., *Trichostrongylus* sp. и *Oesophagostomum* sp., а также *Aonchotheca bovis* и *Strongyloides papillosus*. У канны в зоопарке «Аскания-Нова» обнаружено 9 видов (Звегинцова, Треус, 2007), у бизона — 7 видов (Звегинцова, 2008). Подобное обеднение видового состава гельминтофауны парнокопытных зоопарка «Аскания-Нова» объясняется длительным раздельным содержанием домашних и диких видов жвачных.

Следует отметить, что капиллярию *Aonchotheca bovis* регистрировали ранее в Украине у мелкого рогатого скота (Ивашкин и др., 1989). У жвачных животных зоопарка «Аскания-Нова» этот вид зарегистрирован впервые.

Один из видов стронгилид — *Cooperia verrucosa* — специфичный паразит антилоп Африки, в частности канны, и, вероятно, завезен в Асканию-Нова вместе с хозяевами (Треус, Двойнос, 1980). Остальные виды — обычные эндопаразиты жвачных животных юга Украины (Трач, 1986).

Для предохранения ситатунг от инвазионных заболеваний необходимо проводить их паразитологический мониторинг путем использования копрологического методов диагностики — гельминтоооскопии по Фюллеборну или МакМастеру — индивидуально и как минимум дважды в год: весной и осенью. В случае обнаружения повышения уровня инвазии до среднего (100 до 500 я/г) следует применять пероральную дегельминтизацию. Учитывая пугливость этого вида антилоп, желательно избегать использования антгельминтных препаратов путем инъекций. Своевременная проверка эффективности антгельминтика позволит вовремя выявить тенденцию привыкания популяции гельминтов к действию данного вещества. В случае необходимости содержания ситатунги в одном вольере с другими видами животных, необходимо проводить тщательный мониторинг паразитологической ситуации соединяемых видов во избежание вспышек инвазии. Покрытие пола зимних помещений должно быть ровным и сухим для возможности более качественной его очистки. Покрытие выгульных дворов желательно оставлять грунтовым для эффективной фильтрации атмосферных осадков. В то же время необходимо учитывать, что ситатунги — влаголюбивые животные и обустройства вольеры, где их содержат, хотя бы небольшими водоемами.

Важным условием успешного содержания ситатунги является обеспечение ее сбалансированным и полноценным питанием. Именно нарушение этого условия является основной причиной такого небезопасного для ситатунг заболевания как актиномикоз, о чем говорилось выше. В условиях юга Украины наибольшее внимание необходимо уделять качеству сена, которое должно быть мягким, без грубых деревянистых стеблей и максимально разнотравным (Треус и др., 2000). Необходимым условием является также периодический, соответствующий зооветеринарным требованиям, лабораторный контроль качества кормов. Соблюдение этих условий обеспечит повышение резистентности животных, ослабление действия на них стрессовых факторов и будет способствовать предотвращению многих заболеваний, в частности актиномикоза и гельминтозов.

Говорка Я., Маклакова Л. П., Митух Я. и др. Гельминты диких копытных Восточной Европы. — М.: Наука, 1988. — 207 с.

Звегинцова Н. С., Треус М. Ю. Устойчивость диких копытных к некоторым инвазиям в условиях зоопарка «Аскания-Нова» // Научн.-техн. бюлл. УНИИЖ «Аскания-Нова». — 1989. — Вып. 1. — С. 47–48.

Звегинцова Н. С. Опыт изучения паразитоценозов диких копытных в Аскании-Нова и современная концепция контроля паразитозов в заповедниках // Актуальні питання збереження і відновлення

- степових екосистем : Матеріали Міжнар. наук. конф., присвяч. 100-річчю заповідання асканійського степу. — Асканія-Нова, 1998. — С. 52–57.
- Звезинцова Н. С., Треус М. Ю.* Изучение гельминтологического статуса канны *Taurotragus oryx* Р. в заповеднике «Аскания-Нова» // Вісті Біосф. заповідника «Асканія-Нова». — 2007. — **9**. — С. 129–136.
- Звезинцова Н. С.* Гельминтологический статус бизона *Bison bison* L. в зоопарке «Аскания-Нова» // Вісті Біосф. заповідника «Асканія-Нова». — 2008. — **10**. — С. 162–167.
- Ивашкин В. М., Орипов А. О., Сонин М. Д.* Определитель гельминтов мелкого рогатого скота. — М. : Наука, 1989. — 255 с.
- Котельников Г. А.* Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. — М. : Колос, 1984. — 238 с.
- Жизнь животных.* Млекопитающие, или звери / Под общ. ред. С. П. Наумова, А. П. Кузьякина. — М. : Просвещение, 1971. — С. 541–543.
- Лакин Г. Ф.* Биометрия. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.
- Трач В. Н.* Эколого-фаунистическая характеристика половозрелых стронгилят домашних жвачных Украины. — Киев : Наук. думка, 1986. — 216 с.
- Треус М. Ю., Двойнос Г. М.* К характеристике зараженности гельминтами антилоп в условиях Аскании-Нова // Тр. IX конф. Укр. об-ва паразитологов. — Киев, 1980. — Ч. 4. — С. 95–96.
- Треус М. Ю., Матвиенко А. О., Звезинцова Н. С.* Антилопа ситатунга в зоопарке «Аскания-Нова». — Одесса : АстроПринт, 2000. — С. 141–149.
- Boomker J.* The helminth parasites of various artiodactylids from some South African nature reserves // Onderstepoort. J. Vet. Res / J. Boomker, I. J. Horak, V. de Vos — 1986. — **53** (2). — P. 93–102.
- Gibbons L. M.* Revision of the African species of the genus *Cooperia* Ransom, 1907 (Nematoda, Trichostrongylidae) // Systematic Parasitology. — 1981. — **2**. — P. 219–252.
- Whitlock H. V., Kelly J. D., Porter C. J., Griffin D. L., Martin I. C. A.* In vitro field screening for anthelmintic resistance in strongyles of sheep and horses // Veterinary Parasitology. — 1980. — **7**. — P. 215–232.

УДК 576.89:599.735.31(476)

## ФАУНА ГЕЛЬМИНТОВ БЛАГОРОДНОГО ОЛЕНЯ (*CERVUS ELAPHUS*) РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ В БЕЛАРУСИ

**А. М. Кекшина, Е. И. Анисимова**

Государственное научно-производственное объединение  
«Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам»,  
ул. Академическая, 27, Минск, 220072 Беларусь  
E-mail: sid@biobel.bas-net.by

**Фауна гельминтов благородного оленя (*Cervus elaphus*) различных популяций в Беларуси. Кекшина А. М., Анисимова Е. И.** — Сравнение данных относительно зараженности и состава гельминтов в разных популяциях оленя благородного (*Cervus elaphus*), выявило наибольшее видовое разнообразие гельминтов в беловежской популяции, длительный период времени находящейся в стабильных условиях. На этой же территории высокая плотность популяции других видов копытных, имеющих сформированную гельминтофауну. Выявлены общие закономерности формирования гельминтофауны в новых популяциях. Авторы делают предположение о положительном влиянии процесса реакклиматизации на оздоровление популяции копытных в результате избавления от ряда инвазий.

Ключевые слова: гельминтофауна, олень, *Cervus elaphus*, Беларусь, реакклиматизация, популяция.

**The Helminth Fauna of Red Deer (*Cervus elaphus*) in the Different Populations in Belarus. Kekshina A. M., Anisimova E. I.** — The comparative analysis of helminthes infection, number and species composition of red deer helminthes in different populations, which created in the different times in Belarus were led. The nematodes invasion was dominated. The authors suppose about positive influence re-acclimatization on the improving from a health point of view of ungulate population.

Key words: helminth fauna, red deer, *Cervus elaphus*, Belarus, re-acclimatization, population.

### Введение

Реакклиматизация благородного оленя (*Cervus elaphus*) для обогащения охотничьих угодий практикуется давно. Почти во всех европейских странах благородный олень является одним из главных объектов спортивной и трофейной охоты. В зарубежных странах показатели численности, плотности населения и использования ресурсов оленей очень высокие. В 1999 г. в Германии добыто 53 120 оленей, в Австрии — 38 730, в Венгрии — 20 100. В Польше в охотсезон 2001/02 гг. добыто 31 100 оленей. Высокая стоимость трофеев и прибыльность охоты на оленей явилась одной из причин его расселения и разведения. Численность благородного оленя в Беларуси по учетам 2007 г. составляла 5747 ос., наибольшей (5630–6200 ос.) она была в 1989–1993 гг., а наименьшей (3500 ос.) — в 1996 г. Основная часть оленей сосредоточена в нескольких относительно крупных популяциях (беловежская — 1400 ос., осиповичская — 360, лясковичская — 280 и др.). Существует еще более 40 малых пространственно изолированных популяций данного вида диких копытных на территории Беларуси (Шакун, 2008). Значимость оленя в развитии охотничьего хозяйства страны обуславливает необходимость изучения зараженности этих животных паразитами, которые являются одним из биоценологических факторов, существенно влияющих на состояние популяции.

### Материал и методы

Гельминтологические исследования проводили в 2006–2009 гг. на базе охотхозяйства ГЛХУ «Тетеринское» и ГПУ НП «Беловежская пушча». Использованы стандартные методики прижизненной диагностики и вскрытия отдельных органов. При анализе полученных данных использовали индексы обилия и доминирования, коэффициенты сходства. Исследовано 73 пробы. Для сравнения использованы собственные и литературные данные.

## Результаты и обсуждение

Охотничье хозяйство ГЛХУ «Тетеринское» по лесорастительному районированию Беларуси (Юркевич, Гельтман, 1965) расположено на территории подзоны дубово-темнохвойных подтаежных лесов Оршанско-Могилевского лесорастительного округа с площадью охотугодий 79,0 тыс. га. В фауне охотхозяйства ранее преобладали лось, косуля, реже встречался кабан. Сейчас хозяйство специализируется на разведении благородного оленя. Основу популяции оленей составили 25 ос., завезенные в 1979 г. из «Беловежской пуши» и 23 ос., доставленные в 1980 г. из Осиповичей. В 2000–2006 гг. численность оленей увеличилась со 160 до 220 ос., однако для стабильности популяции в 2006 г. из «Беловежской пуши» завезли еще 33 + и 6 >. Всего на февраль 2009 г. насчитывается более 300 оленей. Инвазированность популяции составила 50,6%. Зарегистрированы представители трех классов (рис. 1, табл. 1). Доминировали нематоды, которых регистрировали в 86% случаев.

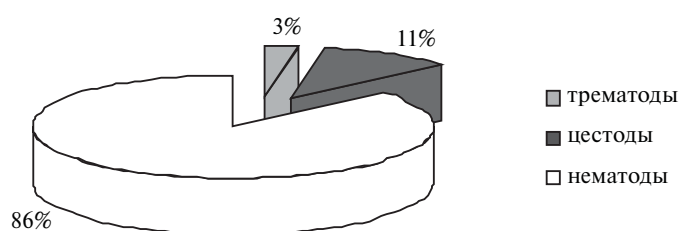


Рис. 1. Соотношение между классами гельминтов в тетеринской популяции благородного оленя.

Fig 1. Relative proportion of different classes of helminthes that infested the red deer population in Teterino terrain (Mogylevsky region).

Таблица 1. Видовое разнообразие гельминтов в различных популяциях благородного оленя в Беларуси  
Table 1. The helminths species of red deer in the different population in Belarus

Вид гельминта	Встречаемость, %	
	«Беловежская пушка» (Кочко)	ГЛХУ «Тетерино», 2006–2009
<i>Fasciola hepatica</i> Linnaeus, 1758	0,9	1,4
<i>Dicrocoelium lanceatum</i> (Rud, 1819)	0	5,5
<i>Paramphistomum cervi</i> (Zeder, 1790)	30,1	0
<i>Taenia hydatigena, larvae</i> (Pallas, 1766)	8,7	0
<i>Moniezia expansa</i> (Rub., 1810)	6,8	8,2
<i>Trichocephalus ovis</i> Abildgaard, 1795	13,5	0
<i>Aonchoteca bovis</i> (Schnyder, 1906)	2,9	0
<i>Chabertia ovina</i> (Fabricius, 1788)	0	1,4
<i>Dictyocaulus eckerti</i> Skrjabin, 1931	33,0	0
<i>Oesophagostomum venulosum</i> (Rud., 1809)	61,1	0
<i>Oesophagostomum radiatum</i> (Rud., 1803)	37,8	0
<i>Cooperia punctata</i> Ransom, 1907	2,9	4,1
<i>Ostertagia ostertagi</i> (Stiles, 1892)	1,9	0
<i>Ostertagia antipini</i> Matschulsky, 1950	13,5	5,5
<i>Setaria cervi</i> (Rud., 1819)	1,9	0
<i>Trichostrongylus colubriformis</i> Giles, 1892	21,3	6,8
<i>Nematodirus filicollis</i> (Rudolphi, 1802)	10,6	0
<i>Onchocerca flexuosa</i> (Wedl, 1856)	58,2	0
<i>Strongylatae</i> sp. Railliet et Henry, 1913	0	6,8
<i>Protostrongylus</i> sp. Kamensky, 1905	0	8,2
<i>Dictyocaulus viviparum</i> (Bloch, 1782)	0	15,1
<i>Parafilaria</i> p. Yorke et Maplestone, 1926	0	6,8
<i>Muellerius capillaries</i> (Mueller, 1889)	0	4,1
<i>Ascaris</i> sp. Skrjabin et Schulz, 1940	0	4,1
<i>Ehinococcus granulatus</i> (Batsch, 1786)	0	1,4

Фауна гельминтов оленя изучена достаточно полно. Всего в европейской части СССР у благородного оленя было зарегистрировано 54 вида гельминтов (Прядко, 1976). В каждой из популяций оленей обнаружено очень небольшое количество видов гельминтов: в «Беловежской пушке» — 17, в Воронежском заповеднике — 9, на Кавказе — 15 (в том числе на Северном Кавказе — 9 и столько же — в Азербайджане), в Подмосковье — 16. И лишь в Крыму у оленей зарегистрировано 43 вида, при чем большинство из них — трихостронгилиды (Рухлядев, 1959; Ромашов, 1964; Рыковский, 1984; Фертиков и др., 1999; Кочко, 2000).

Акклиматизация и реакклиматизация диких копытных влечет за собой изменение гельминтологического статуса территории. На некоторых территориях происходит обогащение гельминтофаунистических комплексов и заражение завозимых и аборигенных зверей несвойственными для них видами гельминтов. Наиболее полно изучена популяция благородного оленя в НП «Беловежская пушка». За длительный период исследований зарегистрированное видовое разнообразие гельминтов увеличилось с 12 (Беляева, 1959) до 16 (Кочко, 2000). В беловежской популяции доминировали представители двух классов. Из трематод — парамфистоматиды (30,1%), из нематод: эзофагостомы — (98,9%), онхоцерки (58,2%) и диктиокаулиды (33,0%). К субдоминантам можно отнести трихостронгилид (21,3%) (табл. 1, рис. 2).

За 30 лет существования тетеринская популяция почти сравнялась с беловежской по количеству видов гельминтов, однако ее состав на 80% оригинален. В двух популяциях выявлено по 25 видов гельминтов, но лишь 5 являются общими для них. Степень сходства видового состава — 0,33 (по Серенсену) и 0,2 (по Жаккару). При этом в ГЛХУ «Тетерино» у благородного оленя также часто встречаются диктиокаулиды и трихостронгилиды. Обилие гельминтов низкое (0,01–0,4). Доминируют по обилию диктиокаулиды (0,4) и трихостронгилиды (0,2).

Среди выявленных гельминтов в основном широко распространенные виды, свойственные всем копытным, как плотнорогим, так и полорогим, диким и домашним. Это дикроцелиум, фасциола, мониезии, диктиокаулюсы, капиллярии, власоглавы, эзофагостомум, хабертия, обычные виды трихостронгилид. Именно эти виды играют основную роль в формировании и существовании территориального гельминтофаунистического комплекса. Однако результаты исследований показали,

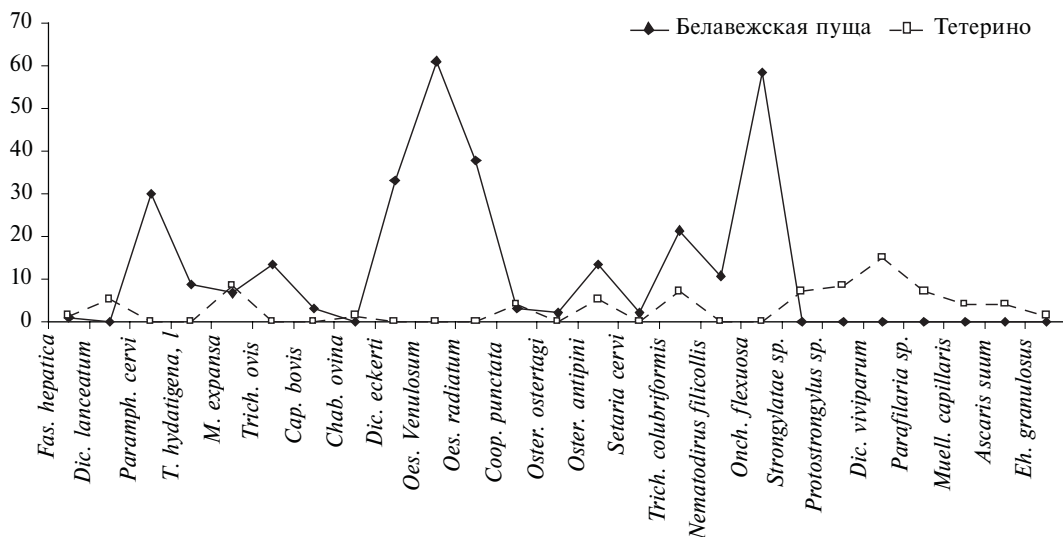


Рис. 2. Встречаемость гельминтов в различных популяции благородного оленя Беларуси.

Fig 2. Occurrence of the helminth species in the different red deer population in Belarus.

что у оленя тетеринской популяции, как и в других популяциях копытных на территории Беларуси, где проводят их гельминтологическое обследование (в ЭЛОХ «Лясковичи», «Негорельский учебно-опытный лесхоз») отмечена высокая встречаемость яиц *Ascaris* sp., предположительно *A. suum*, типичного паразита кабана (материал собран на подкормочной площадке кабанов). Это говорит о том, что олени и другие дикие копытные часто посещают общие станции, обсемененные инвазионным материалом. По-видимому, яйца данного вида гельминта ранее являлись транзитными у оленя (и зубра). Гельминтологическое вскрытие элиминированных животных со временем покажет, так ли это или идет процесс адаптации вида и расширение круга хозяев. Из копытных семейства Cervidae у косули регистрировали вид *Ascaris ovis* (Арнастаускене, Казлаускас, 1970), однако Я. Говорка с соавт. (1988) указывают, что у диких копытных Европы встречается один вид — *A. suum*.

Несмотря на достаточно широкое видовое разнообразие гельминтов в тетеринской популяции благородного оленя, встречаемость каждого вида и их обилие незначительны, что свидетельствует о хорошем физиологическом состоянии животных. В связи с тем, что олени, основатели новых популяций, проходят дегельминтизацию, в новых популяциях для многих видов гельминтов нет условий для циркуляции.

Таким образом, сравнительный анализ двух популяций благородного оленя выявил более высокую инвазированность беловежской популяции, которая характеризуется большим количеством доминирующих видов и более высоким их обилием. В ней чаще встречается полиинвазия. В популяциях оленей, интродуцированных в новые экологические условия процесс формирования гельминтофауны включает в себя ассимиляцию паразитов диких и домашних копытных, обитающих на данной территории.

Опыт, полученный в Государственных природоохранных учреждениях (ГПУ), Национальных парках (НП) и Экспериментальных лесохозяйственных хозяйствах (ГЛХУ) показал, что основную роль в достижении высоких показателей численности, плотности населения и добычи копытных играет полноценный комплекс биотехнических мероприятий, включая осенне-зимнюю подкормку, и проведение лечебно-профилактических мероприятий. Для предупреждения возникновения и распространения гельминтозов проводят специальные профилактические противопаразитарные мероприятия. Всех поступивших в хозяйство зверей карантинируют и подвергают копроскопическому обследованию. Обработывают их 1–2 раза в год. Для дегельминтизации мы рекомендуем использовать тимтетразол, максимально переносимая доза которого 1500 мг/кг. Препарат не обладает эмбриотоксическим, сенсibiliзирующим, тератогенным и кумулятивными свойствами, не раздражает кожу и слизистые оболочки. Он применяется против паразитов желудочно-кишечного тракта и дыхательных путей. Можно применять также противопаразитарный препарат широкого спектра действия — альверм, который применяют орально с кормом или водой в дозе 8 г на 100 кг живой массы, групповым или индивидуальным методом. Все ветеринарно-санитарные работы выполняют в соответствии с действующими нормативными документами. Наиболее эффективны комплексные мероприятия, включающие в себя противопаразитарные, общие ветеринарно-санитарные и специальные.

## Выводы

Сравнивая данные по видовому составу и встречаемости гельминтов в различных популяциях благородного оленя можно сделать предположение о положительном влиянии процесса реакклиматизации на состояние популяций



диких копытных в результате избавления от ряда инвазий. В новом местообитании у оленей формируется гельминтофауна, состоящая из паразитов диких и домашних копытных, обитающих на этой территории. На данный процесс влияет прежде всего физиологическое состояние хозяина, которое зависит от правильной организации биотехнических и лечебно-профилактических мероприятий.

- Арнастаускаене Т., Казлаускас Ю., Пужаускас Р.* Распространение эндопаразитов косуль в Литовской ССР // Пробл. паразитологии в Прибалтике. — Рига : Зинатне, 1970. — С. 68–71.
- Беляева М. Я.* К изучению гельминтофауны млекопитающих Беловежской пуши // Тр. ВИГИСа. — М., 1959. — Т. 6. — С. 100–144.
- Говорка Я., Маклакова Л. П., Митух Я. и др.* Гельминты диких копытных восточной Европы. — М., 1988.
- Кочко Ю. П.* Основные гельминтозы жвачных копытных Беловежской пуши. — 2000.
- Прядко Э. И.* Гельминты оленей. — Алма-Ата : Наука, 1976. — 228 с.
- Ромашов В. А.* К изучению гельминтофауны благородного оленя в Воронежском заповеднике // Тр. Астрахан. заповедника. — 1964. — Вып. 9. — С. 197–200.
- Рухлядев Д. П.* Гельминтофауна серн, туров, оленей и косуль в Кавказском заповеднике // Тр. Кавказ. заповедника. — 1959. — Вып. 5. — С. 95–124.
- Рыковский А. С.* Влияние рубок ухода и побочныхпользований лесами на зараженность гельминтами промысловых животных // Гельминты сельскохозяйственных и промысловых и охотничье-промысловых животных. — М., 1984. — С. 76–92.
- Фертиков В. И., Сонин М. Д., Рыковский А. С., Егоров А. Н.* Гельминты диких копытных национального парка «Завидово» и лесной зоны России. — Тверь, 1999.
- Шакун В. В.* Благородный олень (*Cervus elaphus*) в Беларуси — его реакклиматизация и современное состояние // Материалы Второй междунар. науч.-практ. конф. «Биологическое разнообразие Белорусского Поозерья: современное состояние, проблемы использования и охраны». — 2008. С. 253–255.
- Юркевич И. Д., Гельтман В. С.* География, типология, районирование лесной растительности. — Минск : Наука и техника, 1965. — 288 с.

УДК 576.895.771

## ЗМІНИ КУЛІЦИДОФАУНИ КИЄВА ЗА ОСТАННІ 30 РОКІВ

Н. П. Кілочицька, П. Я. Кілочицький

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка,  
вул. Володимирська, 64, Київ, 01601 Україна  
E-mail: kilochytska@ukr.net; prof-kil@ukr.net

**Зміни куліцидофауни Києва за останні 30 років.** Кілочицька Н. П., Кілочицький П. Я. — На території міста Києва зареєстровано 32 види та підвиди кровосисних комарів (Culicidae), що нападають на людину. Наявні зміни видового складу комарів за 30 років пов'язані з прогресуючою урбанізацією міського ландшафту та загальним потеплінням клімату. За активністю нападу на людей домінуючі позиції серед весняних видів на сьогодні займає *Ochlerotatus cantans* (у 1978 р. навесні домінував *O. c. dorsalis*), а серед літніх, як і раніше, — *Aedes vexans*.

Ключові слова: кровосисні комарі, Culicidae, Київ.

**The Changes of the Kyiv Mosquito Specific Composition over 30 Years.** Kilochytska N. P., Kilochytskij P. Ja. — The 32 species and subspecies of bloodsucking mosquitoes (Culicidae), which attack man is registered at the territory of Kyiv syti. The existing changes of the mosquito specific composition over 30 years are associated with progressing urbanization of the cities landscape and general warming of climate. The dominant positions on activities of the attack on people among spring species today are occupied by *Ochlerotatus cantans* (*O. c. dorsalis* dominated in 1978), but *Aedes vexans* dominates among summer species, as before.

Key words: bloodsucking mosquitoes, Culicidae, Kyiv syti.

### Актуальність досліджень

Кровосисні комарі як переносники мають визнане значення в епідеміології цілої низки інфекційних хвороб: арбовірусних інфекцій, малярії, вухереріозів, туляремії, анаплазмозу великої рогатої худоби, піроплазмозу, тейлеріозу тощо. Розвиток цивілізації та стрімкі масштаби урбанізації дали поштовх новому напрямку в еволюції комарів. На базі регіональних куліцидофаун формуються окремі популяції, які енергійно освоюють незвичні для них умови. В міських умовах, як правило, домінують найбільш евритонні, екологічно пластичні види. Зростання антропофільності кровосисних комарів та широке поширення їх в міських умовах мають не лише теоретичне, а й практичне значення (Павліковська та ін., 2009) у зв'язку з виникненням проблеми боротьби з кровосисними комарами в умовах великого міста.

Досягти 100%-вої ліквідації комарів на даному етапі не лише практично не можливо, але й екологічно не доцільно з точки зору збереження видового різноманіття. Основні зусилля слід направити на максимальне зниження шкоди, яку спричинюють комарі в місцях масового розвитку. Теоретичною базою проведення таких заходів є, перш за все, моніторинг популяцій кровососів на відповідних територіях.

Перше і, по суті, єдине ґрунтовне дослідження видового різноманіття комарів міста Києва було проведене у 1978 р. В. П. Шереметом (Шеремет, 1978). Тоді було зареєстровано на території міста 27 видів та підвидів комарів. На той час був досить добре вивчений видовий склад кровосисних комарів у Ленінграді (Санкт-Петербурзі) О. В. Гуцевичем (Гуцевич, 1948) та в Москві О. Н. Сазоновою (Сазонова, 1960), що дозволило В. П. Шеремету провести 30 років тому порівняльний аналіз ситуації у цих містах та у Києві.

З'ясування сучасних тенденцій у зміні видового складу комарів міста Києва зумовило необхідність та практичну доцільність наших досліджень.

*Матеріалом* для даної роботи слугували власні збори імаго самок кровосисних комарів у 2003–2008 рр. та колекційний матеріал за той же період, надані Київською міською СЕС. У всіх випадках методом збору був «збір на собі». При визначенні користувалися визначником О. В. Гуцевича, О. С. Мончадського та О. О. Штакельберга (Гуцевич і др., 1970), а також короткими визначниками Т. G. Andreadis, M. C. Thomas & J. J. Shepard (Andreadis et al., 2005) та Н. П. Кілочицької (Кілочицька, 2008). Всього опрацьовано 8 046 екземплярів комарів.

Вираховували коефіцієнт подібності видового складу за Т. Серенсеном (Т. Sørensen, 1948):

$$K = 2c/a + e,$$

де *a* — кількість видів в одному місті; *e* — кількість видів у порівнюваному з ним місті; *c* — кількість спільних видів.

## Результати

Встановлено, що станом на 2008 р. на території міста Києва зустрічаються 32 види та підвиди кровосисних комарів (табл. 1), з яких 23 — відомі як потенційні переносники збудників хвороб (Сазонова, 1960).

Аналіз подібності видового складу кровосисних комарів С.-Петербурга, Москви та Києва—1978 з сьогоденням (табл. 2) дозволяє відзначити певні тенденції, пов'язані як з процесами урбанізації, так і зі змінами кліматичних умов.

Результати порівняльного аналізу свідчать про те, що видовий склад комарів Москви і С.-Петербурга помітно відрізняється від Києва—1978 та Києва—2008. Пояснюється це розташуванням Києва практично на межі лісової та лісостепової зон, а також суттєвими елементами інтразональності, що привносяться річкою Дніпро. Тому тут поряд зі звичайними для Москви та С.-Петербурга видами

Таблиця 1. Видовий склад кровосисних комарів у містах: Київ, С.-Петербург та Москва  
Table 1. Specific composition mosquitoes of Kyiv, St. Petersburg and Moscow

Вид	Київ (1978)	С.-Петербург (1948)	Москва (1960)	Київ (2008)	Переносники хвороб
<i>Anopheles maculipennis</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	+
<i>An. claviger</i> Meigen, 1804	+	—	—	+	+
<i>Culiseta annulata</i> Schrank, 1776	+	+	—	+	+
<i>Cs. graphyoptera</i> Schiner, 1864	—	—	—	+	—
<i>Cs. alaskaensis</i> Ludlow, 1906	+	+	—	+	+
<i>Cs. morsitans</i> Theobald, 1901	—	+	+	+	—
<i>Cs. fumipennis</i> Stephens, 1825	—	+	—	—	—
<i>Coquillettidia richiardii</i> Ficalbi, 1889 (= <i>Mansonia richiardii</i> Ficalbi, 1889)	+	+	+	+	+
<i>Ochlerotatus caspius caspius</i> Pallas, 1771	+	—	—	+	+
<i>O. c. dorsalis</i> Meigen, 1830	+	+	+	+	+
<i>O. pulchritarsis</i> Rondani, 1872	+	—	—	—	—
<i>O. cantans</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	+
<i>O. riparius</i> Dyar et Knab, 1907	—	—	+	—	—
<i>O. excrucians</i> Walker, 1856	+	+	+	+	+
<i>O. euedes</i> Howard, Dyar et Knab, 1917 (= <i>Ae. beklemishevi</i> Denisova, 1955)	—	—	+	+	—
<i>O. annulipes</i> Meigen, 1830	+	—	—	—	—
<i>O. flavescens</i> Müller, 1764	+	+	+	+	+
<i>O. cyprius</i> Ludlow, 1920	—	+	+	+	+
<i>O. behningi</i> Martini, 1926	+	—	—	+	—
<i>O. communis</i> De Geer, 1776	+	+	+	+	+
<i>O. punctor</i> Kirby, 1837	+	+	+	+	+
<i>O. sticticus</i> Meigen, 1838	+	—	—	+	+
<i>O. diantaeus</i> Howard, Dyar et Knab, 1917	—	+	+	+	+
<i>O. intrudens</i> Dyar, 1919	+	+	+	+	—
<i>O. pullatus</i> Coquillett, 1904	—	+	—	+	—
<i>O. cataphylla</i> Dyar, 1916	+	+	+	+	—
<i>O. leukomelas</i> Meigen, 1804	+	+	+	—	—
<i>O. detritus</i> Haliday, 1833	—	—	—	+	—
<i>Aedes vexans vexans</i> Meigen, 1830	+	+	+	+	+
<i>Ae. v. nipponi</i> Theobald, 1907	+	—	—	+	+
<i>Ae. geniculatus</i> Olivier, 1791	+	—	—	+	+
<i>Ae. cinereus</i> Meigen, 1818	+	+	+	+	+
<i>Culex modestus</i> Ficalbi, 1889	+	—	—	+	+
<i>Cx. theileri</i> Theobald, 1903	—	—	—	+	—
<i>Cx. territans</i> Walker, 1856	+	+	—	+	+
<i>Cx. pipiens</i> Linnaeus, 1758	+	+	+	+	+
<i>Cx. p. molestus</i> Forskel, 1775	+	+	+	+	+

Таблиця 2. Подібність видового складу комарів у містах Київ, С.-Петербург та Москва  
 Table 1. Similarity of specific composition of mosquitoes in the Kyiv, St. Petersburg and Moscow

Міста, що порівнюються	Кількість спільних видів комарів	Коефіцієнт подібності видового складу, %
Київ–1978 — Москва, 1960	15	65,2
Київ, 1978 — С.-Петербург, 1948	18	75,0
С.-П-бург, 1948 — Москва, 1960	18	83,7
Київ, 2008 — Москва, 1960	18	69,2
Київ, 2008 — С.-Петербург, 1948	20	72,7
Київ, 1978 — Київ, 2008	24	82,8

зустрічаються типово південні форми (*O. pulchritarsis*, *O. c. caspius*, *Cx. modestus*). Проте, прослідковується тенденція до зростання подібності (з Москвою — на 5,8%, а з С.-Петербургом — на 3,5%) в основному за рахунок весняних видів комарів роду *Ochlerotatus*.

Кількісно видовий склад комарів Києва–2008 та Києва–1978 відрізняється мало, але мають місце суттєві якісні відмінності. Перш за все це стосується поповнення списку двома видами роду *Culiseta* (*C. glaphyroptera* та *C. morsitans*). Ці комарі зимують на фазі личинки у непромерзаючих водоймах і їх появу в місті можна пов'язати з загальним потеплінням клімату в останні десятиріччя.

Елімінацію *O. pulchritarsis* (дупловий комар) та ще шести видів комарів цього роду (*O. annulipes*, *O. behningi*, *O. intrudens*, *O. cataphylla* та *O. leucomelas*), личинки яких виплоджуються в тимчасових водоймах, порослих травою та збагачених листовим опадом, в лісі та на узліссях, ми пов'язуємо з прогресуючою урбанізацією міської території.

За даними В. М. Беклемішева (Беклемішев, 1952), в міру освоєння території людиною погіршуються умови для існування кровосисних комарів з родів *Aedes* та *Ochlerotatus*. Головну перепону для широкого розповсюдження і досягнення високої чисельності популяції вказаних вище видів комарів роду *Ochlerotatus* в умовах міста ми вбачаємо в обмеженні кількості типових водойм, придатних для виплоду личинок.

Появу в Києві *O. euedes*, *O. cyprius*, *O. dianiaeus* та *O. pullatus*, личинки яких виплоджуються в тимчасових весняних водоймах, позбавлених рослинності, можна пояснити появою сприятливих умов для розмноження цих комарів на околицях, а також в районах новобудов, де існують штучні тимчасові водойми — ями, канали, котловани або вибоїни від коліс транспорту. Придатні для виплоду водойми можуть утворюються також і природним шляхом за певних кліматичних умов (рясний сніговий покрив, зливи) у пониженнях рельєфу в численних лісопарках та в районах індивідуальних забудов.

Реєстрацію *O. detritus* та *Cx. theileri* можна пов'язати з появою специфічних лише для міста засолених водойм, які виникають після танення снігу, посипаного взимку кухонною сіллю або каїнітом.

Розлітаючись на значні відстані від місць виплоду, комарі з родів *Aedes* та *Ochlerotatus* нападають на людей не тільки на околицях, але і в центрі міста. На відміну від Москви та С.-Петербурга, де домінує *O. punctor*, у Києві–1978 особливо чисельним був *O. c. dorsalis*. У літній період, особливо після рясних дощів, домінував *Ae. vexans*.

У сучасному Києві ситуація дещо змінилася. Домінуючі позиції серед весняних видів займає середньовесняний *O. cantans*, який є одним із наймасовіших кровососів, що нападають на людей і тварин майже виключно поза приміщеннями. У літній період домінуючі позиції у зборах за активністю нападу, як і 30 років тому, незмінно належать *Ae. vexans*.

Комарі родів *Anopheles* та *Culiseta*, які виплоджуються головним чином у постійних, тривалий час існуючих водоймах, як і раніше знаходять для себе в Києві сприятливі умови для розмноження. Незмінно, як і 30 років тому, масовим залишається *An. maculipennis*, який нападає переважно у приміщеннях. Це може мати серйозне епідеміологічне значення, про що свідчать випадки не лише завозу збудника, а й захворювання малярією у Києві (Грицай, 1975).

*C. annulata* є звичайним видом, що виплоджується як у постійних, так і напівпостійних, переважно затінених водоймах. *Coquillettidia richiardii*, яка масово виплоджується в занедбаних, порослих вищою водною рослинністю водоймах і є активним кровососом, у червні-липні найбільш дошкуляє людині, особливо надвечір. Подібна картина спостерігалася раніше в Москві, Санкт-Петербурзі та Києві—1978. На сьогодні цей кровосос займає чільне місце серед домінуючих у Києві видів.

*Cx. pipiens* є другим за чисельністю видом в умовах Києва. У зв'язку з важливим епідеміологічним значенням, синантропністю і зростаючою антропофільністю вивченню даного виду надається все більше уваги. У Києві, Москві, Санкт-Петербурзі та Києві—2008 цей вид незмінно представлений двома підвидами.

*Cx. p. pipiens* за місцем виплоду преімагінальних фаз є найбільш евритопним видом. Його личинки зустрічаються в різноманітних водоймах з кінця весни до початку осені. Самки нападають на людей з настанням темноти, як на відкритому повітрі, так і в приміщеннях. Київська популяція *Cx. p. molestus* має всі характерні для цього підвиду біологічні особливості. Його личинки розвиваються у підтоплених підвалах будівель протягом цілого року. Влітку личинок з типовими ознаками *Cx. p. molestus* можна зустріти і в штучних водоймах поза будівлями. У зимовий період самки з підвалів по сходових клітках чи вентиляційних системах потрапляють у квартири.

## Висновки

1. Встановлено, що на території міста Києва станом на 2008 р. зареєстровано 32 види та підвиди кровосисних комарів, що нападають на людину.

2. Аналіз подібності сучасного складу антропофільних видів кровосисних комарів міста Києва аналогічного для С.-Петербурга, Москви та Києва—1978 виявив певні розбіжності, пов'язані як із локальними змінами довкілля в процесі урбанізації, так і з глобальними змінами кліматичних умов.

3. На сьогодні домінуючі позиції серед весняних видів займає середньо-весняний *O. cantans*, який є одним з наймасовіших кровососів, що нападає на людей і тварин поза приміщеннями. У літній період домінуючі позиції у зборах за активністю нападу, як і 30 років тому, незмінно належать *Ae. vexans*.

Беклемишев В. Н. Борьба с гнусом. О задачах противомаларийной организации на новом этапе // Мед. паразитол. и паразитарн. бол. — 1952. — № 21, вып. 6. — С. 487–492.

Грицай М. К. Анализ состояния заболеваемости тропическими паразитарными болезнями и организация мероприятий по их профилактике в Украинской ССР // Мед. паразитол. и паразитарн. бол. — 1975. — № 44, вып. 1. — С. 92–96.

Гуцевич А. В. Наблюдение над комарами в окрестностях Ленинграда // Тр. военно-медицинской академии. — 1948. — № 44. — С. 61–67.

Гуцевич А. В., Мончадский Ф. С., Штакельберг А. А. Комары (Семейство Culicidae). — Ленинград : Наука, 1970. — 384 с. — (Фауна СССР. Насекомые двукрылые ; Т. 100, вып. 4).

Детинова Т. С., Смелова В. Н. К вопросу о медицинском значении кровососущих комаров (Culicidae, Diptera) фауны Советского Союза // Мед. паразитол. и паразитарн. бол. — 1973. — № 42, вып. 4. — С. 455–471.

Кілоцицька Н. П. Короткий визначник кровосисних комарів фауни України. — К. : Геопринт, 2008, 90 с.  
Павліковська Т. М., Риженко С. А., Борисенко В. С. та ін. Особливості епідеміології дирофіліаріозу у Придніпров'ї // Тез. Чотирнадцятої конф. Укр. наук. т-ва паразитологів (Ужгород, 21–24 вересня 2009 р.). — К., 2009. — С. 85.

- Сазонова О. Н.* Кровососущие комары города Москвы // Профил. мед. — 1960. — № 29, вып. 5. — С. 541–544.
- Шеремет В. П.* Кровососущие комары (Diptera, Culicidae) города Киева // Вестн. зоологии. — 1978. — № 1. — С. 58–61.
- Andreadis T. G., Thomas M. C., Shepard J. J.* Identification guide to the mosquitoes of Connecticut // The Connecticut Agr. Exper. Station. — 2005. — 15, N 966. — 173 p.
- Sörensen T. A.* A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kong. Danske vidensk. Selskab. — 1948. — 5, № 4. — P. 1–34.

УДК 576.89:597.2/5.(262.5)

## ДОПОЛНЕННОЕ ОПИСАНИЕ ГЕРМАФРОДИТНОГО ПОКОЛЕНИЯ ТРЕМАТОДЫ ЧЕРНОМОРСКИХ РЫБ *HELICOMETRA FASCIATA* (TREMATODA, OPECOELIDAE)

Ю. М. Корнийчук

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского НАН Украины,  
пр. Нахимова, 2, Севастополь, Украина

Дополненное описание гермафродитного поколения трематоды черноморских рыб *Helicometra fasciata* (Trematoda, Opecoelidae). Корнийчук Ю. М. — В результате детального изучения коллекционного черноморского материала, а также живых метацеркарий и марит *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) установлены ранее не отмечавшиеся особенности строения и пределы изменчивости ряда морфологических признаков данного вида трематод в Черном море. Приведено детальное описание, дополняющее ранее известные сведения о строении этих червей.

Ключевые слова: трематоды, гермафродитное поколение, *Helicometra fasciata*, Черное море.

**Additional Description of Hermaphroditic Generation of Trematodes Black Sea Fishes, *Helicometra fasciata*. (Trematoda, Opecoelidae). Korniychuk Yu. M.** — The detailed description of *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Trematoda, Opecoelidae) is made on the basis of morphological study of 899 metacercaria and 619 maritae (slides and alive specimens) from different Black Sea fish hosts. New data on morphological features variability of maritae and metacercaria of the species are given.

Key words: Trematoda, hermaphroditic generation, *Helicometra fasciata*, Black Sea.

### Введение

Вид *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) относится к числу наиболее обычных, массовых видов трематод черноморских рыб. Исследователи трематодофауны Черного моря, начиная с П. В. Власенко (1931), регулярно отмечали заражение рыб *H. fasciata*, однако подробных описаний марит черноморских представителей этого вида немного (Османов, 1940; Погорельцева, 1952, 1954; Найденова, Долгих, 1969). Несмотря на то, что многие исследователи отмечали полиморфизм *H. fasciata*, предпринято лишь несколько попыток анализа морфологической изменчивости марит его черноморских представителей (Найденова, Долгих, 1969; Корнийчук, 1999, 2000) и опубликовано только два крайне лаконичных описания метацеркарий (Мордвинова, 1980; Корнийчук, Лозовский, 2005).

Принимая во внимание сложность структуры гемипопуляции марит *H. fasciata* в Средиземном море (Reversat et al., 1989, 1991) и очевидную на этом фоне недостаточную изученность морфологии черноморских представителей гермафродитного поколения этого вида трематод, мы провели соответствующие исследования.

Выявлены особенности строения и изменчивости марит и метацеркарий *H. fasciata*, дополняющие широко известные описания этого вида из разных акваторий Мирового океана (Palombi, 1929, 1931; Скрябин, 1958; Найденова, Долгих, 1969; Reversat et al., 1989, 1991) и позволяющие сделать очередной шаг к выяснению структуры вида *H. fasciata* в Черном море.

Материал. Всего исследовано 898 экз. метацеркарий и 619 экз. марит *H. fasciata* на тотальных бальзамовых препаратах, а также живые черви. Препараты № 1.1–1.24, 13.1–13.24, 18.1–18.24; 1994–2008 гг.; Черное море у берегов Севастополя и Карадага (Корнийчук). Препараты хранятся в Институте биологии южных морей Национальной академии наук Украины (ИнБЮМ), Севастополь.

Хозяева. Вторые промежуточные — креветки *Palaemon elegans* и *P. adspersus*, зеленый краб *Carcinus aestuarii*.

Дефинитивные — черноморские рыбы *Aidablennius sphyinx*; *Gaidropsarus mediterraneus*; *Gobius cobitis*; *G. ophiocephalus*; *Labrus viridis*; *Lepadogaster candollei*; *Lipophrys pavo*, *Mesogobius batrachocephalus*; *Millerogobius macrocephalus*; *Neogobius*

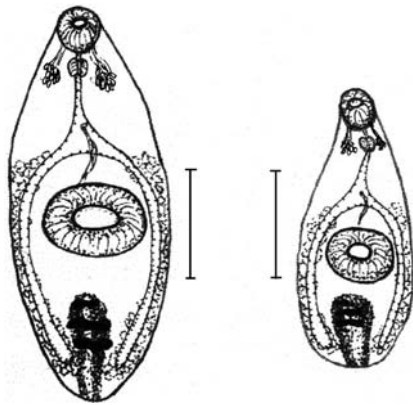


Рис. 1. Экцистированная метацеркария *Helicometra fasciata*. Масштабная линейка 0,5 мм.

Fig. 1. Excysted metacercaria of *Helicometra fasciata*. Scale bar 0,5 mm.

*H. fasciata* овальное, у более мелких особей — удлинено-овальное. Брюшная и ротовая присоски округлые, брюшная крупнее ротовой; фаринкс округлый или овальный. Ветви кишечника узкие, доходят почти до заднего конца тела. В области «шейки» тела (приблизительно на уровне глотки) имеются две группы одноклеточных метацеркарных желез, по 12 в каждой, которые особенно хорошо заметны у мелких («молодых») личинок. Хорошо различимы узкая половая бурса, задний край которой чаще всего находится на уровне переднего края брюшной присоски, и зачатки половых желез (у крупных метацеркарий они сопоставимы по размерам с гонадами ювенильных марит).

В течение 1–3 сут после инцистирования молодые метацеркарии окружены однослойной оболочкой. Овальные тонкостенные цисты размерами 0,178–0,210 ×

*melanostomus*; *N. platyrostris*; *N. cephalarges*; *N. ratan*; *Parablennius sanguinolentus*; *P. tentacularis*; *Platichthys flesus luscus*; *Sciaena umbra*; *Scorpaena porcus*; *Solea nasuta*; *Symphodus tinca*, *S. roissali*; *Tripterygion tripteronotus*.

Локализация. Метацеркарии — в торакальной мускулатуре, реже — в мускулатуре верхних отделов абдомена, исключительно редко — в мускулатуре глазных стебельков, уроподов, нижних отделов абдомена и конечностей креветок *Palaemon elegans* и *P. adspersus*, а также в стенке сердца зеленого краба *Carcinus aestuarii*; мариты — в различных отделах желудочно-кишечного тракта рыб.

Описание (промеры приведены в табл. 1).

Метацеркария (рис. 1). Тело крупных особей личинок гермафродитного поколения

Таблица 1. Диапазон изменчивости размеров тела и органов изученных особей гермафродитного поколения *Helicometra fasciata* из Черного моря

Table 1. Limits of body and organs measurements of metacercaria and maritae of *Helicometra fasciata* from the Black Sea

Параметр		Размеры, мм		
		метацеркарии	мариты	
			ювенильные	зрелые
Тело	длина	0,240–1,190	0,331–2,139	0,414–3,795
	ширина	0,144–0,364	0,097–0,635	0,179–1,007
Ротовая присоска	длина	0,042–0,126	0,035–0,221	0,041–0,193
	ширина	0,042–0,140	0,046–0,207	0,043–0,179
Брюшная присоска	длина	0,054–0,224	0,068–0,304	0,073–0,290
	ширина	0,054–0,238	0,054–0,304	0,073–0,331
Фаринкс	длина	0,018–0,042	0,022–0,069	0,030–0,110
	ширина	0,018–0,054	0,024–0,069	0,027–0,097
Передний семенник	длина	0,006–0,070	0,014–0,345	0,024–0,552
	ширина	0,006–0,140	0,019–0,373	0,027–0,649
Задний семенник	длина	0,009–0,060	0,011–0,331	0,024–0,731
	ширина	0,009–0,154	0,019–0,359	0,022–0,635
Яичник	длина	0,006–0,048	0,008–0,179	0,016–0,276
	ширина	0,006–0,077	0,011–0,276	0,019–0,483
Бурса	длина	0,022–0,331	0,038–0,345	0,041–0,511
	ширина	0,004–0,042	0,008–0,069	0,011–0,110
Яйца	длина	—	—	0,052–0,073
	ширина	—	—	0,024–0,041



0,140–0,154 мм плотно облекают тело личинок, гельминты малоподвижны. Сквозь прозрачные стенки цисты в этот период отчетливо виден состоящий из крупных клеток экскреторный пузырь метацеркарий, который сохраняет характерный для церкарий вид. Инцистировавшись, личинки утрачивают структуры ценогенетической природы, однако у метацеркарий в возрасте 1–2 сут еще есть остатки стилета. По мере роста личинок их тело подворачивается на брюшную сторону и со временем оказывается свернутым вдвое, однако даже крупные личинки способны совершать активные движения внутри цисты.

Крупные метацеркарии помимо цисты окружены желтой или оранжевой капсулой. Очевидно, она имеет соединительно-тканную природу, характерную для цист, локализующихся в тканях с высоким уровнем реактивности (мышцах, брыжейках и т. п.), (Галактионов, Добровольский, 1984). В типичном случае циста шаровидная (рис. 2, А, Б), однако она может иметь один или два полярных выроста (рис. 2, В, Г); иногда несколько цист облекаются общей внешней толстостенной капсулой (рис. 2, Д).

Экскреторный пузырь трубчатый, тянется примерно до уровня зачатка яичника. У мелких «молодых» метацеркарий он светлый и узкий, у крупных метацеркарий старших возрастных групп приобретает вид непрозрачного вытянутого мешковидного образования, занимающего значительный объем задней части тела личинки. Желточные фолликулы мелкие, плохо различимы, положение передней границы желточных полей приблизительно можно определить уровнем передней границы брюшной присоски или бифуркации кишечника.

Значительные различия абсолютных размеров тела и органов метацеркарий (табл. 1) свидетельствуют о том, что эти личинки способны к росту на протяжении всего периода пребывания в теле второго промежуточного хозяина. Крупные «старые» метацеркарии нередко достигают размеров ювенильных марит (табл. 1).

Марита (рис. 3). Овальные черви средних размеров с гладкими покровами. Ротовая присоска округлая, субтерминальная. Брюшная присоска крупнее ротовой,

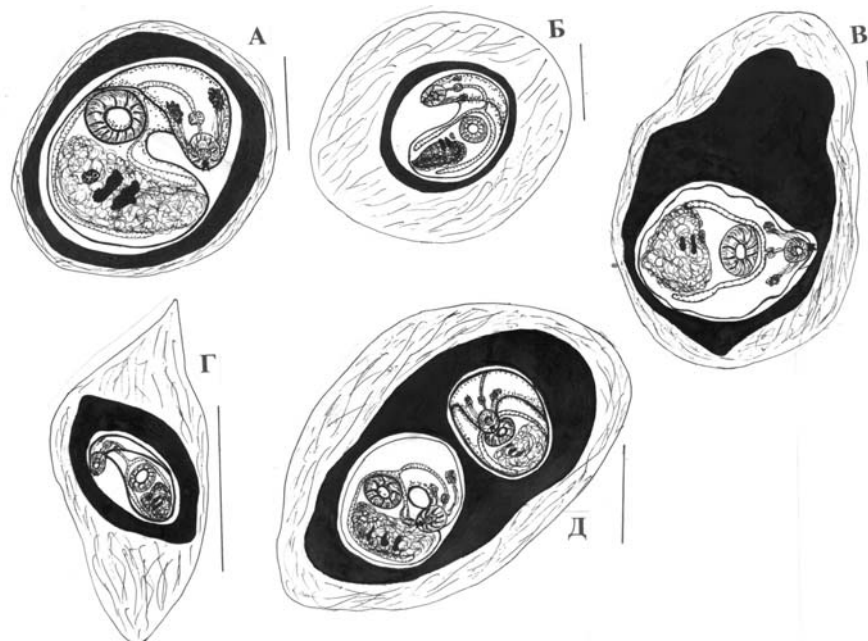


Рис. 2. Метацеркарии *Helicometra fasciata* в цистах различной формы: А, Б — шаровидных; В — с одним и Г — с двумя полярными выростами; Д — в двойной цисте. Масштабная линейка 0,1 мм.

Fig. 2. *Helicometra fasciata* metacercariae in cysts of different shape. Scale bar 0,1 mm.

у крупных зрелых трематод она поперечно-овальная, у ювенильных особей — округлая. Центр брюшной присоски обычно находится в области середины тела, но в зависимости от степени заполнения матки яйцами может располагаться пре- или постэкваториально. Префаринкс короткий, фаринкс не крупный, пищевод короткий. Довольно узкие ветви кишечника тянутся, слегка расширяясь, до заднего конца тела, где заканчиваются слепо.

Мужская половая система представлена двумя семенниками, лежащими в большинстве случаев один за другим. Форма семенников варьирует от слабо- до глубоколопастной, причем у одной и той же особи они могут быть разной формы, количество и очертания лопастей семенников варьируют в широких пределах. Семяпроводы соединяются и впадают в расположенную дорсальнее брюшной присоски узкую половую бурсу, переходя в сильно извитой внутренний семенной пузырек. Кроме того, в бурсе находятся простатические железы и короткий втянутый циррус. Задний край бурсы может располагаться на уровне середины или, в редких случаях, заднего края брюшной присоски, но чаще всего лежит на уровне ее передней границы. Половое отверстие медианное, обычно на уровне бифуркации кишечника. Яичник, как и семенники, может быть слабо- или глубоколопастным. Обычно семенники располагаются позади яичника, но не всегда строго медианно; иногда яичник может вклиниваться между семенниками, являясь вершиной

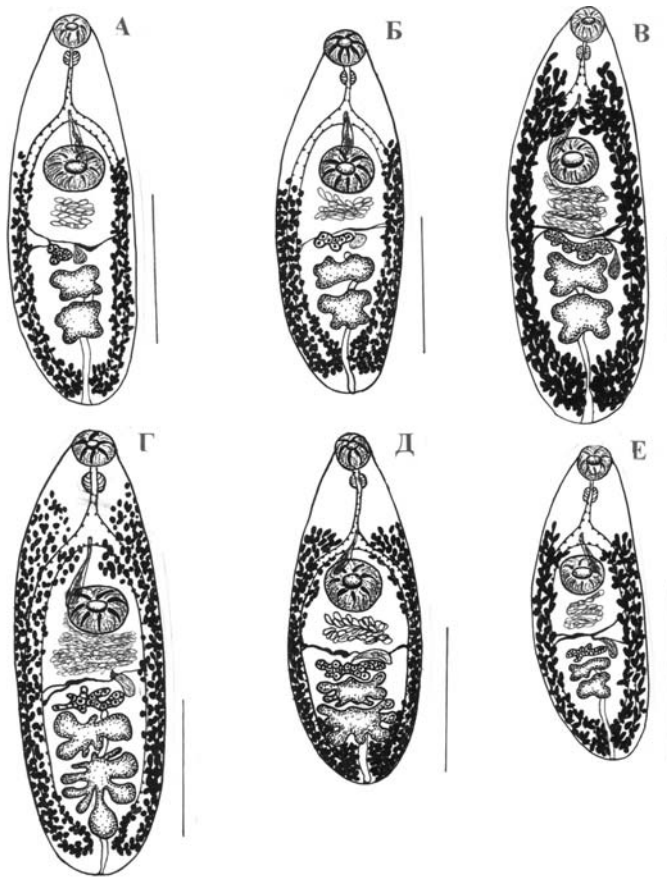


Рис. 3. Мариты *Helicometra fasciata* из разных хозяев: А, Б — из рулены *Symphodus tinca*; В — из морского ерша *Scorpaena porcus*; Г — из черного бычка *Gobius niger jozo*; Д — из темного горбыля *Sciaena umbra*; Е — из собачки-сфинкса *Aidablennius sphyinx*. Масштабная линейка 0,25 мм.

Fig. 3. *Helicometra fasciata* maritae from different hosts: А, Б — from *Symphodus tinca*; В — from *Scorpaena porcus*; Г — from *Gobius niger jozo*; Д — from *Sciaena umbra*; Е — from *Aidablennius sphyinx*. Scale bar 0,25 mm.

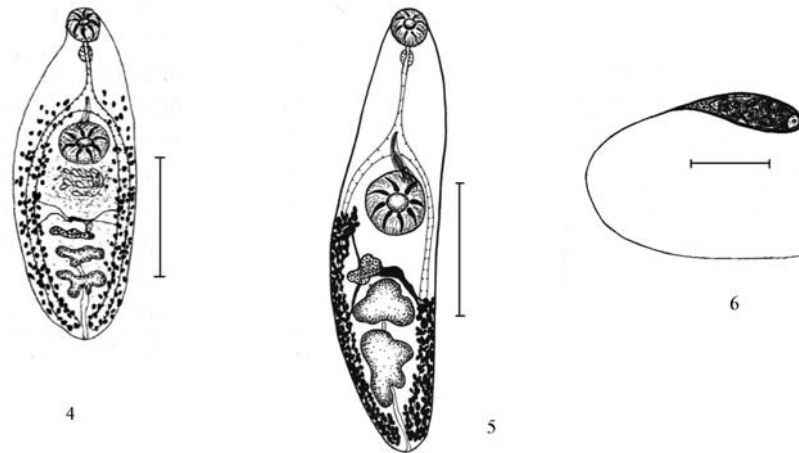


Рис. 4–6: 4 — Сенильная марита *Helicometra fasciata* из рулены *Symphodus tinca*. Масштабная линейка 0,5 мм. 5 — Марита *Helicometra fasciata* с аномально коротким левым полем желточников (хозяин — зеленый губан *Labrus viridis*). Масштабная линейка 0,5 мм. 6 — Яйцо *Helicometra fasciata*. Масштабная линейка 0,05 мм.

Fig. 4–6: 4 — Senile *Helicometra fasciata* marita from *Symphodus tinca*. Scale bar 0.5 mm. 5 — *Helicometra fasciata* marita with extremely short left follicle field (from *Labrus viridis*). Scale bar 0.5 mm. 6 — *Helicometra fasciata* egg. Scale bar 0.05 mm.

образуемого гонадами треугольника. Номенклатура фенев взаимного расположения и формы гонад (Корнийчук, 1999): 1. Форма семенников: 1А — оба слаболопастные; 1В — оба глубоколопастные; С — семенники разной формы. 2. Форма яичника: 2А — слаболопастный; 2В — глубоколопастный. 3. Взаимное расположение гонад: 3А — в линию; 3В — в форме треугольника. Семяприемник грушевидный, кпереди от яичника, декстральный. Лауреров канал имеется.

По бокам тела марит двумя лентами тянутся фолликулярные желточники. На большей части протяженности органа они располагаются дорсально, вентрально и латерально по отношению к кишечным ветвям, от уровня переднего края (реже — середины) брюшной присоски желточники продолжают вперед преимущественно в виде латеральных и дорсальных лент, а в задней части тела огибают концы кишечных ветвей. У зрелых червей желточные фолликулы крупные и расположены довольно компактно; у сенильных особей (рис. 4) расстояние между отдельными желточными гранулами увеличивается, что может создавать иллюзию «разорванных» желточных полей. Передняя граница желточников в большинстве случаев находится на уровне фаринкса или бифуркации кишечника, но может быть расположена на уровне середины и даже (исключительно редко) заднего края брюшной присоски, в последнем случае желточные поля чаще всего имеют разную длину. Как в передней, так и в задней частях тела червя поля желточников могут заканчиваться на расстоянии друг от друга или же расширяются, образуя мнимую поперечную «дугу» (в передней части тела она располагается на спинной стороне тела червя, в задней части — также и на вентральной). Номенклатура фенев расположения и формы желточников (Корнийчук, 1999): 4. Характер передней границы желточников: 4А — симметричная; 4В — асимметричная; 5. Форма передней границы желточных полей: 5А — дорсолатеральная дуга; 5В — две независимо заканчивающиеся латеральные полосы. «Кольцевая» вариация формы задней границы желточников, описанная у средиземноморских хеликометр (Reversat et al., 1989), в изученном нами черноморском материале отсутствовала. Желточный резервуар располагается медианно или субмедианно, кпереди от яичника.

Матка, петли которой скручены спирально, занимает пространство между брюшной присоской и яичником. Метратерм имеется. Яйца (рис. 6) крупные, у живых червей желтоватые, с длинным филаментом (превышает длину яйца в 3–5 раз), максимальное количество их в матке одной мариты может превышать 200 экз.

Экскреторный пузырь трубчатый, узкий, доходит до уровня яичника, где слегка расширяется, он хорошо виден у ювенильных экземпляров.

Известны тератологические изменения марит *H. fasciata*. Так, описан случай отсутствия у трематоды брюшной присоски (Найденова, 1966). Нами найдена крупная ювенильная марита с аномально коротким (за счет редукции восходящей и недоразвития нисходящей ветви) левым полем желточников (рис. 5).

В целом, размах изменчивости предельных размеров тела и органов марит и метацеркарий *H. fasciata* весьма значителен и выходит за ранее известные для этого вида лимиты (табл. 1), что обусловлено не только очевидными различиями темпов роста червей в организме разных промежуточных и окончательных хозяев, но также имеет выраженную сезонную составляющую (Корнийчук, 2008 а, б).

- Власенко П. В. К фауне паразитических червей рыб Черного моря // Тр. Карадаг. биол. ст. — 1931. — Вып. 4. — С. 88–136.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы “*pygmaeus*” (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитологические исследования трематод северных морей. — Апатиты, 1984. — С. 8–41.
- Корнийчук Ю. М. Сезонная динамика численности и размерно-возрастного состава гемипопуляции марит *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) Odhner, 1902 в прибрежной зоне юго-западного Крыма // Мор. экол. журн. — 2008 а. — 7, № 2. — С. 54–58.
- Корнийчук Ю. М. Сезонная динамика численности и качественного состава гемипопуляции метацеркарий трематоды *Helicometra fasciata* на юго-западном шельфе Крыма // Экология моря. — 2008 б. — Вып. 75. — С. 9–15.
- Корнийчук Ю. М. О морфологической изменчивости черноморских представителей рода *Helicometra* (Trematoda: Opencolidae) // Экология моря. — 2000. — Вып. 51. — С. 40–44.
- Корнийчук Ю. М. Фенотипическая гостальная дифференциация у марит трематоды *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) // Экология моря. — 1999. — Вып. 49. — С. 44–48.
- Корнийчук Ю. М., Лозовский В. Л. Черноморский зеленый краб *Carcinus aestuarii* — новый дополнительный хозяин трематоды *Helicometra fasciata* // Мор. экол. журн. — 2005. — 4, № 2. — С. 38.
- Мордвинова Т. Н. Гельминтофауна высших ракообразных Крымского побережья и северо-западной части Черного моря (систематика, фаунистика, экология) : Автореф. дис ... канд. биол. наук. — М., 1980. — 22 с.
- Найденова Н. Н. Два случая тератологии у гельминтов // Вопросы морской биологии : Тез. докл. симп. мол. ученых. — Киев, 1966. — С. 88–89.
- Найденова Н. Н., Долгих А. В. К ревизии некоторых видов рода *Helicometra* Odhner, 1902 (Trematoda: Opencolidae) // Биол. науки, 1969. — N 7. — С. 7–12.
- Османов С. У. Материалы к паразитофауне рыб Черного моря // Уч. зап. Ленинград. гос. пед. ин-та. — 1940. — 30. — С. 187–264.
- Погорельцева Т. П. Паразитофауна рыб северо-восточной части Черного моря : Автореф. дис ... канд. биол. наук. — М., 1952. — 12 с.
- Погорельцева Т. П. Нові види дигенетичних сисунів з риб Чорного моря // Наук. зап. Київськ. пед. ін-ту. Сер. Биол. — 1954. — 25, № 2. — С. 133–137.
- Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. — М. : Изд-во АН СССР, 1958. — Т. 15. — С. 603–660.
- Palombi A. Il polimorfismo nel trematodi. Ricerche sperimentali su *Helicometra fasciata* (Rud.) [*H. fasciata* (Rud.) = *H. pulchella* (Rud.) = *H. sinuata* (Rud.)] // Ann. del Museo Zool. della Reale Univ. di Napoli N. S. — 1931. — 6. — P. 1–8.
- Palombi A. Ricerche sul ciclo evolutivo di *Helicometra fasciata* (Rud.). Revisione delle specie del genere *Helicometra* Odhner // Publ. St. Zool. Napoli. — 1929. — 9. — P. 1–55.
- Reversat J., Maillard C., Silan P. Polymorphismes phenotypique et enzymatique: interet et limites dans la description d'espèces d'*Helicometra* (Trematoda: Opencolidae), mésoparasites de te 'leostéens marins // Syst. Parasitol. — 1991. — 19. — P. 147–158.
- Reversat J., Renaud F., Maillard C. Biology of parasite populations: the differential specificity of the genus *Helicometra* Odhner, 1902 (Trematoda: Opencolidae) in the Mediterranean Sea demonstrated by enzyme electrophoresis // Int. Journ. Parasitol. — 1989. — 19. — P. 885–890.

УДК 595.121

## **TAENIA LATA: ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА DIPHYLLOBOTHRIIDAE**

**В. В. Корнюшин**

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: vadikorn@izan.kiev.ua*

**Taenia lata: положение в системе семейства Diphylobothriidae. Корнюшин В. В.** — Лентец широкий (*Taenia lata* Linnaeus, 1758) в современной гельминтологической литературе встречается под двумя названиями: *Diphylobothrium latum* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1910 и *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899). Для выяснения места этого вида в системе Diphylobothriidae и, в частности, обоснованности выделения самостоятельного рода *Dibothriocephalus* Lühe, 1899, проведен анализ видового состава рода *Diphylobothrium* s. l. Показано, что по морфологии сколекса и некоторым другим морфологическим признакам, а также особенностям жизненного цикла типовой вид рода *Diphylobothrium* *D. stemmacephalum* Cobbold, 1858 и *Taenia lata* Linnaeus, 1758, типовой вид рода *Dibothriocephalus*, существенно различаются. Кроме того, есть существенные отличия в биологии, жизненных циклах сравниваемых видов. *D. stemmacephalum* — морской гидробийонт, *D. latum* — амфибийонт, его окончательные хозяева — сухопутные животные. Поэтому есть основания рассматривать эти 2 вида как представителей двух самостоятельных эволюционных ветвей дифиллоботриид, отдельных групп родового уровня. Первая объединяет дифиллоботриумов китообразных, и ее предлагается рассматривать как типовой подрод рода *Diphylobothrium* s. l. Вторая группа, объединяющая специфичных паразитов наземных млекопитающих и птиц и имеющая амфибийонтные жизненные циклы, на данном этапе разработки системы дифиллоботриид может рассматриваться как подрод *Dibothriocephalus* Lühe, 1899 рода *Diphylobothrium* Cobbold, 1858. В состав последней предварительно включено 7 видов. Группа, объединяющая специфичных для ластоногих дифиллоботриумов (15 видов), имеет сложную структуру. Для выяснения их филогенетических связей между собой, а также с дифиллоботриумами китообразных и наземных животных, необходимы дальнейшие исследования, как морфологические, так и молекулярно-генетические.

**Ключевые слова:** *Taenia lata*, *Diphylobothrium stemmacephalum*, *Dibothriocephalus*, Diphylobothriidae, система дифиллоботриид.

**Taenia lata: Position in the System of the Family Diphylobothriidae. Kornyushin V. V.** — *Taenia lata* Linnaeus, 1758 has two names in recent helminthological literature: *Diphylobothrium latum* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1910 and *Dibothriocephalus latus* (Linnaeus, 1758) Lühe, 1899. To ascertain the place of the species within the system of Diphylobothriidae and, particularly, to test the validity of *Dibothriocephalus* Lühe, 1899 we analyzed the species composition of the genus *Diphylobothrium* s. l. It was demonstrated that *D. stemmacephalum* Cobbold, 1858, the type species of the genus *Diphylobothrium* and *Taenia lata* Linnaeus, 1758, the type species of *Dibothriocephalus* differ substantially based on morphology of scolex and gravid proglottids. Besides, the two species also differ in their life cycle biology. *D. stemmacephalum* is sea hydrobiont on all stages of the life cycle, whereas *D. latum* is amphibiont, with terrestrial final hosts. That is why we suggest considering these two species as representatives of two separate lineages in the natural history of diphylobothriids, separate groups of generic level. The first one includes the diphylobothriums of cetaceans, and we propose to regard it as the type subgenus of the genus *Diphylobothrium* s. l. The second one consists of specific parasites of terrestrial mammals and birds; all of them possess amphibiotic life cycles. It may be labeled as the subgenus *Dibothriocephalus* Lühe, 1899 of the genus *Diphylobothrium* Cobbold, 1858 at the present stage of knowledge of the diphylobothriid system. Preliminarily, we include 7 species into the latter group. The group of the specific parasites of pinnipeds (15 species) has a complex structure. Further studies, both morphological and molecular, are necessary to clarify the phylogenetic relationships within this group, and between the group and the diphylobothriums from cetaceans and terrestrial animals.

**Key words:** *Taenia lata*, *Diphylobothrium stemmacephalum*, *Dibothriocephalus*, Diphylobothriidae, system of diphylobothriids.

Лентец широкий — распространенный паразит человека, известный с древнейших времен. До середины XVIII в. этот паразит фигурировал в литературе как *Lumbricus latus*. Свое научное название он получил впервые в работе Карла Линнея «Systema Nature» (Linnaeus, 1758). Позднее разные авторы помещают его в роды *Halysis* (Zeder, 1803), *Bothriocephalus* (Rudolphi, 1808), *Dibothrium* (Diesing, 1850) и др., пока М. Люэ (Lühe, 1899) не избирает этот вид типом рода *Dibothriocephalus* Lühe, 1899 и обозначает его как *Dibothriocephalus latus* (L., 1758) Lühe, 1899. Однако это название не успело закрепиться в гельминтологической и медицинской литературе, поскольку вскоре сам автор сводит род *Dibothriocephalus* в синонимы рода *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858, куда попадает и *Taenia lata* L., 1758. Название *Diphyllobothrium latum* (L., 1758) Lühe, 1910 становится общепринятым. Широкая трактовка содержания рода и название *Diphyllobothrium latum* применительно к лентецу широкому прочно закрепляются и в русскоязычной гельминтологической литературе (Скрябин, Шульц, 1940; Павловский, 1946; Делямуре, 1955; Подъяпольская, Капустин, 1958; Шульц, Гвоздев, 1970; Розенберг, 1977; Сердюков, 1979; Делямуре и др., 1985).

Сведение рода *Dibothriocephalus* к роду *Diphyllobothrium* в качестве младшего синонима приняли, однако, не все гельминтологи. В литературе время от времени встречается биномен *Dibothriocephalus latus* (L., 1758), а в сводке Р. А. Уордла и Дж. А. Мак-Леода (Wardle, McLeod, 1952) оба рода приведены как самостоятельные. В состав рода *Diphyllobothrium* эти гельминтологи помещают *D. stemmacephalum* Cobbold, 1858 и *D. fuhrmanni*, а в род *Dibothriocephalus* — почти 20 видов, включая, помимо типового *D. latum*, также *D. dendriticus* (Nitzsch, 1824), *D. ditremus* (Streplin, 1825) и многие другие, значительная часть из которых в настоящее время рассматриваются как синонимы. Позднее Р. А. Уорлд, Дж. А. Мак-Леод и С. Радиновский (Wardle et al., 1974) подтвердили самостоятельный статус этих двух родовых групп.

По нашему мнению, есть определенные основания для того, чтобы рассматривать *Dibothriocephalus latus* и *Diphyllobothrium stemmacephalum* как представителей самостоятельных групп родового уровня. Сравнения этих двух видов выявляет целый ряд существенных отличий. Прежде всего они касаются строения сколекса, что, как известно, обоснованно считается важным критерием в систематике низших цестод (Дубинина, 1980 и др.), в частности дифиллоботриид.

Было проведено сравнение этих двух видов с учетом строения сколекса и таких морфологических критериев, как наличие или отсутствие морфологически выраженной шейки, форма члеников, топография половых органов, в частности расположение полей желточников и семенников, форма бурсы цирруса и наружного семенного пузырька, соотношение их размеров, наличие или отсутствие штифтика на скорлупе яйца.

Сколекс *D. stemmacephalum* широкий, латерально ширина его заметно превышает длину, соотношение составляет 0,66 (по: Делямуре, 1968), в сокращенном виде в целом он несколько напоминает по форме галстук-бабочку (рисунок из Делямуре, 1958, вероятно, слегка сокращенный сколекс). Ботрии уплощенные, крыловидные, края ботрий свободны не только с боков, но также и сзади. Максимальная ширина приходится на середину края. Стенки ботрий нежные, легко сминаются и деформируются. Межботриальная перегородка хорошо выражена (рис. 1, а, б).

У *D. latum* сколекс всегда вытянут в длину, отношения длины к ширине 2,0–2,35 (по промерам, приведенным разными авторами). Форму сколекса определяют как овально-вытянутый, булавовидный, дубинковидный, ланцетовидный, что говорит об определенной изменчивости, зависящей от степени сокращения мускулатуры, наиболее широкий участок, как правило, сдвинут ближе к переднему краю сколекса. Ботрии глубокие, щелевидные, у переднего края приоткрытые, сзади глубина их уменьшается и ботрии к шейке как бы постепенно сходят на нет. Стенки ботрий толстые, мускулистые (рис. 2, а).

Есть определенные отличия и в строении члеников. У *D. stemmacephalum* зрелые членики несколько вытянуты в длину, тогда как у *D. latum* ширина зрелых члеников в несколько раз превышает их длину. Боковые поля как желточников, так и семенников у обоих видов не соединяются по средней линии. Бурса цирруса у *D. stemmacephalum* яйцевидная, наружный семенной пузырек сферический, лишь

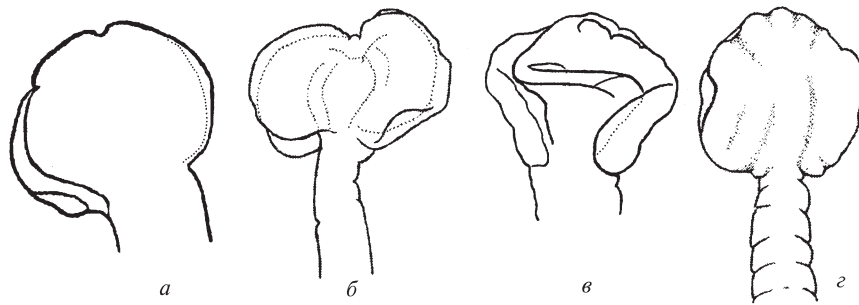


Рис. 1. Сколексы ленточков типового подрода рода *Diphyllobothrium*: а, б — *Diphyllobothrium* (*Diphyllobothrium*) *stemmacephalum* Cobbold, 1858; в — *D.* (*Diphyllobothrium*) *furmanni* Hsü, 1935; г — *D.* (*Diphyllobothrium*) *macroovatum* Jurachno, 1973) ( а, в — по: Делямуре, 1955; б, г — по: Делямуре и др., 1985).

Fig. 1. Scolices of the tapeworms from the type subgenus *Diphyllobothrium*: а, б — *Diphyllobothrium* (*Diphyllobothrium*) *stemmacephalum* Cobbold, 1858; в — *D.* (*Diphyllobothrium*) *furmanni* Hsü, 1935; г — *D.* (*Diphyllobothrium*) *macroovatum* Jurachno, 1973) ( а, в — by Делямуре, 1955; б, г — by Делямуре и др., 1985).

немного меньше бурсы, тогда как у *D. latum* бурса вытянуто-овальная, овальный семенной пузырек значительно меньше бурсы. Матка *D. stemmacephalum* вытянута вдоль членика, боковые петли относительно короткие, многочисленны, 14–19 с каждой стороны, яйца без штифтика. У *D. latum* матка более короткая, боковых петель значительно меньше, обычно не более 10, они относительно длинные. Яйца с хорошо выраженным штифтиком.

Помимо морфологических отличий, есть также существенные различия, касающиеся биологии, жизненных циклов сравниваемых видов. Весь жизненный цикл *D. stemmacephalum* протекает в водной среде и связан с морскими животными, окончательные хозяева — китообразные (дельфины). В то же время *D. latum* — амфибионт, промежуточные хозяева — пресноводные гидробионты (копеподы и рыбы), окончательные — человек, медведи и другие сухопутные хищные млекопитающие.

Переход к паразитированию у наземных животных — непростой эволюционный скачок, который не мог совершаться многократно или параллельно разными видами одного таксона родового ранга. Поэтому вероятность того, что виды дифиллоботриид, облигатно паразитирующие у наземных млекопитающих и птиц, образуют единую самостоятельную филогенетическую ветвь, представляется достаточно большой. Это подтверждает и сравнительный анализ морфологии двух групп дифиллоботриидов, облигатных паразитов китообразных, с одной стороны, и паразитов наземных млекопитающих и птиц, с другой.

В монографии С. Л. Делямуре, А. С. Скрябина, А. М. Сердюкова «Дифиллоботриды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц» (1985) в составе рода указывается пять видов, специфичных для китообразных. Помимо *D. stemmacephalum*, это *D. fuhrmanni* Hsu, 1935; *D. gondo* Yamaguti, 1942; *D. macroovatum* Yurachno, 1973, *D. polyrugosum*, Delamure et A. Skrjabin, 1966. Не все эти виды достаточно хорошо описаны, но и имеющихся описаний достаточно для констатации того, что в их морфологии много общего, особенно близки к *D. stemmacephalum* такие виды от дельфинов, как *D. fuhrmanni* и *D. gondo*. Сколекс этих цестод имеет те же особенности: ботрии плоские, крыловидные, широко открытые латерально, их задний край присоединяется к «шейке» под прямым углом, стенки их слабомышечные, легко сминаются в препарате. Ширина сколекса, по-видимому, превышает его длину (хороших изображений очертания сколексов *D. gondo* латерально нет), шейка хорошо отграничена от ботридий. Бурса цирруса мускулистая, наружный семенной пузырек крупный, мускулистый. Матка относительно длинная с многочисленными латеральными петлями. Несколько

больше отличается от типового вида *D. macroovatum*, паразит усатых китов. Но и у этого вида сколекс вполне типичной формы, ботрии плоские, крыловидные, к «шейке» присоединяются под прямым углом, бурса и наружный семенной пузырек сопоставимы по размерам, мускулистые. Матка длинная, с большим количеством петель (рис. 1).

Отличия *D. polyrugosum* от других видов этой группы более существенные, но и они не распространяются на форму сколекса, который может вытягиваться как в длину, так и в ширину и снабжен глубокими уплощенными ботриями. В то же время членики очень широкие (отношение 1 : 10), бурса цирруса очень длинная, сигаровидная, мускулистая, семенной пузырек значительно меньше бурсы, своеобразно строение полового атриума, окруженного валиком покрытым многочисленными сосочками. Однако, несмотря на эти отличия, *D. polyrugosum* как и другие дифиллоботриумы от китообразных в принципе может быть включен в достаточно компактную группу *Diphyllobothrium* s. str.

Дифиллоботриумы, специфичные для человека, наземных млекопитающих и рыбоядных птиц, также образуют компактную группу видов, сходных по морфологии сколекса (рис. 2) и стробилы. В сводке С. Я. Делямуре и др. (1985) таких видов семь.

Наиболее близки к *D. latum* такие виды, как *D. dendriticum* (Nitzsch, 1824) и *D. ditremum* (Creplin, 1825). Сколексы обоих видов заметно вытянуты в длину. У первого вида сколекс более узкий, соотношение длины и ширины 2 : 1, его форму определяют как ланцетовидный, у второго — более широкий, расширенный в средней части, овальный (отношение 1,6–1,5 : 1,0). Ботрии щелевидные, глубокие, к шейке постепенно сходят на нет, стенки их плотные, мускулистые, шейка более или менее выражена. Ширина зрелых члеников превышает их длину примерно в 2 раза. У *D. dendriticum* задние зрелые членики могут вытягиваться в длину. Бурса цирруса у обоих видов удлинненно-овальная, слабомышечная, наружная, семенной пузырек маленький. Латеральные поля как желточника, так и семенника обычно не сливаются по средней линии. Матка относительно короткая, розетковидная. Боковых петель мало, 5–8. Яйца со штифтиком. По-видимому, к этой группе примыкает и *D. vogieli* Kuhlov, 1953.

Несколько больше отличаются от *D. latum* американские виды *D. alascense* Rausch et Williams, 1958 и *D. dalliae* Rausch, 1956, второй промежуточный хозяин

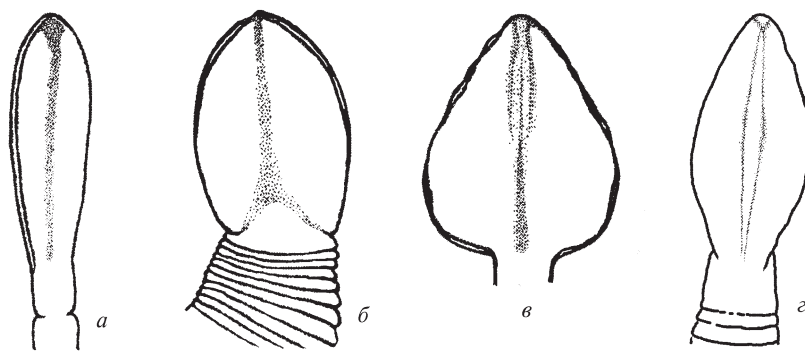


Рис. 2. Сколексы лентецов подрода *Dibothriocephalus* рода *Diphyllobothrium*: а — *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) latum* (Linneus, 1758); б — *D. (Dibothriocephalus) ditremum* (Creplin, 1825); в — *D. (Dibothriocephalus) alascense* Rausch et Williamson, 1958; г — *D. (Dibothriocephalus) dalliae* Rausch, 1956 (по: Делямуре и др., 1985).

Fig. 2. Scoleces of the tapeworms from the subgenus *Dibothriocephalus* of the genus *Diphyllobothrium*: а — *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) latum* (Linneus, 1758); б — *D. (Dibothriocephalus) ditremum* (Creplin, 1825); в — *D. (Dibothriocephalus) alascense* Rausch et Williamson, 1958; г — *D. (Dibothriocephalus) dalliae* Rausch, 1956 (by Делямуре и др., 1985).



которых — даллии (для первого вида предположительно). Сколекс у обоих видов копьевидный, заостренный спереди и расширенный в задней (*D. alascense*) или средней (*D. dalliae*) части в зависимости от степени сокращения. Ботрии глубокие, щелевидные. Шейка есть. Ширина зрелых члеников превышает их длину. Бурса относительно крупная, грушевидная, семенной пузырек маленький. Латеральные поля семенников и желточников обособлены. Матка компактная, латеральных петель немного, 3–7, яйца имеют штифтик. По основным признакам к этой группе принадлежит и *D. ursi* Rausch, 1954, для которого описан несколько более короткий мускулистый сколекс (длина 1,0–1,5, ширина — 1,5), который по форме, видимо, напоминает сколекс *D. alascense*. Ботрии щелевидные, проходят по всей длине сколекса. Шейки нет (возможно, передний конец стробилы сильно сокращен). Топография зрелого членика очень напоминает *D. alascense*, но бурса цирруса более вытянута в длину, а семенной пузырек относительно крупнее. Матка образует 4–8 петель с каждой стороны.

Позднее описаны от человека *Diphyllobothrium nihonkaiense* Yamane Kamo, Bylund et Wikgren, 1986 (Yamane et al., 1986) и *Diphyllobothrium klebanovski* Muratov et Posochov, 1988 (Muratov, Посохов, 1988), использующие в качестве второго промежуточного хозяина лососевых рыб (Япония, Дальний Восток России), имеющие овально-удлиненный сколекс (отношение длины к ширине 2 : 1), ботрии, сходящие к шейке на нет. Семенной пузырек небольшой. Относительно короткая матка образует 3–6 петель с каждой стороны. Яйца имеют штифтик. Изучение митохондриальной ДНК 27 экз. этих двух видов, собранных от человека, бурого медведя и лососевых рыб Японии и России (Приморье, Сахалин, Камчатка), показало их идентичность (Naoki Arizono et al., 2009).

Все эти виды образуют достаточно хорошо очерченную группу, которую можно обозначить как «*Dibothriocephalus*». Еще один вид, *Diphyllobothrium yonagoensis* Yamane, Kamo, Yarak, Fukumoto et Maejima, 1981 от человека в Японии описан очень кратко. Однако приведенные в описании морфологические характеристики (молотковидный сколекс, крупный мускулистый семенной пузырек, наличие диплогонных члеников в стробиле и др.) не позволяют включить этот вид в одну группу с *D. latum*. Вероятно, имело место случайное заражение человека одним из видов дифиллоботриумов, специфичных для морских млекопитающих.

Виды дифиллоботриумов, связанные с ластоногими, в отличие от рассмотренных выше двух групп видов, специфичных соответственно для китообразных и наземных млекопитающих и птиц, более многочисленные и отличаются большим разнообразием как формы сколекса, так и строения членика. В монографии С. Л. Делямуре, А. С. Скрыбина, А. М. Сердюкова (1985) в рамках рода *Diphyllobothrium* рассматривается 13 специфичных для ластоногих валидных видов. В последующие годы описано еще несколько новых видов (Юрахно, Мальцев, 1993, 1994 и др.; Hatsushika, Shirouzu, 1990). С другой стороны, один вид возвращен в восстановленный род *Glandicephalus* Fuhrmann, 1921 (Юрахно, Мальцев, 1995). Таким образом, к настоящему времени известно 15 видов рода *Diphyllobothrium* от ластоногих.

Среди этих видов есть такие, которые имеют достаточно широкий сколекс, приближающийся по форме к сколексу дифиллоботриумов от китообразных (*D. pteroccephalum* Delamure et A. Skryabin, 1966, *D. romeri* (Zschokke, 1903), *D. lashlei* (Leiper et Akkinson, 1914)). Есть и виды с более удлиненным сколексом. (*D. arctocephalum* Johnston, 1937, *D. pacificum* (Nibelin, 1931), *D. scotium* (Rennie et Reid, 1912), *D. lobodoni* (Yurachno et Maltzev, 1999)). Еще более вытянутый сколекс, по форме напоминающий таковой *D. latum*, имеют приуроченные к тюленям-монахам *D. cameroni* Rausch, 1969 и *D. elegans* (Krabbe, 1865), которые, однако, существенно отличаются от видов группы *Dibothriocephalus* отсутствием анатомически выраженной

шейки и особенностями морфологии членика (сливающимися по крайней мере в передней части членика латеральными полями семенников и желточников, наличием крупного мускулистого семенного пузырька и др.).

Кроме того, выделяется группа видов, связанных с тюленем Уэдделла (*D. mobile* (Rehnie et Reid, 1912); *D. perfoliatum* (Railliet et Henry, 1912); *D. quadratum* (Linstow, 1892) и *D. wilsoni* (Shiple, 1907), имеющих небольшие размеры, своеобразный утолщенный булавовидный сколекс и очень сходных между собой по морфологии члеников (один из этих видов М. В. Юрахно и В. Н. Мальцев (1999) помещают в род *Glandicephalus*).

Наконец, нужно отметить четко очерченную группу дифиллоботриид ластоногих, связанных преимущественно с настоящими тюленями, для которых характерна сердцевидная форма сколекса (в виде «перевернутого» сердца) и отсутствие, как правило, анатомически выраженной шейки. При этом утолщенные задние части ботрий больше или меньше нависают над первыми члениками. Это прежде всего *D. cordatum* (Leuckart, 1863), *D. lanceolatum* (Krabbe, 1865), *D. skrjabini* (Yurachno et Maltzev, 1994), а также *D. hians* (Diegina, 1850) и *D. phocarum* Delamure, Kurochkin et A. Skrjabin, 1964, имеющие шейку. Все эти виды очень сходны по морфологии члеников (соединение латеральных полей семенников и желточников в передней части членика, удлинённая сигаровидная bursa цирруса с очень толстой мышечной стенкой, розетковидной маткой и др.).

Для подобных дифиллоботриид (*D. cordatum*, *D. lanceolatum* и *D. hians* рассматриваются авторами как синонимы *D. phocarum*) в свое время был создан отдельный род *Cordicephalus* Wardle, McLood et Stewart, 1947. Однако позднее оказалось, что тип рода *Cordicephalus phocarum* (Fabricius, 1780) идентичен описанному ранее виду *Taenia antocephala* Rudolphi 1890, избранному типом рода *Pyramicocephalum* Monticelli, 1890. Соответственно род *Cordicephalus* утратил валидность. Тем не менее своеобразие этой компактной группы дифиллоботриумов (рис. 3) заслуживает, на наш взгляд, выделения их в отдельный таксон того же ранга, что и *Diphyllobothrium* s. str. и *Dibothriocephalus*.

Помимо этих достаточно четко очерченных групп, заслуживающих, по нашему мнению, выделения в самостоятельные роды, остальные рассмотренные выше группы дифиллоботриумов ластоногих обособлены друг от друга не так четко. Для того, чтобы разобраться в сложной структуре этой группы видов, необходимы дополнительные исследования, поскольку многие виды требуют дополнительного изучения деталей морфологии, что связано как с переописанием типов или типовых материалов, хранящихся в различных музеях, так и со сравнительным изуче-

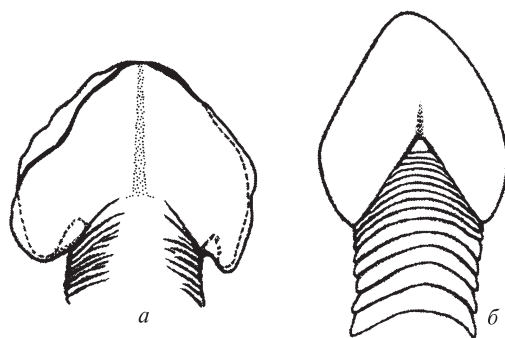


Рис. 3. Сколексы лентецов группы «Cordicephalus» рода *Diphyllobothrium*: а — *Diphyllobothrium lanceolatum* (Krabbe, 1865); б — *Diphyllobothrium cordatum* (Leuckart, 1863) (по: Делямуре и др., 1985).

Fig. 3. Scolices of the tapeworms of the group «Cordicephalus» from the genus *Diphyllobothrium*: а — *Diphyllobothrium lanceolatum* (Krabbe, 1865); б — *Diphyllobothrium cordatum* (Leuckart, 1863) (by Делямуре и др., 1985).

нием других коллекций, а также с необходимостью получения в ряде случаев новых материалов. Последнее необходимо также использовать для получения молекулярно-генетических данных, которые могут внести определенность в решение некоторых сложных проблем.

При решении номенклатурных вопросов надо учитывать еще одну серьезную проблему — лентец широкий является возбудителем распространенной болезни человека, принятое в медицине название которой — дифиллоботриоз. Изменение родовой принадлежности влечет за собой необходимость замены названия соответствующей нозологической единицы.

Учитывая все аспекты существующей на сегодняшний день ситуации, считаем оптимальным временно сохранить *Taenia lata* L., 1758 в составе рода *Diphyllobothrium* Cobbold, 1858 в широком его понимании в качестве типового вида подрода *Dibothriocephalus* и соответственно обозначить его как *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) latum* (Linne, 1758) comb. n. В состав этого подрода включить также *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) dendriticum* (Nitzsch, 1824) comb. n.; *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) ditremum* (Creplin, 1825) comb. n.; *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) ursi* (Rausch, 1954) comb. n. *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) dalliae* (Rausch, 1956) comb. n.; *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) alascense* (Rausch et Williams, 1958) comb. n.; *Diphyllobothrium (Dibothriocephalus) nihonkaiense* (Yamane, Kamo, Bylund et Wikgren, 1986) comb. n.; *Diphyllobothrium vogieli* Kuhlov, 1953 нуждается в переописании морфологии сколекса и половозрелых члеников.

Пять видов дифиллоботриумов — паразитов китообразных — в этом случае представляют типовой подрод *Diphyllobothrium (Diphyllobothrium)*, который таким образом соответствует роду *Diphyllobothrium* в узком понимании.

Обстоятельно изучено митохондриальный геном *D. latum* (Park et al., 2007). Проведен анализ молекулярно-генетических данных (Naoki Arizona et al., 2009), который, по мнению авторов, свидетельствует о близком родстве *D. latum*, *D. dendriticum*, *D. nihonkaiense* (syn. *D. klebanovskii*), тогда как *D. stemmacephalum* попадает в другую филогенетическую группу. Имеются также молекулярно-генетические данные по некоторым другим видам этой группы (*D. dendriticum*, *D. ditremum*, *D. nihonkaiense*, *D. alascense*), а также *D. stemmacephalum*. Однако в целом эти данные фрагментарны и не всегда сопоставимы друг с другом. Требуются дополнительные исследования для установления степени филогенетической близости перечисленных видов и уточнения видового состава группы.

Другие виды дифиллоботриумов — специфичных паразитов ластоногих, включая и группу «Cordicephalus», предлагаем оставить пока, до проведения специального детального изучения, в составе рода *Diphyllobothrium* в широком его понимании без определения их конкретного подродового статуса. Возможно, выделение нескольких групп подродового (родового) ранга и распределение конкретных видов дифиллоботриид ластоногих по этим группам потребует уточнения.

Данная статья имеет целью привлечь внимание к необходимости углубленного изучения на современном уровне таксономической структуры *Diphyllobothrium* s. l.

- Делямуре С. Л. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. — М.: Изд-во АН СССР, 1955. — 517 с.
- Делямуре С. Л. Находка *Diphyllobothrium stemmacephalum* (Cobbold) в водах Советского Союза // Паразитология. — 1968. — Вып. 4. — С. 317–321.
- Делямуре С. Л., Скрябин А. С., Сердюков А. М. Основы цестодологии. Дифиллоботрииды — ленточные гельминты человека, млекопитающих и птиц. — М.: Наука, 1985 — Т. 11. — 200 с.
- Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитологический сб. — Л.: Наука, 1980. — 29. — С. 65–83.
- Муратов И. В., Посохов П. С. Возбудитель дифиллоботриоза человека — *Diphyllobothrium klebanovskii* sp. n. // Паразитология. — 1988. — 22, № 2. — С. 165–170.

- Павловский Е. Н. Руководство по паразитологии человека. — М. ; Л. : АН СССР, 1946. — Т. 1. — 521 с.
- Подъяпольская В. П., Капустин В. Ф. Глистные болезни человека. — М. : Медгиз, 1958. — 663 с.
- Розенберг А. И. Дифиллоботрииды и дифиллоботриозы, имеющие медико-ветеринарное значение. — Петрозаводск : Карелия, 1977. — 294 с.
- Сердюков А. М. Дифиллоботрииды Западной Сибири. — Новосибирск : Наука, 1979. — 120 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. — М. : Наука, 1970. — Т. 1. — 421 с.
- Юрахно М. В., Мальцев В. Н. *Diphyllobothrium skrjabnini* sp. n. (Cestoda: Diphyllobothridae) — паразит морского зайца (*Erigonathus barbatus*) // Паразитология. — 1993. — 27, вып. 1. — С. 84–89.
- Юрахно М. В., Мальцев В. Н. *Diphyllobothrium lobodoni* sp. n. Urachno et Maltsev (Cestoda: Diphyllobothridae) — паразит тюленя-крабоеда // Паразитология. — 1994. — 28, вып. 4. — С. 270–275.
- Юрахно М. В., Мальцев В. Н. О систематическом статусе цестод с необычной локализацией от антарктических тюленей // Паразитология. — 1995. — 29, вып. 3. — С. 179–187.
- Hatsushika R., Shirouzu H. A new species of marine tapeworm, *Diphyllobothrium orcini* n. sp. (Cestoda: Pseudophyllidae) found from killer whale, *Orcinus orca* (Lineus, 1758) in Japan // Jap. J. Parasitol. — 1990. — 39, N 6. — P. 566–573.
- Lühe M. Zur Anatomie und Systematik Bothriocephaliden // Verh. Dt. Zool. Yes. — 1899. — 9. — S. 30–55.
- Naoki Arizono, Marina Shedko, Minoru Yamada et al. Mitochondriae DNA divergence in populations of the tapeworm *Diphyllobothrium nihonkaiense* and its phylogenetic relationship with *Diphyllobothrium klebanovskii* // Parasitology international. — 2009. — 58. — P. 22–28.
- Park J. K., Kim K. H., Kang S., Jeon H. K. Characterization of the mitochondrial genome of *Diphyllobothrium latum* (Cestoda: Pseudophyllidae) — implications for the phylogeny of eucestodes // Parasitology. — 2007. — 134, is. 5. — P. 749–759.
- Yamane Y., Kamo H., Bylund G., Wikgren F. *Diphyllobothrium nihonkaiensis* sp. n. (Cestoda: Diphyllobothriidae) — revison identification of japanise, broad tapeworm // Shimane J. Med. Sci. — 1986. — 10. — P. 29–48.
- Wardle R. A., Mc Lead J. A. The zoology of Tapeworms. — Minneapolis : Minn. press, 1952. — 780 p.
- Wardle R. A., McRood J. A., Radinovsky S. Advances in the zoology of Tapeworm, 1950–1970. — Minneapolis : Univ. Minn. press, 1974. — 274 p.

УДК 595.121.5:598.2(477)

## НОВЫЕ В ФАУНЕ УКРАИНЫ ВИДЫ ДАВЕНЕИД (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA) ПТИЦ ОТРЯДА COLUMBIFORMES

В. В. Корнюшин, Э. Н. Король, О. Б. Гребень

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

**Новые в фауне Украины виды давенеид (Cestoda, Cyclophyllidea) птиц отряда Columbiformes. Корнюшин В. В., Король Э. Н., Гребень О. Б.** — При обработке коллекции цестод Государственного природоведческого музея НАН Украины (Львов) был обнаружен новый для фауны Украины вид цестод семейства Davaineidae от голубей — *Raillietina micracantha* (Fuhrmann, 1909) Fuhrmann, 1924. При исследовании моллюсков *Bradybaena fruticum* и *Trichia hispida* из г. Тернополя были обнаружены цистицеркоиды, которые после экспериментального заражения идентифицированы как *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972. Ранее для этого вида цестод промежуточные хозяева в природе оставались неизвестными. Приведены описания этих двух новых в фауне Украины видов давенеид голубей.

Ключевые слова: *Raillietina micracantha*, *Markewitchella bonini*, Davaineidae, Украина.

**New for the Fauna of Ukraine Species of the Davaineid Cestodes (Cestoda, Cyclophyllidea) from the Birds of the Order Columbiformes. Kornyushin V. V., Korol E. M., Greben O. B.** — *Raillietina micracantha* (Fuhrmann, 1909) Fuhrmann, 1924 from doves was examined in the cestode collection of the State Museum of Natural History of NAS of Ukraine (Lviv). Terrestrial mollusks *Bradybaena fruticum* and *Trichia hispida* collected in Ternopil appeared to be infected with cysticercoids of *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972; the species was identified after experimental infection of final hosts. The intermediate hosts of this species were previously unknown. Both cestodes were first found in Ukraine. Their descriptions based on new findings are presented.

Key words: *Raillietina micracantha*, *Markewitchella bonini*, Davaineidae, Ukraine.

Цестоды семейства Davaineidae Braun, 1900 паразитируют у наземных теплокровных — млекопитающих и птиц. Самая богатая фауна давенеид зарегистрирована у птиц, являющихся окончательными хозяевами этих паразитов. Так, у голубеобразных (Columbiformes) обнаружено более 70 видов давенеид (Корнюшин, 1989). Из них в Украине известно 3 вида, паразитирующих у обыкновенной горлицы:

— *Raillietina clerci* Fuhrmann, 1920 — зарегистрирован в Винницкой или Хмельницкой обл. (Gaşowska, 1932);

— *Rostelugnia polyacantha* (Fuhrmann, 1909) Spassky, 1984 — найден в Одесской обл. (Губский, 1962), Донецкой и Черниговской обл. (Корнюшин, 1989);

— *Rostelugnia intermedia* (Johri, 1934) Spassky, 1984 — обнаружен в Волынской и Винницкой обл. (Корнюшин, 1989).

При обработке коллекционного материала цестод из Львовского природоведческого музея и экспериментальном заражении домашних голубей были обнаружены 2 вида давенеид, не зарегистрированных ранее в Украине — *Raillietina micracantha* (Fuhrmann, 1909) Fuhrmann, 1924 и *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (Корнюшин и др., 2008). Описания этих видов цестод, имеющиеся в литературе, неполные или фрагментарные.

### Материал и методы

В материале коллекции цестод Государственного природоведческого музея НАН Украины, Львов (сборы М. И. Сергиенко из г. Галича Ивано-Франковской обл.) у обыкновенной горлицы обнаружено 3 экз. (по сколексам) цестод *R. micracantha* (8 препаратов с окрашенными стробилами).

У наземных моллюсков *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) (Bradybaenidae) и *Trichia hispida* (L., 1758) (Hygromiidae) из г. Тернополя обнаружены личинки (цистицеркоиды), которые по морфологии, особенностям вооружения присосок и хоботка были предварительно определены как *M. bonini*. Принадлежность цестод к этому виду подтверждена экспериментальным заражением домашних

голубей. Два голубя из той же голубятни служили контролем для исключения возможного спонтанного заражения *M. bonini*. На 10-е сут после заражения половозрелые стробилы были найдены в 12-перстной кишке одного из голубей (погибшего), у второго голубя на 12–13-е сут начали выделяться с пометом зрелые членики. Цестоды идентифицированы нами как *M. bonini*. При скармливании брадибенам и слизням зрелых члеников от экспериментально зараженного голубя цистицеркоиды *M. bonini* выявлены только у *Krynickillus melanocephalus* Kaleniczenko, 1851 на 48–50-е сут эксперимента.

***Raillietina micracantha* (Fuhmann, 1909) Fuhmann, 1924**

Син.: *Raillietina (R.) micracantha* (Fuhmann, 1909) Fuhmann, 1924; *Kotlania micracantha* (Fuhmann, 1909) Lopez-Neurga, 1931.

Хозяин: обыкновенная горлица — *Streptopelia turtur* (L.) (3 экз. цестод; Ивано-Франковская обл., г. Галич, июнь 1960).

Морфология (рис. 1). Длина не вполне зрелых экземпляров около 72 мм, максимальная ширина — 1,23 мм. Форма сколекса продольно-овальная, от шейки отграничен нечетко. Ширина сколекса — 0,130 мм. Округлые присоски диаметром 0,053–0,60 мм. Шипики на присосках не сохранились. Хоботок поперечно-овальный (длина 0,06 мм и ширина 0,068–0,07 мм). Двурядная корона состоит из 140–150 давэноидных крючьев. Длина крючьев 0,014–0,015 мм. Пробоскус покрыт мелкими шипиками. Вокруг хоботка просматривается рыхлая соединительная ткань. Шейка: длина 0,18–0,25 мм и ширина 0,12–0,13 мм.

Внутренняя стробилизация не видна, наружная — начинается на расстоянии около 0,8 мм от сколекса. Односторонние половые отверстия открываются в передней трети бокового края членика. Бурса цирруса грушевидная, тонкостенная, не заходит или едва заходит за поральные экскреторные сосуды. Ее размеры —

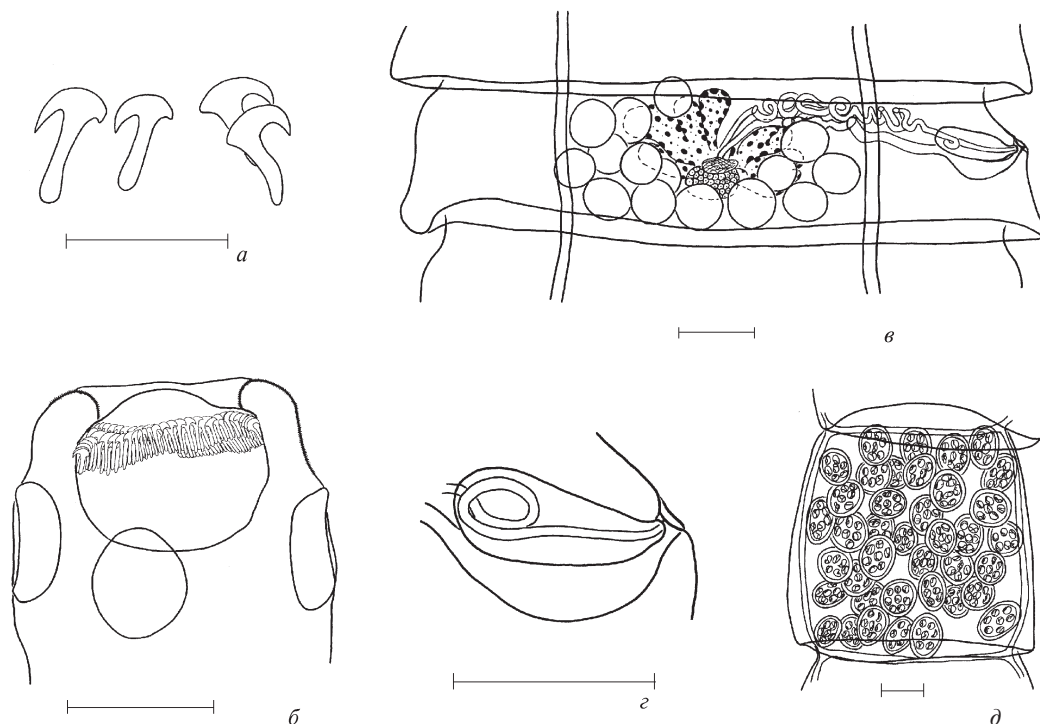


Рис. 1. *Raillietina micracantha* (Fuhmann, 1909) Fuhmann, 1924: а — хоботковые крючья; б — сколекс; в — гермафродитный членик; г — бурса цирруса и вагина; д — маточный членик. Масштабная линейка: а — 0,02 мм; б–д — 0,1 мм.

Fig. 1. *Raillietina micracantha* (Fuhmann, 1909) Fuhmann, 1924: а — rostellar hooks; б — scolex; в — hermaphrodite proglottid; г — bursa cirri and vagina; д — gravid proglottid. Scale bar: а — 0.02 mm; б–д — 0.1 mm.

0,09–0,13 x 0,045–0,050 мм. Округлые семенники размером 0,05–0,07 мм, в количестве 14–16 окружают женские железы апорально и сзади, порально заходят до середины крыла яичника. Семяпровод извитой, образует многочисленные петли в передней поральной части членика. Эвагинированных циррусов нет, на инвагинированных циррусах вооружение не просматривается.

Вееровидный дольчатый яичник в гермафродитных члениках образует два крыла. Апоральное значительно больше порального. Максимальная ширина яичника 0,275 мм. Неправильной формы желточник лежит за анатомическим центром яичника. Его размеры 0,09–0,12 • 0,05–0,07 мм. Вагина открывается в атриум позади бурсы цирруса. Копулятивная ее часть относительно короткая, размером 0,07–0,13 • 0,02–0,03 мм, не достигает (в некоторых члениках едва достигает) дна бурсы цирруса. Проводящая часть в виде трубочки диаметром 0,002 мм сразу за бурсой направляется к центру членика параллельно семяпроводу; иногда образует несколько изгибов. Она переходит в неправильной формы семяприемник размером 0,040–0,045 • 0,030–0,035 мм, который лежит между крыльями яичника.

Матка формируется на месте яичника и желточника. В члениках с формирующейся маткой видна бурса цирруса, вагина и остатки семенников. Семенники постепенно, по мере формирования яйцевых капсул, исчезают. В каждом членике образуется примерно 60–64 капсулы размером 0,09–0,18 • 0,09–0,12 мм, расположенные между экскреторными сосудами. В каждой капсуле находится 6–8 яиц размером 0,015–0,06 • 0,015–0,065 мм.

Этот вид был описан от обыкновенной горлицы в Италии как *Davainea micrantha* (Fuhrmann, 1909). Позже его перевели в состав рода *Raillietina* (Fuhrmann, 1924). В качестве хозяев этого вида цестод отмечены другие представители отряда *Columbifomes* — сизый голубь (*Columba livia*), малая или египетская горлица (*Streptopelia senegalensis*). Помимо Италии этот вид регистрировали в Испании (Fogonda et al., 2004), Армении, Кыргызстана, Северной Африке (Мовсесян, 2003). Промежуточные хозяева этого вида цестод неизвестны.

#### ***Markewitchella bonini*** (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972

Син.: *Davainea bonini* Megnin, 1899; *Brumptiella bonini* (Megnin, 1899) Lopez-Neyra, 1931; *Skrijabinia bonini* (Megnin, 1899).

Хозяин: домашний голубь — *Columba livia dom.* (L.) (34–119 экз. цестод; при экспериментальном заражении, Киев, сентябрь 2007, июль 2009).

Промежуточные хозяева: моллюски *Bradybaena fruticum* (Müller, 1774) ЭИ 1,68 % и *Trichia hispida* (L., 1758) ЭИ 1,43 % июнь–август 2007, *B. fruticum* ЭИ 3,84 % июль 2009, г. Тернополь (парк Топильче).

Морфология (рис. 2–4). Общая длина не вполне зрелых цестод до 110 мм, максимальная ширина на уровне члеников с незрелой маткой — до 1,16 мм. Сколекс сферический (или эллипсоидный) диаметром 0,15–0,25 мм. На уплощенных препаратах в жидкости Фора-Берлизе — до 0,39 мм. Длина его 0,08–0,119 мм, обычно четко отграничен от шейки. Округлые присоски диаметром 0,045–0,065 по краю покрыты мелкими нежными шипиками 0,008 мм длиной, расположенными косыми рядами по 6–7 в ряду. Хоботковое влагалище не просматривается. Хоботок почти сферический (длина 0,045–0,050 мм и ширина 0,045–0,090 мм) в самой широкой части. Пробоскус вооружен мелкими легко отпадающими шипиками. Корона крючьев двурядная. Диаметр короны 0,05–0,085 мм. Крючья давэнеоидного типа (длина 0,011–0,013 мм, количество 120–144). Шейка: длина 0,55–1,0 мм и ширина 0,11–0,16 мм.

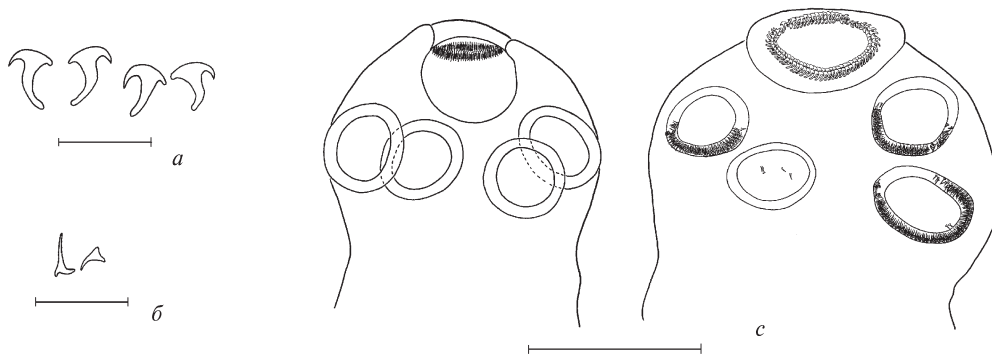


Рис. 2. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (сколекс): *a* — хоботковые крючья; *б* — вооружение присосок; *в* — сколексы. Масштабная линейка: *a*, *б* — 0,02 мм; *в* — 0,1 мм.

Fig. 2. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (scolex): *a* — rostellar hooks; *б* — armament of suckers; *в* — scoleces. Scale bar: *a*, *б* — 0.02 mm; *в* — 0.1 mm.

Внутренняя сегментация появляется сразу за шейкой. Наружная членистость становится заметной на расстоянии 2,33–3,5 мм от шейки. Парус хорошо выражен. Членики вытянуты в длину, зрелые — трапециевидные. Половозрелые членики размером 0,38–0,70 x 0,32–0,40 мм, незрелые маточные — 1,14–2,20 x 0,64–1,00 мм. Мужские и женские половые железы формируются и развиваются одновременно. Половые отверстия чередуются неправильно, открываются в верхней трети бокового края членика.

Бурса цирруса открывается в атриум, располагаясь под острым углом к копулятивной части вагины. Она грушевидная, размером 0,10–0,22 x 0,06–0,08 мм, заходит за экскреторные сосуды, иногда достигая середины членика. В молодых члениках и члениках с формирующейся маткой ее размеры минимальные. Внутри бурсы семяизвергательный канал диаметром 0,001 мм образует несколько петель. Цирус на всех препаратах втянут. Длина его около 0,28–0,35 мм. Диаметр основания эвагинирующегося цирруса 0,05–0,07 мм. Он густо покрыт мелкими шипиками, на дистальном конце просматривается пучок щетинок 0,009–0,01 мм длиной. Семяпровод образует несколько петель внутри бурсы цирруса, в гермафродитных члениках сразу по выходе из бурсы он образует плотный клубок петель диаметром 0,055–0,08 мм, окруженный хорошо заметной соединительно тканной оболочкой, в результате чего вся структура напоминает наружный семенной пузырек, который в некоторых члениках может налегать на дно бурсы. Зачатки этой структуры появляются вместе с зачатками бурсы в молодых проглоттидах. В члениках с формирующейся маткой петли семяпровода свободно, неплотно лежат в передней части членика. Овальные семенники в количестве 17–28 расположены в задней части членика и заходят в боковые поля. Их размеры 0,05–0,09 • 0,045–0,065 мм.

Вагина открывается в атриум позади бурсы цирруса. Половой атриум в некоторых члениках выпячивается, образуя половой сосочек. Копулятивная часть вагины довольно длинная 0,12–0,25 мм. Вблизи атриума она веретенообразно расширена, в некоторых гермафродитных члениках — до 0,055 мм. Проводящая часть вагины короткая (0,04–0,05 мм), проходит между крыльями яичника и перед желточником переходит в неправильной формы семяприемник. Размеры семяприемника варьируют (0,06–0,110 • 0,03–0,045 мм). Семяприемник соединен с оотипом, лежащим возле него или под ним. Яичник двукрылый, дольчатый, шириной до 0,23 мм, его доли немногочисленные, крупные. В некоторых члениках яичник может приобретать веерообразную форму. Неправильной формы желточник размером 0,075–0,125 • 0,05–0,11 мм, лежит за анатомическим центром яичника.



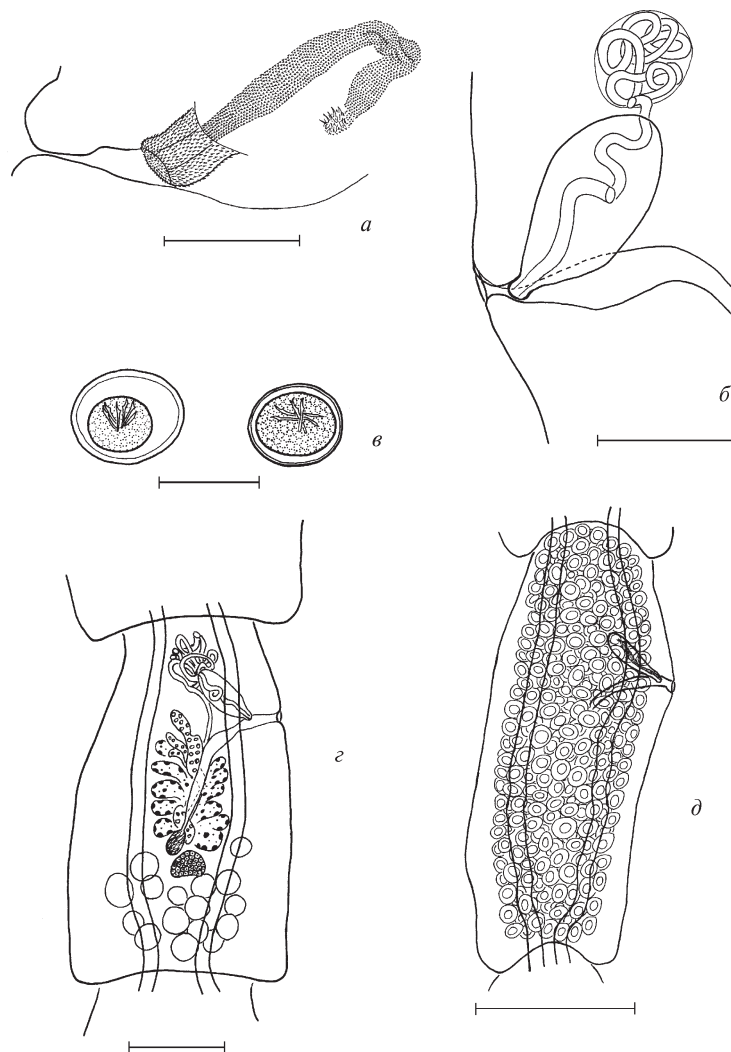


Рис. 3. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972: *a* — циррус; *б* — бурса цирруса и вагина; *в* — яйца; *з* — гермафродитный членик; *д* — маточный членик. Масштабная линейка: *a, б* — 0,01 мм; *в, д* — 0,5; *з* — 0,2 мм.

Fig. 3. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972: *a* — cirrus; *б* — bursa cirri and vagina; *в* — eggs; *з* — hermaphrodite proglottid; *д* — gravid proglottid. Scale bar: *a, б* — 0.01 mm; *в, д* — 0.5 mm; *з* — 0.2 mm.

Формирующаяся матка имеет вид отходящих от оотипа разветвленных тяжей. Постепенно разрастаясь, она образует лопасти или тяжи, в которых появляются полости, содержащие формирующиеся яйца. На этом этапе она занимает пространство между бурсой, вагиной и яичником. Матка быстро исчезает вместе с яичником и желточником, позднее исчезают семенники. Место этих органов занимают яйца, которые лежат в паренхиме в несколько слоев, выходя в боковые поля за экскреторные каналы. Зрелые яйца овальные 0,045–0,065 • 0,040–0,055 без капсул с тонким эмбриофором. Онкосфера овальная 0,030–0,040 • 0,025–0,28, эмбриональные крючья 0,015–0,018.

Зрелые членики отрываются и выходят с пометом. Они очень подвижны и способны перемещаться на расстояние до 4 см за 10 мин, яйца при этом не рассеиваются.

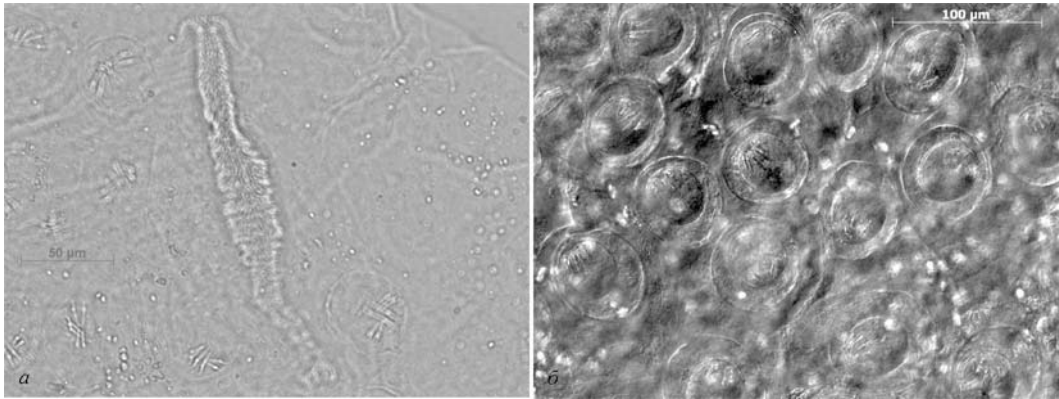


Рис. 4. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (фото): а — циррус; б — яйца.  
 Fig. 4. *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (photo): а— cirrus; б — eggs.

#### Описание цистицеркоида (рис. 5, 6)

Овальные цистицеркоиды длиной 0,28–0,35 мм и диаметром 0,22–0,28 мм. На переднем полюсе находится эвагинационная пора в виде узкой, но довольно глубокой щели. На заднем полюсе локализована экскреторная пора диаметром 0,005–0,01 мм. Стенка цисты толщиной 0,028–0,038 мм трехслойная, поверхность цистицеркоида образует складки.

Инвагинированный сколекс диаметром 0,095–0,175 мм. Он лежит в рыхлой ткани. В ней имеются известковые тельца разного размера, которые расположены неравномерно. Наибольшее их количество локализовано у эвагинационной поры. Корона из 136–152 давэнеоидных крючьев, расположенных в 2 ряда. Диаметр короны 0,055–0,065 мм. Длина крючьев хоботка около 0,011 мм. Овальные присоски (0,033–0,045 • 0,028–0,035 мм), вооружены по краю мелкими шипиками, расположенными по 7–8 в ряду. Вооружение в виде очень мелких шипиков видно на ввернутом пробоскусе. Длина хоботка 0,090–0,098 мм.

Вид описан от голубей (*Columba* sp.) в Европе как *Davainea bonini* (Megnin, 1899). Позже его отнесли к роду *Raillietina* подроду *Skrjabinia* (Fuhrmann, 1932). После выделения в 1966 г. подрода *Skrjabinia* в самостоятельный род семейства Davaineidae этот паразит фигурировал в литературе как *Skrjabinia (Armacetabulum) bonini* (Мовсесян, 1966). В 1972 г. А. А. Спасский и Л. П. Спасская выделили отдельный род *Markewitchella* с одним видом — *Markewitchella bonini*. Основанием для этого послужили отличия морфологии стробилы (наличие вооружения на присосках, расположение семенников, отсутствия многояйцевых капсул) и различные промежуточные хозяева. Промежуточные хозяева большинства представителей рода *Raillietina* и *Skrjabinia* — насекомые, для первых преимущественно муравьи, для вторых — жуки (Спасский, Спасская, 1972), в то время как для *Markewitchella bonini* (в эксперименте) это наземные брюхоногие моллюски 4 семейств: *Agriolimax agrestis* (= *Deroceras agreste*) (семейство Agriolimacidae); *Arianta arbustorum*, *Cepaea nemoralis*, *Helicigona lapicida* (семейство Helicidae); *Lehmannia marginata*, *Limax flavus*, *Malacolimax tenellus* (семейство Limacidae); *Arion circumscriptus* (семейство Arionidae) (Joyeux, Baer, 1936; Wetzel, 1933). До наших исследований спонтанное заражение моллюсков не зарегистрировано.

Этот вид цестод находили в России в Приморском крае у большой горлицы — (*Streptopelia orientalis*) (Ошмарин, 1963), у большой горлицы и сизого голубя в Киргизии (Мовсесян, 1977), а также в Казахстане, Иране (Мовсесян, 2003). У

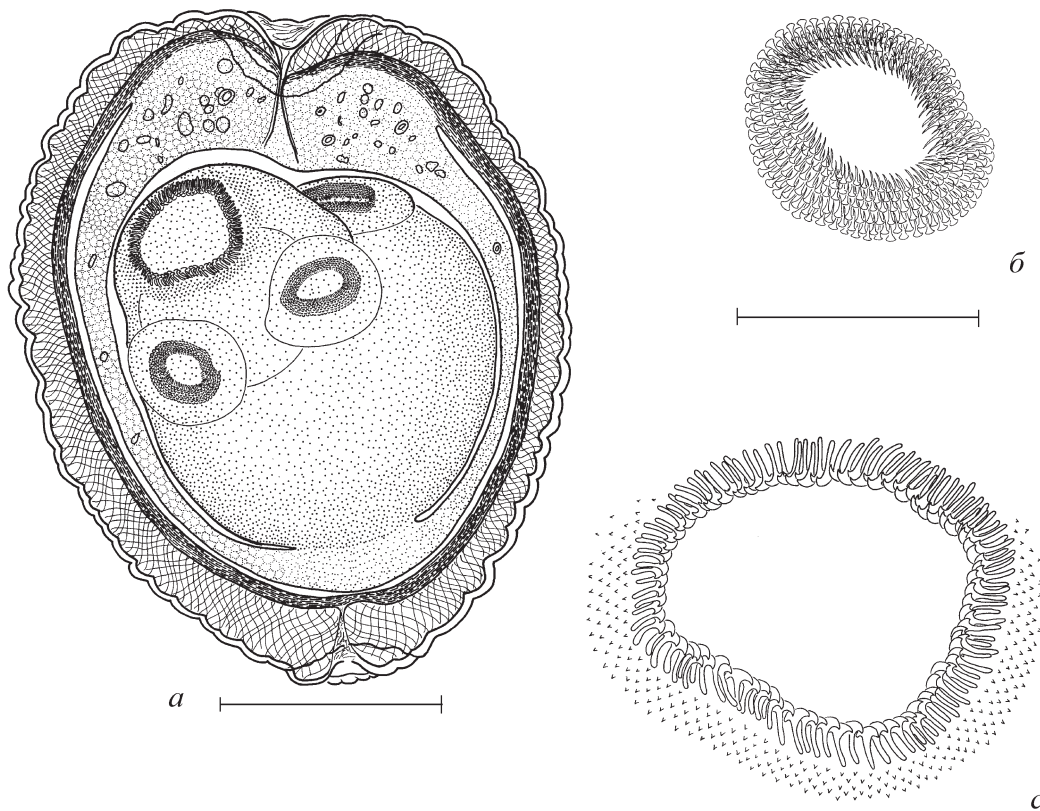


Рис. 5. Цистицеркоид *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972: *a*— общий вид; *б* — присоска; *в* — корона крючьев. Масштабная линейка: *a* — 0,1 мм; *б*, *в* — 0,05 мм.

Fig. 5. Cysticercoide of *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972: *a* — general view; *б* — sucker; *в* — crown of hooks. Scale bar: *a* — 0.1 mm; *б*, *в* — 0.05 mm.



Рис. 6. Цистицеркоиды *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (фото).

Fig. 6. Cysticercoides of *Markewitchella bonini* (Megnin, 1899) Spassky et Spasskaja, 1972 (photo).

домашних голубей (*Columba livia dom.*) зарегистрирован в Италии (Catelli et al., 1999) и Бразилии (da Silva et al., 1990).

Работа выполнена в рамках договора между Министерством образования и науки Украины и Министерством науки и образования Литвы (№ М/182–2009 и № 31V–157).

- Губський В. С. Гельмінтофауна диких голубів // Праці Одеськ. держ. ун-ту. Сер. Біол. наук. — 1962. — **152**, вип. 12: Пробл. крайової паразитології. — С. 63–67.
- Корнюшин В. В. Давеноидеи. Биутериноидеи. Парутериноидеи. — Киев : Наук. думка, 1989. — 252 с. — (Фауна Украины ; Т. 33, вып. 3).
- Корнюшин В. В., Король Е. М., Гребень О. Б. Нові у фауні України види цестод родини Davaineidae (Cyclophyllidea) від голубів // Еколого-фауністичні особливості водних та наземних екосистем : Матеріали наук. конф., присвяч. 100-річчю від дня народження проф. В. І. Здуна (Львів, 12–13 лютого 2008 р.) / Відпов. за вип. Й. В. Царик — Львів : Міністерство освіти і науки, Львівський національний університет імені Івана Франка, 2008. — С. 89–91.
- Мовсесян С. О. К перестройке системы цестод рода Raillietina Fuhrmann, 1920 (Cestoda: Davaineidae) // Тр. Всесоюз. ин-та гельминтол. — 1966. — **12**. — С. 5–10.
- Мовсесян С. О. Цестоды фауны СССР и сопредельных территорий (Давэнеаты). — М. : Наука, 1977. — 272 с.
- Мовсесян С. О. Давэнеаты — ленточные гельминты животных и человека. — М. : Наука, 2003. — Ч. 1. — 295 с. — (Основы цестодологии ; Т. 13).
- Ошмарин П. Г. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. — М. : Изд-во АН СССР, 1963. — 313 с.
- Спаський О. А., Спаська Л. П. Новий рід цестод птахів *Markewitchella* gen. n. (Cestoda, Davaineidae) // Паразити, паразитози та шляхи їх ліквідації. — 1972. — **1**. — С. 75–85.
- Catelli E., Terregino C., Issa Gadale O. et al. Survey on endoparasites of the digestive tract of *Columba livia* (Gmelin, 1789) in Florence (Italy) (in Italian) // Selezione Veterinaria. — 1999. — N 2. — P. 171–174.
- Foronda P., Valladares B., Rivera-Medina S. A. et al. Parasites of *Columba livia* (Aves: Columbiformes) in Tenerife (Canary Islands) and their role in the conservation biology of the laurel pigeons // Parasite. — 2004. — **11** (3). — P. 311–316.
- Fuhrmann O. Neue Davaineiden // Cbl. Bacteriol., Parasitenkunde. — 1909. — **1**. — N 49. — S. 94–124.
- Gąsowska M. Die Vogelcestoden aus der Umgeburg von Kiew (Ukraine) // Bull. Internat. de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres. Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles. Série B: Sciences Naturelles (II). — 1931. — Juillet. — Décembre (N 7–10 B II). — P. 599–627.
- Joyeux Ch., Baer J. G. Cestodes // Fauna de France. — Paris, 1936. — **30**. — 608 p.
- da Silva C. C., Mattos J., de Dalton G., Ramires P. M. Helminth parasites of *Columba livia* (Gm.) in Gonzalo, Rio de Janeiro // Arquivo brasileiro de medicina veterinária e zootecnia. — 1990. — **42** (5). — P. 391–394.
- Wetzel K. Zur Kenntnis des Entwicklungskreises des Hühner bandwurmes, *Davainea proglottina* // Arch. Wiss. Prakt. Tierheilkunde. — 1933. — **65**. — S. 595–625.

UDC 595.121:598.816

**SPINIGLANS SHARPILOI SP. N. (CESTODA, DILEPIDIDAE),  
A PARASITE OF THE COMMON MAGPIE, *PICA PICA*,  
IN THE PALAEARCTIC**

**V. V. Korniyushin<sup>1</sup>, R. V. Salamatin<sup>1,2</sup>, O. B. Greben<sup>1</sup>, B. B. Georgiev<sup>3</sup>**

<sup>1</sup> I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine,  
15, Khmelnytsky str., Kyiv, 01601 Ukraine  
E-mail: vadikorn@izan.kiev.ua

<sup>2</sup> Department of General Biology and Parasitology, Medical University of Warsaw,  
5, Chalubinski str., Warsaw, 02-004 Poland

<sup>3</sup> Central Laboratory of General Ecology, Bulgarian Academy of Sciences,  
2, Gagarin str., Sofia, 1113 Bulgaria  
E-mail: bbg@ecolab.bas.bg;

*Spiniglans sharpiloi* sp. n. (Cestoda, Dilepididae), a Parasite of the Common Magpie, *Pica pica*, in the Palaearctic. Korniyushin V. V., Salamatin R. V., Greben O. B., Georgiev B. B. — *Spiniglans sharpiloi* Korniyushin, Salamatin, Greben et Georgiev sp. n., a specific parasite of the Common Magpie, *Pica pica*, is described on the basis of specimens collected in Ukraine, Bulgaria and Republic of Tuva (Russian Federation). It is distinguished from the related species *S. affinis*, *S. constricta* and *S. pirinica* on the basis of its smaller rostellar hooks, smaller number of testes and the particular shape of the cirrus sac. *Choanotaenia pirinica* Georgiev, Korniyushin et Genov, 1987, is transferred to the genus *Spiniglans* as *Spiniglans pirinica* comb. n.

Key words: Cestoda, Dilepididae, *Spiniglans sharpiloi* sp. n., *Pica pica*, Ukraine, Bulgaria, Russia, Tuva.

*Spiniglans sharpiloi* sp. n. (Cestoda, Dilepididae) — паразит сороки обыкновенной, *Pica pica*, Палеарктики. Корнюшин В. В., Саламатин Р. В., Гребень О. Б., Георгиев Б. Б. — Новый вид дилепидид *Spiniglans sharpiloi* Корнюшин, Саламатин, Гребень и Георгиев sp. n., специфичный паразит сороки обыкновенной (*Pica pica*) описывается по материалам, собранным в Украине, Болгарии и России (Тува). Новый вид дифференцируется от близких видов — *S. affinis*, *S. constricta* и *S. pirinica* — в частности, меньшими размерами хоботковых крючьев, меньшим количеством семенников в членике, а также размером и характерной формой бурсы цирруса. *Choanotaenia pirinica* Georgiev, Korniyushin et Genov, 1987 переводится в род *Spiniglans* и предлагается новая комбинация *Spiniglans pirinica* comb. n.

Ключевые слова: Cestoda, Dilepididae, *Spiniglans sharpiloi* sp. n., *Pica pica*, Украина, Болгария, Россия, Тува.

**Introduction**

The genus *Spiniglans* Yamaguti, 1959 was erected as monotypic (Yamaguti, 1959). Its type species, *S. microsoma* (Southwell, 1922) (= *Choanotaenia microsoma* Southwell, 1922), was originally described as a parasite of two birds kept in captivity in Calcutta Zoo, India (Yamaguti, 1959; Matevosyan, 1963): *Melophus melanicterus* (Gmelin), a synonym of *Melophus lathami* (Gray) (Emberizidae) and *Ploceus atrigula* (Hodgs.), a synonym of *Ploceus heuglini* Reichenow (Ploceidae) (the bird synonymy is after AviBase, [http:// avibase.bsc-eoc.org/](http://avibase.bsc-eoc.org/) accessed on 28 December 2009). The generic concepts for the dilepidid cestodes were revised by Bona (1994). He retained in the genus *Choanotaenia* Railliet, 1896, only the species with a single crown of rostellar hooks, mostly parasitic in galliform birds. The species from passeriform birds, which have previously been classified in *Choanotaenia* (see, e. g., Spasskaya, Spasskii, 1977) or *Pseudanomotaenia* Matevosyan, 1963 (see Matevosyan, 1963) and are characterised by a tuft of atrial (and/or cirral) bristle-like spines and a double crown of rostellar hooks, were transferred to the genus *Spiniglans* (see Bona, 1994). These were *S. constricta* (Molin, 1858) Bona, 1994, a parasite of a wide range of passeriform birds (mostly Corvidae), and *S. corvi* (Joyeux, Baer et Martin, 1937) Bona, 1994, a parasite of *Corvus rhipidurus* Hartert in North Somalia (Joyeux et al., 1937). Subsequently, Salamatin (1999) analysed cestode materials from

corvid birds from Ukraine and validated *Spiniglans affinis* (Krabbe, 1869) Salamatin, 1999, a species originally described from *Corvus frugilegus* from Bavaria (Krabbe, 1869); previous authors (Matevosyan, 1963; Spasskaya & Spasskii, 1977) listed *Taenia affinis* Krabbe, 1869 among the synonyms of *Pseudanomotaenia constricta* or *Choanotaenia constricta*. Thus, the current species composition of the genus *Spiniglans* includes 4 species, 3 of them parasitic (exclusively or predominantly) in birds of the family Corvidae in the Old World.

Our previous studies demonstrated that the name *Spiniglans constricta* or its synonymous combinations *Taenia constricta*, *Anomotaenia constricta*, *Pseudanomotaenia constricta*, *Icteroaenia constricta* and *Choanotaenia constricta* were used for a complex of closely-related but morphologically-distinct species; on this basis, the description of *Choanotaenia pirinica* Georgiev, Korniyushin et Genov, 1987 and the redescription and validation of *S. affinis* were proposed (Georgiev et al., 1987; Salamatin, 1999). In the present article, we describe another morphologically distinct species of the same complex, *Spiniglans sharpiloi* sp. n., which appears to be a specific parasite of the Common Magpie, *Pica pica* (L.), throughout Northern Eurasia. In addition, we transfer *Choanotaenia pirinica* Georgiev, Korniyushin et Genov, 1987, to the genus *Spiniglans* and discuss the possibility to reveal further new species of the same group on the basis of revision of museum specimens.

### Material and methods

The present study was based on cestode specimens collected from the small intestine of common magpies from various regions of Ukraine: Tatariv Village, Nadvirna Raion, Ivano-Frankivsk Oblast; the city of Kyiv; the town of Nizhyn, Chernihiv Oblast; the village of Yaduty, Borzna Raion, Chernihiv Oblast; Askania-Nova Biosphere Reserve and Chornomorskiy Biosphere Reserve, Kherson Oblast; Donetsk Oblast (the exact locality was not indicated). All these specimens are deposited in the helminthological collection of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology (Kyiv). We also studied 4 cestode specimens from *Pica pica* from the collection of Dr. Anastasia Paspaleva collected from the vicinities of the town of Belogradchik, Vidin Region, Bulgaria and identified by Paspalev and Paspaleva (1972) as *Anomotaenia constricta*; these specimens are currently deposited in the helminthological collection of the Central Laboratory of General Ecology, Bulgarian Academy of Sciences, Sofia.

The specimens from Tuva (collected by V. P. Sharpilo) were stained in lactic carmine (without prior fixation). The specimens from Bulgaria from the collection of Dr A. Paspaleva were stained in alum carmine. The specimens from Ukraine were fixed and preserved in 70% ethanol, stained in iron acetocarmine (Georgiev et al., 1986), dehydrated in ascending alcohol series, cleared in clove oil and mounted in Canada balsam. The scolex of the paratype specimen was mounted in Berlese's medium.

Metrical data are given in micrometers except where otherwise stated.

### Results

#### *Spiniglans sharpiloi* Korniyushin, Salamatin, Greben et Georgiev, sp. n.

*Type host:* *Pica pica* (Aves, Passeriformes, Corvidae).

*Other hosts:* none.

*Site:* small intestine.

*Type locality:* Tatariv Village (former Kremetsi), Yaremche Municipality, Nadvirna Raion, Ivano-Frankivsk Oblast, Ukraine; 48°20'33" N, 24°34'32" E; *Collector:* V. V. Korniyushin, 20 June 1984.

*Intensity of infection:* 2 specimens.

*Type material:* Holotype (CH 31) and one paratype (CP 31.1), deposited in the helminthological collection of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv).

*Etymology:* The new species is named after the outstanding Ukrainian parasitologist Professor Viktor Petrovich Sharpilo (1933–2005), one of the world's leading experts in systematics and biology of helminth parasites of terrestrial poikilotherm animals.

#### Description of the type specimens (fig. 1)

The measurements of the holotype are followed by the measurements of the paratype in parentheses.

Pregravid specimen 46 (37.5) mm long, consisting of 130 (105) proglottides; maximum width at proglottides with young uterus, 0.85 (0.90) mm. Scolex slightly dorso-

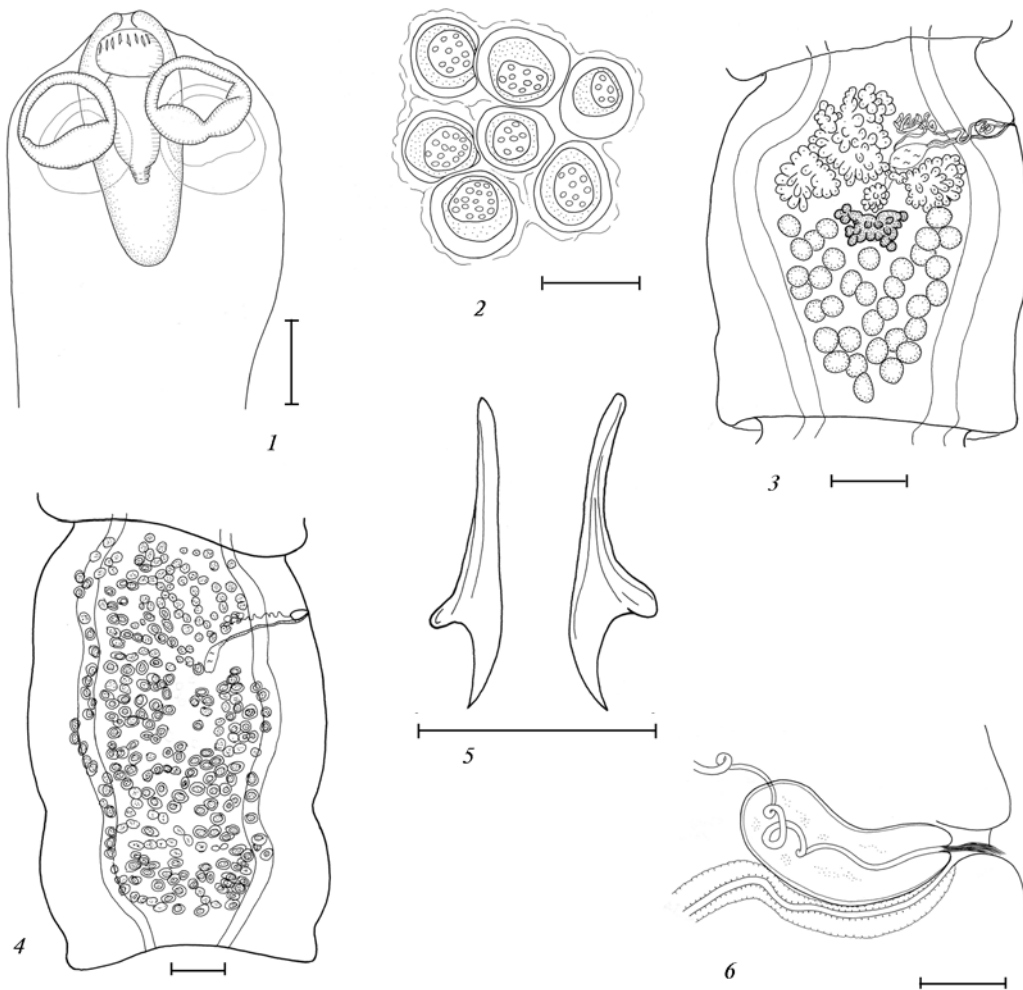


Рис. 1 *Spiniglans sharpiloi* sp. n., голотип (1–4) и паратип (5–6): 1 — сколекс, масштабная линейка 100 мкм; 2 — фрагмент матки с яйцами, масштабная линейка 50 мкм; 3 — гермафродитный членик, масштабная линейка 200 мкм; 4 — маточный членик, масштабная линейка 200 мкм; 5 — хоботковые крючья, масштабная линейка 25 мкм; 6 — копуляционный аппарат, масштабная линейка 5 мкм.

Fig. 1. *Spiniglans sharpiloi* sp. n., holotype (1–4) and paratype (5–6): 1 — scolex, scale bar 100  $\mu$ m; 2 — detail of pregravid uterus with unripe eggs, scale bar 50  $\mu$ m; 3 — mature proglottis, scale bar 200  $\mu$ m; 4 — pregravid proglottis, scale bar 200  $\mu$ m; 5 — rostellar hooks, scale bar 25  $\mu$ m; 6 — terminal genital ducts, scale bar 5  $\mu$ m.

ventrally flattened, relaxed, with maximum width of 340 (400) at the level of suckers; its apical part forming well-expressed conical protrusion. Suckers rounded, deep, projecting above surface of scolex, 130–140 in diameter. Rostellum withdrawn, relatively large, mushroom-shaped, 180 long, with diameter of apical part 80 and diameter of stalk 75. Rostellar hooks 20 in number (in the holotype 2 hooks lost and 18 hooks preserved on rostellum); anterior hooks with length exceeding 33, posterior hooks with length exceeding 30 (rostellar hooks of holotype do not situated in same optical plane); anterior and posterior hooks of paratype 35–37 and 32–34, respectively. Rostellar pouch elongate, 320 long and 140 wide, extending far beyond posterior end of suckers; thin-walled, containing well-developed glandular tissue. Scolex tapering in posterior direction and gradually passing into neck. Neck about 270 long, with diameter in its anterior part 130. Length of scolex together with neck c. 1 mm.

Proglottides craspedote, with campanulate shape. Young proglottides wider than long; about 90th proglottis, mature proglottides becoming longer than wide, from 600 • 650 to 800 • 1,050. Uterine proglottides considerably longer than wide, up to 850 • 1,870. Primordia of genital organs distinct at about 40th proglottis, testes distinct at about 60th proglottis. Genital ducts passing between osmoregulatory canals. Genital pores irregularly alternating. Genital atrium simple, tubular, up to 40 deep, provided with tuft of fine bristle-like spines attached at the base of the cirrus.

Testes occupying posterior two thirds of median field, 31–45 (32–45) in number, situated in 2–3 layers; maximum diameter of developed testes 65–75 (70–80). Vas deferens forming several coils in anterior poral corner of median field. Cirrus sac small, relatively wide, 80–115 (100–155) long and 40–50 (40–45) wide, arcuate, entirely situated in poral lateral field.

Vagina opening posteriorly to orifice of cirrus sac and passing posteriorly to cirrus sac; copulatory part of vagina considerably longer than cirrus sac, 200–300 long and up to 17 wide, with thick wall; conductive part of vagina short, very narrow. Seminal receptacle fusiform or drop-like, up to 100 • 50, situated entirely in median field. Ovary two-winged, antiporal wing considerably larger than poral wing; when fully developed, ovary consisting of numerous small lobes (more distinct in its antiporal wing), 500 (400–500) wide, occupying all anterior part of median field. Vitellarium central, lobed, transversely elongate, with irregular shape, when fully developed 130–180 (180–240) wide; consisting of large spherical lobes. Mehlis' gland distinct, anterior to vitellarium.

Uterus initially distinct as fine reticular structure at place of degenerating ovary; later, uterine reticulum also visible among vestigial testes. Uterine tubes narrow, developing eggs situated one-by-one in rows. In more developed proglottides, developing eggs more densely situated and uterine walls are frequently not distinct. Diameter of unripe eggs c. 55.

#### Observations on additional specimens

Specimens from Ukrainian Polissya (vicinities of Kyiv and from Chernihiv Oblast, collector O. B. Greben; fig. 2). Gravid specimen 121 mm long, with maximum width of 2.0 mm at gravid proglottides. Scolex 530 wide at level of posterior margins of suckers. Suckers oval, 130–150 • 180–210, with strong muscular walls. Rostellar pouch with weak musculature of walls, 350 long and 220 wide, slightly passing beyond posterior margin of suckers. Rostellum relatively large, mushroom-shaped, muscular, 200 long, with diameter of apical part 110 and diameter of stalk 90. Rostellar hooks in two rows, 20 in number; anterior and posterior hooks of almost same length. Anterior hooks 37–38 long, posterior hooks 35–36 long. Handle long and slightly curved, 23–25 long; blade sharp, 10–13 long; guard well-developed. Scolex not clearly outlined from neck. Neck 390 wide. Genital pores irregularly alternating, situated in anterior half of lateral proglottis margin. Genital atrium provided with tuft of fine bristle-like spines. Proglottides craspedote, with well-developed velum. Primordia of internal organs distinct in 38th proglottis. Testes well-developed in 77th proglottis. First mature proglottides 290–320 long and 610–690 wide. Ventral osmoregulatory canals 30–40 wide, dorsal osmoregulatory canals 10–15 wide.

Testes 34–44 (av. 40) in number, situated in posterior two thirds of median field in two, sometimes in three layers; rounded, with diameter varying between 40 and 100 depending on degree of their development, reaching maximum size in mature proglottides; testes degenerating with uterine development. Cirrus sac small, thin-walled, 90–110 long and 40–50 wide, slightly curved, not reaching poral osmoregulatory canals. Vas deferens 7–8 in diameter, forming a few coils within cirrus sac and numerous coils near anterior proglottis margin, mostly in its poral corner.



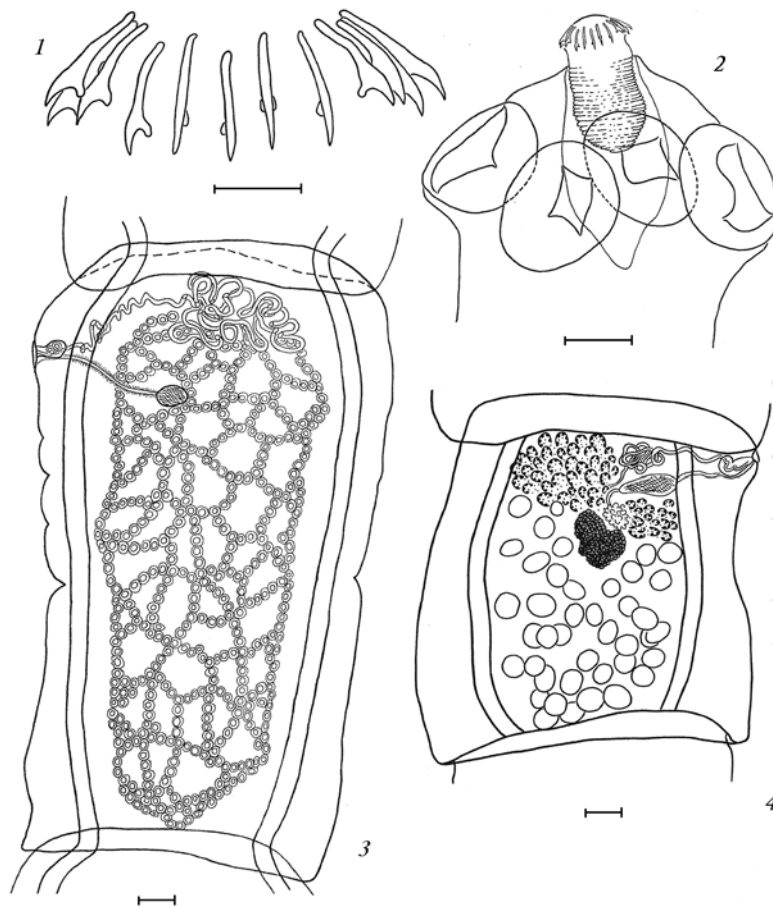


Рис. 2. *Spiniglans sharpiloi* sp. n., дополнительный материал: 1 — корона крючков, масштабная линейка 25 мкм; 2 — сколекс, масштабная линейка 100 мкм; 3 — маточный членик, масштабная линейка 100 мкм; 4 — гермафродитный членик, масштабная линейка 100 мкм.

Fig. 2. *Spiniglans sharpiloi* sp. n., additional material from Ukrainian Polissya: 1 — crown of rostellar hooks, scale bar 25 µm; 2 — scolex with protruded rostellum; scale bar 100 µm; 3 — gravid proglottis, scale bar 100 µm; 4 — mature proglottis, scale bar 100 µm.

Vagina opening posterior to male orifice by thin-walled infundibular structure with diameter 23. Copulatory part with tubular lumen with diameter 10–15, along entire its length surrounded by thick glandular sleeve. Seminal receptacle pear-shaped, with measurements varying between 145 • 60 and 190 • 100; seminal receptacle persistent in proglottides with developing uterus. Vitellarium medial, lobed, with irregular shape, often heart-like, 130–180 wide. Ovary lobed, up to 580 wide, situated in anterior part of median field; its antiporal wing considerably larger than poral wing. Uterus reticular, occupying almost entire proglottis. In about 130th proglottis, testes entirely degenerated; in addition to uterus, only cirrus sac, vagina and seminal receptacle persisting in gravid proglottides.

Eggs spherical or slightly oval, with measurements 45–50 • 60–65 (in stained whole-mounts). Embryophore 30–45 • 33–35. Embryonic hooks 18–20 long.

Specimens from Bulgaria (vicinities of Belogradchik). Metrical data are presented in Table 1. Morphological characteristics are similar to the above-described specimens from Ukraine. Some additional data are as follows: Longest specimen (111 mm) consisting of 153 proglottides (89 juvenile and premature), 36 mature, 22 postmature and pregravid and 6 gravid). Maximum width at pregravid proglottides.

Rostellar sac extending far posterior beyond posterior margin of suckers. Rostellar hooks 20 (in two specimens) or 22 (in one specimen) in number. Genital pores situated at border of anterior 1/4–1/6 of lateral proglottis margin; irregularly alternating in short series (e. g., ...2, 1, 1, 2, 2, 2, 4, 1, 1, 1, 2, 1...). Length of tuft of bristles (surrounding cirrus base in genital atrium) 22–28. Genital ducts between osmoregulatory canals. Seminal receptacle 169–238 • 88–106, elliptical. Initial stage of uterine development reticular. With further development, uterus occupying median field and parts of lateral fields of proglottis, preserving its reticular appearance in pregravid proglottides. Embryonic hooks: median pair 20–22 long, lateral pairs 18–20 long.

Metrical data of the specimens from the Republic of Tuva (Russian Federation) are presented in Table 1.

Differential diagnosis. *S. sharpiloi* sp. n. resembles three other species of the genus *Spiniglans* Yamaguti, 1959 occurring in the Palaearctic birds of the family

Таблица 1. Сравнительная таблица морфологических признаков некоторых видов рода *Spiniglans*, морфологически близких *S. sharpiloi* sp. n.

Table 1. Comparison of metrical and meristic data of *Spiniglans sharpiloi* sp. n. and two related species

Metrical and meristic data, mm	<i>Spiniglans sharpiloi</i> sp. n. Host <i>Pica pica</i>				<i>Spiniglans</i> <i>affinis</i> Host <i>Corvus</i> <i>frugilegus</i>	<i>Spiniglans</i> <i>constricta</i> Host <i>Corvus</i> <i>cornix</i>
	Ukraine	Ukraine	Tuva (Russian Federation)	Bulgaria	Ukraine	Ukraine
	Present study (type series, measurements of the paratype in paren- theses)	Present study (additional material)	Present study	Present study	Salamatin (1999)	Salamatin (1999)
Body:						
length	46 (37.5)	121	34	52–111	75	69
width	0.85 (0.90)	2.00	1.40	1.09–1.79	1.6	1.9
Scolex: diameter	340 (400)	530	340	276–375	550	330
Rostellum:						
length	180	200	180	188–194	350	200
width	75	110	100	78–83	120	120
Rostellar pouch:						
length	320	350	–	301–313	420	250
width	140	220	–	112–120	200	134
Suckers: diameter	130–140	130–210	–	135–145	150	120
Rostellar hooks:						
number	20 (20)	20	–	20–22	22	20
length, anterior hooks	c. 33 (35–37)	37–38	35–36	31–35	55–58	40–41
length, posterior hooks	c. 30 (32–34)	35–36	33–34	28–32	50–55	36–37
Testes: number	31–45 (32–45)	34–44	33–40	34–44	78–86	38–49
Cirrus sac:						
length	80–115 (100–115)	90–110	80–100	102–131	75–100	60–80
width	40–50 (40–50)	40–50	30–40	35–45	25–30	30–35
Vagina: diameter	18–20 (17–18)	10–23	13–15	12–18	12	10
Eggs: diameter	55	45–50	–	50–58	30	20–22 (unripe)
Oncosphere: diameter	–	30–45	–	37–45	–	–
Embryonic hooks: length	–	18–20	–	18–22	–	–

Corvidae: *S. constricta* (Molin, 1858) Bona, 1994, *S. affinis* (Krabbe, 1869) Salamatin, 1999 and *S. pirinica* (Georgiev, Korniyushin et Genov, 1987) comb. n.

*S. affinis* is a widespread parasite of the Rook, *Corvus frugilegus* L. (Salamatin, 1999). Its rostellar hooks are considerably longer (anterior 55–58, posterior 50–55) than those of the new species. There is also a substantial difference in the number of testes, which are about twice more numerous in *S. affinis* (table 1). Additional differentiating characters are the shape and size of the cirrus sac, which is smaller, narrower and more elongate in *S. affinis* (table 1).

*S. pirinica* is a parasite of the Alpine Chough, *Pyrrhocorax graculus* (L.), known from Pirin Mts. (Bulgaria) only (Georgiev et al., 1987). It can be distinguished from the new species by its considerably longer rostellar hooks (anterior 67–73, posterior 61–68), bigger rostellum (262–368 long) and bigger rostellar pouch (344–456 • 144–206) extending in posterior direction far beyond posterior margin of suckers even when rostellum is protruded (Georgiev et al., 1987).

The size of the rostellar hooks of *S. sharpiloi* sp. n. is closer to that of *S. constricta* (40–41 and 36–37 for anterior and posterior hooks, respectively; see Salamatin, 1999). Nevertheless, the hooks of *S. sharpiloi* consistently do not reach 40 µm in length. Significant differences between the two species are associated with the peculiarities of the cirrus sac. In *S. constricta*, the cirrus sac is short and oval (60–80 • 30–35) while it is bigger (80–115 • 35–50) and with a characteristic curved appearance in the new species (in this comparison, we do not take in view the metrical data of the material from Tuva because it has been stained with lactic carmine without prior fixation that may result in smaller dimensions of some internal organs, including the cirrus sac). Additional metrical differences are associated with the size of the rostellar pouch and the suckers (table 1).

Two briefly described dilepidid species from Palaearctic corvids require a re-examination in order to specify their generic allocation in agreement with the current classification of the family Dilepididae (Bona, 1994). *Icterotaenia monedulae* Spasskaya & Spasskii, 1971, was described from the Daurian Jackdaw, *Corvus dauuricus* Pallas (= *Coloeus monedula dauuricus*), from the Republic of Tuva (Russian Federation); this species is characterised with very short rostellar hooks, 19–20 µm long; highly elongate cirrus sac reaching in antiporal direction almost to the middle of proglottis and small number of testes (14–16) (Spasskaya & Spasskii, 1971, 1977); therefore, it is clearly distinct from *S. sharpiloi*. *Anomotaenia arkita* Matevosyan, 1950 [= *Pseudanomotaenia arkita* (Matevosyan, 1950) Matevosyan, 1963; *Choanotaenia arkita* (Matevosyan, 1950) Spasskaya et Spasskii, 1977] from *Corvus corone orientalis* Eversmann from Kyrgyzstan, though having rostellar hooks of similar length (36 and 27 µm, see Matevosyan, 1963), differs by the morphology of its mature proglottides. This species has been described with considerably smaller number of testes, c. 30 (Matevosyan, 1963) or 16–25 (Spasskaya et Spasskii, 1977). Its cirrus sac is elongate and narrow, 100–129 • 17–20 (Spasskaya et Spasskii, 1977) or 80 • 27 (Matevosyan, 1963), reaching poral osmoregulatory canals and part of it is situated in the median field of the proglottis.

On the basis of these comparisons, we conclude that a proposal of a new species is justified for cestodes of the genus *Spiniglans* parasitising the Common Magpie, *Pica pica*, in Northern Eurasia (Bulgaria, Ukraine and Tuva).

## Discussion

*Spiniglans constricta* has been considered for long time a widespread parasite of passerine birds, mostly of those of the family Corvidae, throughout Eurasia; as members of its host range, avian species of the genera *Corvus*, *Coloeus*, *Pica*, *Nucifraga* (Corvidae), *Turdus* (Turdidae), *Sturnus* (Sturnidae), *Acrocephalus* and

*Phylloscopus* (Sylviidae) have been reported (for survey, see Spasskaya & Spasskii, 1977). Matevosyan (1963) presented morphological data for this species summarising observations of various authors, thus creating an impression for tremendous variation of its morphological characters. E. g., the number of rostellar hooks varies between 16 and 24 and their length ranges 29–60 (anterior) and 27–57 (posterior); the size of the cirrus sac is 70–165 • 23–56. Since such wide variation is not known for any of the well-studied dilepidid cestode species, there is no doubt that *S. constricta* in the concept of Matevosyan (1963) is a heterogeneous group consisting of several species (Georgiev et al., 1987; Salamatin, 1999).

Mettrick (1958) emphasised the morphological differences of the specimens identified as *S. constricta* from England and originating from various host species. For cestodes from *Corvus frugilegus*, he reported rostellar hooks 50–56 and 45–50 long and cirrus sac measuring 80–120 • 42–56 while those from *C. monedula* had hooks 35–43 and 31–38 long and cirrus sac 70–90 • 36–50. He also reported the variation of cestode samples from three species of thrushes and from the common starling; however, in view of the present knowledge on the host specificity of dilepidids from passerine birds, the materials of the latter four host species probably belong to another genus, perhaps to *Sobolevitaenia* Spasskaya & Makarenko, 1965. Though the detailed analysis presented by Mettrick (1958), there were no studies during the following 25 years analysing the composite character of the species complex of *S. constricta*.

Georgiev et al. (1987) studied cestode specimens from the Alpine Chough, *Pyrrhocorax graculus*, from Pirin Mts., Bulgaria, which resembled *S. constricta* by the number and shape of rostellar hooks, the morphology of mature proglottides, the shape and size of the cirrus sac, the presence of bundle of bristle-like spines in the terminal male genital ducts and the reticular uterus. However, these specimens had longer rostellar hooks and bigger rostellum than those reported by previous authors for *S. constricta*, which justified their separation as a distinct species, *Choanotaenia pirinica*. On the basis of the numerous similarities between *S. constricta* and *C. pirinica* and the correspondence of the morphology of the latter species to the current generic diagnosis of *Spiniglans* (see Bona, 1994), we transfer it to the genus *Spiniglans* as *S. pirinica* (Georgiev, Korniyushin et al. 1987) comb. n.

Salamatin (1999) also recognised the heterogeneous character of *S. constricta* (*sensu lato*). On the basis of the examination of variations of rostellar hooks, cirrus sac and numbers of testes, he validated *Spiniglans affinis* (Krabbe, 1869) described from the Rook, *Corvus frugilegus*, reserving the name *Spiniglans constricta* for cestodes from the Hooded Crow, *Corvus cornix* L.

In previous studies on the regional cestode faunae, the present authors recognised the particular morphological characters of the specimens described here as *Spiniglans sharpiloi* sp. n. and separated them from *S. constricta* (*sensu lato*). Thus, the above-described individuals from Bulgaria were preliminarily identified as “*Choanotaenia* sp.” (Georgiev, 1990) and those from Ukraine as “*Spiniglans* sp.” (Salamatin, 1999, 2000; Greben, 2008). The present comparison of these materials and the samples from Tuva demonstrates that cestodes of the genus *Spiniglans* from common magpies consistently exhibit similar morphological characters, which distinguish them from the species of *Spiniglans* occurring in *Corvus* spp.

We suppose that *S. sharpiloi* has a wider geographical range than currently known. Cestodes from magpies were identified as *Spiniglans constricta* in Poland, Slovakia and Czech Republic (Czapliński et al., 1992; Ryšavý & Sitko, 1995; Hanzelová & Ryšavý, 1999). Therefore, revision of the museum specimens from these countries is needed. Furthermore, it can be expected that the number of the species of *Spiniglans* will further increase, especially with the examination of cestode specimens from the remaining three European bird species, which have been reported as hosts of *S. constricta*

(*sensu lato*), i. e. the Common Raven (*Corvus corax* L.), the Eurasian Jackdaw (*C. monedula* L.) and the Carrion Crow (*C. corone* L.). We have no specimens of *Spiniglans* from these host species for the purposes of the present study. Furthermore, the species diversity of the family Corvidae is greater in tropical areas than in Northern Eurasia and the exploration of their parasite diversity is a challenge for future research.

We are grateful to Dr D. Cielecka (Medical University of Warsaw) for her assistance in the course of the preparation of the present article. This work was supported in part with funds from National Science Foundation (USA), PBI grants DEB 0818696 and DEB 0818823.

- Bona F. Family Dilepididae Railliet & Henry, 1909 // Keys to the cestode parasites of vertebrates. — Wallingford : CAB International, 1994. — P. 443–554.
- Czapliński B., Sulgostowska T., Czaplińska D. Tasiemce = Cestoda. — Warszawa ; Wrocław : PWN, 1992. — 184 s. — (Katalog fauny pasożytniczej Polski = Catalogus faunae parasiticae Poloniae; Cz. 4, z. 2).
- Georgiev B., Biserkov V., Genov T. In toto staining method for cestodes with iron acetocarmine // Helminthologia. — 1986. — 23. — P. 279–281.
- Georgiev B. B. Cestodes of the family Dilepididae parasitic in passeriform birds in Bulgaria (taxonomic, morphological and faunological studies): PhD Dissertation. — Sofia : Institute of Parasitology, Bulgarian Academy of Sciences, 1990. — 202 + [110] p. — Bulgarian.
- Georgiev B. B., Kornushin V. V., Genov T. Choanotaenia pirinica sp. n. (Cestoda, Dilepididae), a parasite of the Alpine Chough in Bulgaria // Vestnik Zoologii. — 1987. — N 3. — P. 3–7. — Russian.
- Greben O. B. Cestodes of birds of the Ukrainian Polesye : Autoreferate to PhD Dissertation. — Kyiv, 2008. — 20 p. — Ukrainian.
- Hanzelová V., Ryšavý B. Synopsis of cestodes in Slovakia. V. Dilepididae, Dipylidiidae and Paruterinidae // Helminthologia. — 1999. — 36. — P. 111–117.
- Joyeux C., Baer J. G., Martin R. Sur quelques helminthes de la Somalie-Nord (Deuxième note) // Bulletin de la Société de Pathologie Exotique. — 1937. — 30, N 5. — P. 416–422.
- Krabbe H. Bidrag til Kundskab om Fuglenes Baendelorme // Videnskabelige Selskab Skrifter, 5, Bække, Naturvidenskabelig og Mathematisk Afdel. — 1869. — 8. — P. 249–363.
- Matevosyan E. M. [Dilepidoidea — tapeworms of domesticated and wild animals] // Osnovy Tsetodologii. Vol. 3 / Ed. K. I. Skryabin. — Moscow : Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR, 1963. — 687 p. — Russian.
- Mettrick D. F. Helminth parasites of Hertfordshire birds. II. Cestoda // Journal of Helminthology. — 1958. — 32. — P. 159–194.
- Paspalev G., Paspaleva A. V. Helminth fauna of wild birds in Western Stara Planina // Izvestiya na Zoologicheskiya Institut s Muzey. — 1972. — 4. — P. 147–169. — Bulgarian.
- Ryšavý B., Šitko J. New findings of tapeworms (Cestoda) of birds from Moravia and synopsis of bird cestodes from Czech Republic // Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemicae. Nova series. — 1995. — 29. — P. 1–66.
- Salamatin R. V. Cestodes of the genus *Spiniglans* (Dilepididae) from crows (Corvidae) in Ukraine // Vestnik Zoologii. — 1999. — 33, N 1/2. — P. 75–81. — Ukrainian.
- Salamatin R. V. Cyclophyllidean cestodes of the family Dilepididae from terrestrial birds in Ukraine : Autoreferate to PhD Dissertation. — Kyiv, 2000. — 20 p. — Ukrainian.
- Spasskaya L. P., Spasskii A. A. Cestodes of birds in Tuva. — Kishinev : Shtiintsa, 1971. — 252 p. — Russian.
- Spasskaya L. P., Spasskii A. A. [Cestodes of birds in the USSR. Dilepididae of terrestrial birds]. — Moscow : Nauka, 1977. — 300 p. — Russian.
- Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. II. The cestodes of vertebrates. — New York ; London : Interscience Publishers, 1959. — 860 p.

УДК 632.651(477)

## ФАУНА НЕМАТОД РИЗОСФЕРИ СІЯНЦІВ СОСНИ ЗВИЧАЙНОЇ ЛІСОВИХ РОЗСАДНИКІВ

С. І. Коропець<sup>1</sup>, Т. О. Галаган<sup>2</sup>, К. С. Нікішичева<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Національний університет біоресурсів і природокористування України,  
вул. Героїв оборони, 15, Київ, 03041 Україна  
E-mail: bulterius@mail.ru

<sup>2</sup> Інститут захисту рослин УААН,  
вул. Васильківська, 33, Київ, 03022 Україна  
E-mail: galaganta@mail.ru

**Фауна нематод ризосфери сіянців сосни звичайної лісових розсадників.** Коропець С. І., Галаган Т. О., Нікішичева К. С. — У ризосфері сіянців *P. sylvestris* лісових розсадників східного Полісся України виявлено 55 видів нематод, що належать до 48 родів, 23 родин та 5 рядів. За ектофічною характеристикою всі види розподіляються на 4 групи: фітогельмінти (8 видів), мікогельмінти (15 видів), сапробіонти (28 видів), хижі (4 види). Серед фітогельмінтів за частотою виявлення домінує *Ditylenchus dipsaci*, звичайними є види *Pratylenchus pratensis*, *Tylenchorhynchus dubius*, *Hoplotylus femina*, *Helicotylenchus dihystra*, *Paratylenchus nanus*, *P. audriellus*, рідкісним — *Criconea guernei*. Обговорюється динаміка чисельності окремих груп та видів фітонематод у ризосфері хворих та здорових сіянців сосни в період вегетації.

Ключові слова: лісові розсадники, фітонематоди, домінуючі види.

**Nematode Fauna of Pine (*Pinus sylvestris*) Seedling in Forestry Nurseries.** Koropets S. I., Galagan T. A., Nikishicheva K. S. — In rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings of forestry nurseries of East Polissya of Ukraine we have revealed 55 species of nematodes, concerning to 48 genera, 23 families and 5 orders. On ecotrophic belongings all species are referred by us to 4 groups: phytohelminths (8 species), mycohelminths (15 species), saprobioitic (28 species), predatory (4 species). Among of phytohelminths over frequency of detection dominates *Ditylenchus dipsaci*, species *Pratylenchus pratensis*, *Tylenchorhynchus dubius*, *Hoplotylus femina*, *Helicotylenchus dihystra*, *Paratylenchus nanus*, *P. audriellus* are common, and *Criconea guernei* is rare. Dynamics of number of separate groups and nematode species in pine seedlings rhizosphere during the development of plants disease is discussed.

Key words: forestry nurseries, plant nematodes, dominating species.

### Вступ

У світовій практиці вивченням комплексу фітонематод лісових насаджень займаються вже досить давно. Увага зарубіжних дослідників в основному була спрямована на вивчення фауни паразитичних видів нематод прикореневого ґрунту рослин. Досить детально проведено обстеження лісових розсадників у Болгарії. На сіянцях хвойних порід було зареєстровано 13 видів патогенних нематод, серед яких найчастіше зустрічались: *Pratylenchus penetrans* (Cobb, 1917) Chitwood & Oteifa, 1952; *Helicotylenchus digonicus* Perry, 1959; *Criconemella xenoplax* (Raski, 1952) Loof and de Grisse, 1967; *Xiphinema pachtaicum* Tulaganov, 1938; *Scutylenchus quadrifer* (Andrassy, 1954) Siddiqi, 1979; *Rotylenchus agnetis* Szczygiel, 1968 (Пенева, Чолева, 1991). У Польщі, в ризосфері сіянців сосни звичайної виявлено 56 видів нематод рядів Tylenchida та Dorylaimida. За частотою виявлення і середньою чисельністю у пробах переважали: *P. penetrans*; *Tylenchorhynchus dubius* (Butschli, 1873) Filipjev, 1936; *Merlinius brevidens* (Allen, 1955) Siddiqi, 1970; *Merlinius tartuensis* Krall, 1959; *Helicotylenchus digonicus* Perry 1959; *Rotylenchus fallorobustus* Sher, 1965; *Macroposthonia curvata* (Raski 1952) de Grisse & Loof 1965; *Paratylenchus projectus* Jenkins, 1956; *Xiphinema diversicaudatum* (Micoletzky, 1927); *Paratrichodorus pachydermus* (Steinhorst, 1954) Baujard 1980. Частими були *Aphelenchus avenae* Bastian, 1965; *Ditylenchus myceliophagus* Goodey, 1958; *Aphelenchoides composticola* Franklin, 1957; *Aphelenchoides saprophilus* Franklin, 1957 та *Aphelenchoides bicaudatus* (Imamura, 1931) Filipjev and Schuurmans Stekhoven, 1941 (Wolny, 1986). В Італії на хвойних породах лісових розсадників домінували види родів Tylenchus, Helicotylenchus, Aphelenchoides, Tylenchorhynchus, Pratylenchus, Aphelenchus, Rotylenchus, Trichodorus, Macroposthonia (Cotroneo, 1982).

У європейській частині Росії при обстеженні 32 лісових розсадників у коренях та ризосфері хвойних порід було зареєстровано 157 видів нематод, які є представниками 57 родів, 36 родин, 6 родин та 3 підкласів (Губина, 1980). За чисельністю домінували нематоди родів *Tylenchus*, *Aphelenchoides* і *Aphelenchus*. У коренях 3-річних сіянців сосни звичайної домінували фітогельмінти неспецифічного патогенного ефекту — *Tylenchus ditissimus* Brzeski, 1963; *Pseudhalenchus anchilispomus* Tarjan, 1958, а в ризосфері — фітогельмінти специфічного патогенного ефекту — *Paratylenchus nanus* Cobb, 1923.

Відомості щодо фауни фітонематод ризосфери сіянців *P. sylvestris* на території України ґрунтуються лише на основі даних маршрутних обстежень декількох розсадників Передкарпаття та Київської області. У розсаднику Львівської області виявлено 35 видів нематод. Домінували сапробіонти та мікогельмінти. У кількісному відношенні перше місце посідали мікогельмінти (*Tylenchus filiformis* (Butschli, 1873) Andrassy, 1954; *Tylenchus leptosoma* de Man, 1880; *Tylenchus minutus* Cobb, 1893; *Aph. avenae*, *Aphelenchoides parietinus* (Bastian, 1865) Steiner, 1932; *Aph. saprophilus*). Із фітогельмінтів домінували *Rotylenchus goodeyi* Loof & Oostenbrink, 1958; *Helicotylenchus pseudorobustus* (Steiner, 1914) Golden 1945; *P. nanus*; *Ditylenchus dipsaci* (Kuhn, 1857) Filipjev, 1936 (Козловський, 2001). У Київській області у ризосфері сіянців сосни звичайної виявлено 49 видів фітонематод, які належать до 41 роду, 21 родини та 5 рядів (Сигарева і др., 2007). Домінуючими видами серед групи фітогельмінтів є *D. dipsaci* та *Pratylenchus pratensis* (de Man, 1880) Filipjev, 1936; мікогельмінтів — *Aphelenchoides asteroicaudatus* Das, 1960 та *Aglenchus agricola* (de Man, 1884) Andrassy, 1954; сапробіонтів — *Acrobeloides buetschlii* (de Man, 1884) Steiner and Buhner, 1933; *Chiloplacus symmetricus* (Thorne, 1925) Thorne, 1937; *Eucephalobus mucronatus* (Kozłowska, Roguska-Wasilewska, 1963) Andrassy, 1967 та *Panagrolaimus rigidus* (Schneider, 1866) Thorne, 1937. Спостерігалось пригнічення сіянців сосни при високій чисельності фітогельмінтів та мікогельмінтів.

Та попри все це, видовий склад і еколого-біологічні особливості нематод лісових біоценозів залишаються ще мало вивченими. Щоб мати повну фауністичну характеристику, необхідно провести ширші обстеження та дати аналіз нематодокомплексу лісових розсадників, розташованих у різних умовах місцезростання. Спираючись на досягнення у нематологічних дослідженнях щодо сільськогосподарських рослин та враховуючи особливості лісових біотопів, ми спробували дослідити фауну фітонематод ризосфери сіянців *P. sylvestris*, визначити статус домінування окремих видів, їхні екотрофічні характеристики та можливість негативного впливу на ріст і розвиток рослин.

#### Матеріал і методи

Видовий склад фітонематод ризосфери сіянців сосни звичайної вивчали протягом 2007–2008 років у 4 тимчасових розсадниках східного Полісся України. Об'єктом обстежень були однорічні сіянці *P. sylvestris* тимчасових лісових розсадників ДП «Кролевецьке ЛМГ» Хрещатинського лісництва (Кролевецького району Сумської області). Обстеження проводили 3 рази протягом періоду вегетації рослин. Для нематологічних досліджень відбирали рослини з прикореневим ґрунтом. Нематод, здатних до міграції, виділяли з рослинних та ґрунтових зразків модифікованим лійковим методом Бермана (Метлицкий, 1978; Сигарева, 1986). Видовий склад нематод визначали на тимчасових водно-гліцеринних препаратах, виготовлених за методикою Є. С Кир'янової (Кирьянова, Краль, 1971). Подібність видового складу оцінювали із застосуванням індексу Жаккарда (Ij) (Jaccard, 1912). Статус домінування видів визначали з використанням коефіцієнта постійності виду Кассагнау (CC) (Cassagnau, 1961).

#### Результати та обговорення

В результаті проведених обстежень у ризосфері сіянців *P. sylvestris* нами було виявлено 55 видів нематод, що належать до 48 родів, 23 родин та 5 рядів (табл. 1).

Найповніше представлений в зібраному нами матеріалі ряд Tylenchida — 25 видів фітонематод (або 46% загальної кількості виявлених), що належать до 22 родів та 10 родин. Ряд Rhabditida включає 15 видів (27%) з 13 родів та 3 родин. Ще меншою кількістю видів фітонематод представлений ряд Dorylaimida — 9 видів (або 16%), що належать до 8 родів та 7 родин. Ряд Araeolaimida включає 5 видів (9%) з 4 родів та 2 родин. Ряд Enoplida представлений лише одним видом (2%).

Більшість із 48 родів нематод, виявлених у ризосфері сіянців сосни звичайної, представлені лише одним видом. Лише п'ять родів представлено двома видами, та один — трьома. Так, у зібраному нами матеріалі двома видами представлені роди *Rhabditis* та *Eucephalobus* з ряду Rhabditida; рід *Paratylenchus* з ряду Tylenchida; рід *Plectus* з ряду Araeolaimida та рід *Eudorylaimus* з ряду Dorylaimida. Трьома видами представлений рід *Aphelenchoides*, що належить до ряду Tylenchida.

Таблиця 1. Таксономічна належність фітонематод, виявлених в ризосфері сіянців *P. sylvestris* лісових розсадників Хрещатинського лісництва, ДП «Кролевецьке ЛМГ» (2007–2008 рр.)Table 1. Taxonomical accessory of plant nematodes found out in Rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings in nurseries of forestry Hreshchatinske, DP "Krolevetske LMG" (2007–2008)

Ряд	Родина	Рід	Кількість видів	
Araeolaimida de Coninck et Schuurmans Stekhoven, 1933	Plectidae Oerley, 1880	<i>Wilsonema</i> (Cobb, 1913)	1	
		<i>Anaplectus</i> de Coninck et Schuurmans Stekhoven, 1933	1	
	Camacolaimidae (Micoletzky, 1924) Sch. Stek & Coninck, 1933	<i>Plectus</i> Bastian, 1865	2	
		<i>Aphanolaimus</i> de Man, 1880	1	
Enoplida (Baird, 1853) Chitwood, 1933	Onchulidae Andrassy, 1964	<i>Onchulus</i> Cobb, 1920	1	
Dorylaimida (de Man, 1876) Pearse, 1936	Mononchidae Chitwood, 1937	<i>Mononchus</i> Bastian, 1865	1	
	Tylencholaimidae Filipjev, 1934	<i>Tylencholaimus</i> de Man, 1876	1	
	Dorylaimidae de Man, 1876	<i>Mezodorylaimus</i> Andrassy, 1959	1	
		<i>Eudorylaimus</i> Andrassy, 1959	2	
	Microlaimidae de Coninck & Sch. Stek., 1933	<i>Microlaimus</i> de Man, 1880	1	
	Qudsianematidae (Jairajpuri, 1965) Siddigi, 1969	<i>Eumenicus</i> Thorne, 1974	1	
	Aporcelaimidae Heyns, 1965	<i>Aporcelaimellus</i> Heyns, 1965	1	
	Telencholaimellidae (Jairajpuri, 1965) Siddigi, 1969	<i>Tyleptus</i> Thorne, 1939	1	
Rhabditida (Oerley, 1880) Chitwood, 1933	Diplogasteridae (Micoletzky, 1922) Steiner, 1929	<i>Butlerius</i> T. Goodey, 1929	1	
		<i>Rhabditis</i> Dujardin, 1845	2	
	Panagrolaimidae (Thorne, 1937) Paramonov, 1956	<i>Mesorhabditis</i> (Osche, 1952) Dougherty, 1953	1	
		<i>Pelodera</i> Schneider, 1866	1	
		<i>Micronema</i> Korner, 1954	1	
		<i>Panagrolaimus</i> Fuchs, 1930	1	
		<i>Cephalobus</i> Bastian, 1865	1	
		<i>Eucephalobus</i> Steiner, 1936	2	
		<i>Acrobeloides</i> (Cobb, 1924) Thorne, 1937	1	
		<i>Chiloplacus</i> Thorne, 1937	1	
		<i>Zeldia</i> Thorne, 1937	1	
		<i>Acrobeles</i> von Linstow, 1877	1	
		<i>Cervidellus</i> Thorne, 1937	1	
Tylenchida (Filipjev, 1934) Thorne, 1949	Tylenchidae Oerley, 1880	<i>Tylenchus</i> Bastian, 1865	1	
		<i>Filenchus</i> (Andrassy, 1954) Meyl, 1961	1	
		<i>Lelenchus</i> Andrassy 1954	1	
		<i>Aglenchus</i> (Andrassy, 1954) Meyl, 1961	1	
		<i>Coslenchus</i> Siddiqi, 1978	1	
		<i>Psilenchus</i> de Man, 1921	1	
		Paratylenchidae (Thorne, 1949) Raski, 1962	<i>Paratylenchus</i> Micoletzky, 1922	2
		Tylenchorhynchidae (Eliava, 1964) Golden, 1971	<i>Tylenchorhynchus</i> Cobb, 1913	1
		Pratylenchidae (Thorne, 1949) Siddiqi, 1963	<i>Pratylenchus</i> Filipjev, 1936	1
		Hoplolaimidae (Filipjev, 1941) Wieser, 1953	<i>Hoplolytus</i> s` Jacob, 1959	1
	Criconematidae (Taylor, 1936) Thorne, 1949	<i>Helicotylenchus</i> Steiner, 1945	1	
	Neotylenchida (Thorne, 1941) Thorne, 1949	<i>Criconema</i> Hofmanner & Menzel, 1914	1	
		<i>Hexatylyus</i> T. Goodey, 1926	1	
		<i>Deladenus</i> Thorne, 1941	1	
		<i>Nothotylenchus</i> Thorne, 1941	1	



Продовження табл. 1

Ряд	Родина	Рід	Кількість видів
		<i>Thada</i> Thorne, 1941	1
		<i>Boleodorus</i> Thorne, 1941	1
	Anguinidae Nicoll, 1935	<i>Ditylenchus</i> Filipjev, 1936	1
	Aphelenchidae (Fuchs, 1937)	<i>Aphelenchus</i> Bastian, 1965	1
	Steiner, 1949		
	Aphelenchoididae (Skarbilovich, 1947) Paramonov, 1953	<i>Aphelenchoides</i> Fischer, 1894	3
		<i>Paraseinura</i> Timm, 1961	1
		<i>Seinura</i> Fuchs, 1931	1

Подібність видового складу нематод з різних розсадників оцінювали за індексом Жаккарда (Ij). Даний показник у різних варіаціях по всіх розсадниках був у проміжку 0,6–0,7, що свідчить про значну подібність їхніх нематодоконплексів.

Оскільки нематоди тісно взаємопов'язані з різними ґрунтовими організмами і є важливим елементом у трофічному ланцюзі, то еколого-трофічна характеристика видів при оцінці їхнього впливу на сіянці *P. sylvestris* є важливим показником. Як відомо, в основу екотрофічного групування покладені передусім харчові уподобання, характер трофіки фітонематод (Парамонов, 1962). Всебічний аналіз існуючої інформації дозволив О. О. Парамонову обґрунтувати розподіл всіх відомих видів фітонематод на наступні екологічні групи: сапробіонти (з двома підгрупами), мікогельмінти, фітогельмінти (з двома підгрупами), хижаки та параризобіонти. На його думку, кількість виявлених видів нематод, характер їхньої трофіки та чисельності можуть бути показниками проходження певних біологічних процесів у досліджуваному біотопі.

Виявлений нами комплекс нематод у ризосфері сіянців *P. sylvestris* у тимчасових лісових розсадниках представлений чотирма екотрофічними групами: фітогельмінти, мікогельмінти, сапробіонти, хижі (рис. 1). Переважає за кількістю видів група сапробіонтів — 28 (або 50%). Дещо меншою була кількість мікогельмінтів (15 видів або 29%) та фітогельмінтів (8 видів або 14%). Найменшою кількістю представлена група хижих нематод (лише 4 види або 7%).

Статус домінування кожного з виявлених видів визначали за частотою виявлення в пробах та середньою чисельністю в 100 см<sup>3</sup> ґрунту (табл. 2). Домінуючими вважали види, які заселяють > 50% зразків; звичайними — 5–50%; рідкісними — < 5% зразків. До домінуючих віднесено лише 1 вид фітогельмінтів (*D. dipsaci*), 4 види мікогельмінтів (*Aph. asterocaudatus*; *A. agricola*; *Coslenchus costatus* (de Man, 1921) Siddigi, 1978; *Lelenchus cinodontus* Andrassy 1954) та 2 —

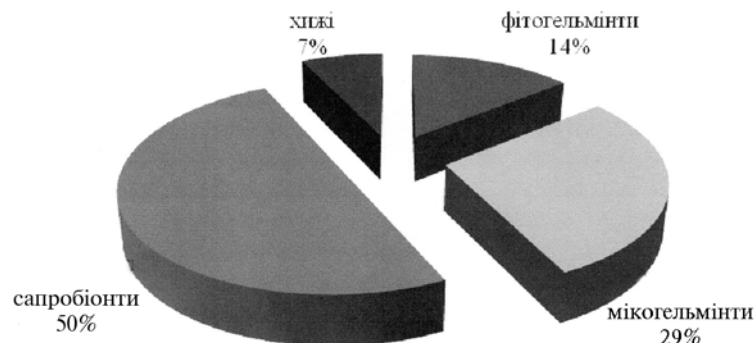


Рис. 1. Екотрофічне групування комплексу нематод у ризосфері сіянців *P. Sylvestris*.

Fig. 1. Ecotrophic grouping of nematode complex in rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings.

Таблиця 2. Видовий склад нематодокомплексу ризосфери сіянців *P. sylvestris* у тимчасових лісових розсадниках Хрещатинського лісництва, ДП «Кролевецьке ЛМГ» (2007–2008 рр.)Table 2. Species composition of nematode complex in Rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings in nurseries of forestry Hreshchatinske, DP “Krolevetske LMG” (2007–2008)

Екотрофічні групи та види нематод	Виявлення в пробах	
	СС*, %	Середня чисельність, ос./100 см <sup>3</sup> ґрунту
<b>Фітогельмінти</b>	—	39
<i>Ditylenchus dipsaci</i> (Kuhn, 1857) Filipjev, 1936	59	21
<i>Pratylenchus pratensis</i> (de Man, 1880) Filipjev, 1936	29	14
<i>Tylenchorhynchus dubius</i> (Butschli, 1873) Filipjev, 1936	16	1,3
<i>Hoplotylus femina</i> s'Jacob, 1959	9	1,2
<i>Helicotylenchus dihystra</i> (Cobb, 1893) Sher, 1961	5	0,4
<i>Paratylenchus nanus</i> Cobb, 1923	6	0,2
<i>Paratylenchus audriellus</i> Brown, 1959	5	0,4
<i>Criconea guernei</i> (Certes, 1889) Hofmann & Menzel, 1914	3	0,2
<b>Мікогельмінти</b>	—	303
<i>Aphelenchus avenae</i> Bastian, 1965	16	2,1
<i>Aphelenchoides asterocaudatus</i> Das, 1960	56	11
<i>Aphelenchoides limbery</i> Steiner, 1936	31	4
<i>Aglenchus agricola</i> (de Man, 1884) Andrassy, 1954	66	69
<i>Coslenchus costatus</i> (de Man, 1921) Andrassy, 1954	63	79
<i>Lelenchus cinodontus</i> Andrassy 1954	47	120
<i>Filenchus filiformis</i> (Butschli, 1873) Andrassy, 1954	33	6
<i>Tylenchus davainei</i> Bastian, 1865	29	7
<i>Aphelenchoides minimus</i> Meyl, 1953	14	3
<i>Psilenchus hilarulus</i> de Man, 1921	5	0,1
<i>Boleodorus thylactus</i> Thorne, 1941	2	0,1
<i>Deladenus obesus</i> Thorne, 1941	1	0,2
<i>Thada striata</i> Thorne, 1941	2	0,2
<i>Nothotylenchus acris</i> Thorne, 1941	1	0,2
<i>Hexatylus viviparus</i> T. Goodey, 1926	4	0,2
<b>Сапробіонти</b>	—	344
<i>Acrobeloides buetschlii</i> (de Man, 1884) Steiner and Buhner, 1933	95	218
<i>Eucephalobus oxyuroides</i> (de Man, 1876) Steiner, 1936	38	9
<i>Eucephalobus mucronatus</i> (Kozłowska, Roguska-Wasilewska, 1963) Andrassy, 1967	36	12
<i>Zeldia punctata</i> Thorne, 1925	38	6
<i>Mesorhabditis monohystera</i> (Butschli, 1873) Dougherty, 1953	34	11
<i>Acrobeles ciliatus</i> von Linstow, 1877	8	0,6
<i>Cervidellus insubricus</i> (Steiner, 1914) Thorne, 1937	21	6
<i>Panagrolaimus rigidus</i> (Schneider, 1866) Thorne, 1937	8	0,2
<i>Aporcelaimellus obtusicaudatus</i> (Bastian, 1865) Heyns, 1965	33	7
<i>Eudorylaimus krygeri</i> (Ditlevsen, 1928) Andrassy, 1959	16	1,4
<i>Eumenicus monochystera</i> (de Man, 1880) Thorne, 1937	14	2
<i>Wilsonema</i> sp.	13	1,2
<i>Plectus rhizophilus</i> de Man, 1880	2	0,0
<i>Micronema minutum</i> Korner, 1954	10	0,8
<i>Aphanolaimus attentus</i> De Man, 1880	7	0,6
<i>Caenorabditis</i> sp.	41	7,1
<i>Tyleptus projectus</i> (Thorne, 1939) Thorne, 1974	9	1
<i>Pelodera teres</i> Schneider, 1866	14	2
<i>Anaplectus granulosus</i> de Coninck et Schuurmans Stekhoven, 1933	33	6
<i>Chiloplacus symmetricus</i> (Thorne, 1925) Thorne, 1937	62	24
<i>Onchulus longicaudatus</i> Cobb, 1920	5	0,2
<i>Cephalobus persegnis</i> Bastian, 1865	45	21
<i>Microilaimus globiceps</i> de Man, 1880	7	0,6
<i>Eudorylaimus carteri</i> (Bastian, 1865) Andrassy, 1959	5	0,3
<i>Tylencholaimus teres</i> Thorne, 1939	3	0,7

Продовження табл. 2

Екотрофічні групи та види нематод	Виявлення в пробах	
	СС*, %	Середня чисельність, ос. /100 см <sup>3</sup> ґрунту
<i>Plectus longicaudatus</i> Butshli, 1873	2	0,1
<i>Caenorhabditis elegans</i> (Maupas, 1900) Dougherty, 1953	6	6
<i>Mezodorylaimus bastiani</i> (Butschli, 1873) Andrassy, 1959	2	0,2
Хижі	—	4
<i>Seinura oxura</i> (Paesler, 1957) Goodey, 1960	5	0,4
<i>Paraseinura musicolus</i> Timm, 1961	10	2
<i>Mononchus papillatus</i> Bastian, 1865	7	0,5
<i>Butlerius butleri</i> T. Goodey, 1929	9	0,5

\* Коефіцієнт постійності виду Кассагнау.

сапробіонтів (*Acr. butschlii*; *Chiloplacus symmetricus* (Thorne, 1925) Thorne, 1937). До звичайних належать 34 види, до рідкісних — 16 видів фітонематод.

Динаміку чисельності фітонематод у період вегетації досліджували в тимчасовому розсаднику 52-го кварталу Хрещатинського лісництва ДП «Кролевецьке ЛМГ». Обстеження проводили тричі за вегетаційний період: з червня по жовтень 2008 р. Результати досліджень представлені в таблиці 3. Як видно з наведених даних, показники чисельності фітонематод у червні та серпні невисокі. Загальна чисельність фітогельмінтів не перевищує 11–12 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту, мікогельмінтів — 53–70 ос., сапробіонтів — 91–126 ос. Проте восени (період останнього обстеження) чисельність фітонематод різних екологічних груп зростає на порядок: фітогельмінтів сягає 140 особин, мікогельмінтів — 510, а сапробіонтів — 1235 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту. Ці показники значно перевищують відомі пороги шкідливості, які становлять для фітопаразитичних видів від 80 до 90 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту; мікогельмінтів — 50 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту (Сігарьова та ін., 2006).

З метою підтвердження цього припущення на площі досліджуваного розсадника були відібрані та обстежені на наявність фітонематод здорові та пригнічені (із різним

Таблиця 3. Чисельність (особин в 100 см<sup>3</sup> ґрунту) фітонематод у ризосфері сіянців *P. sylvestris* в період вегетації (ДП «Кролевецьке ЛМГ», Хрещатинське лісництво, кв. 52)

Table 3. Number of nematodes (individuals per 100 cm<sup>3</sup> of soil) in rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings during vegetation period (DP "Krolevetske LMG", Forestry Hreshchatinske, ap. 52)

Екотрофічні групи та види нематод	Дата відбору		
	24.06.2008	03.08.2008	07.10.2008
Фітогельмінти	11	12	140
<i>Ditylenchus dipsaci</i>	7	5	114
<i>Pratylenchus pratensis</i>	0	15	149
<i>Thylenchorhynchus dubius</i>	0	0	0
<i>Hoplolytus femina</i>	0	5	0
<i>Helicotylenchus dihystra</i>	5	6	0
<i>Paratylenchus nanus</i>	0	0	0
<i>P. audriellus</i>	5	0	0
<i>Criconema guernei</i>	0	7	0
Мікогельмінти	70	53	510
<i>Aphelenchoides asterocaudatus</i>	8	16	59
<i>Aph. limbery</i>	9	5	38
<i>Aglenchus agricola</i>	5	6	36
<i>Coslenchus costatus</i>	54	44	453
<i>Lilenchus cinodontes</i>	5	10	232
Сапробіонти	126	91	1235

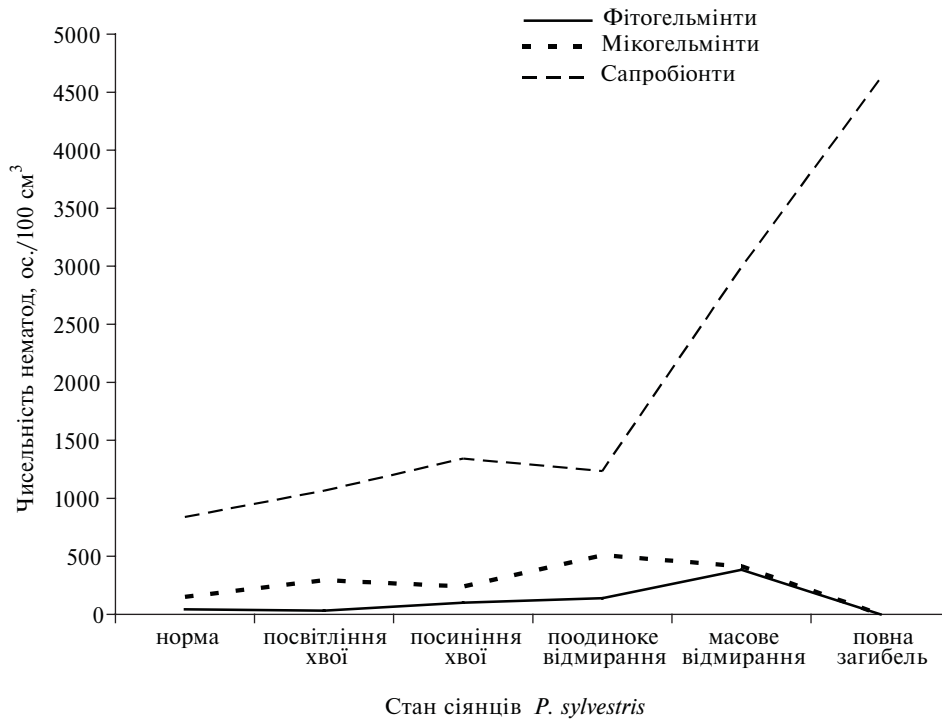


Рис. 2. Чисельність основних екотрофічних груп нематод в ризосфері сіянців *P. sylvestris* на ділянках лісового розсадника з різною інтенсивністю прояву патологічних змін (ДП «Кролевецьке ЛМГ», Хрещатинське лісництво, кв. 52).

Fig. 2. Number of the basic ecotrophic groups of nematodes in rhizosphere of *P. sylvestris* seedlings on sites of forestry nursery with different stages of display of pathological changes (DP «Krolevetske LMG», forestry Hreshchatinske, ap. 52).

ступенем розвитку хвороби) рослини з прикореневим ґрунтом. Результати аналізу свідчать, що погіршення стану рослин знаходиться в прямій залежності від інтенсивності накопичення в їхній ризосфері фітонематод, зокрема фітогельмінтів та мікогельмінтів (рис. 2). Якщо в ризосфері здорових рослин середня чисельність фітогельмінтів не перевищувала 43 ос., мікогельмінтів — 151 ос., сапробіонтів — 839 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту, то на ділянках з інтенсивним виявом патологічних змін у рослинах ці показники зростали до 385, 415 та 2991 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту відповідно. Накопичення фітогельмінтів відбувалося за рахунок двох видів — *D. dipsaci* та *P. pratensis*, чисельність яких у окремих пробах досягала 310 та 410 особин в 100 см<sup>3</sup> ґрунту відповідно, причому інших видів фітогельмінтів виявлено не було. Цей процес торкнувся і групи мікогельмінтів, підвищення чисельності яких відбувалось за рахунок *C. costatus* та *L. cinodontus* (відповідно 730 та 714 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту), при скороченні кількості видів з 15 (в ризосфері здорових рослин) до п'яти. Для ризосфери загиблих сіянців характерна відсутність фітогельмінтів та мікогельмінтів, оскільки зникло живильне середовище (жива тканина коренів та гриби, що їх заселяють). Натомість чисельність сапробіонтів, які живляться гниючими рослинними рештками, на цих ділянках підвищилась до 4620 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту, причому абсолютно домінував лише один вид — *Caenorhabditis elegans* (Маурас, 1900) Dougherty, 1953, чисельність якого досягала 4492 ос. в 100 см<sup>3</sup> ґрунту. Цілком можливо, що висока чисельність фітогельмінтів та мікогельмінтів в ризосфері хворих сіянців сосни звичайної свідчить про їхню шкідливість.

## Висновки

У ризосфері сіянців сосни звичайної 4 лісових розсадників, які розташовані в зоні східного Полісся України, виявлено 55 видів нематод, що належать до 48 родів 23 родин та 5 рядів.

Коефіцієнт подібності видового складу нематод варіював у межах 0,6–0,7, що дозволяє вважати комплекси нематод на обстежених розсадниках у цілому подібними.

Усі виявлені види нематод належать до 4 екотрофічних груп. Найбільшою кількістю представлена група сапробіонтів — 28 видів (50%), мікогельмінти включають 15 (29%), фітогельмінти — 8 (14%), хижі — 4 види (7%).

Домінуючими за частотою виявлення в пробах були: фітогельмінт *D. dipsaci*, мікогельмінти *A. agricola*, *C. costatus*, *Aph. asterocaudatus*, *L. cinodontus* та сапробіонти *Acr. butschlii*, *C. symmetricus*. Відповідні екотрофічні групи налічували 4, 6 та 20 звичайних видів. Інші види були рідкісними.

У період вегетації (з червня по жовтень) у ризосфері сіянців *P. sylvestris* спостерігали підвищення чисельності фітонематод трьох екологічних груп.

У умовах протікання патологічного процесу на сіянцях *P. sylvestris*, у їхній ризосфері відзначали різке підвищення чисельності нематод усіх екотрофічних груп, яка для популяцій паразитичних видів значно перевищувала встановлені пороги шкодочинності.

Губина В. Г. Нематоды хвойных пород. — М. : Наука, 1980. — 191 с.

Кирьянова Е. С., Краль Э. Л. Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. — Л. : Наука, 1971. — Т. 1. — 447 с.

Козловський М. П. Біотичне різноманіття ґрунтових фітонематод рослинних поясів Українських Карпат // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. — 2001. — Вип. 28. — С. 65–71.

Метлицкий О. З. Динамические методы выделения нематод из почвы // Фитогельминтологические исследования. — М., 1978. — С. 77–89

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. — М., 1962 — Т. 1. — 480 с.

Пенева В., Чолева Б. Наблюдения за повреждениями сеянцев в лесных питомниках Болгарии // Тез. докл. и сообщ. Всесоюз. конф. «Нематод. болезни раст.» (Кишинев, 1991). — Кишинев, 1991. — С. 66.

Сигарева Д. Д. Методические указания по выявлению и учету паразитических нематод полевых культур. — Киев, 1986. — С. 34–36.

Сигарева Д. Д., Мисюра Н. А., Галаган Т. А., Никишичева Е. С. Видовой состав и динамика чисельности фитонематод в ризосфере сосны обыкновенной // Вестн. зоологии. — 2007. — 41, № 2. — С. 159–163.

Сигарьова Д. Д., Мисюра Н. О. Комплекси видів нематод лісових розсадників та їх шкодочинність // Захист і карантин рослин : Міжвід. темат. наук. зб. — К., 2006. — Вип. 52. — С. 258–270.

Cassagnau P. Ecologie du sol dans les Pyrenees centrales // Les biocenoses de Collemboles. Problemes d'ecologie. — Paris : Hermann, 1961. — 235 p.

Cotroneo A., Mangini G., Morreti F. et al. Nematodi fitoparassiti di conifere in vivai del Piemonte // Redia. — 1982. — 65. — P. 13–20.

Jaccard P. The distribution of the flora in the alpine zone // New Phytol. — 1912. — 11. — P. 37–50.

Wolny S. Szkodliwość nicieni w uprawach lesnych // Sylwan. — 1986. — 130, N 8. — P. 59–63.

УДК 595.122:594.3(477)

## БИОЛОГИЯ *NEOACANTHOPARYPHIUM ECHINATOIDES* (TREMATODA, ECHINOSTOMATIDAE) В УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО ПРИАЗОВЬЯ

Е. С. Кудлай

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: Alena@izan.kiev.ua

**Биология *Neoacanthoparyphium echinatoides* (Trematoda, Echinostomatidae) в условиях Северо-Западного Приазовья.** Кудлай Е. С. — Партениты и личинки трематоды *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) Odening, 1962 обнаружены у брюхоногих моллюсков в малых реках Северо-Западного Приазовья впервые. Экспериментально получены половозрелые особи трематоды. Впервые моллюски *Theodoxus fluviatilis* L., 1758 и *Bithynia troscheli* Paasch, 1842 зарегистрированы в качестве промежуточных хозяев для *N. echinatoides*. Приведены описания редий, церкарий, метацеркарий и марит *N. echinatoides*.

Ключевые слова: Trematoda, *Neoacanthoparyphium echinatoides*, редия, церкария, метацеркария, марита, промежуточный хозяин.

**Biology of *Neoacanthoparyphium echinatoides* (Trematoda, Echinostomatidae) in North-Western Priazov'ye (Ukraine).** Kudlai O. S. — Parthenits and larvae of *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) Odening, 1962 are first reported from molluscs in rivers of North-Western Priazov'ye. Marites were grown experimentally. The freshwater molluscs *Theodoxus fluviatilis* L., 1758 and *Bithynia troscheli* Paasch, 1842 are first reported as intermediate hosts of *N. echinatoides*. Descriptions and figures of developmental stages are provided.

Key words: Trematoda, *Neoacanthoparyphium echinatoides*, redia, cercariae, metacercariae, marita, intermediate host.

### Введение

На территории Украины церкарии *N. echinatoides* ранее были обнаружены у моллюсков в водоемах Закарпатской области (Здун, 1951, 1961) и в р. Днепр (Черногоренко-Бидулина, 1958). Описания и рисунок, имеющиеся в работах В. И. Здуна, малоинформативны и неточны. М. И. Черногоренко приводит более подробное описание. Находки метацеркарий у моллюсков известны из Харьковской (Вергун, 1962) и Житомирской областей (Стадниченко, 1978; Гуминский, 1984), однако описания метацеркарий в этих работах нет. Окончательный хозяин трематод данного вида в природных условиях не известен. В экспериментах половозрелые особи получены от *Anser anser dom.* L., 1758, *Gallus gallus dom.* L., 1758 (Невоструева, 1953), *Sturnus vulgaris* L., 1758 (Гинецинская, 1957), *Gallus gallus dom.*, *Anas platyrhynchos dom.*, *Anser anser dom.*, *Mus musculus* L., 1758, *Mesocricetus auratus* Waterhouse, 1839 (Канев, 1984). В качестве промежуточных хозяев *N. echinatoides* на территории Украины и за ее пределами зарегистрированы моллюски *V. viviparus*, *V. contectus* (Здун, 1951; Невоструева, 1953; Гинецинская, 1957; Алишаускайте, 1958; Черногоренко-Бидулина, 1958; Odening, 1962; Вергун, 1962; Канев, 1984; Игнаткин, 2007). Метацеркарий находили у тех же моллюсков, а также у *Sphaerium rivicola* (Lam, 1818), *Sph. solidum* Normand, *Amesoda scoldiana* Normand (Вергун, 1962; Судариков и др., 2002). Из 11 видов исследованных нами моллюсков редии, церкарии и метацеркарии *N. echinatoides* были зарегистрированы у *V. viviparus*, метацеркарии впервые отмечены у *Th. fluviatilis* и *B. troscheli*.

Детальное изучение партенит, личинок и полученных в эксперименте марит позволило подтвердить их принадлежность к виду *N. echinatoides*.

### Материал и методы

Основой для настоящей работы послужил материал от зараженных моллюсков *V. viviparus*, *Th. fluviatilis*, *B. troscheli*, собранных из р. Чингул, р. Юшанлы и в нескольких пунктах на р. Молоч-

ной (Запорожская обл.) на протяжении 2008–2009 гг. Моллюски *V. viviparus* были исследованы в количестве 203 экз., *Th. fluviatilis* — 80 и *B. troscheli* — 32. Количество моллюсков, зараженных партенитами и личинками *N. echinatoides*, составило 134 экз. общего количества исследованных. Личинки были обнаружены в гепатопанкреасе и половых протоках моллюсков. Половозрелые особи получены в результате экспериментального заражения суточных утят (*Anas platyrhynchos dom.*). Морфологию редиий, церкарий и метацеркарий изучали на живых экземплярах, а половозрелых трематод — на фиксированных, окрашенных уксуснокислым кармином препаратах. Использовались бинокуляр МБС–9, микроскопы «Zeiss Axiolab» и «Leica DM LB2». Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата микроскопа «Leica DM LB2».

## Результаты

Зараженность исследованных нами моллюсков партенитами и личинками *N. echinatoides* составила у *V. viviparus* — 55% (ИИ = 2–580 экз.), *Th. fluviatilis* — 20% (ИИ = 1–108 экз.) и *B. troscheli* — 19% (ИИ = 3–5 экз.). Экстенсивность инвазии в разные сезоны и в зависимости от проточности водоема различна. Имеется определенная тенденция к росту степени инвазированности моллюсков трематодами *N. echinatoides* от весны (23%) к лету (28%) и уменьшению к осени (10%) на проточных участках водоемов. На участках со слабым течением воды ни инвазированность растёт от весны (63%) к осени (89%), причем пик ее достигается в осенний период. В моллюсках *Th. fluviatilis* и *B. troscheli* трематоды *N. echinatoides* обнаружены нами только на стадии метацеркарии, у *V. viviparus* встречались метацеркарии и изредка (у 8 моллюсков из 112 зараженных) редиий и церкарий. В моллюсках *V. viviparus* редиий и церкарий локализируются в гепатопанкреасе, метацеркарий — в половых протоках и довольно редко в гепатопанкреасе. У *Th. fluviatilis* и *B. troscheli* метацеркарий обнаружены только в гепатопанкреасе. По нашим наблюдениям, пик выхода церкарий приходится на ночное время суток. В наших исследованиях отмечалось совместное паразитирование *N. echinatoides* с другими трематодами. При двойной инвазии это были виды: *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782), Dietz, 1909 (4 случая), *Echinoparyphium cinctum* (Rud., 1802) Baschkirova, 1941 (3 случая), *Leucochloridiomorpha constantiae* (Muller, 1935) Gover, 1938 (3 случая), mtc *Strigeidae* gen. sp. (1 случай).

Редиий (рис. 1) размером 0,75–2,7 x 0,21–0,5 мм локализируются в гепатопанкреасе моллюсков. Глотка размером 0,07–0,12 x 0,7–0,11 мм. Кишечник заполнен пищевыми частицами и достигает локомоторных выростов, расположенных в задней части тела. Редиий содержат зародышевые шары и церкарий разной степени зрелости (от 2 до 14 экз.).

Церкарии (рис. 2). Тело живых церкарий 0,5–0,7 x 0,3–0,4 мм. Тегумент довольно плотный толщиной 0,008 мм. Адоральный диск вооружен 49 шипами. Имеется по 4 угловых шипа, заметно выделяющихся большими размерами. Размер ротовой присоски 0,058–0,075 x 0,068–0,085 мм. Органы пищеварения представлены префаринксом длиной 0,010–0,025 мм, удлинённо-овальным фаринксом 0,033–0,040 x 0,020–0,031 мм, пищеводом, который примерно на уровне середины тела перед брюшной присоской разветвляется на две ветви кишечника, почти достигающие заднего края тела. Стенки пищевода и кишечных ветвей образуют поперечные кольцевые складки, глубоко вдающиеся в их просвет. Брюшная присоска крупнее ротовой, ее размер — 0,1–0,16 x 0,1–0,13 мм. Тело церкарии заполнено крупными железистыми клетками. Выделительная система представлена поперечно вытянутым, почти прямоугольным экскреторным пузырем и отходящими от него тремя протоками, два из которых, постепенно сужаясь, направляются вперед к ротовой присоске, где образуют изгиб и поворачивают назад. В области брюшной присоски эти протоки заполнены известковыми тельцами. Третий проток тянется вдоль хвоста. Хвост размером 0,493–0,770 x 0,07–0,12 мм имеет плавательную мембрану.

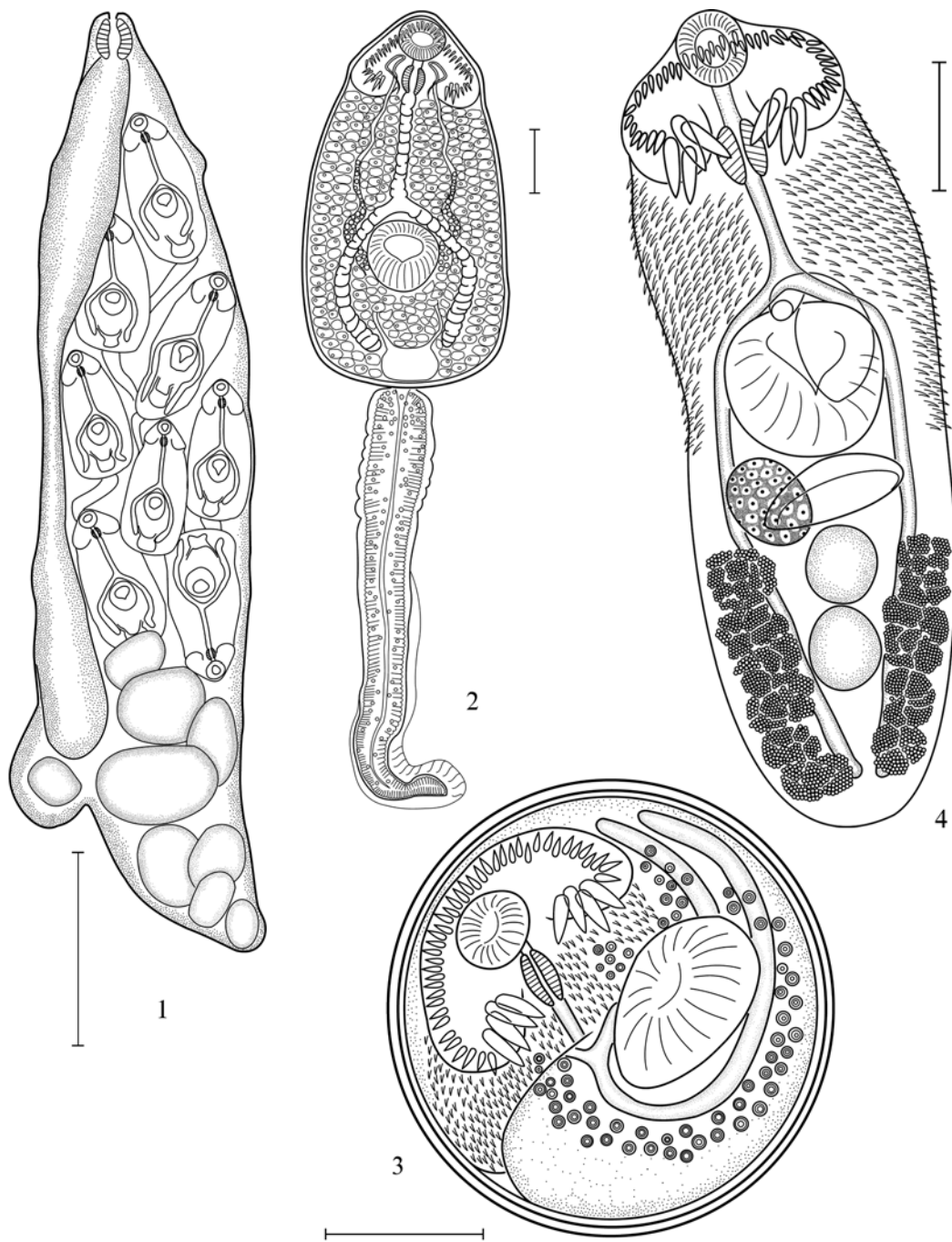


Рис. 1. Редия *Neocanthoparyphium echinatoides*. Масштабная линейка 0,5 мм.

Fig. 1. Redia of *Neocanthoparyphium echinatoides*. Scale bar 0.5 mm.

Рис. 2. Церкария *Neocanthoparyphium echinatoides*. Масштабная линейка 0,1 мм.

Fig. 2. Cercaria of *Neocanthoparyphium echinatoides*. Scale bar 0.1 mm.

Рис. 3. Метациркария *Neocanthoparyphium echinatoides*. Масштабная линейка 0,1 мм.

Fig. 3. Metacercaria of *Neocanthoparyphium echinatoides*. Scale bar 0.1 mm.

Рис. 4. Марита *Neocanthoparyphium echinatoides*. Масштабная линейка 0,1 мм.

Fig. 4. Marita of *Neocanthoparyphium echinatoides*. Scale bar 0.1 mm.



Метацеркарии (рис. 3) находятся внутри шаровидных цист диаметром 0,23–0,27 мм. Тело внутри цисты свернуто в плотный шар, заполняющий всю ее полость. Стенка цисты двуслойная, толщина ее варьирует от 0,008 до 0,013 мм. Тело метацеркарии покрыто шипиками, которые хаотично и особенно густо располагаются в передней половине тела. Передний конец тела несет крупный адоральный диск размером 0,08–0,1 x 0,16–0,2 мм. Диск вооружен 49 шипами. Угловых шипов по четыре с каждой стороны, размером 0,04 x 0,01 мм, что значительно превышает размеры краевых шипов — 0,02 x 0,005 мм. Краевые шипы в количестве 41 располагаются двумя рядами без дорзального интервала. Ротовая присоска размером 0,050–0,058 x 0,050–0,065 мм. Префаринкс длиной 0,012–0,030 мм. Размеры фаринкса 0,04 x 0,02 мм. Брюшная присоска крупнее ротовой, ее размеры 0,055–0,095 x 0,080–0,130 мм. Латеральные сосуды экскреторной системы заходят кпереди до адорального диска. У исследованных нами моллюсков *V. viviparus* наблюдались случаи, когда в редии находилась одна сформированная метацеркария. По данным Гинецинской (Гинецинская, 1968), такое явление особенно часто имеет место в случаях «старого» заражения и, по-видимому, связано с физиологическим состоянием моллюсков.

Для получения марит нами было проведено четыре эксперимента по заражению, в которых были задействованы один цыпленок и три утенка суточного возраста, которым скармливались метацеркарии (до 100 экз.) с телом моллюска три дня подряд. В результате эксперимента заразился только один утенок, у которого на 14-е сут, после вскрытия, в переднем и среднем отделах кишечника были обнаружены половозрелые трематоды (32 экз.).

Тело мариты (рис. 4) размером 0,66–0,75 x 0,18–0,23 мм несколько сужено на уровне брюшной присоски. Поверхность тела до уровня брюшной присоски покрыта шипами. Адоральный диск размером 0,13–0,18 x 0,13–0,15 мм, вооружен 49 шипами. На вентральных лопастях находится по четыре угловых шипа размером 0,043 x 0,01 мм. Остальные шипы размещены по краю воротника. Их размер 0,015 x 0,005 мм. Размер ротовой присоски 0,5–0,7 x 0,5–0,6 мм. За ней размещен небольшой префаринкс 0,015, переходящий в продолговато-овальный фаринкс, размер которого 0,05 x 0,03 мм. Пищевод довольно длинный, разветвляется непосредственно перед брюшной присоской на две кишечные ветви, которые тянутся до конца тела. Брюшная присоска крупная 0,12–0,15 x 0,11–0,13 мм. Половая бурса грушевидная 0,09–0,11 x 0,03–0,05 мм, расположена между разветвлением кишечника и брюшной присоской, достигая ее центра. Семенники округлые, цельнокрайные, расположены друг за другом. Размер переднего семенника 0,5–0,7 x 0,6–0,8 мм, заднего — 0,6–0,8 x 0,6–0,7 мм. Яичник продолговатый 0,6–0,7 x 0,4–0,5 мм, лежит между брюшной присоской и передним семенником. От переднего края переднего семенника до конца тела по бокам в два ряда располагаются желточники в виде шести крупных образований. Матка содержит одно, реже два яйца размером 0,1 x 0,04 мм.

### Обсуждение

Церкарии *N. echinatoides* впервые были описаны в 1854 г. Ф. Филиппи (de Filippi, 1854, цит. по: Odening, 1962) по экземплярам из моллюсков *V. viviparus*. В 1953 г. в окр. Москвы Л. С. Невоструева обнаружила церкарии и метацеркарии этого вида в моллюсках *V. viviparus*. В результате экспериментального заражения ею была получена марита и описан новый вид *Echinoparyphium petrowi* Nevostrueva, 1953. С. Ямагути (S. Yamaguti) в 1958 г. для вида *E. petrowi*, который отличается большой разницей в размерах угловых и краевых шипов адорального диска, ввел новый монотипический род *Neoacanthoparyphium*. Т. А. Гинецинская (Гинецинская,

1957) в работе о жизненном цикле *E. petrowi* дает описание церкарий и относит их к виду *Cercaria echinatoides*. В. Алишаускайте (Алишаускайте, 1958) также указывает на идентичность церкарий *E. petrowi* и *Cercaria echinatoides*. Ссылаясь на работы предшественников, К. Оденинг (Odening, 1962) в соответствии с правилами приоритета свел название *E. petrowi* в синонимы. Вид получил название *Neocanthoparyphium echinatoides*. Несмотря на это, некоторые исследователи продолжают определять этот вид как *N. petrowi*. Так, в определителе «Key to the Trematoda» А. Костадинова (A. Kostadinova, 2005) в качестве типового вида соответствующего рода указывает *Neocanthoparyphium petrowi*. Мы разделяем точку зрения Т. А. Гинецинской, В. Алишаускайте, К. Оденинга и обозначаем этот вид как *Neocanthoparyphium echinatoides*.

- Алишаускайте В. К. Фауна личинок эхиностоматид в пресноводных моллюсках Литовской ССР // Acta Parasitol. Lithuanica. — 1958. — 1. — С. 29–42.
- Вергун Г. И. Моллюски реки Северный Донец как дополнительные хозяева трематод // Зоол. журн. — 1962. — 41, № 4. — С. 519–527.
- Гинецинская Т. А. О жизненном цикле *Echinoparyphium petrowi* Nevostrueva, 1953 (Trematodes, Echinostomidae) // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт. — 1957. — 73, № 4. — С. 178–180.
- Гинецинская Т. А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. — Л.: Наука, 1968. — 411 с.
- Гуминский О. В. Влияние партенит трематод на липидный обмен пресноводных моллюсков // Паразитология. — 1984. — 18, № 4. — С. 306–309.
- Здун В. І. Личинки трематод в прісноводних моллюсках України. — К.: Вид-во АН УРСР, 1961. — 109 с.
- Здун В. І. Фауна личинкових стадій трематоди в моллюсках Закарпаття // Наук. зап. Львів. наук.-природозн. музею. — 1951. — С. 167–189.
- Игнаткин Д. С. Видовое разнообразие малакофауны и ее роль в формировании очагов трематодозной инвазии на территории Ульяновской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Ульяновск, 2007. — 17 с.
- Канев И. Проучване видовия състав на сем. Echinostomatidae (Trematoda) в България. VII. Върху морфологията и бьологията на *Neocanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854) Odening, 1962 // Фауна таксономия и екология на хелминти по птици. — 1984. — С. 122–134.
- Невоструева Л. С. Цикл развития новой эхиностоматиды домашних птиц *Echinoparyphium petrowi* nov. sp. // Сб. работ по гельминтол. к 75-летию акад. К. И. Скрябина. — М.: Изд-во АН СССР, 1953. — С. 436–439.
- Скрябин К. И. Трематоды животных и человека. — М.: Изд-во АН СССР, 1956. — 932 с. — (Основы трематодологии; Т. 12).
- Стадниченко А. П. Об изменениях в содержании сульфгидрильных групп в гемолимфе пресноводных брюхоногих моллюсков при инвазии их партенитами и личинками трематод // Паразитология. — 1978. — 12, № 1. — С. 79–82.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин В. В. и др. Метациркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов центральной России. — М.: Наука, 2002. — 298 с.
- Черногоренко-Бідуліна М. І. Фауна личинкових форм трематод в моллюсках Дніпра. — К.: Вид-во АН УРСР, 1958. — 106 с.
- Odening K. Bemerkungen zum exkretionssystem dreier echinostomer cercarien sowie zur identitdt der gattungen *Neocanthoparyphium Yamaguti* und *Allopetasiger Yamaguti* (Trematoda, Echinostomatidae) // Z. f. Parasitenkunde. — 1962. — 21. — P. 521–534.
- Kostadinova A. Family Echinostomatidae Looss, 1899 // Key to the Trematoda Vol. 2 / A. Jones, R. A. Bray, D. I. Gibson. — London: International and The National History Museum, 2005. — 745 p.
- Yamaguti S. Systema helminthum. 1. The digenetic trematodes of vertebrates. — New York: Wiley, 1958. — 1575 p.

УДК 595.132:599.723(477)

## СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ СТРОНГИЛИД (NEMATODA, STRONGYLIDAE) ДОМАШНИХ И ДИКИХ ЭКВИД В УКРАИНЕ

Т. А. Кузьмина<sup>1</sup>, В. А. Харченко<sup>1</sup>, Н. С. Звегинцова<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: tanak@izan.kiev.ua

<sup>2</sup> Биосферный заповедник «Аскания-Нова», ул. Фрунзе, 13,  
пгт Аскания-Нова, Херсонская обл., 75230 Украина  
E-mail: askania-zap@mail.ru

**Структура сообществ стронгилид (Nematoda, Strongylidae) домашних и диких эквид в Украине.** Кузьмина Т. А., Харченко В. А., Звегинцова Н. С. — Проведен анализ видового разнообразия сообществ стронгилид 5 видов домашних и диких эквид. В 2003–2007 гг. прижизненным методом диагностической дегельминтизации собрано и определено до вида 76 тыс. экз. стронгилид от 156 животных: 84 лошадей (*Equus caballus*), 30 ослов (*E. asinus*), 22 лошади Пржевальского (*E. ferus przewalskii*), 9 туркменских куланов (*E. hemionus*) и 11 зебр (*E. burchelli*). Обнаружено 38 видов стронгилид. У домашних лошадей зарегистрировано 32 вида стронгилид; от 7 до 20 видов ( $12,2 \pm 3,4$ ) паразитировало у одного животного. У лошадей Пржевальского обнаружен 31 вид — от 9 до 18 видов ( $14,5 \pm 2,5$ ) на лошадь. У ослов зарегистрировано 24 вида — от 6 до 15 видов ( $9,6 \pm 2,9$ ) на одного хозяина. У куланов обнаружено 25 видов — от 10 до 16 видов ( $13,5 \pm 2,4$ ) на одного хозяина. У зебр обнаружено 17 видов — от 3 до 13 ( $7 \pm 3,6$ ) на одного хозяина. Распределение видов стронгилид по классам экстенсивности инвазии указывает на мультимодальный тип структуры сообществ стронгилид у лошадей Пржевальского, зебр и куланов и на бимодальный — у домашних лошадей и ослов. Кластерный анализ указывает на большее сходство сообществ стронгилид лошадей Пржевальского, куланов и ослов по отношению к другим видам эквид.

**Ключевые слова:** стронгилиды, структура сообщества, домашние лошади, лошади Пржевальского, туркменские куланы, ослы, зебры, Украина.

**Structure of the Strongylid (Nematoda, Strongylidae) Community in Domestic and Wild Equids in Ukraine.** Kuzmina T. A., Kharchenko V. A., Zvegintsova N. S. — Analysis of the biodiversity and structure of the strongylid community in 5 species of wild and domestic equids was performed. One hundred fifty-six animals: 84 domestic horses (*Equus caballus*), 30 donkeys (*E. asinus*), 22 Przewalski's horses (*E. ferus przewalskii*), 9 Turkmenian kulans (*E. hemionus*) and 11 zebras (*E. burchelli*) were examined by the diagnostic deworming methods during 2003–2007 years. Totally, 76 054 strongylid specimens were collected and identified. Thirty-eight strongylid species were found in equids examined. In domestic horses, 32 strongylid species were found; from 7 to 20 species (aver.  $12.2 \pm 3.4$ ) parasitized per one horse. In wild Przewalski's horses, 31 species were found; from 9 to 18 species ( $14.5 \pm 2.5$ ) parasitized per one horse. In donkeys, 24 species were found; from 6 to 15 species ( $9.6 \pm 2.9$ ) parasitized per one donkey. In kulans, 25 species were found; from 10 to 16 species ( $13.5 \pm 2.4$ ) parasitized per one host. In zebras, 17 species were found; from 3 to 13 species ( $7 \pm 3.6$ ) parasitized per one zebra. Prevalence frequency distribution of strongylid species into ten prevalence classes revealed the multimodal structure of strongylid community in Przewalski's horses, kulans and zebras, and the bimodal structure in domestic horses and donkeys. Bray-Curtis cluster analysis revealed the similarity of strongylid community in the Przewalski's horses, kulans and donkeys comparing with other equid species.

**Key words:** strongylidae, community structure, domestic horses, Przewalski's horses, Turkmenian kulans, donkeys, zebras, Ukraine.

### Введение

Из 8 видов лошадиных (Equidae) мировой фауны (EAZA..., 2003) в Украине в разных типах хозяйств содержится 6 видов диких и домашних эквид: домашние лошади (*Equus caballus* L., 1758), ослы (*E. asinus domesticus* L., 1758), лошади Пржевальского (*E. ferus przewalskii* Pojarkov, 1881), туркменские

куланы (*E. hemionus kulan* Groves & Mazak, 1967), равнинные зебры (*E. burchelli* Gray, 1824) и зебры Греви (*E. grevyi* Oustalet, 1882).

По данным Министерства аграрной политики Украины поголовье домашних лошадей составляет 554,8 тыс. голов разных пород (Кузьмина та ін., 2008), которые содержатся в разных типах коневодческих хозяйств от крупных конных заводов до индивидуальных хозяйств. Домашние ослы содержатся преимущественно в частных хозяйствах южных регионов Украины (Одесская, Николаевская, Херсонская области, АР Крым), в зоопарках, заповедниках, конных клубах и школах верховой езды. Лошади Пржевальского в Украине содержатся в заповедниках и зоопарках. Наибольшая в Европе популяция лошадей Пржевальского содержится в биосферном заповеднике «Аскания-Нова» (Херсонская обл.); небольшая вольная популяция этого вида есть также в Зоне отчуждения Чернобыльской АЭС (Киевская обл.). Туркменские куланы и зебры содержатся преимущественно в зоопарках, а также в биосферном заповеднике «Аскания-Нова».

Комплексные исследования домашних и диких лошадей в Украине традиционными паразитологическими методами (методы полного и частичного гельминтологического вскрытия) проводились в 60–70-е гг. XX ст. (Ивашкин, Двойнос, 1984; Двойнос, Харченко, 1994). Изучение современного состояния видового разнообразия и структуры сообществ стронгилид (*Nematoda*, *Strongylida*) у некоторых видов эквид прижизненными методами проводится в последние годы (Kuzmina et al., 2005, 2007, 2009; Кузьмина и др., 2008).

Целью данной работы является анализ современного состояния видового разнообразия сообществ стронгилид пяти видов домашних и диких эквид в Украине. Особый интерес представляет сравнительный анализ структуры сообществ стронгилид от разных видов эквид в зависимости от условий их содержания.

### Материал и методы

В период с 2003 по 2007 гг. прижизненным методом диагностической дегельминтизации (Кузьмина и др., 2004) были собраны стронгилиды от 156 голов домашних и диких эквид (84 домашние лошади из коневодческих хозяйств девяти областей Украины, 30 ослов, 22 диких лошадей Пржевальского, 9 туркменских куланов и 11 саванных зебр). Домашние лошади содержались в разных типах коневодческих хозяйств (крупные конные заводы и конфермы) в девяти областях Украины — Киевской (16 лошадей), Кировоградской (12), Полтавской (16), Харьковской (10), Сумской (8), Запорожской (8), Донецкой (8), Тернопольской (3) и Ужгородской (3). Исследованные ослы находились на полувольном содержании в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова» (6 ослов) и на частной ферме «Чудо-ослик» (24 осли). Дикие лошади Пржевальского, туркменские куланы и зебры находились на полувольном содержании в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова».

До проведения исследования определяли уровень зараженности животных стронгилидами копрологическим методом МакМастера с чувствительностью 25 яиц стронгилид в 1 г фекалий (EPG) (Herd, 1992). Все отобранные для экспериментального исследования животные имели уровень зараженности не менее 200 EPG.

Животных обрабатывали антгельминтным препаратом «Универм» (0,2%-ный аверсектин С, Россия). Пробы фекалий (по 200 г от каждого животного) собирали через 24, 36, 48 и 60 ч после дегельминтизации. Все выделившиеся с фекалиями нематоды (всего 76 054 экз) были собраны, зафиксированы в 70°-ном спирте и определены до вида по морфологическим критериям (Двойнос, Харченко, 1994). Систематическое положение обнаруженных видов приведено в соответствие с Р. Лихтенфельсом (Lichtenfels et al., 2008).

Распределение обнаруженных видов стронгилид по 10 классам экстенсивности инвазии (ЭИ) (0–10%, ... 91–100%) проводили согласно Д. Г. Бакнелу (Bucknell et al., 1995).

Полученные данные обрабатывали с помощью компьютерной программы Microsoft™ Excel. Кластерный анализ проводили с помощью программы Biodiversity Professional v. 2.04.

### Результаты

У пяти исследованных видов эквид обнаружено 38 видов стронгилид — 9 видов стронгилин (подсемейство Strongylinae) и 29 видов циатостомин (подсемейство Cyathostominae) (табл. 1).

У домашних лошадей зарегистрировано 32 вида стронгилид из 13 родов — 7 видов стронгилин и 25 видов циатостомин (рис. 1). У одного животного паразитировало от 7 до 20 видов (в среднем  $12,2 \pm 3,4$ ). Семь видов циатостомин (21,8% от общего количества видов): *C. nassatus*, *C. catinatum*, *C. longibursatus*, *C. goldi*, *C. ashworthi*, *C. leptostomum* и *C. coronatum*, доминировали в сообществе стронгилид домашних лошадей — их обнаруживали у 80–100% лошадей; в сумме они составляли 90,4% общего количества собранных стронгилид.

Таблица 1. Нематоды семейства Strongylidae, обнаруженные у 5 видов домашних и диких эквид в Украине

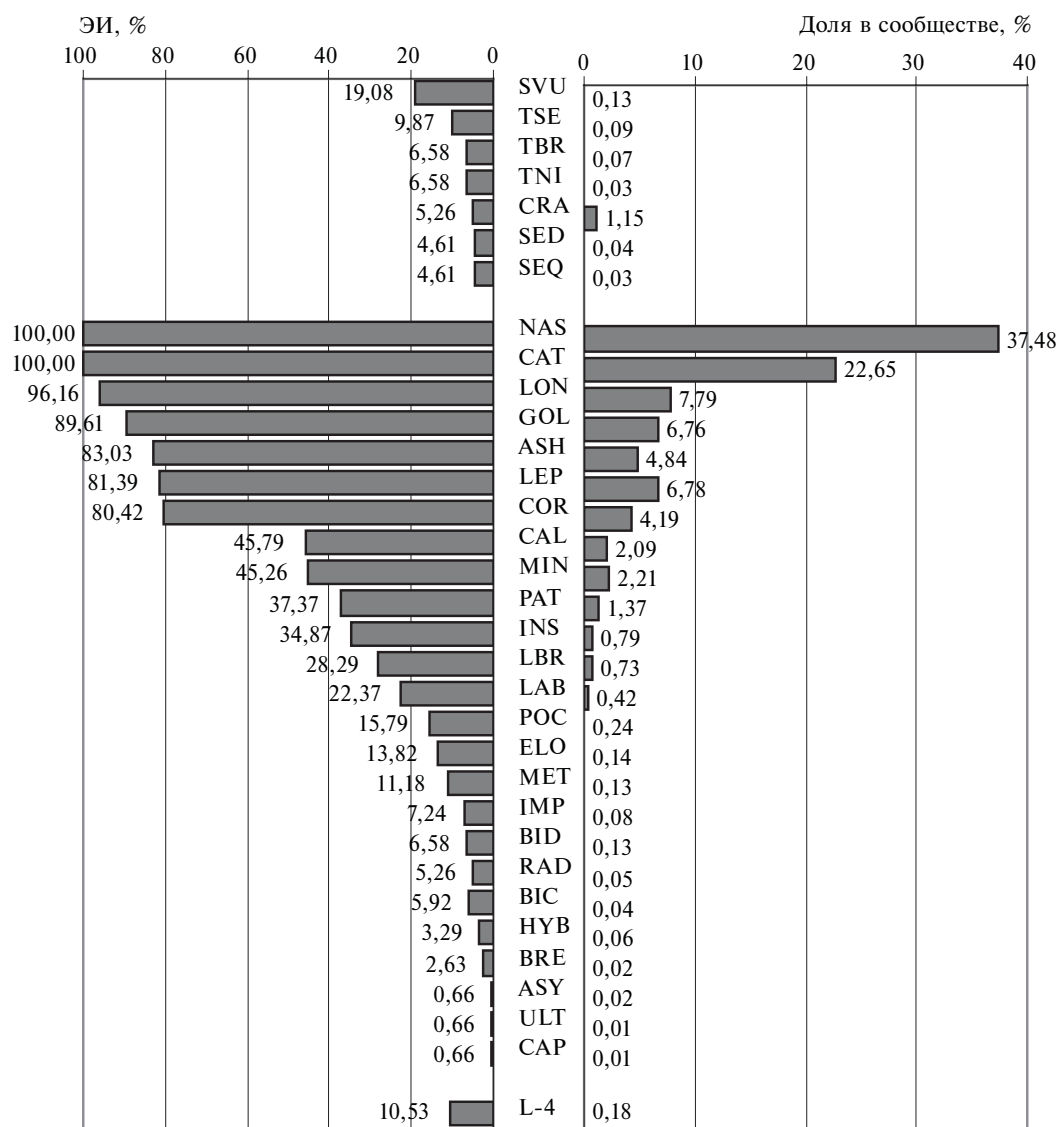
Table 1. Nematodes of the family Strongylidae found in 5 species of domestic and wild equids in Ukraine

Вид стронгилид	Домашние лошади	Лошади Пржевальского	Ослы	Куланы	Зебры
Подсемейство Strongylinae					
<i>Strongylus vulgaris</i> (SVU*)	+	+	+	+	+
<i>S. equinus</i> (SEQ)	+	–	–	–	–
<i>S. edentatus</i> (SED)	+	+	+	+	?
<i>Triodontophorus serratus</i> (TSE)	+	+	–	+	–
<i>T. nipponicus</i> (TNI)	+	–	–	+	–
<i>T. tenuicollis</i> (TTE)	–	+	–	+	–
<i>T. minor</i> (TMI)	–	+	–	–	–
<i>T. brevicauda</i> (TBR)	+	–	+	+	–
<i>Craterostomum acuticaudatum</i> (ACU)	+	+	–	+	+
Subfamily Cyathostominae					
<i>Cyathostomum catinatum</i> (CAT)	+	+	+	+	+
<i>C. tetracanthum</i> (TET)	–	–	+	–	–
<i>C. pateratum</i> (PAT)	+	+	+	+	+
<i>Coronocyclus coronatus</i> (COR)	+	+	+	+	–
<i>C. labiatus</i> (LAB)	+	+	+	+	+
<i>C. labratus</i> (LBR)	+	+	+	+	+
<i>C. sagittatus</i> (SAG)	–	+	–	–	–
<i>Cylicostephanus calicatus</i> (CAL)	+	+	+	+	–
<i>C. minutus</i> (MIN)	+	+	+	+	+
<i>C. hybridus</i> (HYB)	+	+	–	–	–
<i>C. longibursatus</i> (LON)	+	+	+	+	+
<i>C. goldi</i> (GOL)	+	+	+	+	+
<i>Cylicotetrapedon bidentatus</i> (BID)	+	+	–	+	+
<i>C. asymmetricus</i> (ASY)	+	–	–	–	–
<i>Cylicoicyclus radiatus</i> (RAD)	+	–	+	–	–
<i>C. insigne</i> (INS)	+	+	+	+	–
<i>C. elongatus</i> (ELO)	+	+	+	+	+
<i>C. leptostomus</i> (LEP)	+	+	+	+	+
<i>C. nassatus</i> (NAS)	+	+	+	+	+
<i>C. ashworthi</i> (ASH)	+	+	+	+	+
<i>C. ultrajectinus</i> (ULT)	+	+	–	–	–
<i>C. auriculatus</i> (AUR)	–	–	+	–	–
<i>C. brevicapsulatus</i> (BRE)	+	–	–	–	–
<i>Cylicodontophorus bicoronatus</i> (BIC)	+	+	+	+	+
<i>Poteriostomum imparidentatum</i> (IMP)	+	+	–	–	+
<i>Parapoteriostomum mettami</i> (MET)	+	+	+	+	+
<i>P euproctus</i> (EUP)	–	+	–	–	–
<i>Petrovinema poculatum</i> (POC)	+	+	+	–	–
<i>Gyalocephalus capitatus</i> (CAP)	+	+	+	+	–

\* В скобках приведены сокращенные названия видов, которые используются на рисунках 1–5.

У диких лошадей Пржевальского обнаружено 31 вид стронгилид из 12 родов — 6 видов стронгилин и 25 видов циатостомин (рис. 2). От 9 до 18 видов стронгилид (в среднем  $14,5 \pm 2,5$ ) паразитировали у одной лошади. Девять видов циатостомин (29,1% от общего количества видов): *C. catinatum*, *C. pateratum*, *C. nassatus*, *C. insigne*, *C. leptostomus*, *C. ashworthi*, *C. longibursatus*, *C. goldi* и *C. minutus* доминировали в сообществе и в сумме составляли 94,1% общего количества собранных стронгилид.

У ослов зарегистрировано 24 вида стронгилид из 10 родов — 3 вида стронгилин и 21 вид циатостомин (рис. 3). От 6 до 15 видов (в среднем  $9,6 \pm 2,9$ ) паразитировали у одного животного. В сообществе стронгилид ослов доминировали 5 ви-

Рис. 1. Видовой состав сообщества стронгилид домашних лошадей (*E. caballus*) в Украине.Fig. 1. Species composition of the strongyloid community in domestic horses (*E. caballus*) in Ukraine.

дов циагостомин (20,8% общего количества видов): *C. tetracanthum*, *C. nassatus*, *C. catinatum*, *C. longibursatus* и *C. goldi*, которых обнаруживали у более 80% исследованных ослов, что в сумме составляло 88,1% общего количества собранных стронгилид.

У туркменских куланов обнаружено 25 видов стронгилид из 10 родов — 7 видов стронгилин и 18 видов циагостомин (рис. 4). От 10 до 16 видов стронгилид (в среднем  $13,5 \pm 2,4$ ) паразитировали у одного хозяина. Один вид стронгилин (*S. vulgaris*) и 12 видов циагостомин (*C. catinatum*, *C. nassatus*, *C. labratus*, *C. minutus*, *C. calicatus*, *C. bicornatus*, *C. labiatus*, *C. leptostomus*, *C. ashworthi*, *C. coronatus*, *C. goldi* и *C. elongatus*) обнаруживали у более 80% куланов, что составляло в сумме 95,6% общего количества собранных стронгилид.

У зебр обнаружено 17 видов стронгилид из 10 родов — 2 вида стронгилин и 15 видов циагостомин (рис. 5). От 3 до 13 (в среднем  $7 \pm 3,6$ ) стронгилид было

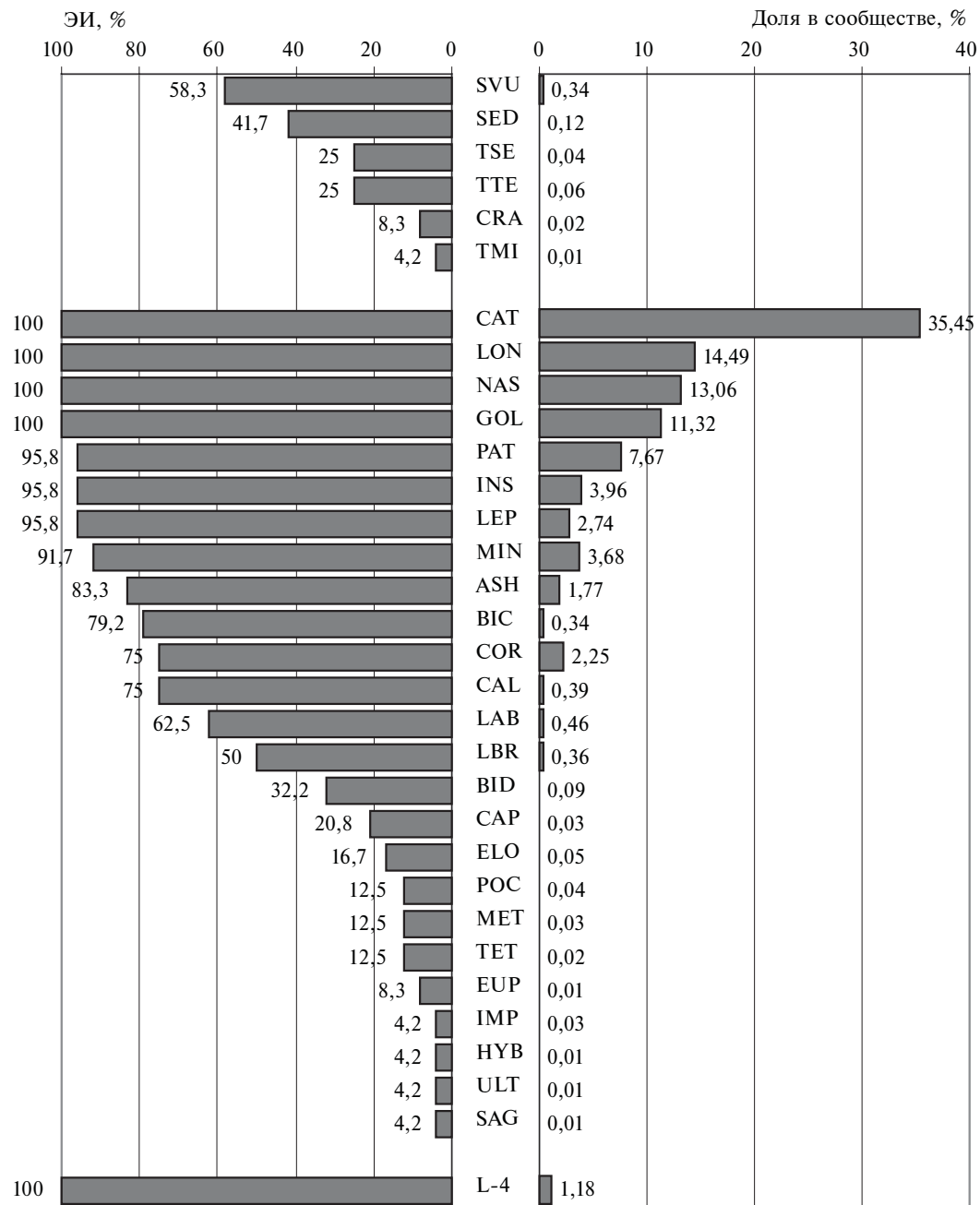
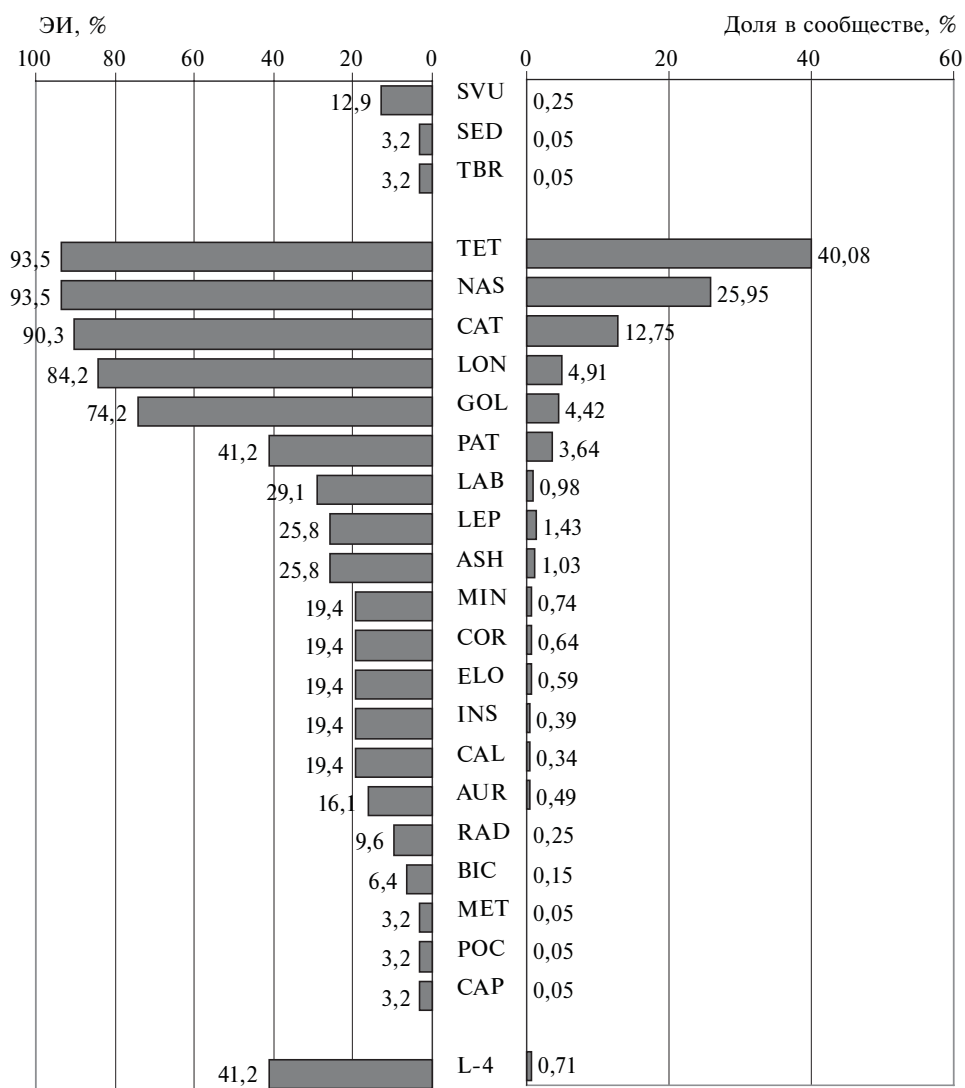


Рис. 2. Видовой состав сообщества стронгилид диких лошадей Пржевальского (*E. ferus przewalskii*) в Украине.

Fig. 2. Species composition of the strongylid community in wild Przewalski's horses (*E. ferus przewalskii*) in Ukraine.

обнаружено у одной зебры. Четыре вида циагостомин (23,5% общего количества видов): *C. nassatus*, *C. catinatum*, *C. goldi* and *P. mettami* доминировали в сообществе и в сумме составляли 90,2% общего количества собранных стронгилид.

Распределение видов стронгилид по классам экстенсивности инвазии указывает на мультимодальный тип структуры сообществ стронгилид у диких лошадей Пржевальского, зебр, куланов и ослов из Биосферного заповедника «Аскания-Но-

Рис. 3. Видовой состав сообщества стронгилид ослов (*E. asinus*) в Украине.Fig. 3. Species composition of the strongylid community in donkeys (*E. asinus*) in Ukraine.

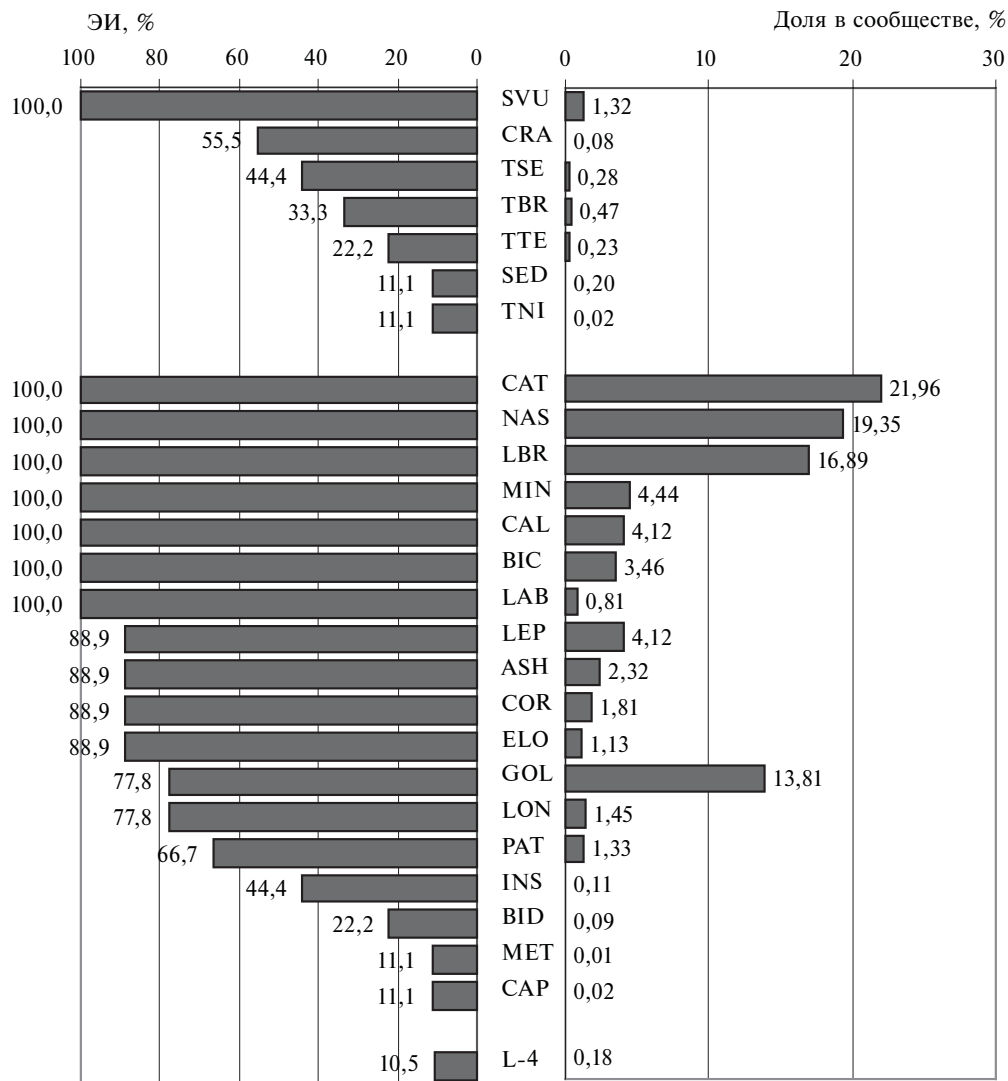
ва» (рис. 6) и на бимодальный тип структуры сообществ у домашних лошадей и ослов из частной фермы «Чудо-ослик», что связано с проведением плановых дегельминтизаций (рис. 7).

Кластерный анализ указывает на сходство сообществ стронгилид туркменских куланов, ослов и диких лошадей Пржевальского по отношению к домашним лошадям (рис. 8). Так, у домашних ослов были обнаружены два вида циагостомин — *C. tetracanthum* и *C. auriculatus*, которые не были обнаружены у других видов эквид. Сообщество стронгилид зебр также отличается от сообществ этих паразитов у других видов лошадиных.

### Обсуждение

Данная работа представляет собой обобщение ранее собранных и частично опубликованных данных о видовом составе и структуре сообщества кишечных стронгилид от 5 видов эквид (Kuzmina et al., 2007, 2009). В отличие от работ пре-



Рис. 4. Видовой состав сообщества стронгилид куланов (*E. hemionus*) в Украине.Fig. 4. Species composition of the strongylid community in kulans (*E. hemionus*) in Ukraine.

дыдущих авторов (Ивашкин, Двойнос, 1984; Двойнос, Харченко, 1994) наши данные были получены в результате прижизненного исследования эквид методом диагностической дегельминтизации. Это позволило нам провести единовременный анализ сообществ кишечных стронгилид от отдельных популяций лошадиных без учета изменений в видовом составе этих нематод, связанных с сезонной динамикой их численности.

Всего у 5 видов домашних и диких эквид нами было обнаружено 38 видов стронгилид. В целом наши данные совпадают с данными предыдущих авторов, зарегистрировавших 39 видов стронгилид у лошадиных в Украине (Ивашкин, Двойнос, 1984; Двойнос, Харченко, 1994). В отличие от предыдущих авторов нами не обнаружены три редких вида стронгилид — *Oesophagodontus robustus* (Giles, 1892) Railliet et Henry, 1902 (подсемейство Strongylineae), *Poteriostomum ratzii* (Kotlan, 1919) Yorke and Macfie, 1920 и *Parapoteriostomum euproctus* (Boulenger, 1917) Hartwich, 1986 (подсемейство Cyathostominae). Мы объясняем отсутствие этих видов как

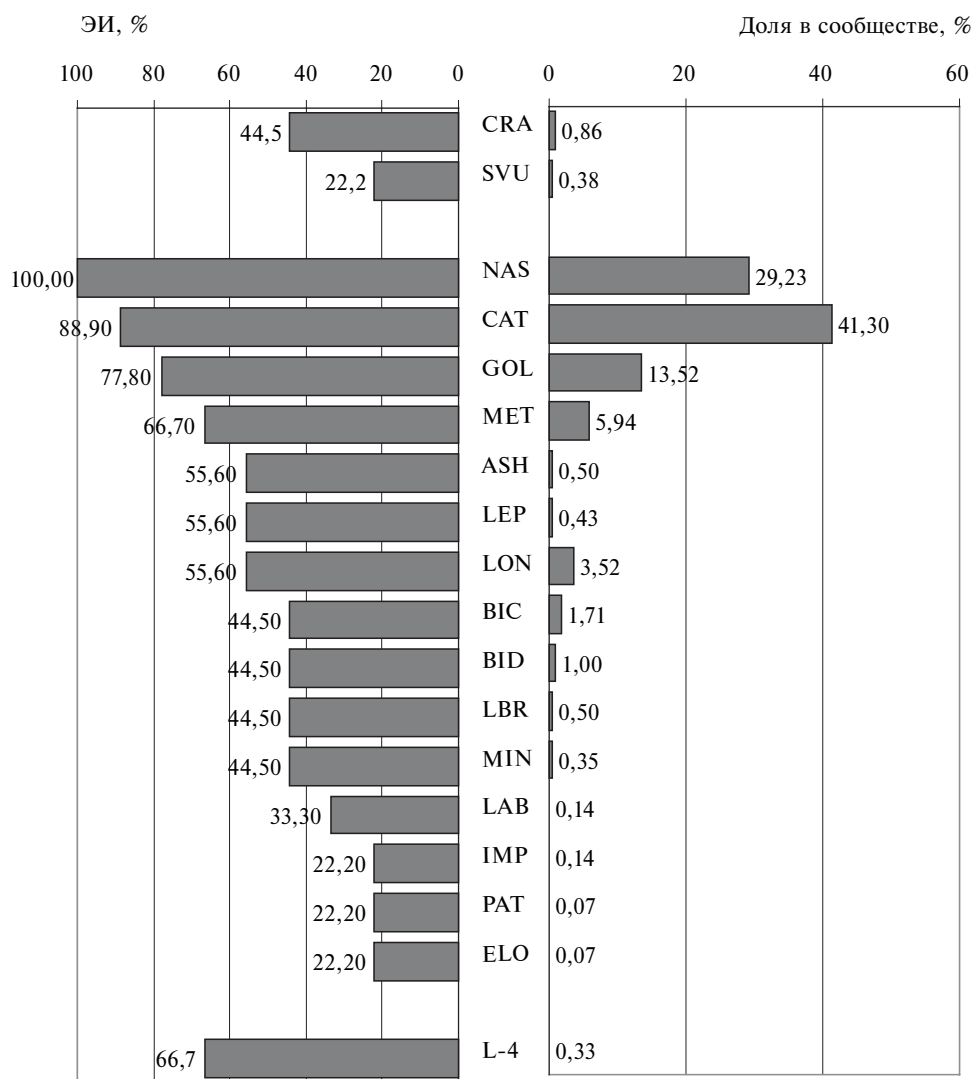


Рис. 5. Видовой состав сообщества стронгилид зебр (*E. burchelli*) в Украине.

Fig. 5. Species composition of the strongyloid community in zebras (*E. burchelli*) in Ukraine.

снижением доли стронгилин в сообществе этих паразитов (Kuzmina et al., 2005), так и общим уменьшением видового разнообразия сообщества стронгилид, связанным с регулярными дегельминтизациями лошадей препаратами группы макроциклических лактонов (ивермектины, аверсектины), а также большой редкостью указанных видов, которых предыдущие авторы находили в единичных экземплярах. Отсутствие достоверных отличий между нашими данными, полученными прижизненно, от данных, собранных методом некропии, указывают на возможность прижизненных исследований сообщества стронгилид лошадей.

Домашние лошади, отобранные нами для проведения исследований, содержались в крупных и средних коневодческих хозяйствах с разными условиями содержания и разными противопаразитарными программами. В предыдущих исследованиях было обнаружено влияние частоты проведения дегельминтизаций на видовое разнообразие и структуру сообществ стронгилид лошадей в Украине (Kuzmina et al., 2008). В настоящей работе мы также обнаружили тенденцию к

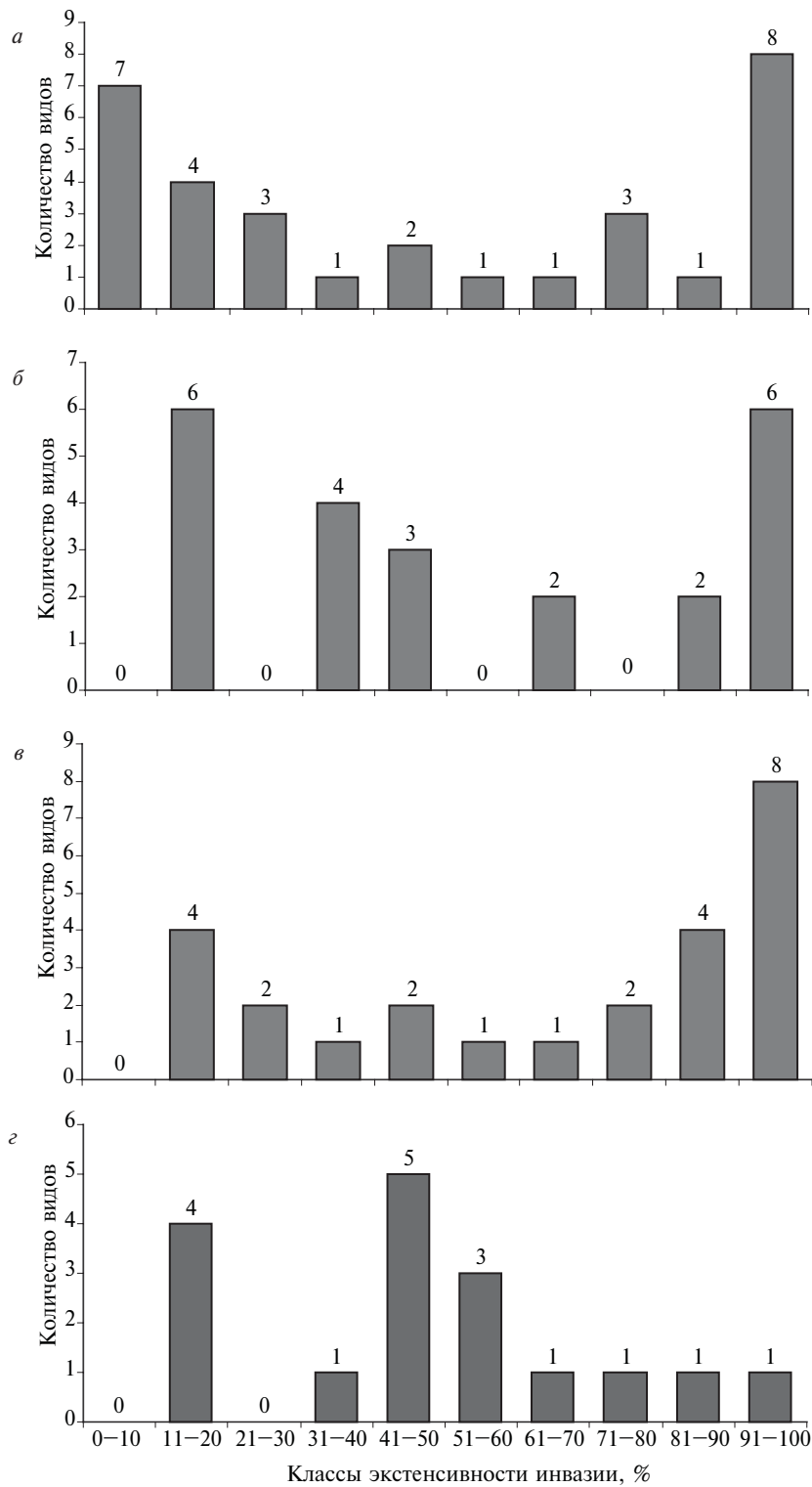


Рис. 6. Мультимодальная структура сообщества стронгилид эквид: а — лошади Пржевальского; б — ослы из Биосферного заповедника «Аскания-Нова»; в — куланы; г — зебры.

Fig. 6. Multimodal structure of the strongylid community in equids: а — Przewalski's horses; б — donkeys in the Biosphere reserve "Askania-Nova"; в — kulans; г — zebras.

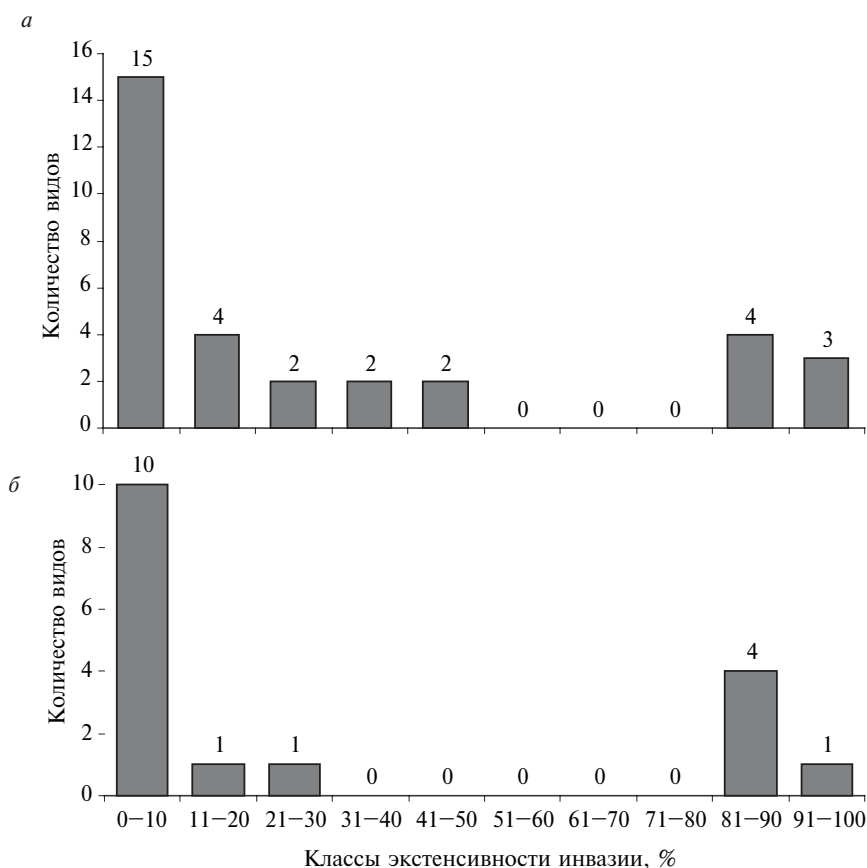


Рис. 7. Бимодальная структура сообщества стронгилид эквид: а — домашние лошади; б — ослы из частной фермы «Чудо-ослик».

Fig. 7. Bimodal structure of the strongyloid community in equids: а — domestic horses; б — donkeys from the farm “Chudo-oslik”.

установлению бимодальной структуры сообщества стронгилид у животных из хозяйств с регулярными дегельминтизациями. Данная тенденция наблюдалась также и у домашних ослов. Так, у животных из частной ослиной фермы «Чудо-ослик» (АР Крым), где плановые дегельминтизации проводятся регулярно, наблюдалась бимодальная структура сообщества стронгилид. У лошадей Пржевальского, куланов, ослов и зебр из Биосферного заповедника «Аскания-Нова», которые либо никогда не дегельминтизировались, либо дегельминтизировались крайне редко, наблюдалась мультимодальная структура сообщества стронгилид с четким выделением доминантных, субдоминантных, фоновых и редких видов. Подобная картина наблюдается и в других странах (Anjos, Rodrigues, 2003; Bucknell et al., 1996; Matthee et al., 2004).

Результаты кластерного анализа по наличию или отсутствию видов указывают на достоверное отличие сообщества стронгилид зебр по отношению к другим видам эквид. Несмотря на то, что у зебр из Биосферного заповедника «Аскания-Нова» не было обнаружено стронгилид типичных для зебр в Африке, таких как *Triodontophorus burchelli*, *T. hartmannae*, *Cylicodontophorus reinecke*, *Cylicocyclus triramosus*, *C. gyalcephaloides*, *Cylindropharinx intermedia* (Scialdo-Krecek, 1983; Krecek et al., 1987), а все виды стронгилид, обнаруженные у зебр, встречались и у других видов эквид, сообщество стронгилид у зебр значительно обеднено по сравнению с другими видами эквид в Украине.

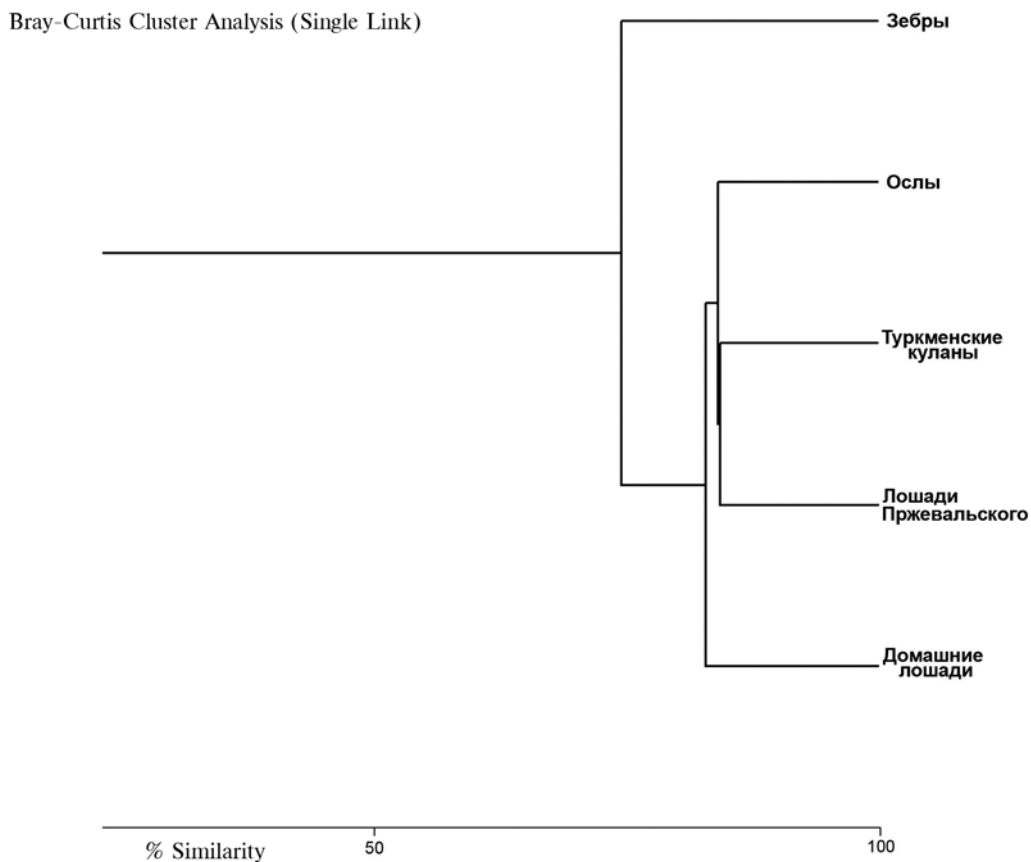


Рис. 8. Bray-Curtis кластерный анализ сообществ стронгилид пяти видов эквид в Украине.

Fig. 8. Bray-Curtis cluster analysis of the strongylid community in five equid species in Ukraine.

Сообщество стронгилид домашних лошадей также отличается от сообществ стронгилид лошадей Пржевальского, куланов и ослов, что, по нашему мнению, связано с условиями содержания лошадей в коневодческих хозяйствах Украины. Стойлово-выгульное и стойлово-пастбищное содержание лошадей в коневодческих хозяйствах с частичным кормлением лошадей сухими кормами (сено, овес и комбикорм) и плановым проведением дегельминтизаций снижает уровень зараженности лошадей кишечными паразитами и видовое разнообразие сообщества стронгилид.

Авторы выражают искреннюю благодарность Татьяне Жарких, научному сотруднику Биосферного заповедника «Аскания-Нова», за советы и консультации при написании статьи.

Двойнос Г. М., Харченко В. А. Стронгилиды домашних и диких лошадей. — Киев : Наук. думка, 1994. — 327 с.

Ивашкин В. М., Двойнос Г. М. Определитель гельминтов лошадей. — Киев : Наук. думка, 1984. — 162 с.

Кузьмина Т. А., Харченко В. А., Старовир А. И., Двойнос Г. М. Применение метода диагностической дегельминтизации для изучения кишечных гельминтов лошади // Вестн. зоологии. — 2004. — 38, № 5. — С. 67–70.

Кузьмина Т. А., Мамона О. А., Слівінська К. А., Гнап Л. К. Кишкові нематодози племінних коней на іподромах України // Ветеринарна медицина України. — 2008. — № 4 — С. 16–18.

Anjos D. H. S., Rodrigues M. L. A. Structure of the community of the Strongylidae nematodes in the dorsal colon of *Equus caballus* from Rio de Janeiro state — Brazil // Vet. Parasitol. — 2003. — 112. — P. 109–116.

Bucknell D. G., Gasser R. B., Beveridge I. The prevalence and epidemiology of gastrointestinal parasites of horses in Victoria, Australia // Int. J. Parasitol. — 1995. — 25. — P. 711–724.

- EAZA Equid TAG. Regional Collection Plan* / Ed. A. Winkler, U. Rademacher, W. Zimmermann. — Duisburg : Duisburg Zoo, 2003. — 64 p.
- Herd R. P.* Performing equine faecal egg counts // *Vet. Med.* — 1992. — **87**. — P. 240–244.
- Krecek R. C., Malan F. S., Reinecke R. K., de Vos V.* Nematode parasites from Burchell's zebras in South Africa // *J. Wildl. Dis.* — 1987. — **23**. — P. 401–411.
- Kuzmina T. A., Kharchenko V. A., Starovir A. I., Dvoynos G. M.* Analysis of the strongylid nematodes (Nematoda: Strongylidae) community after deworming of brood horses in Ukraine // *Vet. Parasitol.* — 2005. — **131**. — P. 283–290.
- Kuzmina T. A., Kharchenko V. A., Zvegintsova N. S.* Comparative study of the intestinal strongylid communities of equidae in the Askania-Nova biosphere reserve, Ukraine // *Helminthologia.* — 2007. — **44**, N 2. — P. 62–69.
- Kuzmina T. A., Kharchenko V. O.* Anthelmintic resistance in cyathostomins of brood horses in Ukraine and influence of anthelmintic treatments on strongylid community structure // *Vet. Parasitol.* — 2008. — **154**. — P. 277–288.
- Kuzmina T. A., Zvegintsova N. S., Zharkikh T. L.* Strongylid community structure of the Przewalski's horses (*Equus ferus przewalskii*) from the biosphere reserve "Askania-Nova", Ukraine // *Vestnik zoologii.* — 2009. — **43**, N 3. — P. 209–215.
- Lichtenfels J. R., Kharchenko V. A., Dvoynos G. M.* Illustrated identification keys to strongylid parasites (Strongylidae: Nematoda) of horses, zebras and asses (Equidae) // *Vet Parasitol.* — 2008. — **156**, N 1, 2. — P. 4–161.
- Matthee S., Krecek R. C., McGeoch M. A.* A comparison of the intestinal helminth communities of Equidae in Southern Africa // *J. Parasitol.* — 2004. — **90**. — P. 1263–1273.
- Scialdo-Krecek R. C.* Studies on the parasites of zebras. Nematodes of the Burchell's zebra in the Kruger National Park // *Onderst. J. Vet. Res.* — 1983. — **50**. — P. 111–114.

УДК 595.132

## ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ В СИСТЕМАТИКЕ И ТАКСОНОМИИ НЕМАТОД СЕМЕЙСТВА RHABDIASIDAE

Ю. И. Кузьмин

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: rhabdias@izan.kiev.ua

**Проблемы и перспективы в систематике и таксономии нематод семейства Rhabdiasidae.** Кузьмин Ю. И. — Представлен анализ современного состояния систематики и таксономии нематод семейства Rhabdiasidae. Система Rhabdiasidae Railliet, 1915 не соответствует современному уровню знаний об этой группе. Это связано с недостатком морфологических данных для достоверной диагностики видов и надвидовых таксонов, субъективной оценкой исследователей значимости тех или иных признаков для классификации. В описаниях и диагнозах видов и родов семейства преобладают уникальные для этих таксонов признаки, что затрудняет построение филогенетической гипотезы на основании морфологических данных и является причиной избытка монотипических родов в составе семейства. Для пересмотра системы семейства предлагается использовать молекулярно-генетический подход. Он позволит определить схему филогенетических взаимоотношений видов семейства и станет основой для создания филогенетической гипотезы группы с учетом информации о морфологии, жизненных циклах, гостальной специфичности и распространении таксонов. Определенные таким образом монофилетические группы внутри семейства могут впоследствии рассматриваться как таксоны родового уровня.

Ключевые слова: нематоды, Rhabdiasidae, систематика, таксономия, *Rhabdias*, *Entomelas*, морфология, специфичность, филогения.

**Problems and Prospects in the Systematics and Taxonomy of the Nematode Family Rhabdiasidae.** Kuzmin Yu. I. — The paper deals with the analysis of present state of systematics and taxonomy of the nematode family Rhabdiasidae Railliet, 1915. The system of the family is considered to be in contradiction with modern knowledge on this group. This is supposed to be caused by shortage of morphological data used for species and supraspecific taxa diagnostics, as well as by subjective attitude of researchers towards the significance of peculiar morphological characters for classification. Unique characters prevail in the descriptions of species and genera in the family. This makes the phylogenetic analysis hardly possible and leads to the existence of a number of monotypic genera. Molecular approach is proposed to be the basis for the revision of Rhabdiasidae. It will allow the reconstruction of the phylogenetic relationships among the species in the family and, thereafter, the phylogenetic hypothesis will be created. The latter will be based on both molecular data and information on morphology, life cycles, host specificity and distribution of the taxa. The monophyletic groups, thus defined, will be regarded as natural taxa of generic level.

Key words: nematodes, Rhabdiasidae, systematics, taxonomy, *Rhabdias*, *Entomelas*, morphology, specificity, phylogeny.

### Введение

Семейство Rhabdiasidae Railliet, 1915 — сравнительно небольшая группа зоопаразитических нематод, отличающихся прежде всего наличием в их жизненных циклах чередования паразитического и свободноживущего поколений. Паразитическое поколение на взрослой стадии локализуется в легких амфибий, а также некоторых рептилий отряда Squamata (Baker, 1987; Kuzmin, Tkach, 2001–2009). Свободноживущее поколение обитает в фекалиях хозяев паразитического поколения и почве. Оба поколения отличаются по типу размножения: паразитическое поколение представлено гермафродитными особями, имеющими внешний вид самок, свободноживущее поколение — раздельнополюе.

Из 87 известных в настоящее время номинативных видов семейства 31 вид описан в течение последних 20 лет. Рост интереса к этой группе, известной с конца XVIII в. (Schrank, 1788), очевидно, связан с возможностью использования более точных методов изучения строения нематод (различные модификации световой микроскопии, сканирующая электронная микроскопия), а также применением

молекулярных методов в видовой диагностике и дифференциации рабдиазид (Tkach et al., 2006; Kuzmin et al., 2007; Lhermitte-Vallarino et al., 2009).

Накопление данных о видах семейства, в частности об их морфологии, жизненных циклах, специфичности и распространении, к настоящему времени еще не реализовано в пересмотре таксономии группы. Диагнозы основных надвидовых таксонов семейства — родов *Rhabdias* Stiles et Hassal, 1905 и *Entomelas* Travassos, 1930 пересматривались ранее, однако ревизии были отчасти противоречивы (Шарпило, 1976; Baker, 1980). Очевидно, это связано с недостатком информации и, как следствие, субъективным взглядом авторов на таксономическое значение («вес») отдельных признаков. Следует ожидать, что новые данные, накопившиеся в последние десятилетия, а также использование молекулярно-филогенетического подхода могут стать достаточным основанием для пересмотра таксономии семейства и построения системы, основанной на филогенетических связях таксонов.

Данный обзор посвящен анализу основных проблем существующей таксономии семейства *Rhabdiasidae*, а также определению направлений решения этих проблем.

### Использование морфологических признаков в систематике *Rhabdiasidae*

Детали строения рабдиазид традиционно являются источником основных признаков для диагностики видов и надвидовых таксонов. Главная трудность в использовании морфологических признаков — их крайняя малочисленность. *Rhabdiasidae* в целом — весьма однородная группа с точки зрения морфологии (Baker, 1978). Отсутствие самцов в паразитическом поколении (а именно эта жизненная форма является наиболее обычным объектом исследования) еще более усугубляет сложность видовой дифференциации. Более того, для основной части видов семейства, в особенности — видов центрального рода, *Rhabdias*, в диагнозах указаны только уникальные признаки, отличающие каждый вид от всех остальных. Сам род *Rhabdias* был предложен С. Стайлсом и А. Хассаллом (Stiles, Hassall, 1905) без диагноза, таким образом, многие описания видов рода в начале XX в., содержали, фактически, только родовые признаки. Такие виды, очевидно, нуждаются в переописании. Формально диагноз рода *Rhabdias* был представлен Л. Травассосом (Travassos, 1930), однако преимущественно для дифференциации нового рода *Entomelas* Travassos, 1930 от остальных рабдиазид. Диагноз *Rhabdias* был уточнен только в 1978 г. (Baker, 1978).

Следствием этого стала проблемная система всего семейства с расплывчатыми диагнозами основных родов — *Rhabdias* и *Entomelas* — и обилием монотипических родов (*Acanthorhabdias* Pereira, 1927, *Chabirenina* Lhermitte-Vallarino et Bain, 2005, *Hexadontophorus* Kreis, 1939, *Kurilonema* Szczerbak et Sharpilo, 1969, *Neoentomelas* Hasegawa, 1989, *Ophiorhabdias* Yamaguti, 1943, *Pneumonema* Johnston, 1916). Последнее является характерным показателем несовершенства классификации группы (Maggenti, 1983). Основанием для выделения монотипических родов в составе *Rhabdiasidae* (за исключением родов *Hexadontophorus* и *Pneumonema*, переведенных из других высших таксонов) были, как правило, уникальные признаки отдельных видов семейства и значение, придаваемое им авторами. Как следствие, другие исследователи могли соглашаться или не соглашаться с «весом» этих признаков, что проявилось, например, в «объединительной» ревизии рода *Entomelas* и близких к нему родов (Baker, 1980) и последующих возражениях (Kuzmin, Sharpilo, 2002).

В решении проблемы обоснованности родов в составе *Rhabdiasidae* мог бы помочь филогенетический (кладистический) подход — выделение монофилетических групп и придание им статуса надвидовых таксонов. Однако попытки применения кладистического метода для построения филогенетической гипотезы только на основании данных о морфологии видов семейства оказались малопродуктивными (Кузьмин, 1996; Lhermitte-Vallarino, 2009). Морфологических признаков для такого анализа оказалось недостаточно, кроме того, отсутствие внешней группы для *Rhabdiasidae* затрудняет определение полярности признаков.

Другая сложность в использовании морфологических признаков для диагностики *Rhabdiasidae* заключается в особенностях позднего онтогенеза



паразитического поколения. Рабдиазиды способны достаточно долго находиться на субадультной (subgravid) стадии, которая для них является также стадией переживания неблагоприятных условий. Эти взрослые, но неполовозрелые особи отличаются отсутствием или недоразвитием многих структур, которые обычно используются как диагностические признаки — псевдолабий, кутикулярных образований на поверхности тела и т. п. (Baker, 1979; Кузьмин, 1997). Очевидно, что во избежание неточностей и неоднозначностей дифференциации видов, необходимо включать в диагноз, по возможности, описание субадультных особей (Kuzmin et al., 2001), либо строить диагностику на признаках, не изменяющихся на пятой стадии развития нематод.

Трудности в использовании размерных морфологических признаков также связаны с особенностями онтогенеза Rhabdiasidae. Увеличение размеров тела рабдиазид наиболее существенно на пятой (взрослой) стадии, подобно тому, как это происходит у большинства зоопаразитических нематод (Малахов, 1986). Как следствие, размерные признаки варьируют в довольно широких пределах, которые в значительной степени перекрываются, особенно у близких видов. Использование относительных признаков (отношений размеров отдельных органов и расстояний до них к длине тела) также не решает проблемы, поскольку рост нематод на пятой стадии происходит в основном за счет трофико-генитального отдела тела, а трофико-сенсорный и каудальный отделы и органы, расположенные в них, увеличиваются в меньшей степени. Интересным представляется подход, при котором у разных видов сравниваются относительные размеры пищевода, каудального отдела и расстояние до полового отверстия, соотнесенные с длиной тела исследованной выборке (Baker, 1978; Kuzmin, 2000; Kuzmin et al., 2003; Kuzmin, 2005; Kuzmin et al., 2007). Таким образом удастся продемонстрировать различия между видами, даже если пределы значений этих признаков значительно перекрываются.

Среди мерных признаков, не подверженных изменениям в процессе роста рабдиазид, можно упомянуть размеры ротовой капсулы. Утверждение М. Бейкера (Baker, 1980) о том, что размеры ротовой капсулы у субадультных и зрелых особей *Rhabdias* spp. и *Entomelas* spp. могут существенно различаться, не подтвердилось при исследовании большинства видов этих родов. Длина и ширина ротовой капсулы, а также их соотношение успешно используются для дифференциации близких видов *Rhabdias* (Lhermitte-Vallarino et al., 2008, 2009).

Отличия в размерах ротовой капсулы послужили основанием для выделения части видов Rhabdiasidae в род *Entomelas* (Travassos, 1930). Автор, однако, учитывал только абсолютные значения этого признака, вследствие чего в новый род был помещен также вид *Rhabdias chameleonis* (Skrjabin, 1916), у которого крупная ротовая капсула, близкая по размерам к таковой у *Entomelas* spp., сочетается с крупными размерами тела. Ошибка была исправлена М. Бейкером (Baker, 1980). По нашим наблюдениям, ширина ротовой капсулы у *Rhabdias* spp. всегда меньше ширины переднего конца пищевода, тогда как у *Entomelas* spp. ротовая капсула шире или равна по ширине переднему концу пищевода. Набор морфологических признаков, использованный в ряде описаний видов семейства в последнее время (Tkach et al., 2006; Kuzmin et al., 2007; Lhermitte-Vallarino et al., 2008, 2009), по нашему мнению, достаточен для дифференциации большинства морфологически близких видов и оценки морфологического сходства видов в отдельных группах внутри Rhabdiasidae.

### **Биология Rhabdiasidae, их жизненные циклы**

Гетерогония в виде чередования гермафродитного и амфимиктического поколений в жизненных циклах Rhabdiasidae является главным отличительным признаком семейства. Она была обнаружена у всех видов родов *Rhabdias*, *Entomelas*

и *Pneumonema*, чьи жизненные циклы изучались. Для некоторых видов рода *Rhabdias*, однако, гетерогония не является исключительной: часть потомков гермафродитного (паразитического) поколения на третьей личиночной стадии во внешней среде становится инвазионными личинками, способными заражать хозяев. Такой тип жизненного цикла известен для видов, паразитирующих у змей — *R. fuscovenosa*, *R. elaphe*, *R. agkistrodonis*, *R. eustreptos* (Railliet, 1899; Goodey, 1924; Chu, 1936; Kuzmin, 1999; Kuzmin, Miskov, 1999; Langford, Janovy, 2009) и в общем характерен для нематод семейства Strongyloididae. Морфологические отличия видов со стронгилоидным типом жизненных циклов от остальных видов рода *Rhabdias* не слишком значительны. Однако, по нашему мнению, существенные отличия в биологии и специфичности могут быть основанием для выделения этих видов в самостоятельный таксон. Для окончательного решения этой проблемы необходимо привлечение дополнительных данных, в частности — молекулярно-генетических.

### Специфичность к хозяевам у Rhabdiasidae на разных таксономических уровнях

Анализ гостального распределения видов семейства Rhabdiasidae (Kuzmin, Tkach, 2001–2009) позволяет заключить, что один и тот же вид рабдиазид не паразитирует у хозяев из разных отрядов, иначе говоря, специфичность к отрядам и классам хозяев абсолютна (Рауш и др., 1984; Kuzmin et al., 2003). Этот вывод успешно используется в видовой диагностике, специфичность к определенному высшему таксону хозяев часто рассматривается как дополнительный признак для дифференциации, в том числе при построении определительных таблиц (Kuzmin et al., 2003).

Специфичность к семействам и родам хозяев у полигостальных видов наблюдается реже, чем моногостальность: всего 17 видов рабдиазид обнаружены у двух и более видов хозяев, относящихся к одному и тому же семейству, тогда как видоспецифичных паразитов среди Rhabdiasidae насчитывается более 50. Большинство из них, однако, известны только по первоописаниям от типового вида хозяев. Поэтому общий вывод о высокой степени специфичности к хозяевам на видовом уровне у Rhabdiasidae не вполне правомерен.

На надвидовом уровне распределение таксонов Rhabdiasidae по группам хозяев различно. В роде *Rhabdias* представлены паразиты всех групп хозяев, характерных для семейства в целом — амфибий всех трех отрядов, ящериц и змей. Только среди видов этого рода имеются паразиты хамелеонов (Chamaeleonidae) (Lhermitte-Vallarino, Bain, 2004, Lhermitte-Vallarino et al., 2008, 2009) и змей. Для остальных родов характерна более или менее выраженная специфичность к хозяевам на уровне семейства. Виды рода *Entomelas* являются преимущественно паразитами веретеницевых ящериц (Anguidae), 1 вид — *E. cruszi* — обнаружен у агамовых (Agamidae). *Chabirenina cayennensis* — единственный вид рода, специфичен к *Ameiva ameiva* (Teiidae). Остальные три монотипических рода — *Kurilonema*, *Neoentomelas*, *Pneumonema* — представлены паразитами сцинковых ящериц (Scincidae). Можно утверждать, таким образом, что специфичность к хозяевам на уровне отряда, и, отчасти, семейства является диагностическим признаком большинства надвидовых таксонов рабдиазид. С другой стороны, сочетание в пределах рода *Rhabdias* видов, специфичных к разным группам хозяев, может быть аргументом в пользу пересмотра статуса рода.

### Географическое распространение Rhabdiasidae

В целом нематоды семейства Rhabdiasidae распространены глобально, их распространение совпадает с распространением хозяев — амфибий и чешуйчатых рептилий. Распространение отдельных видов также связано с ареалами их хозяев,

поэтому наиболее широко распространены полигостальные виды (*R. bufonis*, *R. fuscovenosa*) и виды, хозяева которых имеют сравнительно обширные ареалы (*R. sphaerocephala*). Как правило, ареалы полигостальных видов все же не выходят за пределы одного материка. Исключением является *R. fuscovenosa*, обнаруженный как в Евразии, так и в Северной Америке. Морфологически североамериканская и европейская формы этого вида не различимы. Однако, с нашей точки зрения, не лишена смысла гипотеза о существовании скрытых видов внутри комплекса *R. fuscovenosa*, обнаружить которые возможно с помощью молекулярно-генетических исследований.

Для некоторых морфологически близких видов к настоящему времени не известны достоверные диагностические признаки, за исключением географической удаленности ареалов. Это верно, например, для видов *R. elaphe* и *R. kurilensis*, морфологические отличия между которыми незначительны, однако первый обитает в Европе, а второй — на Курильских островах (Шарпило, 1976). Тем не менее географическая изоляция вида от близкородственных ему не должна быть, по нашему мнению, основным дифференцирующим признаком. Л. Травассос (Travassos, 1926) в диагнозе вида *R. fulleborni* указал лишь, что этот вид — первый, обнаруженный в Южной Америке. В дальнейшем это вызвало трудности в дифференциации новых южноамериканских видов рода от *R. fulleborni*, вплоть до переописания вида и выделения неотипов (Kloss, 1971). С другой стороны, обнаружение европейского вида *R. sphaerocephala* в Центральной и Южной Америке (Bravo, Caballero, 1940; Kloss, 1971, 1974) вызывало сомнения в достоверности определения этой формы (Baker, 1978), пока она не была описана как самостоятельный вид — *R. pseudosphaerocephala* (Kuzmin et al., 2007).

Распространение надвидовых таксонов Rhabdiasidae различно. Монотипические роды, разумеется, имеют наиболее ограниченные ареалы: *Kurilonema* и *Neoentomelas* обнаружены только на островах дальневосточной части Евразии, *Pneumonema* — эндемик Австралии, *Acanthorhabdias* и *Chabirenia* найдены в Южной Америке. Род *Rhabdias* распространен глобально, и к настоящему времени нет оснований для отделения какой-либо части его видов в самостоятельный таксон по географическому признаку. Представители рода *Entomelas*, первоначально известные только в Европе и западной части Центральной Азии (Dujardin, 1845; Шарпило, 1976), затем были обнаружены на Цейлоне (Baker, 1980) и в Центральной Америке (Martinez-Salazar, Leon-Regagnon, 2005; Bursey, Goldberg, 2006). Вид *E. sylvestris*, описанный из Южной Африки (Baker, 1982) — единственный, чья географическая удаленность от остальных видов рода может, по нашему мнению, служить дополнительным основанием для перенесения его в отдельный таксон. Главной причиной для этого, тем не менее, все же является его морфологическая обособленность от остальных видов рабдиазид (уникальное строение ротовой капсулы).

### Заключение

Современная система семейства Rhabdiasidae нуждается в пересмотре. Причины этому преимущественно традиционны: неравномерность изученности таксонов внутри семейства, несовпадение субъективных взглядов разных исследователей на таксономическую значимость отдельных признаков, отсутствие филогенетической гипотезы. Среди специфических для Rhabdiasidae причин несовершенства нынешней системы семейства — морфологическая однотипность видов, отсутствие ярко выраженных примеров географической изоляции отдельных таксонов (за исключением монотипических родов) и коэволюции рабдиазид и их хозяев. Последнее, впрочем, характерно для большинства зоопаразитических нематод (Maggenti, 1983). Решение существующих проблем в систематике и таксономии

Rhabdiasidae, на наш взгляд, осуществимо на нынешнем уровне знаний об этом семействе нематод. Пересмотр системы возможен в результате исследований по следующим направлениям:

- определение оптимального набора морфологических признаков для видовой диагностики и доизучение на его основе ряда видов семейства;
- использование молекулярно-генетических данных для более четкой дифференциации отдельных видов, в том числе — для выявления скрытых видов (cryptic species);
- построение молекулярно-филогенетической схемы взаимоотношений видов Rhabdiasidae и дополнение ее морфологическими данными, информацией о гостальном распределении и географическом распространении для формирования филогенетической гипотезы;
- выделение основных монофилетических групп внутри семейства в качестве таксонов надвидового уровня (родов), пересмотр их диагнозов.

- Кузьмин Ю. И. Нематоды семейства Rhabdiasidae палеарктической фауны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1996. — 20 с.
- Кузьмин Ю. И. Жизненный цикл и новые данные по распространению *Rhabdias sphaerocephala* (Nematoda, Rhabdiasidae) // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 1–2. — С. 49–57.
- Малахов В. В. Нематоды: строение, развитие, система и филогения. — М.: Наука, 1986. — 215 с.
- Рауш Р. Л., Рауш В. Р., Атрашкевич Г. И. *Rhabdias bermani* sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) из сибирского углозуба (*Hynobius keyserlingi*) с северо-востока Азии // Зоол. журн. — 1984. — **63**, № 9. — С. 1297–1303.
- Шарпило В. П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. — Киев: Наук. думка, 1976. — 287 с.
- Baker M. R. Morphology and taxonomy of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from reptiles and amphibians of southern Ontario // Can. J. Zool. — 1978. — **56**. — P. 2127–2141.
- Baker M. R. The free-living and parasitic development of *Rhabdias* spp. (Nematoda: Rhabdiasidae) in amphibians // Can. J. Zool. — 1979. — **57**. — P. 161–178.
- Baker M. R. Revision of *Entomelas* Travassos, 1930 (Nematoda: Rhabdiasidae) with a review of genera in the family // Sys. Parasitol. — 1980. — N 1, 2. — P. 83–90.
- Baker M. R. Systematics and zoogeography of three new nematode parasites of the frog *Breviceps sylvestris sylvestris* FitzSimons from South Africa // Can. J. Zool. — 1982. — **60**. — P. 3134–3142.
- Baker M. R. Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles // Mem. Univ. Newfoundland. Occas. pap. biol. — 1987. — **11**. — 325 p.
- Bravo M. H., Caballero E. C. Nematodos parasitos de los batracios de Mexico. IV // Sobreiro de los Anales del Instituto de Biologia. — 1940. — **11** (1, 2). — P. 239–247.
- Burse C. R., Goldberg S. R. Helminths in *Mesaspis monticola* (Squamata: Anguillidae) from Costa Rica, with the description of a new species of *Entomelas* (Nematoda: Rhabdiasidae) and a new species of *Skrjabinodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) // Parasite. — 2006. — **13** (3). — P. 183–191.
- Chu T. A review of the status of the reptilian nematodes of the genus *Rhabdias* with a description of *Rhabdias fuscovenosa* var. *catanensis* (Rizzo, 1902) new rank // J. Parasitol. — 1936. — **22**. — P. 130–139.
- Dujardin F. Histoire naturelle des helminthes ou vers intestinaux. — Paris, 1845.
- Goodey T. The anatomy and life-history of the nematode *Rhabdias fuscovenosa* (Railliet) from the grass snake *Tropidonotus natrix* // J. Helminthol. — 1924. — **2**. — P. 51–64.
- Kloss G. R. Alguns *Rhabdias* (Nematoda) de *Bufo* no Brasil // Pap. Avul. Zool. Sao Paulo. — 1971. — **24**. — P. 1–52.
- Kloss G. R. *Rhabdias* (Nematoda, Rhabditoidea) from the marinus group of *Bufo*. A study of sibling species // Arq. Zool. — 1974. — **25**. — P. 61–120.
- Kuzmin Yu. I. *Rhabdias agkistrodonis* (Nematoda: Rhabdiasidae): morphology, distribution and specificity // Folia Parasitologica. — 1999. — **46**, N 1. — P. 59–66.
- Kuzmin Yu. I. Morphology of parasitic and free-living adults of *Rhabdias rubrovenosa* (Nematoda: Rhabdiasidae) // Vestnik zoologii. — 2000. — **34**, N 1–2. — P. 109–114.
- Kuzmin Yu. The description of *Rhabdias globocephala* Kung et Wu, 1945 (Nematoda: Rhabdiasidae) from the new host *Buergeria pollicaris* (Werner, 1914) (Amphibia: Rhacophoridae) // Vestnik zoologii. — 2005. — **39**, N 4. — P. 9–14.
- Kuzmin Yu., Miskov R. The life cycle of *Rhabdias elaphe* Sharpilo, 1976 (Nematoda: Rhabdiasidae) // Acta Parasitologica. — 1999. — **44**, 2. — P. 119–124.
- Kuzmin Yu. I., Sharpilo V. P. Rare and locally occurring helminth species of Palaearctics: *Kurilonema markovi* (Nematoda, Rhabdiasidae), the lung parasite of the Japanese Five-lined Skink, *Eumeces latiscutatus* (Reptilia, Sauria, Scincidae) // Vestnik Zoologii. — 2002. — **36**, N 3. — P. 61–64.

- Kuzmin Yu., Tkach V.* Rhabdias. World Wide Web electronic publication // 2001–2009. — <http://www.izan.kiev.ua/ppages/rhabdias>.
- Kuzmin Yu., Tkach V., Snyder S. D.* Rhabdias ambystomae sp. n. (Nematoda: Rhabdiasidae) from the North American spotted salamander Ambystoma maculatum (Amphibia: Ambystomatidae) // Comparative Parasitology. — 2001. — **68**, 2. — P. 228–235.
- Kuzmin Yu., Tkach V. V., Snyder S. D.* The Nematode Genus Rhabdias (Nematoda: Rhabdiasidae) from Amphibians and Reptiles of the Nearctic // Comparative Parasitology. — 2003. — **70**, N 2. — P. 101–114.
- Kuzmin Yu., Tkach V. V., Brooks D. R.* Rhabdias alabialis sp. nov. and R. pseudosphaerocephala sp. nov. (Nematoda: Rhabdiasidae) in the marine toad, Bufo marinus (L.) (Lissamphibia: Anura: Bufonidae) in Central America // J. Parasitol. — 2007. — **93**, N 1. — P. 159–165.
- Langford G. J., Janovy J., Jr.* Comparative life cycles and life histories of North American Rhabdias spp. (Nematoda: Rhabdiasidae): lungworms from snakes and anurans // J. Parasitol. — 2009. — **95**, N 5. — P. 1145–1155.
- Lhermitte-Vallarino N.* Co-évolution des Nématodes parasites et de leurs hôtes Caméléons: exemple des Rhabdias pulmonaires (Rhabdiasidae) // PhD Thesis, manuscript. — Paris, 2009. — 256 p.
- Lhermitte-Vallarino N., Bain O.* Morphological and biological study of Rhabdias spp. (Nematoda) from African chameleons with description of a new species // Parasite. — 2004. — **11**. — P. 15–31.
- Lhermitte-Vallarino N., Barbuto M., Ineich I. et al.* First report of Rhabdias (Nematoda: Rhabdiasoidea) from lungs of montane chameleons in Cameroon: description of two new species and notes on biology // Parasite. — 2008. — **15**. — P. 553–564.
- Lhermitte-Vallarino N., Barbuto M., Junker K. et al.* Rhabdias rhampholeonis n. sp. and Rhabdias mariauxi n. sp. (Nematoda, Rhabdiasoidea), first lung worms from leaf chameleons: Description, molecular evidence and notes on biology // Parasitol. International. — 2009. — **58**. — P. 375–383.
- Maggenti A. R.* Nematode higher classification as influenced by species and family concepts // Concepts in nematode systematics / Eds A. R. Stone, H. M. Platt, L. F. Khalil. — London: Academic Press, 1983. — P. 25–40.
- Martinez-Salazar E., Leon-Regagnon V.* Two new species of Entomelas (Nematoda: Rhabdiasidae), parasites of Barisia spp. and Mesaspis spp. (Reptilia: Sauria) in Mexico // Zootaxa. — 2005. — **958**. — P. 1–12.
- Railliet M.* Evolution sans heterogonie d'un anguiostome de la couleur a collier // C. R. Acad. Sci. — 1899. — **129**. — P. 1271–1273.
- Schrank F. von Paula.* Verzeichniß der bisher hinlanglich bekannten Eingeweidewurmer. — Munchen, 1788.
- Stiles C. W., Hassall A.* The determination of generic types and a list of roundworm genera, with their original and type species // Bulletin of the United States Bureau of Animal Industry. — 1905. — N 79. — 150 p.
- Tkach V. V., Kuzmin Y., Pulis E. E.* Rhabdias bakeri sp. n. from lungs of wood frog, Rana sylvatica, in North America: the last sibling of Rhabdias ranae? // J. Parasitol. — 2006. — **92**, N 3. — P. 631–636.
- Travassos L.* Entwicklung des Rhabdias fulleborni n. sp. // Deut. Trop. Zeit. — 1926. — 30. — S. 594–602.
- Travassos L.* Pesquisas helminthologicas realizados em Hamburgo. VII. Notas sobre os Rhabdiasoidea Railliet, 1916 (Nematoda) // Mem. Inst. Oswaldo Cruz. — 1930. — **24**. — P. 161–181.

УДК 595.133

## ПЕРЕОПИСАНИЕ РЕДКОГО ВИДА АКАНТОЦЕФАЛОВ *CENTRORHYNCHUS EMBAE* (ACANTHOCEPHALES, CENTRORHYNCHIDAE)

О. И. Лисицына

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина  
E-mail: olisitsyna@izan.kiev.ua

**Переписание редкого вида акантоцефалов *Centrorhynchus embae* (Acanthocephales, Centrorhynchidae).** Лисицына О. И. — Приведено переписание редкого вида акантоцефалов *Centrorhynchus embae* Kostylew, 1916, паразита дроф, по материалу от дрофы-красотки из Тувы. Обсуждается таксономическое положение вида в составе семейства Centrorhynchidae, в частности подтверждается его принадлежность к роду *Centrorhynchus*. Приведены оригинальные рисунки: общий вид самца, хоботок, ряд крючьев, задний конец самки, яйца.

Ключевые слова: акантоцефалы, переписание, *Centrorhynchus embae*, дрофа.

**The Redescription of a Rare Acanthocephalan Species *Centrorhynchus embae* (Acanthocephales, Centrorhynchidae).** Lisitsyna O. I. — We give the redescription of a rare acanthocephalan species *Centrorhynchus embae* Kostylew, 1916, parasite of bustards, based on the material from *Chlamydotis undulata* Jacquin, 1784 from Tuva. The taxonomic position of the species within the family Centrorhynchidae is discussed, its affiliation with the genus *Centrorhynchus* is confirmed. The original drawings of male general view, proboscis, hooks row, female posterior end, and eggs are presented.

Key words: acanthocephala, redescription, *Centrorhynchus embae*, bustard.

### Введение

В процессе камеральной обработки гельминтологического материала, собранного Виктором Петровичем Шарпило в 1969 г. во время экспедиции в Туву (Россия), обнаружены акантоцефалы, изучение которых позволило отнести их к редкому виду *Centrorhynchus embae* Kostylew, 1916. До сих пор вид регистрировали лишь дважды, у дрофы (*Otis tarda* Linnaeus, 1758) и авдотки (*Burhinus oedicnemus* Linnaeus, 1758) в Западном Казахстане (Костылев, 1912; Холодковский, Костылев, 1916), а также дрофы-красотки (*Chlamydotis undulata* Jacquin, 1784) и стрепета (*Tetrax tetrax* Linnaeus, 1758) в Южном Казахстане (Гвоздев, Соболева, 1966). Первописание Н. И. Костылева (Холодковский, Костылев, 1916) содержит сведения об основных морфологических характеристиках и схематичные рисунки: половозрелый самец, хоботок и яйцо. Отсутствие данных об особенностях морфологии крючьев хоботка и их корней, форме заднего конца самки, положении полового отверстия у самки и др. вызывало трудности при установлении таксономической принадлежности вида у специалистов, проводивших обобщающие исследования, касающиеся фауны и систематики акантоцефалов (Golvan, 1960, 1994; Yamaguti, 1963; Amin, 1985; Хохлова, 1986). Необходимость в более подробном описании вида очевидна.

### Материал и методы

В нашем распоряжении был материал, собранный 50 лет назад. Первичным фиксатором использована жидкость Барбагалло (4%-ный формалин в физиологическом растворе), в последующем материал перенесен в 70%-ный спирт. В целом акантоцефалы хорошо сохранились, хотя несколько потемнели и потеряли эластичность. Материал не пригоден для применения методов исследования ДНК, электронной микроскопии, однако традиционное исследование с помощью светового микроскопа позволило изучить необходимые детали морфологии. Для просветления использовали фенол-глицерин и жидкость Фора-Берлезе. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-7. Измерения приведены в миллиметрах.

**Результаты*****Centrorhynchus embae* Kostylew, 1916**

Материал: у одной из трех вскрытых птиц, 22 экз. (10 ♀, 12 ♂).

Сын.: *Sphaerostris embae* (Kostylew, 1916) Khohlova, 1986.

Хозяин: дрофа-красотка — *Chlamydotis undulata* Jacquin, 1784.

Место и время обнаружения: Россия, Тува, пески Шара-Нур, 24.06.1969.

Описание (рис. 1). Метасома гладкая, визуально разделена на два отдела, передний, расширенный, составляющий примерно 2/5 длины метасомы, и задний, более узкий, цилиндрический. Пресома состоит из хоботка длиной 0,87–1,32, и короткой шейки 0,05–0,08. Хоботок почти цилиндрический, в средней его части прикрепляется хоботковое влагалище. В месте его прикрепления хоботок несколько сужается, образуя перетяжку, которая делит хоботок на передний и задний отделы. Длина переднего отдела хоботка 0,57–0,70, максимальная ширина 0,51–0,60. Хоботок вооружен 28–30 продольными рядами крючьев по 11–14, чаще 12–13 крючьев в ряду. До перетяжки располагается большая часть крючьев, 8–9 в каждом ряду. Первые 4–5 крючьев крупнее остальных, наиболее крупные 3–4-й, снабжены простыми мощными корнями, направленными кзади. Пятый или шестой крючья переходные, имеют короткий передний отросток и более длинный задний. В отличие от большинства видов рода, корни переходных крючьев *C. embae* не образуют V- или X-образных отростков. Начиная с 6–7-го крючка, то есть еще в передней части хоботка, до перетяжки, лезвия становятся тоньше, корни резко уменьшаются, крючья переходят в шипы. Базальные шипы не всегда имеют выраженные корневые отростки. Хоботковое влагалище с двухслойными мышечными стенками, его длина 1,12–1,46, максимальная ширина 0,35–0,42 в средней части; на уровне соединения пресомы и метасомы в нем располагается продолговатый головной ганглий. Лемниски примерно равной длины, 1,6–2,5, простираются значительно дальше хоботкового влагалища. Лакунная система образована двумя крупными продольными латеральными каналами, простирающимися вдоль тела. От каждого из них отходят более мелкие разнонаправленные ответвления, которые, соединяясь между собой, образуют в переднем отделе метасомы сеть неправильных многоугольников. В заднем отделе метасомы ответвления от главных каналов лакунной системы образуют меньше анастомозов и располагаются более или менее параллельно друг другу. Общие размеры тела и крючьев хоботка у самки крупнее, чем у самца.

Самка. Длина метасомы 14,0–23,5, длина переднего отдела 4,5–6,5, ширина в переднем отделе 1,8–2,3, в заднем — 1,3–1,75. Крючья на хоботке располагаются по квинкунциальному типу, из двух соседних продольных рядов один начинается выше, другой ниже. Размеры соседних одноименных крючьев, имеющих крупные корни, существенно различаются, поэтому будут приведены через знак /. Длина лезвий крючьев: 2–0,075–0,085/0,09; 3–0,095–0,1/0,096–0,103; 4–0,083–0,095/0,075–0,095; 5–0,068–0,073/0,063–0,068; 6–0,065/0,063; 7–0,055–0,063; 8–0,043–0,055; 9–0,043–0,058; 10–0,043–0,058; 11–0,043–0,058; 12–0,043–0,050. Длина корней крючьев: 1–0,063; 2–0,088–0,09; 3–0,095–0,103; 4–0,095/0,08; 5–0,053–0,055/0,028–0,038; 6–0,023–0,038; 7–0,033; 8–0,030; 9–0,030; 10–0,030–0,035; 11–0,030–0,038. Тело зрелой самки заполнено яйцами разной степени зрелости. Зрелые яйца овальные, наружная оболочка едва заметно скульптурирована на полюсах. Средняя оболочка яйца не образует полярных пролонгаций. Размеры зрелых яиц 0,060–0,070 • 0,029–0,035. Половое отверстие расположено субтерминально. На заднем конце выражен субвульварный отросток.

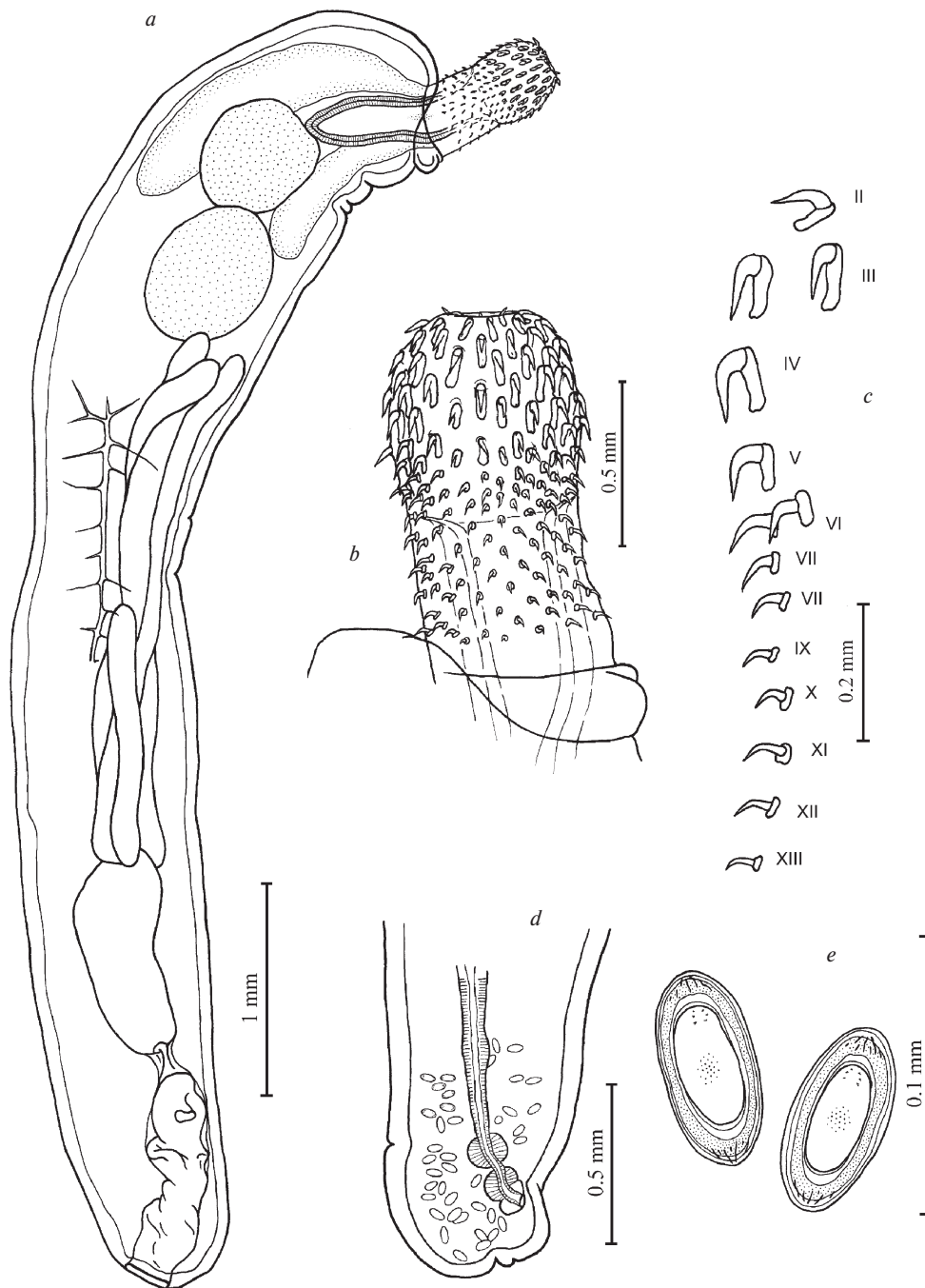


Рис. 1. *Centrorhynchus embae*: *a* — общий вид самца; *b* — хоботок; *c* — продольный ряд крючьев хоботка; *d* — задний конец самки; *e* — яйца.

Fig. 1. *Centrorhynchus embae*: *a* — male; *b* — proboscis; *c* — one longitudinal row of proboscis hooks of male; *d* — gonopore of female; *e* — eggs.

Самец. Длина метасомы 9,5–12,0, длина переднего отдела 4,2–5,6, ширина 1,64–2,10, ширина в заднем отделе — 1,27–1,31. Длина лезвий крючьев: 1–0,05/0,06; 2–0,079/0,082; 3–0,080–0,083/0,090–0,092; 4–0,068–0,070/0,085; 5–0,055/0,063; 6–0,055–0,060; 7–0,048–0,055; 8–0,045–0,055; 9–0,045; 10–0,038–0,043; 11–0,033–0,043; 12–0,043–0,048. Длина корней: 1–0,048/0,058; 2–0,090/0,095;



3—0,095—0,100/0,093—0,105; 4—0,075/0,053; 5—0,045; 6—0,033—0,043; 7—0,030—0,033; 8—0,030; 9—0,028—0,030; 10—0,025—0,033; 11—0,018—0,025. Органы половой системы самца занимают большую часть тела, около 9/10 длины метасомы. Семенники примерно одинаковой величины, располагаются один за другим наискось, могут несколько налегать друг на друга. Размеры переднего семенника 0,98—1,5 • 0,60—0,80, заднего 1,05—1,3 • 0,71—0,90. Цементных желез 3 или 4, одна или две из них короткие, не доходят до семенников, две другие достигают заднего края заднего семенника, одна из них может простираться дальше вперед, огибая задний семенник сбоку. Половое отверстие в виде щели, терминальное, может быть чуть смещено субтерминально.

**Примечание.** Экземпляры, имеющиеся в нашем распоряжении, отличаются от описанных Н. И. Костылевым (1912) деталями вооружения хоботка и размером яиц. В первоописании указано 24 продольных ряда крючьев, у особей в нашем материале 28—30 продольных рядов. Изменчивость в количестве продольных рядов крючьев характерна для многих видов рода *Centrorhynchus* (Петроченко, 1958), отмеченные отличия мы также склонны рассматривать как проявление изменчивости. Размер яиц у самок из нашего материала 0,060—0,070 • 0,029—0,035 мм против 0,0528 • 0,0138 мм, приведенных в первоописании. К сожалению, в работе Н. И. Костылева рядом с рисунком не приведена размерная линейка, но даже визуальное сопоставление пропорций длины и ширины яйца позволяет предположить допущенную автором неточность. Рисунок свидетельствует о менее вытянутой, овальной форме яйца, чем об этом можно было бы судить по приведенным размерам, и соответствует форме яиц, имеющихся в нашем материале. По всем другим признакам материал отвечает первоописанию.

### Обсуждение и выводы

И. Гольван (Golvan, 1956), осуществляя ревизию семейства *Centrorhynchidae*, обосновал новый род *Sphaerirostris* для группы видов, ранее рассматриваемых в составе р. *Centrorhynchus*. Основные диагностические признаки видов рода *Sphaerirostris* по И. Гольвану: более короткое тело по сравнению с видами рода *Centrorhynchus*; веретеновидная метасома у видов рода *Sphaerirostris*, в то время как метасома видов рода *Centrorhynchus* визуально разделена на два отдела: передний (расширенный) и задний (цилиндрический); сферическая форма переднего отдела хоботка у *Sphaerirostris*, в отличие от видов рода *Centrorhynchus*, для которых свойственна почти цилиндрическая форма хоботка; плавно закругленная форма заднего конца самки, в то время как на заднем конце самок видов рода *Centrorhynchus* имеется более или менее выраженный субвульварный отросток; положение полового отверстия, терминальное у самок и самцов видов рода *Sphaerirostris* и субтерминальное у самок, терминальное у самцов видов рода *Centrorhynchus*. При этом *C. embae* И. Гольван рассматривает в роде *Sphaerirostris* и признает возможным рассмотрение названия *S. embae* в числе младших синонимов *Sphaerirostris lancea* (Westrumb, 1821). Такого же мнения он придерживается и в более поздних, обобщающих работах (Golvan, 1960, 1994).

В. И. Петроченко (1958) и С. Ямагути (Yamaguti, 1963) не поддерживают обоснование И. Гольваном (Golvan, 1956) рода *Sphaerirostris*, *C. embae* считают валидным и рассматривают вид в составе рода *Centrorhynchus*. Е. В. Гвоздев и Т. Н. Соболева (1966) сообщают о своей находке акантоцефалов у дрофы-красавки и стрепета в Западном Казахстане и относят их, следуя Петроченко (1958), к роду *Centrorhynchus*. О. Амин (Amin, 1985) поддерживает мнение И. Гольвана (Golvan, 1960) и приводит *C. embae* в числе синонимов *S. lancea*. И. Г. Хохлова в монографии,

посвященной акантоцефалам позвоночных животных СССР (1986), признает валидность вида, однако рассматривает его в рамках рода *Sphaerirostris*.

С нашей точки зрения валидность *C. embae* не вызывает сомнений. От всех видов родов *Centrorhynchus* и *Sphaerirostris* вид надежно дифференцируется гигантскими размерами наибольших крючьев и их корней. Ряд признаков, а именно: метасома, разделенная на два отдела: передний (расширенный) и задний (цилиндрический) близкая к цилиндрической форма хоботка; субтерминально расположенное половое отверстие у самок и наличие выраженного субвульварного отростка на заднем конце самок — позволяют рассматривать вид в составе рода *Centrorhynchus*.

- Гвоздев Е. В., Соболева Т. Н. К фауне скребней диких птиц Южного Казахстана // Материалы науч. конф. Всесоюз. об-ва гельминтологов. — М., 1966. — С. 84–89.
- Костылев Н. И. Анатомия и систематика скребней (Echinorhynchii) // Изв. Военно-мед. акад. — 1912. — 24. — С. 4–84.
- Петроченко В. И. Акантоцефалы домашних и диких животных. — М. : Изд-во АН СССР, 1958. — Т. 2. — 460 с.
- Холодковский Н., Костылев Н. Объяснительный каталог коллекции паразитических червей зоологического кабинета Императорской Военно-Медицинской Академии. Вып. П. Лентецы одиночные, ленточные глисты и скребни. — Петроград, 1916. — 79 с.
- Хохлова И. Г. Акантоцефалы наземных позвоночных фауны СССР. — М. : Наука, 1986. — 278 с.
- Amin O. M. Classification // Biology of the Acanthocephala / Eds D. W. T. Crompton, B. B. Nickol. — Cambridge Univ. Press, 1985. — P. 27–72.
- Golvan Y. J. Le genre *Centrorhynchus* L  he, 1911 (Acanthocephala, Polymorphidae): Revision des esp  ces et description d'une nouvelle esp  ce africaine, parasite de rapace diurne // Bull. Inst. Fondam. Afr. Noire A. — 1956. — 18, N 3. — P. 732–785.
- Golvan Y. J. Le phylum des Acanthocephala. Troisieme note // Ann. De Parasitologie hum. et comp. — 1960. — 35, N 4. — P. 575–593.
- Golvan Y. J. Nomenclature of the Acanthocephala // Research and Reviews Parasitology. — 1994. — 54, N 3. — P. 135–205.
- Yamaguti S. Systema Helminthen. Vol. 5. — New York ; London : Entersci. Publ., 1963. — 422 p.

УДК 576.89:597

## ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ЗАРАЖЕНИЯ КРОВЕПАЗИТИЧЕСКИМИ ЖГУТИКОНОСЦАМИ (EUGLENOZOA, KINETOPLASTIDEA) РЫБ, ПРИНАДЛЕЖАЩИХ РАЗНЫМ СЕМЕЙСТВАМ

А. А. Лосев

Институт гидробиологии НАН Украины,  
просп. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина  
E-mail: allo\_22@mail.ru

**Экспериментальные заражения кровепаразитическими жгутиконосцами (Euglenozoa, Kinetoplastidea) рыб, принадлежащих разным семействам.** Лосев А. А. — Недостаточная изученность жгутиконосцев крови пресноводных рыб оставляет много вопросов в отношении специфичности, патогенности и таксономической принадлежности этих паразитов. Гостальную специфичность обнаруженных представителей кровепаразитических простейших родов *Trypanoplasma* и *Trypanosoma* изучали методом перекрестных заражений 11 видов рыб. Впервые экспериментально, на примере *T. (C.) borreli* была подтверждена возможность переноса кровепаразитических жгутиконосцев от сорных рыб к рыбам промыслово ценных видов, у которых этот паразит способен вызывать тяжелые заболевания. Установлено, что трипаноплазма из щиповки, которая была описана под названием *C. (T.) varia*, идентична поликсенному широко распространенному виду *T. (C.) borreli*. На примере успешно зараженных трипаноплазмами *T. (C.) borreli* из крови щиповок золотых рыбок и кои прослежены стадии развития и клинические симптомы заболевания, вызванного этим паразитом. Сама щиповка играет роль «резервуара» инвазии этого паразита, через которого реализуется основной поток инвазии.

Ключевые слова: кровепаразиты, рыбы, *Trypanosoma*, *Trypanoplasma*.

**Experimental Infection of Various Families of Fishes with Blood Parasitic Flagellates (Euglenozoa, Kinetoplastidea).** Losiev O. A. — Biology of blood flagellates of freshwater fish is insufficiently studied and leaves many questions regarding host-specificity, pathogenicity, classification and species differentiation of these parasites. Host-specificity of the detected blood-stream parasites *Trypanoplasma* and *Trypanosoma* was studied using cross-infection method in relation to 11 fish species. For the first time experimentally, on the example *T. (C.) borreli* was confirmed the possibility of the carrying blood-stream flagellates infection from common freshwater fish to valuable species of fish. It is established that trypanoplasma from spined loach *C. taenia* which was described under name *C. (T.) varia* is identical to polyxenous broadly wide-spread parasites *T. (C.) borreli*. On example successfully experimentally infected goldfishes and koi with *T. (C.) borreli* from spined loach *C. taenia* blood. The development stages of the clinical symptomatic diseases, caused by this parasite are determined. The *C. taenia* is suggested to be a “reservoir” of infection for *T. (C.) borreli*.

Key words: blood parasites, fish, *Trypanosoma*, *Trypanoplasma*.

### Введение

Заражение рыб кровепаразитическими жгутиконосцами родов *Trypanosoma* Gruby, 1843 и *Trypanoplasma* Lavegan and Mesnil, 1901 часто приводит к возникновению заболеваний. Наиболее опасным, особенно для молоди рыб, считается трипаноплазмоз или криптобиоз. Его клиническими признаками являются: ерошение чешуи, анорексия, экзофтальмия, сплено- и гепатомегалия, асцит и анемия. Заболевшая рыба испытывает острый недостаток кислорода, теряет аппетит, становится апатичной и гибнет от удушья и истощения (Никитин, 1932; Бауер, 1977; Lom, Dyková, 1992; Woo, 2003).

Жгутиконосцы пресноводных рыб остаются недостаточно изученными до сегодняшнего дня. Всестороннее исследование этих одноклеточных является актуальной задачей, имеющей научное значение и хозяйственный интерес. Изменчивость морфологических признаков этих паразитов и экспериментально подтвержденная их способность к обитанию у широкого круга хозяев и на питательных средах различного состава дают основание предположить, что многие из описанных видов

трипаносом рыб могут оказаться видами-синонимами. Таким образом, возникает ряд вопросов в отношении специфичности, патогенности и таксономической принадлежности жгутиконосцев крови рыб. Ответ на некоторые из них можно получить путем проведения серии экспериментальных заражений и сравнительного анализа полученных результатов с литературными данными (Lom, Dyková, 1992; Woo, 2003).

#### Материал и методы

Для экспериментального заражения использовали свободных от кровепаразитов и выращенных в условиях аквариума кои *Cyprinus carpio* L., 1758 и золотых рыбок *Carassius auratus auratus* L., 1758. Предварительно анестезированную рыбу (Зиньковский, Потрохов, 2000) заражали внутрибрюшинно при помощи шприца плазмой крови, содержащей паразитов. Доза 1000–2000 экземпляров жгутиконосцев считается вполне достаточной для успешного заражения (Lom, Dyková, 1992; Woo, 2006). Из естественных водоемов в мае–июне отбирали: сеголеток щуки обыкновенной, *Esox lucius* L., 1758, головешки Глена (ротана), *Perccottus glehni* Dybovsky, 1877, горчача обыкновенного, *Rhodeus sericeus* Pallas, 1776, окуни обыкновенного, *Perca fluviatilis* L., 1758, пескаря обыкновенного, *Gobio gobio* L., 1758, чебачка амурского, *Pseudorasbora parva* Temminck et Schlegel, 1846, колюшки трехиглой, *Gasterosteus aculeatus* L., 1758 и колюшки многоиглой (южной), *Pungitius platygaster* Kessler, 1859 и помещали на 30 сут в карантинный аквариум. Кормили рыб комбикормом и личинками хирономид, а хищников (окуней, щук) водными беспозвоночными (личинками стрекоз, пиявками и т. п.), земляными червями и мальками. Начиная с 10-х сут после отлова, через каждые пять дней рыб проверяли на наличие кровепаразитов, анализируя под микроскопом кровь, отобранную из хвостовой вены или фрагмент отсеченных жаберных лепестков (Лосев, Овчаренко, 2003). Если за этот промежуток времени в крови не были обнаружены кровепаразиты, то рыбу считали пригодной для экспериментальной работы (Lom, Dyková, 1992). Рыб, отловленных в мальковом возрасте, подращивали в аквариуме в течение нескольких месяцев, проверяли на зараженность кровепаразитами описанным выше способом и затем использовали в экспериментальной работе.

Заражение кои и золотых рыбок. Для заражения были использованы жгутиконосцы, выделенные из крови щиповок обыкновенных *Cobitis teania* L., 1758 (Cobitidae), которые вводились внутрибрюшинной инъекцией. Таким образом были сформированы четыре группы рыб одного размера и возраста (сеголетки) по 25 экз. в каждой. Две группы зараженных рыб каждого вида (кои и золотых рыбок) и две контрольные группы этих же рыб, свободных от кровепаразитов. Опыт проводили с мая по октябрь 2005 г. при создании одинаковых условий обитания и кормления для всех четырех групп. Кровь для анализа на наличие паразитов собирали из хвостовой вены рыбы в обработанный раствором гепарина гематокритовый капилляр на 5, 12, 20, 40, 80, 120, 160, 200, 250, 300 сут. Одновременно приготавливали сухие мазки, которые исследовали под световым микроскопом. В дальнейшем эти мазки служили для снятия морфометрических показателей кровепаразитов, которые проводились на компьютеризированном микроскопе Olympus BX50F4 с помощью программы Analysis Pro 2.11 Copyright Soft Imaging System GmbH, Germany. Морфометрические показатели были обработаны с использованием программы Microsoft Excell 5.0 Copyright 1985–1999 © Microsoft Corporation с дальнейшим статистическим анализом по общепринятым методикам.

Рыб других видов заражали ранее описанным способом и исследовали с интервалом 3–6 сут, начиная с 5-х сут после заражения. Кровь отбирали из сердца, хвостовой вены рыбы или отделяя несколько жаберных лепестков.

#### Результаты и обсуждение

При исследовании паразитов крови рыб нами были обнаружены представители двух семейств паразитических жгутиконосцев — Трипаносоматиде (род *Trypanosoma*) и Водониде (род *Trypanoplasma*), принадлежащих отряду Kinetoplastida класса Kinetoplastea типа (Cavalier-Smith, 2003; Woo, 2006).

Кои и золотым рыбкам вводили паразиты крови щиповок. В результате исследований было установлено, что щиповки на 100% заражены трипаносомами *Trypanosoma cobitis* Mitrophanow, 1883 и трипаноплазмами, которые описаны как *Cryptobia (Trypanoplasma) varia* Leger, 1904 (Определитель..., 1984).

Возбудителем трипаноплазмоза рыб является поликсенный паразит крови многих карповых (каarp, карась, линь, лещ и др.) *Trypanoplasma (Cryptobia) borreli* Laveran and Mesnil, 1902. Основным симптомом этой патологии — острая анемия крови (Lom, Dyková, 1992; Woo, 2003).

Нашей целью было опытным путем выяснить, могут ли щиповки быть источником заражения кровепаразитическими простейшими для других видов рыб, а также проверить наше предположение об идентичности, в таком случае,

*C. (T.) varia* и *T. (C.) borreli*. Задачей опыта также было описать характер и особенности течения возможного заболевания, вызванного жгутиконосцами из щиповок в случае успешного заражения подопытных рыб. Известно, что вьюновые заражены *T. cobitis*, но в литературе указывается, что при сравнении морфологии этих флагиллят с морфологией *T. carassii* отличий обнаружено не было (Lom, Dyková, 1992). Для проверки специфичности *T. cobitis* изучали возможность ее выживания в крови кои и золотых рыбок.

На следующий день после заражения в крови испытуемых рыб жгутиконосцев обнаружено не было. Кровь была собрана у 5 экз. кои и золотых рыбок. Общее состояние рыб без изменений. Первые жгутиконосцы в крови подопытных рыб — одной из четырех исследованных золотых рыбок и двух из трех исследованных кои были обнаружены на 5-е сут после заражения, т. е. первый, скрытый период трипаноплазмоза составил 4 сут. Обнаруженных бифлагеллят мы в начале опыта обозначили как *Trypanoplasma* sp. Количество двужгутиковых в мазке крови было равно 2 и 6 экз. у кои и 5 экз. у золотых рыбок. Таким образом, с 5-х сут после заражения можно говорить о второй фазе развития трипаноплазмоза — развитии патологического процесса, когда паразиты появляются непосредственно в кровотоке зараженных рыб.

На 12-е сут трипаноплазмы обнаружены в крови всех исследованных кои и золотых рыбках, ИИ равна 7–10 экз. в мазке. При вскрытии зараженных рыб отмечали скопление жгутиконосцев в почечных сосудах. С 17-х сут после заражения были замечены изменения соматического состояния зараженных кои и золотых рыбок. Они стали менее активными, пищу принимали вяло по сравнению с рыбами контрольных групп. На вскрытии зараженных рыб отмечали скопление жгутиконосцев в сосудах почек. К 20-м сут после заражения зарегистрировано большое скопление трипаноплазм в почечных и жаберных сосудах, извитых канальцах и сердце. ИИ у кои равна 13–17 экз. в мазке и 12–19 экз. у золотых рыбок. Деление трипаноплазм, вероятно, происходит во внутренних органах зараженных рыб, так как при исследовании их крови стадий деления трипаноплазм нами обнаружено не было.

Острым периодом течения трипаноплазмоза считаем промежуток с 17-е по 40-е сут после начала опыта. За это время погибли 3 кои, на 29, 33, 37-е сут. У зараженных рыб раздут живот — асцит. Для исследования крови и внутренних органов отбирали явно больных рыб, которых можно было брать руками без помощи сачка — 3 экз. кои и 3 экз. золотых рыбок. Золотые рыбки не гибли, но у них, так же как и у погибших кои, отмечали отказ от пищи, асцит, ерошение чешуи, затруднение и вялость движений, нехватку кислорода (рыбы находились на дне аквариума, с усилием поднимались к поверхности, хватали воздух ртами и опять падали на дно). Патологическая картина у кои схожая, но асцит менее выражен. При вскрытии зараженных рыб зарегистрирована тотальная паразитемия трипаноплазмами: забиты жаберные сосуды, полость сердца, и сосуды печени. Извитые почечные канальцы в некоторых местах забиты полностью. В одном случае обнаружено 2 экз. трипаноплазм при микроскопическом исследовании мозга кои. Количество трипаноплазм в мазках крови составила у кои — 21, 35 и 37 экз., у золотых рыбок — 7, 19 и 29 экз.

Начиная с 50-х и до 80-х сут после начала опыта, гибели рыб не отмечено. Наблюдалось постепенное улучшение состояния зараженных рыб: кои и золотые рыбки начали принимать пищу, асцит уменьшился, плавательные движения стали более активными, ерошение чешуи исчезло, видимых признаков патологии не отмечено. На 80-е сутки исследовали по 2 экз. каждого вида. Во всех гематокритовых капиллярах и на всех мазках присутствовали трипаноплазмы. Количество трипаноплазм в мазках крови: кои — 21 и 27 экз.; золотые рыбки — 9 и 19 экз. Таким образом, период с 50-го по 80-е сут от начала опыта можно считать переходом трипаноплазмоза в хроническую

фазу, которая характеризуется уменьшением количества паразитов в кровяном русле и извитых почечных канальцах подопытных рыб.

На 120-е сут отбирали кровь у двух кои и двух золотых рыбок. В гематокритовых капиллярах обнаружены кровепаразиты. Приблизительное количество живых экземпляров *Trypanoplasma* sp. в гематокритовом капилляре: кои: 30–40; золотые рыбки: 15–18. Интенсивность инвазии в мазках составила: кои — 12 и 15 экз. на мазок; золотые рыбки — 1 и 19 экз. Через четыре месяца после заражения, по нашим наблюдениям, наступает завершающая четвертая фаза трипаноплазмоза, которая характеризуется постепенным исчезновением паразитов из кровяного русла зараженных рыб. Рыбы во всех аквариумах имеют хороший аппетит, выглядят одинаково здоровыми и активными. На 160-е сут осталось зараженных по 5 экз кои и золотых рыбок. Все рыбы подвижны, с хорошим аппетитом, без признаков заболевания. Зараженные рыбы по своим размерам мельче, чем рыбы в контрольных аквариумах. Через 4 месяца после начала опыта исследовали кровь у двух кои и двух золотых рыбок; на 200, 250 и 300-е сут опыта отбирали кровь и вскрывали по 1 экз каждого вида. В крови всех рыб обнаружены трипаноплазмы, среднее количество которых составила: у кои 3–13 экз., а у золотых рыбок — 5–15 экз. в мазке. В отцентрифугированных капиллярах, в которые собирали всю кровь из хвостовой вены: кои — 12–30 экз., золотых рыбок — 18–28 экз. При проведении полного вскрытия отмечается заметное уменьшение количества трипаноплазм в почечных извитых канальцах.

К концу опыта (300-м сут) зараженные рыбы и рыбы из контрольных групп выглядят одинаково здоровыми.

В течение опыта зараженные рыбы росли медленнее, чем рыбы в контрольных аквариумах. Так, масса тела золотых рыбок в начале опыта составляла 2–2,4 г. Через 300 сут выжившие после заражения рыбы весили 7–9 г, а рыбы из контрольной группы 19–22 г. Это свидетельствует, что заражение *T. (C) borreli* тормозит рост и снижает показатели упитанности выживших рыб.

Данные, полученные в результате заражения кои и золотых рыбок, позволяют считать, что трипаноплазма, живущая в крови щиповки обыкновенной, описанная ранее под названием *C. (T.) varia* (Определитель..., 1984; Шаповал, 1954), идентична *T. (C.) borreli*, т. е. первое название может рассматриваться как ее синоним (табл. 1)

Анализируя результаты проведенного эксперимента, мы пришли к выводу, что щиповка, а возможно и другие вьюновые (вьюн, голец), могут служить «резервуаром» для *T. borreli*, через которых реализуется основной поток этой инвазии.

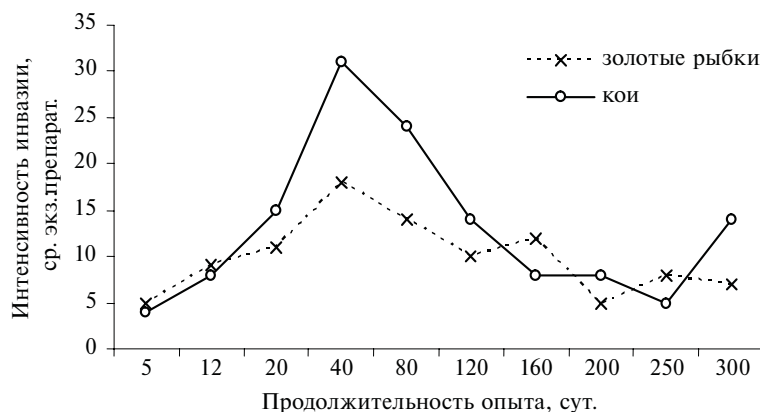


Рис. 1. Динамика средней интенсивности инвазии золотых рыбок и кои трипаноплазмами из щиповки *C. taenia*.

Fig. 1. Average dynamics of the intensity of infection goldfish and koi by trypanoplasma from spined loach *C. taenia*.

Таблица 1. Морфометрические характеристики *C. (T.) varia* и *T. (C.) borreli*, мкм  
 Table 1. Morphometric characteristics of *C. (T.) varia* and *T. (C.) borreli*,  $\mu\text{m}$

Промер	<i>C. (T.) varia</i> по: О. Н. Бауер (1984)	<i>Trypanoplasma</i> sp. из крови щиповок-доноров	<i>T. (C.) borreli</i> из крови зараженных кои
BL	12,0–30,0	25,02 $\pm$ 5,41	21,9 $\pm$ 4,2
BW	13,2–16,7	11,03 $\pm$ 3,69	10,5 $\pm$ 2,1
AF	16,2–20,0	16,35 $\pm$ 5,2	19,7 $\pm$ 5,1
PF	2,5–3,7	2,89 $\pm$ 2,41	9,4 $\pm$ 3,1
KA	не указано	6,62 $\pm$ 1,92	6,8 $\pm$ 2,3
LK	10,8	6,72 $\pm$ 1,51	7,03 $\pm$ 1,16
WK	не указано	1,0 $\pm$ 0,47	1,04 $\pm$ 0,65
LN	6,5–7,2	6,41 $\pm$ 1,74	5,16 $\pm$ 1,39
WN	не указано	2,93 $\pm$ 0,89	2,49 $\pm$ 0,72

Примечание. Обозначения промеров: BL — длина тела; BW — ширина тела, AF — длина переднего жгутика; PF — длина заднего жгутика; KA — расстояние от переднего конца тела до середины длины кинетопласта; LK — длина кинетопласта; WK — ширина кинетопласта; LN — длина ядра, WN — ширина ядра.

Сама же зараженная *T. (C.) borreli* щиповка не проявляет никаких патологических симптомов. Возможно, взаимодействия в паразитарной системе «щиповка — *T. (C.) borreli*» являются более древними по сравнению с системой «золотые рыбки и кои — *T. (C.) borreli*», поэтому в иммунной системе щиповки возникли определенные адаптации.

Нами было проведено свыше 50 полных паразитологических вскрытий щиповок для установления особенностей локализации кровепаразитов в их организме. Несмотря на высокие показатели ИИ в кровяном русле трипаноплазм и трипаносом (часто свыше 100 экз. в мазке крови), эти паразиты не образуют скоплений в почечных сосудах и извитых канальцах щиповок, не нарушая их нормального функционирования. При вскрытии зараженных кои и золотых рыбок отмечено, что их почки плотно забиты трипаноплазмами, в результате чего нарушается фильтрация, что и является, по нашему мнению, причиной возникновения асцита.

Подобный опыт раньше на территории Украины и бывшего СССР не проводился, в зарубежной литературе этот вопрос тоже не поднимался.

При экспериментальном заражении кои и золотых рыбок трипаносомами из щиповок (*T. cobitis*) был получен отрицательный результат. Трипаносомы (*T. cobitis*) в исследованных рыбах не обнаружены.

Таблица 2. Морфометрические характеристики *T. elegans* и *T. carassii*, мкм  
 Table 2. Morphometric characteristics of *T. elegans* and *T. carassii*,  $\mu\text{m}$

Промер	<i>T. elegans</i>	<i>T. carassii</i>
PK	1,50 $\pm$ 0,45	1,1–1,8
KN	17,09 $\pm$ 0,99	9,1–13,0
PN	18,59 $\pm$ 1,12	11,65 $\pm$ 1,45
NA	11,69 $\pm$ 2,04	11,95 $\pm$ 2,85
BL	30,28 $\pm$ 2,2	19,3–31,8
BW	1,09 $\pm$ 0,26	2,1–4,4
FF	15,13 $\pm$ 1,68	8,0–15,0
N (L W) сред.	1,12 $\pm$ 0,95	2,6 $\pm$ 1,4
Wum	0,82 $\pm$ 0,28	0,55–1,3

Примечание. Обозначения промеров: PK — расстояние от заднего конца тела до кинетопласта; KN — расстояние от кинетопласта до середины ядра; PN — расстояние от заднего конца тела до середины ядра (PK + KN); NA — расстояние от середины ядра до переднего конца тела; BL — длина тела; BW — ширина тела; N (L W) — размеры ядра (длина Ч ширина); Wum — ширина ундулирующей мембраны.

По нашему мнению, это свидетельствует о том, что *T. cobitis* не способна к использованию этих рыб в качестве хозяина, что, на наш взгляд, позволяет рассматривать *T. carassii* и *T. cobitis* как самостоятельные виды.

Заражение пескаря. В некоторых сводках (Lom, Dyková, 1992:41) *T. elegans* из пескаря рассматривается как синоним *T. carassii*. При исследовании трипаносом, обнаруженных нами в крови этих рыб, мы обратили внимание на существенные внешние и морфометрические отличия от *T. carassii* из крови других карповых. Для уточнения мы провели перекрестные экспериментальные заражения с использованием стерильных в отношении жгутиконосцев крови пескарей обыкновенных (13 экз.), кои (8 экз.) и золотых рыбок (12 экз.). Пескарей заражали *T. carassii*, полученных из крови линя и карася серебристого обыкновенного. Во всех случаях результат был получен негативный, в крови пескарей кровепаразитов обнаружено не было. Кои и золотых рыбок заразили трипаносомами, выделенными из пескарей. В крови всех зараженных рыб по истечении 30 дневного срока опыта, трипаносом обнаружить не удалось. Полученные нами в ходе проведения эксперимента данные (табл. 2), касающиеся анализа морфологических особенностей и размерных характеристик *T. carassii* и *T. elegans*, не позволяют нам присоединиться к мнению об их идентичности. Эти два вида трипаносом нами рассматриваются как самостоятельные.

Заражение колюшек. В результате анализа собственных материалов и данных полевых исследований в крови колюшек (*G. aculeatus*, *P. platygaster*) нами были обнаружены трипаносомы. В доступных нам литературных источниках указаний о зараженности колюшек Украины кровепаразитическими жгутиконосцами не обнаружено. Осуществлено экспериментальное заражение 10 экз. трехиглой и 10 экз. многоиглой малой (южной) колюшек кровепаразитами из щиповок *T. cobitis* и *T. (C.) borreli*. Целью эксперимента было проверить восприимчивость колюшек к заражению *T. cobitis*. Имеющиеся литературные сведения (Lom, Dyková, 1992:41) о том, что трипаносомы, обнаруженные в крови колюшек, соответствуют виду *T. cobitis*, паразитирующему в крови вьюновых, по нашему мнению, требовали проверки. В результате проведенных опытов в крови экспериментально заражавшихся кровью щиповок колюшек трипаносом и трипаноплазм обнаружено не было. Отрицательные результаты проведенных экспериментов ставят под сомнение принадлежность трипаносом, паразитирующих в крови щиповок и колюшек, к одному виду. Трипаносомы, обнаруженные нами в крови отловленных колюшек, после проведения морфометрических измерений и анализа полученных данных, отнесены к специфическому для колюшек виду *T. gasimagomedovi* (табл. 3).

Заражение щуки. Для определения гостальной специфичности трипаносом и трипаноплазм было проведено заражение 15 экз. стерильных в отношении кровепаразитов сеголеток щуки (линейная длина тела 4,5–8 см и масса 5–9 г) жгутиконосцами из щиповки. Кровь на наличие жгутиконосцев исследовали каждые

Таблица 3. Морфометрические характеристики *T. gasimagomedovi*, мкм

Table 3. Morphometric characteristics of *T. gasimagomedovi*,  $\mu\text{m}$

Промер	<i>T. gasimagomedovi</i>	
	Собственные данные	по: О. Н. Байер
PK	1,55 ± 0,47	1,0–2,0
KN	17,83 ± 2,2	14,7–19,0
PN	19,4–21,6	15,7–21,0
NA	14,91 ± 2,03	9,9–15,4
BL	34,32 ± 2,01	30,9–38
BW	1,48 ± 0,38	1,9–3,3
FF	12,15 ± 2,88	12,6–14,6
N (L x W) сред.	2,97 x 1,48	длина ядра 2,4–3,3
Wum	1,5 ± 0,41	не указано



три дня, начиная с 3-х сут после заражения. С 3-х сут после заражения в зараженных щуках были обнаружены трипаносомы. Их количество уменьшалось с каждым последующим исследованием и к 20-м сут опыта они совсем исчезли (рис. 2).

По своему внешнему виду и размерным характеристикам они соответствовали трипаносомам, выделенным из крови щиповок для заражения щук. Трипаноплазм за все время проведения этого опыта обнаружено не было. Результаты, полученные в ходе этого эксперимента, позволяют сделать вывод о том, что *T. cobitis* способно некоторое время жить в крови щуки, но не способна адаптироваться так, чтобы использовать кровь этого хозяина в качестве постоянной среды обитания. Это, вероятно, связано с различными биохимическими свойствами крови карпообразных и щук.

Трипаноплазма *T. (C.) borreli* из щиповок не была обнаружена при исследовании крови зараженных нами щук, поэтому мы считаем, что в крови щуки паразитирует свойственный только этому хозяину вид трипаноплазмы — *Trypanoplasma guerneyorum* Minchin, 1909. Для проверки возможности обитания в крови карповых жгутиконосцев из крови щук (*T. (C.) guerneyorum* + *T. remaki*) были заражены 10 экз. стерильных золотых рыбок и 7 экз. кои. Положительные результаты в ходе этого опыта получены не были.

Для проверки специфичности трипаносом, обнаруженных в крови щуки (*T. remaki*) и окуня (*T. percae*), было заражено 8 экз. стерильных сеголеток щук трипаносомами *T. percae* из окуня. Кровь для исследования кровепаразитов отбирали с 3-х по 20-е сут. За весь период опыта результат был неизменно негативным, заражения щук не произошло.

Заражение окуня. Для проверки информации о способности обитания *T. (C.) borreli* в крови окуня (Маркевич, 1951) был проведен опыт по заражению 9 экз. сеголеток окуня *P. fluviatillis* кровепаразитами из щиповок и красноперок. Рыбы были выловлены из естественной среды обитания в мальковом возрасте весной и подращены до линейных размеров (4–6 см), чтобы была возможность ввести шприцем кровепаразитов и затем отбирать кровь для анализа. Кровь отбиралась на 4, 8, 12, 16, 20 сут после заражения. В крови всех зараженных окуней кровепаразитов обнаружено не было. Неоднократных попытки заразить окуней *T. (C.) borreli* и *T. carassii* неизменно давали отрицательный результат. Основываясь на этих результатах и данных полевых исследований, считаем, что в крови окуней паразитируют только свойственные этому хозяину трипаносомы *T. percae*.

Заражение рыб-вселенцев. Жгутиконосцами крови из щиповок, линей, карасей, щук, окуней, колюшек и бычка-цуцика мраморного были заражены чебачок амурский, горчак обыкновенный и головешка Глена (ротан). Эти виды-вселенцы

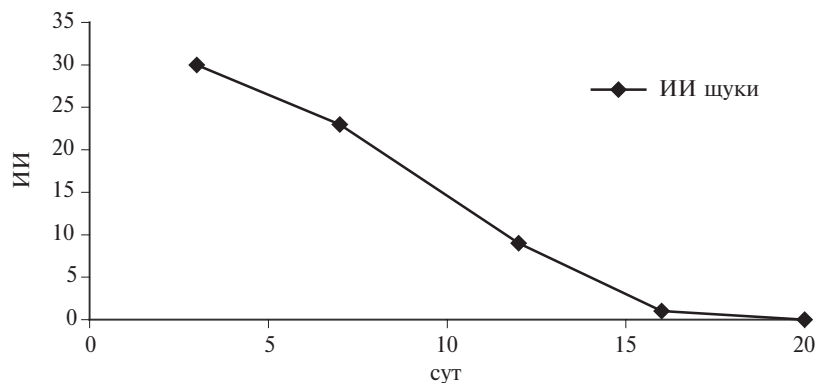


Рис. 2. Изменения зараженности щуки *T. cobitis* в ходе проведения опыта.

Fig. 2. Changes infection pike with *T. cobitis* during the experience.

широко распространены и многочисленны в исследованных нами водоемах и составляют активную пищевую конкуренцию ценным промысловыми видами рыб (плотва, лещ, карп и др.). У этих видов рыб кровяные жгутиконосцы, исходя из анализа литературы, никогда не регистрировалось, несмотря на то, что они живут в одних и тех же биотопах с видами рыб, часто зараженными кровепаразитическими жгутиконосцами.

Чебачков амурских *P. parva*, выловленных из р. Рось (20 экз.), заражали кровепаразитами из вышеназванных рыб. Кровь зараженных рыб исследовали на 7-е, 14-е, 21-е, 28-е и 35-е сут после заражения. Жгутиконосцев (*T. carassii*, *T. cobitis*, *T. (C.) borreli*) обнаружено в их крови не удалось. Результаты показали отсутствие кровяных жгутиконосцев в крови экспериментально заражавшихся горчаков *Rh. sericeus* и ротанов *P. glehni* на протяжении всего опыта.

Таким образом, нами экспериментально был уточнен видовой состав паразитофауны жгутиконосцев крови наиболее распространенных представителей ихтиофауны, населяющих модельные водоемы.

### Выводы

1. В крови щиповки обыкновенной, *C. taenia*, паразитирует *T. (C.) borreli* — поликсенный вид, обитающий в крови многих карповых рыб, а *C. (T.) varia*, описанную ранее как самостоятельный вид, паразитирующий в крови вьюновых, предлагаем считать видом-синонимом *T. (C.) borreli*.

2. В пескаре, *G. gobio*, паразитирует трипаносома *T. elegans*.

3. В крови колюшек *G. aculeatus* и *P. platygaster* обнаружена трипаносома *T. gasimagomedovi* Khaibulaev, 1971.

4. В крови щуки обыкновенной, *E. lucius*, паразитируют узкоспецифичные жгутиконосцы щучковых — трипаноплазма *T. guerneyorum* и трипаносома *T. remaki*.

5. В окуне обыкновенном *P. fluviatillis* паразитируют моноксенные, свойственные этим рыбам трипаносомы *T. percae*.

6. Серия экспериментов по заражению рыб-вселенцев: головешка Глена (ротан), чебачок амурский, горчак обыкновенный паразитическими жгутиконосцами крови из карасей, линей, лещей, окуней, щук и колюшек дала отрицательный результат.

Бауер О. Н., Стрелков Ю. А., Николаева В. М., Мусселиус В. А. Ихтиопатология. — М.: Пищ. пром-сть, 1977. — С. 23–186.

Зиньковский О. Г., Потрохов А. С., Евтушенко Н. Ю. Применение антистрессовых и обездвиживающих препаратов в промышленном рыбоводстве и при экспериментальной работе с рыбами — Киев: Логос, 2000. — 72 с.

Лосев А. А., Овчаренко Н. А. Методические основы изучения кровяных паразитов рыб // Гидробиол. журн. — 2003. — 39, № 6. — С. 105–114.

Маркевич А. П. Паразитофауна пресноводных рыб Укр. ССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1951. — 375 с.

Никитин С. А. Трипанозомы и трипаноплазмы волжско-каспийских рыб // Работы волжской биол. станции. — 1932. — 10, вып. 1. — С. 127–146.

Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие: Под ред. О. Н. Бауера. — Л.: Наука, 1984. — 428 с.

Шаповал Н. М. Кровепаразитические простейшие рыб бассейна Днепра: Дисс. ... канд. биол. наук. — Киев, 1954. — 250 с.

Cavalier-Smith T. Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa // Europ. J. Protistol. — 2003. — 39. — P. 338–348.

Lom J., Dyková I. Protozoan parasites of Fishes // Developments in Aquaculture and Fisheries Sciences. — Amsterdam; London; New York; Tokio: Elsevier, 1992. — 315 p.

Pecková H., Lom J. Growth, morphology and division of flagellates of the genus Trypanosoma (Protozoa, Kinetoplastida) in vitro // Parasitol. Res. — 1990. — 7. — P. 553–558.

Woo P. T. K. Cryptobia (Trypanoplasma) salmositica and salmonid cryptobiosis // J. of Fish Diseases. — 2003. — 26. — P. 627–646.

Woo P. T. K. Diplomonadida (Phylum Parabasalia) and Kinetoplastea (Phylum Euglenozoa) // Fish Diseases and Disorders. Vol 1. Protozoan and Metazoan Infections: Ed. P. T. K. Woo. — Cambridge: CAB International, 2006. — P. 46–115.

УДК 595.34.576.8(262.5+262.81)

## МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ПАЗАРИТИЧЕСКОГО ТРЕНДА В ЭВОЛЮЦИИ ПОНТО-КАСПИЙСКИХ CYCLOPIDAE (COPEPODA)

**В. И. Монченко**

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

**Морфофункциональные предпосылки паразитического тренда в эволюции Понто-Каспийских Cyclopidae (Copepoda). Монченко В. И.** — Сильно модифицированные максиллы и максиллипеды четырех видов родов *Sergiosmirnovia* и *Colpocyclops* сравнивали с гомологичными конечностями анцестральной структуры остальных циклопид. Все четыре вида обнаружены в Понто-Каспийской солоноватоводной зоогеографической области (Днепровско-Бугский и Днестровский лиманы и Каспийское море). Максилла у этих видов претерпела значительные модификации относительно анцестрального состояния. Эти модификации включают гипертрофию, олигомеризацию, слияние или редукцию члеников, а также гипертрофию или редукцию количества щетинок и шипов. Так, прекокса и кокса слиты в синкоксы (за исключением *C. longispinosus*), дистальный эндит синкоксы у *Sergiosmirnovia* отсутствует, а у *Colpocyclops* сильно редуцирован, базис гипертрофирован и преобразован в мощный апикальный коготь прехенсильного типа и т. д. Максиллипеда редуцирована до единственного членика с двумя щетинками у *Sergiosmirnovia* и полностью отсутствует у *Colpocyclops*. Эти формы представляют собой уникальный случай перехода к паразитическому образу жизни от обычного свободноживущего, характерного почти для всех циклопид. Ключевая адаптация к паразитизму заключается в модификации базиса в мощный захватывающий (или прикрепительный) орган. Предполагается, что модифицированные структуры играют функциональную роль или в фиксации циклопа на предполагаемой жертве, или в удержании жертвы, или в удержании циклопа на подвижной жертве. Обсуждаются аналогичные предпосылки у рода *Euryte* благодаря наличию модифицированных максиллярного щупика и максиллипеды (Монченко, 1975). Предположения об образе жизни обсуждаемых циклопид аналогичны гипотезам о функциях морфологических структур, например, у палеонтологических объектов.

**Ключевые слова:** Cyclopidae, *Sergiosmirnovia*, *Colpocyclops*, *Euryte*, максилла, максиллипеда, модификации, паразитизм (комменсализм), Понто-Каспийская область.

**Morphological and Functional Prerequisites of Parasitic Trend in Evolution of Ponto-Caspian Cyclopidae (Copepoda). Monchenko V. I.** — The highly modified maxilla and maxilliped in four species of the genera *Sergiosmirnovia* and *Colpocyclops* (Halicyclopinae) are compared with homologous appendages of ancestral structure in rest Cyclopidae. All four taxa occur in the Ponto-Caspian zoogeographic region (Dnieper-Boug, Dniester-river limans and Caspian sea). The maxilla in both genera underwent remarkable changes relatively the ancestral state in the rest of Cyclopidae. These modifications include: the hypertrophy, oligomerization, fusion or reduction of segments, and the hypertrophy or reduction of the spines and setae. For instance, the praecoxa and coxa are fused into syncoxa (with exception *C. longispinosus*), the distal endite of the syncoxa in *Sergiosmirnovia* is missing, in *Colpocyclops* highly reduced; the basis is hypertrophied and drawn out into powerful apical claw of prehensile type, etc. Only some setae retain tactile function. The maxilliped is reduced to 1-segmented state with two setae only in *Sergiosmirnovia*, and absent on the whole in *Colpocyclops*. As a members of Cyclopidae, these species represent an unique foray into parasitic (or commensal) lifestyle from an otherwise free-living group of cyclopids inhabiting the Ponto-Caspian zoogeographic region. The key adaptation to parasitism as a life habit is expressed primarily in the modification of the hypertrophied basis. As assumed here, these modified structures play a functional role either in fixation of cyclopids on the supposed victim, or to hold the victim, or to hold cyclopids upon the mobile victim. Analogous prerequisites to parasitic lifestyle in *Euryte* through modified maxillular pulp and maxilliped (Monchenko, 1975) are discussed here. Such assumptions are analogous to hypotheses about the functioning of the morphological structures in fossil animals for instance.

**Key words:** Cyclopidae, *Sergiosmirnovia*, *Colpocyclops*, *Euryte*, maxilla, maxilliped, modification, parasitism (commensalism), Ponto-Caspian region.

## Введение

Традиционные представления о циклопообразных (Cyclopoida) как о хватателях и собирателях с соответствующей структурой ротовых конечностей (Монаков, 1976; Монченко, 1974) впервые были поставлены под сомнение с позиций функциональной морфологии (Монченко, 1975). Тогда впервые было высказано предположение, что формирование у *Euryte* крюковидных максиллипед связано с необходимостью прикрепления к жертве, а модификация щупика максиллулы в жевательную лопасть нужна для интенсификации жевательной функции.

Со временем появились некоторые сходные соображения, на основе исследования 2–3 видов из других крупных зоогеографических выделов, таких как Байкальская и Танганьиканская области (Boxshall, Evstigneeva, 1994; Boxshall, Strong, 2006). Таким образом из трех известных пресноводных областей (Старобогатов, 1970) оставалась в стороне только Понто-Каспийская область (регион настоящего исследования), хотя проблемам ее фауны и зоогеографии посвящены многие десятки монографических исследований (Sars, 1927; Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, 1970; Briggs, 1974; Монченко, 2003 и др.).

Топологической особенностью Понто-Каспийской солонатоводной области является ее географическая разобщенность по 18 провинциям, по устьевым, лиманным, прибрежным разбавленным водам Черного, Азовского и Каспийского морей, в которых таксономическое разнообразие циклопов (Cyclopidae) Понто-Каспийской области (48 видов, среди них 19 эндемичных) (Монченко, 2003) превышает таковое даже в известной эндемизмом своей фауны Байкальской области (34 вида циклопов при 20 эндемиках) (Мазепова, 1978; Boxshall, Evstigneeva, 1994). Для некоторых из 19 эндемичных видов Понто-Каспия нами основаны 4 эндемичные рода (*Caspicyclops*, *Cryptocyclopina*, etc.), среди которых *Sergiosmirmovia* (2 spp.) и *Colpocyclops* (2 spp.) привлекли внимание своей новой среди циклопид морфологической и функционально-экологической адаптацией.

## Материал и методы

Морфофункциональному анализу были подвергнуты четыре ранее описанные нами вида из двух родов с сильно модифицированной структурой максиллы и максиллипеды, которая оказалась совсем необычной для всех ранее известных циклопов. Род *Sergiosmirmovia* представлен типовым видом *S. reducta* Monchenko, 1977 из Днестровского лимана и *S. unisetosa* Monchenko, 1982 из северо-восточной части Каспийского моря. Род *Colpocyclops* включает в себя два вида: типовой *C. dulcis* Monchenko, 1977 и *C. longispinosus* (Monchenko, 1974). Оба из Днепровско-Бугского и Днестровского лиманов. Предыдущие публикации представляли детальное описание всех четырех видов, а систематическое разнообразие таксонов было дано в дифференциальных диагнозах.

В данной статье внимание концентрируется на функционально-морфологических признаках максиллы и максиллипеды у четырех упомянутых видов двух родов. Собственно, ставится вопрос, **почему** эти структуры так сильно модифицированы и необычно устроены в родах *Sergiosmirmovia* и *Colpocyclops*, насколько новая структура соответствует обычной трофике циклопид и **какая новая функция** должна бы быть у описанных структур?

## Результаты

Рассмотрим анцестральное состояние максиллы у хорошо известных представителей всех четырех подсемейств Cyclopidae: Euryteinae (рис. 1, *a*), Halicyclopinae (рис. 1, *b*), Eucyclopinae (рис. 1, *c*) и Cyclopinae (рис. 1, *d*). Одинаковая расчлененность и вооружение шипами и щетинками повторяется у всех четырех подсемейств за исключением того, что вся максилла может состоять из 5 или 4 члеников, а ее терминальный членик (эндоподит) может нести от 3 до 5 щетинок.

Теперь сравним эти максиллы четырех подсемейств, имеющие, подчеркнем, анцестральную морфологию (рис. 1, *a-d*), с максиллами четырех упомянутых видов одного подсемейства Halicyclopinae, которые, однако, естественно объединяются в группу с модифицированными максиллами (рис. 1, *e-h*). В составе этой второй группы тоже можно различить некоторое разнообразие в строении максилл, хотя все виды этой второй группы (с модифицированными максиллами) принадлежат только к одному из вышеупомянутых подсемейств — Halicyclopinae: два вида *Sergiosmirmovia* (типовой вид *S. reducta* и *S. unisetosa* — рис. 1, *e, f*) и два вида *Colpocyclops* (типовой вид *C. dulcis* и *C. longispinosus* — рис. 1, *g, h*). Сравнение приводит к удивительным результатам. Все максиллы второй группы имеют примечательные признаки, прежде всего сильно развитый гипертрофированный

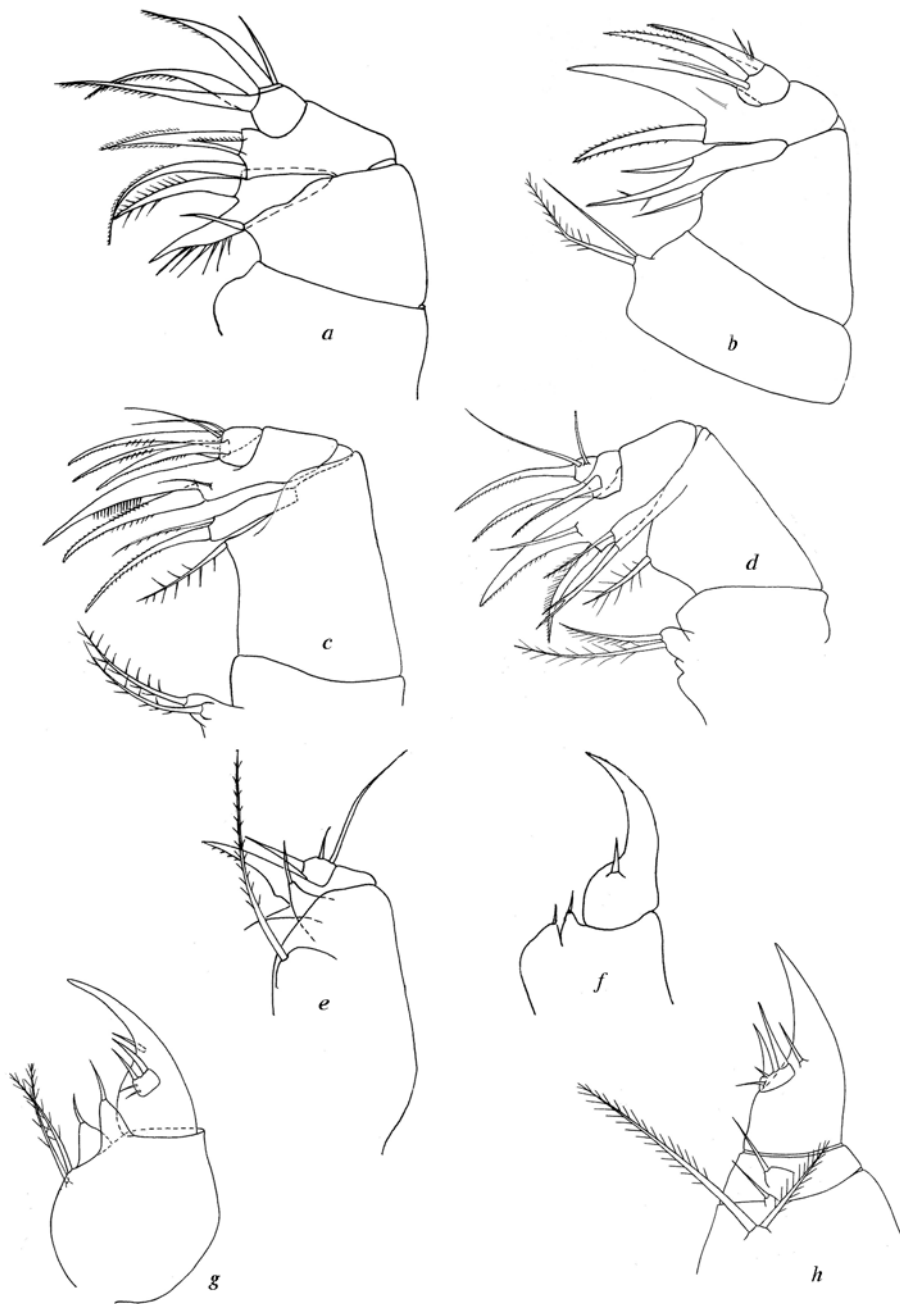


Рис. 1. Максиллы. Анцестральное состояние: *a* — *Euryte longicauda*; *b* — *Halicyclops rotundipes*; *c* — *Macrocyclus albidus*; *d* — *Acanthocyclus kieferi*. Модифицированное состояние: *e* — *Sergiosmirnovia reducta*; *f* — *S. unisetosa*; *g* — *Colpocyclus dulcis*; *h* — *C. longispinosus*.

Fig. 1. Maxillae. Ancestral state: *a* — *Euryte longicauda*; *b* — *Halicyclops rotundipes*; *c* — *Macrocyclus albidus*; *d* — *Acanthocyclus kieferi*. Modified state: *e* — *Sergiosmirnovia reducta*; *f* — *S. unisetosa*; *g* — *Colpocyclus dulcis*; *h* — *C. longispinosus*.

базис, он преобразован в мощный апикальный коготь прехенсильного типа. Другие морфологические структуры могут, однако, варьировать между таксонами в пределах второй группы.

Расчлененность при подробном рассмотрении в обеих группах, анцестральной и модифицированной (рис. 1, *a-d* и *e-h*), наглядно различается по количеству

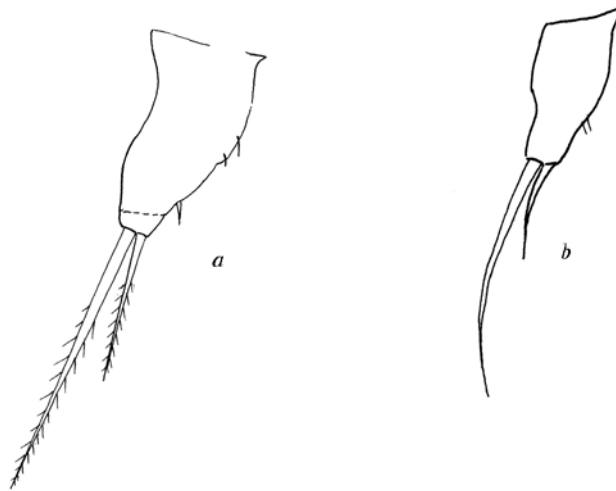


Рис. 2. Максиллипеды: *a* — *Sergiosmirnovia reducta*; *b* — *S. unisetosa*.  
 Fig. 2. Maxillipeds: *a* — *Sergiosmirnovia reducta*; *b* — *S. unisetosa*.

члеников. Максилла состоит из 4 или 5 члеников в группе 1 (рис. 1, *a-d*) и из 2–4 члеников в группе 2. В модифицированной (последней) группе четырехчленное состояние сохранилось только у *C. longispinosus* (рис. 1, *h*), двучленное состояние — у *S. unisetosa* (рис. 1, *f*). У остальных видов этой группы максилла состоит из трех члеников (рис. 1, *e, g*). Редукция количества члеников является результатом слияния двух проксимальных члеников (прекокса и кокса) в синкоксы. Функциональное значение этого эволюционно-морфологического явления (слияния) исследовалось нами ранее, оно способствует функциональной консолидации, укреплению конечности (Monchenko, von Vaupel Klein, 1999), что, вероятно, является следствием приобретения новых адаптаций.

Прекокса в анцестральном состоянии максиллы у циклопид (рис. 1, *a-d*) обычно несет на единственном эндите две щетинки (эти щетинки не показаны на рис. 1, *a*). У модифицированного в целом *Colpocyclops* эти две щетинки остаются на том же прекоксальном эндите у *C. longispinosus* (рис. 1, *h*), а также на гомологичном ему проксимальном синкокксальном эндите у *C. dulcis* (рис. 1, *g*). У еще более модифицированной максиллы рода *Sergiosmirnovia* этот проксимальный эндит синкоксы имеет разное вооружение: у типового вида, *S. reducta*, сохраняется только одна, но сильно гипертрофированная изогнутая длинная щетинка, направленная вверх (рис. 1, *e*), в то время как у *S. unisetosa* этот проксимальный эндит несет тоже одну, но очень мелкую щетинку (рис. 1, *f*).

Кокса хорошо развита у всех видов четырех подсемейств циклопид с анцестральной морфологией максиллы (рис. 1, *a-d*) и несет два эндита с 1 и 2 щетинками соответственно, причем гораздо более крупный дистальный эндит имеет сильно развитые, отчасти шиповидные щетинки.

Однако кокса у всех наших модифицированных форм (рис. 1, *e-h*), кроме *Colpocyclops longispinosus*, слита с прекоксой в синкоксы и имеет 1 у *Sergiosmirnovia* (рис. 1, *e, f*) или 2 (у обоих *Colpocyclops*) (рис. 1, *g, h*) эндита с одной щетинкой каждый.

Базис у всех четырех анцестральных максилл группы 1 (рис. 1, *a-d*) имеет одинаковое строение, он когтевидных очертаний, несет хорошо развитый проксимальный когтевидный шип и мелкую щетинку задней поверхности.

Базис в группе 2 (с модифицированной максиллой) сильно гипертрофирован, он превратился в мощный апикальный крюк, при этом проксимальный

когтевидный шип, который хорошо развит в первой группе, здесь редуцирован до мелкой щетинки (рис. 1, *e-h*). Такая модификация является, вероятно, важной адаптацией к новому образу жизни (см. далее).

Наконец, обычно одночленистый сильно развитый эндоподит (сидящий на базоподите) хорошо развит у всех свободноживущих видов, у *Acanthocyclops kieferi* он даже двучленистый (рис. 1, *d*), имеет сильное вооружение, которое включает 4–5 шиповидных щетинок (рис. 1, *a-d*).

В то же время, у *Sergiosmirnovia reducta* одночленистый эндоподит (рис. 1, *e*) несет одну апикальную и две латеральные щетинки. У *S. unisetosa* имеется только рудимент эндоподита в виде одной мелкой щетинки (рис. 1, *f*). В роде *Colpocyclops* эндоподит представлен сильно укороченным члеником, его длина заметно менее ширины, этот короткий членик вооружен двумя латеральными и двумя апикальными щетинками (рис. 1, *g, h*).

Максиллипеда у *Sergiosmirnovia* (в отличие от анцестральных максиллипед подавляющего большинства родов семейства Cyclopidae) одночленистая (рис. 2, *a, b*) или вообще отсутствует (у *Colpocyclops*). Их модификация заключается в резкой редукции количества члеников до единственного у *S. unisetosa* или двух при неясной границе между первым и вторым члеником у *S. reducta* (рис. 2, *a*) и их вооружения (всего две щетинки или они вообще отсутствуют у *Colpocyclops*).

Однако мы не усматриваем в этой очевидной количественной редукции специфических морфологических модификаций, связанных с резким изменением образа жизни (паразитическим или комменсальным) или с другими своеобразными функциями. Все изменения сводятся к редукции количества члеников или щетинок у максиллипеды (у наших видов) до одночленистой или полного ее отсутствия, а количества щетинок до двух или до их полного отсутствия.

## Обсуждение

С какой новой функцией может быть связана такая модификация максиллы, структура которой вообще не была ранее известна и описана нами впервые?

В предыдущей рубрике сравнивались два набора максиллярных признаков, анцестральный набор (характерный почти для всех видов свободноживущих циклопид) и продвинутый (модифицированный), представленный у понтокаспийских *Colpocyclops* и *Sergiosmirnovia*. Отличия в морфологии максилл между этими двумя группами удивительны и, по-видимому, должны быть связаны с трофическими особенностями организмов. Образ жизни циклопид, принадлежащих к первой (анцестральной) группе, хорошо известен. Всемирно распространенные в пресных и морских водах, они являются типично свободноживущими циклопидами с соответствующей структурой ротовых конечностей. В данном случае речь идет только о трех свободноживущих семействах отряда циклопообразных (Cyclopoidea) — Oithonidae, Cyclopinidae и Cyclopidae. Хотя эти ракообразные освоили различные морские и пресноводные биоценозы, они в общем остаются типичными избирательно захватывающими животными. Виды этих трех свободноживущих семейств только несколько отличаются в спектрах захватываемых организмов. Все пары их ротовых конечностей адаптированы к активному избирательному захватыванию одноклеточных водорослей, мелких беспозвоночных, иногда для нападения на мелких позвоночных (мальки рыб, аксолотли) (Монченко, 1974; Dussart, Defaye, 2001 et al.). В этих группах никогда не наблюдается фильтровального способа питания. Как результат этого общего консервативного пищевого поведения, структура максиллы и максиллипеды едва ли отличается у большинства из 55 известных родов циклопид (Boxshall, Hulsey, 2005). Хотелось бы особо подчеркнуть, что селективное питание, типичное для циклопид, остается неотъемлемой частью

свободноживущего образа жизни, с соответствующей структурой ротовых конечностей, детально описанных во многих монографиях (Kiefer, 1978; Dussart et Defaye, 2001, etc.). Все эти виды ведут эпибентический или планктонный образ жизни, имеют хорошо развитые максиллы и максиллипеды анцестрального типа.

Максиллипеда в группе 1 (у прочих циклопид) сильно расчленена (чаще 4, редко 2 членика) и обильное вооружение (8–10 щетинок, редко 6) (рис. 3, *f-k*).

Напротив, рассмотренные особенности морфологии сильно модифицированных максилл четырех видов циклопид из двух описанных родов и редукция (за ненужностью?) максиллипед должны, по-видимому, быть связанными с другим образом жизни, в котором они должны иметь преимущества или неудобства от новоприобретений. Навряд ли неудобства были бы подхвачены дарвиновским отбором. Упомянутые выше структурные изменения максиллы включают, как указывалось, необычайное развитие (гипертрофию), олигомеризацию, слияние или редукцию некоторых члеников, редукцию количества щетинок на этих конечностях или гипертрофированное развитие некоторых из них. Из большинства щетинок сохранились только некоторые тактильные. Столь серьезные морфологические изменения должны иметь экологическую и функциональную причину.

Все упомянутые выше модификации максиллы и резкая олигомеризация максиллипед связаны, по нашему мнению, с приспособлением к паразитическому образу жизни. Ключевым эволюционным морфологическим моментом новой адаптации является прежде всего модификация гипертрофированного базиса максиллы. Как члены семейства Cyclopidae эти виды представляют уникальную попытку вторжения в паразитический (или комменсальный) образ жизни из другого, свободноживущего образа жизни остальных циклопид. Максилла описанных здесь особей имеет морфологическую возможность крепко прикрепить тело своего носителя к хозяину своими дистальными когтями (крючьями). Эти два крюка (с правой и левой стороны), вероятно, могут глубоко внедряться в ткани хозяина и служить в качестве главного прикрепительного органа. Они должны играть решающую функциональную роль либо в прикреплении циклопа к предполагаемой жертве, или для удержания самой жертвы или для удерживания копеподы на подвижной жертве. Они должны рассматриваться как преадаптации к паразитическому образу жизни или адаптациями к уже сформированному комменсальному или полупаразитическому образу жизни.

Это наше мнение получило неожиданную поддержку со стороны коллег (Boxshall, Strong, 2006) в связи с описанием ими паразитического циклопа *Eucyclops bathanalicola* с моллюска *Bathanalia straeleni* из озера Танганьика. Наиболее удивительно то, что структура базального когтя максиллы *E. bathanalicola* оказалась почти идентичной изображенному нами (рис. 1, *e, h*). За идентичной структурой должна скрываться и идентичная функция. В обоих случаях функцией базального когтя является прикрепление к хозяину-носителю. Такие максиллы, как представляется, являются мощным специализированным прикрепительным механизмом и «ничего похожего на эти модификации нигде не существует среди Cyclopidae» (Boxshall, Strong, 2006: 281). Теперь, оказывается, также существует у рассмотренных нами форм.

Фактически *E. bathanalicola*, описанный двумя цитированными авторами, наряду с видами нашей модифицированной группы являются безусловным примером эволюционного сдвига из свободноживущего к паразитическому образу жизни, но в двух разных филогенетических линиях (подсемействах) Cyclopidae. Слабые черты подобной модификации максилл имеют также три вида рода *Prehendocyclops* с типовым видом *P. monchenkoi*, описанным с полуострова Юкатан в Мексике (Rocha et al., 2000). Некоторая модификация латерального шипа на дистальном членике антенны (Rocha et al., fig. 7, 8) у последнего вида должна быть



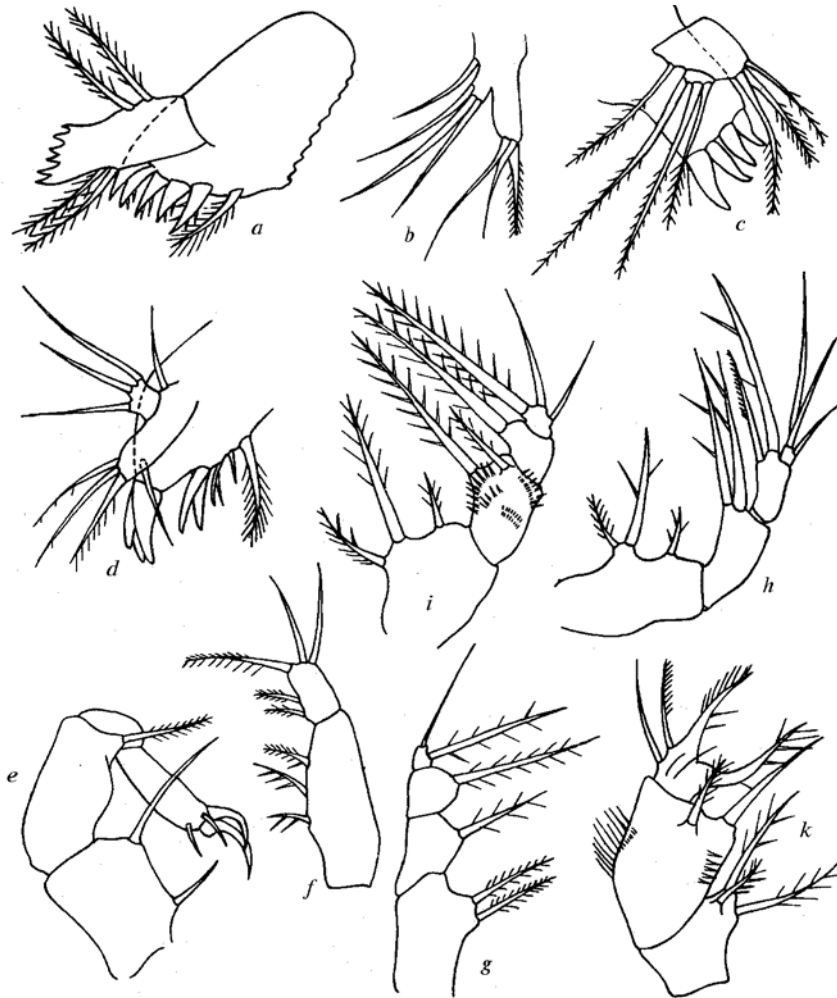


Рис. 3. Щупики максиллул: *a* — *Euryte longicauda*; *b* — *Eurycyclops remanei vicinus*; *c* — *Halicyclops neglectus rotundipes*; *d* — *Metacyclops gracilis*. Максиллипеды: *e* — *Euryte longicauda*; *f* — *Halicyclops validus*; *g* — *Diacyclops stydius deminutus*; *h* — *Eurycyclops remanei vicinus*; *i* — *Diacyclops bisetosus*; *k* — *Ectocyclops phaleratus* (по: Монченко, 1975).

Fig. 3. Maxillular palps: *a* — *Euryte longicauda*; *b* — *Eurycyclops remanei vicinus*; *c* — *Halicyclops neglectus rotundipes*; *d* — *Metacyclops gracilis*. Maxillipeds: *e* — *Euryte longicauda*; *f* — *Halicyclops validus*; *g* — *Diacyclops stydius deminutus*; *h* — *Eurycyclops remanei vicinus*; *i* — *Diacyclops bisetosus*; *k* — *Ectocyclops phaleratus* (by Монченко, 1975).

связана с усилением функции прикрепления к хозяину-носителю. Действительно, преобразование этого шипа в еще более мощный прикрепительный крюк значительно яснее выражено у одного из обсуждаемых видов *Colpocyclops longispinosus* (Монченко, 1974: рис. 25, 4).

Однако между максиллой *E. bathanalicola* и максиллой наших видов существуют определенные морфологические различия. Прежде всего, у *E. bathanalicola*, подобно всем анцестральным формам (рис. 1, *a-d*), имеется дистальный коксальный эндит, несущий две апикальные щетинки (как у всех представителей семейства Cyclopidae), в то время как этот эндит отсутствует у всех обсуждаемых четырех видов. Напротив, проксимальные эндиты синкокси у *E. bathanalicola* отсутствуют, тогда как эти проксимальные эндиты, несущие одну или две щетинки каждый, у *Sergiosmirmovia* и *Colpocyclops* имеются. С другой стороны, у трех наших видов (рис. 1, *f-h*), за исключением *S. reducta* (рис. 1, *e*), на апикальном когте базиса размещена

мелкая щетинка, в то время как эта щетинка отсутствует у *E. bathanalicola*. У этого последнего вида внутренний край синкоксы развит в неправильные лопастные отростки в проксимальной половине максиллы. Однако эти отростки отсутствуют у всех видов *Sergiosmirnovia* и *Colpocyclops*. Наконец, тогда как у *E. bathanalicola* эндоподит полностью отсутствует, он сохранился как короткий почти прямоугольный членик с двумя апикальными и двумя латеральными щетинками у двух видов *Colpocyclops* или с одной апикальной и двумя латеральными щетинками у *S. reducta* (см. выше), или, наконец, он редуцировался до рудиментарной щетинки у *S. unisetosa* (рис. 1, *f*).

Несомненным является общий эволюционно-морфологический тренд к паразитическому образу жизни как у циклопа из озера Тангаьика, так и у наших циклопов из Понто-Каспийской области. Морфологическая общность еще более возрастет, если упомянем, что у *E. bathanalicola*, подобно нашему *Colpocyclops* вообще отсутствует максиллипеда.

Таким образом глубокая модификация максиллы не только у одного, но сразу у четырех видов двух родов из Понто-Каспийской области при наличии морфологического гомолога — явного паразита *E. bathanalicola*, при полной или частичной (*Sergiosmirnovia*) редукции максиллипед интерпретируется нами как свидетельство паразитического образа жизни или, иными словами, комменсализма или полупаразитизма, по меньшей мере в обследованном нами материале.

Впрочем, явление паразитарной модификации ротовых конечностей у циклопид впервые было описано значительно раньше (Монченко, 1974, 1975), когда были выявлены принципиальные отличия в строении максиллипеды и щупика максиллулы у видов рода *Euryte* от их строения у всех остальных родов и видов семейства Cyclopidae (рис. 3). Эти модификации заключались в преобразовании щупика максиллулы (рис. 3, *a*) в жевательную лопасть, что, по-видимому, связано с необходимостью интенсификации жевательной функции, а изменение максиллипеды (рис. 3, *e*) в новую по функции хватательную структуру связано с удержанием какой-либо подвижной добычи или с прикреплением к ней. Тогда же впервые был сделан вывод о том, что эти морфологические модификации следует рассматривать как приспособления к комменсальному (или паразитическому) образу жизни. Таким образом впервые было выдвинуто представление, основанное на морфофункциональных аргументах, о комменсальном (или полупаразитическом) образе жизни некоторых циклопов (подсемейство Euryteinae) с модифицированными ротовыми конечностями (Монченко, 1974, 1975). Ныне это мнение вполне разделяется копеподологами (Rocha et Piiffe, 2000, etc.). Эти морфофункциональные особенности рода *Euryte* (и впоследствии описанного рода *Ancheuryte* Herbst, 1989) послужили основой для таксономического выделения рода в самостоятельное подсемейство Euryteinae (Монченко, 1974, 1975). Это таксономическое действие тоже поддержано рядом авторов (Dussart, Defaye, 1985, 2001, 2006; Fiers, 1986; Rocha et al., 2000, etc.).

В заключение добавим, что у всех четырех обсуждаемых видов подсемейства Halicycloripinae хозяева-носители еще неизвестны. Это обстоятельство, однако, не должно делать менее убедительным вывод о паразитическом или комменсальном образе жизни этих видов, поскольку для цитированной *Euryte longicauda* уже после нашего предположения была показана ассоциация с мшанкой *Flustra foliacea* (Ferrari, Ivanenko, 2005). Впрочем в истории паразитологии не раз случалось, что паразитические организмы были сначала описаны как планктонные формы (Маркевич, 1956), например, *Parergasilus rylovi* Markevitch в Каспийском море, который тоже отмечался как свободноживущий и в озере Байкал, пока он позже не был обнаружен на некоторых осетровых и карповых рыбах (Гусев, 1987). А. П. Маркевич (1956) также упоминает и другие случаи, когда представители паразитического

семейства Ergasilidae были обнаружены как свободноживущие животные, например, *Ergasilus chautauquaensis* Fellows. Известно, что полупаразитических циклопов рода *Ochridacyclops* из озера Охрида и *Diacyclops incolotaenia* из озера Байкал (Рылов, 1948; Мазепова, 1978) часто обнаруживали вовсе не вблизи предполагаемого хозяина (губки). В каждом из этих случаев степень морфологической модификации ротовых конечностей была значительно меньшей, чем таковая у наших четырех видов: максилла у *Ochridacyclops* и у *D. incolotaenia* сохраняла свою анцестральную форму с хорошо развитыми прекоксальными и коксальными эндитами, а максиллипеда обнаруживала нормальное четырехчленистое состояние. Можно все же расценивать как недостаток данного исследования, что мы никогда не видели, чтобы рассматриваемые виды паразитировали на каком-либо живом объекте. Однако нетрудно возразить, что никто также не видел, чтобы весь мир ископаемых животных вел тот или иной образ жизни. Однако их образ жизни издавна логично рекапитулируется из морфологических особенностей самих палеонтологических объектов с помощью принципов корреляции Ж. Кювье и актуализма Ч. Лайеля.

Иногда подчеркивается (Boxshall, Strong, 2006), что наиболее крупные эволюционные сдвиги, в частности в паразитический образ жизни, наблюдаются в древних зоогеографических областях (Танганьика и Байкал) с относительно разнообразной фауной. В этой связи следует отметить, что рассмотренные материалы являются первым случаем обнаружения паразитического сдвига у циклопов тоже в древней зоогеографической Понто-Каспийской солонатоводной области.

- Гусев А. В. 1. Подкласс веслоногие ракообразные Copepoda. Отр. Podoplea. 1. Сем. Ergasilidae. 2. Сем. Lernaeidae. 3. Сем. Caligidae. 4. Сем. Dichelesteidae. 5. Сем. Lernaeopodidae // Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. — Т. 3: Паразитические многоклеточные (Ч. 2). — Л.: Наука, 1987. — С. 382–515.
- Мазепова Г. Ф. Циклопы озера Байкал // Тр. Лимнол. ин-та. Сиб. отд. АН СССР. — 1978. — 28 (49). — 144 с.
- Маркевич А. П. Паразитические веслоногие рыб СССР. — Киев: Изд-во АН УССР, 1956. — 159 с.
- Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. — Л.: Наука, 1976. — 170 с.
- Монченко В. И. Челюстноротые циклопообразные. Циклопы. — Киев: Наук. думка, 1974. — 450 с. — (Фауна Украины; Т. 27, вып. 3).
- Монченко В. И. Об обособлении нового для науки подсемейства Euryteinae subfam. n. (Crustacea, Copepoda) // Вестн. зоологии. — 1975. — № 3. — С. 48–53.
- Монченко В. И. Свободноживущие циклопообразные копеподы Понто-Каспийского бассейна. — Киев: Наук. думка, 2003. — 351 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — 286 с.
- Рылов В. М. Сулороида пресных вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. — 318 с. — (Фауна СССР. Ракообразные; Т. 3, вып. 3). — 318 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — М.: Наука, 1970. — 372 с.
- Boxshall G. A., Evstigneeva T. D. The evolution flocks of copepods in Lake Baikal: a preliminary analysis. — 1994. — 44. — P. 235–245. — Archiv fur Hydrobiologie. Ergebnisse der Limnologie. — (Speciation in ancient lakes / Eds K. Martens, B. Goddeeris, G. Coulter.)
- Boxshall G. A., Strong E. E. An extraordinary shift in life habit within a genus of cyclopoid copepods in Lake Tanganyika // Zool. J. of the Linnean Soc. — 2006. — 146. — P. 275–285.
- Boxshall G. A., Halsey S. H. An Introduction to Copepod diversity. The Ray Society. N 166, 2005. — 966 p.
- Briggs J. C. Marine Zoogeography. — New York: McGrawHill, 1974. — 475 p.
- Dussart B. H., Defaye D. Répertoire mondiale des copépodes cyclopoïdes. — Paris: Centre national de la Recherche Scientifique, 1985. — 236 p.
- Dussart B. H., D. Defaye. Introduction to the Copepoda. — 2nd ed. — Leiden: Backhuis Publishers, 2001. — 344 p.
- Dussart B. H., Defaye D. World directory of Crustacea Copepoda of inland waters. II — Cyclopiformes. — Leiden: Backhuis Publishers, 2006. — 354 p.

- Ferrari F. D., Ivanenko V. N.* Copepodit stage of *Euryte longicauda* (Cyclopoida, Cyclopidae, Euryteinae) from the White Sea associated with the Bryozoan *Flustra foliacea* // *J. of Crustacean Biology*. — 2005. — **25** (3). — P. 353–374.
- Fiers F.* New and interesting copepods (Crustacea, Copepod) from brackish waters of Laing Island (Northern Papua New Guinea) // *Bull. Inst. Roy. sci. natur. Belg. Biol.* — 1986. — **56**. — P. 99–120.
- Herbst H. V.* Neue marine Cyclopoida Gnathostoma (Crustacea, Copepoda) von Puerto Rico // *Bijdr. dierk.* — 1989. — **59** (1). — P. 43–61.
- Kiefer F.* Freilebenden Copepoda. Binnengewässer. — 1978. — **26** (Teil 2). — 343 s.
- Monchenko V. I., von Vaupel Klein.* Oligomerization in Copepoda Cyclopoida as a kind of orthogenetic evolution in the animal kingdom // *Crustaceana*. — 1999. — **72** (3). — P. 241–264.
- Rocha C. E. F., Iliffe T. M., Reid J. W., Suarez-Morales E.* *Prehendocyclops*, a new genus of the subfamily Halicyclopininae (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopidae) from cenotes of the Yucatan Peninsula, Mexico // *Sarsia* 85. — 2000. — P. 119–140.
- Sars G. O.* Notes on the Crustacean-fauna of the Caspian Sea // *Сб. в честь проф. Н. М. Книповича (1885–1925)*. — М., 1927. — С. 315–329.

УДК 576.89: [597.6+598.1] (479.22)

## МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ ПАРАЗИТОФАУНЫ АМФИБИЙ И РЕПТИЛИЙ ТЕРРИТОРИИ, ПРИЛЕГАЮЩЕЙ К ТБИЛИССКОМУ ВОДОХРАНИЛИЩУ

Л. П. Мурванидзе, И. В. Гогешашвили, К. Г. Николаишвили,  
Ц. В. Ломидзе, Э. Ш. Какалова, Л. Ш. Арабули

Государственный университет им. И. Чавчавадзе, Институт зоологии,  
просп. И. Чавчавадзе 31, Тбилиси, 0179 Грузия  
E-mail: lali.murvanidze@hotmail.com

Материалы к изучению паразитофауны амфибий и рептилий прибрежной территории, прилегающей к Тбилисскому водохранилищу. Мурванидзе Л. П., Гогешашвили И. В., Николаишвили К. Г., Ломидзе Ц. В., Какалова Э. Ш., Арабули Л. Ш. — Изучена паразитофауна *Pelophylax ridibundus*, *Bufo viridis* и *Natrix tessellata*, обитающих на прибрежной территории Тбилисского водохранилища. Обнаружено 16 видов паразитов — паразитических простейших и гельминтов. Выявлены доминантные виды. Впервые для Грузии отмечены: у *P. ridibundus* — *Trichodina ranae*, *Trypanosoma rotatorium*, *Opalina ranarum*, ларвальные формы *Nyctotherus* sp., *Psilochasmus* sp., *Tylodelphis* sp.; у *N. tessellata* — *Opisthoglyphe ranae*. Биохимически определена активность холинэстеразы у цестоды *Ophiotaenia europaea* (Odening, 1963) из *N. tessellata*. Наличие личиночных форм гельминтов указывает на участие амфибий и рептилий в трансмиссии и циркуляции паразитических организмов в данной экосистеме.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, *Bufo viridis*, *Natrix tessellata*, паразиты, холинэстераза — *Ophiotaenia europaea*, Тбилисское водохранилище.

To the Study of Parasitofauna of Amphibians and Reptiles of Coastal Line of Tbilisi Reservoir. Murvanidze L. P., Gogebashvili I. V., Nikolaishvili K. G., Lomidze Ts. V., Kakalova E. Sh., Arabuli L. Sh. — Parasitic fauna of *Pelophylax ridibundus*, *Bufo viridis* and *Natrix tessellata* is studied on coastal line of Tbilisi Reservoir. 16 species of parasites — parasitic protists and helminthes are found. Dominant species are determined. Several parasites and their hosts are new for Georgian fauna. Biochemical definition of the activity of Cholinesterase in cestode *Ophiotaenia europaea* (Odening, 1963) from *N. tessellata* is given. Diversity of parasitofauna indicates on the active role of amphibians and reptiles in transmission and circulation of parasitic organisms in studied ecosystem.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, *Bufo viridis*, *Natrix tessellata*, parasites, Cholinesterase — *Ophiotaenia europaea*, Tbilisi reservoir.

### Введение

Работа выполнена в рамках комплексных паразитологических исследований животных побережья Тбилисского водохранилища.

Амфибии и рептилии являются промежуточными, паразитическими и окончательными хозяевами многих видов гельминтов, участвуют в трансмиссии и циркуляции разных паразитических организмов. Они занимают особо важное место в круге паразитических хозяев, так как связаны в своем существовании, как с водными, так и наземными экосистемами. А «без учета роли паразитических хозяев в трансмиссии паразитов, контролировать все каналы, по которым осуществляется циркуляция многих из них, не представляется возможным» (Шарпило, Саламатин, 2005: 62).

Большой вклад в изучение гельминтофауны амфибий и рептилий Грузии внес Виктор Петрович Шарпило. Им опубликованы первые сведения о гельминтофауне пресмыкающихся Грузии (Шарпило, 1962). Было также проведено гельминтологическое исследование амфибий в окрестностях Бахмаро и Бакуриани и описано три новых вида гельминтов у кавказской саламандры и малоазиатского тритона (Шарпило, 1976, 1978). В. П. Шарпило совместно с Т. А. Тимофеевой описали новый вид трематоды из кавказской саламандры в окрестностях Бахмаро и Ахалдаба (Тимофеева, Шарпило, 1979). Совместно с Э. Д. Джанкарашвили описал новый для фауны СССР вид трематоды *Szidatia joyeuxi* (Nuches, 1929) у *Natrix natrix* из Западной Грузии (Джанкарашвили, Шарпило, 1985).

Изучением гельминтов амфибий и рептилий Грузии занимались многие исследователи. Сведения о гельминтофауне этих хозяев суммированы в Трудах Института зоологии Грузии (Murvanidze et al., 2008 а, б).

В Тбилисском водохранилище и на его прибрежной территории последние 45 лет паразитологические исследования не проводились. За такой большой промежуток времени антропогенное воздействие возросло, уровень загрязнения повысился, что изменило экологическую ситуацию. Так как водохранилище несет большую рекреационную нагрузку, изучение паразитологической ситуации имеет важное научное и практическое значение.

Известно, что на организменном уровне системы паразит-хозяин отдельные ферменты паразитов участвуют в адаптационных процессах и являются чувствительными индикаторами физиологического состояния организма. Определение удельной активности ферментов биохимическими методами дает основание судить о количестве, физико-химических особенностях энзима и, в конечном счете, о видовой специфичности на молекулярном уровне. С этой целью, наряду с эколого-фаунистическими исследованиями, нами была определена активность холинэстеразы (ХЭ) у малоизученной в биохимическом отношении цестоды водяного ужа — *Ophiotaenia europaea* (Odening, 1963).

### Материал и методы

Тбилисское водохранилище («Тбилисское море») было создано в 1951 г, в пригороде г. Тбилиси. Протяженность его 11 км, максимальная ширина 2 км, средняя глубина 26,2 м. Оно частично обеспечивает питьевой водой городов Тбилиси и Рустави. На западном побережье водохранилища находится лаборатория Института зоологии, на базе которой мы проводили полевые работы.

Материалом исследования послужили наиболее распространенные на изучаемой территории два вида амфибий: лягушка озерная — *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1791), жаба зеленая — *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) и один вид рептилий — уж водяной *Natrix tessellata* (Laurenti, 1763), собранные в 2007–2008 гг. А также отловленные в мае 2009 г. головастики и лягушата *P. ridibundus*.

Для обнаружения кровепаразитов делали мазки крови, которые фиксировали метиловым спиртом и окрашивали по методу Гимза-Романовского. При изучении триходин из мочевого пузыря амфибий применяли метод импрегнации азотнокислым серебром по Клейну. Простейшие, обитающие в заднем отделе кишечника амфибий, просматривались *in vivo*.

Для обнаружения паразитических червей проводили полное гельминтологическое вскрытие животных по методу К. И. Скрябина. Обнаруженных гельминтов обрабатывали согласно общепринятым в гельминтологии методам. Для уточнения видовой принадлежности изготавливали временные и постоянные препараты.

Материалы хранятся в лаборатории паразитологии Института зоологии университета им. И. Чавчавадзе.

Для биохимического исследования цестод, выделенных из тонкого кишечника змей, промывали дистиллированной водой и до эксперимента хранили на холоде. Активность ХЭ в цельном гомогенате в разведении 1 : 20 определяли спектрофотометрически по Вильгеродту и др. (Willgerodt et al., 1986). Субстратом служил ацетилхолин-йодид в концентрации 1 : 10<sup>-2</sup> М. Белок определяли по Лоури (Lowry et al., 1951). Ферментативную активность выражали в мкмоль, ацетилхолина (АХ)/мг белка/час. Представленные результаты являются средним числом из семи определений и обработаны статистически.

### Результаты и обсуждение

Было исследовано 70 взрослых *P. ridibundus*, 92,8% из них были заражены паразитами. Всего обнаружено 11 видов паразитов.

Паразитические простейшие *Trichodina ranae* (da Cunha, 1950) отмечены в мочевом пузыре (1,4 %), *Trypanosoma rotatorium* (Mayer, 1843) — в крови (7,1 %), *Opalina ranarum* (Purkinje and Valentin, 1835) (52,8%) и *Nyctotherus* sp. (12,8%) — в кишечнике (4 вида). *T. ranae* и *N. sp.* у озерной лягушки в Грузии отмечены впервые.

Трематоды *Opisthioglyphis ranae* (Froelich, 1791) — в кишечнике (81,4%), *Gorgoderia cygnoides* (Zeder, 1800) — в мочевом пузыре (2,8%), *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819) — в легких (1,4%), *Psilochasmus* sp. larvae — в печени (2,8%), метацеркарии *Tylodelphus* sp. — в хрусталике глаз (7,1%) (5 видов). Ларвальные формы *Psilochasmus* sp. и *Tylodelphus* sp. в Грузии отмечены впервые.

Нематоды *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788) — в легких (14,2%), личинки *R. bufonis* и *Strongyloides* sp. — в кишечнике (2 вида).

Исследованные головастики и лягушата (17 экз.) оказались зараженными паразитическими простейшими — опалинами и триходинами. Триходины — *Trichodina* sp., обнаруженные у головастиков, морфологически отличаются от паразитов взрослых лягушек. Ни в одном из обследованных головастиков паразитических червей не было обнаружено, у 4 лягушат отмечены личинки *R. bufonis*.

У 12 исследованных *B. viridis* отмечали 100%-ную инвазию, однако видовой состав паразитофауны был сравнительно беден и представлен 3 видами: простейшие — *O. ranarum* в кишечнике (25%); моногенеи — *Polystoma integerrimum* (Froehlich, 1798) в мочевом пузыре (83%) и нематоды — *Cosmocerca commutata* (Diesing, 1851) в кишечнике (41%).

У 8 исследованных *N. tessellata* обнаружено четыре вида гельминтов: трематоды — *O. ranae* в кишечнике (12,5%); цестоды — *Ophiotaenia europaea* (Odening, 1963) в тонком кишечнике (100%); нематоды — *Rhabdias fuscovenosus* (Railliet, 1899) в легком (37,5%) и *Physocephalus sexalatus* (Molin, 1860), larvae на стенке кишечника (25%). Следует отметить, что в Грузии *O. ranae* была зарегистрирована у ужа обыкновенного — *Natrix natrix* (Murvanidze et al., 2008 b), а у *N. tessellata* отмечается впервые.

У всех взрослых зараженных животных наблюдалась одновременная инвазия разными видами паразитов.

Среда обитания хозяина является одним из важных факторов, оказывающим определенное влияние на состав его паразитофауны. И. Прокопич и К. Криванек (Prokopic, Krivanec, 1975), изучившие гельминтофауну амфибий Чехословакии, отмечают, что каждый хозяин в определенных экологических условиях отличается характерным составом гельминтофауны с ярко выраженным доминирующим и одним или несколькими субдоминирующими видами паразитов. Эта тенденция четко выражена и для паразитов исследованных нами животных. Анализ полученных результатов показывает, что в исследуемой экосистеме наиболее богата паразитофауна у *P. ridibundus* (11 видов), а наиболее обычной для нее группой паразитов являются трематоды. Их обилие есть результат водного образа жизни, сочетающийся с эвритопностью этого хозяина. У взрослых *P. ridibundus* доминирующим видом, как по экстенсивности, так и интенсивности заражения, является трематода *O. ranae* (зараженность 81,4%), а у головастиков и лягушат — простейшие *Trichodina* sp. Надо отметить обнаружение большого количества триходин в мочевом пузыре озерной лягушки, обычных паразитов кожи и жабр рыб. Не исключено, что *P. ridibundus* является их альтернативным хозяином. На территории Грузии у *P. ridibundus* триходины отмечаются нами впервые. У амфибий они зарегистрированы в южных областях многих стран Европы (Kazubski, 1982).

*B. viridis* ведет наземный образ жизни и с водоемами связана только в период размножения. В исследованной экосистеме доминирующим видом паразита у этого хозяина является моногенея *P. integerrimum* (зараженность 83,3%). При высокой интенсивности инвазии у одной из зараженных жаб отмечали сильное исхудание, пониженную активность, а мочевой пузырь был увеличен и заполнен 11 крупными особями полистом.

В гельминтофауне *N. tessellata* доминирующее положение занимает цестода *O. europaea*. Этот вид был отмечен у всех исследованных водяных ужей. При максимальной интенсивности инвазии (9 экз.) тонкая кишка ужа была полностью закупорена цестодами.

Обилие этого материала позволило нам провести биохимический анализ. Для выявления структуры нервной системы гельминтов применяют гистохимические и цитохимические реакции на ХЭ (Samii, Webb, 1990; Mc Kay et al., 1991). Результаты таких исследований в основном качественного характера. Биохимическое определение ХЭ у цестод от спонтанно зараженных ужей дало нам возможность определить количество фермента. Активность его у *O. europaea* была достаточно высокой и составляла в среднем  $159,85 \pm 35,15$  мкм АХ/мг белка/час. Выявленный уровень ХЭ, вероятно, обеспечивает выполнение основной функции фермента в механизме нервно-мышечной передачи, а также является показателем общей активности организма. Однако заметное колебание между значениями проб от 46,87 до 288,46 ед. указывает на неравномерное распределение фермента в различных частях тела цестоды. Наши результаты согласуются с отмеченным более высоким содержанием ХЭ в тегументе и передних частях стробилы у цестод

*Raillietina tetragona* и *Bothriocephalus opsariichthydis* по сравнению со зрелыми проглотидами (Balasubramanian et al, 1983; Ломидзе, Николаишвили, 1995).

Таким образом, ХЭ, обнаруженная у *O. europaea*, отражает общую закономерность, отмеченную для ХЭ цестод. Различия между количеством фермента могут иметь отношение к субстратной специфичности, ингибиторам и активаторам, температурному режиму, а также к иммунореактивности. В дальнейшем разрешение этих вопросов у исследуемых цестод и их хозяев-рептилий позволит судить о взаимной биохимической адаптации и участии в этом процессе ХЭ.

## Выводы

1. На территории, прилегающей к Тбилисскому водохранилищу, была исследована паразитофауна *P. ridibundus*, *B. viridis* и *N. tessellata*. У озерной лягушки отмечены 11 видов паразитов, среди которых доминирующими видами являются: трематода *O. ranae* (у взрослых) и простейшие *Trichodina* sp. (у головастиков и лягушат). Ларвальные формы *Psilochasmus* sp. и *Tylodelphus* sp. обнаружены нами впервые в Грузии для этого хозяина. У *B. viridis* из обнаруженных 3 видов паразитов в качестве доминантного вида отмечена моногенея *P. integerrimum*, у водяного ужа — цестода *O. europaea*.

2. Биохимически определено количество ХЭ в тканях цестоды *O. europaea*. Полученные результаты свидетельствуют о высокой функциональной активности нервной системы у этого вида.

3. Наличие личиночных форм гельминтов и высокая интенсивность инвазии амфибий и рептилий указывает на участие этих животных в трансмиссии и циркуляции паразитических организмов в данной экосистеме.

Авторы искренне признательны сотруднику Института зоологии А. И. Патаридзе за оказанную помощь в сборе исследуемых животных.

*Джанкарашвили Э. Д., Шарпило В. П.* Szidatia joyeuxi (Nuches, 1929) (Trematoda, Prochemistomatidae) — новый вид трематод в фауне СССР // Сообщ. АН ГССР — 1985. — **117**, № 2. — С. 417–419.

*Ломидзе Ц. В., Николаишвили К. Г.* О видовой характеристике *Bothriocephalus opsariichthydis* (цестода) и *Syngamus skrjabinomorpha* (нематода) — биохимическое исследование холинэстеразы // Сообщ. АН ГССР. — 1995. — **152**, № 3. — С. 659–662.

*Тимофеева Т. А., Шарпило В. П.* Euzetrema caucasica sp. nov. (Monogenoidea, Polyopisthocotylidae) — паразит кавказской саламандры // Паразитология. — 1979. — **13**, № 5. — С. 516–521.

*Шарпило В. П.* К изучению гельминтофауны пресмыкающихся Закавказья // Зб. Праць Зоол. музею. — 1962. — № 31. — С. 63–69.

*Шарпило В. П.* Mertensinema iberica gen. n., sp. n. (Nematoda, Trichostrongylidae, Mertensinematinae subfm. n.) — паразит кавказской саламандры // Вестн. зоологии. — 1976. — № 5. — С. 78–90.

*Шарпило В. П.* Гельминты реликтовых животных. 1. Aplectana caucasica sp. n. (Nematoda, Cosmocercidae) — паразиты кавказской саламандры // Вестн. зоологии. — 1978. — **2**. — С. 82–84.

*Шарпило В. П., Саламатин П. В.* Паратенический паразитизм: становление и развитие концепции. — Киев: Логос, 2005. — 240 с.

*Balasubramanian M. P., Nellaiappan K., Ramalingam K.* Studies on non-specific esterases activity in *Raillietina tetragona* // Helminthologia. — 1983. — **20**, N 1. — P. 45–52.

*Lowry O. H., Rosenbrough N. J., Farr A. L., Randall R. J.* Protein measurement with Folin phenol reagent // J. Biol. Chem. — 1951. — **193**. — P. 265–273.

*Kazubski S. L.* *Trichodina ranae* da Cunha, 1950 (Ciliata, Peritrichida), a Parasite of *Rana esculenta* s. I. and its Morphological Variability // Acta Protozoologica. — 1980. — **19**, N 3. — P. 207–224.

*McKay D. M., Halton D. W., Johnston C. F. et al.* Cytochemical demonstration of cholinergic, serotonergic and peptidergic nerve elements in *Gorgoderine vitelliloba* // Intern. J. Parasitol. — 1991. — **21**. — N 1. — P. 71–80.

*Murvanidze L., Nikolaishvili K., Lomidze Ts.* The Annotated List of Amphibian Helminths of Georgia // Proc. of the Inst. of Zoology. — Tbilisi: Universal, 2008. — **5**, 23. — P. 43–49.

*Murvanidze L., Lomidze Ts., Nikolaishvili K., Jankarashvili E.* The Annotated List of Reptile Helminths of Georgia // Proc. of the Inst. of Zoology — Tbilisi: Universal, 2008. — **5**, 23. — P. 4–61.

*Prokopic J., Krivanec K.* Helminths of Amphibians, their interaction and Host-Parasite relationships // Acta Sc. Nat. Brno. — 1975. — **9** (3). — P. 1–48.

*Samii S. I., Webb R. A.* Acetylcholine-like immunoreactivity in the cestode *Hymenolepis diminuta* // Brain Res. — 1990. — **513**. — N 1. — P. 161–165.

*Willgerodt H., Theile H., Beyreiss K.* Eine Vereinfachte Modification der Hydroxamatmethode zur Bestimmung der Cholinesterase activitat im Blut // Zs. Klin. Chem. und Biochem. — 1986. — **6**, N 3. — S. 149–153.



УДК 595.121.55:576.895.121

## СТРУКТУРА И ФУНКЦИЯ ЭКЗОЦИСТЫ У ЦИСТИЦЕРКОИДОВ *MICROSOMACANTHUS LARI* (CESTODA, HYMENOLEPIDIDAE)

**В. П. Никишин, Д. В. Лебедев**

*Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия  
E-mail: nikishin@ibpn.ru*

**Структура и функция экзоцисты у цистицеркоидов *Microsomacanthus lari* (Cestoda, Hymenolepididae). Никишин В. П., Лебедев Д. В.** — Экспериментально изучали взаимодействие клеток промежуточного хозяина (гаммаруса *Eogammarus tiuschovi*) с цистицеркоидами модификации циклоцерк, окруженными неклеточной экзоцистой. Впервые показано, что после повреждения экзоцисты уже в течение первых нескольких минут наблюдается массовое проникновение клеток хозяина в «полость» экзоцисты. Эти клетки характеризуются признаками интенсивной секреции скоплений волокнистого материала, которые концентрируются на внешних границах гликокаликса эндоцисты и слоя микроворсинок хвостового придатка. Не удалось идентифицировать наблюдаемые клетки с какой-либо формой гемоцитов из известных у ракообразных. Полученные результаты рассматриваются как экспериментальное доказательство роли экзоцисты в защите от клеточного ответа организма промежуточного хозяина на инвазию.

**Ключевые слова:** цистицеркоиды, циклоцерк, экзоциста, гемоциты ракообразных, ультраструктура.

**Structure and Function of Exocyst of Cysticercoids *Microsomacanthus lari* (Cestoda, Hymenolepididae). Nikishin V. P., Lebedev D. V.** — An experimental study of interaction of the intermediate host cells (*Eogammarus tiuschovi*) and cysticercoids of the cyclocerc modification, surrounded by noncellular exocyst, has been carried out. Mass penetration of the host cells into the exocyst cavity during the first several minutes after damage has been shown for the first time. These cells have features of intense secretion. Secretion, which represents accumulation of the fibrous material, gathers on the outer boundaries of the endocyst glycocalyx and the layer of microvillus of the tail appendage. We have not succeeded in identification of the observed cells with any form of haemocytes, which is known for crustaceans. The obtained data are considered as experimental proof of the exocyst role in protection from the cellular response of the intermediate host organism for invasion.

**Key words:** cysticercoids, cyclocerc, exocyst, Crustacean haemocytes, ultrastructure.

### Введение

Метацестоды гимнолепидат — цистицеркоиды — характеризуются широкой морфологической и онтогенетической вариабельностью, определяемой по ряду признаков (Гуляев, 2008 и др.). Среди них главенствующую роль при выделении той или иной модификации цистицеркоидов играют два: морфология хвостового придатка и наличие или отсутствие неклеточной экзоцисты. Последняя, среди множества модификаций цистицеркоидов гимнолепидат, обнаружена только у криптоцерка (например, у ряда *Dilepididae* — Томиловская, 1975 а и др.) и циклоцерка (у некоторых *Hymenolepididae* — Краснощеков, Плужников, 1984; и др.). Обе модификации различаются морфологией и генезом хвостового придатка: у первой он в процессе формирования цистицеркоида отделяется от его тела и распадается на отдельные фолликулы (Томиловская, 1975 б; Краснощеков, Томиловская, 1978), у второй — сохраняет связь с телом цистицеркоида на протяжении периода существования в промежуточном хозяине (рис. 1). Предполагается, что экзоциста криптоцерка обеспечивает защиту от ответных реакций хозяина (Краснощеков, Томиловская, 1978), в первую очередь, вероятно, от «гемоцитной атаки», которой подвергаются гельминты при инвазии промежуточного хозяина. Аналогичное предположение было сделано применительно к развивающимся акантеллам скребней, имеющим морфологически сходную цисту (Никишин, 2004). В пользу такого мнения свидетельствуют эксперименты по гомо- и гетеротрансплантации метаформ гельминтов в беспозвоночных (Краснощеков, Томиловская, 1991), однако на их результаты неизбежно «накладываются» последствия раневого поражения реципиентов.

В настоящей статье на примере циклоцерка *Microsomacanthus lari* Belogurov et Kulikov, by Spasskaja, 1966 представлено экспериментальное подтверждение этого предположения, а также рассмотрена тонкая организация экзоцисты и поверхностных участков хвостового придатка и эндоцисты, с которыми в процессе эксперимента контактируют предполагаемые гемоциты хозяина.

### Материал и методы

Материалом для исследования послужили зрелые цистицеркоиды из естественно инвазированных гаммарусов *Eogammarus tiuschovi* (Derzhavin, 1927), отловленных в северной части Охотского моря. В процессе эксперимента экзоциста у цистицеркоида, находящегося в гемоцеле свежевскрытого рачка, повреждалась препаровальной иглой. Через одну-три минуты после этого и затем через каждые десять минут цистицеркоидов извлекали из рачков и фиксировали в 1–2%-ном растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере (рН–7,4) до двух месяцев. После промывки в фосфатном буфере отобранные образцы постфиксировали в 1%-ном растворе тетраоксида осмия на таком же буфере в течение 2 ч, обезвоживали и заключали в смесь эпона и аралдита. Контрастирование осуществляли в процессе обезвоживания 1%-ным уранилацетатом на 70%-ном спирте в течение ночи и цитратом свинца на срезах в течение 10–40 с. Изучение и фотографирование проводили на полутонких и тонких срезах с использованием соответственно светового (Биомед-2) и электронного (JEM–7) микроскопов.

### Результаты

Схема организации цистицеркоидов модификации «циклоцерк» представлена на рисунке 1. Экзоциста исследованных цистицеркоидов имеет толщину около 0,5 мкм и образована пятью-семью тонкими, ориентированными параллельно друг другу пластинками, внешне напоминающими утолщенные мембраны, и рыхло располагающимся между ними мелкогранулярным материалом (рис. 1–3). В некоторых участках экзоциста истончена вплоть до почти полного отсутствия образующих ее пластин (рис. 4). Во всех случаях на внешней поверхности экзоцисты располагается прерывистый слой электронно-плотного материала. Пространство между внутренней поверхностью экзоцисты, телом цистицеркоида, покрытым эндоцистой, и хвостовым придатком заполнено рыхлым хлопьевидным материалом, в котором рассеяны электронно-плотные гранулы и отдельные везикулы различной формы со светлым содержимым.

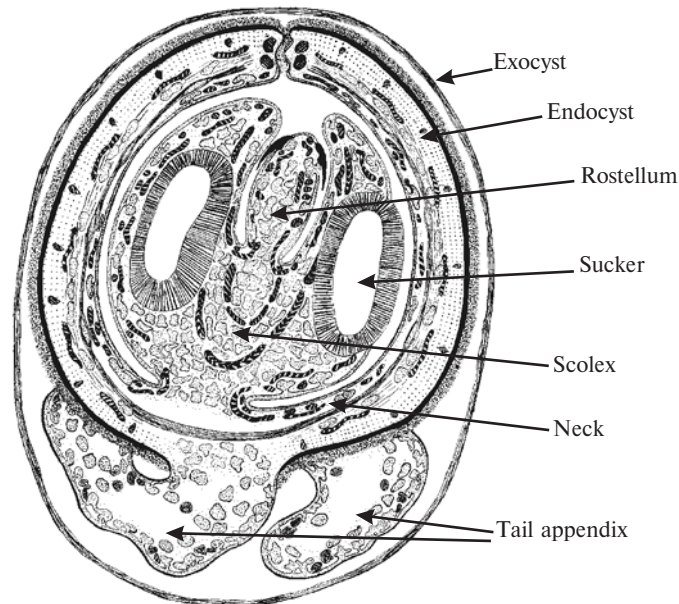


Рис. 1. Схема организации цистицеркоида модификации «циклоцерк».

Fig. 1. Structure of the cysticercoids of the cycloerc modification.

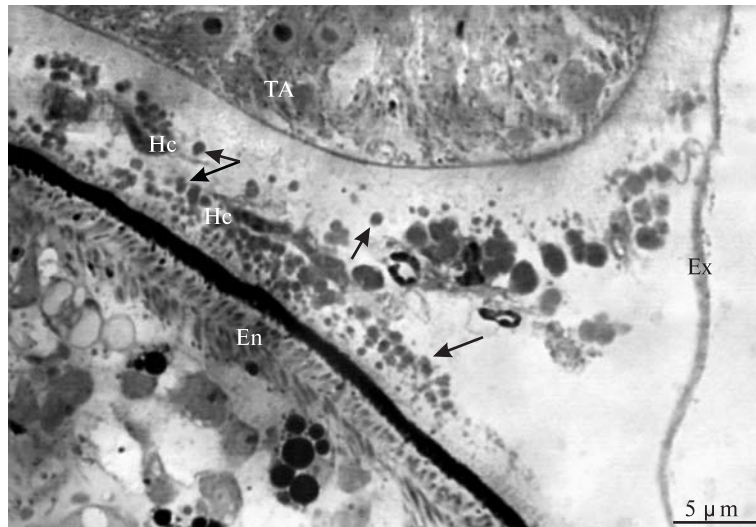


Рис. 2. Полутокий срез циклоцерка *Microsomacanthus lari*: En — эндоциста; Ex — экзоциста; Hc — предполагаемые гемоциты; TA — хвостовой придаток. Стрелками показаны вещества, выделяемые предполагаемыми гемоцитами.

Fig. 2. Semithin section of the cyclocerc *Microsomacanthus lari*: En — endocyst; Ex — exocyst; Hc — supposed haemocytes; TA — tail appendix. Arrows indicate substances excreted by the supposed haemocytes.

Хвостовой придаток имеет форму тяжа, непостоянного диаметра, хаотично изогнутого в разных направлениях и связанного с телом метацестоды на ее заднем полюсе (рис. 1). Снаружи он ограничен тегументом, покрытым микроворсинками и состоящим из наружного дистального отдела и погруженных цитонов, связанных

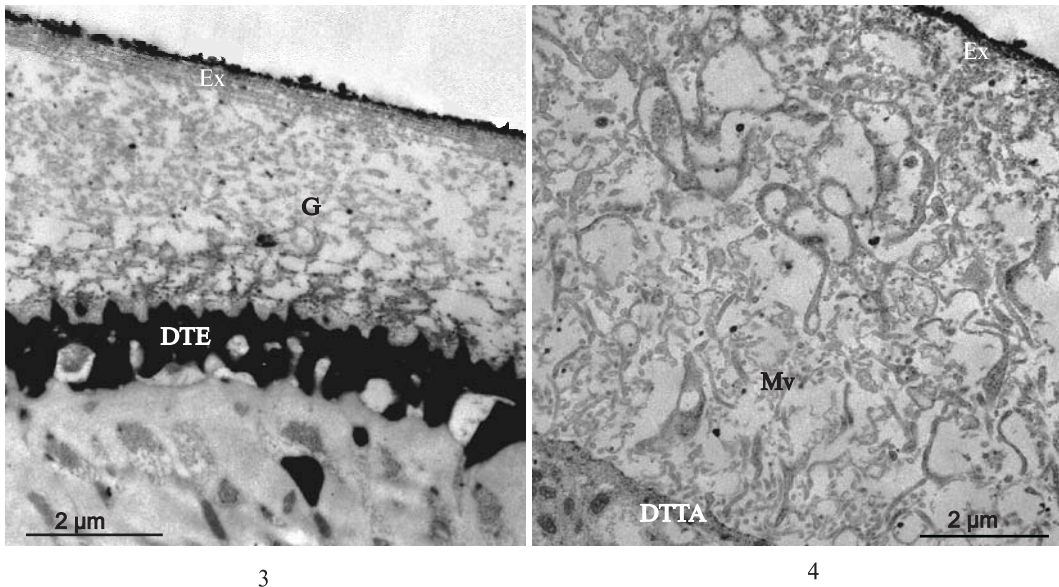


Рис. 3, 4. Экзоциста циклоцерка *Microsomacanthus lari*: 3 — экзоциста (Ex) образована слоистым материалом; DTE — дистальный отдел тегумента эндоцисты; G — гликокаликс; 4 — экзоциста (Ex) истончена и маскируется электронноплотным материалом; DTTA — дистальная часть тегумента хвостового придатка; Mv — микроворсинки.

Fig. 3, 4. Exocyst of cyclocerc *Microsomacanthus lari*: 3 — exocyst (Ex) is formed by the layered material; DTE — distal part of the endocyst tegument; G — glycocalyx; 4 — exocyst (Ex) is thinned; it is masked by the electrone-dense material; DTTA — distal part of the tail appendix; Mv — microvilluses.

между собой цитоплазматическими мостиками (рис. 2, 4, 5). Диаметр микроворсинок не превышает 0,1 мкм. На протяжении примерно до 2,0–2,5 мкм они ориентированы более или менее перпендикулярно к поверхности тегумента, но их дистальные участки изогнуты в разных направлениях и часто образуют причудливые фигуры, вследствие чего измерить их реальную длину не представляется возможным. Вершины микроворсинок нередко расширены в виде различной формы «светлых» везикул.

Толщина дистального отдела тегумента хвостового придатка 0,25–0,35 мкм. В его цитоплазме отсутствуют органеллы, а из включений наблюдаются только мелкие электронно-плотные гранулы, имеющие тенденцию откладываться в основаниях микроворсинок (рис. 5). Такие же гранулы наблюдаются в апикальных расширенных участках микроворсинок, а также в свободном состоянии в толще слоя последних. В последнем случае электронно-плотное содержимое либо заполняет гранулу полностью, либо располагается по периферии гранулы в виде кольца.

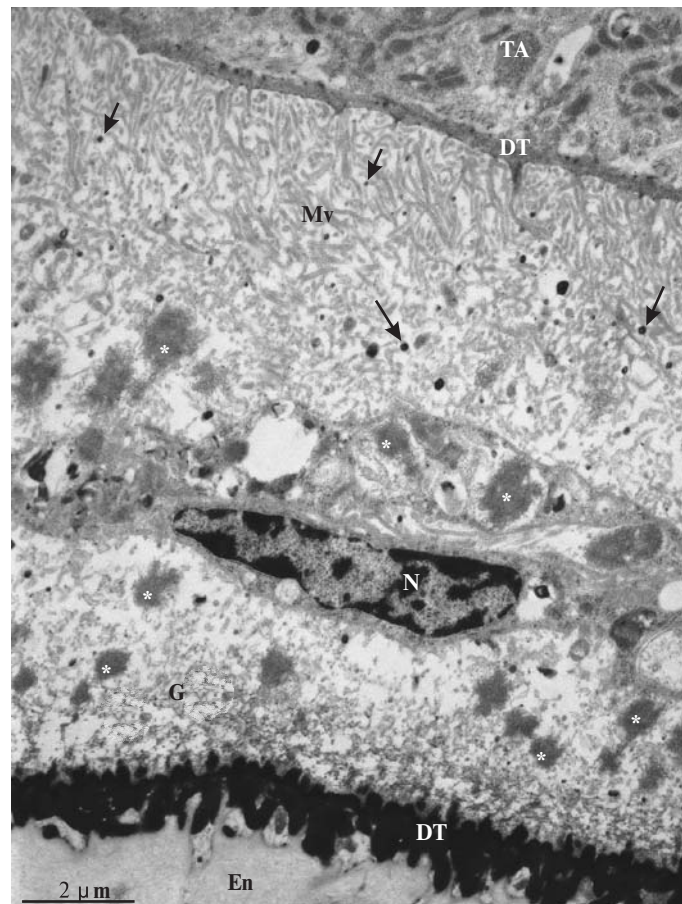


Рис. 5. «Гемоцит» хозяина в пространстве между эндоцистой (En) и хвостовым придатком (ТА) циклоцерка *Microsomacanthus lari*. Видны порции секретируемого «гемоцитом» материала (звездочки), который скапливается во внешнем отделе гликокаликса (G) эндоцисты, и плотные гранулы (стрелки), предположительно секретируемые тегументом хвостового придатка: DT — дистальные отделы тегумента эндоцисты и хвостового придатка; Mv — микроворсинки хвостового придатка; N — ядро «гемоцита».

Fig. 5. “Haemocyte” of the host in the area between endocyst (En) and tail appendix (TA) of cyclocercus *Microsomacanthus lari*; one can observe portions of the secreted by “haemocyte” material (asterisks), which is accumulated in the outer section of glycocalyx (G) of endocyst and the dense granules (arrows), which are hypothetically secreted by tegument of the tail appendix; DT — distal parts of endocyst and tail appendix tegument; Mv — microvilli of the tail appendix; N — “haemocyte” nucleus.

Дистальный отдел тегумента эндоцисты у исследованных циклоцерков имеет толщину 1,0–1,3 мкм и почти полностью заполнен электронно-плотной субстанцией; лишь в его базальной части имеются участки с цитоплазмой «нормальной» внешности (рис. 2, 3, 5). Такой же материал заполняет основания микроворсинок; на остальном своем протяжении они имеют «обычную» внешность и извитую форму. На поверхности эндоцисты располагается слой гликокаликса общей толщиной около 1,4 мкм. Его внутренняя часть толщиной 0,2–0,3 мкм образована плотно расположенными филаментами и мелкими гранулами. Наружная часть слоя — очень рыхлая, с крупными «пустыми» пространствами между филаментами гликокаликса. Вешняя граница слоя гликокаликса выражена нечетко.

В пространстве между телом цистицеркоида (эндоцистой), хвостовым придатком и экзоцистой в участке, прилежащем к месту повреждения, уже через 2–3 мин после начала эксперимента обнаруживаются клетки хозяина, предположительно гемоциты (рис. 2). Среди них определяются две достаточно четко различимые формы (рис. 5, 7) и переходные модификации (рис. 6). Клетки первой формы сильно уплощены, длиной до 16 мкм и более при ширине 3–4 мкм, имеют умеренное количество отростков и отличаются относительно светлой и сильно вакуолизированной цитоплазмой (рис. 5). В большинстве случаев содержимое вакуолей представлено клубками волокнистого материала умеренной электронной плотности; кроме того, в них наблюдаются цитоплазматические фрагменты, ограниченные мембраной, и рыхлая хлопьевидная субстанция неясной структуры. Некоторые вакуоли выглядят «пустыми» или включают электронно-плотный материал в виде разного размера капель и ламеллярных телец. В цитоплазме этих клеток определяются многочисленные каналцы ГЭС, мелкие овальные митохондрии, а также небольшие скопления волокнистого материала, аналогичного отмеченному в вакуолях.

Клетки второй формы также уплощены, но, в отличие от первых значительно мельче и имеют размеры 7,5–8,0 x 3–4 мкм, представляясь более компактны-

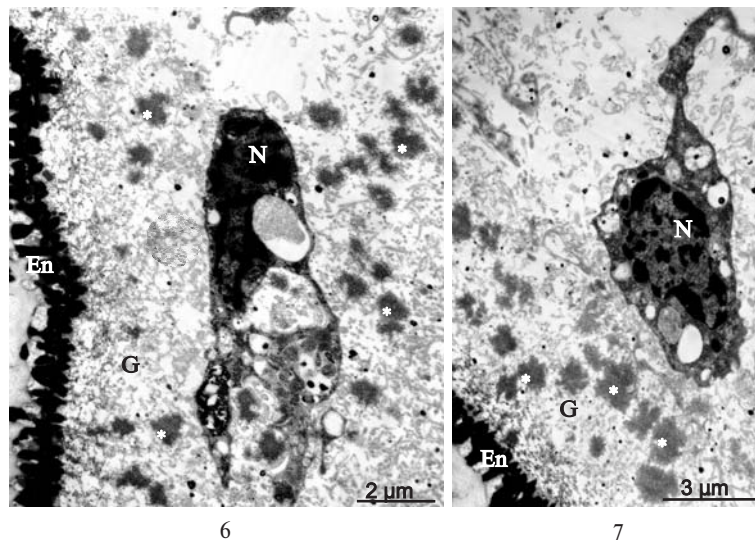


Рис. 6, 7. «Гемоциты», завершающий (6) и завершивший (7) секреторную активность: En — дистальный отдел эндоцисты цистицеркоида; G — гликокаликс эндоцисты цистицеркоида; N — ядра гемоцитов. Скопления секреторного продукта, выделенного гемоцитами.

Fig. 6, 7. "Haemocytes", finishing (6) and has finished (7) their secretory activity: En — distal section of cysticercoid endocyst; G — glycocalyx of cysticercoid endocyst; N — haemocytes' nuclei.

Accumulations of the secretory product, released by haemocytes.

мы (рис. 7). Их цитоплазма, относительно более плотная, также изобилует вакуолями, однако в содержимом последних волокнистый материал обнаруживается редко. В цитоплазме, как и в первом случае, выявляются канальцы ГЭС и митохондрии, а также скопления свободных рибосом. Ядра обеих разновидностей клеток имеют размеры 4–6 x 1,5–3,0 мкм и характеризуются волнистыми очертаниями, умеренно плотной кариоплазмой, отсутствием четкого ядрышка и обилием крупных скоплений гетерохроматина.

Во всех случаях в пространстве между предполагаемыми гемоцитами и цистицеркоидом (его эндоцистой и/или хвостовым придатком) наблюдались скопления волокнистого материала в виде клубков, аналогичные наблюдаемым в вакуолях клеток первой формы (рис. 2, 5–7). Эти скопления располагались в дистальном и среднем отделах слоя микроворсинок, покрывающего хвостовой придаток, а также в наружном слое гликокаликса, покрывающего эндоцисту, однако никогда не наблюдались в основании слоя микроворсинок и лишь в единичных случаях отмечались вблизи тегумента эндоцисты. Визуально создавалось впечатление, что основная масса секреторного продукта выделялась в сторону гликокаликса эндоцисты, на внешней границе которого порции секрета часто образовывали прерывистый монослой.

### Обсуждение

По своей морфологии экзоциста исследованных циклоцерков в целом не отличается от таковой циклоцерка *Fimbriaria fasciolaris* (Краснощеков, Плужников, 1984) и криптоцерка *Trichocephaloides megalcephala* (иллюстрации см. Никишин, 2004). Во всех случаях она представлена несколькими волокнистыми элементами, не плотно прилежащими друг к другу и ориентированными параллельно поверхности цистицеркоида. Ранее было показано, что сходное строение имеет наружный слой экзоцисты, формирующейся вокруг скребней в промежуточных хозяевах (Nikishin, 1992; Никишин, 2004). Морфологическое сходство позволяет предполагать не только сходное функциональное значение экзоцисты, но и сходное ее происхождение. У цестод, имеющих метаформы с неклеточной экзоцистой, предполагается наличие в онкосферах цистогенных желез, ответственных за ее образование (Краснощеков, Томиловская, 1978; Кашин, Плужников, 1983). Однако в аканторах аналогичные железы не описаны, хотя внешняя часть экзоцисты скребней, так же как и аналогичная ей экзоциста цестод, формируется на самых ранних стадиях постэмбриогенеза (Nikishin, 1992); в то же время факт ее формирования самим паразитом подтверждается экспериментами с трансплантацией (Lackie, Lackie, 1979). Вероятно, несмотря на морфологическое сходство, механизмы образования экзоцисты у цестод и наружного слоя цисты у скребней, все-таки различаются.

Происхождение внешнего электронно-плотного слоя экзоцисты также не ясно. Вначале мы были склонны рассматривать его как артефакт, возникающий при препарировании. Однако последующий анализ не исключил возможность образования этого слоя в результате миграции в него плотных гранул, наблюдаемых в содержимом экзоцисты и, по всей вероятности, секретиромых тегументом хвостового придатка. Возможно также, что секреция этих гранул является ответной реакцией паразита на активность клеток хозяина.

Полученные результаты свидетельствуют, что после механического повреждения экзоцисты исследованных цистицеркоидов в разрыв устремляются клетки хозяина, возможно, гемоциты, с ярко выраженной секреторной функцией. Хотя на данном этапе исследований мы не учитывали количество проникших в дефект клеток, однако визуально было хорошо видно, что интенсивность их проникновения возрастала в течение 15–20 мин после начала эксперимента. Эти факты, на наш взгляд, однозначно подтверждают мнение о защитной роли

экзоцисты, предупреждающей «гемоцитную атаку», направленную на цистицеркоида со стороны организма промежуточного хозяина.

Феномен «гемоцитной атаки» гельминтов в организме промежуточно-го (беспозвоночного) хозяина известен достаточно хорошо (Salt, 1970). На примере скребней показано, что в случаях неспецифичного хозяина результатом этой атаки является инкапсуляция паразита с последующей его меланизацией и гибелью (Robinson, Strickland, 1969; Salt, 1970). В случаях же со специфичным промежуточным хозяином гемоцитная реакция со стороны его организма, весьма интенсивная в первые дни после заражения, по мере развития гельминта (или окружающей его экзоцисты) снижается и сходит на нет (Robinson, Strickland, 1969; Lackie, Rotheram, 1972; Nikishin, 1992 и др.). Этот факт является дополнительным аргументом в пользу мнения о защитной роли экзоцисты.

Неожиданным оказался механизм активности участников «гемоцитной атаки». Во всех случаях наблюдаемые нами клетки хозяина характеризовались признаками интенсивной секреции волокнистого материала умеренной электронной плотности; при этом, на внешней поверхности гликокаликса эндоцисты концентрировалась существенно большая часть секреторного продукта, чем на поверхности слоя микроворсинок хвостового придатка. Секретируемый продукт часто распределялся не хаотично, а наблюдалась тенденция его организации в виде монослоя вокруг гельминта. Примечательно, что количество этого продукта, наблюдаемое поблизости от клетки хозяина, было сравнимо с ее объемом, а нередко и превышало его. В имеющейся у нас литературе мы не нашли описаний подобных клеток хозяина со столь ярко выраженной секрецией, очевидно направленной против паразита. В то же время хорошо известна активность гемоцитов беспозвоночного хозяина, заключающаяся в образовании псевдоподий, которые имеют тенденцию к контакту с поверхностью паразита (Porchet-Hennere, Berri, 1987; Nikishin, 1992; Yoshino et al., 2001 и др.). У наблюдаемых нами клеток хозяина какие-либо признаки образования псевдоподий отсутствовали.

Большинство исследователей полагают, что гемоциты ракообразных представлены тремя основными формами: агранулярными (гиалиноцитами), гранулярными с мелкими гранулами и гранулярными с крупными гранулами (см., например, Martin, Graves, 1985; Giulianini et al., 2007 и др.). В целом гемоцитам отводится важнейшая роль в защите от чужеродных агентов, включающей, в частности, распознавание, фагоцитоз и меланизацию (Johansson et al., 2000). Полученные результаты и имеющиеся сведения в литературе в настоящий момент не позволяют идентифицировать описанные клетки хозяина с какой-либо определенной формой гемоцитов. Отсутствие гранул в цитоплазме, а также морфология ядра, характеризующегося многочисленными и крупными скоплениями гетерохроматина, сближают эти клетки с гиалиноцитами; в то же время низкое ядерно-плазменное отношение, скудный набор органелл и частичная вакуолизация цитоплазмы, свидетельствующая о реализации содержимого гранул, являются признаками «крупногранулярных» гемоцитов (Martin, Graves, 1985; Shi et al., 2005). Учитывая вышеизложенное, а также несомненную «специализацию» описанных клеток к секреции огромных количеств материала, мы предварительно рассматриваем их как модификацию гранулоцитов, завершающих (клетки первой формы) или уже завершивших (клетки второй формы) свою активность. Собственно же секреция может отражать начальную стадию меланизации паразита.

Примечательно, что клетки хозяина, проникшие в «полость» экзоцисты, как и скопления выделяемой ими субстанции, располагались только в дистальных частях слоя микроворсинок хвостового придатка и слоя гликокаликса эндоцисты, и ни в одном случае не был отмечен их контакт непосредственно с тегументом хвостового придатка или эндоцисты. Это свидетельствует о защитном потенциале гликокаликса

эндоцисты и микроворсинок хвостового придатка, в последнем случае реализуемом, возможно, путем секреции гранул с электронно-плотным содержимым.

Таким образом, роль неклеточной экзоцисты цистицеркоидов в защите от клеточного ответа промежуточного хозяина может считаться доказанной. Однако защитный потенциал эндоцисты и, возможно, хвостового придатка при этом не утрачивается. Хотя полный механизм образования экзоцисты остается не известным, можно предполагать, что в эволюционном отношении она является более молодой структурой, нежели эндоциста — эволюционно более древнее и, безусловно, защитное образование. Поэтому мы рассматриваем неклеточную экзоцисту (цисту) как структуру, обеспечивающую дополнительную защиту от ответной реакции хозяина. Учитывая вышеотмеченное сходство экзоцисты цистицеркоидов и наружного отдела цисты цистакантов, можно предполагать, что в обоих случаях такая неклеточная циста выполняет сходную защитную функцию. Будущие экспериментальные исследования будут направлены на проверку этого предположения.

Авторы приносят благодарность К. В. Регель за помощь при определении метацестод и их хозяев и Е. М. Скоробреховой за содействие при проведении электронно-микроскопических исследований.

Работа выполнена при поддержке Президиума ДВО РАН (проекты 09-III-A-06-218 и 09-III-B-06-271) и РФФИ-ДВО РАН (проект 09-04-98523-р\_восток\_а).

- Гуляев В. Д. Жизненные формы метацестод Eucestoda // Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения : Материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН (С.-Петербург, 20–25 окт. 2008 г.) — СПб., 2008. — Т. 1. — С. 200–204.
- Кашин В. А., Плужников Л. Т. Цитоморфология зрелых яиц цестоды *Fimbriaria fasciolaris* (Cestoidea, Hymenolepididae) // Паразитология. — 1983. — 17, № 6. — С. 430–435.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т. Ультраструктура цистицеркоидов *Fimbriaria fasciolaris* (Hymenolepididae) // Паразитология. — 1984. — 18, № 1. — С. 47–52.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Морфология и развитие цистицеркоидов *Paricterotaenia porosa* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. — 1978. — 12, № 2. — С. 108–115.
- Краснощеков Г. П., Томиловская Н. С. Реакция гаммарусов на гомо- и гетеротрансплантацию личинок гельминтов // Вестн. зоологии. — 1991. — 25, № 4. — С. 57–64.
- Никишин В. П. Цитоморфология скребней (покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки). — М. : Геос, 2004. — 234 с.
- Томиловская Н. С. Личинки цестод дилепидид птиц Чаунской низменности // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. — Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975 а. — С. 224–232.
- Томиловская Н. С. К постэмбриональному развитию *Trichoscephaloides megaloccephala* (Krabbe, 1869) (Cestoda, Dilepididae) // Паразитические организмы Северо-Востока Азии. — Владивосток : Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1975 б. — С. 233–240.
- Giulianini P. G., Bierti M., Lorenzon S. et al. Ultrastructural and functional characterization of circulating hemocytes from the freshwater crayfish *Astacus leptodactylus*: Cell types and their role after in vivo artificial non-self challenge // *Micron*. — 2007. — 38, N 1. — P. 49–57.
- Johansson M. W., Keyser P., Sritunyalucksana K., Söderhäll K. Crustacean haemocytes and haematopoiesis // *Aquaculture*. — 2000. — 191, N 1–3. — P. 45–52.
- Lackie A. M., Lackie J. M. Evasion of the insect immune response by *Moniliformis dubius* (Acanthocephala): further observations on the origin of the envelope // *Parasitology*. — 1979. — 79. — P. 297–301.
- Lackie J. M., Rotherham S. Observations on the envelope surrounding *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) in the intermediate host, *Periplaneta americana* // *Parasitology*. — 1972. — 65. — P. 303–308.
- Martin G. G., Graves B. L. Fine structure and classification of shrimp Hemocytes // *J. Morphol.* — 1985. — 185. — P. 339–348.
- Nikishin V. P. Formation of the capsule around *Filicollis anatis* (Acanthocephala) in its intermediate host // *J. of Parasitology*. — 1992. — 78, N 1. — P. 127–137.
- Porchet-Hennere E., Berri M. Cellular reaction of the polychaete annelid *Nereis diversicolor* against coelomic parasites // *J. Invert. Pathol.* — 1987. — 50. — P. 58–66.
- Robinson E. S., Strickland B. C. Cellular responses of *Periplaneta americana* to acanthocephalan larvae // *Experimental Parasitology*. — 1969. — 26. — P. 384–392.
- Salt G. The cellular defense reactions of insects. — London : Cambridge University Press, 1970. — 118 p.
- Shi Z., Wang H., Zhang J. et al. Response of crayfish, *Procambarus clarkii*, haemocytes infected by white spot syndrome virus // *J. Fish Dis.* — 2005. — 28. — P. 151–156.
- Yoshino T. P., Boyle J. P., Humphries J. E. Receptor-ligand interactions and cellular signalling at the host-parasite interface // *Parasitology*. — 2001. — 123. — P. 143–157.



УДК 502.743:591.69

## **ФОРМУВАННЯ ТА ОХОРОНА ЗБАЛАНСОВАНИХ СИМБІОЦЕНОЗІВ — СУЧАСНА СТРАТЕГІЯ ПРОФІЛАКТИКИ ПАРАЗИТАРНИХ ЗАХВОРЮВАНЬ**

**М. О. Овчаренко**

*Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна  
Інститут паразитології ім. В. Стефаньського ПАН,  
вул. Тварда, 51/55, Варшава, 00818 Польща  
E-mail: mykola@twarda.pan.pl*

**Формування та охорона збалансованих симбіоценозів — сучасна стратегія профілактики паразитарних захворювань. Овчаренко М. О.** — На основі аналізу ролі паразитів у еволюції еукаріот та підвищенні стійкості екосистем запропоновано створення екологічної стратегії регуляції чисельності паразитів, де головна роль відводиться підвищенню природної резистентності хазяїв та формуванню збалансованих симбіоценозів.

Ключові слова. Паразити, профілактика захворювань, екологічна стратегія.

**Forming and Protection of Balanced Symbiocenoses is a Modern Strategy of Parasitic Diseases Prevention. Ovcharenko M. O.** — Ecological strategy of parasitic diseases prevention is proposed based on analyze of role of parasites in eukaryotic evolution and ecosystems stability. The main goal of new strategy is supporting of natural resistance of hosts and forming of symbiocenotic balance.

Key words. Parasites, diseases prevention, ecological strategy.

### **Вступ**

#### **Окреслення проблеми**

Тотальне знищення паразитів, що проводилось людством з перемінним успіхом протягом століть, не тільки не призвело до ліквідації паразитарних хвороб, а й викликало появу ряду захворювань, зумовлених новими патогенами. Повна девастація виявилася черговою помилковою стратегією, розбудованою на антропоцентричному поділі усього живого на корисне та шкідливе, всупереч екологічним закономірностям. Поява на ринку високотехнологічних препаратів широкого спектру дії зумовила необхідність проведення регулярних, все дорожчих антипаразитарних обробок, без яких успішне вирощування тварин стає неможливим, а кошти, витрачені на отримання продукції, часто перевищують кошти її реалізації.

Якщо у процесі природного формування та еволюції паразитарних систем патогенність паразитів, як правило, знижується по мірі відсіювання високовірulentних штамів (Gandon et al., 2002), то у молодих незбалансованих системах, що повстають після закінчення дії антипаразитарних препаратів, ризик спалаху захворювання є максимально високим. Елімінація паразитів означає появу вільних екологічних ніш, які, безперечно, будуть заповнюватись іншими, можливо, більш патогенними для хазяїв живими організмами. Постає проблема, вирішення якої потребує глибокого вивчення механізмів формування паразитарних систем для створення нової екологічної стратегії регуляції чисельності паразитів, де головна роль відводиться підвищенню природної резистентності хазяїв та формуванню збалансованих симбіоценозів.

### **Обговорення та дискусія**

#### **Поширеність паразитів та їхня роль у еволюції еукаріот**

Паразитизм є одним з головних напрямків еволюції живої матерії, спрямованим на досягнення максимально позитивного балансу між кількістю енергії, отриманої від середовища, та енергії, витраченої на виконання життєвих функцій. Стратегія

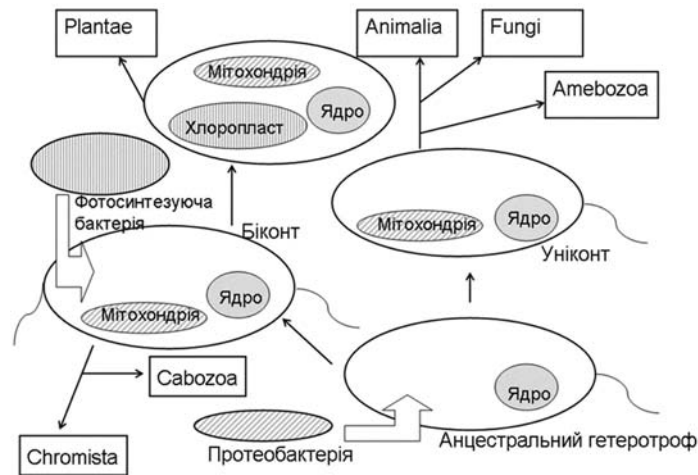


Рис. 1. Спрощена схема еволюції деяких головних груп еукаріотичних організмів (за: Кавальє-Сміт 2003, модифіковано).

Fig. 1. The simplify scheme of evolution of some main groups of Eukaryotes (by Cavalier-Smith 2003, modified).

еволюції паразитів полягає в освоєнні ними усіх життєвих середовищ: повітряного, водного, наземного, біологічного — що дозволяє їм зберігати життєдіяльність у принципово відмінних умовах. Це дає підставу вважати паразитів організмами, найбільш пристосованими до виживання в умовах нашої планети.

Паразитизм є способом існування переважної більшості прокаріотичних організмів і значної кількості еукаріот, головним чином одноклітинних та безхребетних. З-поміж хордових паразитів значно менше, що частково пояснюється порівняно коротким періодом їх філогенетичного розвитку.

Разом з іншими формами симбіотичних взаємозв'язків, паразитизм визнано могутнім чинником, що відіграв важливу роль у формуванні основних груп еукаріотичних організмів (Cavalier-Smith, 2003). Перехід вільноживучих протеобактерій до паразитизму у цитоплазмі давніх одноклітинних гетеротрофів зумовив формування стійких мутуалістичних відносин з клітиною-хазяїном, що призвело до виникнення якісно нових організмів, які започаткували розвиток базових гілок філогенетичного дерева еукаріот (рис. 1). Ендосимбіонти стали важливими органідами цитоплазми — мітохондріями, а мітохондріальні гетеротрофи отримали значні еволюційні переваги за рахунок різкого підвищення ефективності протікання внутрішньоклітинних енергетичних процесів. Попадання фотосинтезуючих прокаріотичних організмів у цитоплазму біконтних мітохондріальних гетеротрофів започаткувало формування царства рослин, які за рахунок нових органодів (пластид) отримали здатність до фотосинтезу. Можна ствердити, що сучасне розмаїття життя на Землі завдячує паразитизму, а паразити виступають у ролі могутніх регуляторів чисельності популяції хазяїв, без яких стійке функціонування екосистем було б неможливим.

### Паразитизм як одна з форм симбіозу

Стратегія паразитизму полягає у продуктивному використанні хазяїна як енергоресурсу та середовища існування без нанесення йому непоправної шкоди, окрім випадків, коли загибель хазяїна є необхідною умовою для розповсюдження інвазивних стадій паразита. Останні досягнення паразитології вказують на те, що у природі не існує чітких кордонів між паразитизмом та іншими формами тривалих взаємовідносин організмів різних видів. Паразитизм є однією з базових



Рис. 2. Основні форми взаємин поміж живими організмами (за: Бушем і співавторами 2003, модифіковано).

Fig. 2. The basic forms of interactions between live organisms (by: Bush et al., 2003 modified).

форм симбіозу і його відмінність від форезії та коменсалізму полягає у існуванні тісної метаболічної залежності паразита від хазяїна. Така ж залежність існує і при мутуалізмі, коли співжиття приносить користь обом партнерам, що дає підстави вважати це явище як одну з форм паразитизму, при якій продукти метаболізму паразита є необхідними для хазяїна (Smyth, 1994).

Переважна більшість існуючих визначень паразитизму пов'язана з критерієм патогенності, що відображає суб'єктивний вплив антропоцентричних поглядів на вказане явище. На відміну від людини природа не поділяє живих істот на корисних та шкідливих. Паразитизм, як і інші форми симбіозу, пов'язаний з облігатними асоціаціями організмів різних видів, і провести чіткі кордони поміж реально існуючим різноманіттям таких зв'язків є завданням надзвичайно нелегким.

Одну зі спроб класифікації основних груп таких асоціацій наведено нижче (рис. 2). Автори не пов'язують паразитизм з явищем патогенності, концентруючи увагу на характері взаємин поміж співчленами асоціацій. Паразитизм поряд з хижацтвом віднесено до однієї з форм прямих трофічних взаємин, при якій один із співчленів асоціації (паразит) рідко вбиває іншого (хазяїна). У цій схемі паразитизм нерозривно пов'язано з мікрохижацтвом, де хазяями виступають кілька особин одного або різних видів організмів. Різниця поміж вказаними формами взаємовідносин полягає насамперед у тривалості контактів та у ступені метаболічної взаємозалежності. Типовими мікрохижаками виступають кровосисні членистоногі. Ектопаразити у залежності від тривалості коеволуційного процесу можуть виступати і як мікрохижаки (*Piscicola geometra*, *Argulus foliaceus*), так і як паразити (*Monogenea*).

Переважна більшість форм симбіозу взаємопов'язана, а їхні співчлени можуть переходити від однієї групи до іншої при зміні умов існування. Як і більшість існуючих класифікацій, наведену схему не можна вважати повною, оскільки в ній не враховано тривалості взаємин та способу регуляції відношень із середовищем. Саме тому до спорідненої групи віднесено хижаків та паразитоїдів, хоча вони суттєво відрізняються насамперед тим, що останні під час розвитку в організмі хазяїна повністю покладають на нього регуляцію відносин із зовнішнім середовищем.

На початку коеволуції паразита і хазяїна патогенність паразита стимулює формування механізмів імунітету, і, по мірі розвитку процесу у часі, резистентність

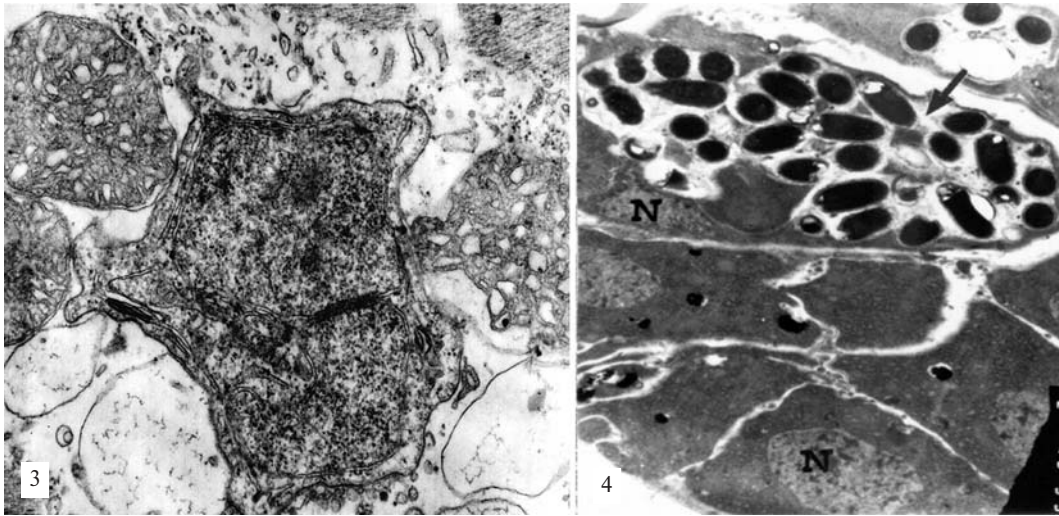


Рис. 3–4: 3 — рання спорогональна стадія мікроспоридії *Nosema pontogammari* оточена мітохондріями клітини-хазяїна  $\times 12000$ . 4 — клітина жирового тіла личинки *Microtendipes* sp. інфікована мікроспоридією *Helminchia anomala*.  $\times 5000$ . N — ядро клітини-хазяїна. Стрілкою вказано спорогональний плазмодій паразита, що виповнює цитоплазму клітини жирового тіла.

Fig. 3–4: 3 — Early sporogonial stage of microsporidium *Nosema pontogammari* surrounded by host cell mitochondria.  $\times 12000$ . 4 — Fat body cell of *Microtendipes* sp. larva infected by microsporidium *Helminchia anomala*.  $\times 5000$ . N — host nucleus. Sporogonial plasmodium filling the fat body cell cytoplasm is arrowed.

хазяїна зростає, а вірулентні штами паразитів елімінуються, натомість підвищується рівень взаємодії генів паразита і хазяїна, що приводить до поглиблення взаємного метаболізму та взаємозалежності (Mette et al., 2003).

Одним з прикладів досконалості тривалих паразитохазяїнних взаємовідносин є паразитизм мікроспоридій. Ранні стадії розвитку мікроспоридій у більшості випадків сприймаються клітиною-хазяїном як власні органоїди, що свідчить про надзвичайно високий ступінь адаптації цих організмів до внутрішньоклітинного паразитизму, досягнутий у процесі довготривалої коєволюції. У процесі коєволюції мікроспоридії втратили мітохондрії, набувши здатності використовувати для потреб життєдіяльності мітохондрії клітини-хазяїна (рис. 3). Навіть при високій інтенсивності зараження інфікована мікроспоридіями клітина зберігає метаболічну активність, а тривалість її життя часто перевищує тривалість життя незараженої клітини. Мікроспоридії є процвітаючою групою внутрішньоклітинних паразитів. Вони присутні практично у кожному біотопі, де їх хазяями виступають представники всіх типів еукаріотичних організмів від одноклітинних до ссавців, включаючи людину. Поряд з криптоспоридіями мікроспоридії є найпоширенішими збудниками захворювань, що супроводжують розвиток патогенного процесу у людини при СНІДі (Didier, 2005).

У світлі наведеного вище, ми схильні вважати паразитизм прогресивним напрямком еволюції, скерованим на досягнення максимально ефективного використання ресурсів хазяїна на потреби паразита.

#### Біорізноманіття паразитів — запорука стійкої екологічної рівноваги

Важливою передумовою розробки нової стратегії боротьби з паразитарними захворюваннями стало уявлення про паразитизм як тісний зв'язок організмів, головною ціллю якого є досягнення стійкої екологічної рівноваги (Baer, 1964, Lincicombe, 1971).

Все поширенішою стає точка зору, згідно якої паразит і хазяїн є єдиним суперорганізмом, у житті якого важливе значення має взаємообмін генами і трансформація генетичного матеріалу обох партнерів (Combes, 1995). При цьому паразит і хазяїн взаємодіють як нерозривна біологічна система, діяльність якої спрямовано на збереження загального гомеостазу.

Оскільки у природі не існує організмів, вільних від паразитів, вони, поряд з іншими симбіонтами та хижаками, не тільки складають необхідний компонент екосистеми, а й виступають одним з головних чинників, що забезпечують її зрівноважений стан. Згідно сучасних уявлень, паразити сприяють зміцненню трофічних зв'язків у екосистемі, підвищуючи її стійкість та збалансованість. Сталість якісного складу екосистеми регулюється паразитами шляхом блокування вторгнення нових, чужих елементів (Bush, Fernández, Esch, 2003). Ознакою екологічної рівноваги є не відсутність паразитів, а відсутність гострих паразитарних захворювань, при цьому висока біорізноманітність паразитів є важливою передумовою стійкості та збалансованості екосистеми. У стійких екосистемах паразити, зазвичай, не призводять до масової загибелі хазяїв, а служать у першу чергу чутливими індикаторами їх стану (Morand, Gonzalez 1997), тому охорона паразитарних комплексів, що природньо склались у біоценозах, має фундаментальне значення.

Охорона паразитарних комплексів не виключає застосування протипаразитарних препаратів, однак суттєво змінює стратегію боротьби з паразитарними захворюваннями. Головною ціллю заходів екологічної регуляції чисельності паразитів стає не тотальне винищення паразитів, а створення оптимальних умов для досягнення збалансованого стану екосистеми шляхом біоманіпуляцій, направлених на збагачення біорізноманітності симбіофауни та підвищення природньої опірності хазяїв.

У природніх екосистемах вкрай небажаним є застосування антипаразитарних препаратів широкого спектру дії, оскільки вони створюють прямі передумови до швидкого і одночасного заселення звільнених від паразитів хазяїв новими патогенами. Проведення хіміотерапевтичних заходів доцільно здійснювати лише у випадках виникнення паразитарних захворювань з переважним застосуванням препаратів вибіркової дії. Важливе значення при цьому відводиться введенню у практику біологічних регуляторів чисельності паразитів (хижі гриби, гіперпаразити, непатогенні конкуренти), що підвищує біорізноманітність та стійкість екосистеми.

В умовах інтенсивного вирощування сільськогосподарської продукції застосування регулярних антипаразитарних обробок препаратами широкого спектру дії неминуче. Головними цілями профілактичних заходів є максимальна ізоляція вирощуваних організмів від навколишнього середовища та збереження паразитологічної стерильності кормів, води та інвентаря.

Одним з важливих завдань по збереженню біорізноманіття паразитів як невід'ємної складової екосистеми є суттєве скорочення проведення антипаразитарних обробок на територіях, що входять до природніх резерватів, де обмежена чи заборонена господарська діяльність. У вказаних біотопах людина та сільськогосподарські тварини виступають чужорідними елементами екосистеми з високим ризиком виникнення паразитарних захворювань. При цьому важливе значення має проведення природоосвітницької діяльності серед населення та ознайомлення з існуючими методами профілактики паразитозів за місцем проживання.

Публікацією завдячую значній частині вітчизняних практиків у сфері ветеринарії та розробників препаратів, за їх активний опір ідеї екологічного мислення, завдяки чому популяризація давно не нових поглядів на екологічну стратегію боротьби з паразитарними захворюваннями стала нагальною потребою.

- Bush A. O., Fernández J. Esch G. W., Seed J. R.* Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites. — Cambridge University Press, 2003. — Cambridge, UK. — 566 p.
- Cavalier-Smith T.* Protist phylogeny and the high-level classification of Protozoa // *Europ. J. Protistol.* — 2003. — **39**. — P. 338–348.
- Combes C.* Interaction Durables. Ecologie et évolution du parasitisme. — Paris : Masson Editeur, 1995. — 628 S.
- Didier E. C.* Microsporidiosis: An emerging and opportunistic infection in humans and animals // *Acta Tropica.* — 2005. — **94**. — P. 61–76.
- Gandon S., van Baalen M., Jansen V. A. A.* The evolution of parasite virulence, superinfection, and host resistance // *American Naturalist.* — 2002. — **159**. — P. 658–669.
- Lincicome D. R.* The goodness of parasitism: A New hypothesis // *The Biology of Symbiosis* / Ed. T. C. Cheng. — Baltimore : University Press, 1971. — P. 139–227.
- Morand, S., Gonzalez E. A.* Is parasitism a missing ingredient in model ecosystems? // *Ecological Modelling.* — 1997. — **95**. — P. 61–74.
- Smyth J. D.* Introduction to animal parasitology. 3rd Edition. — Cambridge : University Press, 1994. — 549 p.
- Mette H., Hansen H., Koella J. C.* Evolution of tolerance: the genetic basis of a host's resistance against parasite manipulation // *Oikos.* — 2003. — **102** (2). — P. 309.

УДК 593.195

## МІКРОСПОРИДІЇ — ПІВТОРА СТОЛІТТЯ НЕВИЗНАЧЕНОСТІ

**М. О. Овчаренко**

*Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України,  
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна  
Інститут паразитології ім. В. Стефаньського ПАН,  
вул. Тварда, 51/55, Варшава, 00818 Польща  
E-mail: mykola@twarda.pan.pl*

**Мікроспоридії — півтора століття невизначеності. Овчаренко М. О.** — Проаналізовано сучасний стан вивченості мікроспоридій та окреслено головні таксономічні проблеми, що виникли у зв'язку з впровадженням новітніх методів біологічних досліджень.

Ключові слова: паразити, мікроспоридії, проблеми філогенії та систематики.

**Microsporidia — One and a Half Century Unreliability. Ovcharenko M. O.** — Modern status of knowledge of microsporidia and main taxonomic problems, connecting with new methodology of biological study were analyzed.

Key words: parasites, microsporidia, problems of phylogeny and systematic.

### Вступ

Мікроспоридії є унікальною групою внутрішньоклітинних паразитів, довготривале пристосування яких до паразитичного способу існування призвело до суттєвих змін будови, включаючи редукцію геному. Більш як 1300 видів з більш як 150 родів, описаних до нашого часу, є лише маленькою частиною існуючого видового різноманіття мікроспоридій, яких зареєстровано у представників усіх типів тваринного світу від найпростіших до ссавців. Розпочинаючи з 1985 р. у людини зареєстровано 14 видів мікроспоридій з 8 родів (Didier, 2005). Переважна більшість випадків мікроспоридіозу людини пов'язана з синдромом імунodefіциту. Мікроспоридій досить часто реєструють також у дітей, людей, що подорожують, та у старших осіб. Відомі випадки реєстрації мікроспоридій у органах, призначених до трансплантації, і навіть на поверхні контактних лінз (Bryan, Schwartz, 1999; Schwartz, Bryan, 1999; Deplazes et al., 2000; Didier et al., 2004). У залежності від локалізації та видової належності паразитів мікроспоридіози людини супроводжуються явищами гострої діареї, міозитами, нирковою недостатністю та кератокон'юнктивітами, що не піддаються традиційним методам лікування.

Першу мікроспоридію — *Nosema bombycis* Naegeli, 1857 було описано з шовкопряда *Bombyx mori* як збудника «побрини» — масового захворювання, яке на початку 19 ст. ледь не знищило шовківництво Франції на Італії (Nägeli, 1857). Інфекційний характер захворювання довів ще Луї Пастер, проте окреслити таксономічну позицію збудника вдалося значно пізніше. Таксономічний статус мікроспоридій за більш як 100 років зріс від окремого роду класу Sporozoa до ряду (Stempell, 1909), класу (Tuzet et al., 1971) та відокремленого типу (Sprague, 1977), однак таксономічна позиція цієї великої групи внутрішньоклітинних паразитів як і належність їх до певного царства світу еукаріот залишається предметом гострих дискусій до наших днів.

### Обговорення та дискусія

#### Унікальність природи мікроспоридій та їхнє поширення

Уважається, що анаеробні мікроспоридії походять від аеробних джгутикових зигоміцетів, що відокремились від решти грибоподібних опістоконтів на ранніх етапах їхньої еволюції (Keeling, 2003). Сучасні мікроспоридії являють собою дивну суміш ознак бактерій, найпростіших, грибів та наявність органoїдів, невластивих жодній з існуючих груп живих організмів. 70S рибосоми мікроспоридій прокариотного типу. Геном мікроспоридій *Encephalitozoon cuniculi* містить 1997 потенційних генів, кодуєчих білки з невеликою кількістю мономерів та характеризується

значною редукцією міжгенного простору (Katinka et al., 2001). Його розмір становить 2,9 мегабас, що значно менше, ніж у бактерії *Echerichia coli*. Мікроспоридії не мають мітохондрій, що поряд з аналізом перших молекулярних даних стало підставою для твердження про їхнє прадавнє походження та особливий шлях еволюції. Однак наявність у геномі мікроспоридій ділянки, кодуєної синтез протеїнів Hsp-70, властивих мітохондріальним організмам, скоріше за все свідчить, що предки мікроспоридій втратили мітохондрії у процесі еволюції (Germot et al., 1997; Hirt et al., 1997). Відсутність пероксисом, мікротубулярних структур типу 9 + 2 також вказує на суттєве спрощення організації клітин мікроспоридій.

Мікроспоридіям властивий унікальний спосіб проникнення в клітину шляхом прямої інокуляції спороплазми, що за своїм механізмом нагадує спосіб зараження бактерії бактеріофагом. Ранні стадії розвитку мікроспоридій у більшості випадків сприймаються клітиною-хазяїном як власні органоїди, що свідчить про найвищий ступінь адаптації цих організмів до внутрішньоклітинного паразитизму.

Мікроспоридії є процвітаючою групою внутрішньоклітинних паразитів, що присутні фактично у кожному біотопі у представників усіх типів еукаріотичних організмів. Більш як 35 видів з більш як 10 родів зареєстровано у найпростіших та міксоспоридій, проте найбільшого різноманіття мікроспоридії досягають у членистоногих, де вони є збудниками захворювань багатьох економічно важливих груп хазяїв. Мікроспоридії, зокрема, є домінантами паразитофауни ракоподібних та комах, у яких разом описано представників більш як 60 родів. Менш поширені мікроспоридії у хребетних, зокрема майже 160 видів з 14 родів є паразитами риб (Lom, Nilsen, 2003).

Незважаючи на інтенсифікацію фауністичних, ультраструктурних та молекулярних досліджень мікроспоридій, що спостерігається в останні роки, багато аспектів їхньої біології до цього часу залишаються невивченими. Нерозкритими є життєві цикли більшості описаних мікроспоридій, недослідженими залишається значна кількість систематичних груп хазяїв. Невизначеною залишається таксономічна позиція як самих мікроспоридій, так і багатьох раніше описаних таксонів цих паразитів. Потребують ревізії та доповнень діагнози родів та видів мікроспоридій, зроблених на базі світлової мікроскопії, без чого визначення їхнього систематичного положення у сучасних таксономічних системах не є можливим.

#### Місце мікроспоридій у сучасній системі еукаріот

Окреслення систематичного положення мікроспоридій наштовхується на значні труднощі, пов'язані з їхніми надзвичайно малими розмірами та складними життєвими циклами. Перших мікроспоридій було віднесено до найпростіших, у 1909 р. їх виділено у ряд *Microsporidia* (Balbiani, 1882), що разом з рядами *Myxosporidia* (Bytschli, 1881) та *Actinomixidia* (Stolz, 1899) склали клас *Cnidisporidia* Doflein, 1901 (Stempell 1909). Уже перші результати дослідження ультраструктури спор мікроспоридій, отримані у 60-х рр. минулого століття, показали їхню істотну відмінність від інших *Cnidisporidia*. Насамперед було відзначено, що на відміну від міксоспоридій та актиноміксидій, усі ядра мікроспоридій мають однакову будову — а їхні спори вкриті суцільною оболонкою та містять унікальні органоїди, що складають апарат екструзії. У 1971 р. було запропоновано виділити мікроспоридій в окремий клас (*Microsporidia*), що входив до типу *Sporozoa* (Tuzet et al., 1971). Наступні дослідження показали, що мікроспоридії істотно відрізняються не тільки від інших найпростіших, але й від інших еукаріот. У 1977 р. таксономічний статус мікроспоридій було підвищено до типу (Sprague, 1977; Weiser, 1977).



У наш час ні в кого не виникає сумнівів, що мікроспоридій слід розглядати як представників окремого ізольованого типу, однак найновіші дослідження показують їхню щораз більшу спорідненість з грибами, ніж з найпростішими. «Грибну» гіпотезу природи мікроспоридій підтримують схожість у структурі ядра (наявність диплокаріонів) та апарату Гольджі, наявність хітину в оболонці спори та спорідненість у способі ядерного поділу. Близькість мікроспоридій до грибів підтверджують також деякі дані біохімічних та молекулярних досліджень (Hirt et al., 1999; Keeling et al., 2000). Ще до появи молекулярних підтверджень грибної природи мікроспоридій Я. І. Старобогатов запропонував розмістити тип *Microspora* нарівні з типово грибною формою *Mucota* у царстві *Fungi* (Старобогатов, 1986). Підтверджуючи грибну гіпотезу природи мікроспоридій, С. Карпов (2000) виключає мікроспоридій з царства *Protista* і пропонує підвищити їх таксономічний статус до надтипу. Слід зауважити, що ще у 1990 р. група дослідників запропонувала новий таксономічний поділ живих організмів, орієнтуючись на результати аналізу спорідненості генетичної структури рибосомальної РНК (Woese et al., 1990). В основі нової класифікації лежить поділ живих організмів на три відокремлені групи: *Bacteria*, *Archea*, *Eucarya*, кожна з яких містить декілька царств, одне з яких відведено мікроспоридіям. Незважаючи на деяку спорідненість з грибами, мікроспоридії мають ряд характеристик, що відрізняють їх від цього царства. На противагу грибам мікроспоридії — організми типово одноклітинні, не утворюють тканин, міцеліальних структур та не мають мітохондрій. Клітини грибів, подібно до ранніх стадій розвитку мікроспоридій, формують слабо розвинені канали ендоплазматичного ретикулуму, проте на пізніх стадіях спорогонії в цитоплазмі клітин мікроспоридій вказані органіди досягають значного розвитку.

#### Проблеми класифікації мікроспоридій

Для більшості таксономічних схем, що стосувалися мікроспоридій, таксономічними критеріями найвищої ваги вважались структура спор та стадій спорогонії. Наявність чи відсутність мембрановидної обгортки стадій спорогонії та кількість спор, що продукує паразит всередині обгортки, розглядалися як ознаки найвищого рівня (Weiser, 1977; Sprague, 1977). У системі, запропонованій І. В. Ісці (1986), важливу роль для означення систематичної позиції відігравали особливості морфології апарату екструзії.

Інший підхід для означення рис вищих таксономічних рівнів було запропоновано американськими дослідниками В. Спрагом, Дж. Бекнелем та Е. Хазардом (Sprague et al., 1992). На їхню думку, головними критеріями для визначення систематичної позиції мікроспоридій слід вважати будову ядер та спосіб їхнього поділу. Відомо, що мікроспоридії мають ядра двох типів: ізольовані гаплокаріонічні ядра та подвійні ядра у вигляді диплокаріонів. Згідно з В. Спрагом та іншими (1992), тип *Microspora* формують два класи — *Dihaplophasea* і *Haplophasea* (Sprague et al., 1992). *Dihaplophasea* мають ядра у вигляді диплокаріонів протягом усього циклу розвитку (ряд *Dissociodihaplophasida*) чи його частини (ряд *Meiodihaplophasida*). *Haplophasea* не мають диплокаріотичних стадій будови ядра (ряди *Glugeida*, *Chyridiopsida*).

Революція у систематиці та філогенії, спровокована впровадженням досягнень молекулярної біології, викликала появу принципово нових підходів до розбудови таксономічних схем мікроспоридій. Використання особливостей структури геномів ядра та рибосом як головних таксономічних ознак викликало появу нових, нетрадиційних таксономічних схем та нових таксономічних ребусів, розв'язання яких потребує нових даних та нових досліджень. Ускладненню окреслення таксономічного положення мікроспоридій сприяли детальні вивчення їхніх

життєвих циклів. У щораз більшій кількості родів мікроспоридій відкрито існування декількох типів спорогонії, у одному чи кількох таксономічно відмінних, але екологічно споріднених хазяях. Одна з останніх спроб створення нової систематики мікроспоридій побудована на основі порівняльного аналізу малих відрізків геному 125 видів мікроспоридій, показала існування щонайменш п'ятьох крупних кладів, тісно пов'язаних із середовищем існування хазяїв (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005). Автори розділили тип Microsporidia на три класи. Клас Aquasporidia, що об'єднує мікроспоридій з прісноводних хазяїв, є парафілетичною групою і складається з трьох крупних кладів, натомість класи Marinosporidia та Terresporidia є монофілетичними і об'єднують мікроспоридій від морських та наземних хазяїв відповідно. Проведені дослідження, на думку авторів, показали непридатність використання класичних морфологічних методів до цілей розбудови вищих шаблів систематики мікроспоридій.

Ситуація в поглядах на еволюцію та філогенез мікроспоридій на початку XXI ст. є невизначеною. Нові дані, отримані завдяки впровадженню методів електронної мікроскопії та молекулярної біології, спричинили революційні зміни в поглядах на принципи розбудови систематики та окреслення місця мікроспоридій у системі живих організмів. Надалі без відповіді залишаються питання: чи мікроспоридії є примітивними організмами, що відокремились від інших Eucaryota ще до «великого вибуху» біологічного різноманіття, спричиненого появою мітохондріальних симбіонтів, чи вони є представниками однієї з численних філогенетичних гілок, що виникли внаслідок цього явища, які у процесі тривалої коеволуції з хазяями втратили мітохондрії та зредували структуру під впливом внутрішньоклітинного паразитизму? Чи деяка спорідненість з грибами вказує на коротший, ніж до цього часу вважалось, еволюційний шлях мікроспоридій, чи теж свідчить про прадавнє походження самих грибів? Відповіді на ці питання належить шукати у подальшому пізнанні життєвих циклів, особливостей ультраструктури та геномів мікроспоридій. З огляду на широке розповсюдження мікроспоридій посеред хазяїв, що належать до усіх відомих типів тварин, та відносно невелику кількість описаних видів мікроспоридій слід чекати в подальшому значного зросту знань про цих загадкових паразитів у міру відкриття нових таксонів та впровадженню новітніх методів досліджень.

- Иссу И. В.* Микроспоридии как тип паразитических простейших // Протозоология. — 1986. — **10**. — С. 6–136.
- Карпов С. А.* Система Протистов. 3-е изд. — СПб ; Омск : Ом ГПУ, 2000. — С. 117–125.
- Старобогатов Я. И.* К вопросу о числе царств эукариотических организмов // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. — 1986. — **144**. — С. 4–24.
- Bryan R. T., Schwartz D. A.* Epidemiology of microsporidiosis // The Microsporidia and Microsporidiosis / Eds M. Wittner, L. M Weiss. — Washington DC : Am. Soc. Microbiol, 1999. — P. 502–516.
- Deplazes P., Mathis A., Weber R.* Epidemiology and zoonotic aspects of microsporidia of mammals and birds // Contrib. Microbiol. — 2000. — **6**. — P. 236–260.
- Didier E. S.* Microsporidiosis: An emerging and opportunistic infection in humans and animals // Acta Tropica. — 2005. — **94**. — P. 61–76.
- Didier E. S., Stovall M. E., Green L. C. et al.* Epidemiology of microsporidiosis: sources and modes of transmission // Vet. Parasitol. — 2004. — **126**. — P. 145–166.
- Germot A., Philippe H., Le Guyader H.* Evidence for loss of mitochondria in Microsporidia from a mitochondrial-type HSP70 in *Nosema locustae* // Molecular and Biochemical Parasitology. — 1997. — **87**. — P. 159–168.
- Hirt R. P., Logsdon J. M., Healy Y. B. et al.* Microsporidia are related to Fungi: evidence from the largest subunit of RNA polymerase II and other proteins // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. — 1999. — **96**. — P. 580–585.
- Katinka M. D., Duprat S., Cornillot E. et al.* Genome sequence and gene compaction of the eukaryote parasite *Encephalitozoon cuniculi* // Nature. 2001. — **414** (6862). — P. 450–453.
- Keeling P. J.* Congruent evidence from alpha-tubulin and beta-tubulin gene phylogenies for a zygomycete origin of microsporidia // Fung. Genet. Biol. — 2003. — **38**. — P. 298–309.
- Keeling P. J., Luker M. A., Palmer J. D.* Evidence from beta-tubulin phylogeny that microsporidia evolved from within the fungi // Molecular Biology and Evolution. — 2000. — **17**. — P. 23–31.

- Lom J Nilsen F.* Fish microsporidia: fine structural diversity and phylogeny // International Journal for Parasitology. — 2003. — **33**. — P. 107–127.
- Naegeli C.* Über die neue Krankheit der Seidenraupe und verwandte Organismen // Botanische Zeitung. — 1857. — **15**. — P. 760–761.
- Schwartz D. A., Bryan R. T.* Microsporidial infections: progress in epidemiology and prevention // Emerging Infections. Vol. 3. / Eds W. M. Scheld, R. M. Craig, J. M. Hughes. — Washington DC : American Society of Microbiology, 1999. — P. 73–98.
- Sprague V.* Classification and phylogeny of the Microsporidia. Comparative Pathobiology // Eds Jr. L. A. Bulla, T. C. Cheng. — New York ; London : Plenum Press. — 1977. — P. 1–31.
- Sprague V., Becnel J. J., Hazard E. I.* Taxonomy of phylum Microspora // Critical Reviews in Microbiology. — 1992. — **18** (5/6). — P. 285–395.
- Stempell W.* Über Nosema bombycis Naegeli // Archiv für Protistenkunde. — 1909. — **16**. — P. 281–358.
- Tuzet O., Maurand J., Fize A. et al.* Proposition d'un nouveau cadre systématique pour les genres de Microsporidies // Comptes Rendus L'Academie des Sciences Paris. — 1971. — **272** (9). — P. 1268–1271.
- Vossbrinck Ch. R., Debrunner-Vossbrinck B. A.* Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations // Folia Parasitologica. — 2005. — **52**. — P. 131–142.
- Weiser J.* Contribution to the classification of the Microsporidia // Věstník Československé Společnosti Zoologické. — 1977. — **41**. — P. 308–320.
- Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L.* Towards a natural system of organisms: Proposal for the domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. — 1990. — **87**. — P. 4576–4579.

УДК 576.895.121

## ХОБОТКОВЫЙ АППАРАТ ЦЕСТОДЫ *GASTROTAENIA DOGIELI* (CYCLOPHYLLIDEA, HYMENOLEPIDIDAE)

Н. А. Поспехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН,  
ул. Портовая, 18, Магадан, 685000 Россия  
E-mail: posna@ibpn.ru

**Хоботковый аппарат цестоды *Gastrotaenia dogieli* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Поспехова Н. А.** — Изучено тонкое строение составляющих сложного хоботкового аппарата цестоды *Gastrotaenia dogieli* (Gynezinskaja, 1944): покровов, мускулатуры, желез покровного происхождения, нервных ганглиев хоботка и хоботкового влагалища, а также экскреторных каналов, обнаруженных только в хоботковом влагалище. Железа хоботка производит палочковидные гранулы, железа хоботкового влагалища — округлые плотные гранулы. Секрет выделяется мерокриновым путем с апикальной поверхности сколекса. Двудольный ганглий хоботкового влагалища связан с одиночным хоботковым ганглием посредством связки, которая пронизывает мышечную стенку хоботка. Хоботковый ганглий дает нервные волокна, образующие сенсорные окончания в апикальном тегументе хоботка. Обсуждается роль хоботкового аппарата у представителей Cyclophyllidea.

**Ключевые слова:** Cestoda, ультраструктура, хоботковая железа, нервная система, взаимоотношения паразит–хозяин.

**Rostellar Apparatus in Cestode *Gastrotaenia dogieli* (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Pospekhova N. A.** — Fine structure of the complex rostellar apparatus components: covers, a musculature, glands of cover origin, nervous ganglions of rostellum and rostellar sac and excretory canals (the latter found only in rostellar sac) has been studied in *Gastrotaenia dogieli* (Gynezinskaja, 1944). Rostellar gland produces the rod-like granules, rostellar sac gland — the round dense bodies. The glandular secret is released merocrinely from the apex of the scolex. The bilateral rostellar sac ganglia is connected with single rostellar ganglia by connective, which penetrates the rostellar muscle wall. Rostellar ganglia gives rise to nervous filaments, forming ciliated sensory endings in apical tegument of the rostellum. The possible functions of rostellar apparatus in Cyclophyllidea are discussed.

**Key words:** Cestoda, ultrastructure, rostellar gland, nervous system, host–parasite relationships.

### Введение

Хоботковый аппарат цестод служит для фиксации, а также для перемещения паразита в организме хозяина (Спасский, 1986). Строение хоботкового аппарата и размеры хоботковых крючков являются важными систематическими признаками, которым уделяется значительное внимание при описании новых видов цестод. Однако при этом рассматривают детали строения, имеющие отношение к фиксаторной функции и хорошо заметные на светооптическом уровне: крючья и мышцы, формирующие стенки хоботка и хоботкового влагалища. Согласно А. А. Спасскому (1986) сложный хоботковый аппарат цепней состоит из хоботка, хоботкового влагалища, ретрактора хоботка и хоботковых крючков.

Сравнительно недавно в качестве систематического признака у представителей отряда Cyclophyllidea стали учитывать наличие желез в хоботковом аппарате (Вона, 1994).

Электронно-микроскопическое изучение сколекса циклофиллид позволило детализировать имеющуюся информацию, выявить в пределах хоботкового аппарата элементы нервной и экскреторной систем, установить взаимосвязь обнаруженных хоботковых желез с покровами сколекса (Webb, Davey, 1975; Thompson et al., 1979; Поспехова и др., 1993; Поспехова, Поспехов, 1998; Поспехова, 2009 а, б). Полученные данные позволяют предположить, что функциональное значение хоботкового аппарата циклофиллид в реализации паразито-хозяинных отношений не ограничивается только фиксацией и локализацией паразита.

Покровы сколекса постоянно или время от времени находятся в тесном контакте с тканями хозяина и наиболее подвержены воздействию его защитных реакций. Кроме того, вооруженные хоботки циклофиллид в процессе фиксации нарушают целостность тканей хозяина, что приводит к обострению конфликта и вызывает необходимость развития у паразита защитных механизмов, обеспечивающих

целостность его органов фиксации. Одним из таких механизмов является секреторная деятельность покровного синцития (тегумента), и в особенности его специализированных цитонов (ядросодержащих частей), которые у циклофиллидей сконцентрированы в пределах хоботкового аппарата. Предположение о защитной роли секрета специализированных железистых цитонов поддерживается многими авторами (Thompson et al., 1979; Kumazawa, Yagi, 1988; Поспехова и др., 1988), хотя экспериментальные свидетельства иммунодепрессивной роли желез покровного происхождения единичны (Давыдов, Микряков, 1986, 1988).

Большинство циклофиллидей являются кишечными паразитами, и зона контакта их с тканями хозяина ограничивается поверхностью органов фиксации. Цестоды *G. dogieli* паразитируют под кутикулой мускульного желудка пластинчатоклювых, поэтому их можно рассматривать как тканевых паразитов, что характерно для метацестод циклофиллидей, и является исключением для ленточных стадий. Тканевая локализация *G. dogieli* в значительной степени упраздняет фиксаторные функции присосок и хоботкового аппарата, однако мускулатура и вооружение последнего сохранили высокую степень организации, в отличие от мускулатуры присосок, которая подверглась значительной редукции (Давыдов и др., 1990).

Изучение тонкой морфологии хоботкового аппарата *G. dogieli* представляет интерес как в плане сравнительно-морфологическом, так и для понимания особенностей паразито-хозяинных взаимоотношений у циклофиллидей.

### Материал и методы

Материалом для исследования послужили половозрелые особи *Gastrotaenia dogieli*, извлеченные из-под кутикулы мускульного желудка шилохвосты (*Anas acuta*), добытой в окр. Чаунского биологического стационара ИБПС (Северо-Западная Чукотка). Для фиксации брали только живых цестод, что сводило к минимуму деструкцию тканей, но, как правило, приводило к втягиванию хоботка. Фиксацию проводили 4%-ным раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере (pH 7,2) в течение двух часов. После фиксации материал отмывали в растворе сахарозы, дополнительно фиксировали в 2%-ном растворе OsO<sub>4</sub> в течение 12 ч, после чего окрашивали в 1,5%-ном растворе уранилацетата, обезвоживали и помещали в смесь ЭПОН-аралдит. Срезы, полученные на ультрамикротоме ЛКВ, докрасивали уранилацетатом, контрастировали свинцом по Рейнольдсу и исследовали в электронных микроскопах BS-500 фирмы «Tesla» и JEM-100C.

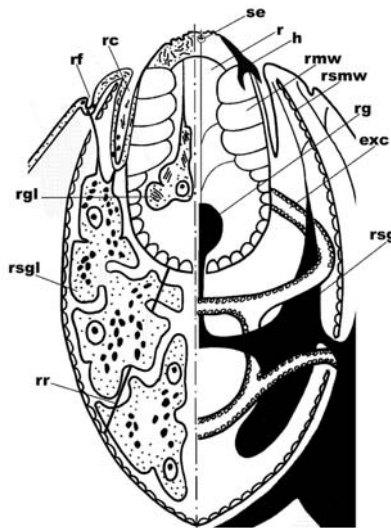


Рис. 1. Хоботковый аппарат цестоды *G. dogieli* (схема): exc — экскреторный канал; h — крючок; r — хоботок; rc — ретракционный канал; rf — кольцевая складка; rg — хоботковый ганглий; rgl — хоботковая железа; gmw — мышечная стенка хоботка; rr — ретрактор хоботка; rsg — ганглий хоботкового влагалища; rsgl — железа хоботкового влагалища; rsmw — мышечная стенка хоботкового влагалища; se — чувствительное окончание.

Fig. 1. Rostellar apparatus in cestode *G. dogieli* (cheme): exc — excretory canal; h — hook; r — rostellum; rc — retractory canal; rf — ring fold; rg — rostellar ganglion; rgl — rostellar gland; gmw — rostellar muscular wall; rr — rostellar retractor; rsg — rostellar sac ganglion; rsgl — rostellar sac gland; rsmw — rostellar sac muscular wall; se — sensory ending.

## Результаты

### Анатомия

Хоботковый аппарат *G. dogieli* (рис. 1) при втянутом хоботке имеет длину около 0,07 мм и ширину 0,05 мм, а его объем составляет примерно треть объема сколекса. Хоботок вооружен 10 крючьями. Мышечные стенки хоботка и хоботкового влагалища имеют сходную организацию. Они состоят из внешнего продольного и внутреннего кольцевого слоев. Кольцевая мускулатура хоботка более развита, чем в хоботковом влагалище, и значительно превосходит по толщине наружный слой продольных мышц.

В полости, образованной мышечными стенками хоботка, располагаются компактный железистый синцитий и хоботковый ганглий.

Хоботковое влагалище простирается от кольцевой складки, окружающей ретракционный канал, до основания сколекса.

Основной объем хоботкового влагалища занимает массивный железистый синцитий, пронизанный экскреторными каналами и мышцами — ретракторами хоботка, которые крепятся к основанию хоботка и стенке хоботкового влагалища. Парный ганглий хоботкового влагалища, связанный с хоботковым ганглием и церебральным ганглием, находящимся за пределами хоботкового аппарата, располагается симметрично в основании хоботкового влагалища. Нервные волокна и экскреторные каналы проникают в полость хоботкового влагалища с двух сторон ближе к основанию хоботкового влагалища. В основание хоботка проникает пучок нервных волокон от комиссуры, связывающей доли ганглия хоботкового влагалища.

### Ультраструктура

#### Хоботок (рис. 2, 3)

Компактный железистый синцитий в хоботке образован специализированными цитонами тегумента. Цитоплазма и кариоплазма их отличается повышенной электронной плотностью (рис. 2, 1), в отростках обычны липидные капли. Секрет по своим очертаниям напоминает типичные для цитонов тегумента палочковидные или гантелевидные гранулы, но имеет большую длину (от 300 до 600 нм) и умеренную электронную плотность. По цитоплазматическим отросткам секрет направляется в дистальную цитоплазму тегумента (далее — тегумента) хоботка (рис. 3, 1). Здесь его содержимое становится менее плотным, размеры увеличиваются, ограничивающая мембрана часто не выявляется. Выведение секрета происходит мерокриновым способом с апикальной и латеральной поверхностей хоботка. За пределами тегумента содержимое секреторных гранул образует скопления мелкозернистого материала, который постоянно регистрируется в полости ретракционного канала (рис. 3, 2).

Ганглий, расположенный в основании хоботка, состоит из 6–8 нейронов, расположенных ближе к мышечным стенкам хоботка, и нейропиля, занимающего центральное положение (рис. 2, 1). Нейроны отличаются небольшой плотностью кариоплазмы и цитоплазмы. Мелкие плотные гранулы отмечаются в нейронах и отростках, а также в нервных волокнах, связывающих хоботковый ганглий с комиссурой ганглия хоботкового влагалища (рис. 2, 2).

Отростки нейронов хоботкового ганглия следуют к мышечным стенкам хоботка и тегументу апикальной части хоботка, где образуют чувствительные окончания диаметром от 0,8 до 1,2 мкм (рис. 3, 1). Некоторые из них имеют ресничку и опорное кольцо. Все отмеченные окончания содержат многочисленные светлые везикулы.

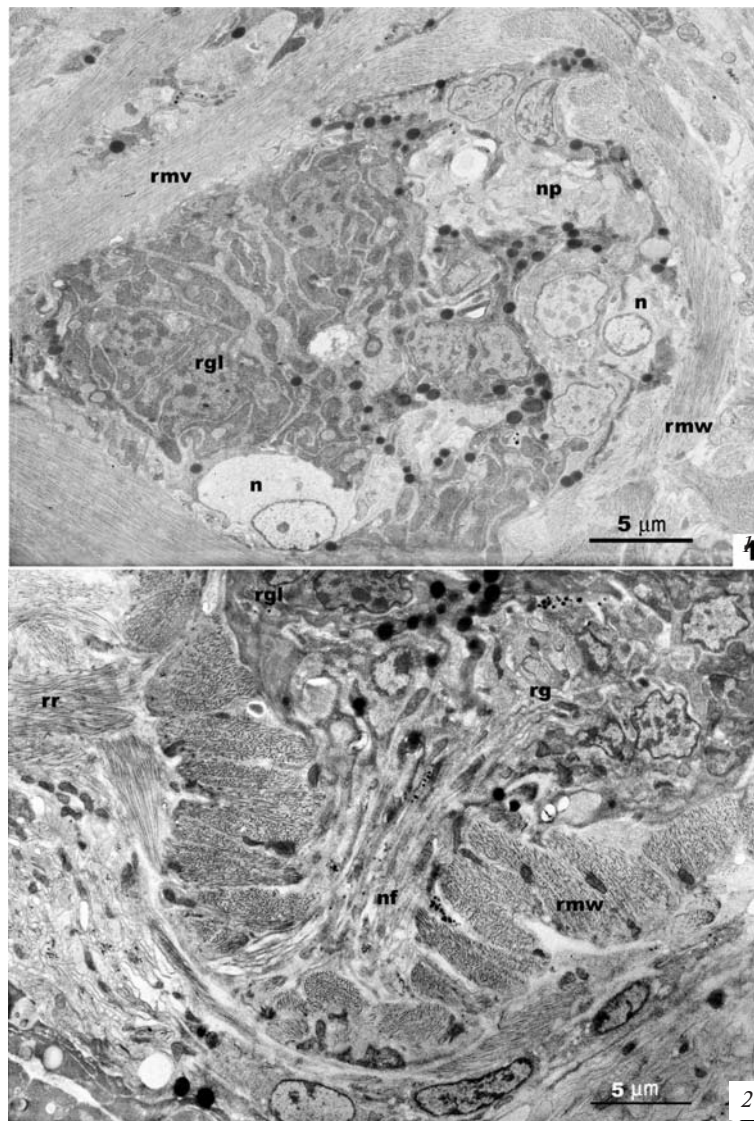


Рис. 2. Хоботок *G. dogieli*: 1 — центральная часть с хоботковой железой (rgl), нейронами (n) и нейропилем (np) хоботкового ганглия, ограниченной мышечной стенкой хоботка (rmw); 2 — основание хоботка с ретрактором хоботка (rr), хоботковым ганглием (rg), хоботковой железой (rgl) и нервными волокнами (nf), входящими через мышечную стенку хоботка (rmw).

Fig. 2. Rostellum in *G. dogieli*: 1 — central part with rostellar gland (rgl), neurons (n) and neuropile (np) of rostellar ganglion, limited by rostellar muscular wall; 2 — the base of rostellum with rostellar retractor (rr), rostellar ganglion (rg), rostellar gland (rgl) and nerve fibers (nf), passed through the rostellar muscular wall (rmw).

#### Хоботковое влагалище (рис. 4, 5).

Передняя часть хоботкового влагалища у большинства исследованных экземпляров имеет участки повышенной электронной плотности за счет скоплений железистого секрета в отростках и дистальной цитоплазме тегумента (рис. 4, 1).

В латеральной части хоботкового влагалища наблюдается утолщение его мышечной стенки: с внутренней стороны от кольцевой мускулатуры располагается слой продольных мышц, превосходящий по мощности наружный (рис. 5, 1).

К стенкам прилегают крупные экскреторные каналы, внутренняя поверхность которых покрыта круглыми микроворсинками с плотным ядром, расположенными

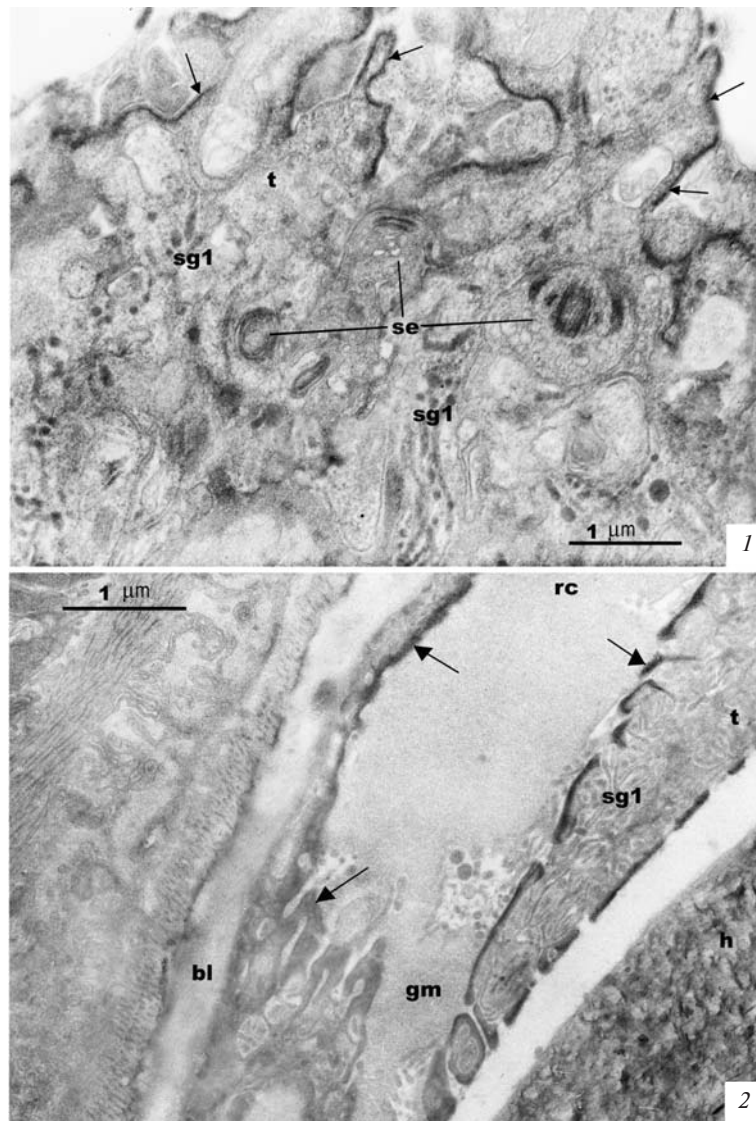


Рис. 3. Апикальная часть хоботка *G. dogieli*: 1 — тегумент (t) апикальной части хоботка с чувствительными окончаниями (se) и секретом железы хоботка (sg1); 2 — секрет железы хоботка (sg1) в тегументе (t) хоботка вблизи хоботковых крючьев (h) и зернистый материал (gm) в полости ретракционного канала (rc). Стрелками показаны отложения плотного материала под наружной мембраной тегумента.

Fig. 3. Apical part of the rostellum in *G. dogieli*: 1 — distal tegumentary cytoplasm (t) with sensory endings (se) and rostellar gland secretion (sg1); 2 — rostellar gland secretion (sg1) at the rostellar tegument (t) near the hook (h) and granular material (gm) at the retractory canal (rc). The dense material deposits (arrows) are present under the outer membrane of tegument.

в 3–4 ряда. Наружная поверхность стенок экскреторных каналов состоит из длинных и тонких мембранных выростов, образующих рыхлую массу вокруг каналов и проникающих в межклеточное пространство железистого синцития.

Железистый синцитий скомпонован в продолговатые доли, содержащие по 5–6 ядер (рис. 4, 2).

В основании хоботкового влагалища симметрично располагаются 2 доли ганглия хоботкового влагалища, дающего отростки к мышечным стенкам и покровам в апикальной части сколекса, где они образуют ресничковые чувствительные окончания вокруг ретракционного канала. Округлые или веретено-



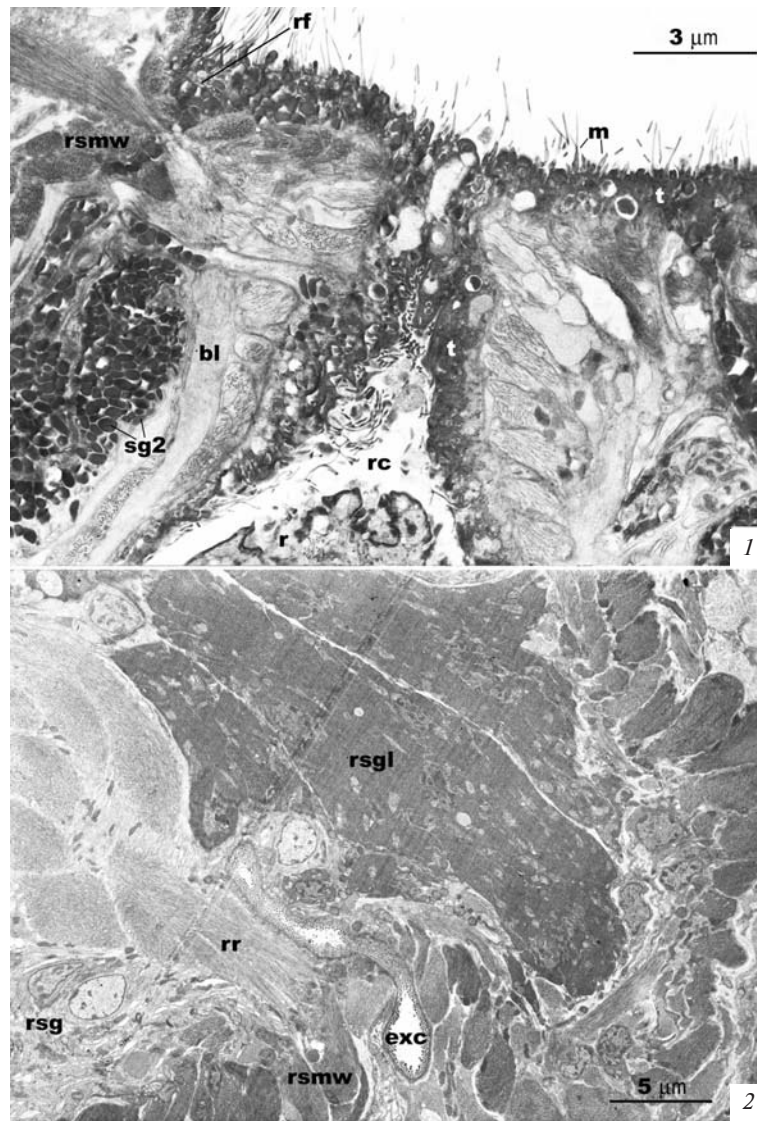


Рис. 4. Хоботковое влагалище *G. dogieli*: 1 — передняя часть с кольцевой складкой (rf) и ретракционный канал (rc) со втянутым хоботком (r). Видны крупные отростки с секретом желез хоботкового влагалища (sg2), поступающим в дистальную цитоплазму тегумента (t), мышечная стенка хоботкового влагалища (rsmw), базальная пластинка (bl), шиловидные микротрихии (m); 2 — основание с ганглием хоботкового влагалища (rsg), железой хоботкового влагалища (rsgl), ретрактором хоботка (rr) и экскреторным каналом (exc), пронизывающим стенку хоботкового влагалища (rsmw).

Fig. 4. Rostellar sac in *G. dogieli*: 1 — anterior part with ring fold (rf) and retractory canal (rc) with retracted rostellum (r). Section showing large processes with rostellum sac gland secretion (sg2), comes to the distal tegumentary cytoplasm (c), rostellum sac muscular wall (rsmw), basal lamina (bl), spine-like microtriches (m); 2 — the base with rostellum sac ganglion (rsg), rostellum sac gland (rsgl), rostellum retractor (rr) and excretory canal (exc), penetrating rostellum sac wall (rsmw).

видные нейроны компактно располагаются вокруг нейропиля (рис. 5, 2), содержащего отростки с мелкими (40–45 нм) плотными и более крупными (80–140 нм) ацентричными гранулами. Регулярно отмечаются плотные контакты между отростками, входящими в нейропиль.

Особенности тонкой морфологии желез хоботкового влагалища позволяют разделить исследованных цестод на 2 группы. В одной — для желез характерны полигональные или удлинённые ядра с большим количеством гетерохроматина и

значительной плотностью кариоплазмы и цитоплазмы (рис, 4, 2). В этом случае перикарионы и отростки заполнены расширенными цистернами шероховатого эндоплазматического ретикулума (ШЭР), а многочисленные зоны Гольджи окружены формирующимися секреторными гранулами. Железы другой группы

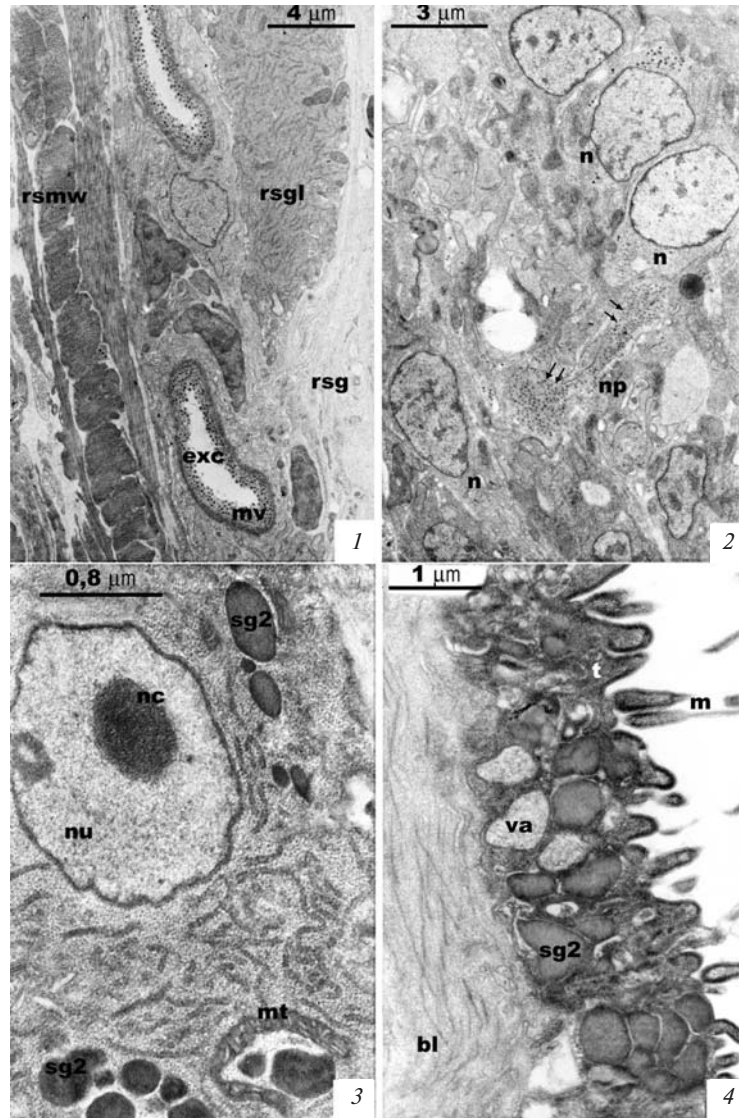


Рис. 5. Детали строения хоботкового влагалища *G. dogieli*: 1 — срез, показывающий стенку хоботкового влагалища, состоящую из трех слоев (rsmw), экскреторный канал (exc) с округлыми микровилями (mv), железу хоботкового влагалища (rsgl) и часть ганглия хоботкового влагалища (rsg); 2 — фрагмент ганглия хоботкового влагалища с нейронами (n) и нейропилем (np). В отростках нейронов обычны мелкие плотные гранулы (стрелки); 3 — фрагмент железы хоботкового влагалища с ядром (nu), ядрышком (nc), шероховатым эндоплазматическим ретикулом (rer), секреторными гранулами (sg2) и крупными митохондриями (mt); 4 — тегумент (t) вблизи кольцевой складки с микротрихиями (m), гранулами секрета (sg2), вакуолями (va) и толстой базальной пластинкой (bl).

Fig. 5. The details of rostellar sac in *G. dogieli*: 1 — lateral part section showing three muscular layers in rostellar sac muscular wall (rsmw), excretory canal (exc) with round microvilli (mv), rostellar sac gland (rsgl) and part of rostellar ganglion (rg); 2 — fragment of rostellar sac ganglion with neurons (n) and neuropile (np). Numerous small dense granules (arrows) are present in the nervous processes; 3 — fragment of the rostellar sac gland with nucleus (nu), nucleolus (nc), rough endoplasmic reticulum (rer), secretory granules (sg2) and large mitochondria (mt); 4 — tegument (t) near the ring fold with microtriches (m), secretory granules (sg2), vacuoles (va) and thick basal lamina (bl).

цестод отличаются округлыми ядрами с минимальным количеством гетерохроматина, незначительной плотностью карิโอплазмы и цитоплазмы и менее развитым ШЭР (рис. 5, 3). Митохондрии в железе хоботкового влагалища таких экземпляров имеют длину до 800 нм и неправильную форму, матрикс их уплотнен, кристы расширены. Секреторные гранулы, немногочисленные в базальном отделе железы, имеют округлую или овальную форму, диаметр — 400–800 нм. Цитоплазматические отростки, армированные микротрубочками, доставляют секреторные гранулы в дистальную цитоплазму тегумента кольцевой складки и ретракционного канала (рис. 4, 1), пронизывая субтегументальную мускулатуру и базальную пластинку тегумента.

В передней части железы и дистальной цитоплазме тегумента образуются скопления гранул, где они приобретают полигональную или уплощенную форму (рис. 4, 1; 5, 4). Отдельные гранулы выявляются в тегументе задних отделов хоботка (при вытянутом хоботке), а также в просвете ретракционного канала.

Кроме гранул в тегументе отмечены вакуоли с гранулярным содержимым разной плотности, которые иногда открываются на поверхность тегумента.

Тегумент апикальной части сколекса вокруг ретракционного канала имеет незначительную толщину дистальной цитоплазмы и покрыт микротрихиями шиловидной формы (рис. 4, 1). Они имеют цилиндрическую базальную часть высотой около 300 нм и длинный, до 3 мкм, тонкий апикальный конец.

Покровы хоботка и ретракционного канала лишены микротрихий. Тегумент апикальной части хоботка покрыт глубокими складками, толщина его составляет более 6 мкм. На латеральной поверхности хоботка и стенках ретракционного канала его толщина уменьшается до 0,3–0,5 мкм. Базальная пластинка, подстилающая дистальную цитоплазму тегумента, более развита на стенках ретракционного канала и латеральной поверхности хоботка, однако и вблизи кольцевой складки она нередко превышает толщину дистальной цитоплазмы (рис. 5, 4). К характерным особенностям тегумента ретракционного канала и хоботка, кроме отсутствия микротрихий, относится также отложение плотного материала под наружной мембраной (рис. 3, стрелки).

### Обсуждение

Морфология хоботкового аппарата *G. dogieli* в целом сходна с таковой других представителей отряда Cyclophyllidea, имеющих развитый вооруженный хоботок. Для мышечной составляющей хоботкового аппарата таких циклофиллид характерно наличие двухслойной оболочки хоботка и хоботкового влагалища, состоящей из внутреннего кольцевого и наружного продольного слоев, а также мускулов — ретракторов хоботка (Спасский, 1986; Kumazawa, Yagiu, 1988; Давыдов и др., 1990; Поспехова, 2001, 2009 а). У *G. dogieli* хорошо развиты мускулы — ретракторы хоботка и кольцевая мускулатура стенок хоботка и хоботкового влагалища. Кроме того, у нее обнаружены добавочные продольные мышцы с внутренней стороны от кольцевой мускулатуры хоботкового влагалища. Упразднение фиксаторных функций органов фиксации вследствие локализации *G. dogieli* под кутикулой мускульного желудка вызвало редукцию радиальной мускулатуры присосок (Давыдов и др., 1990), но не повлекло за собой дегенерации мускулатуры хоботка. Вероятно, он принимает участие в перемещении цестоды, закориваясь в тканях хозяина и подтягивая стробилу сокращением мышц — ретракторов хоботка.

Организация нервной ткани в пределах хоботкового аппарата соответствует описанной для других циклофиллид с развитыми вооруженными хоботками (Webb, Davey, 1975). В хоботке *G. dogieli* имеется маленький одиночный ганглий, в хоботковом влагалище — парный ганглий, состоящий из двух долей, связанных комиссурой. Эти ганглии связаны между собой, а также с церебральным

ганглием за пределами хоботкового аппарата, посредством пучков нервных волокон, пронизывающих мышечные стенки хоботка и хоботкового влагалища.

В ганглионарных нейронах и нейропиле отмечено 2 типа гранул, отростки регулярно образуют плотные контакты, хотя настоящих синапсов не отмечено (Бисерова, Давыдов, 1988).

Важной особенностью нервной системы *G. dogieli* являются чувствительные окончания, обнаруженные в тегументе апикальной части хоботка (Поспехова, Поспехов, 1988). Этот лишенный микротрихий участок покровов обычно служит для выведения секрета хоботковых желез, которое у циклофиллидей осуществляется чаще всего апокриновым способом (Поспехова, 2001). При этом происходит потеря части цитоплазмы, которая затем обновляется в результате деятельности хоботковых железистых цитонов. У *G. dogieli* выведение секреторного материала с поверхности хоботка происходит мерокриновым способом. Кроме того, под наружной мембраной тегумента хоботка обнаружены отложения плотного материала, которые, вероятно, придают ей механическую прочность и препятствуют разрушению мембраны при массовом выведении секрета. Не исключено, что эти два обстоятельства обеспечивают сохранение структурной целостности тегумента апикальной части хоботка, что делает возможным нахождение в нем чувствительных окончаний. Функция окончаний связана, скорее всего, с ориентацией паразита при активном перемещении под кутикулой мышечного желудка хозяина.

В целом нервная система хоботкового аппарата *G. dogieli* имеет достаточно высокий уровень организации, а наличие чувствительных окончаний в апикальной части хоботка, что не отмечено более ни у одного представителя подотряда Нутеполепидата, позволяет предполагать участие хоботкового аппарата в сенсорной рецепции.

В хоботковом влагалище *G. dogieli*, кроме нервных и железистых элементов, располагаются крупные экскреторные сосуды, однако не обнаружено ни мелких собирательных канальцев, ни ресничных клеток (циртоцитов) (Поспехова и др., 1993). Стенки каналов образуют массу длинных извитых отростков, проникающих в межклеточное пространство железы. Возможно, именно они берут на себя функцию терминальных отделов экскреторной системы. За пределами хоботкового аппарата выросты стенок каналов формируют подобие оболочки вокруг церебрального ганглия (Бисерова, Давыдов, 1988), участвуя, по предположению авторов, в обменно-выделительных процессах.

Внутренняя поверхность экскреторных каналов хоботкового влагалища *G. dogieli* покрыта круглыми микроворсинками, расположенными в три-четыре слоя, тогда как выстилка каналов за пределами хоботкового влагалища состоит из одного слоя микроворсинок (наши данные). Возможно, различия в количестве микроворсинок отражает высокую функциональную активность экскреторных каналов в хоботковом влагалище *G. dogieli*.

Наличие специализированных железистых элементов в пределах хоботкового аппарата циклофиллидей было отмечено у представителей многих видов (Thompson et al., 1979; Kumazawa, Yagi, 1988; Поспехова и др., 1988; Давыдов и др., 1990; Поспехова, Поспехов, 1998; Поспехова, 2001). Создается впечатление, что при наличии хоботкового аппарата в нем обязательно имеются железы, образованные специализированными цитонами тегумента. Поэтому присутствие желез в хоботковом аппарате не может, на наш взгляд, расцениваться как характерный признак лишь некоторых представителей семейства Dilepididae (Bona, 1994).

Морфология секрета железы хоботка и хоботкового влагалища *G. dogieli* имеет сходство с таковой у *Diorchis stefanski* Czaplinski, 1956 (Поспехова, Поспехов, 1993). У обоих цестод железа хоботка производит палочковидные и гантелевидные гранулы, близкие по морфологии к типичным для тегумента цестод. Однако они

имеют более крупные размеры, а в процессе перемещения в тегумент хоботка и далее — во внешнюю среду, теряют оболочку, образуя скопления мелкогранулярного материала вблизи поверхности тегумента. Крупные плотные гранулы, которые производит железа хоботкового влагалища у *G. dogieli* и *D. stefanskii*, также попадают в покровы апикальной части сколекса и хоботка, а затем обнаруживаются в полости ретракционного канала.

Отмеченные нами различия морфологии железы хоботкового влагалища среди изученных экземпляров *G. dogieli* объясняются, вероятно, разным функциональным состоянием железы. Количество гетерохроматина, степень развития ШЭР и комплексов Гольджи, а также количество секреторных гранул, находящихся в стадии формирования и местах выведения, различаются весьма существенно, что указывает на периодичность синтетической активности железы. Поскольку цестоды данного вида перемещаются под кутикулой мускульного желудка, используя вооруженный хоботок, то активность желез хоботкового влагалища может возрастать в ответ на защитную реакцию хозяина, вызванную повреждением его тканей.

Интересно, что хоботковая железа *G. dogieli* не имеет морфологических признаков подобной периодичности. Возможно, секрет железы хоботка обеспечивает некий «фоновый» уровень защиты тканевого паразита, тогда как железа хоботкового влагалища активизируется в моменты обострения конфликта паразит-хозяин.

Функциональное значение хоботковых желез остается неясным, однако предположение об их защитных функциях (Thompson et al., 1979; Kumazawa, Yagiu, 1988; Поспехова и др., 1988) кажется небезосновательным, учитывая повреждающее действие хоботковых крючьев и ответное развитие иммунных реакций хозяина.

Таким образом, данные, полученные при изучении морфологии хоботкового аппарата *G. dogieli*, позволяют с большей уверенностью предполагать, что функции хоботкового аппарата циклофиллид не исчерпываются фиксацией и локомоцией, но включают в себя участие в сенсорной рецепции и защите от иммунных реакций хозяина.

Работа выполнена при поддержке грантов Президиума ДВО 09–III–А–06–218 и РФФИ — ДВО 09–04–98523–р\_восток\_а.

Бисерова Н. М., Давыдов В. Г. Ультраструктурные особенности нервной системы *Gastrotaenia dogieli* (Cestoda: Hymenolepididae): Материалы II Всесоюз. конф. «Простые нервные системы» (Казань, 4–6 окт. 1988). — Л.: Наука, 1988. — С. 23–26.

Давыдов В. Г., Микряков В. Р. Экспериментальное изучение функциональной роли фронтальных желез у *Eubothrium rugosum* // Биол. внутр. вод. — 1986. — 70. — С. 55–59.

Давыдов В. Г., Микряков В. Р. Адаптивные структуры тела некоторых цестод, связанные с защитой паразитов от влияния организма хозяев // Тр. ГЕЛАН. — 1988. — 36. — С. 88–100.

Давыдов В. Г., Поспехова Н. А., Юрлова Н. И. Ультраструктурная организация сколекса и покровов стробилы *Gastrotaenia dogieli* (Cestoda: Hymenolepididae) // Паразитология. — 1990. — 24. — С. 207–215.

Поспехова Н. А. Морфо-функциональные особенности сколекса циклофиллид: Автореф. ... канд. дис. — М, 2001. — 23 с.

Поспехова Н. А. Хоботковые железы двух цестод семейства Dilepididae // Паразитология. — 2009 а. — 43. — С. 57–69.

Поспехова Н. А. Железа хоботкового влагалища *Cloacotaenia megalops* (Cestoda: Hymenolepididae) // Зоология беспозвоночных. — 2009 б. — 6. — С. 33–46.

Поспехова Н. А., Поспехов В. В. Строение нервной системы сколекса цестод с различной экологией и морфологией прикрепительных органов // Материалы II Всесоюз. конф. «Простые нервные системы» (Казань, 4–6 окт. 1988 г.). — Л.: Наука, 1988. — С. 243–246.

Поспехова Н. А., Поспехов В. В. Ультраструктура сколекса *Diorchis stefanskii* (Cestoda: Hymenolepididae). Хоботковая железа // Паразитология. — 1998. — 32. — С. 538–543.

Поспехова Н. А., Краснощекоев Г. П., Плужников Л. Т. Железистый аппарат хоботка *Dilepis undula* (Cestoda, Dilepididae) // Паразитология. — 1988. — 22. — С. 14–20.

Поспехова Н. А., Краснощекоев Г. П., Поспехов В. В. Протонефридиальная система сколекса циклофиллид // Паразитология. — 1993. — 27. — С. 48–53.

- Спасский А. А.* Хоботковый аппарат цепней и типы его строения // Известия АН Молд. ССР. Сер. Биол. и хим. наук. — 1986. — **1**. — С. 51–54.
- Bona F. V.* Family Dilepididae Railliet & Henry // Keys to the cestode parasites of vertebrates / L. F. Khalil, A. Jones, R. A. Bray. — Wallingford : CAB International, 1994. — P. 443–554.
- Kumazawa H., Yagiu K.* Rostellar gross anatomy and the ultrastructural and histochemical characterization of the rostellar tegument-related structures in *Hymenolepis nana* // Internat. J. Parasitol. — 1988. — **18**. — P. 739–746.
- Thompson R. C. A., Dunsmore J. D., Hayton A. R.* Echinococcus granulosus: secretory activity of the rostellum of the adult cestode in situ in the dog // Exp. Parasitol. — 1979. — **48**. — P. 144–163.
- Webb R. A., Davey K. G.* The gross anatomy and histology of the nervous system of the metacestode of *Hymenolepis microstoma* // Can. J. Zool. — 1975. — **53**. — P. 661–677.

УДК 632.651

## НОВИЙ ПІДХІД ДО МОНІТОРИНГУ НЕМАТОДОЗІВ РОСЛИН

Д. Д. Сігарьова, Т. О. Галаган, К. С. Нікішичева

Інститут захисту рослин УААН,  
вул. Васильківська, 33, Київ, 03022 Україна  
E-mail: galaganta@mail.ru

**Новий підхід до моніторингу нематодозів рослин.** Сігарьова Д. Д., Галаган Т. О., Нікішичева К. С. — Запропоновано принципово нову схему нематологічного моніторингу, яка складається з послідовних етапів: 1 — візуальне виявлення вогнищ нематодозів (огляд насаджень з метою виявлення рослин з ознаками паразитування нематод); 2 — відбір зразків хворих рослин та (або) ґрунтових проб; 3 — лабораторне виділення та фіксація нематод з паралельним визначенням показників росту і розвитку рослин; 4 — визначення видової належності нематод; 5 — підрахунок чисельності нематод; 6 — картування вогнищ; 7 — визначення рівня шкідливості досліджуваних популяцій нематод шляхом використання кореляційного та регресійного аналізу або співставлення отриманих результатів щодо чисельності нематод з відомими порогоми шкодочинності; 8 — прогноз (створення прогностичної моделі розвитку захворювання з урахуванням рівня чисельності нематод, сортименту рослин та конкретних ґрунтово-кліматичних умов).

**Ключові слова:** сільськогосподарські культури, паразитичні нематоди, еколого-біологічні особливості, моніторинг, прогноз.

**The New Approach to Monitoring of Plant Nematodosis.** Sigareva D. D., Galagan T. A., Nikishicheva K. S. — Essentially new circuit of nematological monitoring, including such consecutive stages is offered: 1 — visual detection the foci of nematodosis (inspection of plantings with the purpose of revealing plants with symptoms of nematode infection); 2 — sampling of infected plants and (or) soil; 3 — laboratory extraction and fixing of nematodes with parallel definition of parameters of growth and development of plants; 4 — identification of nematode specific composition; 5 — calculation of number of nematodes; 6 — mapping the foci; 7 — calculation of the threshold of harmfulness of researched populations by and applications correlation and regression analysis or comparison of obtained results related to the number of nematodes with known harmfulness threshold; 8 — the forecast (creation of predictive model taking into account the level of soil invasion with pathogen, assortment of cultivated varieties of plants, and concrete soil — climatic conditions).

**Key words:** agricultural crops, parasitic nematodes, ecologically-biological features, monitoring, forecast.

### Вступ

За тлумачним словником, моніторинг (від латинського *monitor* — наглядач, *monere* — дивитись) — це система спостережень, оцінка та прогноз. Прогноз (від грецького — передбачення) — передбачення розвитку та результату певних подій, явищ, на основі наявних даних. Отже, прогноз — це складова і заключна частина моніторингу, яка може бути здійснена після проведення системи спостережень та оцінки. Саме прогноз є підставою для прийняття відповідних рішень.

У цьому контексті фітосанітарний моніторинг — це система спостережень за появою, розвитком і шкідливістю фітофагів, збудників хвороб та бур'янів, яка закінчується прогнозом очікуваних втрат сільськогосподарської продукції для прийняття рішень щодо необхідності застосування захисних заходів. Об'єктами фітосанітарного моніторингу будуть як патогенні організми, так і їхні хазяїни (сільськогосподарські культури). Тому при створенні систем фітосанітарного моніторингу необхідно використовувати сучасні методи спостереження як за патогенними організмами, так і за культурами, яким вони шкодять. Цим вимогам відповідає розроблений нами комплексний підхід до вивчення нематодозів сільськогосподарських культур, який поєднує співставлення еколого-біологічних особливостей наявних популяцій фітопатогенних нематод із симптомами прояву захворювань рослин, спричинених ними, втратами якості рослинної продукції та врожаю. Нами було розроблено принципово нову схему, яка стала основою моніторингу окремих нематодозів і може бути використана для моніторингу інших фітопатогенних організмів.

### Матеріал та методи

Матеріалом слугували результати багаторічних досліджень лабораторії нематології Інституту захисту рослин УААН щодо еколого-біологічних особливостей збудників найважливіших нематодних хвороб сільськогосподарських рослин: *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975; *Heterodera shashitii* Schmidt, 1871; *Heterodera avenae* Wollenweber, 1924; *Pratylenchus pratensis* (de Man, 1880) Filipjev, 1936; *Ditylenchus dipsaci* (Kühr, 1857) Filipjev, 1936; *Tylenchorhynchus dubius* (Butschli, 1873) Filipjev, 1936; *Longidorus elongatus* (de Man, 1876) Thorne et Swanger, 1936, симптомів прояву нематодозів рослин, а також методичних особливостей проведення польових та лабораторних робіт нематологічного спрямування. Використовували розроблений в лабораторії комплексний підхід щодо вивчення нематодозів сільськогосподарських культур (Сигарева, 2007).

### Результати і обговорення

Характерною рисою комплексного підходу до дослідження нематодозів сільськогосподарських культур є вивчення еколого-біологічних особливостей паразитичних видів нематод, їхньої патогенної здатності, яка стає причиною розвитку хвороби рослин, та співставлення цих особливостей з патологічними змінами, що спостерігаються в уражених рослинах. Такий підхід дозволяє обґрунтовувати необхідність застосування певних методик для виконання послідовних етапів фітосанітарного моніторингу того чи іншого типу.

Найзначнішими еколого-біологічними відмінами характеризуються цистоутворюючі та червоподібні нематоди. Так, цистоутворюючі нематоди дають меншу кількість поколінь за період вегетації (1–3), мають значно вужче коло рослин-хазяїнів, їх самки (цисти) видимі неозброєним оком на коренях рослин. Червоподібні нематоди розмножуються протягом всього року (8–10 поколінь), полігостальні, непомітні на коренях рослин і в ґрунті. Тому методи їх моніторингу суттєво відрізняються.

Спільним для всіх видів нематод є те, що шкідливість найяскравіше виявляється в посушливі періоди. Тривалі посухи та високі температури самі по собі виснажливо діють на рослину, але на високоінвазованих нематодами ґрунтах становище надзвичайно ускладнюється. Осередки нематодозів виявляються на посівах цукрових буряків, ріпаку, картоплі, зернових культур у вигляді прив'ялих, пригнічених, хлоротичних рослин, спостерігається їхнє масове випадання. Тому погодні умови слід урахувати при складанні прогнозів.

Особливістю цистоутворюючих нематод (роди *Heterodera* і *Globodera*) є те, що всім їм притаманна наявність у циклі розвитку стадії цисти — зрілої самки. Самки лимоновидної (рід *Heterodera*) чи кулястої (рід *Globodera*) форми, розмірами до 1 мм, заповнені яйцями. Цисти, які є, по суті, роздутими тілами відмерлих самок, захищають їх від висихання та хімічного впливу. В них розвиваються личинки, які проходять першу линьку в цисті. Під її захисним покривом яйця та личинки другого віку можуть залишатися життєздатними протягом 6–10 років. Життєвий цикл цистоутворюючих нематод проходить в коренях рослини-хазяїна і триває 38–60 діб. При настанні сприятливих умов личинки виходять із цист у ґрунт. Нижній поріг температури ґрунту, необхідний для відродження личинок, складає 7,5°C, а повітря — 10,3°C. Бурякова нематода може давати 2–3 покоління за вегетацію, а вівсяна та картопляні нематоди здатні відтворювати лише одне покоління в умовах помірного клімату, мають обмежене коло рослин-хазяїнів (бурякова — рослини з родин лободових та капустових, вівсяна — злакові, картопляні — картопля, томати та деякі бур'яни з родини пасльонових).

Вияв симптомів гетеродерозу чи глободерозу залежить від початкової щільності популяції шкідника в ґрунті й від характеристики біотипів та агрометеорологічних умов. Хворі рослини при сильному ступені зараження дуже легко відрізнити від здорових за кольором листя, відставанням у рості, «бородатістю» кореневої системи, густо обсипаною цистами; пригніченим станом рослини в цілому. Візуально ступінь



захворювання рослин визначають через 1,5–2 міс. після появи сходів (на озимих злаках — у період трубкування), коли зовнішні ознаки хвороби виявляються найчіткіше. У сильно заражених рослин цвітіння дуже скудне, або взагалі відсутнє.

Картопляні цистоутворюючі нематоди представлені двома видами: золотиста картопляна нематода, *G. rostochiensis* (Wollanweber, 1923) Behrens, 1975, та біла картопляна нематода, *Globodera pallida* (Stone, 1973) Behrens, 1975. Це вузькоспеціалізовані паразити. Крім картоплі, уражують деякі пасльонові (томати, перець, баклажани, бур'яни). Обидва види мають в циклі розвитку кулясті самки розміром до 1 мм. Проте перший з них перед перетворенням у коричневу цисту проходить фазу золотистого кольору, чим і відрізняється від білої нематоди, в якій ця стадія хромогенезу відсутня (Підгаєцький, Мірошник, 1995). Самці і личинки червоподібні. Інвазійні личинки проникають в корені і живляться в паренхімі за рахунок «гігантських клітин». Після двох линьок вони перетворюються на самку, яка виходить назовні кореня, але залишається прикріпленою до нього ротовим кінцем. Тривалість розвитку 45–51 день. Дають за рік одну генерацію. Пороги шкодочинності складають 800–1000 л+я/100 см<sup>3</sup> ґрунту (Brown, 1961). Зміна забарвлення самок *G. rostochiensis* з білого на золотистий збігається з періодом цвітіння картоплі, в зв'язку з чим ця фаза розвитку рослин вважається найпридатнішою для масових обстежень на глободероз.

Вівсяна нематода, *H. avenae*, паразитує на коренях злакових. Зараженість посівів спостерігається переважно в тих сівозмінках, де питома вага зернових перевищує 60%, або ці культури вирощувались кілька років поспіль. (Нікітін, 1983). Дорослі самки білого кольору, лимоновидні, розміром 0,7–0,9 мм на 0,5–0,65 мм. Їх можна виявити на коренях хлібних злаків у фазі трубкування. Вважається суттєвим патогеном злаків, значно пригнічує ріст рослин та спричиняє втрати 30–50% врожаю зернових. Нематода розвивається в одній генерації. Цикл розвитку триває в залежності від культури, сорту і умов року від 40 до 62 днів. Кращими рослинами-хазяїнами вважаються овес, пшениця, ячмінь. Симптоми дуже схожі з сильним азотним голодуванням: затримка росту, в'янення, нижні листки жовтіють, стають по краях бурувато-червоними, затримується або припиняється кушіння, коренева система загущена і вкорочена, зерно в колосі щупле і його мало. Поріг шкодочинності від 125 до 500 л+я в 100 см<sup>3</sup> ґрунту (Dowe, 1971). Волога і тепла погода сприяє розмноженню *H. avenae*, а посушливе літо збільшує її шкодочинність.

Бурякова нематода *H. shashitii* за зовнішнім виглядом і розмірами дуже подібна до вівсяної нематоди. Висока концентрація в сівозміні цукрових буряків та ріпаку, які є головними рослинами — хазяїнами, призводить до накопичення бурякової нематоди і значних втрат врожаю, а то й повної загибелі рослин. Симптоми виявляються після появи сходів. Рослини відстають у рості і розвитку, листя стає блідо-зеленим, а в подальшому листки жовтіють і відмирають. Живлення нематод на кореневій системі порушує провідну функцію, внаслідок чого рослини недоотримують необхідні поживні речовини і воду. Частина коренів відмирає, замість них утворюються нові, і коренеплід набуває «бородатого» вигляду. Поріг шкідливості в умовах України становить на культурах буряку 160–180 л+я в 100 см<sup>3</sup> ґрунту. Протягом вегетаційного періоду в залежності від рослини-хазяїна (цукрові буряки, ріпак) та погодних умов розвивається 2–4 покоління.

Зважаючи на особливості розвитку цистоутворюючих нематод та симптоми прояву спричинених ними хвороб, нами виділено 8 основних етапів нематологічного моніторингу (табл. 1). Починається він з етапу візуального виявлення вогнищ гетеродерозу та глободерозу, який проводиться в польових умовах і передбачає спостереження за посадками з метою виявлення «плішин», вогнищ рослин з пригніченням росту, відставанням у розвитку, деформованих, хлоротичних. При

Таблиця 1. Система моніторингу цистоутворюючих нематод на картоплі, цукрових буряках, ріпаку і зернових культурах

Table 1. System of Monitoring of Cyst Nematodes on Potato, Shugarbeet, Oilseed Rape and Grain Crops

№ п/п	Назва етапу	Методика виконання	Період, місце виконання
1	Виявлення вогнищ на полях	Візуальний огляд агроценозів картоплі, цукрових буряків, ріпаку, зернових для виявлення вогнищ пригнічених рослин, які в жарку погоду в'януть, мають мичкувату кореневу систему та білі цисти на коренях	Впродовж всієї вегетації, але не раніше 30 діб після появи сходів
2	Відбір ґрунтових зразків для виділення цист	Ґрунтовим буром або лопатою по двох діагоналях поля чи човниковим методом в кількості 10–100 зразків з 1 га (залежно від мети обстежень)	Після збирання врожаю попередника і в проміжках між послідовними культурами в сівозміні
3	Виділення цист і самців із ґрунтових проб	Нематод виділяють з повітряно-сухих зразків ґрунту об'ємом 50–100 см <sup>3</sup> декантаційно-ситовим методом. Самців і личинок — модифікованим лійковим методом Бермана	В лабораторних умовах
4	Визначення видової належності нематод	Видову належність визначають за формою і розміром цист, а також — за будовою анально-вувльварної пластинки і морфометричними показниками будови тіла самців і личинок з використанням мікроскопу при збільшенні 7 x 40, 7 x 90.	В лабораторних умовах
5	Підрахунок чисельності цист, личинок і яєць	Підраховують кількість цист (личинок і яєць) в 100 см <sup>3</sup> ґрунту, або кількість самок (цист) на коренях 1 рослини	В лабораторних умовах
6	Картування вогнищ	Відмічають розміри вогнищ і рівень інвазії	В лабораторних умовах
7	Визначення шкодочинності і її порогів	На зараженому полі виділяють 10 площадок по 10 м <sup>2</sup> , на яких проводять облік врожайності (зерна, насіння, коренеплодів, бадилля), цукристості і рівня зараженості ґрунту нематою. Розрахунки проводять з використанням кореляційного та регресійного аналізу.	В період збирання врожаю картоплі, цукрових буряків, ріпаку, зернових. В лабораторних умовах
8	Складання прогнозу	Для створення прогностичної моделі враховують рівень інвазії, сортимент вирощуваних сортів, ступінь насиченості сівозміни рослинами-хазяїнами та ґрунтово-кліматичні умови.	В лабораторних умовах

кожному обстеженні проводиться викопування рослин та огляд кореневої системи на виявлення самок нематод родів *Globodera* та *Heterodera*.

Наступним етапом є відбір зразків рослин і прикореневого ґрунту у вогнищах захворювання, а також відбір зразків ґрунту при первинному обстеженні полів та присадибних ділянок (з використанням лопати та ґрунтового бура в кількості не менше 10 первинних виїмок з 100 м<sup>2</sup>).

Третій етап виконується в лабораторних умовах. Для виділення цист нематод використовується декантаційно — ситовий метод, для виділення самців та личинок — лійковий метод Бермана. Для тривалого збереження нематод, в залежності від методу подальшої ідентифікації, їх фіксують ТАФ-ом або 90°-ним спиртом. Паралельно з виділенням нематод проводиться вимірювання біомаси, довжини підземної і надземної частини рослин, виявлення аномалій розвитку кореневої системи.

Четвертий етап також проводять в лабораторії. Його можна виконувати двома способами — з використанням методу мікроскопії або молекулярної діагностики. Традиційним методом визначення видової належності картопляних цистоутворюючих нематод є використання морфологічних та морфометричних показників личинок та анально-вувльварних пластинок самок. Для мікроскопії виготовляють

мікропрепарати самців і личинок та зрізів анально-вувльварних пластинок самок. Для тимчасових препаратів використовують водно-гліцеринову суміш, для постійних — гліцерин-желатинову. Новітнім методом вважається застосування полімеразно-ланцюгової реакції (Polymerase chain reaction, PCR).

На п'ятому етапі визначають рівень чисельності нематод в 100 см<sup>3</sup> ґрунту, в 1 г коренів чи цист на коренях однієї рослини. На наступному, шостому етапі, проводять картування вогнищ.

Сьомий етап полягає у визначенні рівня шкодочинності досліджуваних популяцій цистоутворюючих нематод і проводиться шляхом застосування кореляційного та регресійного аналізу, при якому знайдені показники чисельності співставляються з втратами біомаси рослин і урожаю.

Заключним етапом моніторингу є складання прогнозу. Для створення прогностичної моделі враховують рівень заселеності ґрунту нематодою, сортимент вирощуваних сортів, ступінь насиченості сівозміни рослинами-хазяїнами, а також ґрунтово-кліматичні умови.

Червоподібні нематоди переважно шкодять зерновим культурам, зокрема, озимій пшениці. Вони мають деякі відмінності в своїх еколого-біологічних характеристиках. Тож і методи моніторингу дещо інші. Це полігостальні види, які накопичуються в сівозмінах, насичених зерновими культурами. На пшениці та інших зернових найпоширеніші представники родів *Pratylenchus*, *Ditylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Longidorus*. У більшості випадків ці види зустрічаються в агроценозах зернових злакових культур сумісно. Симптоми хвороб, які ними обумовлені, досить схожі. До того ж існуючі в нематології методи не дають можливості виділити ці види окремо. Тому виникає необхідність проводити обстеження зернових для виявлення всього комплексу червоподібних видів.

Симптоми ураження пшениці при паразитуванні нематод роду *Pratylenchus* виявляються в карликовості, пожовтінні рослин та всиханні листя, що призводить до серйозних втрат врожаю (Silveira, Curi, 1988). Висока чисельність пратиленхів у ризосфері викликає зменшення приросту кореневої маси і сухої маси стебел (Wolny, 1989). Нематоди роду *Pratylenchus* ендопаразити, їхній життєвий цикл проходить всередині коренів рослини-хазяїна. Міграція пратиленхів у корені злаків відбувається крізь кортикальні клітини кореневих волосків. Внаслідок паразитування цих нематод корені заражених рослин вкриваються жовтуватокоричневими цятками, які потім збільшуються до еліптичних некрозних ранок. Ці ранки добре видно під бінокулярною лупою (Acedo, Rohde, 1971; Sigareva et al, 1997). Згодом ранки заселяються грибами та бактеріями, і корені загнивають. Симптоми ураження виявляються в затримці росту, пожовтінні, а потім — почорнінні та загниванні коренів. Стеблостій злаків недорозвинений, кушіння слабке, стебла тонкі з пожовклим листям, колоски залишаються невеликими, корені часто виявляються «бородатими». Протягом року нематоди роду *Pratylenchus* дають 5–6 поколінь. Хвороба носить вогнищевий характер. Поріг шкідливості — 50 особин в 100 см<sup>3</sup> ґрунту (Сигарева и др., 2004).

Стеблова нематода *D. dipsaci* уражує пшеницю, жито, овес і кукурудзу. Симптоми дитиленхозу — посилене кушіння рослин, вкорочені міжвузля, розростання тканин у основи пагонів, зморщування і скручування листків, відмирання рослин. Особливо вона шкодить озимому житу та вівсу. Поріг шкідливості складає 42–43 особини на 100 см<sup>3</sup> ґрунту (Галаган, 1998). Стеблові нематоди зберігають життєздатність в ґрунті і пожнивних залишках багато років.

Нематоди роду *Tylenchorhynchus* завдають значної шкоди зерновим, зокрема пшениці. Найбільш шкодить зерновим *T. dubius* (Oostenbrink, 1961). Значно сприяють його розмноженню пшениця, жито, ячмінь, кукурудза (Decker, 1964). Тиленхоринхи періодично живляться ззовні на кореневих волосках і клітинах

епідермісу зернових як ектопаразити. Вони також можуть на деякий час занурюватися в тканину коренів. Симптоми хвороби: зміна забарвлення листя і затримка росту, пошкодження кореневої системи, що викликає її некроз, внаслідок чого відбувається зменшення кореневої маси та ваги надземних органів. Критична чисельність, за якої існує загроза пригнічення і втрати врожаю рослин — 250 особин в 100 см<sup>3</sup> ґрунту (Brown, 1964).

Паразитування на пшениці мігруючих нематод роду *Longidorus* індукує утворення галів на кінчиках коренів пшениці та інших злаків. На зрізах галів помітні пошкоджені одонтостилем нематоди клітини, які можуть згодом некротувати. В зоні живлення нематод утворюються гіпертрофовані клітини, ядра яких мають амебовидну форму і вміщують ядрця з маленькими вакуолями, що вказує на збільшення метаболітичної активності ядра. Звичайною реакцією рослин на пошкодження нематою є затримка росту, хлоротичність, в'янення в жару.

Поява всіх наведених симптомів пошкодження співпадає з періодами розмноження паразитичних нематод, які можуть бути виявлені у відповідні фази розвитку рослин. Наші багаторічні дослідження показали, що оптимальними для проведення нематологічних обстежень на озимій пшениці є фази третього листка, весняного кушіння, колосіння та фаза молочно-воскової стиглості зерна. Саме в ці періоди, коли червоподібні нематоди досягають максимальної чисельності, потрібно планувати проведення першого етапу нематологічного моніторингу.

**Таблиця 2. Система моніторингу червоподібних нематод на озимій пшениці**  
**Table 2. System of Monitoring of Vermiform Nematodes on Winter Wheat**

№	Назва етапу	Методика виконання	Період, місце виконання
1	Візуальний огляд посівів для виявлення нематодозів	Взуальний огляд посівів для виявлення вогнищ рослин, з пригніченням росту, відставанням у розвитку, деформованих, хлоротичних, з оглядом кореневої системи на наявність ранок чи некрозів.	У фази 3-го листка, весняного кушіння, колосіння, м. в. с. зерна.
2	Відбір зразків для аналізу	Відбір зразків для аналізу проводять лопатою по 2-х діагоналях поля чи човниковим методом в кількості 10–100 зразків (рослини з прикореневим ґрунтом) з 1 га (залежно від мети обстежень)	При проведенні обстеження посівів.
3	Виділення нематод з рослин і прикореневого ґрунту	Нематод виділяють з рослин і ґрунту модифікованим лійковим методом Бермана	В лабораторних умовах.
4	Визначення видової належності нематод	Видову належність визначають за морфометричними показниками будови тіла самок, самців і личинок з використанням мікроскопу при збільшенні 7x40, 7x90 на тимчасових або постійних водно-гліцеринових препаратах.	В лабораторних умовах.
5	Підрахунок чисельності нематод	Визначають кількість нематод в 100см <sup>3</sup> прикореневого ґрунту і в 1 г коренів	В лабораторних умовах.
6	Картування вогнищ	Відмічають розміри вогнищ і рівень інвазії	В лабораторних умовах.
7	Визначення ступеня шкодочинності	Порівнюють чисельність нематод з показниками стану рослин (біомасою і довжиною підземної та надземної частини рослин, кількістю продуктивних стебел, балом розвитку некрозів, урожайністю) з використанням кореляційного та регресійного аналізу. Облік урожайності з 1 га проводять на 10 майданчиках по 10м <sup>2</sup> .	В лабораторних умовах. В польових умовах, перед збиранням врожаю.
8	Складання прогнозу	Розрахунки потенційної шкоди проводять на основі даних щодо чисельності фітогельмінтів в критичні фази розвитку хвороби, порогів шкодочинності та інформації про структуру сівозміни (зокрема насиченість зерновими).	В лабораторних умовах.

Моніторинг червоподібних нематод, етапи якого в цілому відповідають вищенаведеній схемі, з урахуванням еколого-біологічних особливостей цієї групи нематод та злакових рослин, буде виконуватися іншими методами і в інші періоди вегетації (табл. 2).

Запропонована нами система моніторингу дозволяє у виробничих умовах діагностувати нематодози основних сільськогосподарських культур та зважено підходити до застосування протинематодних елементів в технологіях їхнього вирощування. Вищенаведена принципова схема моніторингу може бути використана для розробки систем моніторингу не лише фітогельмінтозів, але і будь-яких паразитозів рослин та тварин.

## Висновки

Нематологічний моніторинг, об'єктом спостереження якого є хвороби рослин, спричинені нематодами, є складовою частиною фітопатологічного моніторингу.

Система нематологічного моніторингу базується на комплексному підході до вивчення нематодозів, який включає спостереження за появою і розвитком популяцій фітопаразитичних нематод та співставлення їх з патологічними змінами в уражених рослинах.

Виділено 8 послідовних етапів моніторингу, які є спільними для всіх видів нематод. Відмінності полягають в методах та періодах проведення спостережень і обумовлюються еколого-біологічними особливостями фітогельмінтів і рослини-хазяїна.

Методи моніторингу цистоутворюючих нематод картоплі, цукрових буряків, ріпаку та озимої пшениці мають багато спільних рис (візуальне виявлення цист на коренях і в ґрунті, виділення їх та визначення видової належності, підрахунок чисельності цист, личинок і яєць, визначення шкідливості). Проте є і значні розбіжності (періоди обстеження, кількість поколінь, пороги та прогноз шкідливості), які обумовлено різними еколого-біологічними особливостями патогена і його хазяїна.

Основними елементами системи моніторингу комплексу червоподібних паразитичних нематод в агроценозах озимої пшениці є візуальні та лабораторні методи виявлення, визначення видового складу, проведення обліків чисельності в оптимальні для цієї процедури фази вегетації, встановлення порогів шкідливості та складання прогнозів появи і розвитку нематодозів

*Галаган Т. О.* Паразитичні фітонематоди, шкодочинність на озимій пшениці // *Захист рослин*. — 1998. — **10**. — С. 4–5.

*Нікітін В. С.* Цистоутворюючі нематоди на зернових культурах // *Захист рослин*. — 1983. — **3**. — С. 59.

*Підгаєцький А. А., Мірошник Т. Г.* Цистоутворюючі нематоди картоплі та боротьба з ними. — К., 1995. — 79 с.

*Сигарева Д. Д.* Моніторинг и контроль численности паразитических нематод на сельскохозяйственных культурах в Украине // *Нематоды естественных и трансформированных экосистем* // Сб. науч. тр. — Петрозаводск, 2007. — С. 85–87.

*Сигарева Д. Д., Галаган Т. А., Никишичева Е. С.* Интенсивность проявления некрозов корневой системы озимой пшеницы в зависимости от численности паразитических нематод // *Основные достижения и перспективы развития паразитологии* : Материалы Междунар. конф., посв. 125-летию К. И. Скрябина и 60-летию Лаборатории гельминтологии СССР Института паразитологии РАН (Москва, 14–16 апреля 2004 г.). — М., 2004. — С. 281–283.

*Acedo J. R., Rohde R. D.* Histochemical root pathology of *Brassica oleracea capitata* X. infected by *Pratylenchus penertans* (Coff) Filipjev and Schuurmans stekhoven // *Nematoda: Tylenchida*. J. Nematol. — 1971. — **3**, N 1. — P. 62–68.

*Brown E.* A rotational experiment on land infested with potato root eelworm *Heterodera rostochiensis* Woll. 1923 // *Nematologica*. — 1961. — **6**. — P. 201–206.

*Brown K. F.* The assessment of a plant parasite nematode problem and a recent development in methods for chemical control // *Trans. Sth. Intern. Congr. Soil Sci.* — Bucharest, 1964. — Vol. 3. — P. 893–905.

- Decker H.* Untersuchungen über das Vorkommen wandernder Wurzel nematoden in Norden der DDR // *Wiss. Z. Univ. Rostock : Math.-Nat. Reihe.* — 1964. — **13**, H. 3.2. — S. 323–335.
- Dowe A.* Über Schadschwellen in der Phytonematologie // *Nachrichtenbl. Pflanzenschutzdienst DDR.* — 1971. — **25**, N 7. — P. 133–136.
- Oostenbrink M.* Nematodes in relation to plant growth. II. The influence of the crop on the nematode population // *Nether. J. Agric. Sci.* — 1961. — **9**, N 1. — P. 55–60.
- Sigareva D. D., Kosolap M. M., Galagan T. A., Kryuchcova L. A.* Synergistic harmful effects caused by phytoparasitic nematodes and fungal pathogens on winter wheat // *Second Engl. Lang. Intern. Nematology symposium of the Russian Society of nematologists.* — Moscow, 1997. — P. 34.
- Silveira S. G.-P., Curi S. M.* Ocorrência do nematode *Pratylenchus brachyurus* em trigo, em São Paulo // *Arq. Inst. biol.* — 1988. — **55**, Suppl. — P. 69.
- Whitehead A. G., Fraser J. E., Greet D. N.* The effect of D-D, -chloropicrin and previous crops on numbers of migratory root-parasitic nematodes and on the growth of sugar beet and barley // *Ann. Appl. Biol.* — 1972. — **65**, N 3. — P. 351–359.
- Wolny S.* Niczenie — pasożyty roślin wyższych stowarzyszone z objawami zahamowania wzrostu roślin jęczmienia jarego w Wielkopolsce // *Pr. nauk. Inst. ochr. rosl.* — 1989 (1990). — **31**, N 1. — S. 5–16.

УДК 595.121:599.723(438)

## OCCURRENCE OF ANOPLOCEPHALA PERFOLIATA (CESTODA) IN WILD POLISH HORSES (*EQUUS CABALLUS*) IN THE POPIELNO FOREST RESERVE IN POLAND

K. Slivinska<sup>1</sup>, Z. Wroblewski<sup>2</sup>, J. Gawor<sup>3</sup>, Z. Jaworski<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine,  
B. Chmielnicky, 15, Kyiv, 01601 Ukraine  
E-mail: horseceez@gmail.com

<sup>2</sup> Gabinet weterynaryjny, Mickiewicza, 41, Pisz, Poland

<sup>3</sup> W. Stefanski Institute of Parasitology of PAS, Warsaw, Poland

<sup>4</sup> University of Warmia and Mazuria, Olsztyn, Poland

**Occurrence of *Anoplocephala perfoliata* (Cestoda) in Wild Polish Horses (*Equus caballus*) in the Popielno Forest Reserve in Poland.** Slivinska K., Wroblewski Z., Gawor J., Jaworski Z. — 33 naturally infected horses were assessed by faecal examination and diagnostic deworming for *Anoplocephala perfoliata* in Goeze, 1782 Popielno Forest Reserve, Poland. The tapeworm eggs were not found by McMaster method in any examined horse. However, adult parasites were recovered in the faeces of 66,7% horses after anthelmintic treatment with abamectin+praziquantel paste. The prevalence was 27,3% in stabled mares, 100% in stabled foals and 72,7% in foals from the reserve. The number of tapeworms per horse varied from 1 to 15. The present results revealed the high prevalence of tapeworms in wild Polish horses (“tarpan”), especially in foals showing a high risk of possible clinical cases. Method used gives prospects for improved diagnosis, hence for control and prevention of tapeworms in horses.

**Key words:** *Anoplocephala perfoliata*, prevalence, wild Polish horses, Forest Reserve.

**Обнаружение *Anoplocephala perfoliata* (Cestoda) у диких коников польских (*Equus caballus*) в лесном заповеднике в Попельно, Польша.** Сливинская Е., Врублевский З., Гавор Я., Яворский З. — Методом овоскопии и диагностической дегельминтизации была исследована естественная зараженность диких коников польских (n = 33) цестодой *Anoplocephala perfoliata* Goeze, 1782 в лесном заповеднике в Попельно, Польша. Исследования методом МакМастера не выявили яйца цестод у всех лошадей. Методом диагностической дегельминтизации, с применением пасты абамектин (4 мг) + празиквантел (50 мг), выявлены взрослые особи паразитов в фекалиях 67,7% лошадей. Экстенсивность заражения составила у конюшенных кобыломаток 27,3%, у конюшенных и вольных жеребят — 100% и 72,7%, соответственно. Количество выявленных цестод у одной зараженной лошади варьировало от 1 до 15 экз. Полученные результаты свидетельствуют о высокой экстенсивности инвазии цестодами у коника польского, особенно у жеребят. Применяемый метод является перспективным при диагностике аноплоцефалеза и может использоваться для контроля и предупреждения зараженности цестодами среди лошадей.

**Ключевые слова:** *Anoplocephala perfoliata*, экстенсивность, коник польский, лесной заповедник.

### Introduction

Wild Polish horses (*Equus caballus*) are kept in Popielno, Poland since 1955 (Kownacki, 1995). Among factors which may influence the health of these horses tapeworm infections are of great importance. *Anoplocephala perfoliata* Goeze, 1782 is the commonest tapeworm parasite of horses and is incriminated as a significant cause of clinical disease (e. g., ileocaecal intussusception, caeco-caecal intussusception and/or caecal perforation), particularly in horses chronically infected with large numbers of worms (Proudman et al., 1998). Identification of infected animals based upon the detection of eggs in faeces is labour intensive and unreliable (Kania, Reinemeyer, 2005; Gasser et al., 2005), so there are significant limitations with diagnosis of tapeworm infection.

To date little is known about tapeworm infections of the wild Polish horses. In previous studies, their parasite infections were evaluated only on the basis of faecal examination (Romaniuk et al., 2001, Romaniuk

et al., 2004). There are no data on the tapeworm infections of wild Polish horses based on diagnostic deworming.

The aim of our study was to estimate the prevalence and intensity of *Anoplocephala* spp. infection in wild Polish horses using the McMaster method (faecal examination) and diagnostic deworming, i. e. the collection of parasites after anthelmintic treatment.

### Material and methods

Thirty-three horses were involved in the study: 11 stabled mares (9 years old), 11 stabled foals (1 years old) and 11 wild yearlings captured in the forest in winter. Prior to the experiment, horses grazed at small paddocks during the day. The faecal samples from all animals were examined a day before deworming by McMaster method (Herd, 1986) in February 2007. Horses were treated with abamectin (4 mg) + praziquantel (50 mg) paste (Abamitel-Plus paste, Krka, Slovenia) in dose of 1ml per 20 kg b. w. The body weight of adults (mares) was ~300 kg, and foals ~150 kg. Faecal sampling for expelled parasites (200 g in each sample) was performed 24, 36 and 48 hours after treatment. Samples were washed with tap water and examined for *Anoplocephala* spp.

### Results and discussion

*A. perfoliata* was found in faeces of 66.7% of horses examined (22 out of 33). No tapeworm eggs were found by McMaster method. A total of 76 specimens were recovered, all identified as *A. perfoliata*. The degree of infestation differed in the examined groups (tabl. 1). The highest infection rate was observed in stabled foals (100%, 2–15 specimens, mean intensity  $5.4 \pm 4.06$ ) and in forest foals (72.7%, 1–4,  $1.8 \pm 1.27$ ). The lowest infection rate was in the group of stabled mares (27.3%,  $1 \pm 0.47$  specimen); this was probably due to the age-specific immunity of adult horses.

Present results are comparable with earlier studies in Poland (Romaniuk et al., 2001; Kornaś et al., 2006) and in other countries (Gasser et al., 2005). Tapeworm eggs are difficult to detect, with a low recovery rate using standard flotation techniques (Dawson, 2003). Romaniuk, Jaworski and Snarska (2001) in Popielno Reserve performed faecal samples examination and found 20% of forest foals infected, but no mares were recorded to excrete *Anoplocephala* spp. eggs. We observed the infection prevalence 72.7% in forest foals and 27.3% in stabled mares, which is obviously much more reliable result, as neither flotation, nor sedimentation are trustworthy method for the detection of tapeworm infections. Kornaś et al. (2006) based on post-mortem examinations of horses slaughtered for meat at small farms in southern Poland revealed the low prevalence of *A. perfoliata* in foals and mares, 4.5% and 5.2%, respectively. This is probably due to the low probability of horses' contact with the intermediate hosts, oribatid mites, as those horses are kept in stables, having little access to pastures.

Our findings of high *Anoplocephala perfoliata* prevalence in forest horses is similar to results of surveys of riding horses in Canada (Slocombe, 1979), United States (Tolliver et al., 1987; Lyons et al., 1984), Australia (Mfitlodze, Hutchinson, 1989), Swe-

**Table 1.** Prevalence and mean intensity of *A. perfoliata*. The data are based on diagnostic dehelminthization of Polish horses (n = 33), February 2007

**Таблица 1.** Экстенсивность и интенсивность зараженности *A. perfoliata*, по результатам диагностической дегельминтизации коников польских (n = 33), февраль 2007

Group of horses	N of horses examined	Age, years		Prevalence, %	N of parasites	
		average	range		mean intensity per infected animal	range
Stabled mares	11	9	3–16	27.3	$1.0 \pm 0.47$	1–1
Stabled foals	11	1	1–1	100	$5.4 \pm 4.06$	2–15
Forest foals	11	1	1–1	72.7	$1.8 \pm 1.27$	1–4
Total	33	4,0	1–16	66.7	$3.5 \pm 3.27$	1–15



den (Nilsson et al., 1995), Great Britain (Owen et al., 1988) and Germany (Behrens, 2001).

There is no reliable method of tapeworm infection diagnostics in live horses. Negative results of faecal examination cannot exclude existence of infection with these parasites. Method of diagnostic deworming used in this study gives prospects for improved diagnosis and, subsequently, for control and prevention of tapeworm infections in horses.

Studies were supported by Mianowski Fund, Poland.

- Behrens T.* Tapeworms (Anoplocephalidae) in horses: Prevalence in Northern Germany and suitability of a serological method (ELISA) for diagnosis. — Hannover : Tierärztliche Hochschule, 2001. — 98 p. (PhD Dissertation).
- Dawson K.* A non-lethal method for assessment of efficacy of antiparasitics against parasites in horses such as *Anoplocephala perfoliata* and *Gasterophilus intestinalis* // *Vet. Parasitol.* — 2003. — **115**. — P. 67–70.
- Gasser R. B., Williamson R. M., Beveridge I.* *Anoplocephala perfoliata* of horses—significant scope for further research, improved diagnosis and control // *Parasitology.* — 2005. — **131**. — P. 1–13.
- Herd R. P.* Epidemiology and control of parasites in northern temperate regions // *The veterinary clinics of North America: Equine Practice, Parasitology.* — 1986. — **2**. — P. 337–355.
- Kania S. A., Reinemeyer C. R.* *Anoplocephala perfoliata* coproantigen detection: a preliminary study // *Vet. Parasitol.* — 2005. — **127**. — P. 115.
- Kornaś S., Skalska M., Gawor J., Nowosad B.* Infections of tapeworms in horses from stud farms and individual breeding system // *Wet. Med.* — 2006. — **62**. — P. 821–823.
- Kownacki M.* Pochodzenie, historia i hodowla koników polskich: Biologia i hodowla zachowawcza konika polskiego (Mat. konfer. "Biologia i hodowla zachowawcza konika polskiego", Polska, Popielno, 1995). — Popielno: Biologia i hodowla zachowawcza konika polskiego, 1995. — P. 12.
- Lyons E. T., Drudge J. H., Tolliver S. C.* Prevalence of *Anoplocephala perfoliata* and lesions of *Draschia megastoma* in thoroughbreds in Kentucky at necropsy // *Am. J. Vet. Res.* — 1984. — **45**. — P. 996–999.
- Mfitilodze M. W., Hutchinson G. W.* Prevalence and intensity of nonstrongyle intestinal parasites of horses in northern Queensland // *Aust. Vet. J.* — 1989. — **66**. — P. 23–26.
- Nilsson O., Ljungstrom B. L., Hoglund H., Lundquist H., Uggla A.* *Anoplocephala perfoliata* in horses in Sweden: prevalence, infection levels and intestinal lesions // *Acta Vet. Scand.* — 1995. — **36**. — P. 319–328.
- Owen R. R., Jagger D. W., Quan-Taylor R.* Prevalence of *Anoplocephala perfoliata* in horses and ponies in Clwyd, Powys, and adjacent English marshes // *Vet. Rec.* — 1988. — **123**. — P. 562–563.
- Proudman C. J., French N. P., Trees A. J.* Tapeworm infection is a significant risk factor for spasmodic colic and ileal impaction colic in the horse // *Eq. Vet. J.* — 1998. — **30**. — P. 194–199.
- Romaniuk K., Jaworski Z., Snarska A.* Występowanie pasożytów wewnętrznych u koników polskich z chowu leśnego // *Med. Wet.* — 2001. — **57**. — P. 204–206.
- Slocombe J. O. D.* Prevalence and Treatment of Tapeworms in Horses // *Can. Vet. J.* — 1979. — **20**. — P. 136–140.
- Tolliver S. C., Lyons E. T., Drudge J. H.* Prevalence of internal parasites in horses in critical tests of activity of parasiticides over a 28-year period (1956–1983) in Kentucky // *Vet. Parasitol.* — 1987. — **23**. — P. 273–284.

УДК 576.89:599.731

## РОЛЬ ПЕРОКСИДНИХ ПРОЦЕСІВ У ПАТОГЕНЕЗІ АСКАРОЗУ СВИНЕЙ

С. С. Шмаюн<sup>1</sup>, Н. М. Сорока<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Білоцерківський національний аграрний університет,  
Соборна площа, 8/1, м. Біла Церква, Київської обл., 09100 Україна  
E-mail: shmayunsergey@mail.ru

<sup>2</sup> Національний аграрний університет,  
вул. Потехіна, 16, Київ, Україна  
E-mail: 5350086@mail.ru

**Роль пероксидних процесів у патогенезі аскарозу свиней.** Шмаюн С. С., Сорока Н. М. — Наведено аналіз літературних джерел щодо різноманітності клінічних і патогенетичних проявів аскарозу свиней та ролі переокисних процесів у патогенезі хвороби. Висвітлені причини недосконалості дегельмінтизації та намічені нові підходи у вирішенні проблеми підвищення її ефективності.

**Ключові слова:** аскароз свиней, система «паразит–хазяїн», патогенез гельмінтозів, імунодепресанти, окиснювальний стрес, метаболічна інтоксикація, переокисні процеси, антиоксидантний захист, антигельмінтна резистентність.

**Role of Peroxide Processes in a Pathogenesis of an Ascariasis of Pigs.** Shmayun S. S., Soroka N. M. — The analysis of literary data about a variety of clinical and pathogenetic signs of an ascariasis of pigs, and of a role of peroxide processes in an illness pathogenesis is done. The reasons of imperfection of therapy are analyzed and new approaches in the decision of the problem of rising of its efficiency are chosen and planned.

**Key words:** an ascariasis of pigs, system «parasite–owner», a pathogenesis of helminthiases, immunodepressants, oxidising stress, a metabolic intoxication, peroxide processes, antioxidatic protection, resistance to antiparasitic preparations.

### Актуальність теми

Сучасний етап розвитку народного господарства України вимагає від працівників аграрного сектору подальшого зростання виробництва продукції тваринництва. Проблему забезпечення населення харчовими продуктами, зокрема м'ясом та м'ясопродуктами, практично неможливо розв'язати без інтенсивного розвитку свинарства як найвигіднішої галузі скороспілого тваринництва. Питома вага свинини в загальному виробництві м'яса в Україні становить приблизно 40%. Проте на даному етапі господарювання ця важлива галузь переживає не найкращі часи. З різноманітних причин, що стримують її розвиток, виділяються паразитарні хвороби і в першу чергу аскароз. Незважаючи на значні досягнення науки та впровадження оздоровчих заходів, в Україні цей гельмінтоз є найпоширенішим серед інвазійних хвороб тварин різних вікових груп господарств усіх типів ведення свинарства і характеризується високою патогенністю збудників, а також завдає відчутних економічних збитків цій галузі, про що свідчать повідомлення у науковій літературі та результати власних досліджень (Приходько, 2001; Стибель, 2007; Шмаюн, Антипов, 2003).

Існує думка, що головними чинниками повсюдного поширення гельмінтозу є порушення технології утримання та вирощування тварин, невиконання в повному обсязі планових ветеринарно-санітарних заходів, що не забезпечує розриву біологічного ланцюга паразитів (Лук'янченко, 2000).

Лікувально-профілактичні заходи щодо боротьби з гельмінтозами тварин, у тому числі з аскарозом свиней, недостатньо ефективні. Профілактика базується головним чином на заходах попередження інвазії, що важко здійснити на практиці у зв'язку з різноманітністю збудників гельмінтозів, неповноцінною годівлею, порушенням умов відтворення стада.

Необхідно зазначити, відносини у системі «паразит–хазяїн» при аскарозі свиней не до кінця з'ясовані, що і підтверджує актуальність досліджень. Особливо це стосується проблеми імунопатологічних проявів та ускладнень гельмінтозів, поглибленого вивчення питань патогенезу, патоморфології, клініки нематодозів та лікування хворих тварин.

Проблеми цього напрямку в Україні розробляються вперше, а тому мають важливе як теоретичне, так і практичне значення для науки та ветеринарної медицини в плані збереження поголів'я свиней і отримання від них продукції високої біологічної цінності та санітарної якості. Проведення досліджень саме в такому аспекті є актуальним.

Мета роботи полягає в аналізі ролі перекисних процесів у патогенезі аскарозу свиней.

### **Аналіз та обговорення результатів**

У складних паразито-хазяїнних відносинах велике значення має імунобіологічна реактивність, від якої залежить розвиток патологічного процесу та його вихід. На жаль, немає єдиного показника, за яким можна було б визначити її стан. Тому для цього залучають різноманітні тести, зокрема показники стану клітинного і гуморального імунітету, нервово-ендокринної системи, обміну речовин та ін.

Вся різноманітність патогенезу та проявів імунітету при гельмінтозах чітко прослідковується при вивченні ураження окремих органів, тканин та систем організму. Не існує гельмінтів, які викликають лише місцеві зміни в організмі, здавалося б, обмежені певним органом чи тканиною. Процеси, які відбуваються при гельмінтозах в органах і тканинах, характеризують загальні порушення в організмі. Ступінь патологічних змін при цьому залежить від виду збудника, інтенсивності інвазії, від загального фізіологічного стану хазяїна, умов його утримання та годівлі. Характер патологічних та імунологічних процесів при гельмінтозах визначається морфологічними і біологічними особливостями гельмінтів, вірулентністю збудників. Паразито-хазяїнні відносини на кожному етапі розвитку гельмінта мають певні особливості його взаємодії з організмом тварини. Важлива роль при цьому належить самій тварині, її віковим, індивідуальним особливостям, рівню організації захисних сил організму.

Встановлено залежність сприйнятливості до інвазії, особливостей перебігу інвазійного процесу та характеру різних імунологічних тестів від генотипу хазяїна. Визначено, що у розвитку інвазійного процесу має значення явище сенсibiliзації, імунодепресивна дія гельмінтів, вираженість аутоімунних (аутоалергічних) реакцій та інші чинники.

При гельмінтозах спостерігаються вторинні неспецифічні реакції: порушення нервово-рефлекторного, трофічного, алергічного та імунологічного характеру. До них відносяться нейрогуморальні зрушення, гіпоавітамінози, дефіцит мікроелементів, розлад окисних процесів, порушення секреторної і резорбційної функції шлунково-кишкового каналу, функції щитоподібної залози та інші зміни.

Використання традиційних методів досліджень імунобіологічної реактивності організму тварин при гельмінтозах, які базуються на вивченні змін загальноприйнятих показників крові, не дозволяє дати вичерпну відповідь на поставлені питання щодо механізмів захисту організму тварини від впливу гельмінтів та продуктів їхньої життєдіяльності і знижує ефективність подібних робіт.

Негативно впливають на імунобіологічну реактивність свиней стрес-чинники та імунодепресанти. До них відносяться і гельмінти, які можуть порушувати процеси в імунній системі, призводити до імунодефіцитного стану тварин та змін ступеня їхньої чутливості до різних патогенних збудників (Пономарь, 1990).

Цілком припустимим є і те, що гельмінти, потрапивши в організм тварин та паразитуючи в ньому, можуть зумовити розвиток окиснювального стресу (надлишкова продукція так званих «активних форм кисню») та метаболічної інтоксикації.

На наш погляд, окиснювальний стрес, основою якого є порушення процесів вільнорадикального окиснення, небезпідставно сьогодні розглядається як один з важливих патогенетичних механізмів виникнення хвороб різної етіології. Він формується в умовах неконтрольованої генерації активних форм кисню (АФК).

Окиснювальний стрес долає захисну функцію антиоксидантних механізмів клітини і АФК стають сильним патогенним чинником, піддаючи окисненню та порушуючи функції таких біологічних макромолекул, як ДНК, білки, вуглеводи, ліпіди. Як наслідок може розвиватись «метаболічна інтоксикація», викликана різними продуктами зміненого метаболізму, в тому числі продуктами перекисного окиснення ліпідів (ПОЛ) та окисної модифікації білків (ОМБ). При цьому в рідинах і тканинах організму в нефізіологічних концентраціях накопичуються проміжні і кінцеві продукти обміну — ПОЛ (спирти, альдегіди, зокрема малоновий діальдегід — МДА, гідрокарбони) і ОМБ (карбонільні групи, «молекули середньої маси» — «МСМ»), котрі чинять токсичний вплив і можуть поглиблювати дисфункцію різних органів та систем. От чому, на думку вітчизняних та зарубіжних клініцистів, детоксикація відіграє першочергову роль у лікуванні хворих із заразною патологією. Очевидна і необхідність донозологічної діагностики для встановлення ступеня інтоксикації, прогнозу та корекції лікування, у зв'язку з чим становлять значний інтерес дослідження метаболічних порушень за різної патології, в тому числі і паразитарної.

Однією з причин порушення морфофункціональних властивостей біомембран, модифікації мембранозв'язаних ферментів є надмірна інтенсифікація вільнорадикальних процесів пероксидації внаслідок суттєвого дисбалансу між продукцією вільних радикалів (АФК, оксиду азоту) і антиоксидантним захистом (АОЗ), який представлено системою антиоксидантних ферментів (супероксиддисмутазою — СОД, глутатіонпероксидазою, каталазою) і тканинних біоантиоксидантів. Саме в процесі розвитку хвороби посилено функціонує багатоступенева антиоксидантна система, яка підтримує перебіг процесу вільнорадикального окиснення на стаціонарному рівні.

В організмі свиней існує важливий баланс між кількістю утворених вільних радикалів та антиоксидантів для захисту від них. Надлишок вільних радикалів або недостатність антиоксидантного захисту можуть порушити цей баланс та призвести до окиснювального стресу.

На наш погляд, вільнорадикальні процеси відіграють важливу роль у становленні системи паразит-хазяїн. В процесі еволюції у гельмінтів сформувалися складні системи вільних радикалів та ферментів захисту від окиснювального стресу. У більшості випадків структура ферментів антиоксидантного характеру та виконувани ними функції у гельмінтів подібні до таких же у ссавців і людини, що допомагає паразитам проникати в організм хазяїна та виживати в ньому. Описані специфічні механізми антиоксидантного захисту у гельмінтів (наявність ферментів глутатіон-S-трансферази, NO-синтази, особливості хімічного складу супероксиддисмутази та ін.). Гельмінти мають широкий спектр ферментів, які каталізують утворення  $H_2O_2$ , що може слугувати основою для розуміння механізмів окиснювального стресу в тканинах хазяїна та для розробки нових протигельмінтних препаратів у лікуванні від інвазій.

В організмі хазяїна при гельмінтозах відбуваються складні процеси в системі паразит-хазяїн із взаємним підвищенням синтезу вільних радикалів та активацією або зниженням активності компонентів антиоксидантного захисту. Як відомо (Бекши, Бекши, 2002, 2003), пошкодження спадкового апарату соматичних та генеративних клітин хазяїна при гельмінтозах є наслідком розвитку окиснювального стресу в ході перебігу інвазій та безпосереднім мутагенним впливом метаболітів гельмінтів. У зв'язку з цим необхідна розробка ефективних способів захисту генома хазяїна з метою блокування основних механізмів мутагенезу при гельмінтозах.

У патогенезі імунодефіцитів важлива роль відводиться реакціям окиснювального стресу. Саме надмірна активація реакцій вільнорадикального ПОЛ і виснаження

резервів АОЗ зумовлюють пошкодження фагоцитів та інших імунокомпетентних клітин активними формами кисню.

Відзначимо, що вроджений імунітет залежить від ефективності роботи фагоцитарних клітин — нейтрофілів і макрофагів, які використовують вільні радикали як засіб боротьби з патогенними агентами, однак, звільнившись із фагосоми, ті ж самі вільні радикали стають небезпечними та здатними пошкодити всі види біологічних молекул, знижуючи функцію фагоцитів, порушуючи набутий імунітет. Фагоцити також виробляють так звані комунікативні молекули (ейкозаноїди, цитокіни та ін.), які використовуються для ефективної взаємодії між різними імунними клітинами.

Головні імунні клітини (макрофаги, нейтрофіли, Т- і В-лімфоцити) містять на своїй поверхні утворення, подібні до «мобільних телефонів», які називаються рецепторами. Ці рецептори досить чутливі до молекул зв'язку, проте вони також чутливі до дії вільних радикалів і можуть легко пошкоджуватися.

При розробці способів захисту генома хазяїна при гельмінтозах необхідно враховувати, що у хворому організмі порушується забезпеченість антиоксидантними вітамінами А, С, Е. На фоні специфічної терапії відзначається посилення алергічних реакцій в організмі хазяїна у зв'язку з загибеллю тканинних паразитів та поглиблюється вираженість окиснювального стресу.

Є припущення, що апоптоз клітин хазяїна при надходженні в нього гельмінтів зумовлений проявом захисних реакцій хазяїна на проникнення паразитів. Гельмінти, ймовірно, здатні індукувати апоптоз клітин хазяїна за рахунок стимуляції окиснювального стресу, утворення NO, білків теплового шоку, фактора некрозу пухлин та каспаз.

Гельмінти спроможні продукувати імунодепресивні речовини (кортикостероїди, ейкозаноїди та ін.), завдяки чому вони виявилися першими ксенотрансплантатами в еволюції тварини і людини. Цим речовинам властиво пошкоджувати геном соматичних та генеративних клітин хазяїна. Вивчення природи імунодепресивних сполук, які продукують гельмінти, може зіграти першочергову роль у вирішенні не тільки питань пересадки органів і тканин, але й при лікуванні тварини та людини від алергічних, імунодефіцитних захворювань.

На сьогодні найефективнішим методом боротьби з гельмінтозами, у тому числі й аскарозом свиней, залишається хіміотерапевтичний — застосування антигельмінтиків, ефективність яких коливається в широких межах та базується переважно на багаторазовому їхньому використанні. У той же час виникає проблема, сутність якої полягає в тому, що масове, досить часте та безсистемне застосування хіміотерапевтичних засобів призвело до прояву негативного впливу останніх на неспецифічну резистентність та імунну реактивність тварин, пошкодження генома хазяїна, а також до розвитку антигельмінтної резистентності у паразитів.

Явище антигельмінтної резистентності спонукає фахівців ветеринарної медицини до пошуку нових хіміотерапевтичних засобів та своєчасної їхньої ротації. І навіть такий підхід не вирішує проблему ліквідації гельмінтозів, адже значна кількість сучасних препаратів у своїй основі є отрутохімікатами, які поряд з високою антигельмінтною ефективністю проявляють токсичний ефект та імуносупресивні властивості (Патогенетичні..., 2007).

Дослідження засвідчують, що антигельмінтики послаблюють імунітет тварин і цим сприяють реінвазії та суперінвазії. Крім того, в процесі дегельмінтизації алергічний стан тварин виходить за межі гіперергії як за рахунок дії продуктів розпаду гельмінта, так і під впливом самого антигельмінтика, розвивається перенапруга і навіть виснаження компенсаторних та пристосувальних механізмів, що спричиняє зниження стійкості хазяїна до стресу.

При ефективній дегельмінтизації раптова ліквідація гельмінта, особливо тканинного, з одночасним припиненням його імунодепресивного впливу та надходженням у тканини значної кількості продуктів розпаду загиблих гельмінтів може сприяти спалаху імунопатологічних реакцій (на паразитарні антигени та аутоантигени). Ймовірно, надто шкідливий вплив у зв'язку з можливим посиленням аутоімунних реакцій в період реконвалесценції хворих на гельмінтози можуть проявляти такі фактори, як гострі та хронічні запальні процеси інфекційного походження, які супроводжуються некрозом тканин, а також інтенсивна інсоляція, переохолодження та інші.

### Висновки

Аналіз наведених даних дає нам підставу вважати, що особливістю гельмінтозів є надзвичайна різноманітність клінічних проявів навіть при ураженні одним і тим же видом збудника — від безсимптомного (субклінічного) перебігу до найтяжчих проявів з летальним наслідком. Це пояснюється складним впливом комплексу різноманітних та багаточисельних зовнішніх і внутрішніх патогенних чинників, дія яких закономірно змінюється в залежності від стадії та тривалості хвороби, стану захисних сил організму. Все це вимагає комплексного дослідження розладів у антиоксидантній та імунній системах з метою розробки науково обґрунтованих лікувально-профілактичних заходів ліквідації вторинних імунодефіцитів, а також хвороб, які перебігають на їхньому фоні.

*Бекиш В. Я., Бекиш О.-Я. Л.* Свободнорадикальные процессы и активность ферментов антиоксидантной системы при гельминтозах // Эпидемиол., диагностика, лечение и профилактика паразит. заболеваний человека : Тр. III Междунар. науч.-практич. конф. — Витебск, 2002. — С. 54–68.

*Бекиш О.-Я. Л., Бекиш В. Я.* Свободнорадикальные процессы в системе паразит-хозяин при гельминтозах // Вестник ВГМУ. — 2003. — 2, № 4. — С. 67–76.

*Лук'янченко Т. А., Двойнос Г. М., Березовський А. В.* Біологічні аспекти профілактики нематодозів // Вет. мед. України. — 2000. — № 7. — С. 32–33.

*Патогенетичні механізми впливу верміку на імунобіологічну реактивність інвазованих свиней // Вісник Полтав. держ. аграр. академії / С. С. Шмаюн, А. А. Антіпов, С. І. Пономар, В. П. Гончаренко. — Полтава, 2007. — Вип. 3. — С. 81–84.*

*Пономарь С. И.* Иммунобиологическая реактивность свиней при аскаридозно-трихоцефалезной инвазии и пути ее коррекции : Автореф. дис. ... канд. вет. наук. — Белая Церковь, 1990. — 20 с.

*Приходько Ю. О.* Розповсюдження гельмінтозів свиней в господарствах з колективною формою власності // Проблеми зооінженерії та ветеринарної медицини : Зб. наук, праць. — Харків, 2001. — Ч. 2: Ветеринарні науки, вип. 8 (32). — С. 285–287.

*Стибель В. В.* Асоціативні інвазії у свиней (епізоотологія, розробка, фармако-токсикологічне та терапевтичне обґрунтування щодо застосування бровермектин-грануляту) : Автореф. дис. ... докт. вет. наук. — Харків, 2007. — 40 с.

*Шмаюн С. С., Антіпов А. А.* Ефективність застосування аверсекту-2 при кишкових нематодозах свиней // Вет. мед. України. — 2003. — № 6 — С. 27–28.

УДК 576.89:597(262.5)

## **ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУНЫ МИКСОСПОРИДИЙ (МУХОЗОА, МУХОСПОРЕА) РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ**

**В. М. Юрахно**

*Институт биологии южных морей НАН Украины,  
пр. Нахимова, 2, Севастополь, 99011 Украина  
E-mail: viola\_taurica@mail.ru*

**Происхождение фауны микоспориций (Мухозоа, Мухоспореа) рыб Черного моря. Юрахно В. М.** — Рассмотрены история образования Черного моря и связанные с нею пути формирования фауны микоспориций рыб данного бассейна. Установлено, что последняя включает в себя 64 вида слизистых споровиков, 53 из которых — морского и 11 — пресноводного происхождения. В состав фауны черноморских микоспориций входят 1 древний океанический вид, 32 вида средиземноморского происхождения, 15 понтических, 4 понто-азовских (1 из них — пресноводного происхождения) и 2 понто-каспийских эндемиков, а также 10 видов пресноводного комплекса.

Ключевые слова: происхождение, фауна, микоспориции, Черное море.

**The Origin of the Black Sea Fish Myxosporean (Myxozoa, Myxosporea) Fauna. Yurakhno V. M.** — The history of the Black Sea formation and connected with it ways of the given basin fish myxosporean fauna development have been considered. It had been stated, that the last included 64 species of myxosporeans, 53 of which were of marine and 11 — of fresh water origin. The fauna of the Black Sea myxosporeans included 1 ancient oceanic species, 32 species of the mediterranean origin, 15 pontic, 4 pontic-azov (one of them has fresh water origin) and 2 pontic-caspian endemics, and 10 species of the fresh water complex as well.

Key words: origin, fauna, myxosporeans, the Black Sea.

### **Введение**

Пути формирования фауны микоспориций рыб Черного моря было уделено внимание в работах разных авторов (Догель, 1962; Решетникова, 1954; Донец, 1981, 1982; Найденова, 1974; Колесникова, Донец, 1987; Шульман и др., 1997). Однако до настоящего времени сведения были отрывочны, а количество и состав групп видов микоспориций, сформированных согласно их происхождению, различны и не всегда соответствовали действительности. Таким образом, назрела необходимость подвести итог по этому вопросу.

### **Материал и методы**

В настоящей работе мы использовали данные, полученные нами более чем за двадцатилетний период изучения микоспориций рыб Черного моря и сопредельных водоемов (1987–2008 гг.). Исследования производили методом неполных паразитологических вскрытий на предмет обнаружения микоспориций по общепринятой методике. Также была проанализирована вся существующая на сегодняшний день литература по вопросу формирования фауны микоспориций рыб Черного моря.

### **Результаты и обсуждение**

История становления фауны микоспориций в Черном море тесно связана со сложным геологическим прошлым южных морей, которые подробно исследованы отечественными и зарубежными зоологами и гидрологами (Архангельский, Страхов, 1938; Мордухай-Болтовской, 1960; Зенкевич, 1963 и др.) В результате многочисленных изменений гидрологического режима солонатоводная фауна частично оказалось занятой средиземноморской фауной. Из-за пониженной солености воды (18%) и необитаемости глубин Черного моря вследствие наличия

сероводорода многие средиземноморские животные и их паразиты не смогли его освоить. Тем не менее среди рыб только представители семейств бычковых (Gobiidae), атериновых (Atherinidae), сельдевых (Clupeidae), игловых (Syngnathidae) и осетровых (Acipenseridae) происходят из фауны вышеупомянутого солоноватоводного бассейна и являются общими с Каспийским морем (Кесслер, 1877). Все же остальные рыбы переселились в Черное море из Средиземного.

Выпадение из паразитофауны черноморских рыб многих средиземноморских видов (в первую очередь — миксоспоридий, для большинства из которых в море пока не доказано существование в жизненном цикле промежуточных хозяев) отмечал В. А. Догель (1962), ссылаясь на собственные исследования и данные С. У. Османова (1940). Об обеднённости фауны миксоспоридий рыб Черного моря по сравнению с атлантическим и средиземноморским бассейнами писали А. В. Решетникова (1954) и З. С. Донец (1981, 1982). А. В. Решетникова на основе происхождения миксоспоридий предложила разделить их в Черном море на следующие зоогеографические группы: всеветные, арктико-бореальные, бореально-атлантические, средиземноморские, пресноводные и черноморские эндемики. Н. Н. Найденова (1974), исследовавшая паразитов бычков Понтоазова, выделила несколько иные зоогеографические группировки. Среди пресноводно-эстуарных видов это — палеарктические, понто-каспийско-аральские, черноморские эндемики, черноморские, характерные для округа и общие с амурскими, средиземноморские, с невыясненным ареалом. Среди морских паразитов это — арктическо-бореальные, бореальные (атлантическо-бореальные, амфибореальные), средиземноморские, понто-азовские эндемики, тропическо-бореальные, всеветные, с невыясненным ареалом. В целом фауна паразитов гобиид по Н. Н. Найденовой включает следующие зоогеографические группировки видов: 1 — средиземноморские, 2 — имеющие широкое географическое распространение (арктические и бореальные), 3 — пресноводные, 4 — свойственные исключительно Понтоазову. К последним ею отнесены такие виды палеоэндемиков как *Sphaeromyxa sevastopoli* Najdenova, 1970 и *Fabespora nana* Najdenova et Zaika, 1969, а также неоэндемик *Myxidium melanostomi* Najdenova, 1970.

Фаунистические комплексы и группы пресноводных миксоспоридий имеют иную историю и поэтому подчиняются другим закономерностям. Для южных водоемов бывшего СССР они подробно изложены З. С. Донец (1979), поэтому мы ограничимся только кратким изложением. В Черноморском округе Понто-Каспийско-Аральской провинции этот вопрос рассмотрен ею в основном для фауны миксоспоридий крупных рек, впадающих в Черное и Азовское моря, а также водоемов Крыма. З. С. Донец подчеркивает, что Понто-Каспийско-Аральская провинция является самым богатым миксоспоридиями регионом в пределах евразийской части Голарктики. Однако в самой провинции при продвижении с запада на восток наблюдается постепенное обеднение видового состава паразитов, особенно выраженное в Аральском море.

Формирование фауны миксоспоридий южных морей бывшего СССР рассмотрено также ею (1981, 1982). Черноморскую фауну предложено считать обедненной морской с незначительными примесями пресноводных элементов. В Черном море 32 вида миксоспоридий выделены З. С. Донец в такие группы: древнеморские (1 вид), понто-каспийские эндемики морского (6) и пресноводного (1) происхождения, средиземноморские вселенцы (19), паразиты колюшек (1), пресноводные виды (4 вида). Такие же взгляды были изложены позднее и в монографии по миксоспоридиям мировой фауны (Шульман и др., 1997), по которой в Черном море к тому времени насчитывалось уже 42 вида.

Всеми вышеназванными авторами отмечено, что зоогеографическая характеристика паразитов хорошо согласуется с зоогеографией свободноживущих организмов Черного моря.



В конце 1980-х гг. XX в. появился несколько иной взгляд на богатство фауны миксоспоридий рыб Черного моря. М. Г. Колесникова и З. С. Донец (1987) высказали мнение о том, что представления о крайней ее обедненности несколько преувеличены. Они также предположили, что подавляющее большинство новых видов, обнаруженных в Черном море, будет найдено и в Средиземном. Действительно, их данные, а также продолженные нами исследования заметно увеличили список морских черноморских миксоспоридий. А. А. Ковалевой, З. С. Донец и М. Г. Колесниковой (1989) было описано 4 новых для науки вида, а нами — 8 (Юрахно, 1988, 1991, 1993). Описанный нами в Черном море *Muxidium pulchrum* Jurachno, 1991 был найден в Адриатическом море (Lubat et al., 1989). *Zschokkella admiranda* Jurachno, 1993, впервые найденная нами в Понтическом бассейне, обнаружена в Средиземном море у берегов Испании (Юрахно, Овчаренко, 2008), а описанная в Черном море *Alataspora solomoni* Jurachno, 1988 констатирована в Ионическом море (Campbell, 2005). Пополнился список и черноморских миксоспоридий за счет атлантических, средиземноморских и адриатических видов. Виды, известные ранее в Атлантическом (*Chloromyxum schulmani* Kovaljova, 1988), в Атлантическом и Тихом (*Ch. ovatum* Jameson, 1929) океанах, а также в пресных водоемах Евразии (*Muxobolus improvisus* Isjumova, см: Schulman, 1966), были найдены в Черном море (Юрахно, 1993). Описанный ранее в Адриатическом море вид *Ceratomyxa beloneae* Lubat, Radujkovic, Marques, Bouix, 1989 констатирован нами в Понтическом бассейне (Юрахно, 2004), а известные ранее в Средиземном море связанные с кефалевыми виды *Sphaerospora dicentrarchi* Sitja-Bobadilla, Alvarez-Pellitero, 1992, *Polysporoplasma mugilis* Sitja-Bobadilla, Alvarez-Pellitero, 1995, *Muxobolus spinacurvatura* Maeno et al., 1990, *M. ichkeulensis* Bahri, Marques, 1996 были найдены в Черном и Азовском морях (Овчаренко, Jurakhno, 2006; Овчаренко et al., 2007; Юрахно, Овчаренко, 2008). Для многих видов миксоспоридий были установлены новые хозяева и расширены ареалы.

В настоящее время в полносоленых районах Черного моря насчитывается 64 вида миксоспоридий (табл. 1–6), 53 из которых морского, а 11 — пресноводного происхождения. Сравнение видового состава миксоспоридий рыб Черного, Азовского, Каспийского, Адриатического и Средиземного морей, а также сопредельных бассейнов позволило выделить различные по происхождению группы миксоспоридий рыб Черного моря:

- 1 — древние океанические виды (1 вид — *Zschokkella sturionis* Tripathi, 1948);
- 2 — понтические эндемики (15 видов, табл. 1);
- 3 — понто-азовские эндемики (4 вида, табл. 2);
- 4 — понто-каспийские эндемики (2 вида, табл. 3);
- 5 — средиземноморские вселенцы, найденные в Средиземноморском бассейне (22 вида, табл. 4);
- 6 — средиземноморские вселенцы, обнаруженные в других регионах Мирового океана, но предположительно проникшие в Черное море через Средиземное (10, табл. 5);
- 7 — виды пресноводного происхождения, встречающиеся в море главным образом у эвригалинных кефалей (10 видов, табл. 6).

Особо следует подчеркнуть, что паразит осетровых (*Acipenser guldenshtadti colchicus*, *A. stellatus*, *A. sturio*) — *Zschokkella sturionis* — пока в Черном море не найден в силу слабой изученности его хозяев в данном водоеме. Однако этот вид миксоспоридий широко встречается в Азовском море. Учитывая широкую распространенность осетровых и их активные миграции по всему бассейну Понтоазова, с очень большой вероятностью можно утверждать, что в будущем в Черном море *Z. sturionis* будет найдена. Отнесение ее к группе древних океанических

**Таблица 1. Понтические эндемики — микоспоридии рыб Черного моря**  
**Table 1. Pontic endemics — myxosporeans of the Black Sea fish**

Микоспоридии	Рыбы-хозяева в Черном море
<i>Sphaeromyxa atherinae</i> Karataev et Iskov, 1984	<i>Atherina boyeri</i>
<i>Myxidium cochleatum</i> V. Yurachno, 1991	<i>Psetta maxima maeotica</i>
<i>M. parvum</i> V. Yurachno, 1991	<i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Aidablennius sphynx</i>
<i>Fabespora nana</i> Najdenova & Zaika, 1969	<i>Scorpaena porcus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Mullus barbatus ponticus</i> , <i>Ophidion rochei</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Proterorichinus marmoratus</i>
<i>Myxodavisia ophidioni</i> (Zaika, 1966) comb. n.	<i>Ophidion rochei</i>
<i>Ceratomyxa merlangi</i> Zaika, 1966	<i>Merlangius merlangus euxinus</i>
<i>C. peculiaria</i> V. Yurachno, 1991	<i>Spicara flexuosa</i>
<i>Myxobilatus convexum</i> V. Yurachno, 1991	<i>Parablennius tentacularis</i>
<i>Chloromyxum osmanovi</i> Karataev, 1983	<i>Syngnathus tenuirostris</i>
<i>Ch. partistriatus</i> Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989	<i>Raja clavata</i>
<i>Ch. psetti</i> Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989	<i>Raja clavata</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i>
<i>Ch. trachuri</i> Iskov et Karataev, 1984	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>
<i>Alataspora solomoni</i> V. Yurachno, 1988	<i>Trachurus mediterraneus</i>
<i>Pseudalataspora pontica</i> Kovaljova, Donec, Kolesnikova, 1989	<i>Liza aurata</i>
<i>Kudoa stellula</i> V. Yurachno, 1991	<i>Atherina hepsetus</i>

**Таблица 2. Понто-азовские эндемики — микоспоридии рыб Черного моря**  
**Table 2. Pontic-azov endemics — myxosporeans of the Black Sea fish**

Микоспоридии	Рыбы-хозяева	
	Черное море	Азовское море
<i>Sphaeromyxa sevastopoli</i> Najdenova, 1970	<i>Atherina boyeri pontica</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i> , <i>Gobius niger jozo</i> , <i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>Pomatoschistus microps leopardinus</i> , <i>Proterorichinus marmoratus</i> , <i>Sprattus sprattus phalericus</i> , <i>Lipophrys pavo</i> , <i>Parablennius tentacularis</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> , <i>Mugil cephalus</i>	<i>Mesogobius batrachocephalus</i> , <i>Neogobius fluviatilis fluviatilis</i>
<i>Myxidium melanostomi</i> Najdenova, 1970	<i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>
<i>Ortholinea gobiusi</i> Najdenova, 1968	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i>
<i>Myxobolus najdenovae</i> Schulman, 1984	<i>Zosterisessor ophiocephalus</i> , <i>Neogobius melanostomus</i>	<i>Neogobius melanostomus</i>

**Таблица 3. Понто-каспийские эндемики — микоспоридии рыб Черного моря**  
**Table 3. Pontic-caspian endemics — myxosporeans of the Black Sea fish**

Микоспоридии	Рыбы-хозяева	
	Черное море	Каспийское море
<i>Sinolinea sakinachanumae</i> Ibragimov, 1988	<i>Atherina boyeri</i>	<i>Syngnathus nigrolineatus caspius</i>
<i>Sphaerospora caspiosae</i> (Dogiel, 1939)	<i>Alosa caspia tanaica</i> , <i>A. kessleri pontica</i>	<i>Alosa caspia tanaica</i>

Таблица 4. Средиземноморские вселенцы — миксоспоридии рыб Черного моря  
 Table 4. Mediterranean aliens — мухоспораеанс of the Black Sea fish

Миксоспоридии	Рыбы-хозяева	
	Черное море	Средиземное, Адриатическое,* Ионическое** моря
<i>Sphaeromyxa balbiani</i> Thélohan, 1892	<i>Parablennius sanguinolentus</i>	<i>Clupea pilchardus</i> , <i>Lipophrys pavo</i> *
<i>S. incurvata</i> Doflein, 1898	<i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. tentacularis</i> , <i>Solea nasuta</i>	<i>Blennius ocellaris</i>
<i>S. sabrazezi</i> Laveran et Mesnil, 1900	<i>Liza aurata</i> , <i>Hippocampus ramulosus</i> , <i>Syngnathus abaster</i> , <i>S. tenuirostris</i> , <i>S. typhle</i>	<i>Hippocampus guttulatus microstephanus</i> , <i>Syngnathus typhle</i> *
<i>Myxidium gadi</i> Georgevitch, 1916	<i>Merlangius merlangus euxinus</i> , <i>Platichthys</i> <i>flesus luscus</i> , <i>Psetta maxima torosa</i>	<i>Solea vulgaris</i> *
<i>M. incurvatum</i> Thélohan, 1892	<i>Scorpaena porcus</i> , <i>Merlangius merlangus</i> <i>euxinus</i> , <i>Syngnathus abaster</i> , <i>Platichthys fle-</i> <i>sus luscus</i> , <i>Psetta maxima maeotica</i> , <i>Parablennius sanguinolentus</i> , <i>P. zvonimiri</i>	<i>Hippocampus guttulatus microstephanus</i> , <i>Lipophrys pavo</i> *
<i>M. pulchrum</i> V. Jurachno, 1991	<i>Lepadogaster candollei</i> , <i>Diplectogaster</i> <i>bimaculata euxinica</i> , <i>Syngnathus abaster</i>	<i>Lepadogaster candollei</i> *
<i>M. sphaericum</i> Thélohan, 1895	<i>Belone belone euxini</i>	<i>Belone belone</i>
<i>Zschokkella admiranda</i> V. Jurachno, 1993	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza aurata</i>	<i>Mugil cephalus</i>
<i>Ortholinea divergens</i> Thélohan, 1985	<i>Symphodus cinereus</i> , <i>S. roissali</i> , <i>S. ocellatus</i> , <i>Liza aurata</i> , <i>Diplodus annularis</i> , <i>Lipophrys</i> <i>pavo</i> , <i>Aidablennius sphynx</i>	<i>Crenilabrus melops</i> , <i>Symphodus tinca</i> , <i>Blennius pholis</i> , <i>Hippoglossoides platessoides</i> <i>limandoides</i>
<i>Ceratomyxa arcuata</i> Thélohan, 1892	<i>Uranoscopus scaber</i>	<i>Ophidion vassalli</i> , <i>Pagellus centrodonatus</i> , <i>Crenilabrus melops</i> , <i>Onos tricirratu</i> , <i>Gobius</i> <i>paranellus</i> , <i>Heliasses chromis</i> , <i>Scorpaena</i> <i>scrofa</i> , <i>S. porcus</i> , <i>Scorpaena notata</i> *, <i>Scorpaena porcus</i> *
<i>C. beloneae</i> Lubat, Radujkovic, Marques, Bouix, 1989	<i>Belone belone euxini</i>	<i>Belone belone</i> *
<i>C. globulifera</i> Thélohan, 1895	<i>Ophidion rochei</i>	<i>Merluccius merluccius</i> , <i>Merluccius merluc-</i> <i>cicus</i> *
<i>C. inaequalis</i> Doflein, 1898	<i>Symphodus ocellatus</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Ctenolabrus</i> <i>rupestris</i>	<i>Symphodus mediterraneus</i> , <i>S. tinca</i> , <i>Symphodus mediterraneus</i> *, <i>S. tinca</i> *
<i>C. parva</i> (Thélohan, 1895)	<i>Scomber scombrus</i>	<i>Scomber scombrus</i>
<i>C. reticularis</i> Thélohan, 1895	<i>Trachinus draco</i>	<i>Trachinus draco</i>
<i>Leptothecca agilis</i> (Thélohan, 1892)	<i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Scorpaena porcus</i>	<i>Dasyatis pastinaca</i> , <i>Scorpaena porcus</i>
<i>L. hepseti</i> (Thélohan, 1895)	<i>Atherina hepsetus</i> , <i>A. boyeri</i>	<i>Atherina hepsetus</i>
<i>Sphaerospora dicentrarchi</i> Sitja-Bobadilla et Alvarez- Pellitero, 1992	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza saliens</i>	<i>Mugil cephalus</i> , <i>Liza aurata</i>
<i>Polysporoplasma mugilis</i> Sitja-Bobadilla and Alvarez-Pellitero, 1995	<i>L. aurata</i>	<i>Liza aurata</i> , <i>L. ramada</i> , <i>Chelon labrosus</i>
<i>Ataspora solomoni</i> V. Jurachno, 1988	<i>Trachurus mediterraneus ponticus</i>	<i>Trachurus trachurus</i> **
<i>Kudoa nova</i> Najdenova, in Najdenova, Schulman, Donec, 1975	<i>Gobius cobitis</i> , <i>G. niger jozo</i> , <i>Neogobius</i> <i>cephalargoides</i> , <i>N. fluviatilis fluviatilis</i> , <i>N. melanostomus</i> , <i>N. platyrostris</i> , <i>N. ratan</i> <i>ratan</i> , <i>N. syrman</i> , <i>Pomatoschistus microps</i> <i>leopardinus</i> , <i>P. minutus elongates</i> , <i>Proterorhynchus marmoratus</i> , <i>Zosterisessor</i> <i>ophiocephalus</i> , <i>Benthophiloides ctenolepidus</i> <i>magistri</i> , <i>B. stellatus stellatus</i> , <i>Mesogobius</i> <i>batrachocephalus</i>	<i>Pagellus acarne</i> , <i>Thunnus obesus</i> , <i>T. thyn-</i> <i>nus</i> , <i>Euthunnus alleteratus</i> , <i>Dentex</i> <i>macrophthalmus</i> , <i>Trachurus trachurus trachu-</i> <i>rus</i> , <i>T. trachurus capensis</i> , <i>T. picturatus pic-</i> <i>turatus</i> , <i>T. trecae</i> , <i>Pomatomus saltatrix</i>
<i>K. quadratum</i> (Thélohan, 1895)	<i>Parablennius zvonimiri</i> , <i>Trachurus mediter-</i> <i>raneus</i> , <i>Mugil cephalus</i> , <i>Syngnathus abaster</i>	<i>Blennius ocellatus</i> , <i>Callionymus lyra</i> , <i>Coris</i> <i>julis</i> , <i>Nerophis aequoreus</i> , <i>Syngnathus acus</i> , <i>Trachurus trachurus</i> , <i>Blennius gattorugie</i>

Таблица 5. Средиземноморские вселенцы, пока не обнаруженные в Средиземном море, но, как правило, встречающиеся в близлежащих регионах Мирового океана

Table 5. Mediterranean aliens, still not found in the Mediterranean Sea, but met, as a rule, in the adjacent regions of the World Ocean

Миксоспоридии	Рыбы-хозяева	
	Черное море	Другие регионы
<i>Myxidium salmonis</i> Kulakowskaja, 1954	<i>Salmo trutta labrax</i>	8 видов лососевых рыб (в пресных водоемах Евразии, в Белом, Баренцевом и Беринговом морях, в Атлантическом и Тихом океанах)
<i>Zschokkella iskovi</i> Kovaljova, Donets & Kolesnikova, 1989	<i>Diplodus annularis</i> , <i>Uranoscopus scaber</i> , <i>Gaidropsarus mediterraneus</i>	Мероу (Атлантический океан, у Гвинеи Бисау и Анголы)*
<i>Ceratomyxa elegans</i> Jameson, 1929	<i>Scorpaena porcus</i>	6 видов рыб (Тихий океан, у Чили и США)
<i>Leptotheca informis</i> Auerbach, 1910	<i>Merlangius merlangus</i> , <i>Belone belone euxini</i>	<i>Molva molva</i> (Северное море)
<i>Sphaerospora caudata</i> (Parisi, 1910)	<i>Engraulis encrasicolus ponticus</i> , <i>E. encrasicolus maeoticus</i>	<i>Engraulis encrasicolus</i> , <i>E. encrasicolus maeoticus</i> (Азовское и Балтийское моря)
<i>S. elegans</i> Thélohan, 1892	<i>Gasterosteus aculeatus</i> , <i>Pungitius platygaster</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i> , <i>Pungitius platygaster</i> , <i>P. pungitius</i> (пресные водоёмы Евразии)
<i>Myxobilatus medius</i> (Thélohan, 1892)	<i>Gasterosteus aculeatus</i> , <i>Pungitius platygaster</i>	<i>Gasterosteus aculeatus</i> , <i>Pungitius platygaster</i> (Каспийское, Балтийское, Азовское моря, Атлантический океан, пресные водоёмы Евразии)
<i>M. platessae</i> (Basikalova, 1932)	<i>Platichthys flesus luscus</i>	Камбаловые рыбы (Балтийское, Белое, Баренцево моря)
<i>Chloromyxum ovatum</i> Jameson, 1929	<i>Squalus acanthias</i>	(Атлантический океан)
<i>Ch. schulmani</i> Kovaljova, Donet, Kolesnikova, 1988	<i>Dasyatis pastinaca</i>	<i>Raja streleni</i> (Атлантический Океан, Зап. Сахара)

\* По устному сообщению А. А. Ковалевой.

видов базируется на том, что это — единственный атлантический вид, сохранившийся в Черном, Азовском и Каспийском морях (Шульман и др., 1997).

Часть видов, известных в качестве понтических эндемиков, возможно, в будущем будут найдены и в сопредельных с Черным морем водоемах. Об этом свидетельствует то, что большинство среди их хозяев составляют виды рыб средиземноморского происхождения, а также слабая изученность фауны миксоспоридий Средиземноморского бассейна и Азовского моря. Следует обратить внимание на то, что черноморский эндемик, называвшийся ранее *Davisia ophidioni* Zaika, 1966, теперь именуется как *Muxodavisia ophidioni* (Zaika, 1966) n. comb. ввиду преокупированности родового названия *Davisia* Laird, 1953 (Zhao et al., 2008).

Виды, пока не встреченные в Средиземном море, вероятно, в силу слабой изученности здесь миксоспоридий, встречаются, как правило, в близлежащих регионах Мирового океана (в восточной части Атлантического океана, в Северном, Балтийском, Белом, Баренцевом морях и т. д.). Исключение составляет *Ceratomyxa elegans*, паразитирующая также в рыбах Тихого океана. Учитывая, что в самом конце неогенового периода Кайнозойской эры Атлантический и Тихий океаны на некоторое время соединялись широким проливом (Жизнь животных, 1987), можно предположить наличие у этого вида миксоспоридий в прошлом единого большого ареала, который затем был разорван вследствие мощных геологических преобразований нашей планеты.

Принимая во внимание, что вид *Chloromyxum leydigi* Mingazzini, 1890 мы считаем сборным (только в Черном море найдено 4 вида: *Ch. psetti*, *Ch. partistriatus*, *Ch. ovatum*, *Ch. schulmani*, ранее относимых к *Ch. leydigi*, причём первые 3 —

Таблица 6. Виды пресноводного происхождения — миксоспоридии рыб Черного моря  
 Table 6. Species of fresh water origin — myxosporeans of the Black Sea fish

Миксоспоридии	Рыбы-хозяева	
	Черное море	Другие регионы
<i>Zschokkella nova</i> Klokaceva, 1914	<i>Liza aurata, Mugil cephalus</i>	39 видов пресноводных хозяев и кефалевые рыбы (Азовское море и пресные водоемы Евразии)
<i>Myxobolus asymmetricus</i> (Parisi, 1912) comb. n. <i>M. bramae</i> Reuss, 1906	<i>Symphodus</i> spp.  <i>Mugil cephalus</i>	<i>Crenilabrus pavo</i> (Средиземное море)  Более чем 17 видов пресноводных рыб и кефалевые рыбы (водоемы Евразии, Азовское и Каспийское моря)
<i>M. circulus</i> (Achmerov, 1960) n. comb.	<i>Mugil cephalus</i>	25 пресноводных видов рыб и <i>Mugil cephalus</i> (Палеарктика, Каспийское море)
<i>M. exiguus</i> Thélohan, 1885	<i>Liza aurata, L. ramada, Mugil cephalus</i>	18 видов рыб пресных водоемов Европы, рыбы, в том числе кефалевые, Балтийского, Азовского, Каспийского морей и восточной части Атлантического океана. <i>Liza aurata, L. ramada, Chelon labrosus</i> (Средиземное море). <i>Liza aurata, L. ramada, L. saliens, Chelon labrosus</i> (Адриатическое море)
<i>M. ichkeulensis</i> Bahri et Marques, 1996	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Mugil cephalus</i> (Азовское, Средиземное и Японское моря)
<i>M. improvisus</i> Isjumova in: Schulman, 1966	<i>Parablennius tentacularis, Gobius niger jozo, Liza aurata</i>	3 пресноводных вида рыб (реки Евразии)
<i>M. muelleri</i> Butschli, 1882	<i>Liza aurata, L. saliens, Mugil cephalus</i>	Почти все виды карповых рыб и рыбы других семейств, в том числе кефалевые, из пресных водоёмов бывшего СССР, рыбы Белого, Балтийского, Азовского, Каспийского, Аральского морей и восточной части Атлантического океана. <i>Liza aurata</i> (Средиземное море)
<i>M. parvus</i> Schulman, 1962	<i>Liza aurata, L. haematocheilus, L. saliens, Mugil cephalus</i>	<i>L. haematocheilus</i> (бассейн р. Ляохэ (Китай), Японское море). <i>Liza aurata, L. saliens, L. ramada</i> (Средиземное море) <i>L. haematocheilus, L. aurata</i> (Азовское море)
<i>M. spinacurvatura</i> Maeno, Sorimachi, Ogawa et Egusa, 1990	<i>Mugil cephalus</i>	<i>Mugil cephalus</i> (Азовское, Средиземное и Японское моря, р. Нарва (Дальний Восток), эстуарные воды Австралии)

от тех же хозяев), а провести ревизию его в сопредельных с Черным морем водоемах у нас нет возможности, мы не учитывали его при сравнении различных фаун миксоспоридий.

Мы не рассматривали отдельно паразитов колюшек как виды с неясным происхождением (по Шульману и др., 1997). З. С. Донец (1979) отнесла *Muxobilatus medius* и *Sphaerospora elegans* к пресноводному комплексу миксоспоридий, отмечая их солоноватоводный характер. На основе анализа распространения их хозяев — малой южной и трехиглой колюшки, а также мест встречаемости самих паразитов (преимущественно — в морях, океанах, устьях и низовьях рек Евразии, но никогда — на протяжении всего речного бассейна или в изолированных от моря пресных водоемах) мы пришли к заключению, что эти солоноватоводные виды имеют морское происхождение и попали в Понто-Каспийский бассейн средиземноморским путем в глубокой древности.

Изучая специфику черноморских миксоспоридий, мы проанализировали круг хозяев у общих видов паразитов для Черного моря и Средиземноморского бассейна (табл. 4). Оказалось, что в большинстве случаев наблюдается приуроченность общих паразитов в разных морях к одним и тем же видам, родам или семействам хозяев. Так, *Ceratomyxa parva, C. reticularis, Leptothea agilis* встречаются в обоих регионах у одних и тех же хозяев. Наряду с этим в Черном море довольно часто

имеет место гостальная радиация, то есть освоение миксоспоридиями других в систематическом отношении рыб в качестве хозяев. К примеру, *Myxidium pulchrum*, *Zschokkella admiranda*, *Ceratomyxa inaequalis*, *L. hepseti* наряду с общими со Средиземным морем хозяевами инвазируют в Черном море и другие виды рыб.

Сходная картина наблюдается и у видов *Sphaeromyxa sabrazesi*, *Myxidium sphaericum*, *Ortholinea divergens*, *Ceratomyxa beloneae*, *Alataspora solomoni*, *Sphaerospora caudata*, *Ceratomyxa inaequalis*, *Kudoa quadratum*. Правда, в обоих случаях они поражают не обязательно одни и те же виды хозяев, но и родственные виды, принадлежащие к одному и тому же роду. В Черном море они, к тому же, инвазируют и представителей других родов, что также свидетельствует о наличии у миксоспоридий в этом бассейне гостальной радиации.

Подобная тенденция свойственна видам *Sphaeromyxa incurvata*, *Sph. balbiani*, *Myxidium incurvatum*, *Mухobolus asymmetricus*. Однако родственность их общих хозяев в сравниваемых акваториях ещё более отдаленная и проявляется лишь на уровне семейств.

Только четыре вида миксоспоридий из общих для Черного и Средиземного морей (*Myxidium gadi*, *Ceratomyxa arcuata*, *C. globulifera*, *Kudoa nova*) не имеют родственных хозяев. Относительно *K. nova* следует отметить, что мы считаем этот вид сборным. Собственно, *K. nova*, по нашему мнению является исключительно паразитом рыб сем. *Gobiidae*.

Среди понто-азовских и понто-каспийских эндемиков большинство видов миксоспоридий встречаются исключительно в бычковых, сельдевых и атериновых рыбах и представляют собой остатки древней солоноватоводной фауны. Исключение составляет *Sphaeromyxa sevastopoli*, встречающаяся в Черном море и в представителях других семейств, и количество хозяев которой в данном водоеме насчитывает 15 видов рыб.

Среди понто-азовских эндемиков 1 вид — *Mухobolus najdenovae* — имеет пресноводное происхождение.

Что касается других представителей пресноводного комплекса, большая часть из них встречается помимо кефалевых еще и в многочисленных пресноводных видах рыб не только в лиманах и эстуариях рек, но и в отдаленных от морей водоемах Евразии (*Zschokkella nova*, *Mухobolus bramae*, *M. circulus*, *M. exiguus*, *M. improvisus*, *M. muelleri*, *M. parvus*). Однако миксоспоридии, паразитирующие на кефалевых — *M. ichkeulensis* и *M. spinacurvatura* (паразиты лобана) недавно найдены не только в Чёрном и Азовском, но и в Японском море у того же хозяина. Кроме этого, в дальневосточном лобане был обнаружен также и средиземноморский вид *M. episquamalis* Egusa, Maeno, Sorimachi, 1990 (Юрахно, Овчаренко, 2008). Эти находки могут свидетельствовать об остатках фауны некогда существовавшего моря Тетис, простиравшегося в юрский период от Атлантики через южную часть Пиренейского п-ова вдоль Средиземного моря и через Южную и Юго-Восточную Азию до Тихого океана. Также можно предположить, что дальнейшее углубленное и комплексное исследование фауны кефалевых и пресноводных видов рыб в лиманах и дельтах рек моря подтвердит наше предположение о том, что для рыб семейства *Mugilidae* характерна своя фауна миксоспоридий.

## Выводы

1. История формирования фауны миксоспоридий рыб Черного моря тесно связана с историей формирования водоема.

2. Большинство видов миксоспоридий проникли в Черное море, скорее всего, из Средиземного вместе со своими основными хозяевами. В новых условиях они во многих случаях перешли к паразитированию и у других видов рыб.

3. В Понтическом бассейне сохранились остатки эндемичной солоноватоводной фауны, морские эндемичные виды и элементы пресноводного комплекса миксоспоридий.

- Архангельский А. Д., Страхов Н. М. Геологическое строение и история развития Черного моря. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1938. — 226 с.
- Догель В. А. Общая паразитология. — Л. : Изд-во Ленинград. ун-та, 1962. — 464 с.
- Донец З. С. Зоогеографический анализ миксоспоридий южных водоемов СССР // Систематика и экология споровиков и кнidosпоридий : Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1979. — 87. — С. 65–90.
- Донец З. С. Формирование фауны миксоспоридий южных морей СССР // Эволюция и филогения одноклеточных животных : Тр. Зоол. ин-та АН СССР. — 1981. — 107. — С. 74–79.
- Донец З. С. Миксоспоридии бассейнов южных рек СССР : Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Л., 1982. — С. 19–21.
- Жизнь животных / Ю. И. Полянский — М. : Просвещение, 1987. — Т. I. — С. 33–35.
- Зенкевич Л. А. Биология морей СССР. — М. : Изд-во АН СССР, 1963. — С. 277–361.
- Кесслер К. Ф. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтической ихтиологической области // Тр. Арало-Касп. эксп. — Т. I. — 1877.
- Ковалёва А. А., Донец З. С., Колесникова М. Г. Новые виды миксоспоридий (Cnidospora, Muxospora) рыб Черного моря // Вестн. зоологии. — 1989. — 5. — С. 75–79.
- Колесникова М. Г., Донец З. С. Фауна миксоспоридий рыб Крымского побережья // Паразитология и патология морских организмов : Тез. докл. Четырнадцатого всесоюз. симпоз. — Калининград, 1987. — С. 89–90.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М. : Изд-во АН СССР, 1960. — 286 с.
- Найденова Н. Н. Паразитофауна рыб семейства бычковых Черного и Азовского морей. — Киев : Наук. думка, 1974. — 182 с.
- Османов С. У. Материалы и паразитофауна рыб Черного моря // Уч. зап. Ленингр. пед. ин-та им. Герцена. — 1940. — 30. — С. 187–265.
- Решетникова А. В. Паразитофауна некоторых промысловых рыб Черного моря : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1954. — 14 с.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и континентальных водоемов. — М. : Наука, 1970. — 372 с.
- Шульман С. С., Донец З. С., Ковалева А. А. Класс миксоспоридий (Мухоспора) мировой фауны. Т. 1. Общая часть. — СПб. : Наука, 1997. — 567 с.
- Юрахно В. М. Фауна миксоспоридий (Protozoa: Мухоспора) черноморских рыб и сезонные и межгодовые аспекты ее изменчивости // Совр. проблемы паразитологии, зоологии и экологии : по Материалам I и II междунар. чтений, посвящ. памяти и 85-летию со дня рожд. С. С. Шульмана (февр.—март 2003, Калининград. обл.). — Калининград : Изд-во КГТУ, 2004. — С. 160–171.
- Юрахно В. М., Овчаренко Н. А. Миксоспоридии кефалевых рыб Мирового океана // Материалы IV Всерос. съезда паразитол. об-ва при Российской академии наук: «Паразитология в XXI веке — проблемы, методы, решения» (С.Петербург, 20–25 октября 2008 г.). — СПб. : Лема, 2008. Т. 3 / Под ред. К. В. Галактионова, А. А. Добровольского — С. 231–234.
- Юрахно В. М. Новое о миксоспоридах рыб Черного моря // Паразитология. — 1988. — 22, вып. 6. — С. 521–524.
- Юрахно В. М. Новые виды миксоспоридий черноморских рыб // Паразитология. — 1991. — 25, вып. 2. — С. 104–109.
- Юрахно В. М. Новые сведения о фауне миксоспоридий рыб Черного моря // Паразитология. — 1993. — 27, вып. 4. — С. 320–326.
- Campbell N. The muxosporian parasitofauna of the Atlantic horse mackerel, *Trachurus trachurus* (L.) in the North-East Atlantic Ocean and Mediterranean Sea // Acta Parasitologica. — 50 (2). — P. 97–101.
- Lubat V., Radujkovic B., Marques A., Bouix G. Parasites des poissons marins du Montenegro: Muxosporidies // Acta Adriat. — 1989. — 30, N 1–2. — P. 31–50.
- Ovcharenko M., Jurakhno V. Nowe dane o mikropasozytach ryb z rodziny cefalowatych (Mugilidae) // XX Zjazd Hydrobiologów Polskich (5–8 września 2006, Toruń, Polska). — Toruń, 2006. — P. 160.
- Ovcharenko M., Yurakhno V., Tytar V. Review of microparasites of mullets in the Mediterranean basin and the Sea of Japan // Revista Română de Parasitologie. — 2007. — 17 (Suppl.). — P. 142–143.
- Zhao Y., Zhou Y., Kent M., Whipps Ch. Replacement of the preoccupied name *Davisia* Laird 1953 and description of a new muxozoan species (Muxospora: Sinuolineidae) from *Sebastes marmoratus* (Cuvier, 1829) in the East China Sea. Journal of Parasitology. — 2008. — 94, Is. 1. — P. 269–279.

УДК 576.895.1:599.745(260)

## **ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ПУТЕЙ И НАПРАВЛЕНИЙ РАССЕЛЕНИЯ ЛАСТОНОГИХ ПО МИРОВОМУ ОКЕАНУ**

**М. В. Юрахно, А. А. Стрюков**

*Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского,  
пр. Вернадского, 4, Симферополь, 95007 Украина*

**Гельминтологические данные как показатель путей и направлений расселения ластоногих по Мировому океану. Юрахно М. В., Стрюков А. А.** — Освещены пути расселения в пределах Голарктики морского зайца, кольчатой нерпы, обыкновенного тюленя, ларги и крылатки. Высказано мнение о происхождении каспийской и байкальской нерп. Указаны предполагаемые пути проникновения из Северной Атлантики в Южное полушарие предков настоящих антарктических тюленей. Рассматривается также расселение моржа и ушастых тюленей.

Ключевые слова: гельминтологические доказательства, расселение, предки ластоногих, Мировой океан.

**Helminthological Data as an Index of Ways and Directions of Pinniped Dispersal in the World Ocean. Yurakhno M. V., Stryukov A. A.** — Ways of dispersion of bearded seal, ringed seal, harbour seal, spotted seal and ribbon seal are described. Hypothesis of Caspian and Baikal seal origin is proposed. Suggested ways of immigration of Antarctic seals' ancestors from the North Atlantic to the Southern Hemisphere are indicated. Evolutionary dispersion of walrus and eared seals is discussed.

Key words: helminthological data, dispersion, pinniped ancestors, World Ocean.

### **Введение**

Ластоногие — удобный объект для использования гельминтологических данных при решении вопроса об эволюционном расселении хозяев. Эти животные шире других млекопитающих распространены по Земному шару, отличаются эволюционной молодостью, своеобразием экологии и четкой очерченностью группы (отряда). Возникли они в качестве самостоятельной ветви вторичноводных животных, как предполагают палеонтологи, около 25–22 млн лет назад. Происхождение семейства настоящих тюленей связывают с Северной Атлантикой, а семейств ушастых тюленей и моржа — Северной Пацификой. О путях дальнейшего расселения их предков по Мировому океану сведений очень мало. Мы попытались хотя бы частично ликвидировать этот пробел. В 1990 г. (Юрахно, 1990 а) на основе сходства цестод и акантоцефалов хохлача и морских слонов нами был сделан вывод о нецелесообразности ликвидации некоторыми териологами подсемейства настоящих тюленей *Cystophorinae*. В том же году нами (Юрахно, 1990 б) была опубликована оригинальная гипотеза происхождения байкальской нерпы. Год спустя (Юрахно, 1991) высказано предположение о путях проникновения предков настоящих тюленей в Северную Пацифику. Много внимания было уделено происхождению каспийского тюленя (Юрахно, 1991; Jurachno et al., 2004; Юрахно и др., 2006). В 1998 г. вышла в свет двухтомная монография «Северный морской котик (систематика, морфология, поведение)». В ней М. В. Юрахно, А. С. Скрябиным и И. М. Тайковым подробно анализируется популяционная структура паразитофауны этого животного и подтверждено мнение териологов о существовании трех популяций северного морского котика: командорской, курильской и аляскинской.

Большой интерес у специалистов, изучающих ластоногих, вызвала публикация «Эволюционное распространение предков настоящих тюленей в пределах Голарктики (гельминтологические доказательства)» (Юрахно, 2000).

В 2002 г. (Юрахно, 2002) впервые на основе гельминтологических данных сделано сообщение о миграционных путях предков моржа и ушастых тюленей.

В 2004 г. (Юрахно, 2004) в работе «О своеобразии гельминтофауны ластоногих» было опровергнуто мнение С. Л. Делямура (1955) об отсутствии в гельминтофауне ластоногих черт самостоятельности. Показано, что она включает много специфичных таксонов различного ранга (до надсемейств



включительно), которые еще раз подтверждают всеобъемлющий характер филогенетического параллелизма.

### Материал и методы

Исследован гельминтологический материал от 2435 ластоногих 13 видов: сивуч (55 вскрытий), северный морской котик (322), тихоокеанский морж (166), ларга (157), кольчатая нерпа (309), каспийский тюлень (707), крылатка (259), лахтак (99), тюлень-крабоед (247), тюлень Росса (14), морской леопард (67), тюлень Уэдделла (28) и субантарктический морской слон (5 вскрытий). Кроме паразитологических использовались также данные палеонтологии, исторической геологии, океанологии, зоогеографии и териологии.

### Результаты и обсуждение

Предполагаемые пути расселения предков различных видов ластоногих показаны на рисунках 1 и 2. Морской заяц (рис. 1, 1) и кольчатая нерпа (рис. 1, 2) из Северной Атлантики проникли в Арктику и вдоль евроазиатского побережья продвигались на восток вплоть до Берингова пролива и по нему вышли в Северную Пацифику. Подтверждением этого являются следующие факты. У морского зайца в европейском секторе Арктики паразитирует наиболее древний представитель рода *Diphyllobothrium* — *D. schistochilus* (цестода с хорошо развитыми ботриями, многослойным расположением семенников, неупорядоченной выделительной

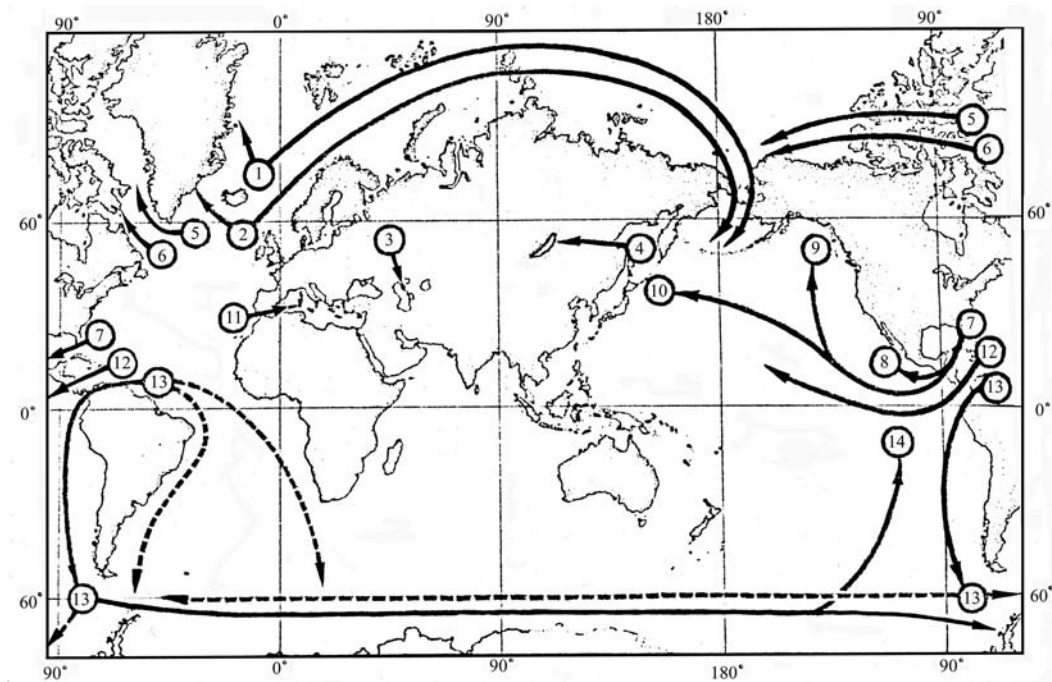


Рис. 1. Предполагаемое распространение по Мировому океану предков настоящих тюленей: 1 — морской заяц; 2 — кольчатая нерпа; 3 — каспийская нерпа; 4 — байкальская нерпа; 5 — предок крылатки; 6 — предок Ларги; 7 — юго-западная популяция обыкновенного тюленя *Phoca vitulina*, дивергировавшая в Северной Пацифике на 3 подвида: 8 — *Ph. v. geronimensis*; 9 — *Ph. v. richardsi*; 10 — *Ph. v. steinegeri*; 11 — средиземноморский тюлень-монах; 12 — гавайский тюлень-монах; 13 — предки антарктических настоящих тюленей; 14 — предок калифорнийского морского слона. Схема составлена на основании гельминтологических и палеонтологических данных (оригинал).

Fig. 1. Suggested dispersal of phocid ancestors in the World Ocean: 1 — bearded seal; 2 — ringed seal; 3 — Caspian seal; 4 — Baikal seal; 5 — ribbon seal ancestor; 6 — spotted seal ancestor; 7 — south-western population of harbour seal *Phoca vitulina* having diverged into 3 subspecies in the North Pacific: 8 — *Ph. v. geronimensis*; 9 — *Ph. v. richardsi*; 10 — *Ph. v. steinegeri*; 11 — Mediterranean monk seal; 12 — Hawaiian monk seal; 13 — ancestors of Antarctic phocids; 14 — Californian elephant seal ancestor. The scheme is compiled based on helminthological and paleontological data (original).

системой — до шести продольных каналов). У восточной части азиатского побережья Арктики и в Северной Пацифике этот вид цестод не встречается. Его заменил эволюционно более продвинутый вид *Diphyllobothrium skrjabini* (с упрощенным сколексом, однослойным расположением семенников, двумя продольными выделительными каналами). Вторым доказательством распространения морского зайца вдоль евроазиатского побережья является отсутствие у него в Северной Пацифике цестоды *Diplogonoporus tetrapterus* — специфичного паразита гренландского тюленя. У других тюленей Северной Пацифики, которые проникли в эту акваторию из Северной Атлантики через Канадский архипелаг и, следовательно, в прошлом экологически соприкасались с гренландским тюленем, *D. tetrapterus* встречается, правда, в качестве второстепенного паразита.

Еще больше гельминтологических доказательств указанного трансарктического распространения можно привести в отношении кольчатой нерпы. Вместе с ней из Северной Атлантики вдоль евроазиатского побережья Арктики распространялись и ее специфичные паразиты — нематоды *Parafilaroides gymnurus* и *Phocascaris phocae*, а также скребень *Corynosoma wegeneri*. Первый вид закончил свое продвижение, не дойдя до Восточно-Сибирского моря (был замещен видом *Parafilaroides krascheninnikovi*), второй достиг Берингова пролива, но южнее — в Берингово и Охотское моря не продвинулся. Там его заменил вид *Phocascaris cystophorae*, а третий вид (*Corynosoma wegeneri*) освоил и северную часть бассейна Берингова моря, однако в Охотском море не обнаружен.

Теперь о происхождении каспийского тюленя. Согласно гельминтологическим данным предок каспийского тюленя (рис. 1, 3), кстати, имеющий морфологическое сходство с арктической кольчатой нерпой, довольно давно проник в Каспий с севера, сохранив до сих пор два вида паразитов явно арктического происхождения: скребень *Corynosoma capsicum* мало отличается от арктического вида *C. wegeneri*, а нематода *Parafilaroides caspicus* — от северного двойника *P. gymnurus*. В то же время о длительности географической изоляции каспийского тюленя свидетельствуют такие его узкоспецифичные паразиты местного происхождения как *Mesorchis advena*, *Ciureana badamschini*, *Maritrema sobolevi*, *Diphyllobothrium phocarum*, *Anisakis schupakovi* и *Capillaria delamurei*.

Гельминтофауна байкальской нерпы наибольшее сходство имеет с гельминтофауной охотской кольчатой нерпы. Это свидетельствует о том, что байкальская нерпа — не древний абориген и не северный пришелец, а, скорее всего, проникла по системе Палео-Амура из тихоокеанского бассейна (рис. 1, 4).

Предки крылатки (рис. 1, 5) и ларги (рис. 1, 6) из Северной Атлантики в Северную Пацифику мигрировали через Канадский архипелаг, переселив туда в качестве своего второстепенного паразита цестоду *Diplogonoporus tetrapterus*, которая в Северной Атлантике является одним из главных паразитов гренландского тюленя.

Выдающуюся роль в распространении настоящих тюленей по Мировому океану сыграл кроссцентралноамериканский пролив (между Северной и Южной Америками), образовавшийся, как предполагают палеонтологи, вероятно, в раннем плиоцене. Этим путем проникли в Тихий океан из Северной Атлантики гавайский тюлень-монах (рис. 1, 12) и юго-западная популяция предка обыкновенного тюленя (рис. 1–7), которая к настоящему времени в Северной Пацифике дивергировала на три подвида: островной тюлень *Phoca vitulina steinegeri* (рис. 1, 10), тюлень Ричардса *Ph. v. richardsi* (рис. 1, 9) и тюлень *Ph. v. geronimesis* (рис. 1, 8), обитающий у калифорнийского и мексиканского побережий. О миграции одной из популяций обыкновенного тюленя в Северную Пацифику указанным путем свидетельствует обнаружение у *Ph. v. richardsi* атлантического скребня *Corynosoma*

*falcatum*, который является специфичным паразитом серого тюленя — типичного обитателя умеренных вод Атлантики. А гавайский тюлень-монах сохранил до сих пор 2 вида цестод (*Diphyllobothrium elegans* и *D. hians*) атлантического происхождения.

Скорее всего, по центральноамериканскому проливу начинали свой путь в Южное полушарие и все предковые формы современных антарктических тюленей (рис. 1, 13). Выйдя в Тихий океан, они спускались к югу вдоль западных берегов Южной Америки навстречу холодному антарктическому течению. Этот путь подтверждается тем фактом, что и у калифорнийского (рис. 1, 14), и у южного морских слонов паразитирует один и тот же вид скребней — *Corynosoma bullosum*.

Предок моржа (рис. 2, 1) по центральноамериканскому проливу продвигался в противоположном направлении — из Северной Пацифики в Северную Атлантику. На этом пути он утратил своих арктических трематод *Orthosplanchnus oculatus*, *O. rossicus* и *Microphallus orientalis*. В Северной Атлантике они отсутствуют.

Относительно места происхождения ушастых тюленей существуют две точки зрения: первая — в Северной Пацифике, вторая — в Южном полушарии. Гельминтологические данные подтверждают первую точку зрения. У обитающих в Северной Пацифике сивуча и калифорнийского морского льва паразитируют соответственно 27 и 18 видов гельминтов, а у южного, австралийского и новозеландского львов лишь 15, 14 и 1 вид соответственно. Еще более разителен контраст по количеству видов гельминтов между северным и южными морскими котиками. У *Callorhinchus ursinus* их 27, а у обитателей Южного полушария — в 3–4 и более раз меньше (у южноамериканского котика — 8, у кергеленского — 7, у южноафриканского — 5, у южноавстралийского — 4 и у новозеландского — лишь один вид). Подобное соотношение наблюдается и при сопоставлении

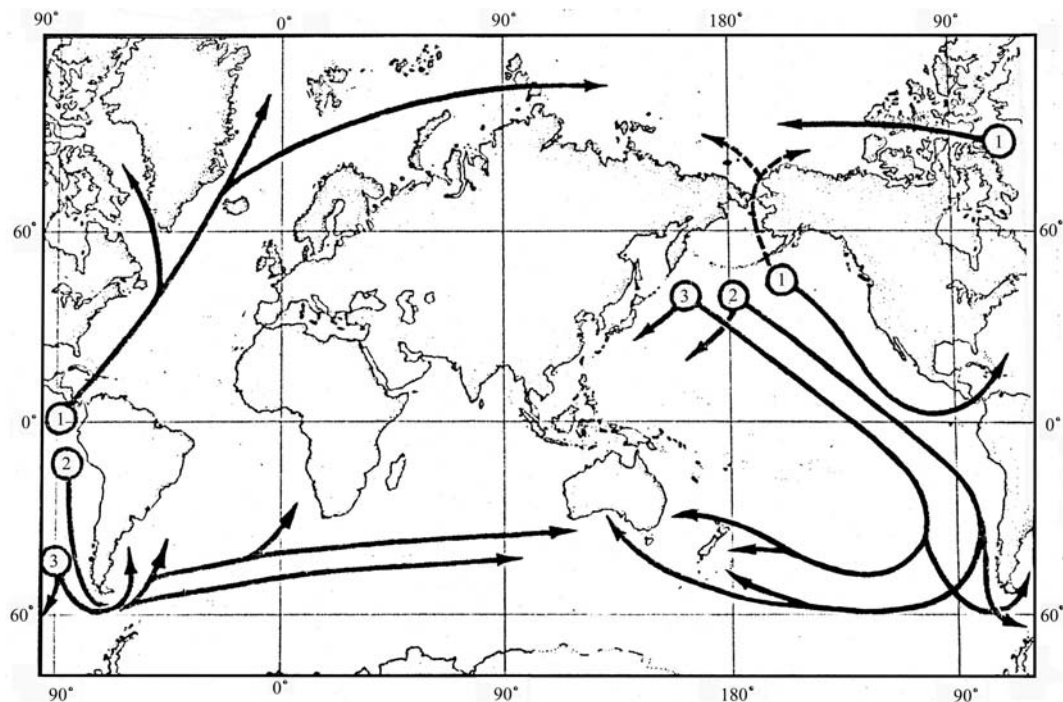


Рис. 2. Предполагаемое распространение по Мировому океану предков моржа (1), морских котиков (2) и морских львов (3). Схема составлена на основании гельминтологических и палеонтологических данных (оригинал).

Fig. 2. Suggested dispersal of ancestors of walrus (1), fur seals (2) and sea lions (3) in the World Ocean. The scheme is compiled based on helminthological and paleontological data (original).

узкоспецифичных видов гельминтов у северных и южных отариид. Так, у северных морских львов их 4, у южных — 2, у северного морского котика — 3, у южных — лишь один. Эти факты свидетельствуют о том, что гельминтофауна ушастых тюленей, обитающих в Северной Пацифике, формировалась более длительное время, чем у их сородичей из Южного полушария. Они указывают также на то, что северные отарииды существенно не меняли своих адаптивных зон по сравнению с предковыми. Этого нельзя сказать об ушастых тюленях Южного полушария. Бедность их гельминтофауны и небольшое количество специфичных и особенно узкоспецифичных паразитов говорят о том, что эти хозяева оказались в современных адаптивных зонах сравнительно недавно, причем проникли они в Южное полушарие из Северной Пацифики (рис. 2–2. и 2–3.). Об этом свидетельствует наличие у них некоторых северных паразитов, таких как *Diphyllobothrium glaciale*, *Corynosoma semerme*, *C. strumosum*, *Contracaecum osculatatum*, *Terranova decipiens*, *Uncinaria hamilltoni*.

Предложенная гипотеза нуждается в дальнейшем совершенствовании путем сравнительного анализа эволюционных морфологических изменений разных видов паразитических червей ластоногих в пределах их современных ареалов.

- Делямуре С. Л. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и филогении. — М.: Изд-во АН СССР. — 1955. — 517 с.
- Юрахно М. В. О систематическом положении хохлача в свете гельминтологических данных // Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей Северной Европы: Тез. докл. III Всесоюз. конф. — Мурманск, 1990 а — С. 228–230.
- Юрахно М. В. О происхождении байкальской нерпы в свете гельминтологических данных // Морские млекопитающие: Тез. докл. X Всесоюз. совещ. по изучению, охране и рац. использованию морских млекопитающих (г. Светлогорск Калининградской обл.). — М., 1990, б. — С. 337–339.
- Юрахно М. В. Гельминты ластоногих Мирового океана (систематика, фауна, экология, зоогеография, коэволюция с хозяевами: Автореф. дис. .... докт. биол. наук. — М., 1990. — 48 с.
- Юрахно М. В. О путях проникновения в Северную Пацифику настоящих тюленей (гельминтологические доказательства) // Рациональное использование биоресурсов Тихого океана: Тез. докл. — Владивосток, 1991. — С. 152–154.
- Юрахно М. В. Особенности паразитофауны каспийского тюленя в связи с его происхождением // XI конф. Украинского общества паразитологов: Тез. докл. — Киев, 1993. — С. 184, 185.
- Юрахно М. В. Эволюционное распространение предков настоящих тюленей в пределах Голарктики (гельминтологические доказательства) // Морские млекопитающие Голарктики: Материалы I Междунар. конф. — Архангельск, 2000. — С. 443–446.
- Юрахно М. В. О возможности использования гельминтологических данных при выяснении генезиса, филогении, систематики и зоогеографии ластоногих // Морские млекопитающие Голарктики: Материалы II Междунар. конф. — М., 2002. — С. 289–290.
- Юрахно М. В. О своеобразии гельминтофауны ластоногих // Морские млекопитающие Голарктики: Материалы III Междунар. конф. — М., 2004. — С. 597–599.
- Юрахно М. В., Скрябин А. С., Тайков И. М. Паразитофауна северного морского котика и ее популяционная структура // Северный морской котик (систематика, морфология, поведение). — М., 1998. — Ч. 2. — С. 810–861.
- Юрахно М. В., Стрюков А. А., Демиденко Л. А. Опыт применения паразитологических данных при выяснении происхождения, эволюции, систематики и зоогеографии хозяев // Уч. зап. Таврического нац. ун-та им. В. И. Вернадского. Сер. Биология, химия. — 2006. — 19 (58), № 4. — С. 223–227.
- Yurahno M. V., Ivashov A. V., Demidenko L. A. Consortive ties of Caspian seal with helminthofauna as index of its populational structure // Экология та ноосферология. — 2004. — 15, № 1–2. — Р. 44–48.

ФУДК 593.17:594

## **ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПАРАЗИТИЧЕСКОЙ ИНФУЗОРИИ *OPHRYOGLENA HEMOPHAGA* (OLIGOHYMENOPHOREA, OPHRYOGLENIDA): НАБЛЮДЕНИЕ И ГИПОТЕЗЫ**

**В. И. Юришинец**

*Институт гидробиологии НАН Украины,  
просп. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210 Украина  
E-mail: ciliator@ukr.net*

**Жизненный цикл паразитической инфузории *Ophryoglena hemophaga* (Oligohymenophorea, Ophryoglenida): наблюдение и гипотезы. Юришинец В. И.** — Представлены данные, иллюстрирующие протекание некоторых стадий жизненного цикла инфузории *Ophryoglena hemophaga* Molloy, Lynn et Giamberini, 2005, которая паразитирует в гепатопанкреасе моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771). Результаты наблюдений свидетельствуют о подобии жизненного цикла инфузории таковому других представителей рода *Ophryoglena*. Обсуждаются результаты наблюдений жизненного цикла *O. hemophaga* другими исследователями.

Ключевые слова: *Ophryoglena hemophaga*, *Dreissena polymorpha*, жизненный цикл.

**The Life Cycle of the Ciliate *Ophryoglena hemophaga* (Oligohymenophorea, Ophryoglenida): Observations and Hypotheses. Yuryshynets V. I.** — Information, illustrating some stages of a life cycle of the ciliate *Ophryoglena hemophaga* Molloy, Lynn et Giamberini, 2005, which parasitizes in the hepatopancreas of molluscs *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) is presented. The results of observation suggests of similarity of a life cycle of this ciliate species to a life cycles of other representatives of a genus *Ophryoglena*. The results of observations of the life cycle of *O. hemophaga* by other researchers are discussed.

Key words: *Ophryoglena hemophaga*, *Dreissena polymorpha*, life cycle.

### **Введение**

Инфузории, недавно описанные как *Ophryoglena hemophaga* (Molloy et al., 2005), впервые были обнаружены С. Казубским (Музей и Институт зоологии ПАН) в 60–70-х гг. XX в. при исследовании моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Bivalvia, Dreissenidae) из региона Конинских озер (Польша) (Stanczikowska, 1977). К сожалению, эти находки и сбор многочисленного материала постоянных препаратов не завершились описанием вида. Представители рода *Ophryoglena* у моллюсков *D. polymorpha* были вновь обнаружены и, впоследствии, описаны коллективом исследователей под руководством Д. Моллоя (Karataev et al., 2002, 2003; Мاستицкий, 2004; Molloy et al., 2005).

Целью работы является иллюстрированное описание некоторых стадий жизненного цикла инфузории *O. hemophaga*, которые наблюдали в эксперименте с единичным экземпляром в сентябре 2001 г. в Институте паразитологии им. Стефаньского Польской академии наук (Варшава).

### **Материал и методы**

Инфузории *O. hemophaga* изучались во время паразитологических исследований моллюсков *D. polymorpha* из оз. Гославского (Конинские озера). Наблюдения за единичным экземпляром инфузории *O. hemophaga* проводили при комнатной температуре 20–22°C. Инфузория (вероятно, протомонт) была помещена в воду в часовом стекле, а после инцистирования — в чашку Петри. Томонт (циста) был прикреплен к покровному стеклу (за счет клейкой внешней оболочки цисты). Покровное стекло вместе с приклеившейся цистой периодически осматривали под бинокляром и при наличии видимых изменений помещали на предметное стекло и изучали методом светопольной микроскопии. Фотографии сделаны с микроскопа Olympus BH–2.

### **Результаты и обсуждение**

Относительно крупная по размерам особь *O. hemophaga* (трофонт или протомонт) длиной свыше 200 мкм была извлечена в ходе паразитологического

вскрытия из гепатопанкреаса моллюска *D. polymorpha* и помещена в воду в часовом стекле. Двигательная активность инфузории постепенно уменьшалась. Наблюдение временно прервали через 6 ч после начала опыта, когда инфузория перестала двигаться, приобрела яйцевидную форму и осела на дно часового стекла (рис. 1).

В период от 6 до 18 ч. от начала эксперимента произошло инцистирование инфузории и два деления томонта, с образованием четырех томитов (рис. 2).

Томонт размещался в прозрачной цисте образованной двумя оболочками: внешней клейкой (диаметром около 230 мкм) и втуренной — плотной (диаметром около 170 мкм) (рис. 3).

В течение следующих 20–22 ч после инцистирования внутри цисты состоялись еще два несинхронных деления, в результате которых образовались 8 томитов, которые активно двигались (рис. 4).

Через 2 ч после последнего деления состоялось разрушение оболочек цисты и томиты (теронты) вышли во внешнюю среду (рис. 5).

В течение 5 ч с момента разрушения цисты теронты активно плавали, а затем вторично инцистировались (табл. 1, рис. 6).

### Обсуждение

Вид *O. hemophaga* описан в 2005 г., однако его описание не содержало качественных фотографий, было довольно неопределенным, часть размерных характеристик указаны ошибочно (в частности — количество соматических кинет, количество пор сократительной вакуоли, размеры органеллы Либеркюна) (Molloy et al., 2005). В дальнейшем описание данного вида нуждается в уточнении и исправлении (С. Казубский, устн. сообщ.). В описании вида также приведена информация о размножении *O. hemophaga*. Указано, что в результате проведенных опытов 5 томонтов успешно продуцировали теронтов. Количество теронтов, которые образовались вследствие деления томонтов (образовалось 2, 4 и 8 теронтов) свидетельствует о том, что в отдельных случаях наблюдалось от одного до трех делений томонтов внутри цисты. Эти наблюдения согласуются с данными С. Э. Мастицкого (2004), который провел 3 серии экспериментов по изучению жизненного цикла инфузорий *Ophryoglena* sp. (предположительно, *O. hemophaga*) из моллюсков *D. polymorpha*.

В дополнение к полученным вышеупомянутыми исследователями данным, мы обнаружили вторичное инцистирование теронтов. Также мы считаем, что томонт *O. hemophaga*, вероятно, окружен двумя оболочками: плотной внутренней оболочкой и клейкой — внешней, а не одной оболочкой больших размеров (см. рис. 2, 3). Об этом могут свидетельствовать сохранение постоянной шарообразной формы

Таблица 1. Наблюдения инцистирования и деления инфузории *O. hemophaga* из *D. polymorpha*  
Table 1. The observation of an incystation and division of the ciliate *O. hemophaga* from *D. polymorpha*

Время с начала эксперимента, ч	Наблюдения
6	Уменьшение плавательной активности протомонта. Тело инфузории становится более округлым.
18	Циста с 4 томитами внутри (томонт произвел 2 деления). Томиты очень активны.
24	Циста с 6 активными томитами внутри (2 томита поделились в 3 раз).
40	Циста с 8 активными томитами внутри (все томиты завершили третье деление). По мере делений содержимое цитоплазмы томитов светлеет.
42	Разрушение оболочек цисты. Выход 8 томитов (теронтов) во внешнюю среду. Инфузории активно плавают.
47	Вторичное инцистирование теронтов. Активность внутри цист отсутствует.

томонта внутри плотной оболочки и лабильность размеров внешней оболочки цисты.

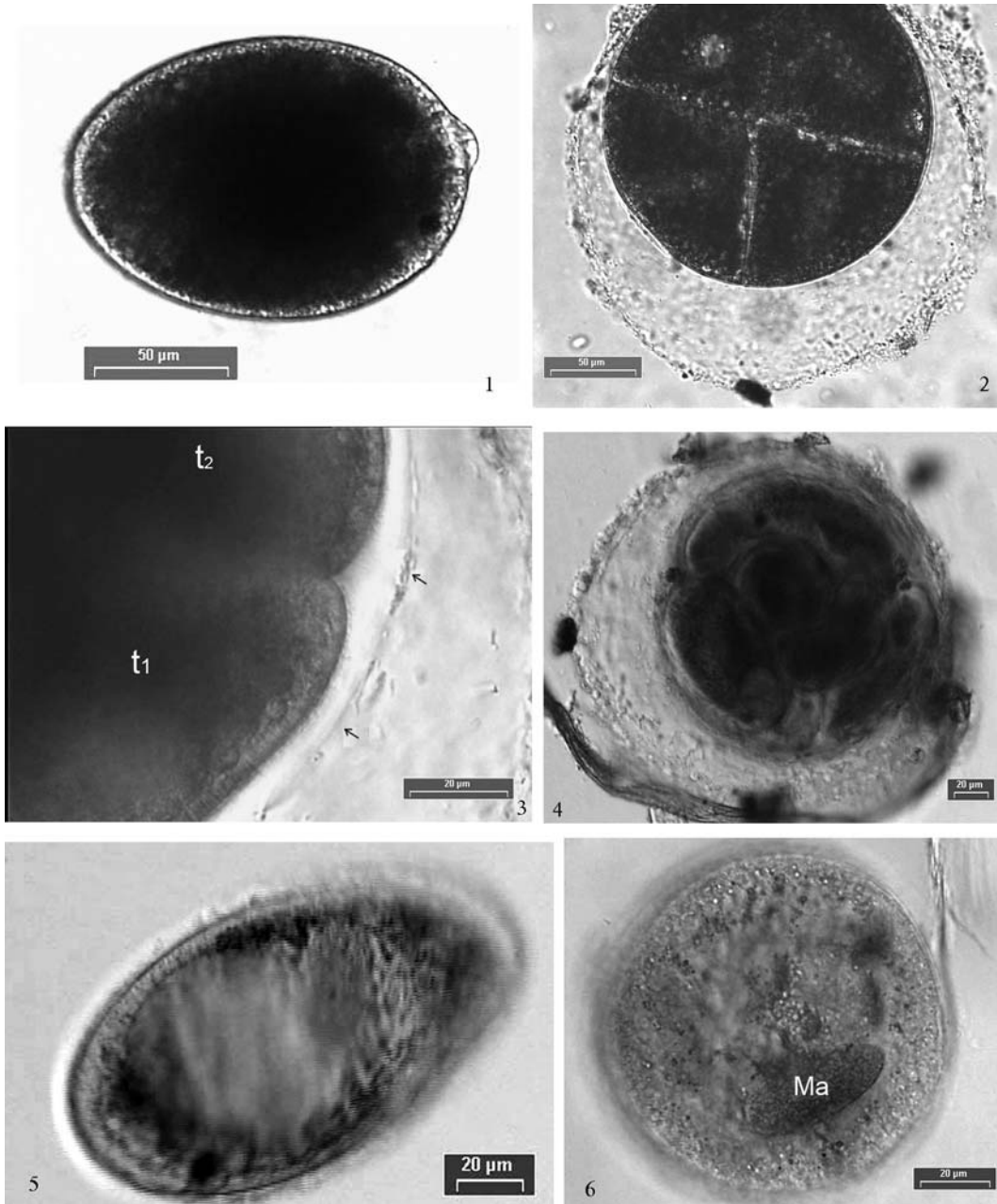


Рис. 1–6. 1 — Инфузория *O. hemophaga* перед инцистированием. 2 — Томонт инфузории *O. hemophaga* после двух делений (4 томита). 3 — Томонт инфузории *O. hemophaga*, окруженный плотной прозрачной внутренней оболочкой цисты (t<sub>1</sub>, t<sub>2</sub> — томиты). 4 — Томонт инфузории *O. hemophaga* после трех делений внутри цисты (8 томитов). 5 — Теронт инфузории *O. hemophaga*. 6 — Вторичная циста *O. hemophaga* (Ma — макронуклеус).

Fig. 1–6. 1 — Ciliate *O. hemophaga* before the encystation. 2 — Tomont of the ciliate *O. hemophaga* after two divisions (4 tomites). 3 — Tomont of the ciliate *O. hemophaga* in firm transparent inner cyst's envelope (t<sub>1</sub>, t<sub>2</sub> — tomites). 4 — Tomont of the ciliate *O. hemophaga* after 3 divisions (8 tomites). 5 — Theront of the ciliate *O. hemophaga*. 6 — The secondary cyst of *O. hemophaga* (Ma — macronucleus).

Остается нерешенным вопрос о месте, где происходит инцистирование протомонта и деление томонта. Результаты проведенных наблюдений свидетельствуют об успешном размножении инфузорий данного вида вне организма моллюсков. Об этом косвенно свидетельствует и клейкая внешняя оболочка цисты (вероятно, служит для прикрепления к субстрату). Однако наши находки у 2,5% особей, исследованных на импрегнированных препаратах из коллекции С. Казубского (Музей и институт зоологии ПАН, Варшава, Польша) своеобразного «шрама» на постериальном полюсе инфузорий, позволяют предположить возможность размножения инфузорий *O. hemophaga* путем деления внутри организма хозяина. Данные препараты изготавливали в процессе вскрытия моллюсков, а подобный «шрам» может оказаться остатком места деления материнской клетки в процессе палинтонии (Kazubski, Yuryshynets, 2007).

В целом и наши данные, и данные других исследователей (Molloy, 2005; Мастицкий, 2004) свидетельствуют о том, что *O. hemophaga* размножается подобно другим представителям семейства Ophryoglenidae (Canella, Rocchi-Canella, 1976) путем палинтонии внутри цисты. Количество делений томонтов, вероятно, зависит от условий внешней среды и состояния материнской клетки. Вторичное инцистирование теронтов также ранее было отмечено для представителей рода *Ophryoglena* (Canella, Rocchi-Canella, 1976). Жизненный цикл *O. hemophaga* соответствует схеме характерной свободноживущим представителям рода. Отличия состоят в том, что часть стадий жизненного цикла — трофонт, протомонт, томонт (?) — проходит внутри организма двустворчатого моллюска *D. polymorpha*.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Кассы Ю. Мянковского (Польша, 2001).

Хотелось бы также выразить благодарность и искреннюю признательность проф. Станиславу Казубскому (Музей и Институт зоологии ПАН, Варшава) за руководство научными исследованиями.

Представленная в настоящей публикации информация и иллюстрации были получены в ходе выполнения проекта «Biology and ecology of ciliates parазiting in *Dreissena polymorpha*» по стипендии Кассы Мянковского (Польша) осенью 2001 г.

- Мастицкий С. Э. Эндосимбионты двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в водоемах Беларуси : Автореф. ... канд. биол. наук. — Минск, 2004. — 22 с.
- Canella M. F., Rocchi-Canella I. Biologie des Ophryoglenina (Cilies Hymenostomes Histophages) // Annali dell'Universita di Ferrara. — 1976. Sec. 3 (biologia animale). Suppl. 2, vol. 3. — 510 p.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Molloy D. P. et al. Field and laboratory studies of Ophryoglena sp. (Ciliate: Ophryoglenidae) infection in zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) // J. Invertebr. Pathol. — 2002. — 79. — P. 80–85.
- Karatayev A. Y., Mastitsky S. E., Burlakova L. E., Molloy D. P., Vezhnovets G. G. Seasonal dynamics of endosymbiotic ciliates and nematodes in *Dreissena polymorpha* // J. Invertebr. Pathol. — 2003. — 83. — P. 73–82.
- Kazubski S. L., Yuryshynets V. I. Ophryoglena sp., A parasite of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Poland, and remarks on its possible reproduction in the host // Protistology. — 2007. — 5 (1). — P. 40.
- Molloy D. P., Lynn D. H., Giamberini L. Ophryoglena hemophaga n. sp. (Ciliophora: Ophryoglenidae): a parasite of the digestive gland of zebra mussels *Dreissena polymorpha* // Diseases of Aquatic Organisms. — 2005. — 65. — P. 237–243.
- Stanczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in Lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. — 1977. — 24. — P. 461–530.