

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
БИОЛОГО-ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ

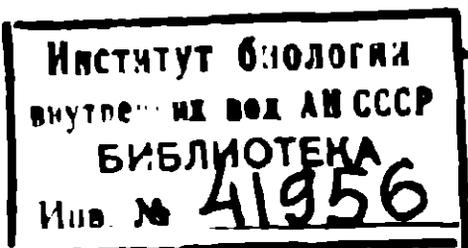
Биология  
и систематика  
гельминтов животных  
Дальнего Востока

ВЛАДИВОСТОК  
1981

УДК 632.651.576.895

**Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока.** Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. 120 с.

В сборнике излагаются результаты изучения биологии и систематического положения гельминтов, паразитирующих у различных животных Дальнего Востока — диких и домашних жвачных, охотничьепромысловых и рыбоядных птиц, морских рыб. Некоторые из этих гельминтов способны вызывать тяжелые заболевания человека и животных, поэтому публикации о них могут быть использованы работниками ветеринарии и медицины. Кроме того, в сборнике рассматриваются общие теоретические вопросы: понятие об «экологической нише» в паразитологии, феномен «колониальности» у цестод и общие закономерности их тератологии. Эти сообщения могут быть полезны для научных работников, а также для преподавателей и студентов биологических факультетов вузов.



Издано по решению  
 Редакционно-издательского совета  
 Дальневосточного научного центра АН СССР

Ответственные редакторы:  
 к. б. н. Ю. Л. Мамаев,  
 к. б. н. Н. И. Демшин

# К БИОЛОГИИ PARAMPHISTOMUM ICHIKAWAI И CALICOPHORON IJIMAI (PARAMPHISTOMIDAE) — ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ПАРАМФИСТОМИДОЗА ДОМАШНИХ ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ В ПРИМОРЬЕ И ПРИАМУРЬЕ

В. А. ДВОРЯДКИН, В. В. БЕСПРОЗВАННЫХ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Парамфистомидоз является одним из широко распространенных заболеваний крупного рогатого скота и овец на юге Дальнего Востока СССР. По имеющимся данным [Ошмарин, Опарин, 1963; Опарин, 1963; Каденацци, 1963; Киселев, 1968], экстенсивность инвазии у крупного рогатого скота в различных хозяйствах варьирует от 52 до 100, а у овец достигает 55%.

Анализ литературных данных [Скрябин, 1929; Давыдова, 1959, 1963; Каденацци, 1963; Ошмарин, Опарин, 1963; Давыдова-Величко, 1964; Киселев, 1967] и наши исследования, проведенные в 1977—1978 гг., позволили установить, что основными возбудителями заболевания среди домашних жвачных в Приморье и Приамурье являются 2 вида трематод сем. Paramphistomidae, один из которых относится к роду *Paramphistomum* — *P. ichikawai* Fukui, 1922, а другой — к роду *Calicophoron* — *C. ijimai* Fukui, 1922.

Что касается биологии возбудителей и эпизоотологии вызываемых ими заболеваний, то по этим вопросам имеются сведения, касающиеся только *P. ichikawai*, развитие которого изучалось применительно к условиям Верхнего Приамурья [Киселев, 1967, 1969а, 1969б]. На остальной территории юга Дальнего Востока, где наряду с *P. ichikawai* возбудителем парамфистомидоза является также *C. ijimai*, их биология оставалась неизученной.

Нами в 1976—1979 гг. были проведены экспериментальные исследования по развитию личиночных поколений *C. ijimai* и *P. ichikawai* и выявлению видового состава промежуточных хозяев этих трематод.

## Материалы и методы

Для изучения эмбрионального развития парамфистомид использовали яйца, полученные от половозрелых трематод, собранных из преджелудков крупного рогатого скота на Уссурийском мясокомбинате. Трематод по видам собирали в банки и выдерживали в течение нескольких часов в дистиллированной воде при температуре 20—25° С. Паразитов удаляли, а осадок с выделенными яйцами фильтровали через капроновое сито и методом последовательного промывания очищали от механических примесей. Наблюдения за развитием яиц проводили в лаборатории при определенных температурах (с использованием термостата) и в условиях, приближенных к естественным (на открытых площадках и в водоеме). При постановке опытов в естественных водоемах яйца помещали в стеклянные флаконы и закрывали плотной тканью

Промежуточных хозяев *P. ichikawai* и *S. ijimai* выявляли методом искусственного заражения пресноводных моллюсков. Инвазированию подвергались как заведомо стерильные (выращенные в лаборатории) моллюски, так и собранные в местах их естественного обитания. В тех опытах, где использовались моллюски естественной генерации, проводили их контрольное вскрытие на спонтанную зараженность личинками парамфистомид.

Заражение моллюсков проводили в чашках Петри, куда предварительно помещали зрелые яйца, у которых наблюдался выход мирацидиев. Контакт моллюсков с мирацидиями продолжался 8—10 ч, после чего их размещали по аквариумам и содержали в лаборатории при температуре от 18 до 24°. Через месяц моллюсков вскрывали и по наличию личинок парамфистомид определяли их принадлежность к промежуточным хозяевам *P. ichikawai* и *S. ijimai*. Развитие партенит изучали на специально инвазированных моллюсках, которые содержались в аналогичных условиях. Наблюдение за развитием партенит осуществлялось в процессе периодических вскрытий начиная с первых суток после заражения. Для выяснения сроков выхода церкариев из организма промежуточного хозяина были проведены отдельные опыты, в которых моллюсков заражали в различные месяцы весенне-летнего периода и содержали в условиях, приближенных к естественным.

### Результаты исследований

Строение и развитие яиц. Яйца парамфистомид овальной формы, бледно-матового цвета, с тонкой многослойной оболочкой. Их средние размеры составляют у *P. ichikawai* 0,139×0,076 мм, а у *S. ijimai* 0,135×0,073 мм. Только что выделенные трематодами яйца содержат оплодотворенную яйцеклетку, окруженную желточными клетками. Число желточных клеток у изученных нами видов различно. У *S. ijimai* их значительно больше, за счет чего яйца этого вида трематод имеют более плотную, темную структуру (рис. 1, а, б).

Для сравнительного изучения эмбрионального развития *S. ijimai* и *P. ichikawai* яйца трематод помещали в воду и держали в термостате при температуре 27°. В течение первых 10 ч у большинства яиц яйцеклетка делится на два неодинаковых по размерам бластомера (рис. 1, в). На 2-е—3-и сут количество делящихся клеток достигает 9—16. На 4-е—5-е сут клетки теряют свои очертания и образуют сплошную протоплазматическую массу округлой формы — 0,033—0,039 мм. В это же время происходит постепенное разрушение желточных клеток и образование оболочки зародыша — «желточной мембраны». Наиболее интенсивно эти процессы протекают в яйцах *P. ichikawai*, у которых разрушение желточных клеток и образование оболочки завершается на 5-е, а у *S. ijimai* на 7-е сут (рис. 1, г). В яйцах *P. ichikawai*, развитие которых происходит быстрее, формирующийся зародыш на 5-е—6-е сут принимает форму овала, расширенного к оперкулярной части яйца. Размеры зародышей достигают 0,059—0,080×0,046—0,048 мм. У *S. ijimai* такие зародыши образуются лишь на 7-е сут и имеют несколько меньшие размеры — 0,058—0,062×0,044—0,046 мм.

На 6-е—8-е сут становятся заметными мерцательные клетки и каналы экскреторной системы. В течение 8-х—9-х сут почти все тело мирацидия покрывается реснитчатым эпителием, а в переднем его отделе заканчивается формирование апикальной железы и железистых клеток, протоки которых открываются на переднем конце тела. Здесь же хорошо заметен мозговой ганглий. К исходу 9-х сут в задней трети тела мирацидия завершается формирование зародышевой камеры, где четко различаются зародышевые клетки, число которых не превышает

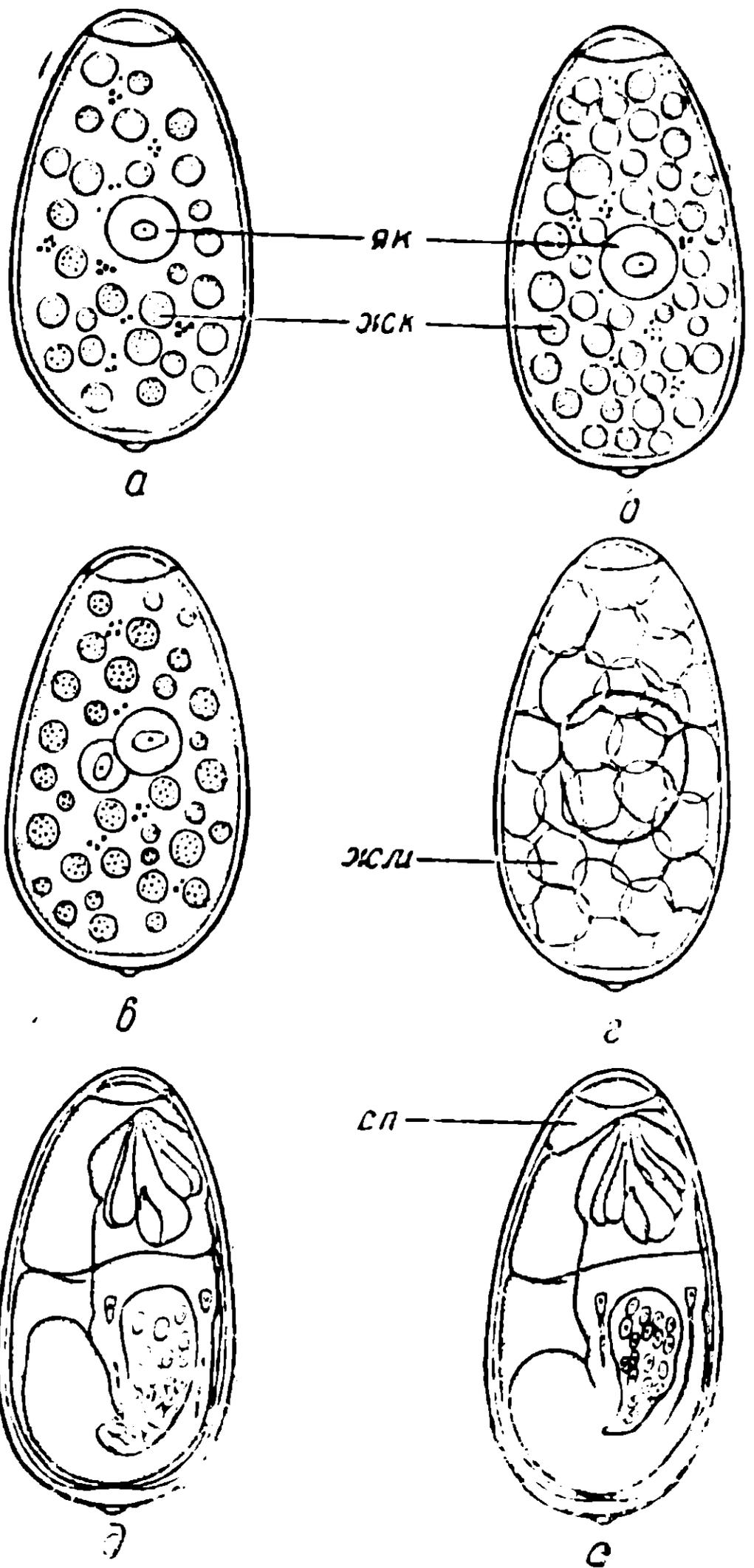


Рис. 1. Строение и развитие яиц: а — яйцо *Paraphistomum Ichikawai* Fukui, 1922 и б — *Callisporon ijimai* (Fukui, 1922) Näsmark, 1937; в — на стадия дробления яйцеклетки; г — на 5—7-е сутки развития; д — яйцо *P. Ichikawai* и е — *C. ijimai* на стадии вылупления мирацидия (як — яйцеклетка, жк — желточные клетки, жм — желточная мембрана, сп — слизистая пробка)

ет 30. Значительные изменения наблюдаются и в структуре оболочки зародыша. Клетки ее сильно увеличиваются в размерах, количество их уменьшается, и к концу развития она состоит из двух крупных клеток (рис. 1, д). В течение последующих суток формирование мирацидиев *P. ichikawai* полностью завершается. Единичные вылупления мирацидиев происходят на 11-е, а массовый их выход — на 12-е сут. У *C. ijimai* формирование мирацидиев завершилось на 11-е, а их вылупление наблюдалось на 13-е сут. Характерной особенностью эмбрионального развития *C. ijimai* является образование слизистой пробки (рис. 1, е).

Массовое вылупление мирацидиев происходит только на свету и при оптимальной температуре 20—24°. При температуре выше и ниже оптимальной оболочку яйца покидают лишь единичные экземпляры мирацидиев. Они малоактивны и погибают в течение 1—3 ч

В целом мирацидии обоих видов трематод имеют сходное анатомо-морфологическое строение (рис. 2, а, б). В качестве основных межвидовых признаков можно отметить только размеры тела и величину их зародышевых камер. Размеры тела мирацидиев *P. ichikawai* составляют  $0,264-0,283 \times 0,033-0,039$ , а *C. ijimai* —  $0,244-0,256 \times 0,033-0,039$  мм. Что касается зародышевой камеры, то у *P. ichikawai* она несколько крупнее и ее длина превышает половину длины тела мирацидия. Следует также отметить, что мирацидии *P. ichikawai* имеют более темную структуру за счет зернистого образования, которое наиболее интенсивно заполняет заднюю часть тела.

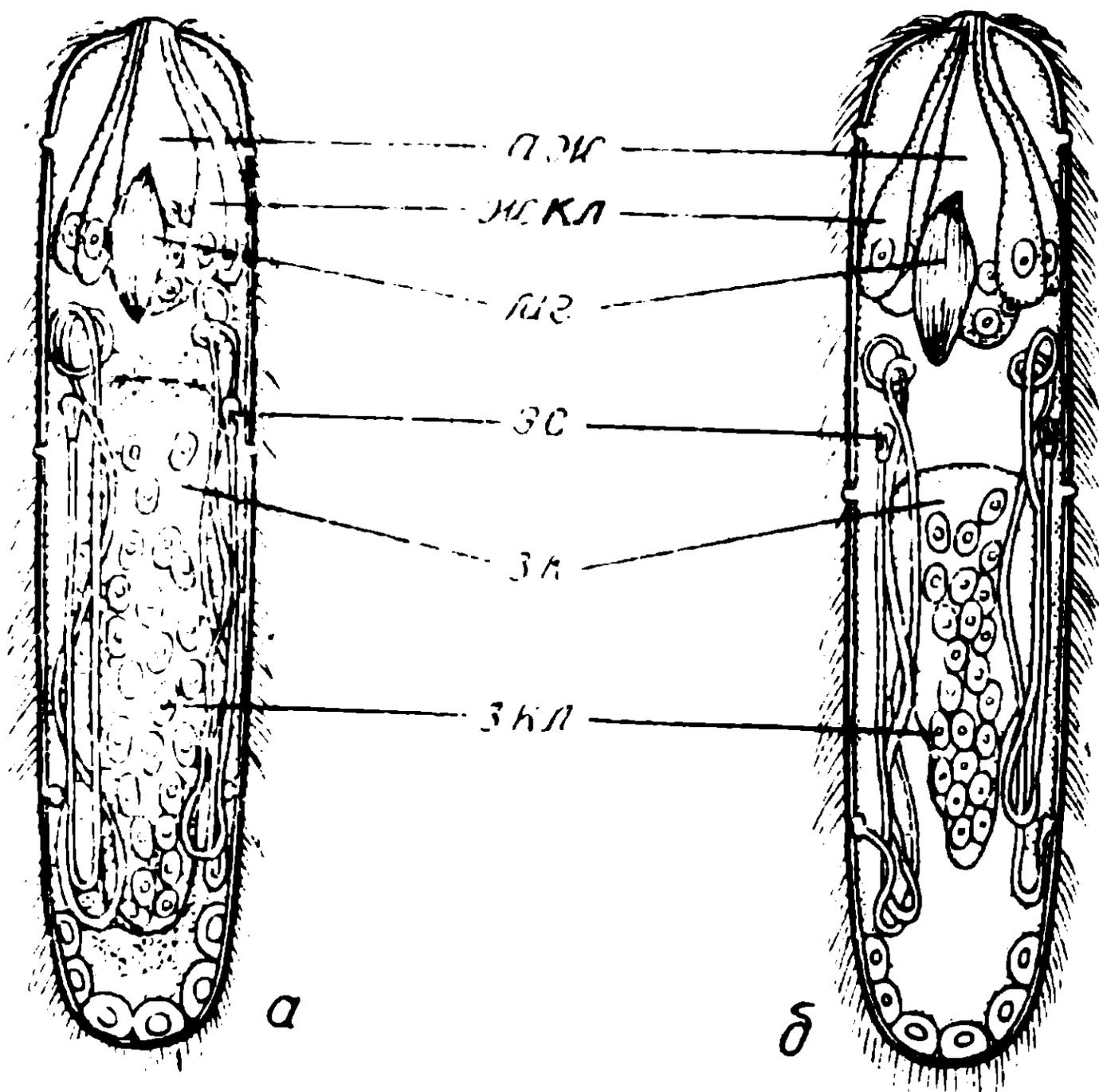


Рис. 2. Строение мирацидия а — *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922. б — *Calicophoron ijimai* (Fukui, 1922) Nisimark, 1937 (аж — альвеолярная железа, ж.к.л. — желчевыводящие клетки, м.г. — мочевой ганглий, э.с. — экскреторная система, з.к. — зародышевая камера, з.к.л. — зародышевые клетки)

Наряду с изучением эмбрионального развития нами были проведены экспериментальные исследования по выяснению влияния некоторых факторов внешней среды на жизнеспособность яиц и сроки формирования мирацидиев. Наиболее важными факторами, оказывающими влияние на жизнеспособность яиц *P. ichikawai* и *C. ijimai*, являются температура и влажность окружающей среды. Опыты показали, что высушивание, а также длительное содержание яиц при температуре выше  $40^{\circ}$  и ниже  $12^{\circ}$  приводит их к гибели. Поэтому развитие яиц может проходить только в воде, либо во влажных фекалиях при температуре от  $13^{\circ}$  до  $40^{\circ}$ . Однако даже в этих условиях темпы развития яиц и сроки вылупления мирацидиев подвержены значительным колебаниям. Полученные данные (табл. 1) свидетельствуют, что при высоких температурах формирование мирацидиев идет быстрее, а при низких — их развитие резко замедляется. Следует также отметить, что во

всех опытах эмбриональное развитие *P. ichikawai* завершалось в более короткие сроки. При этом чем ниже температура, тем разница в сроках формирования мيراшидней значительнее (см. данные табл. 1). Так, на юге Приморья (Хасанский район), где среднесуточная температура в течение мая — июня составила 14—15°, разница в сроках эмбрионального развития достигает 10 сут.

Таблица 1

Развитие яиц *P. Ichikawai* и *C. Ijimai* при различных температурах

№ опыта	Вид парамфистомид	Среднесуточная температура, °С	Дата начала опыта	Длительность формирования мирашидней, сут	Срок выплывания мирашидней
---------	-------------------	--------------------------------	-------------------	---	----------------------------

## Опыты в термостате

1	<i>P. ichikawai</i>	32	15.V	6	на 7-е сут
	<i>C. ijimai</i>			7	8-е
2	<i>P. ichikawai</i>	27	28.V	9	11-е
	<i>C. ijimai</i>			11	13-е
3	<i>P. ichikawai</i>	24	20.IV	16	16-е
	<i>C. ijimai</i>			14	18-е

## Опыты на открытой площадке

4	<i>P. ichikawai</i>	21	17.VII	19	21-е
	<i>C. ijimai</i>			22	24-е
5	<i>P. ichikawai</i>	18,5	12.VI	24	26-е
	<i>C. ijimai</i>			29	31-е
6	<i>P. ichikawai</i>	15,5	10.V	35	41-е
	<i>C. ijimai</i>			47	50-е

## Опыт в водоеме

7	<i>P. ichikawai</i>	17	12.VI	32	34-е
	<i>C. ijimai</i>			38	39-е

Промежуточные хозяева и развитие парзит. По данным Н. П. Киселева [1967], промежуточными хозяевами *P. ichikawai* в Амурской области являются 2 вида моллюсков сем. Planorbidae — *Helicorbis suffunensis* и *Gyraulus filiaris*. Кроме того, в ряде сообщений приводятся данные о зараженности моллюсков личинками парамфистомид, видовая принадлежность которых не была установлена. В Приморье они зарегистрированы у *Planorbis planorbis*, *P. nitidus*, *P. corneus*, *Polypylis largillierti*, *P. semiglobosa* и *H. suffunensis*, а в Приамурье у *Anisus centrifugus* и *A. subfiliaris* [Опарин, 1963; Мамаев, Ошмарин, 1971; Дворядкин, 1977].

Для уточнения видового состава промежуточных хозяев *P. ichikawai* и *C. ijimai* нами были проведены опыты по заражению 15 фоновых видов пресноводных моллюсков, встречающихся на выпасах крупного рогатого скота и овец. Результаты вскрытий подопытных и контрольных групп моллюсков показали, что развитие этих трематод происходит с участием планорбид (табл. 2). Для *C. ijimai* промежуточным хозяином является *H. suffunensis*, а для *P. ichikawai* эту роль выполняют 5 видов моллюсков — *H. suffunensis*, *P. semiglobosa*, *A. centrifugus*, *A. subfiliaris* и *A. minusculus*. Однако восприимчивость отдельных видов моллюсков к заражению мирашидиями *P. ichikawai* оказалась весьма различной. Так, по результатам двух опытов (табл. 3), наибольшая экстенсивность инвазии отмечена у *H. suffunensis* и *P. semiglobosa*. У первого вида она составила более 70%, а у второго — 30—35%. Что касается видов рода *Anisus*, то их зараженность варьировала от 3 до 12%. Эти различия в экстенсивности инвазии выше указанных видов планорбид отмечены и в естественных условиях. По результатам иссле-

Восприимчивость гастропод к заражению мирацидиями  
P. Ichikawai и C. Ijimai

Вид моллюсков	P. Ichikawai	C. Ijimai
<i>Lymnaea auricularia plicatula</i>	—	—
<i>L. peregra amurensis</i>	—	—
<i>L. liogyra</i>	—	—
<i>Anisus centrifugus</i>	+	—
<i>A. subfiliaris</i>	+	—
<i>A. minusculus</i>	+	—
<i>Choanomphalus hyaliniformis</i>	—	—
<i>Kolhymorhis angarensis</i>	—	—
<i>Polypylis semiglobosa</i>	+	—
<i>Helicorbis suffunensis</i>	+	+
<i>Physa fontinalis</i>	—	—
<i>Aplexa hypnorum</i>	—	—
<i>Culminella rezvoji</i>	—	—
<i>Bithynia contortrix ussuriensis</i>	—	—
<i>Valvata sibirica middendorffi</i>	—	—

Таблица 3

Зараженность отдельных видов планорбид мирацидиями P. Ichikawai  
в экспериментальных условиях

Вид моллюсков	Опыт 1			Опыт 2		
	кол-во вскры- тых моллюсков	из них заражено		кол-во вскры- тых моллюсков	из них заражено	
		кол-во	%		кол-во	%
<i>A. centrifugus</i>	70	5	7,1	120	9	7,5
<i>A. subfiliaris</i>	50	3	6	90	3	5,5
<i>A. minusculus</i>	85	8	9,4	100	12	12
<i>H. suffunensis</i>	60	44	73,3	120	86	71,6
<i>P. semiglobosa</i>	90	27	30	120	42	35

дований, проведенных на пастбищах Ханкайского района, средняя экстенсивность заражения моллюсков рода *Anisus* в августе — сентябре не превышала 2%, а у *H. suffunensis* достигала 16%. Такое же различие в зараженности моллюсков *Gyraulus filiaris* (синоним вида *Anisus centrifugus*) и *H. suffunensis* отмечено и на территории Амурской области. По данным Н. П. Киселева [1968], средняя экстенсивность парамфиетомозной инвазии у этих видов моллюсков составила соответственно 3,3 и 7,5%. Следовательно, основную роль в качестве промежуточных хозяев *C. Ijimai* и *P. Ichikawai* на территории юга Дальнего Востока СССР выполняют виды *H. suffunensis* и *P. semiglobosa*. Оба моллюска являются представителями родов, распространенные которых на Азиатском континенте приурочено к юго-восточной его части [Старобогатов, 1970].

Процесс партеногенетического развития вышеуказанных видов трематод изучали на экспериментально инвазированной группе моллюсков, которых содержали в лаборатории при температуре 19—22°. В результате вскрытия подопытных моллюсков было установлено, что проникший в организм промежуточного хозяина мирацидий теряет реснитчатый покров и превращается в спороцисту. В течение первых 3 сут почти все органы, имеющиеся у мирацидия, редуцируются, за исключением апикальной железы и экскреторной системы. Зародышевая камера смешается в центр тела, которое постепенно принимает форму

вытянутого овала и достигает размеров  $0,186-0,205 \times 0,08-0,115$  мм (рис. 3, а). Как правило, спороцисты локализуются в гемоцеле, однако в экспериментальных условиях, когда интенсивность заражения моллюска может быть очень велика, их можно обнаружить в различных органах

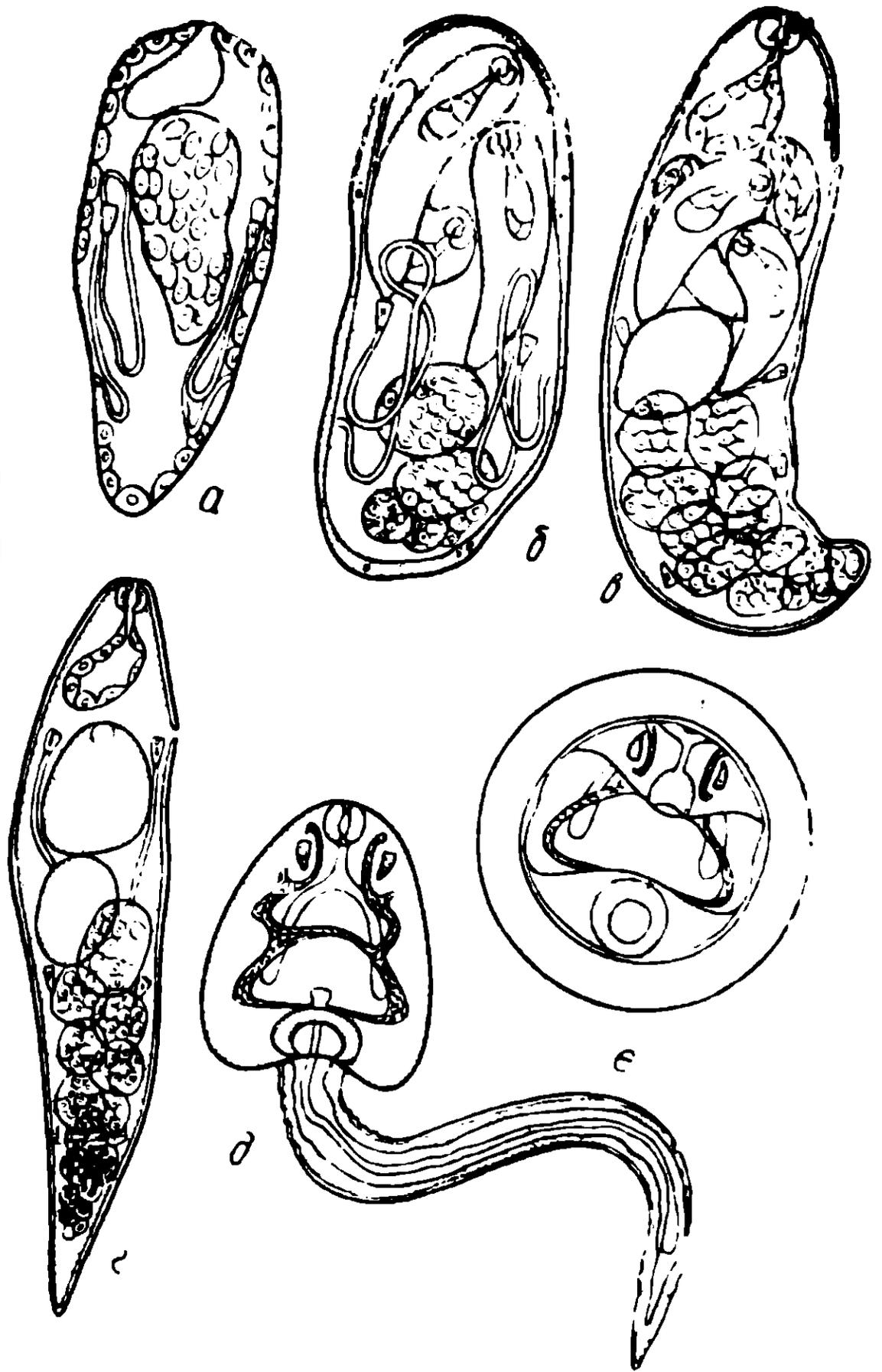


Рис. 3. Стадии развития партенит и личинки *Paramphistomum Ichikawai* Fukui, 1922 и *Calicophoron Ijimai* (Fukui, 1922) Näsmark, 1937: а — спороциста на 2-е сут. развития; б — на 10-е сут; в — материнская редия; г — дочерняя редия; д — церкарий; е — алолескарий

Дальнейшее развитие спороцист сопровождается значительным ростом и формированием дочернего поколения редий. К началу 10-х сут спороцисты увеличиваются в размерах до  $0,55 \times 0,25$  мм и покрываются толстой оболочкой. В этот период они содержат от 3 до 5 подвижных редий, размеры которых варьируют в пределах  $0,26-0,32 \times 0,114-0,121$  мм (рис. 3, б). Всего в спороцисте развивается от 9 до 13 материнских редий. Они разрывают стенку спороцисты и продолжают развитие в полости тела моллюска. Только что освободившиеся из спороцисты редии имеют размеры  $0,39-0,41 \times 0,134-0,142$  мм. По мере роста в них происходит размножение зародышевых клеток образующих зародышевые шары, из которых развиваются дочерние редии. В наших опытах взрослые материнские редии *P. ichikawai* обнаруживались на 22-е, а у *C. ijimai* — на 27-е сут. Размеры их  $0,59$

0,60×0,21—0,23 мм. В каждой материнской редии насчитывается 3—5 дочерних редий и до 15 зародышевых шаров (рис. 3, в). В дочерних редиях происходит формирование либо церкариев, либо новых редий.

Отмеченное выше различие в сроках формирования этих трематод прослеживается и на последующих стадиях развития этих трематод. Так формирование церкариев в дочерних редиях у *P. ichikawai* наблюдалось на 36-е сут после заражения. У *S. ijimai* такие редии обнаруживались на 42-е сут. Размеры их несколько различны: у *S. ijimai* они крупнее — 0,44—0,67×0,15—0,17, а у *P. ichikawai* не превышают 0,42—0,56×0,14—0,16 мм. В полости тела дочерних редий находится 3—5 формирующихся церкариев и 11—17 зародышевых шаров (рис. 3, г).

В проведенном опыте первые церкарии *P. ichikawai* вышли из моллюсков на 48-е, а церкарии *S. ijimai* — на 59-е сут. Выход церкариев происходит только в дневное время суток.

Церкарии сильно пигментированы, имеют ротовую и брюшную присоски и глазки. Хорошо развиты пищеварительная и экскреторная системы (рис. 3, д). Длина их тела в среднем равна 0,24—0,3 мм, ширина 0,21—0,23 мм. Хвост почти в 2 раза длиннее тела — 0,52 мм. Они активно плавают в воде, затем прикрепляются к растениям и инцистируются. При комнатной температуре (19—22°) процесс инцистирования происходит через 3—5 ч после выхода церкариев. Адолескарии имеют полушаровидную форму тела темно-коричневого цвета. Диаметр адолескария 0,205 мм, толщина оболочки 0,039 мм (рис. 3, е).

Таким образом, каких-либо индивидуальных особенностей в строении партенит и личинок *P. ichikawai* и *S. ijimai* нами не обнаружено. Однако развитие их при одних и тех же условиях содержания инвазированных моллюсков завершается в разные сроки. Во всех наших опытах выход церкариев *S. ijimai* наблюдался на 10—12 сут позже по сравнению с *P. ichikawai*.

Следует также отметить, что продолжительность формирования партенит и сроки выхода церкариев у этих видов трематод подвержены значительным колебаниям и зависят от условий окружающей среды. Так, в наших опытах, проведенных на территории Хасанского района Приморского края, при заражении моллюсков в первой декаде мая продолжительность развития партенит *P. ichikawai* и *S. ijimai* составила соответственно 84 и 96 сут, а при заражении моллюсков в третьей декаде июня выход церкариев наблюдался на 61-е и 72-е сут. В то же время при майском заражении моллюсков на территории Ханкайского района их развитие завершалось на 65-е и 78-е сут.

Результаты проведенных исследований показали, что при различных условиях окружающей среды сроки развития личиночных поколений *S. ijimai* и *P. ichikawai* подвержены значительным колебаниям и, по результатам наших опытов, варьируют от 2,5 до 4 мес и более. В естественных условиях продолжительность их развития зависит как от сезона заражения, так и от физико-географических условий различных районов, расположенных в пределах ареала этих паразитов. При этом в любых условиях развитие *P. ichikawai* происходит более быстрыми темпами и завершается на 20—22 сут раньше по сравнению с *S. ijimai*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Давидова И. В. Обнаружение возбудителей каликофорозов у домашних жвачных в СССР — *Helmithologia*, 1959, № 1—4, с. 31—35.  
Давидова И. В. *Cotylophoron vigiai* — новый гельминт крупного рогатого скота в Приморском крае. — *Тр. ВИГИС*, 1963, т. 10, с. 3—5.  
Давидова-Величко И. В. Обнаружение *Paramphistomum Ichikawai* Fukui, 1922 у крупного рогатого скота в СССР. — *Тр. ВИГИС*, 1964, т. 2, с. 207—209.

- Дворячкин В. А. Пресноводные брюхоногие моллюски как промежуточные и дополнительные хозяева некоторых видов трематод на юге Дальнего Востока. — В кн. Паразитические и свободноживущие черви фауны Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 56—68.
- Каденаши А. Н. К изучению трематод желудка жвачных животных с территории Хабаровского края. — Тр. ГЕЛАН, 1963, т. 13, с. 12—17.
- Киселев Н. П. К биологии *Paramphistomum Ichikawai* Fukui, 1922. — Ветеринария, 1967, № 12, с. 51—53.
- Киселев Н. П. Биология *Paramphistomum Ichikawai* Fukui, 1922 и эпизоотология парамфистомоза крупного рогатого скота и овец в условиях Амурской области. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Владивосток: Дальневост. гос. ун-т, 1968.
- Киселев Н. П. Сроки развития яиц парамфистом во внешней среде. — Тр. Н.-н. пробл. лаб. паразитол. Благовещенск, 1969а, вып. 1, с. 56—59.
- Киселев Н. П. К биологии и экологии пресноводных моллюсков — промежуточных хозяев парамфистом в условиях Амурской области. — Там же, 1969б, с. 63—79.
- Мамаев Ю. Л., Ошмарин П. Г. Личинки гельминтов в пресноводных моллюсках Приморского края. — В кн.: Паразиты животных и растений Дальнего Востока. Владивосток: Дальиздат, 1971, с. 98—116.
- Опарин П. Г. Эпизоотология парамфистоматозов домашних жвачных в Приморском крае. — В кн.: Материалы научной конференции ВОГ. М., 1963, ч. 2, с. 26—28.
- Ошмарин П. Г., Опарин П. Г. Гельминтофауна сельскохозяйственных животных Приморского края. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 280—309.
- Скрябин К. И., Подъяпольская В. П., Шульц Р. С. Краткий очерк деятельности 60-й СГЭ в Дальневосточный край. — Рус. ж. троп. мед. и вет. паразитол., 1929, т. 7, № 2, с. 113—130.
- Старобогатов Я. И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов Земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.

РАЗВИТИЕ МЕТАЦЕСТОДЫ *POLYCERCUS PARADOXA*  
(RUD., 1802) SPASSKAJA ET SPASSKY, 1970 (DILEPIDIDAE)  
В ЛЮМБРИЦИДАХ (OLIGOCHEATA)

И И ДЕМШИН

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Ляроцисты *Polycercus paradoxa* из полости тела спонтанно инвазированных дождевых червей (вид не определен) впервые описаны И. И. Мечниковым [1868] под названием «колониальный сколекс». В целом *Allolobophora caliginosa* (Sav.) f. *trapezoides* (A. Dug.) (Lumbricidae), собранных в Болгарии, Т. Генов [1963] обнаружил цистицерконды *Paricterotaenia paradoxa* (Rud., 1802), которые оказались идентичными «колониальному сколексу», описанному И. И. Мечниковым. Аналогичные личинки нашел Дж. Скотт [Scott, 1965] у малощетинковых червей *Allolobophora terrestris* (Sav.), собранных в Шотландии. Он отнес их к виду *Polycercus lumbrici* Villot, 1883. Такие же ляроцисты были обнаружены у дождевых червей *Eisenia rosea* (Sav.), *E. nordenskioldi* (Eisen), Moniligastridae gen. sp. в Приморском крае [Демшин, 1965, 1975], у *Dendrobaena veneta* (Rosa), *Eiseniella tetraedra* (Sav.), *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, *Octolasion lacteum* (Rosa) в Грузии [Мацаберидзе, Квавадзе, 1977] и определены как *Sacciuterina paradoxa* (Rud., 1802) Matevossian, 1963. Таким образом, одна и та же ляроциста, принадлежащая виду *Polycercus paradoxa*, описана как личиночная стадия цестод *Polycercus lumbrici*, *Paricterotaenia paradoxa* и *Sacciuterina paradoxa*. В настоящее время эти виды отнесены к синонимам *P. paradoxa* [Спасская, Спасский, 1977].

Развитие *P. paradoxa* в дождевых червях изучали И. И. Мечников [1868] и Дж. Скотт [Scott, 1965]. Они выяснили строение зрелой ляроцисты и описали процесс ее формирования, однако в той и другой работе отсутствуют сведения о ранних стадиях развивающейся личинки, что явилось, по нашему мнению, причиной тех неточностей в освещении последовательности морфологических изменений дочерних личинок, которые допускают оба автора.

Многолетнее исследование онтогенеза *P. paradoxa* позволило нам изучить строение яйца и онкосферы, значительно дополнить сведения о развитии паразита в организме промежуточного хозяина, подробно описать процесс бесполого размножения и установить сроки формирования отдельных стадий ляроцисты.

Материал и методика. В конце апреля и начале мая 1976 и 1977 гг. в Приморском крае были добыты 20 вальдшнепов *Scolopax rusticola* L. Все они оказались заражены цестодами *P. paradoxa*. У одного очень сильно инвазированной птицы при самом осторожном подсчете обнаружено более 500 000 паразитов. Содержимое каждого кишечника вместе с соскобом слизистой разбавили водой, взболтали и профильтровали через 10-сантиметровый слой песка, помещенного в стеклянную воронку, выводное отверстие которой предварительно бы-

ло закрыто марлей. Затем весь песок перемешали в отношении 1:2 с почвой, поместили в глиняный цветочный горшок и в эту смесь периодически подсаживали по 20—30 экз. разных видов половозрелых и юных люмбрицид. Через строго определенное время червей вынимали, ополаскивали и переносили в такие же горшки, заполненные почвой, в которой не было яиц *P. paradoxa*. Олигохет для заражения собирали вблизи административных и жилых зданий, где не бывает вальдшнепов — дефинитивных хозяев изучаемых цестод. Кроме того, из каждой группы люмбрицид, предназначенных для опыта, вскрывали 5—7 экз. для проверки спонтанной инвазии. Ни в одном случае личинок *P. paradoxa* не обнаружено. Опыты проводили в лаборатории при температуре 18—26°. Горшки с червями держали в затененном месте. Через 5 дней после инвазии червей начали вскрывать по 3—5 экз. ежедневно, затем, когда были найдены личинки, промежуток между вскрытиями увеличили до 4—5 сут.

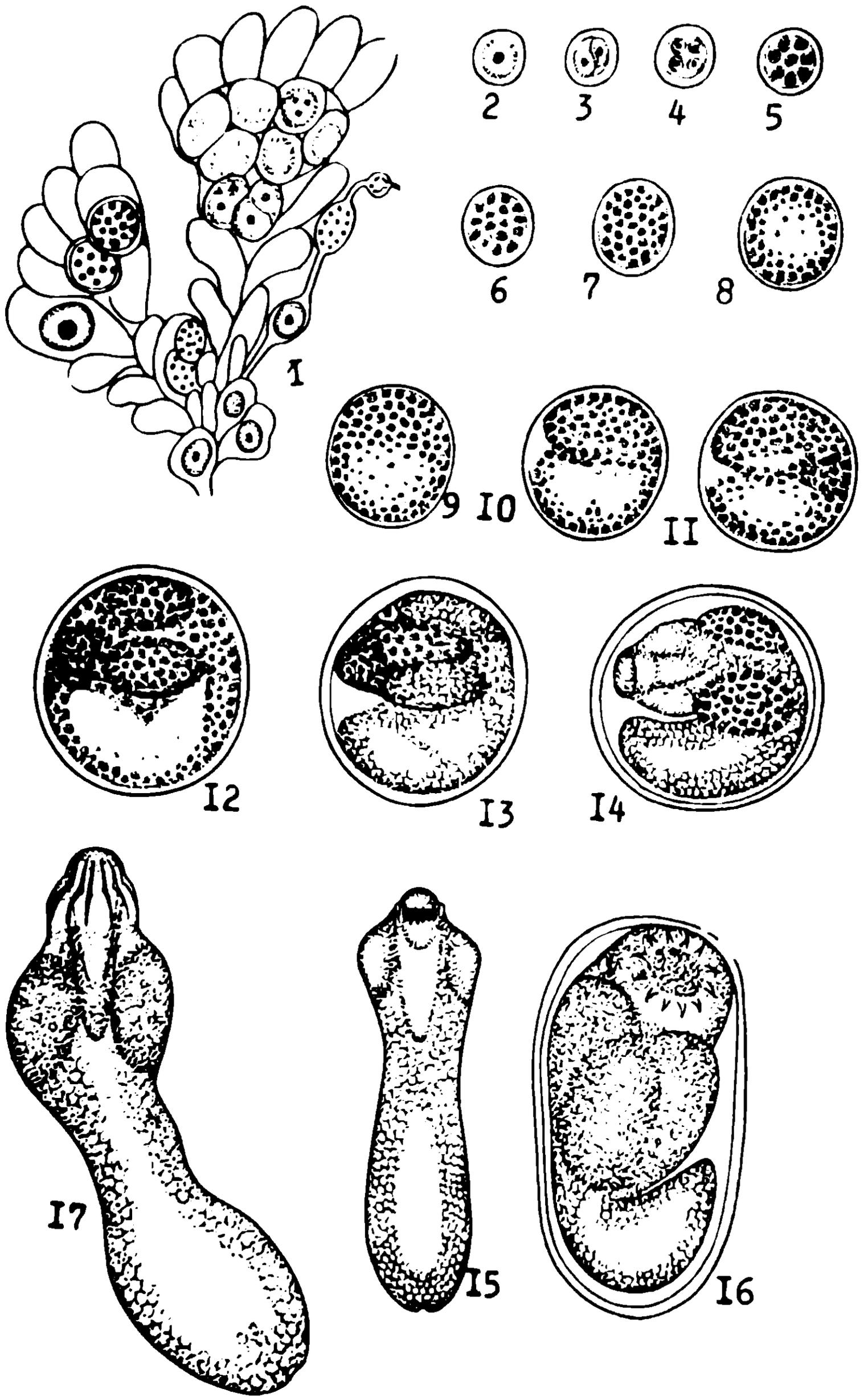
Перед вскрытием олигохет помещали в чашку Петри, дно которой заливали на 2—3 мм слоем воды, чашку закрывали и периодически очищали от экскрементов червей. Когда кишечник люмбрицид освобождался от заглоченной почвы, их промывали и, начиная с хвоста, отделяли по 2—3 сегмента, разрезали стенку тела, вынимали внутренние органы, брали от них небольшие части, готовили временные препараты и исследовали под микроскопом. Лярвоцисты *P. paradoxa* найдены у *Eisenia nordenskioldi*, *E. foetida* (Sav.) и *Allolobophora caliginosa* (Sav.) *f. typica* Duges (видовая принадлежность олигохет определена в Институте зоологии АН ГССР Э. Ш. Квавадзе, которому выражаем сердечную признательность). Наши неоднократные попытки заразить дождевых червей введением яиц цестоды в ротовое отверстие с помощью шприца с укороченной до 0,5 см инъекционной иглой дали отрицательные результаты.

Строение лярвоцист изучали на постоянных препаратах, окрашенных двойным красителем Рейнольдса. Иногда их заделывали в бальзам неокрашенными или делали из них временные препараты. Помимо того, на микротоме готовили продольные и поперечные срезы хвостовых сегментов дождевых червей, зараженных *P. paradoxa*. Предназначенные для срезов олигохеты фиксировались 70° этанолом и жидкостью Буэна. Срезы толщиной 7, 9 и 15 мкм красили гематоксилином по Делафильду или гематоксилин-эозином по Лили и заделывали в пихтовый бальзам.

Результаты исследования. По нашим наблюдениям, яйца *P. paradoxa* способны заражать промежуточных хозяев вскоре после того, как окажутся во внешней среде. С течением времени их инвазионные свойства снижаются, а через 70—75 дней онкосферы гибнут, поэтому все попытки заразить ими дождевых червей оканчивались неудачей. Онкосферы теряют инвазионные свойства также при воздействии отрицательных температур.

Зараженные олигохеты малоподвижны, вялы, у них разрастается железистая ткань клителлюма, в которой под бинокуляром хорошо видны лярвоцисты (24) (здесь и далее числа в скобках — номер рисунка). У некоторых червей наблюдается некроз хвостовых члеников. Через 2,5—3 мес после заражения черви погибали. Мы не заметили той разницы в экстенсивности инвазии половозрелых и юных червей, которую отмечает Дж. Скотт [Scott, 1965].

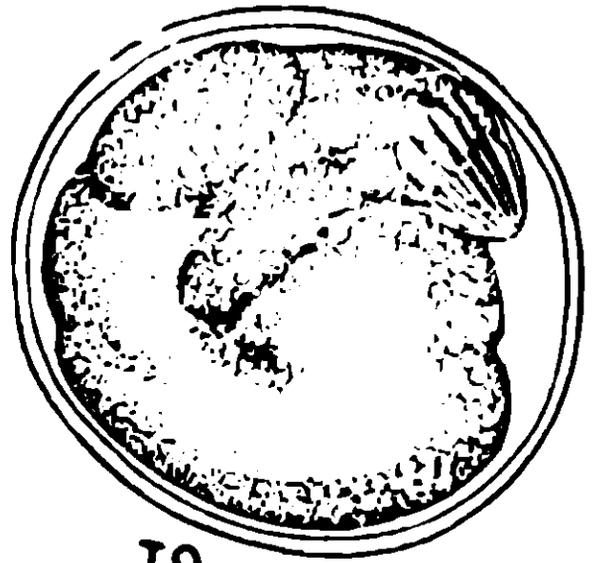
В кишечнике окончательного хозяина членики цестоды разрушаются, а освободившиеся яйца вместе с фекалиями выбрасываются во внешнюю среду. Они имеют наружную эллипсоидно-вытянутую тонкую прозрачную оболочку размером 0,084—0,112×0,050—0,067 мм, внутри которой плавает онкосфера, заключенная в толстостенный эмбриофор



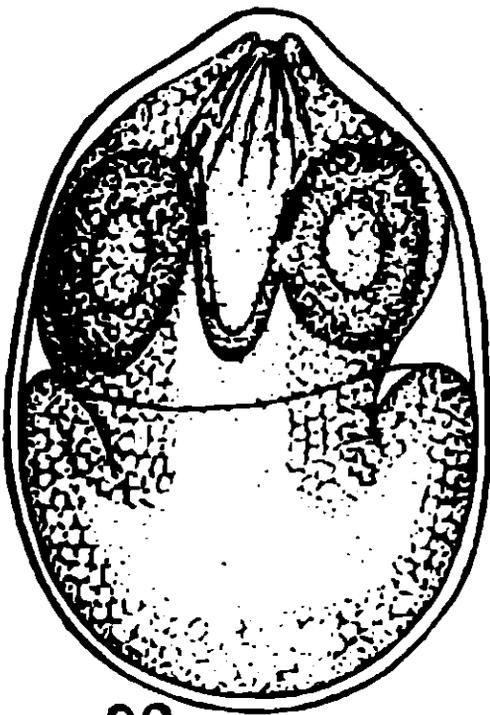
Развитие метацеркарии *Polycercus paradoxa* (Rud., 1802) Spasskaja et Spassky, 1970 в юмбридах 1-25 — развитие дочерних лярвоцист в промежуточном хозяине. 1 — обособление зародышевых клеток (2) из почкующейся терминативной ткани, 2-7 — превращение зародышевой клетки в морулообразную личинку, 8 — личинка с первой полостью, 9 — то же, с первой полостью у каудального полюса и интенсивно



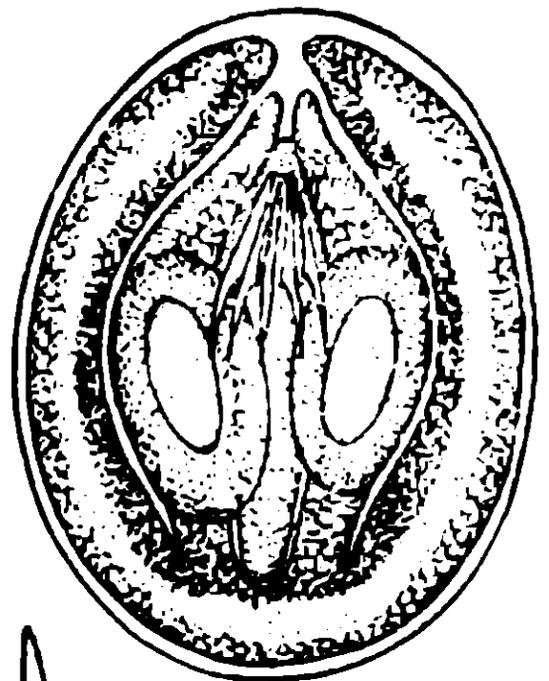
18



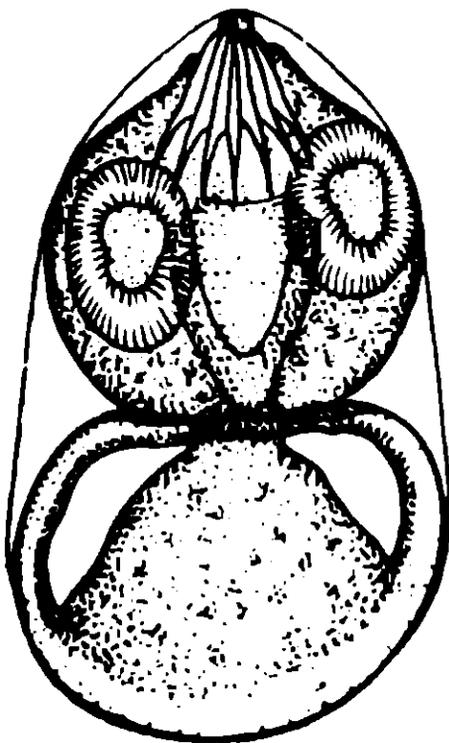
19



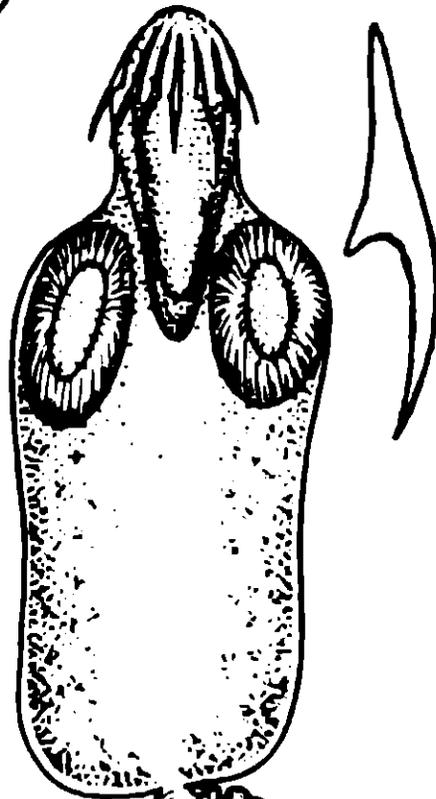
20



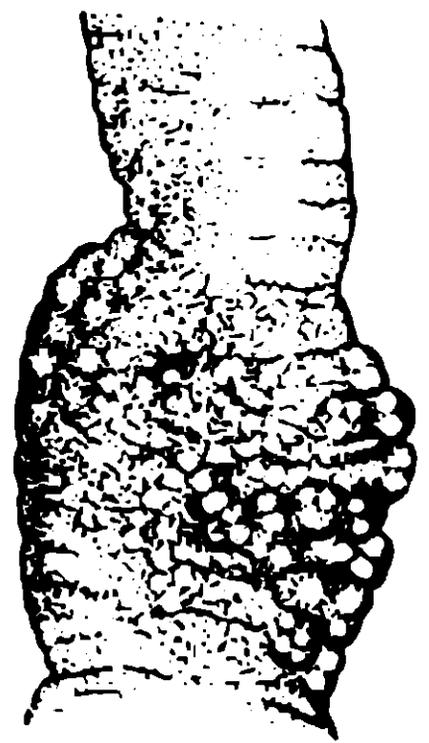
21



22

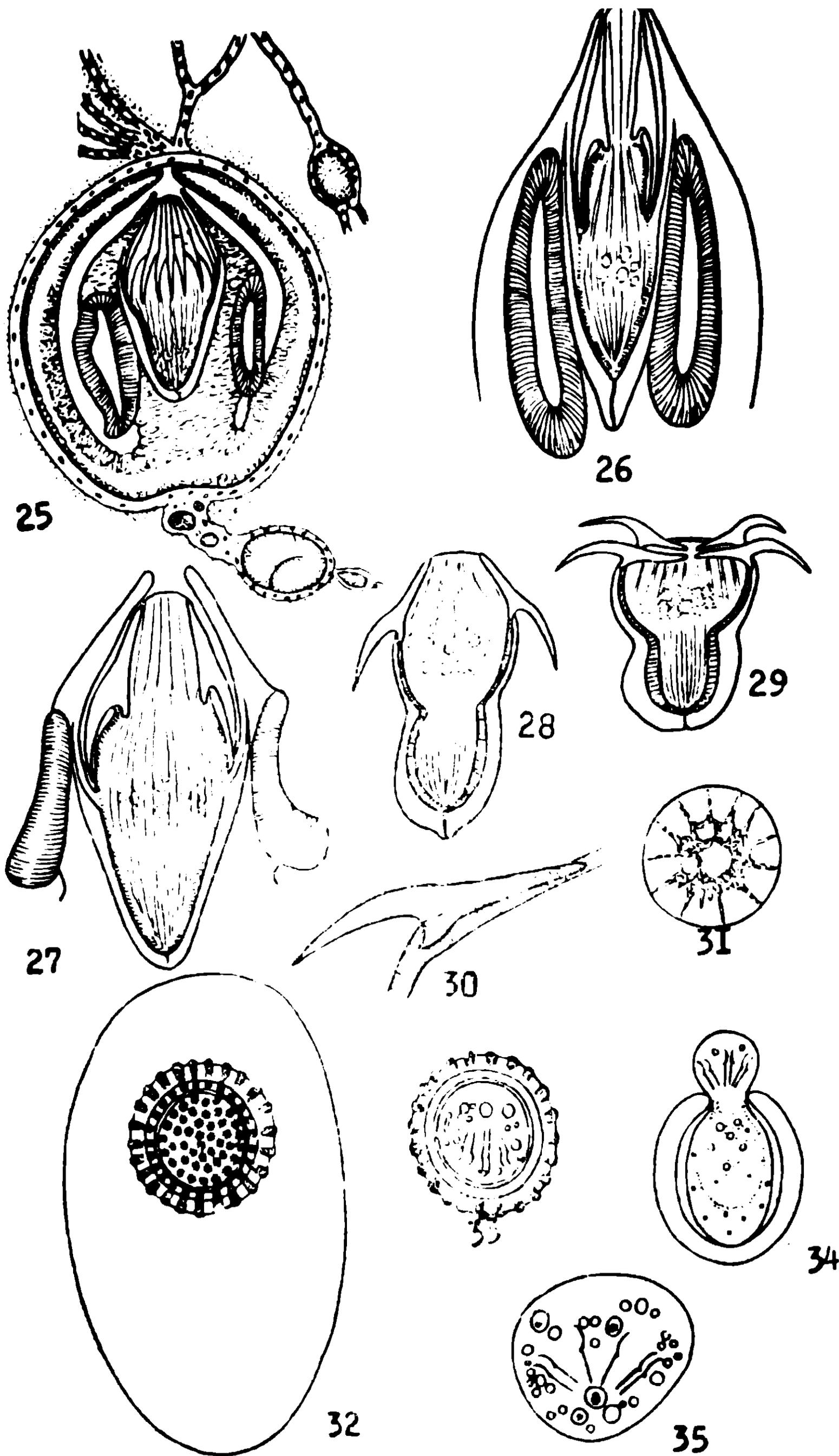


23



24

ным делением клеток у проксимального полюса, 10, 11 — то же, с обособившимся каудальным пузырьком, сколексом и шейкой, 12, 13 — то же, с контурами присосок и сумок хоботка, 14—18 — то же, с возникшими и развивающимися крючьями, 19—21 — инвагинация сколекса и хоботка, 22, 23 — эвагинация сколекса и хоботка, 24 — внешний вид клителля дождевого червя, пораженного тирвоцистами *P. paradoxa*,



25 — зрелая личинка; 26—31 — строение и функциональные изменения хоботка гнущий. 26 — хоботок перед инвагинацией, 27 — то же, перед эвагинацией, 28 — то же, эвагинированный, 29 — то же, максимально эвагинированный, 30 — соединение крючка с ооцитом, 31 — железистая система внутренней сумки и ее отростки, 32—33 — яйцо, 34—35 — онкосфера

0,033—0,039 мм длиной и 0,022—0,033 мм шириной. Наружная поверхность эмбриофора бугристая, с большим количеством сосочковидных выростов, вершины которых хорошо заметны в виде темных точек равного диаметра (32, 33). У яиц, проглоченных дождевым червем, наружная оболочка и эмбриофор растворяются и онкосфера освобождается. Этот процесс мы воспроизводили в следующем опыте. Несколько зрелых члеников *P. paradoxa* поместили на предметное стекло в каплю воды, где находился изолированный передний отдел кишечника дождевого червя, накрыли покровным и поместили во влажную камеру при температуре 12—20°. Через 25—27 ч наружная оболочка многих яиц растворилась, в последующие 24 ч растворился и эмбриофор. У эмбриофора вначале разрушались отдельные участки, затем он растворился весь, и онкосфера оказалась в тонкой внутренней оболочке, от которой она довольно быстро освобождалась и выходила наружу (34).

Онкосфера представляет собой массу гранулированной протоплазмы, покрытую нежной оболочкой. В задней ее половине имеются три пары эмбриональных крючьев, лезвия которых могут выступать через мембрану. Медианная пара крючьев 0,008 мм длиной, латеральные несколько короче. Внутри онкосферы находится 20—21 небольшая клетка, по определению Огрена [Ogren, 1968], клетки 2-го класса (соматические); 5—6 — средней величины; 5 — больших, по Огрени, клеток 1-го класса (зародышевых). Все они непрерывно перемещаются, однако крупные клетки располагаются у основания эмбриональных крючьев в центре онкосферы, а мелкие — по периферии и в районе эмбриональных крючьев.

В кишечнике дождевого червя онкосфера освобождается от своих оболочек, проникает в целом, вероятно, в задней половине и продолжает развитие. Такое предположение подтверждается тем, что в хвостовых члениках инвазированных олигохет личинок всегда больше, они появляются и созревают раньше, чем в передних. Кроме того, у одного червя, из хвостовых сегментов которого были получены срезы, на 27-й—33-й день после заражения найдена зрелая лярвоциста (25); вблизи ее каудального полюса обнаружена пара эмбриональных крючьев (?) 0,009 мм длиной. Эту лярвоцисту мы отнесли к материнской, поскольку она, как мы полагаем, возникла из онкосферы и дала герминативную ткань, продуцирующую клетки, которые мы называем зародышевыми. Из них развиваются дочерние цистицерконды. Во всяком случае источником бесполого размножения в период постонкосферного развития *P. paradoxa* является онкосфера, проникшая в полость тела промежуточного хозяина. Это подтверждается и особенностью онтогенеза паразита. У экспериментально инвазированных дождевых червей, вскрытых через 15—20 дней после заражения, обнаруживается только герминативная ткань с зародышевыми клетками и морулообразные личинки. Количество зародышевых клеток и юных, в том числе и более развитых лярвоцист, с течением времени стремительно растет и приводит к гибели хозяина. Так, например, в трех сегментах дождевого червя через 70—75 дней после заражения мы обнаружили 745 разновозрастных личинок, у которых эмбриональные крючья отсутствовали. Это лярвоцисты дочернего поколения, зрелые (инвазионные) формы которых появляются на 50-й—55-й день после инвазии и в большом количестве (см. таблицу).

Изучение продольных и поперечных срезов искусственно и спонтанно инвазированных люмбрицид показывает, что герминативная ткань разрастается, ее ветви дихотомически делятся и, не прерываясь, дают различной формы ответвления, которые проникают во все органы олигохеты, включая поясok, кишечник, особенно хлорогенную ткань, стенки

**Последовательность развития метацестоды *P. paradoxa*  
в организме промежуточного хозяина**

Продолжительность развития, сут	Максимальный диаметр лярвоцист, мм	Максимально развитые лярвоцисты и наблюдаемый у них морфогенез
15—20	0,03—0,05	Герминативная ткань с зародышевыми клетками и морулообразные личинки
27—33	0,065—0,084 × 0,04—0,053	Личинки с первичной полостью. Найдена материнская лярвоциста
40—44	0,09—0,112 × 0,106—0,150	Происходит дифференциация органов
34—39	0,155—0,224 × 0,168—0,210	Сформирован каудальный пузырь, шейка и сколекс. Появляются клетки, из которых развиваются крючья хоботка
44—47	0,21 × 0,22	Наблюдается рост хоботковых крючьев
49—57	0,263 × 0,280	Крючья достигают обычного размера. Происходит инвагинация. Появляются зрелые метацестоды
61—66	0,275 × 0,300	Число зрелых лярвоцист растет. Отмечается некроз хвостовых сегментов червя
66—73	0,250—0,275 × 0,280—0,300	Инвазированные черви вялые, малоподвижные, наблюдается отмирание хвостовых члеников и гибель олигохет

целома, септы и меньше кожно-мускульный мешок. Самая молодая почкующаяся герминативная ткань отделяет круглые, овальные, грушевидные и другой формы расширения размером 0,009—0,015 × 0,010—0,019 мм. Они растут, делятся на две или три отдельности (0,009 × 0,007 мм), в каждой из которых обособляется диффузно размещающееся хроматиновое вещество. Оно появляется небольшими зернами, затем концентрируется в центре подобно ядру клетки, а на периферии остается однородная цитоплазма, окруженная цитоплазматической мембраной. Так образуются зародышевые клетки (1). В теле зараженного червя находится очень большое число подобных клеток, каждая из которых может дать лярвоцисту, однако развивается лишь небольшая их часть, большинство же остается в виде клеток, еще не приступивших к дроблению.

Развитие дочерних цистицеркоидов начинается с деления зародышевых клеток, в результате которого образуются многоклеточные личинки, напоминающие морулу (2—7). На 15-й—20-й день после заражения они достигают 0,03—0,05 мм в диаметре. Приблизительно через месяц личинки вырастают до 0,065—0,084 × 0,040—0,053 мм, у них появляется первичная полость (8). На том полюсе, где далее разовьется сколекс и шейка, клетки начинают делиться быстрее, чем в других местах, и образуют бугорок. Он быстро растет и увеличивается до половины объема личинки; в другой ее половине находится первичная полость (9). Первичная полость увеличивается и превращается в каудальный пузырь, который у зрелых личинок выполняет роль защитной оболочки. В кишечнике окончательного хозяина сколекс и шейка эвагинируют (22, 23), а затем отбрасывают защитную оболочку. Из паренхиматозной ткани упоминавшегося бугорка развивается сколекс, принимающий размеры и строение, характерные для него у взрослых цестод. Небольшой участок паренхимы, примыкающей к первичной лакуне, образует шейку, которая дает начало стробиле цестоды. Таким образом, сколекс и шейка образуются в результате дифференцировки стенок первичной полости. К такому же выводу пришел Г. Рис [Rees, 1973], изучавший ультраструктуру цистицеркоида *Tatria octocan-*лекса и шейки мы убедились также при изучении цестод *Sacciuterna stellifera* (Krabbe, 1869), *Dilepis undula* (Schrank, 1788) и *Aploparaksis filum* (Goeze, 1782) (Cyclophyllidae) [Демшин, 1976, 1977].

На 34-й—39-й день личинки достигают  $0,09—0,112 \times 0,106—0,150$  мм. У них обособляется сколекс, каудальный пузырь и шейка, на сколексе появляются присоски и хоботок, заметны контуры его сумок (10, 11, 12, 13). Некоторые цисты имеют большой размер, у них возникает 2—3 и более бугорков, каждый из которых развивается в лярвоцисту. Такие цисты Т. Генов [1963] назвал «сборными», Дж. Скотт [Scott, 1965] — «парными» и «множественными».

На 39-е—44-е сут на вершине хоботка отчетливо видна внутренняя хоботковая сумка  $0,056$  мм длиной и  $0,045$  мм шириной. Своим расширенным основанием она граничит с краем хоботка, от которого берет начало конусообразно суженная наружная сумка, опускающаяся в глубь паренхимы на  $0,11$  мм. По наружному краю ткани, которая окружает внутреннюю сумку, на равном расстоянии друг от друга появляются более крупные темно-коричневые клетки (14, 15). Они быстро растут и превращаются в слабо хитинизированные треугольные пластинки (16). Электронно-микроскопическое исследование Р. Монта [Mount, 1970] показало, что крючки лярвоцист возникают за счет трансформации недифференцированных микрохет, которые образуют электронно-плотный колпачок. Он увеличивается и окружается оболочкой, участвующей в образовании белка, который используется для построения крючков. Лезвие растет за счет отложения белка по бокам пластинки, рукоятка и отросток — за счет отложений на ее основании.

Через 49—57 дней диаметр лярвоцисты достигает  $0,263—0,280$  мм. Хоботок приобретает полностью развитые наружную и внутреннюю сумки и корону из 10—19 крючьев  $0,056—0,105$  мм длиной. У некоторых лярвоцист они нежны, эластичны и искривлены; присоски не имеют четко выраженной бокаловидной формы и плотности, какая наблюдается у зрелых лярвоцист. Паренхима концентрируется в сколексе и шейке, в каудальном пузыре она располагается тонким слоем по его стенкам (17, 18). Начинается инвагинация лярвоцисты, она происходит путем опускания сколекса в хвостовой пузырь, при этом присоски и хоботок всегда направлены от каудального полюса в сторону входного отверстия. Стенка каудального пузыря становится интегументом, а шейка — внутренней оболочкой, при этом шейка до присосок вывертывается наизнанку, ее кутикулярный слой прилегает к внешней оболочке сколекса, а внутренняя паренхима оказывается повернута к внутренней поверхности стенки хвостового пузыря. Одновременно с этим длина сумок хоботка увеличивается, а диаметр их уменьшается и они прижимают лезвия и рукоятки крючков к стенке хоботка. Присоски плотно прилегают к сколексу, вытягиваются и давят на хоботок и лезвия крючков. Края отверстия, через которое инвагинирует сколекс, плотно окружают его. Как только присоски окажутся внутри каудального пузыря, вершинное отверстие сжимается, закрывает пору и лярвоциста принимает свой обычный вид (19, 20, 21). Вокруг интегумента находится такой же слой герминативной ткани с зародышевыми клетками и развивающимися цистицеркоидами, как и у лярвоцисты, обнаруженной на 27-й—33-й день после заражения. Материнская метацеста и морфологически не отличалась от вегетативно развившихся дочерних лярвоцист.

Строение зрелой лярвоцисты. Исследования зарубежных авторов [Scott, 1965; Crowe, Burl, Scott, 1974], а также наши показывают, что зрелый цистицеркоид (25) имеет наружную оболочку из нежной герминативной ткани, содержащей зародышевые клетки, от внешней поверхности которой отходят ответвления с большим количеством таких же клеток. Она включает также и личинки на различной стадии развития. На постоянных препаратах такие личинки видны группами или в одиночку, часто вблизи зрелых лярвоцист. Под наружной

оболочкой находится вторая, размером  $0,16—0,263 \times 0,185—0,280$  мм, оболочка образованная каудальным пузырем. Она тонкая, прозрачная и окружает весь сколекс, за исключением поры против хоботка. Под второй оболочкой располагается тегумент, который, по Крове, Бурту и Скотту, подстилается очень тонкой базальной пластинкой; через эту пластинку проходят цитоплазматические мостики, соединяющие тегументальную цитоплазму с цитоплазмой субтегументальных клеток. Внутри от базальной пластинки расположена волокнистая зона, содержащая кольцевые мышцы; далее следует слой продольных мышечных волокон.

Тегумент каудального пузыря является естественным продолжением стенки шейки, которая образует следующую, глубже расположенную оболочку сколекса. Субкутикулярные клетки шейки более многочисленны на единице площади, чем субтегументальные клетки каудального пузыря. По данным Крове, Бурта и Скотта, между этими клетками имеются маленькие электронно-плотные тела, которые соединены с мышечными клетками хвостового пузыря. Внешняя поверхность вывернутой шейки имеет выросты в форме маленьких микрохет. Они мельче и многочисленнее микрохет, имеющих на поверхности сколекса, но похожи на них.

Сколекс несет четыре невооруженные бокаловидные присоски, размером  $0,064 \times 0,072$  мм, и хоботок. Присоски имеют хорошо развитую мышечную систему. Она представлена, во-первых, циркулярной, волокна которой окружают отверстие присоски и распространяются к ее основанию. Другая система, функционально связанная с первой, включает мышечные волокна, которые начинаются у базального слоя, отделяющего присоски от сколекса, и идут к наружной поверхности присоски; третья мышечная система лежит внутри первой и образует сложную сеть волокон, радиально направленных в различные участки стенки присоски.

Хоботок состоит из двух конусообразно суженных и соединенных у своих вершин сумок: наружной и внутренней. Наружная сумка,  $0,12$  мм длиной и  $0,06$  мм шириной, тесно связана со сколексом, шейкой и присоской. Ее стенка включает внешний слой продольных мышечных волокон и внутренний, кольцевой. Передней частью хоботка является основание внутренней сумки, на котором крепятся крючья. Рукоятка и корневой отросток каждого крючка расположены в специальном влагалище, образованном соединительной тканью, разросшейся на поверхности основания в виде складок между крючьями. Стенка внутренней сумки образована соединительной тканью и двумя слоями тесно соприкасающихся мышечных волокон: в наружном продольном их насчитывается около  $75—80$ , внутреннем кольцевом —  $60—75$ .

Внутри сумки имеется железистая система, соединенная цитоплазматическими отростками (31) с мышечными волокнами, которые расположены на ее паренхиматозной внутренней поверхности. Здесь находятся два слоя. Волокна одного из них идут из конусообразной вершины и трактированного крючка. Волокна другого, в количестве  $32—35$  пучков, распространяются от основания конуса до внутренней поверхности боковой стенки приблизительно на уровне корневых отростков крючков. Вся эта сложная система мышечных волокон и соединительной ткани хоботка дает возможность прижимать лезвия крючьев к его наружной стенке, втягивать их в глубь сколекса и отводить в стороны при эвагинации. Когда крючки прижаты и располагаются вокруг стенки хоботка параллельно друг другу, продольные мышцы расслаблены, широкая иногда искривлена, тогда как кольцевые сокращены. В это время сумка удлинена (26). Инвагинация хоботка способствует эластичность мы-

шечной и соединительной ткани, жесткое соединение ручки и корня с соединительной тканью влагалища (30) и давление присосок на крючья и сумки хоботка.

Сокращение продольных мышечных волокон боковой стенки той и другой сумок расширяет и укорачивает их. Одновременно происходит расслабление кольцевых и сокращение продольных мышц паренхимы. Внутри сумок возникает давление, усиливаемое давлением присосок, которое выталкивает хоботок с короной крючьев (27). Кольцевые мышечные волокна, расположенные у основания внутренней сумки, расслабляются и обеспечивают расширение переднего конца хоботка. Этому способствует сокращение продольных мышечных пучков, а также кольцевых у вершины сумки (28). По мере расширения основания сумки соединительная ткань, связанная с крючками, удлиняется и поднимает их лезвия. Последующее сокращение продольных мышечных волокон вызывает расширение передней половины сумки и дальнейшее протрактирование крючков. Крючки выдвигаются до тех пор, пока передняя половина сумки не примет сферическую форму, при этом рукоятки подаются внутрь, а лезвия от стенок — в стороны. В это время кольцевые мышечные волокна в передней половине сумки максимально расслаблены, кольцевые у вершины и продольные достигают наибольшего сокращения (29).

Таким образом, протрактирование и ретрактирование крючьев происходит при участии сложной системы мышечных волокон, которые обеспечивают весьма большую подвижность хоботка и его крючьев, создают до минимума сопротивление при проникновении в слизистую кишечника и обеспечивают максимальную прочность фиксации цестоды в кишечнике хозяина.

**Обсуждение.** Особенностью онтогенеза цестод является пролиферация личиночной ткани в период постонкосферного развития. У некоторых видов ленточных червей эта черта индивидуального развития способствовала становлению бесполого размножения метацестод. Множественное образование сколексов в цистах типа ценур и эхинококк является естественной чертой бесполого размножения. Оно включает дифференциацию большого числа сколексов из стенок пузыря и непрерывный их рост. У личинки *Echinococcus granulosus* (Batsch, 1786) первоначальная стенка личиночного органа дифференцируется в зародышевую (пролиферирующую) мембрану, которая функционирует как личиночный орган и представляет собой герминативный центр, продуцирующий многочисленные протосколексы паразита [Slais, 1973]. Зачатки сколексов образуются в выводковых капсулах из недифференцированных клеток [Sakamoto, Sugimura, 1970]. Гистогенез вторичной экзогенной цисты *E. granulosus* из герминативных клеток зародышевой мембраны экспериментально подтвердил Бенекс [Benex, 1968]. Экзогенное почкование из стенок первичного пузыря лярвоцисты *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) наблюдал и изучал Фриман [Friman, 1962].

Бесполое размножение путем разветвления и почкования отмечается у плероцеркоидов типа *Sparganum proliferum* (Ijima, 1905) [Slais, 1973]. Аналогично пролиферирующие формы были получены Мюллером [Mueller, 1965] у *S. mansoni* (Cobbold, 1883). Шпехт и Воге [Specht, Voге, 1965] сообщили о таком типе бесполого размножения у тератиридия. Исследованиями К. Габриова [Gabriov, 1975], Г. П. Краснощекова, Л. Т. Плужникова и В. Л. Контримавичуса [1977] установлено, что у цестод в онтогенезе которых образуется лярвоциста типа моноцерк, на стадии первичной полости церкомер отделяется от каудального полюса личинки, растет, делится на отдельные цисты, которые и заполняют все пространство между наружной оболочкой и внешней стенкой интегумента. Бесполое размножение цистицер-

когда *Aploparaksis xemale* Schiller, 1951 (Hymenolepididae) отмечают С. К. Бондаренко и В. Л. Контримавичус [Bondarenko, Kontrimavichus, 1976]. Эти и многие другие примеры дают основание говорить о широким распространении и многообразии форм бесполого размножения цестод в период постэмбрионального развития, которое возникало конвергентно как средство усиления интенсивности заражения и повышения численности паразитов. Оно связано с филетическим развитием самих лярвоцист и вырабатывалось в течение эволюции онтогенеза путем преобразования церкомера.

Внимательное изучение постэмбрионального развития *P. paradoxa* убедило нас в том, что дочерние лярвоцисты этой цестоды вырастают из зародышевых клеток, которые возникают в герминативной ткани, окружающей интегумент. Это новообразование в онтогенезе *P. paradoxa*, вызванное адаптацией личинки к промежуточному хозяину, является гомологом церкомера, ткань которого приобрела свойство расти, проникать во все органы червя и образовывать зародышевые клетки.

Все цистицеркоиды *P. paradoxa*, возникшие при бесполом постэмбриональном развитии, строго говоря, следует рассматривать однойцевыми близнецами, возникшими из одной оплодотворенной яйцеклетки, которая на раннем этапе развития разделилась на большое количество клеток. В основе такого размножения, а следовательно, и передачи наследственной информации лежит митоз. Он обеспечивает строго равномерное распределение хромосом между дочерними ядрами. Исходя из этого мы должны были бы ожидать большое (близнецовое) сходство в морфологическом строении лярвоцист *P. paradoxa*. Между тем этого нет. У представителей данного вида наблюдается колебание длины хоботковых крючьев от 0,056 до 0,105 мм и количества их в короне от 10 до 20, причем распределение вариационных рядов близко к биномиальному (Демшин, 1965). Такое колебание признаков нельзя объяснить условиями, в которых происходит развитие, поскольку местоположение лярвоцист в организме червя вряд ли играет столь значительную роль. Можно предполагать, что на это влияет диффузность распределения хроматинового вещества в герминативной ткани, в которой образуется ядерное вещество и сами зародышевые клетки, или же деление ядерного вещества происходит путем амитоза, существование которого в тканях цестод было показано Е. Д. Логачевым [1961], Е. Д. Логачевым, Л. А. Соколовой [1975], В. Д. Бовт [1978] и др. Возможны иные причины. Во всяком случае это интересное явление в онтогенезе *P. paradoxa* ждет дальнейших исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бовт В. Д. Цитокариологические особенности некоторых цестод-циклофилид в процессе имагогонии. Автореф. дис. ... канд. биол. н. Алма-Ата: Ин-т Зоологии АН КазССР, 1978.
- Генов Т. Обнаружение цистицеркоида *Paricterotaenia paradoxa* (Rud., 1802) — Dilepididae Fuhrman, 1907 в *Allolobophora calliginosa* (Sav.) f. *trapezoides* (A. Dug.) (Lumbricidae). — Зоол. ж., 1963, т. 42, вып. 10, с. 1578—1579.
- Демшин Н. И. Изменчивость морфологических признаков у *Sacciuterina paradoxa* (Rud., 1802) Mathevossian, 1963. — В кн.: Паразитические черви домашних и диких животных Владивосток: ДВФ СО АН СССР, 1965, с. 102—110.
- Демшин Н. И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Новосибирск: Наука, 1975, 192 с.
- Демшин Н. И. Развитие личинки цестоды *Sacciuterina stellifera* (Dilepididae). — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 1, с. 17—22.
- Демшин Н. И. К фауне личинок плоских паразитических червей, обнаруженных у олигохет и пиявок в Приморском крае. — В кн.: Паразитические и свободноживущие черви фауны Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 69—88.
- Краснощеков Г. П., Плужников Л. Т., Контримавичус В. Л. Ультраструктура церкомера цестоды *Paricterotaenia pirova* (Dilepididae) на ранних стадиях развития. — ДАН СССР, 1977, т. 237, вып. 5, с. 1241—1243.

- Догачев Е. Д. Морфология эмбрионального развития *Monilezia expansa* (Rud., 1810) -- В кн.: Природная очаговость болезней и вопросы паразитологии. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961, вып. 3, с. 317—321. (Тр. IV конф. по природной очаговости болезней и вопросам паразитол. Казахстана и респ. Средней Азии).
- Догачев В. Д., Соколова Л. А. Некоторые вопросы раннего эмбрионального развития цестод в связи с проблемой их филогении. — В кн.: Вопросы биологии. Томск: Изд-во Томск. гос. ун-та, 1975, с. 145—152.
- Мцаберидзе Г. В., Квавадзе Э. Ш. Некоторые дождевые черви (Lumbricidae) — новые промежуточные хозяева цестод. — Сакартвелос ССР Мешпнеребата Академинис моабე. Сообщ. АН ГССР, 1977, т. 88, вып. 3, с. 676—680.
- Мещников И. И. Об одном колоннальном сколексе. — Тр. I съезда естествоиспытателей в Петербурге 1867—1868 гг. Зоология, 1868, с. 263—266.
- Спаская Л. П., Спасский А. А. Цестоды птиц СССР. Дилепидиды сухопутных птиц. М.: Наука, 1977. 300 с.
- Vanex J. Evolution in vitro d'explante de membrane prolifere d'Echinococcus granulosus. Etude de la formation de vesicules secondaires. — Ann. parasitol. hum. comp., 1968, v. 43, p. 573—582.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. [Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Полиморфизм личинок рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae)]. Polymorphism of larvae of the genus *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) — Folia Parasitol., 1976, v. 23, p. 39—44.
- Grove D. G., Burt M. D., Scott J. S. On the ultrastructure of the polycercus larva of *Paricterotaenia paradoxa* (Cestoda: Cyclophyllidea). — Can. J. Zool., 1974, v. 52, N 11, p. 1397—1404.
- Freeman R. S. Studies on the biology of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) Rudolphi, 1810 (Cestoda). — Ibid., 1962, v. 40, p. 969—990.
- Gabriel C. Étude expérimentale du développement larvaire d'*Anomotaenia constricta* (Molin, 1858) Cohn, 1900 chez un Coléoptère *Pimelia sulcata* Geoffr. — Z. Parasitenk., 1975, v. 47, N 4, p. 249—262.
- Mount P. M. Histogenesis of the rostellar hooks of *Taenia crassiceps* (Zeder, 1800) (Cestoda). — J. Parasitol., 1970, v. 56, p. 947—961.
- Mueller J. F. Host-parasite relationships as illustrated by the cestode *Spirometra mansoldes*. — In: Proc. of the 26 th Annual Biology Colloquium. Oregon State University Press, 1965, p. 15—58.
- Ogren R. E. Characteristics for two classes of embryonic cells in oncospheres of *Hymenolepis dimlnuta* stained for cytoplasmic substances — Trans. Am. microsc. Soc., 1968, v. 87, p. 82—97.
- Rees G. The ultrastructure of the cysticercoids of *Tatria octacantha* Rees, 1973 (Cyclophyllidea: Amabilliidae) from the haemocoel of the damselfly nymphs *Pyrhosoma nymphula* Sulz and *Enallagma cyathigerum* Charp. — Parasitology, 1973, v. 67, N 1, p. 85—103.
- Sakamoto T., Sugimura M. Studies on echinococcosis XXIII. Electron microscopical observation on histogenesis of larval *Echinococcus multilocularis*. — Jap. J. vet. Res., 1970, v. 18, p. 131—144.
- Scott J. S. The development and morphology of *Polycercus lumbrici* (Cestoda: Cyclophyllidea). — Parasitology, 1965, v. 55, N 1, p. 127—143.
- Slais J. Functional Morphology of Cestode Larvae. — Advances in Parasitology/Ed. Ben Dawes. London; N York: Academic Press, 1973, v. 11, p. 395—480.
- Specht D., Voge M. Asexual multiplication of *Mesocestoides tetrahyridia* in laboratory animals. — J. Parasitol., 1965, v. 51, p. 268—272.

# ИДЕНТИФИКАЦИЯ ВИДОВ ТРИХИНЕЛЛ

В. А. БРИТОВ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Определение видов трихинелл важно прежде всего при проведении оздоровительных и профилактических мероприятий в очагах трихинеллеза.

Теперь, когда сведения о каждом виде трихинелл значительно расширились, их идентификация упростилась. Для этой цели можно использовать морфологические и адаптационные критерии. По морфологическим признакам легко определяется *T. pseudospiralis*. Личинки этого вида трихинелл не образуют капсул, размеры личинок и взрослых особей на 30% меньше, чем у капсулообразующих трихинелл, хорошо адаптированы к птицам, проходя у них полный биологический цикл.

Личинки *T. spiralis* формируют вокруг себя продолговатоовальные капсулы с форминдексом (частное от деления длины капсулы на ее ширину) 1,48—2,70 через 8 мес после заражения животных. Около 26% самцов на стадии инвазионной личинки имеют ход кишечника, как у самок (по вогнутой стороне тела), но с длинной прямой кишкой, длиной 50 мкм. У других капсулообразующих трихинелл таких самцов не более 3%.

Личинки становятся инвазионными через 19 дней после заражения мышей. Данный вид трихинелл хорошо адаптирован к свиньям, крысам и кроликам, у которых личинки в мышцах остаются инвазионными всю жизнь. Через 35—40 дней после заражения число погибающих личинок в мышцах этих видов животных не превышает 2%. При температуре от  $-10$  до  $-12^{\circ}\text{C}$  инкапсулированные личинки в мясе погибают за 4—7 дней.

Вокруг личинок *T. nativa* формируются округлые капсулы с форминдексом 1,30—1,20 через 3—8 мес после заражения животных. Личинки становятся инвазионными через 17 дней после заражения мышей. Паразит хорошо адаптирован к собачьим и кошачьим, но плохо к крысам, свиньям и кроликам. Через 35—40 дней после заражения свиней и крыс число погибающих личинок в мышцах достигает 50—60%. Полный распад трихинелл в мышцах у свиней заканчивается за 130—150 дней, у крыс — за 4—6 мес, у кроликов — за 1—1,5 года. Только при очень интенсивных инвазиях у молодых животных (порядка 1000 и более личинок на 1 г мышц) полный распад трихинелл наступает в более поздние сроки. Инкапсулированные личинки в мясе при  $-10$  до  $-12^{\circ}\text{C}$  остаются инвазионными 9—14 мес.

Капсулы вокруг личинок *T. nelsoni* примерно такие же, как вокруг личинок *T. spiralis*. Личинки становятся инвазионными через 20 дней после заражения мышей. По степени адаптации к животным *T. nelsoni* ведет себя, как *T. nativa*, а по отношению к низкой температуре, — как *T. spiralis*.

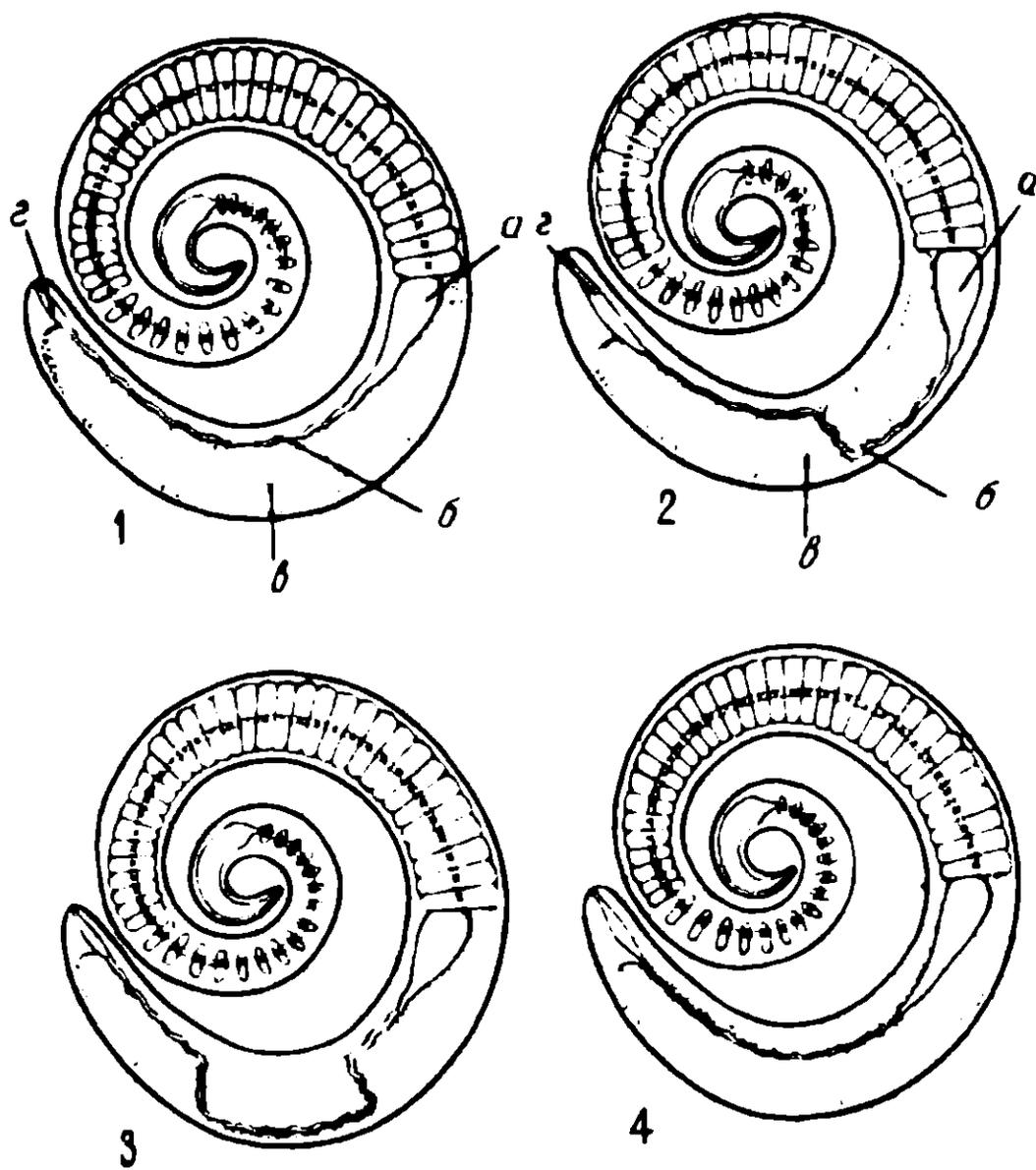
Пользуясь вышеприведенными данными, легко определить видовую принадлежность живых трихинелл. При этом целесообразно придерживаться определенного порядка в очередности работ. Предлагаем такую последовательность.

1. Полученную пробу мышц с личинками трихинелл от известного вида хозяина исследовать компрессорно, обратив внимание на интенсивность инвазии, соотношение числа живых и мертвых личинок, форму капсулы, толщину ее стенки.

2. Часть мышечной пробы переварить в искусственном желудочном соке. Живых личинок трихинелл (около 50 экз.) исследовать по половым признакам, обращая особое внимание на самцов.

Личинки трихинелл определяются по следующим наиболее легко выявляемым признакам топографии кишечника. У самки пищеводно-кишечное расширение располагается за последней стихоцитной клеткой у вогнутой (дорзальной) стороны тела. Кишка идет параллельно яичнику, оканчиваясь коротким (25 мкм) задним отделом. У самца пищеводно-кишечное расширение располагается за последней стихоцитной клеткой выпуклой (вентральной) стороны тела. Кишка идет по выпуклой стороне примерно до середины семенника и, пересекая его, переходит на вогнутую сторону тела. Задний конец кишки у самца равен 50 мкм. Другие варианты самцов и самок лучше выбраковывать (см. рисунок).

Инвазионные личинки трихинелл: 1 — типичной самки, 2 — типичного самца, 3 — атипичной самки, 4 — атипичного самца. Условные обозначения: а — пищеводно-кишечное расширение, б — средняя кишка, в — зачаток гонад (личинка либо семенника), г — прямая кишка



Отобранными по полу личинками заразить две мыши — одну самками, другую самцами. При затруднении отбора личинок по полу эту работу лучше не проводить, а заразить личинками без определения пола 4—5 мышей в дозе 50—100 личинок на мышь (можно в меньшей дозе). Если количество личинок позволяет, заразить 2—3 взрослые крысы в дозе 200—500 личинок на каждую.

5. Если в переваренной наличной пробе большая часть личинок окажется живой, остальную часть пробы разделить на две части и одну из них положить в холодильную камеру бытового холодильника, где поддерживается температура  $-10-12^{\circ}\text{C}$ , вторую половину держать

в холодильнике при  $0 + 5^{\circ}\text{C}$  в качестве резерва. На этикетке отметить время закладки пробы в морозильную камеру.

4. Через 7 дней пробу из морозильной камеры извлечь и, не оттаивая, отделить от нее часть, в которой должно содержаться не менее 50 личинок (оставшееся положить обратно). Взятый кусочек мышц в мерзлом состоянии опустить в теплый ( $37-38^{\circ}\text{C}$ ) переваривающий раствор (3% раствор пепсина на 0,5% растворе соляной кислоты) с целью быстрого оттаивания, после чего тщательно измельчить, поместить в термостат для переваривания и периодически помешивать. На 1 г мышц требуется 100 мл переваривающей жидкости. Через 2—3 ч фарш переварится и осадок можно исследовать.

5. Из группы мышей, которых заразили личинками трихинелл без определения пола, убить по одной мыши через 17, 19 и 20 дней после заражения (если позволяет опыт, лучше по 2—3 мыши каждый раз). Тушки мышей измельчить и переварить в искусственном желудочном соке. Личинок трихинелл собрать и ими заразить 1—2 мыши, которых исследовать на кишечных гельминтов через 5—7 дней после заражения.

6. Через 35—40 дней после заражения у крыс под эфирным наркозом произвести биопсию скелетных мышц и определить соотношение живых и мертвых личинок трихинелл.

Показатели всех 6 вышеперечисленных пунктов для каждого вида трихинелл будут различными.

Для *T. spiralis* эти показатели следующие:

1) у свиней и крыс интенсивность инвазии может быть очень высокой, почти все личинки живые, число мертвых не превышает 2%. Если толщина стенки капсул более 7 мкм, давность заражения животного более 3 мес. Капсулы продолговатоовальные. Чем толще стенка капсулы, тем меньше форминдекс;

2) около 26% личинок-самцов имеют ход кишечника, как у самок, но длинную прямую кишку;

3—4) за 7 дней пребывания в морозильной камере все личинки погибнут. Единичные личинки могут сохранять подвижность, но они не инвазионны: мыши ими не заражаются;

5) личинки становятся инвазионными в мышцах через 19 и 20 дней после заражения;

6) у крыс через 35—40 дней после заражения число мертвых личинок в мышцах не превышает 2%.

Для *T. nativa* показатели такие:

1) высокая интенсивность инвазии может быть в пробах от бурых медведей, енотовидных собак, барсуков и кошек. У взрослых волков, лисиц и собак интенсивность инвазии обычно не превышает 60 личинок в 1 г мышц. Если толщина стенки капсулы более 8 мкм, капсулы округлые с форминдексом 1,20;

2) личинки-самцы типичные; средняя кишка сначала идет по выпуклой стороне тела, на уровне середины семенника переходит на вогнутую сторону и заканчивается длинной прямой кишкой;

3—4) за 7 дней пребывания в морозильной камере ни одна личинка не погибнет. Они сохраняют инвазионность 3 мес пребывания в морозильной камере и более;

5) личинки становятся инвазионными в мышцах уже через 17 дней после заражения;

6) у крыс через 35—40 дней после заражения в мышцах личинок может не быть, а если есть, то их мало и они в большей части мертвые.

Для *T. nelsoni* показатели следующие:

1) высокая интенсивность инвазии может быть у енотовидных собак и мелких грызунов, но не у крыс. Капсулы вытянутые в длину;

2) личинки-самцы типичные;

3—4) за 7 дней пребывания в морозильной камере все личинки погибнут;

5) личинки становятся инвазионными в мышах через 20 дней после заражения;

6) как для *T. nativa*.

Упрощенная схема идентификации следующая. Полученную пробу мышц с личинками трихинелл разделить на две равные части. Одну часть переварить в искусственном желудочном соке. Живыми личинками заразить взрослых крыс в дозе 200—500, но не более 1000 личинок на особь. Второй кусочек пробы разделить пополам. Первую половину поместить в морозильную камеру, вторую хранить в холодильнике при 0—5° С в качестве резерва. Через 7—8 дней кусочек из морозильной камеры переварить. Если в морозильной камере за 7—8 дней личинки не погибли, это *T. nativa*. Крыс убить через 35—40 дней после заражения. Инвазия у них будет очень слабой, большая часть личинок — мертвые. Если личинки в морозильной камере погибли, это либо *T. spiralis*, либо *T. nelsoni*. У крыс *T. spiralis* вызовет интенсивную инвазию и не менее 90% личинок будут живыми. *T. nelsoni* вызовет слабую инвазию, большая часть личинок будут мертвыми в состоянии клеточноферментативной резорбции. На месте уже фагоцитированных личинок будет только омажок из макрофагов.

При идентификации следует иметь в виду и другие характерные признаки видов трихинелл. Например, у диких животных паразитируют *T. nativa* и *T. nelsoni*, а у домашних свиней — *T. spiralis*. *T. nativa* распространена севернее 40-й, а *T. nelsoni* — южнее 45-й параллели. Эти простые сведения сразу же ориентируют исследователя в нужном направлении.

Ценные результаты могут быть получены с помощью скрещивания разных видов трихинелл. Однако методика этой работы значительно более сложная и трудоемкая, поэтому применение ее оправдано лишь при проведении научных исследований. Методика скрещивания опубликована нами ранее [Бритов В. А. — Ведомости паразитологии, 1971, т. 17, № 5—6, с. 477—480; Бритов В. А., Боев С. Н. — В кн.: Трихинеллы и трихинеллез. Алма-Ата: Наука, 1978, с. 36—44].

# К ФАУНЕ ЛИЧИНОК ЦЕСТОД, ОБНАРУЖЕННЫХ У ОЛИГОХЕТ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

Н. И. ДЕМШИН

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

После выхода нашей монографии [Демшин, 1975], в которой даны в систематическом порядке сведения о личинках гельминтов, зарегистрированных у олигохет и пиявок до 1972 г., появился ряд статей с описанием новых, ранее неизвестных науке лярвальных стадий паразитических червей, найденных у малощетинковых червей [Бондаренко, 1975а, 1975б; Томиловская, 1975; Демшин, 1976, 1977, 1978; Бондаренко, Томиловская, 1979; Бондаренко, Контримавичус, 1979; Bondarenko, Kontrimavichus, 1977, 1978; и др.]. Подобная работа была проведена нами на территории Приморского края в 1976—1979 гг. У малощетинковых червей обнаружены личинки 6 видов цестод, описание которых приводится в предлагаемой работе. Для большинства найденных личинок систематическая принадлежность установлена экспериментально.

Отряд Caryophyllidea  
Семейство Caryophyllaeidae  
Процеркоид *Khawia sinensis* Hsü, 1935  
Рис. 1

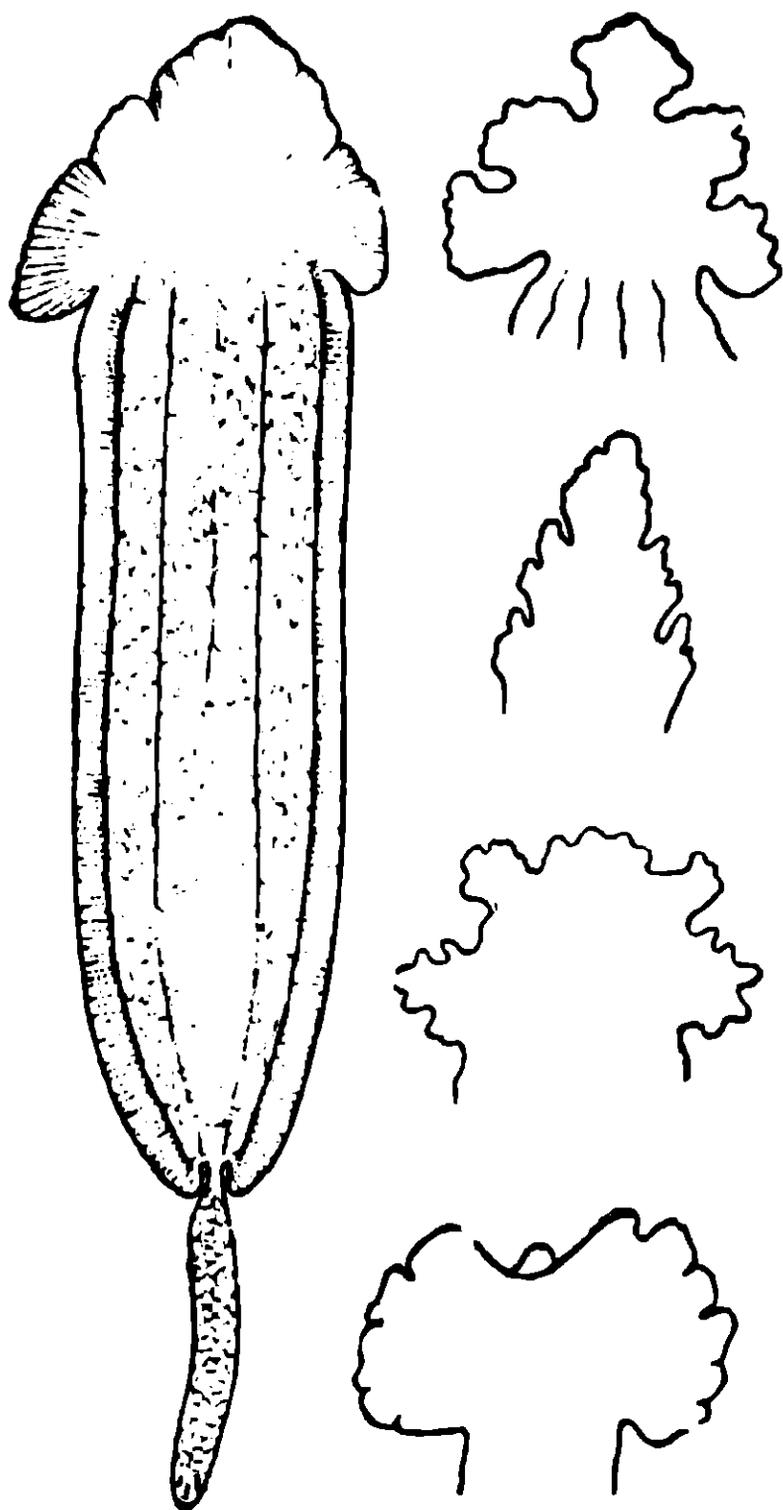
Хозяева: *Limnodrilus udekemianus* Clap., *Limnodrilus* sp. (экспериментально).

Локализация: полость тела.

Место обнаружения: Приморский край.

Описание. Длина фиксированного 70° этанолом процеркоида без церкомера 2,8 мм, максимальная ширина 0,72 мм. Его тело постепенно сужается к хвостовому концу и вблизи церкомера уменьшается до 0,30 мм. Церкомер 0,61 мм длиной и 0,10 мм шириной. Головка 0,50 мм высотой и 0,80 мм шириной. У живых процеркоидов она непрерывно меняет свою форму от веерообразной до конусообразно вытянутой, при этом меняется и размер. Головка личинки всегда сохраняет лопастное строение с сильно рассеченными краями. На ее поверхности имеются сосочки 0,011—0,014 мм длиной, с помощью которых процеркоид прочно прикрепляется к окружающим предметам, включая дно чашки Петри. Кортикальный слой паренхимы 0,022—0,030 мм толщиной, он покрыт тонкой кутикулой, на которой можно заметить быстро исчезающие микрощетинки. Центральная паренхима пронизана системой дихотомически ветвящихся каналов экскреторной системы. Они впадают в более крупные каналы, которые открываются в экскреторный пузырь, расположенный на хвостовом конце вокруг основания церкомера и стенки кортекса. Зачаточные гонады находятся в центральной паренхиме вблизи хвостового конца. Они имеют вид уплотненной паренхимы, размером 0,35×0,15 мм, конусообразно вытянутой

Рис. 1. Инвазионный процерконд *Khawla sinensis* Hsü, 1935 и различные формы его изменяющейся головки



к хвостовому концу и плавно закругленной к переднему. Цикл развития паразита изучен нами [Демшин, 1977].

Отряд Cyclophyllidea  
 Семейство Hymenolepididae  
 Диплоциста *Aploparaksis filum* (Goeze, 1782)  
 Рис. 2

Хозяин: дождевой червь *Eisenia foetida* (экспериментально).

Локализация: полость тела, хлорогенная ткань.

Место обнаружения: Приморский край.

Описание. По своему строению зрелая лярвоциста является типичной диплоцистой эллипсоидной формы, большая ось которой равна 0,40—0,56 мм, малая — 0,30—0,35 мм. Она заключена в толстостенную капсулу размером 1,06×0,78 мм, которая отделяет личинку от окружающей ткани. Наружной оболочкой диплоцисты является экзоциста, образованная рыхлой, легко разрываемой паренхимой, внешний слой которой имеет тонкую мембрану, покрытую густым слоем микрохет 0,002—0,004 мм длиной. У каудального полюса экзоцисты соединяется с эндоцистой, при этом внутренняя поверхность экзоцисты переходит в наружный слой интегумента, а ее паренхима — в паренхиму эндоцисты. Вторая оболочка диплоцисты, образованная интегументом, отделена от экзоцисты заметной полостью. Она окружает весь сколекс, за исключением поры против хоботка, и переходит в стенку шейки, которая образует следующую оболочку.

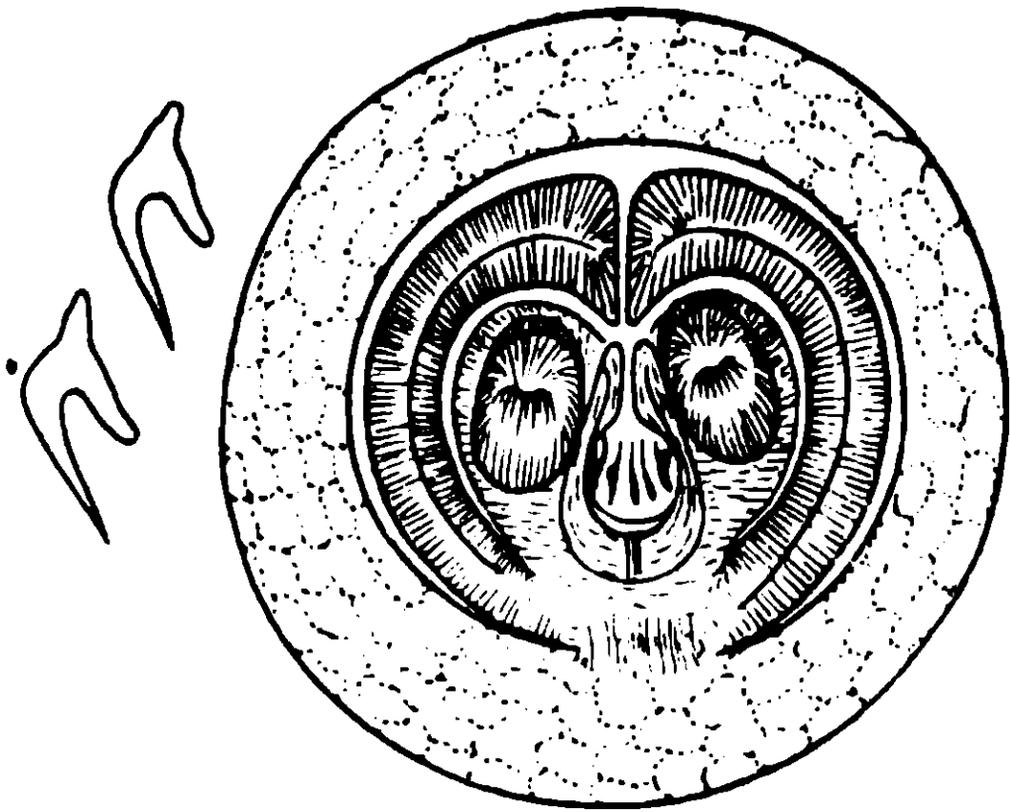


Рис. 2. Диплоциста *Aploparaksis filum* (Goeze, 1782) и ее крючки

Сколекс несет 4 невооруженные бокаловидные присоски размером  $0,051 \times 0,061 - 0,060 \times 0,070$  мм и хоботок с короной из 10 аплопараксоидного типа крючьев  $0,022 - 0,025$  мм длиной. Присоски имеют хорошо развитую мышечную систему. Хоботок образован наружной и внутренней сумками, вершины которых соединены мышечными пучками. Наружная сумка  $0,084 - 0,092$  мм глубиной и  $0,040 - 0,053$  мм шириной. Глубина внутренней  $0,028 - 0,040$  мм, ее ширина  $0,033 - 0,045$  мм.

Принадлежность диплоцисты к цестоде *A. filum* доказана экспериментальным заражением дождевого червя *E. foetida* яйцами этого вида ленточных червей.

### Диплоциста *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869)

Рис. 3

Хозяин: *Eiseniella tetraedra* (Sav.) (экспериментально).

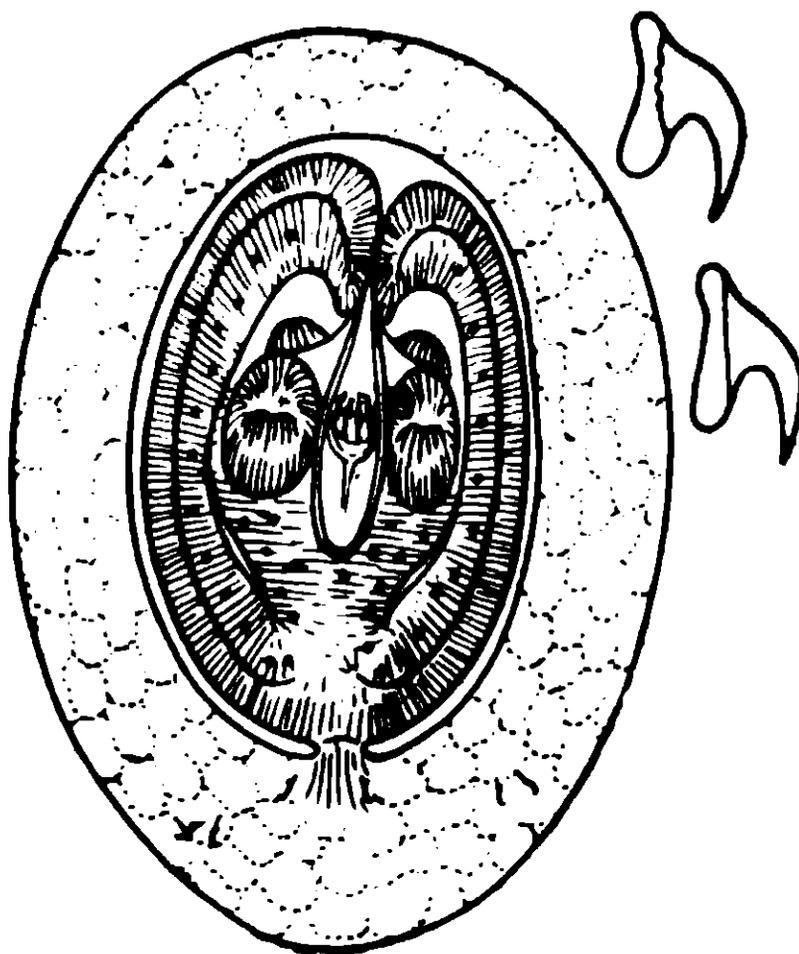
Локализация: полость тела.

Место обнаружения. Приморский край.

Описание. Наружная оболочка диплоцисты  $0,40 - 0,45$  мм в диаметре. Она образована рыхлой, легко разрушаемой паренхимой, которая у каудального полюса переходит в паренхиму интегумента, а на переднем образует небольшое отверстие (у большинства зрелых диплоцист его можно и не заметить). Центральную часть лярвоцисты занимает сколекс, окруженный толстым интегументом эллипсоидной формы, размером  $0,201 \times 0,130$  мм. Хорошо развитые присоски имеют размер  $0,045 \times 0,056$  мм. На хоботке 10 крючьев аплопараксоидного типа,  $0,029 - 0,031$  мм длиной (лезвие  $0,025$  мм, рукоятка  $0,004 - 0,006$  мм, отросток  $0,0112$  мм), расположены в один ряд.

А. Мразек [Mrazek, 1907] в Чехословакии у водной олигохеты *Lumbricus variegatus* (Müller) нашел диплоцисту с 10 аплопараксоидными крючьями  $0,039$  мм длиной, которую отнес к виду *Aploparaksis crassirostris*. С. К. Бондаренко [1975а, б] провела экспериментальное заражение *L. variegatus* инвазионными яйцами *A. crassirostris*. Опыты дали отрицательные результаты. Исходя из этого, С. К. Бондаренко считает, что Мразек имел дело с видом *Aploparaksis polystictae* Schill., 1955. Вывод С. К. Бондаренко, как мы считаем, подтверждается и разницей в длине хоботковых крючьев, которая наблюдается у цестод *A. crassirostris* ( $0,029 - 0,031$  мм) и цистицеркоида, описанного А. Мразеком ( $0,039$  мм). Кроме того, мы заразили дождевых червей *E. tetra-*

Рис. 3. Диплоциста *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869) и ее крючки



*edra* яйцами *A. crassirostris* и проследили лярвогенез цестоды в организме промежуточного хозяина. У экспериментально выращенных диплоцист крючья имели длину 0,029—0,031 мм

Диплоциста *Aploparaksis hirsuta* (Krabbe, 1882)

Рис. 4

Хозяин: *Eisenia foetida* (Sav.) (экспериментально).

Локализация: полость тела.

Место обнаружения: Приморский край.

Описание. Несколько вытянутая экзоциста, размером 0,308 × 0,210 мм, образована рыхлой, легко разрушаемой паренхимой, соединенной у каудального полюса с паренхимой интегумента. На переднем полюсе она образует небольшое входное отверстие, которое у зрелых

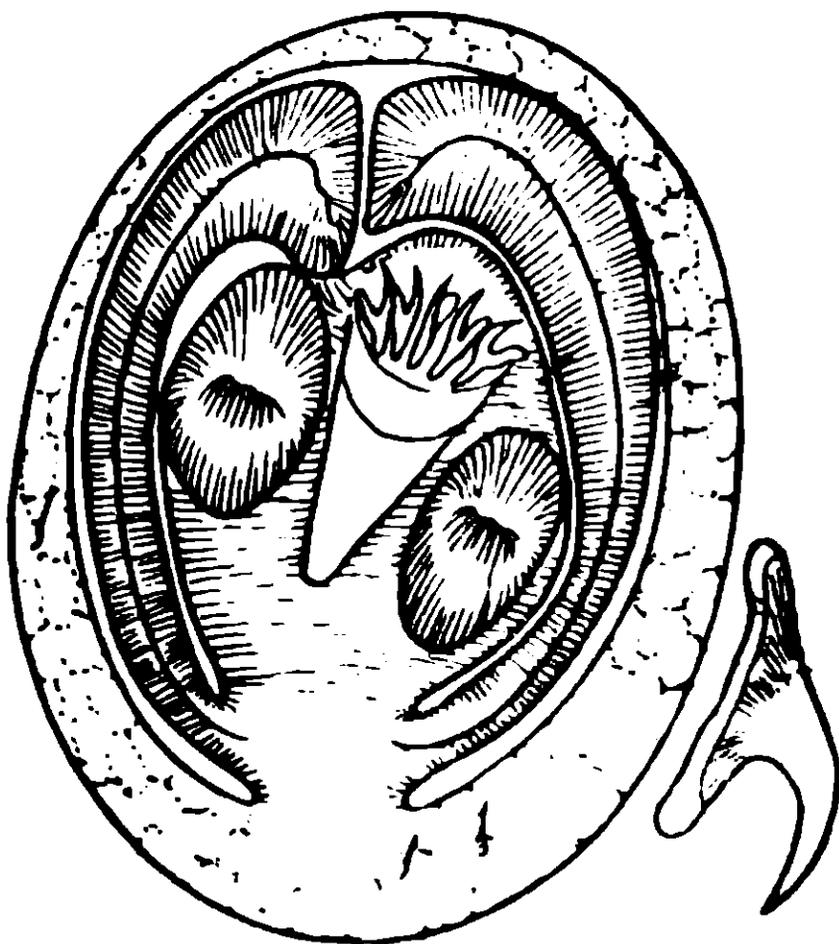


Рис. 4. Диплоциста *Aploparaksis hirsuta* (Krabbe, 1882) и ее крючки

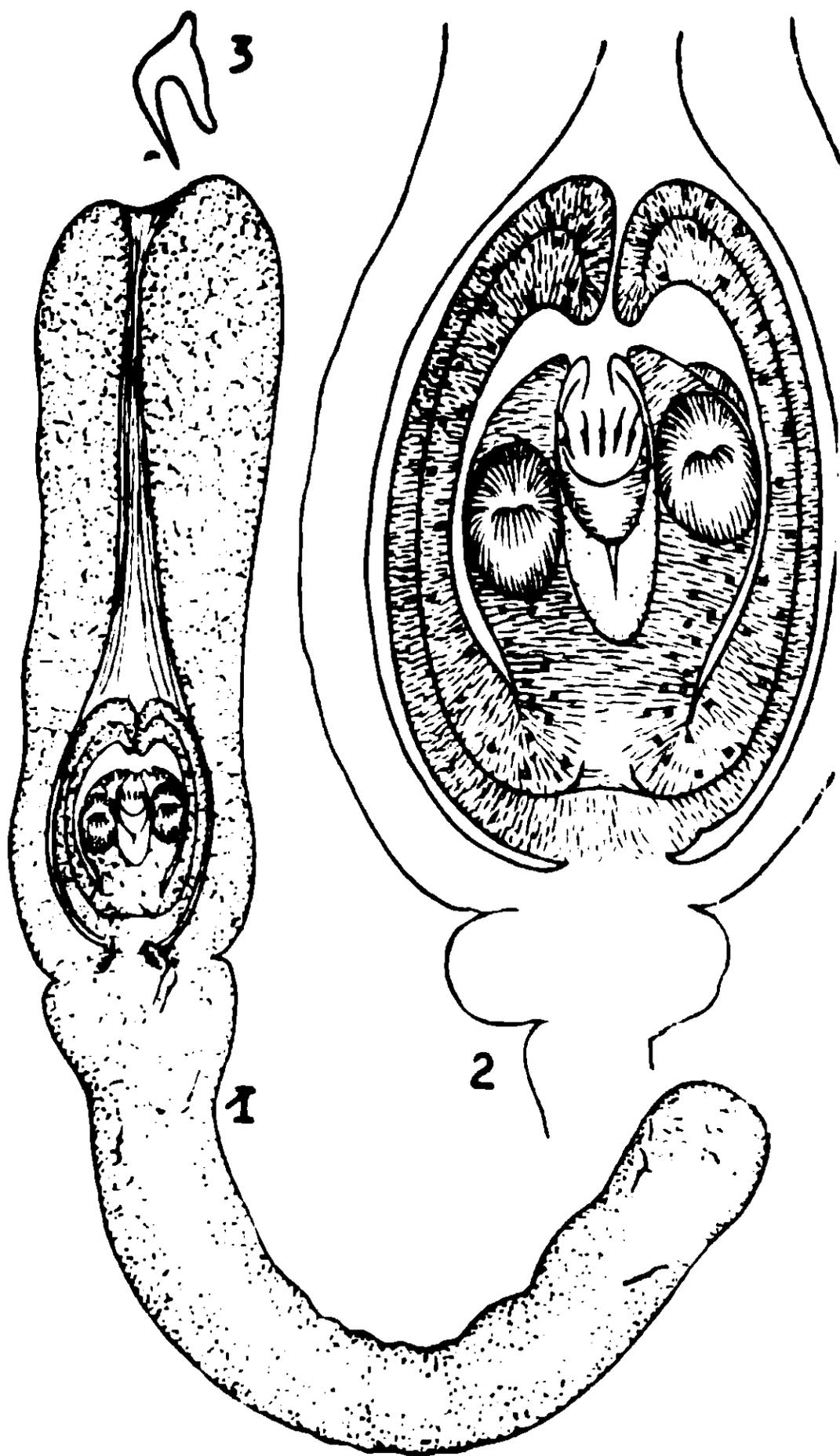


Рис. 5. Хвостатая диплоциста *Aploparaksis larina* (Führmann, 1921). 1 — общий вид, 2 — внутреннее строение, 3 — крючок

диплоцист можно и не заметить. Центр лярвоцисты занимает сколекс, окруженный толстым, несколько вытянутым интегументом 0,21 мм длиной и 0,179 мм шириной. Эллипсоидные присоски имеют размер большой оси 0,061 мм, малой — 0,045 мм. Внутренняя хоботковая сумка 0,056 мм глубиной и 0,075 мм максимальной шириной, глубина наружной сумки 0,112 мм, ее ширина 0,075 мм. На хоботке имеется 10 крючьев аплопараксондного типа, 0,039—0,041 мм длиной (лезвие 0,023—0,025, рукоятка 0,011, отросток корня 0,016 мм).

Принадлежность диплоцисты к цестоде *A. hirsuta* доказана нами экспериментальным заражением дождевых червей яйцами этого вида ленточных червей.

Хвостатая диплоциста *Aploparaksis larina* (Führmann, 1921)

Рис. 5

Хозяин: *Tubifex tubifex* (Müller).

Локализация: полость тела.

Место обнаружения: г. Владивосток, Вторая речка.

Описание. Вытянутая в длину экзоциста образована рыхлой,

легко разрывае­мой паренхимой, соединенной у каудального полюса с интегументом. Она окружает с боков эндоцисту, а у переднего и заднего полюсов образует длинные цилиндрические выросты. В каудальном выросте хорошо видны три пары эмбриональных крючьев 0,014 мм длиной, центр проксимального занимает входное отверстие, образованное наружной оболочкой экзоцисты. В передней половине экзоцисты медианно располагается сколекс, окруженный эллипсоидным интегументом, большая ось которого равна 0,24 мм, малая — 0,17 мм. Хорошо видны присоски, размером 0,062 × 0,050 мм и влагалище хоботка 0,150 мм длиной и 0,05 мм шириной. Хоботок несет корону из 10 крючьев аплопараксондного типа, 0,020—0,022 мм длиной (лезвие тонкое и длинное, 0,017—0,019 мм, рукоятка 0,011 мм, отросток 0,003 мм).

Освобожденная от оболочки личинка 0,39 мм длиной и 0,21 мм шириной. Присоски 0,062 × 0,050 мм. Хоботок 0,067 мм высотой и 0,056 мм шириной. Хорошо видны внутренняя и наружная сумки.

Тубифициды были собраны в местах, куда собирались (вероятно, на кормежку) чайки с акватории Амурского залива.

По форме, числу, расположению и размеру хоботковых крючьев, а также месту сбора тубифицид мы относим эту лярвоцисту к цестоде *Aploparaksis larina*.

Семейство Dilepididae  
Моноцерк *Sobolevitaenia anthusi* (Spasskaja, 1958)

Рис. 6

Хозяин: дождевой червь *Eisenia* sp.

Локализация: хлорогенная ткань.

Место обнаружения: Приморский край.

Описание. Наружная оболочка экзоцисты тонкая, прозрачная, слегка эллипсоидно вытянутая, ее большая ось 0,308—0,392 мм, малая — 0,252—0,336 мм. Центральную часть моноцерка занимает сколекс, окруженный толстым, почти круглым или несколько медианно вытянутым интегументом, размером 0,252—0,392 × 0,200—0,336 мм. Пространство между наружной оболочкой лярвоцисты и внешней стенкой интегумента заполнено рыхлыми включениями, которые придают экзоцисте ячеистый вид. Сам моноцерк находится в капсуле, образованной хлорогенной тканью хозяина, в стенках которой находится значительное количество кровеносных сосудов.

Освобожденная личинка 0,65 мм длиной, ширина в области присосок 0,252—0,333 мм, шейки — 0,112—0,180 мм. Бокаловидные присоски крупные (0,089—0,112 × 0,112—0,117 мм), хорошо развиты и вооружены небольшими шипиками. На вершине длинного хоботка имеется 18—22 крючка, расположенные в два грудно различимых ряда по 9—11 в каждом. Длина больших крючьев 0,031

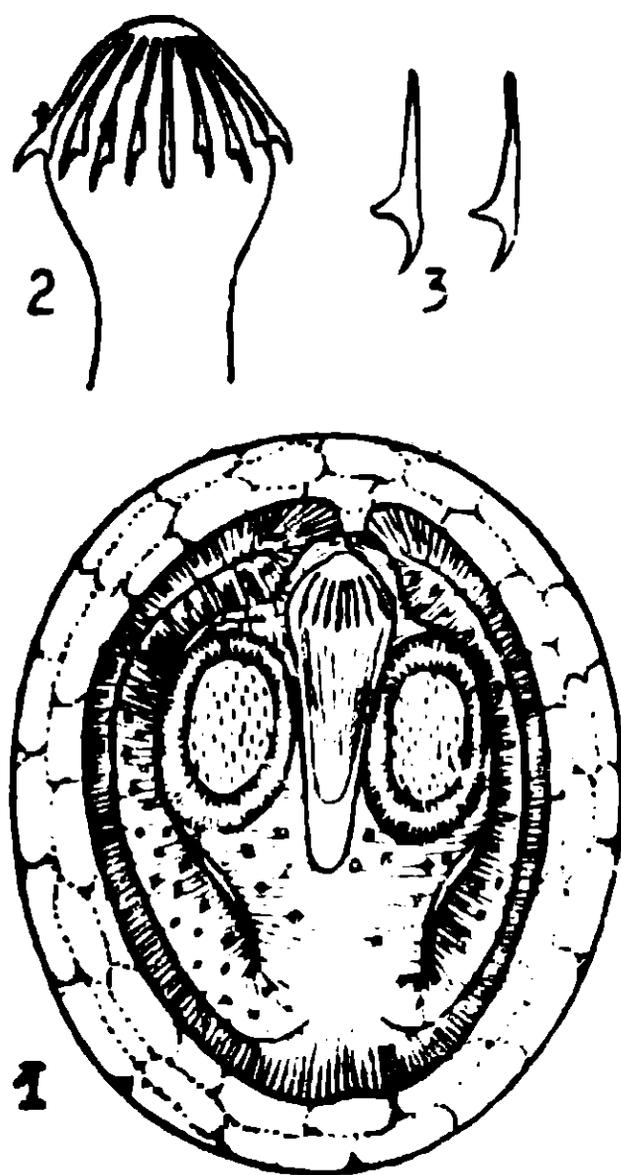


Рис. 6. Моноцерк *Sobolevitaenia anthusi* (Spasskaja, 1958). 1 — общий вид, 2 — расположение крючьев в короне, 3 — крючок

0,032 мм, малых — 0,028—0,030 мм. На долю лезвия приходится 0,008 мм, рукоятки — 0,020—0,024 мм. Хоботковое влагалище развито хорошо, его длина 0,228 мм, максимальная ширина 0,056 мм. Известковые тельца находятся в центральной паренхиме и располагаются параллельно кортикальному слою шейки.

Форма, размер и расположение крючьев в короне моноцерка такие же, как и у половозрелых цестод *Sobolevitaenia anthusi*.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко С. К. Цестоды рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) от ржанкообразных Чаунской низменности (фауна, морфология, жизненные циклы). — В кн.: Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975а.
- Бондаренко С. К. Цестоды рода *Aploparaksis* Clerc, 1903 (Hymenolepididae) утиных (Anatidae) и их жизненные циклы. — Там же, 1975б, с. 78—96.
- Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Жизненный цикл и постэмбриональное развитие *Aploparaksis (Tanureria) diagonalis* Spassky et Bobova, 1961 — паразита ржанкообразных. — В кн.: Экология и морфология гельминтов позвоночных Чукотки. М.: Наука, 1979, с. 38—45.
- Бондаренко С. К., Томиловская Н. С. Новый род дилепидид — *Rauschitaenia* gen. nov. и жизненный цикл *R. ancosa* (Mamaev, 1959) comb. nov. — паразит бекасов. — Там же, с. 29—37.
- Демшин Н. И. Олигохеты и пиявки как промежуточные хозяева гельминтов. Новосибирск. Наука, 1975. 190 с.
- Демшин Н. И. Развитие личинки цестоды *Saccluterina stellifera* (Dilepididae). — Зоол. ж., 1976, т. 55, вып. 1, с. 17—22.
- Демшин Н. И. К фауне личинок плоских паразитических червей, обнаруженных у олигохет и пиявок в Приморском крае. — В кн.: Паразитические и свободноживущие черви Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977, с. 69—88.
- Демшин Н. И. О биологии *Khawia japonensis* (Caryophyllidea, Cestoda) — паразита амурского сазана. — Паразитология, 1978, т. 12, № 6, с. 493—496.
- Томиловская Н. С. Личинки цестод дилепидид птиц Чаунской низменности. — В кн.: Паразитические организмы Северо-Востока Азии. Владивосток, 1975, с. 224—232.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Life-cycle of the cestode *Wardium calumnacantha* (Schmidt 1963) comb. n. (Hymenolepididae) from common snipe *Gallinago gallinago* (L). [Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Жизненный цикл цестоды *Wardium calumnacantha* comb. n. — паразита бекаса]. — Folia parasitol., 1978, v. 25, N 1, p. 35—39.
- Bondarenko S. K., Kontrimavichus V. L. Postembryonic development of *Wardium chaunense* Bondarenko et Kontrimavichus, 1977 (Cestoda: Hymenolepididae) in the intermediate host. [Бондаренко С. К., Контримавичус В. Л. Постэмбриональное развитие цестоды *Wardium chaunense* Bondarenko et Kontrimavichus, 1977 в промежуточном хозяине]. — Folia parasitol., 1977, v. 24, N 4, p. 333—342.
- Mrazek A. Cestoden-Studien. I. Cysticercoiden aus *Lumbriculus variegatus*. — Zool. Jahrb. Sys., 1907. Bd 24, p. 591—624.

# ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПАРАМФИСТОМИД ЖВАЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА ЮГЕ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА СССР

В. А. ДВОРЯДКИН, А. В. ЕРМОЛЕНКО

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Первое сообщение о наличии парамфистомид у жвачных животных на Дальнем Востоке СССР относится ко времени деятельности 60-й СГЭ [Скрябин и др., 1929]. Парамфистомы были обнаружены у крупного рогатого скота и пятнистых оленей и диагностированы как *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790). Мнение о паразитировании у различных жвачных на Дальнем Востоке только одного вида парамфистом существовало до конца 50-х гг., пока не было начато изучение этих трематод с учетом дифференциально-диагностических признаков, предложенных шведским гельминтологом Нэсмарком [Näsmark, 1937].

В результате исследований, проведенных в период 60-х гг. [Давыдова, 1959, 1961, 1963; Давыдова-Величко, 1964; Величко, 1966, 1967; Каденацин, 1963; Ошмарин, Опарин, 1963; Киселев, 1967], у домашних и диких жвачных Приморья и Приамурья было зарегистрировано 6 видов парамфистомид.

1. *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) Fiscoeder, 1901 — у крупного рогатого скота, лося и северного оленя в Хабаровском крае, а также у овец, косули и изюбря в Хабаровском и Приморском краях.

2. *P. ichikawai* Fukui, 1922 — у крупного рогатого скота и овец в Амурской области и у крупного рогатого скота на территории Приморского края.

3. *P. petrowi* (Davydova, 1961) Velichko, 1966 — у пятнистого оленя в Приморье.

4. *Calicophoron erschowi* Davydova, 1959 — у крупного рогатого скота в Хабаровском и Приморском краях.

5. *C. calicophorum* (Fiscoeder, 1901) Näsmark, 1937 — у крупного рогатого скота в Хабаровском крае.

6. *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 — отмечен Величко [1967] без конкретизации мест обнаружения и без указания состава окончательных хозяев.

Из приведенного обзора видно, что распространение отдельных видов парамфистомид характеризуется ярко выраженной очаговостью, а их фауна у одних и тех же животных в различных районах Дальневосточного региона — значительным разнообразием. Мозаичность в распространении этих трематод явилась, по нашему мнению, не только следствием слабой изученности их видового состава для большинства районов Приморья и Приамурья, но и результатом расхождения во взглядах разных авторов на их систематическую принадлежность. Кроме того, отдельные виды парамфистомид подвергались неоднократно пересопределению [Давыдова, 1961, 1963; Давыдова-Величко, 1964, Величко, 1966]. Все это вызывало трудности в установлении действительной видовой принадлежности возбудителей, выявлении эпизоото-

логических закономерностей в формировании отдельных парамфистомидозов, что, в свою очередь, задерживало разработку научно обоснованных мероприятий по борьбе с этими заболеваниями применительно к местным условиям.

В течение 1976—1978 гг. нами проведено изучение видового состава парамфистомид, собранных у различных жвачных из Приморского и Хабаровского краев и Амурской области. Результаты исследований позволили уточнить систематическую принадлежность этих трематод, выявить основные районы их распространения и круг окончательных хозяев.

### Материал и методика

Материалом для исследований послужили собственные сборы парамфистомид от домашних и диких жвачных животных, а также коллекции, хранящиеся в музеях ряда научно-исследовательских учреждений Дальнего Востока. Всего собран и обработан материал более чем от 950 голов крупного рогатого скота, 40 овец, 6 лосей, 8 изюбрей, 8 коз и 62 пятнистых оленя.

Морфология и анатомия половозрелых особей изучалась по тотальным и гистологическим препаратам. Изготовление тотальных препаратов проводилось по общепринятой методике, а гистопрепаратов — по методике К. Нэсмарка [Nasmark, 1937] с некоторыми дополнениями, предложенными И. В. Величко [1969]. Для изготовления гистосрезов нами использовались трематоды, которые перед фиксацией в 70%-ном спирте выдерживались в течение 6—7 ч в воде при температуре 22—25°. Такая фиксация позволяла получить наиболее однотипную картину строения мышечных структур брюшной присоски, фаринкса и половой клоаки. Толщина серийных сагитальных срезов варьировала от 10 до 18 мкм. Всего было изготовлено и изучено свыше 400 тотальных и более 1300 гистологических препаратов.

### Результаты исследований

Сравнительное анатомо-морфологическое изучение парамфистомид, собранных от жвачных юга Дальнего Востока, позволяет отнести их к 4 самостоятельным видам.

#### 1. *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922 (рис. 1, а).

Впервые трематоды этого вида от крупного рогатого скота из Приморья были описаны И. В. Давыдовой [1963] как *Cotylophoron vigisi*. В 1964 г. И. В. Давыдовой-Величко определены как *P. ichikawai*. В Амурской области этот вид зарегистрирован у крупного рогатого скота и овец [Киселев, 1967]. Нами обнаружен у крупного рогатого скота и овец в Приморском и Хабаровском краях и Амурской области, а также у лосей из северных районов Приморья.

Гистологическое изучение брюшной присоски, фаринкса и половой клоаки позволило установить типы их строения, являющиеся характерными для данного вида:

а) брюшная присоска парамфистомоидного типа (рис. 2, а). Дорзально-наружный слой кольцевых мышечных волокон разделен на две части: дорзально-наружный первый (d. с. 1) и второй (d. с. 2) слои, между которыми существует плавный переход. Число единиц первого слоя равно 18—19, а второго — 4—12 (чаще 7—9). Дорзально-наружный и вентрально-наружный (v. с.) слои кольцевых мышц отделены от ткани брюшной присоски пучками косых мышечных волокон (obl.);

б) фаринкс парамфистомоидного типа (рис. 3, а). Внутренний

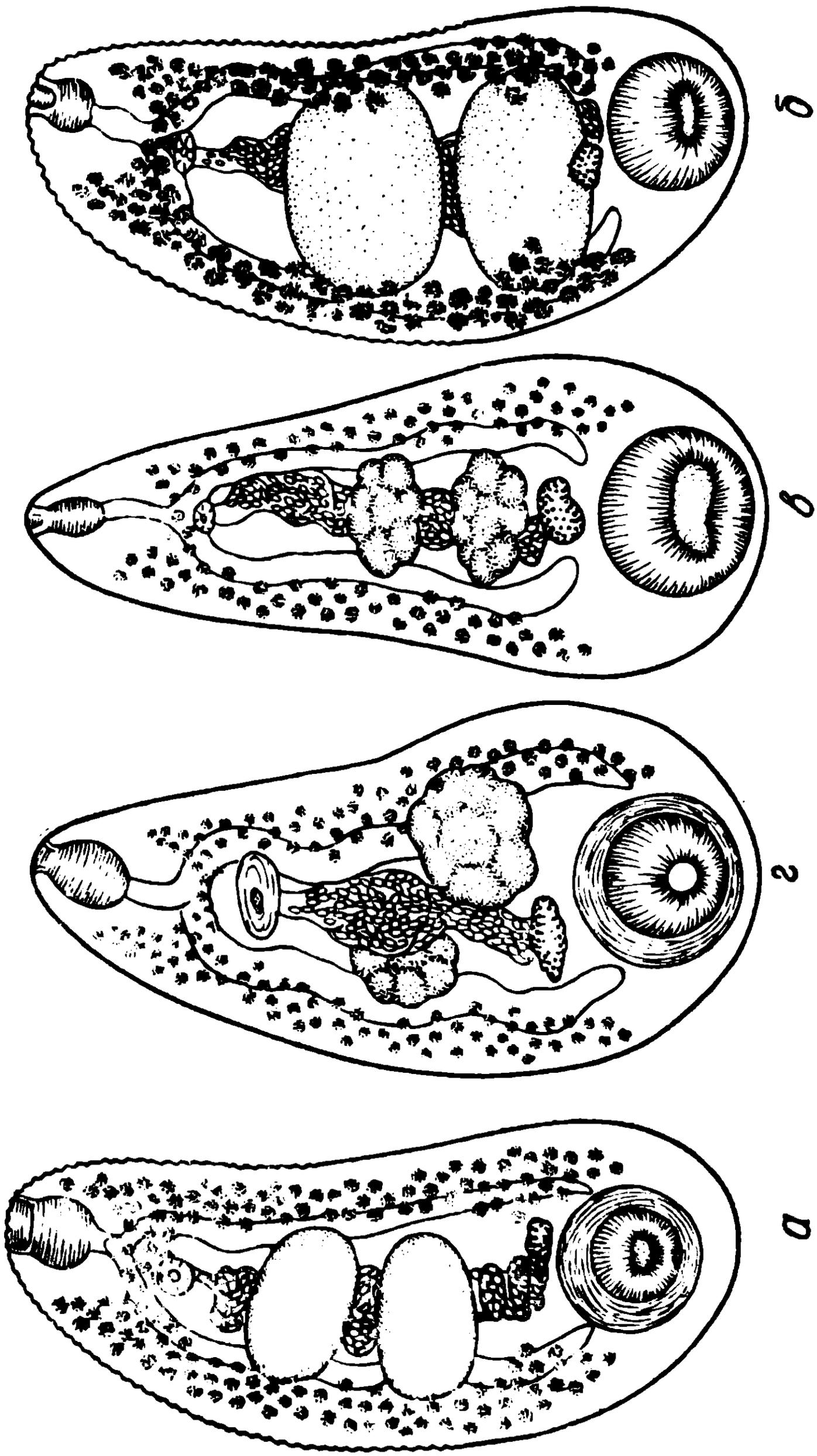


Рис. 1. Биология паразитов: а — *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922, б — *P. petrowi* Velichko, 1966, в — *Liorchis scottiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966, г — *Calicophoron ijimai* (Fukui, 1922) Näsmark, 1937

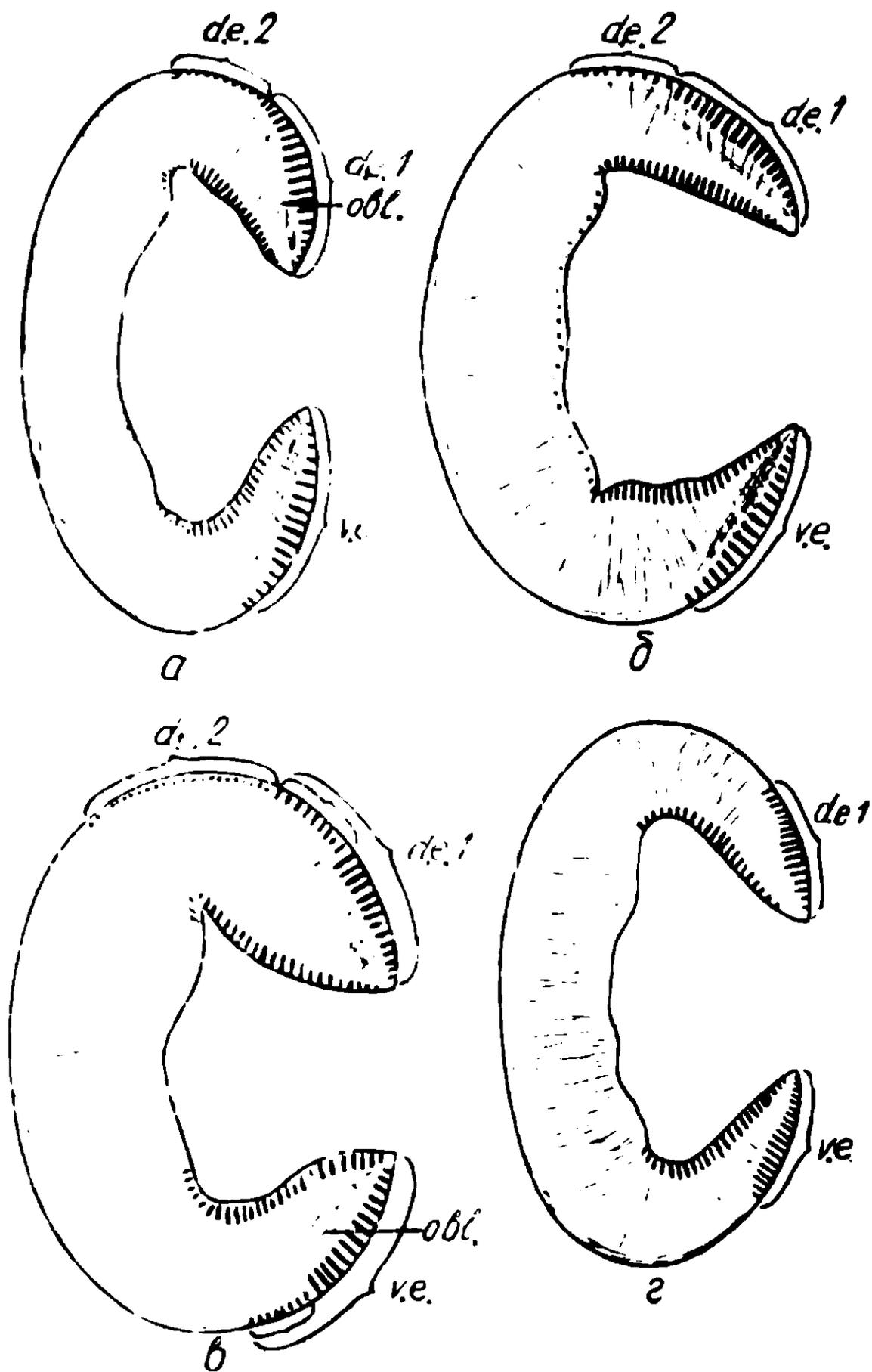


Рис. 2. Строение брюшной присоски: а — *Paramphistomum Ichikawai* Fukui, 1922; б — *P. petrowi* Velichko, 1966; в — *Liorchis scottiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966; г — *Callicophoron Ijimai* (Fukui, 1922) Näsmark, 1937 (d. e. 1 — дорзально-наружный первый слой кольцевых мышечных волокон, d. e. 2 — дорзально-наружный второй слой, v. e. — вентрально-наружный слой, obl. — косые пучки мышечных волокон)

(i. c.) и наружный (ex. c.) слой кольцевых мышечных волокон хорошо выражены. Базальный кольцевой слой (b. c.) слабо развит, единицы его расположены в два ряда. Внутренний слой продольных мышц (i. l.) занимает от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  ширины фаринкса. Волокна радиального слоя (r) разветвляются к периферии;

в) половая клоака шишковидного типа (рис. 4, а).

Основные размеры тела и отдельных органов, установленные в процессе изучения этого вида (табл. 1), соответствуют таковым, имеющимся в литературе [Давыдова-Величко, 1964; Киселев, 1967].

2. *Paramphistomum petrowi* (Davydova, 1961) Velichko, 1966 (рис. 1, б).

Впервые описан Н. В. Давыдовой [1961] как *Ceylonocotyle petrowi* от пятилетнего оленя из Приморья. Нами обнаружен у этих же дефинитивных хозяев в оленеводческих хозяйствах на юге Приморского края.

Дифференциально-диагностическими признаками вида являются некоторые особенности анатомического строения половой клоаки и пищевода, а также мышечных структур брюшной присоски:

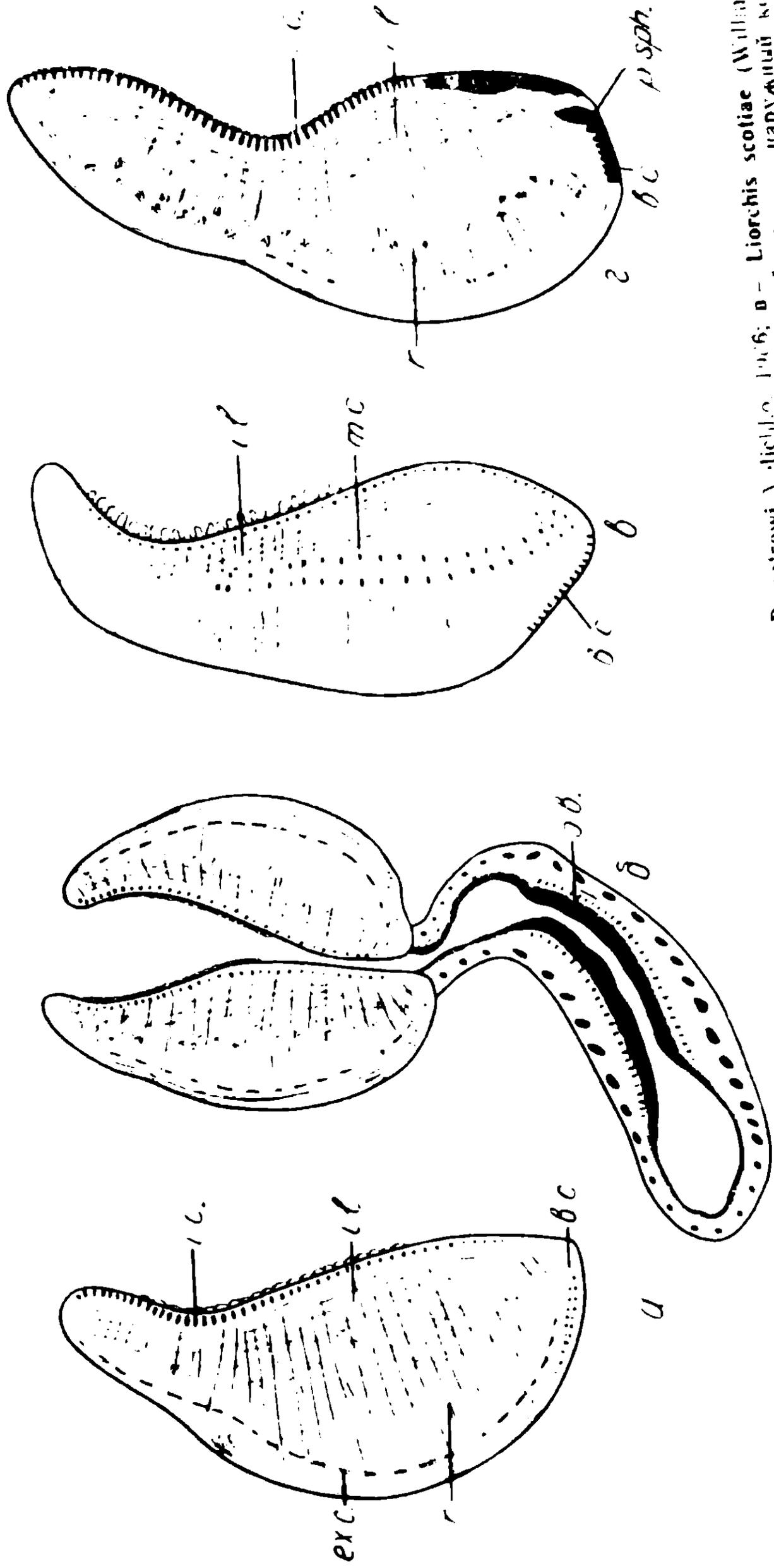


Рис. 3. Строение фаринкса а — *Paraprophistomum ichikawai* Fukui, 1922 б — *P. petrowi* A. Ichik. 1936; в — *Liorchis scotiae* (Williams 1950) Velichko, 1966, г — *Callosophoron ijimai* (Fukui, 1922) Nasmak, 1937 (а с — внутренний кольцевой слой, в с — наружный кольцевой слой, б с — базальный кольцевой слой, г с — средний кольцевой слой, л с — средний продольный слой, л п — внутренний продольный слой, в с — радиальный слой, р спл — ядный сфинктер, л в — иннервирующий бульбус)

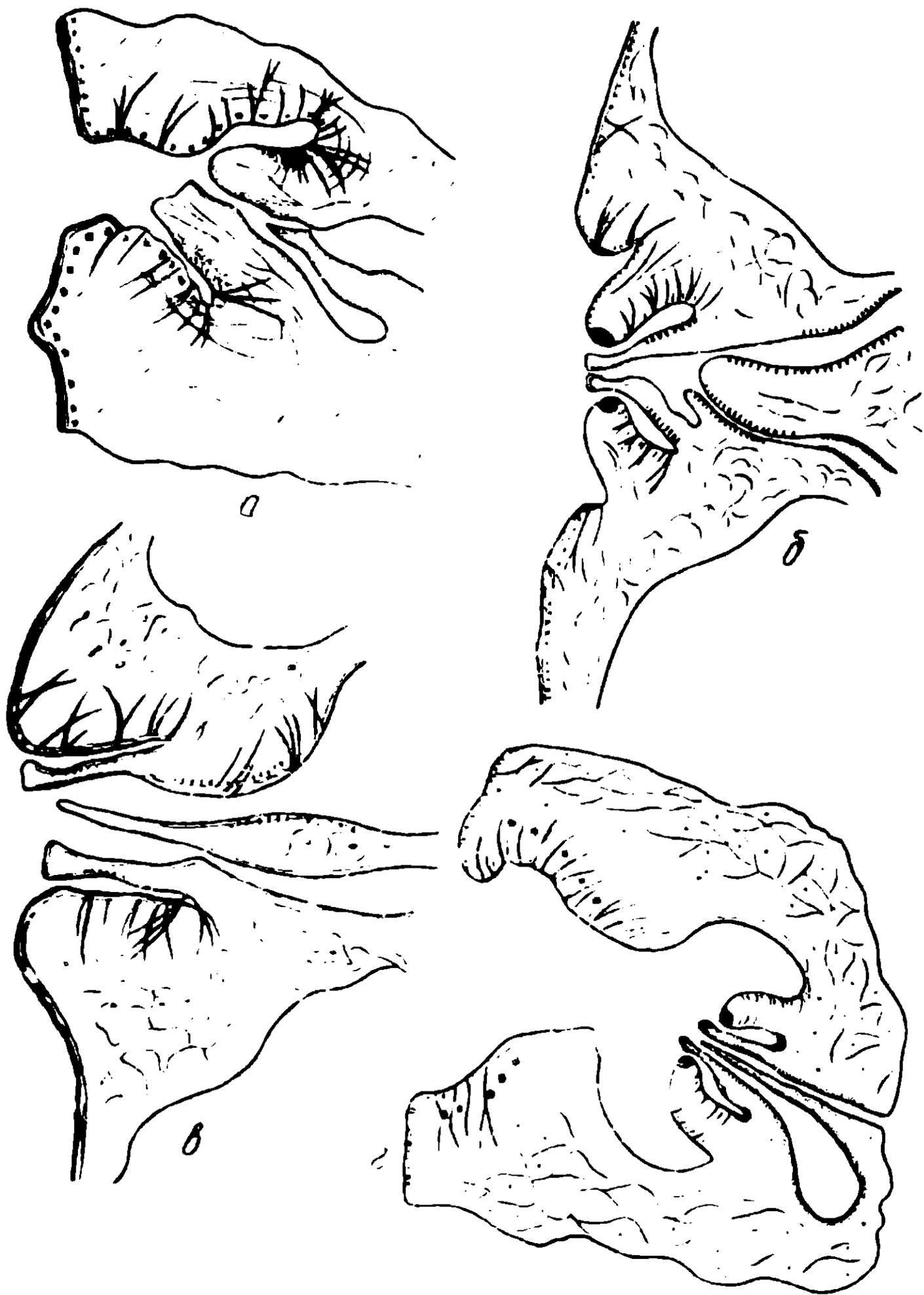


Рис. 4. Строение половой клоаки: а — *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922, б — *P. petrowi* Velichko, 1966; в — *Liorchis scottiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966; г — *Calicophoron ijimai* (Fukui, 1922) Näsmark, 1937

а) брюшная присоска парамфистомондного типа (рис. 2, б). Число единиц кольцевых мышечных волокон слоя d. e. 1 равно 18—19, а слоя d. e. 2 — 5—14;

б) фаринкс парамфистомондного типа. Характерным для данного вида является мышечное утолщение пищевода (о. б.), которое И. В. Величко [1966] называет пищеводным бульбусом (рис. 3, б);

в) половая клоака микроботриондного типа (рис. 4, б).

Размеры тела и отдельных органов *P. petrowi* представлены в табл. 1

В дифференциальном диагнозе при описании *P. petrowi* И. В. Величко [1966] указывает на сходство этого вида с *P. microbotrium* Fischöder, 1901 выделяя следующие отличительные признаки:

Метрические показатели размеров тела и отдельных органов парамфистомид от жвачных юга Дальнего Востока СССР (мм)

Морфологический признак	Вид парамфистомид			
	P. ichikawai	P. petrowi	L. scotiae	C. ijimai
Длина тела	4,98—11,67	7,57—10,53	5,37—8,86	9,49—15,96
Ширина тела	2,60—5,01	3,38—5,23	1,16—3,44	5,19—8,68
Диаметр брюшной присоски	1,13—1,94	1,47—2,01	1,41—2,20	2,47—3,40
Отношение диаметра брюшной присоски к длине тела	1 : 3,82—6,72	1 : 4,66—6,19	1 : 3,21—4,82	1 : 3,52—5,02
Длина фаринкса	0,43—0,97	0,38—0,66	0,61—0,89	0,75—1,50
Отношение длины фаринкса к длине тела	1 : 7,50—19,94	1 : 11,44—25,62	1 : 7,04—10,46	1 : 6,94—17,55
Величина семенника	0,77—1,83 × 1,36—2,42	0,99—3,28 × 1,31—3,47	0,36—0,93 × 0,23—0,75	1,07—3,31 × 1,47—3,04
Диаметр яичника	0,43—0,82	0,41—1,09	—	0,81—1,43
Величина яйца	0,118—0,162 × 0,062—0,084	0,106—0,146 × 0,052—0,076	—	0,123—0,157 × 0,062—0,095

Таблица 2

Сравнительные размеры тела и отдельных органов представителей рода *Salicorhagus* по данным разных авторов (мм)

Морфологический признак	<i>C. erichowii</i>		<i>C. salicorhagus</i>		<i>C. ijimai</i>	
	по Давыдовой, 1959		по Näsmark, 1937		по нашим данным	
Длина тела	13—18	12—18	10—15	9,49—15,96	9,44	9,44
Диаметр брюшной присоски	2,774—3,377 × 0,924—1,247	3,118—3,763 × 3,441—3,872	3,0—4,3	2,47—3,40	2,8	2,8
Отношение диаметра брюшной присоски к длине тела	1 : 4,5—6,3	1 : 4,45	1 : 3,3—3,5	1 : 3,52—5,02	1 : 3,4	1 : 3,4
Величина фаринкса	1,075—1,327 × 0,924—1,247	1,612—1,677 × 1,290—1,311	1,5—2,0	0,75—1,5	0,95	0,95
Отношение длины фаринкса к длине тела	1 : 11—16	1 : 8,6—12	1 : 5,0—7,5	1 : 6,94—17,55	1 : 9,2	1 : 9,2
Длина пищевода	1,0	1,18—1,29	9,96	0,233—1,751	0,31	0,31
Величина семенника	2—4 × 4	1,93—2,07 × 2,15—2,98	2,0 × 2,65	0,36—0,93 × 0,23—0,75	2,4 × 2,8	2,4 × 2,8
Величина яичника	0,967—1,354 × 0,752—1,161	0,967—1,075 0,645—1,075	—	0,81—1,43	—	—

— наличие мощно развитого пищеводного бульбуса у *P. petrowi* и его отсутствие у *P. microbothrium*;

— меньшее число единиц кольцевых мышечных волокон слоя d. e. 2 у *P. petrowi* — 6—12 против 22—38 у *P. microbothrium*.

На наш взгляд, наиболее близким к *P. petrowi* является *P. microbothrioides* Price et McIntosh, 1944, описанный от крупного рогатого скота из Северной Америки. Так, О. Сэй [Seu, 1974] указывает, что мускулатура пищевода у *P. microbothrioides* хорошо развита, ширина достигает 50 мкм. На рисунках, данных этим автором, мышечное строение пищевода имеет значительное сходство с пищеводным бульбусом, изображенным И. В. Величко [1966] при описании *P. petrowi*, а также с тем строением, которое видно на наших срезах (рис. 3, 6). Что касается кольцевых мышечных волокон слоя d. e. 2, то количество их почти равно у этих видов и составляет от 5 до 14 у *P. petrowi* и 4—15 у *P. microbothrioides*. Несмотря на значительное сходство в строении этих видов трематод, они имеют ряд различий, выражающихся прежде всего в более крупных размерах тела и отдельных органов у *P. petrowi*, а также в видовом составе промежуточных и окончательных хозяев на отдельных стадиях их жизненного цикла. Экспериментальные исследования по биологии *P. petrowi* показали, что промежуточным хозяином этой трематоды служит моллюск сем. Planorbidae — *Anisus minusculus* Moskw., 1974, в то время как для *P. microbothrioides* моллюски сем. Lymnaeidae [Seu, 1974; Камбуров, 1977].

Все это позволяет считать *P. petrowi* самостоятельным видом, облигатными хозяевами которого на юге Приморья являются пятнистые олени (*Cervus nippon* Temm., 1837).

### 3. *Liorchis scotiae* (Willmott, 1950) Velichko, 1966 (рис. 1, в).

Единственное сообщение о паразитировании этих трематод у животных на Дальнем Востоке имеется в работе И. В. Величко [1967], в которой автор дает обоснование нового рода *Liorchis* в сем. *Paramphistomidae*. Нами лиорхисы зарегистрированы у диких жвачных в ряде районов Приморья и Приамурья.

Основными диагностическими признаками вида являются особенности строения кольцевых мышечных структур брюшной присоски и фаринкса, а также анатомическое строение половой клоаки:

а) брюшная присоска лиорхондного типа (рис. 2, в). Вентрально-наружный (v. e.) и дорзально-наружный первый (d. e. 1) кольцевые слои состоят из двух частей, образованных за счет ярко выраженных различий в величине единицы мышечных волокон, между которыми прослеживается резкий переход. Количество крупных единиц мышечных волокон в слоях d. e. 1 и v. e. достигает 12—14, а более мелких — от 7 до 9. Число единиц слоя d. e. 2 варьирует от 24 до 34. Дорзально- и вентрально-наружные слои кольцевых мышечных волокон отделены от остальной ткани присоски пучками косых мышечных волокон (obl.);

б) фаринкс лиорхондного типа (рис. 3, в). Для данного типа строения фаринкса характерно развитие всех слоев кольцевых мышечных волокон. Единицы среднего кольцевого слоя (m. c.) расположены в два ряда. Пучки мышечных волокон базального кольцевого слоя (b. c.) многочисленны, небольших размеров. Внутренний продольный слой (i. l.) имеет четкую внешнюю границу. Внутренняя поверхность фаринкса покрыта крупными сосочками;

в) половая клоака эпиклитондного типа (рис. 1, в).

Изученные нами экземпляры лиорхисов имеют несколько меньшие размеры (табл. 1) по сравнению с данными, приведенными И. В. Величко [1967].

#### 4. *Calicophoron ijimai* (Fukui, 1927) Näsmark, 1937 (рис 1, г.).

Впервые на Дальнем Востоке трематоды, относящиеся к роду *Calicophoron*, были описаны И. В. Давыдовой [1959] как *C. erschowi* от крупного рогатого скота из Приморья. В 1963 г. А. Н. Каденаши одновременно с обнаружением *C. erschowi* у крупного рогатого скота в Хабаровском крае указывает на паразитирование у данных животных второго вида — *C. calicophorum*. Наши исследования, проведенные на большом материале, позволяют считать, что зарегистрированные ранее на юге Дальнего Востока трематоды этого рода относятся к *C. ijimai*.

Так, И. В. Давыдова [1959], указывая на значительное сходство описанного ею вида с *C. ijimai*, считает, что эти трематоды различаются типами строения фаринкса. У *C. ijimai* он ижманонидный, а для *C. erschowi* описан как каликофоронидный.

При сравнении основных морфометрических показателей и строения отдельных органов *C. erschowi*, *C. calicophorum* и *C. ijimai* (табл. 2) становится очевидным, что наиболее близким к *C. erschowi* следует считать *C. calicophorum*, от которого, согласно дифференциальному диагнозу, данному И. В. Давыдовой, описанный ею вид отличается:

- наличием мощно выраженных кутикулярных сосочков на переднем конце тела;
- расположением левого семенника обычно впереди правого;
- несколько большими размерами тела и отдельных органов. Эти же признаки лежат в основе дифференциальной диагностики между *C. erschowi* и *C. ijimai*.

Наши исследования показали, что данные признаки подвержены значительной индивидуальной изменчивости. Так, например, в сборах половозрелых трематод, взятых от одного животного, у 52% паразитов правый семенник располагается впереди левого, а у 48% они имели обратное расположение. Степень выраженности сосочков у различных паразитов была различной, а у 28% они вообще отсутствовали. При этом никакой зависимости между положением семенников и наличием сосочков не было установлено. Таким образом, выделение вида *C. erschowi* по указанным признакам следует считать неубедительным. Что касается метрических показателей, то они у различных представителей рода *Calicophoron*, по данным разных авторов (табл. 2), значительно варьируют и не могут служить критерием вида.

Большая изменчивость морфологических признаков этих трематод послужила причиной более тщательного изучения гистологического строения трематод рода *Calicophoron*, собранных из различных районов Приморья и Приамурья. У всех просмотренных нами экземпляров (свыше 400) был установлен единый тип строения фаринкса — ижманонидный. Следует отметить, что характер расположения и степень выраженности некоторых мышечных структур фаринкса могут изменяться как в зависимости от способа фиксации паразитов, так и от техники изготовления гистосрезов. Такие отклонения от методики, как правило, искажают общую картину расположения и выраженности мышечных органов по сравнению с типичной. Это, по всей вероятности, и являлось поводом для неправильного определения типа фаринкса как каликофоронидного у некоторых паразитов и в зависимости от этого — ошибочного установления их видовой принадлежности.

Выявленные типы строения мышечных структур отдельных органов, которые лежат в основе диагностики видов парамфистомид, позволяют отнести наших трематод рода *Calicophoron* к виду *C. ijimai*. Зарегистрированный А. Н. Каденаши [1963] *C. calicophorum* нами не обнаружен, а описанный И. В. Давыдовой [1959] вид *C. erschowi* следует считать, по нашему мнению, синонимом вида *C. ijimai*.

По нашим данным, *S. ijimai* характеризуется следующими типами строения органов:

а) брюшная присоска каликофоронидного типа (рис. 2. г). Дорзально-наружный (d. e.) и вентрально-наружный (v. e.) кольцевые слои не подразделяются на части, идентичны друг другу и состоят каждый из 17—19 единиц. Косые мышечные пучки (obl.) отсутствуют;

б) фаринкс ижиманонидного типа (рис. 3. г). Единицы внутреннего (i. c.) и базального (b. c.) кольцевых слоев хорошо развиты. Имеется задний сфинктер (p. sph.). Внутренний продольный слой (i. e.) занимает от  $\frac{1}{4}$  до  $\frac{1}{3}$  ширины фаринкса. Волокна радиального слоя (r) разветвляются к периферии;

в) половая клоака каликофоронидного типа (рис. 4. г).

Вид *S. ijimai* обнаружен нами у крупного рогатого скота и овец в Приморском и Хабаровском краях.

Изучение видового состава парамфистомид из различных районов Дальнего Востока показало, что на большей части Приморья и Приамурья у крупного рогатого скота и овец паразитирует 2 вида парамфистомид — *P. ichikawai* и *S. ijimai*. У диких животных эти виды практически не встречаются. Исключение составляет лишь *P. ichikawai*, найденный нами у двух лосей из северных районов Приморья. У пятнистых оленей возбудителем парамфистомидоза зарегистрирован *P. petrowi*, а у остальных диких жвачных (лось, косуля, изюбрь) — *L. scotiae*. У крупного рогатого скота и овец *L. scotiae*, имеющий широкое распространение среди домашних жвачных и, по сообщению И. В. Величко [1967], паразитирующий у этих животных на Дальнем Востоке, нами не обнаружен.

Наиболее широкое распространение в пределах юга Дальнего Востока имеет *P. ichikawai*. В целом границы ареала вида охватывают бассейн Амура и южное Приморье, однако к районам повсеместного распространения можно отнести лишь равнинные территории региона, являющиеся основными районами интенсивно развитого животноводства. В горных районах его распространение приурочено к заболоченным поймам отдельных рек на юго-западных склонах Сихотэ-Алиня и наиболее крупных притоков Амура на севере Амурской области и в ряде районов Хабаровского края.

Ареал *S. ijimai* охватывает значительно меньшую территорию. Если в Приморье его распространение совпадает с границами распространения *P. ichikawai*, то в Приамурье он встречается только в бассейне среднего Амура, в пределах Хабаровского края. *L. scotiae* обнаружен нами как в Приморье, так и в Приамурье. Наши материалы позволяют судить о его распространении только в горных районах Дальневосточного региона, где были добыты все обследованные нами животные.

Распространение *P. petrowi*, вероятно, совпадает с границами ареала его окончательного хозяина — пятнистого оленя, так как у других жвачных этот паразит нами не обнаружен.

Изложенные материалы по распространению парамфистомид и их распределению по дефинитивным хозяевам не являются окончательными, так как отдельные виды парамфистомид в сопредельных с Дальним Востоком регионах имеют более широкий круг хозяев. Вполне вероятно, что в процессе дальнейших исследований животных из различных районов их местообитания эти сведения могут быть дополнены.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Величко И. В. Новая трематода *Paramphistomum petrowi* (Davydova, 1961) nov. comb. (*Paramphistomatidae*) от пятнистого оленя (*Cervus nippon*) Приморского края СССР — Материалы к научной конференции ВОГ. М., 1966, ч. 3, с. 60—63.  
Величко И. В. Новый род *Liorchia* nov. gen. (Trematoda: Paramphistomatidae). — Материалы к научной конференции ВОГ. М., 1967, ч. 5, с. 70—80.

- Величко И. В. Methodika izučeniya morfologii paramphistomatid žвачных. — Тр. ВИГИС, 1969, т. 15, с. 55—60.
- Давыдова И. В. Обнаружение возбудителей каликофорозов у домашних животных в СССР — *Helminthologia*, 1959, № 1—4, с. 31—35.
- Давыдова И. В. Новая трематода *Ceylonocotyle petrowi* nov. sp. (Paramphistomatidae) у пятнистого оленя (*Cervus pippon*) Приморского края СССР. — Там же, 1961, № 1—4, с. 67—72.
- Давыдова И. В. *Cotylophoron vigisi* — новый гельминт крупного рогатого скота в Приморском крае. — Тр. ВИГИС, 1963, т. 10, с. 3—5.
- Давыдова-Величко И. В. Обнаружение *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922 у крупного рогатого скота в СССР. — Тр. ВИГИС, 1964, т. 11, с. 207—209.
- Каденацки А. П. К изучению трематод желудка жвачных животных с территории Хабаровского края. — Тр. ГЕЛАН, 1963, т. 13, с. 12—17.
- Киселев Н. П. К биологии *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922 — *Ветеринария*, 1947, № 12, с. 51—53.
- Ошмарин П. Г., Опарин П. Г. Гельминтофауна сельскохозяйственных животных Приморского края. — В кн.: *Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края*. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 280—309.
- Скрябин К. И., Подъяпольская В. П., Шульц Р. С. Краткий очерк деятельности 60-й СГЭ в Дальневосточный край. — *Русский журнал тропич. медицины и вет. паразитологии*, 1929, т. 7, № 2, с. 113—130.
- Камбуров П. В. Установяване на *Paramphistomum microbothrioides* Price et McIntosh, 1944 в България. — *Хельминтология*, 1977, т. 4, с. 22—28.
- Näsmark K. E. A revision of the Trematode family Paramphistomidae — *Zool. Biggr. Uppsala*, 1937, v. 16, p. 301—565.
- Price E. W., McIntosh A. Paramphistomides of North American ruminants — *J. Parasitol.*, 1944, v. 30, p. 9.
- Sey O. On the validity of *Paramphistomum microbothrioides* Price et McIntosh, 1944 (Thematodes). — *Acta Zool. Acad. sci. hung.*, 1974, 20, N 1—2, p. 183—186.

# К МОРФОЛОГИИ *PARAFASCIOLOPSIS FASCIOLAEMORPHA* EJSMONT, 1932 — ПАЗИТА ПЕЧЕНИ ЛОСЯ

А П ОШМАРИН

Гельминтологическая лаборатория АН СССР

Трематода *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932 (Fasciolidae, Fasciolopsinae) является весьма широко распространенным и наиболее патогенным паразитом лося в европейской части СССР. Она поражает его печень. Интенсивность инвазии иногда может быть высокой — до нескольких тысяч экземпляров у одного животного. Факультативно эта трематода может паразитировать и у домашних овец. Благодаря работам А. С. Рыковского [А. С. Рыковский. — Тр. ГЕЛАН, 1959, т. 9, с. 253—263; Там же, 1975, т. 25, с. 135—145], в настоящее время хорошо известна биология этой трематоды и эпизоотология вызываемого ею заболевания. Однако в литературе до сих пор нет достаточно полного описания морфологии этого опасного паразита. Своей работой мы пытаемся восполнить этот пробел.

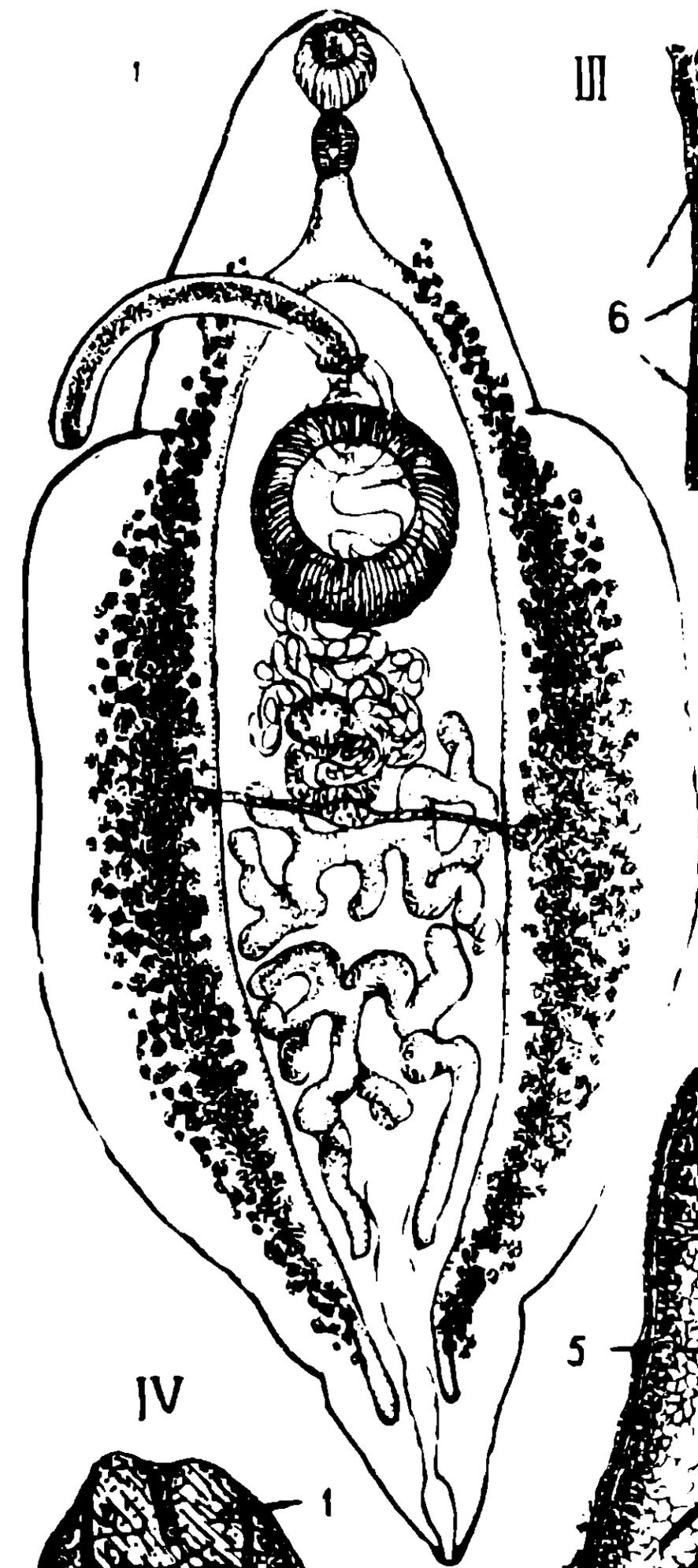
Материал для исследования был взят от лося, добытого в ноябре 1978 г. в Белоруссии (Могилевская область, Чериковский район). Изучение проводилось на тотальных препаратах и на парафиновых срезах толщиной 0,010 мм, окрашенных по Маллори.

Длина трематод 3,7—4,85 мм. В целом они имеют листовидную форму. Передняя часть тела приблизительно до уровня переднего края брюшной присоски обособлена в виде «хоботка»; подобный хоботок характерен и для некоторых других фасциOLID, но у описываемых трематод он особенно четко выражен. Боковые края остальной части тела не являются продолжением боковых краев передней, хоботковой части, а начинаются самостоятельно на вентральной поверхности трематоды, образуя «плечики». Приблизительно на уровне заднего края брюшной присоски трематода имеет наибольшую ширину — 1,75—2,5 мм. Задний конец ее, составляющий около  $\frac{1}{5}$  длины тела, клиновидно сужается к вершине. В поперечном разрезе она представляет собой фигуру, близкую к равнобедренному треугольнику, при этом основание треугольника образует более или менее плоская брюшная поверхность паразита, а две стороны — выпуклая спинная. Наиболее выступающей частью спинной стороны является область брюшной присоски и матки. Боковые края трематоды довольно тонкие и в поперечном разрезе выглядят заостренными (рис. 2, IV).

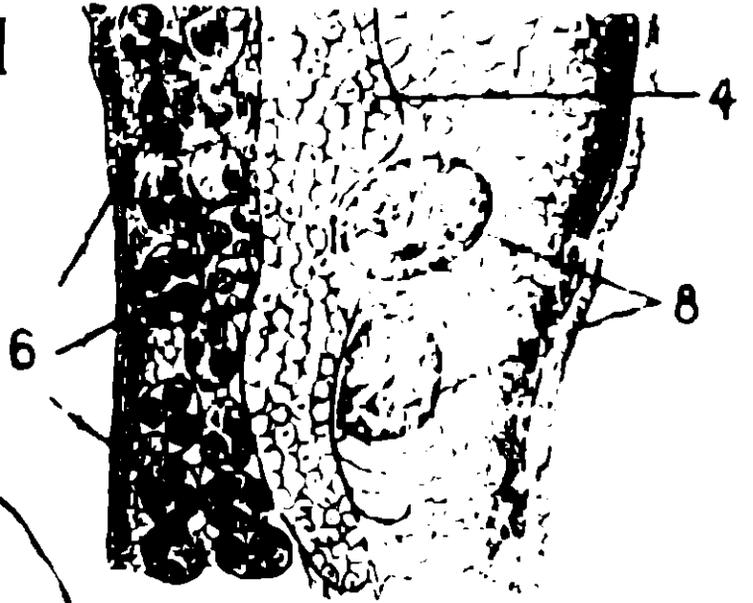
Извлеченные из печени и помещенные в воду трематоды остаются

---

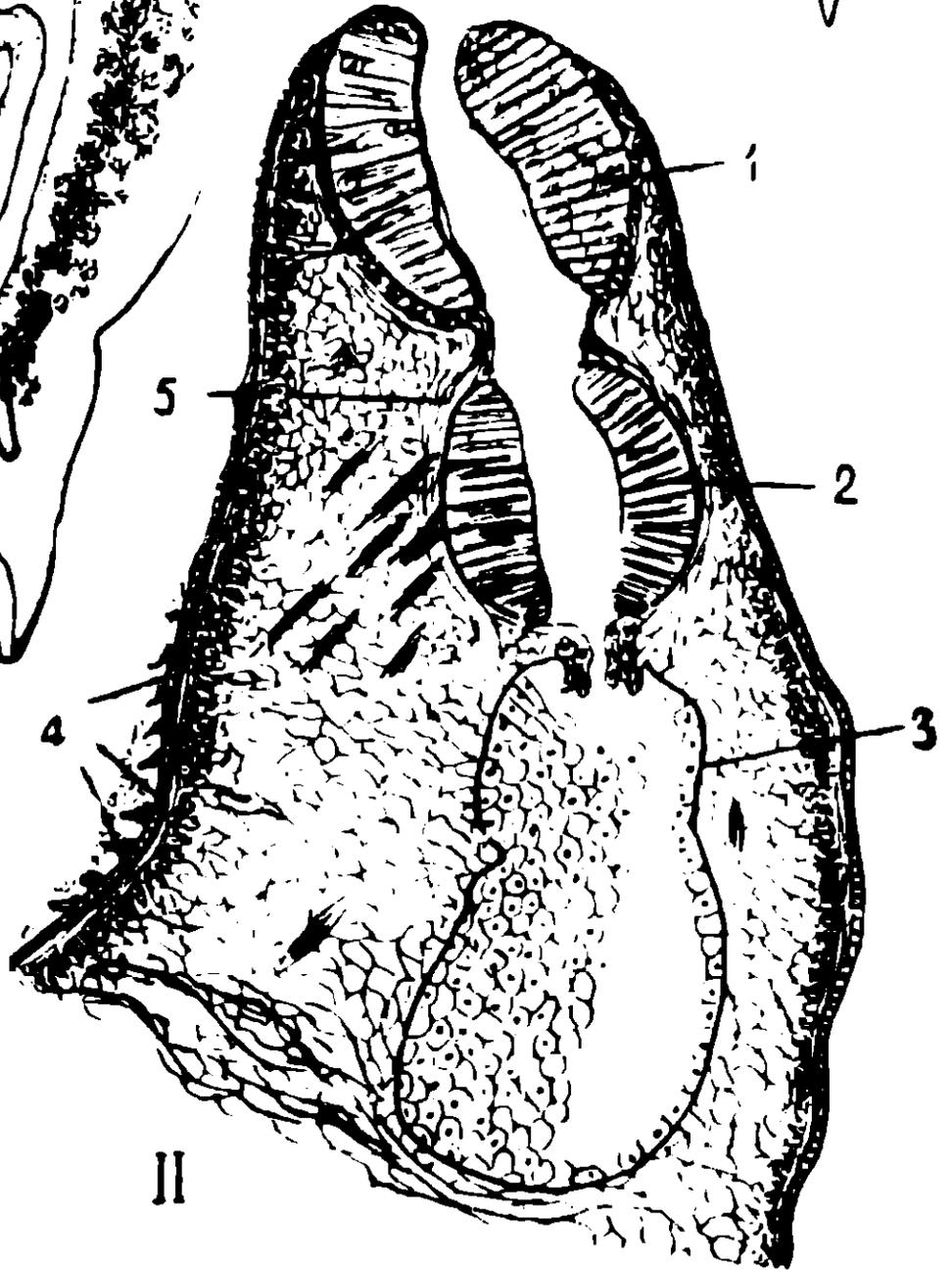
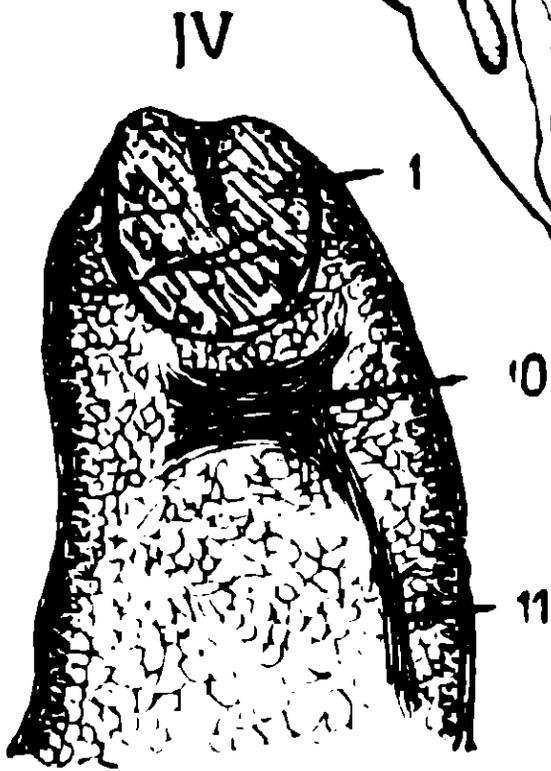
Рис. 1 *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932. I — общий вид и внутреннее строение, II — сагиттальный срез через передний конец тела; III — сагиттальный срез с участком кишечника; IV — сагиттальный срез через нервный узел; V — срез через семенник в области отхождения семявыносящего канала. Обозначения: 1 — ротовая присоска, 2 — глотка, 3 — пищевод, 4 — мышечные волокна, 5 — нервные волокна, 6 — желточные железки, 7 — кишечник, 8 — семенник, 9 — семявыносящий канал, 10 — нервный узел, 11 — брюшной нервный ствол



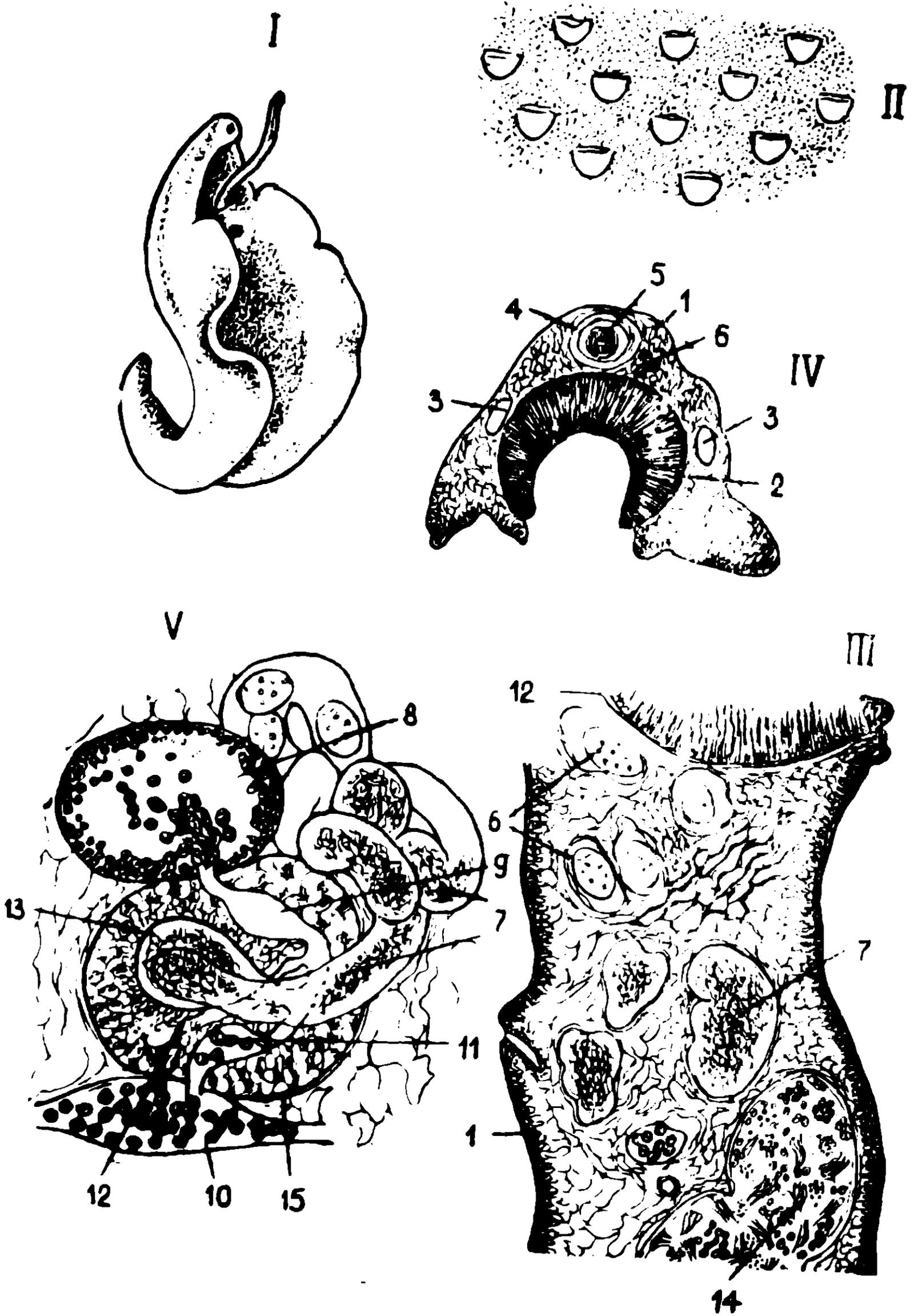
III



V



II



ся в характерной позе: брюшная поверхность части тела кпереди от брюшной присоски образует глубокую впадину, утонченные боковые края тела отогнуты на брюшную сторону, задний конец загнут на спинную сторону (рис. 2, I). Эта поза, возможно, объясняется привычным состоянием мышц во время прикрепления трематоды, когда брюшная присоска охватывает и зажимает участок стенки желчного протока, а боковые края тела плотно прижимаются к ней.

Покровы паразита имеют неодинаковое строение на разных частях тела. Рассмотрим их сначала на спинной стороне, на участке от рото-

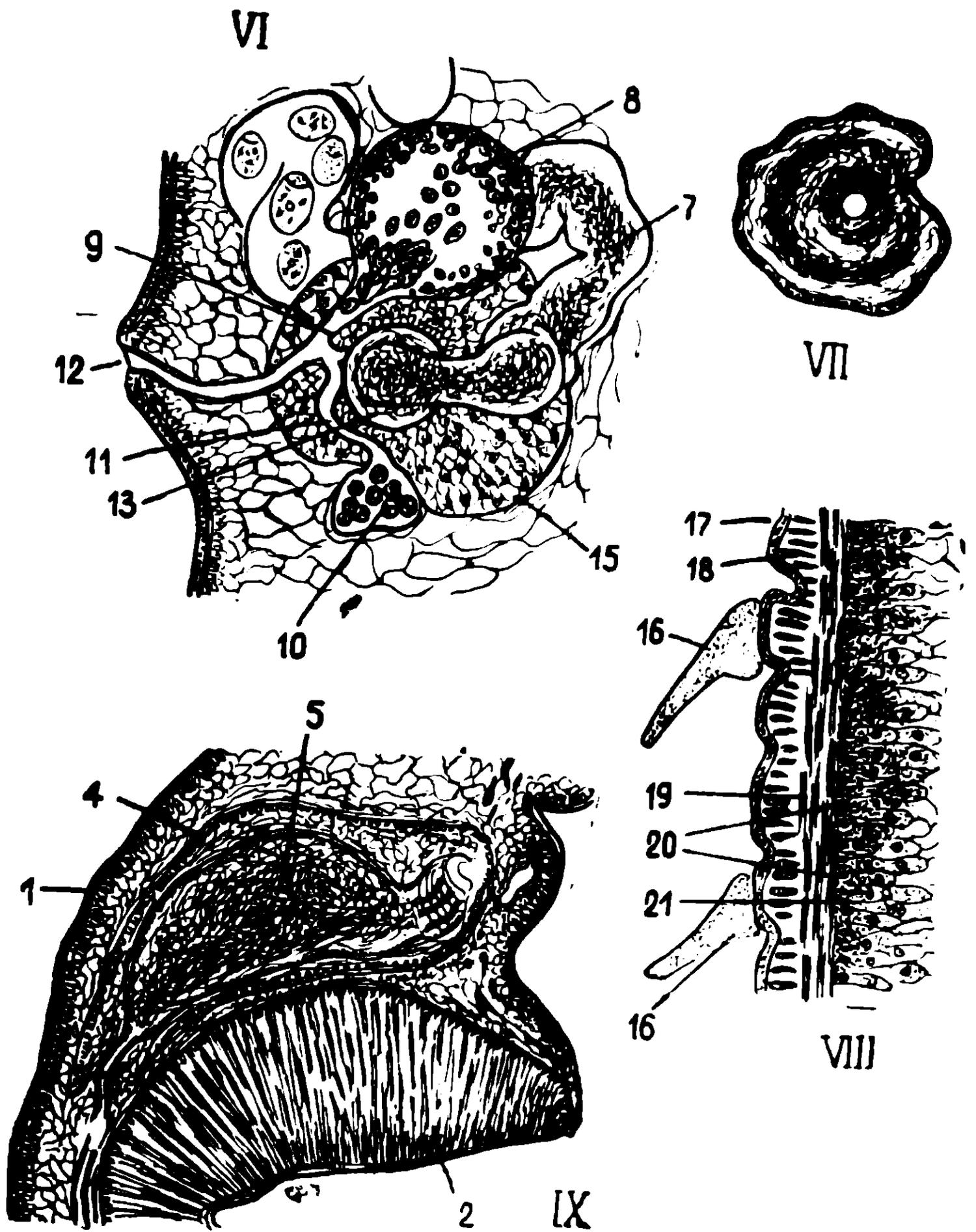


Рис. 2. *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* Ejsmont, 1932. I — общий вид извлеченной из печени и помещенной в воду трематоды, II — шипики на кутикуле, III — сагиттальный срез в средней части червя; IV — поперечный срез в области брюшной присоски; V и VI — схемы строения центральной части женской половой системы (реконструкция по срезам), VII — поперечный срез через циррус, VIII — наружный покров с одной стороны трематоды, IX — срез через область бурсы цирруса. Обозначения: 1 — спинная сторона, 2 — брюшная присоска, 3 — кишечник, 4 — bursa цирруса, 5 — внутренний семенной пузырек, 6 — матка, 7 — начальная часть матки, наполненная сперматозоидами, 8 — яичник, 9 — яйцевод, 10 — желточный резервуар, 11 — его проток, 12 — Лавреров канал, 13 — оотип, 14 — семенник, 15 — желса. Мышц. 16 — шипы, 17 — наружная часть тегумента, 18 — поперечные мышечные волокна, 19 — продольные мышечные волокна, 20 — дополнительный слой поперечных мышечных волокон, 21 — погруженная часть тегумента.

вой присоски до брюшной, где они развиты наиболее сильно (рис. 2, VIII). Наружная часть тегумента имеет вид гомогенного слоя толщиной до 0,0035 мм. Он образует складки, которые на сагиттальном срезе трематоды местами имеют вид крупных сосочков; на вершине этих со-

сочкообразных складок располагаются шипы длиной 0,022—0,026 мм. Наружная часть тегумента непосредственно под основанием шипа утолщена. Под наружным слоем тегумента и подстилающей его базальной мембраной находятся поперечные мышечные волокна, расположенные в один ряд (рис. 2, VIII, 18). На поперечном срезе волокно имеет удлиненноовальную форму; больший диаметр овала, равный приблизительно 0,003 мм, расположен перпендикулярно поверхности тела. Далее следуют продольные мышцы, их слой достигает 0,008 мм толщины. Под слоем продольных мышц имеются еще поперечные мышечные волокна. Они располагаются в один ряд и отделены друг от друга расстоянием, равным диаметру одного волокна и несколько более. Внутренняя часть тегумента состоит из плазматических более или менее правильной каплевидной формы участков цитоплазмы, содержащих ядра. Эти цитоплазматические тела непосредственно внедряются в паренхиму (рис. 2, VIII, 21).

На спинной стороне трематоды, позади брюшной присоски, покровы развиты заметно слабее. Отсутствует второй, внутренний слой поперечных мышечных волокон, внутренняя часть тегумента более рыхлая, слой продольных мышц слабее. В целом толщина покровов на этой части тела без внутренней части тегумента составляет 0,011 мм, в то время как на спинной стороне, впереди брюшной присоски, толщина этой части покровов равна 0,023 мм. Шипы располагаются в диагональных рядах по всей поверхности спинной стороны трематоды, но наиболее густо — впереди брюшной присоски. Здесь расстояние от одного шипа до другого равно приблизительно длине шипа. Позади брюшной присоски шипы располагаются менее густо и выпадают легче, хотя склонны выпадать с любой части тела. На брюшной стороне тела шипы, возможно, отсутствуют, во всяком случае они здесь не обнаружены.

Такое расположение шипов на кутикуле парафасциолопсиса, несомненно, является адаптацией к паразитированию в узких желточных протоках печени: шипы, расположенные на килевидно выступающей спинной стороне и направленные остриями назад, входят в контакт со стенкой желчного протока и в согласовании с присосками и мышцами передней части тела осуществляют функцию передвижения. У большинства других видов трематод, обитающих в обширных полостях пищеварительной системы хозяев, шипы, как правило, более многочисленны на брюшной стороне тела, особенно на участке впереди брюшной присоски. Объясняется это тем, что трематоды контактируют с тканями хозяина только брюшной стороной.

Ротовая присоска 0,235—0,250 мм длиной и 0,230—0,235 мм шириной (рис. 1, II). Ее вентральная стенка короче — 0,175—0,185 мм, по этой причине ротовое отверстие открывается вперед и на брюшную сторону. Снаружи присоска покрыта оболочкой, толщина которой в экваториальной части этого органа 0,004 мм; к переднему и заднему концам присоски она слегка утончается. Полость присоски выстлана оболочкой заметно более тонкой, чем первая. От наружной оболочки к внутренней, выстилающей полость присоски, проходят мышечные волокна. В спинной, более длинной стенке присоски мышечные волокна располагаются несколько реже, чем в брюшной, поэтому их число в одном продольном ряду, как это видно на сагиттальном срезе, в той и другой стенках приблизительно одинаково — около 20. Имеются мышечные волокна, располагающиеся перпендикулярно радиусу присоски. Так, довольно много их в переднем крае этого органа. Они, возможно, являются кольцевыми и окружают ротовое отверстие. Кольцевые мышечные волокна окружают также выстилку полости присоски от ротового отверстия до заднего конца органа.

Снаружи к гомогенной внешней оболочке присоски примыкает слой

кольцевых мышц. Он начинается несколько впереди середины длины присоски и заканчивается на заднем ее конце. Толщина слоя этих мышц постепенно увеличивается от его переднего края к заднему, где он достигает 0,008 мм. В стенке ротовой присоски из окружающей ее паренхимы вдаются одиночные мышечные волокна. Некоторые из них отходят от наружных покровов трематоды. Эти волокна проникают сквозь упоминавшуюся наружную гомогенную оболочку присоски. Небольшое число мышечных волокон проходит вдоль ротовой присоски от заднего ее конца до ротового отверстия. Глотка, равная  $0,330-0,345 \times 0,485-0,510$  мм, соединена с ротовой присоской короткой предглоткой (рис. 1, II). Снаружи она покрыта тонкой оболочкой из гомогенного материала. Мышцы, идущие радиально от стенки полости глотки к упомянутой оболочке, более многочисленны, чем аналогичные мышцы в ротовой присоске. Кольцевые мышечные волокна располагаются с внутренней стороны гомогенной оболочки, а также снаружи от полости органа. С наружной стороны глотка окружена слоем волокнистой ткани. Кроме того, здесь проходят в направлении ротовой присоски многочисленные нервные волокна. От стенок глотки назад и в стороны расходятся толстые пучки мышечных волокон. В целом мускулатура самой глотки, а также мускульные волокна, расположенные в окружающей паренхиме и связанные с глоткой, сильнее развиты, чем соответствующие мышечные элементы ротовой присоски. Глотка, вероятно, имеет более разнообразные функции и является более активным органом, чем ротовая присоска.

Полость глотки связана узким отверстием с обширным пищеводом. Стенки последнего, как и всего кишечника, состоят снаружи из мембраноподобной оболочки, с внутренней поверхности которой располагаются кольцевые мышечные волокна. Внутри пищевод и кишечник выстланы эпителием, который состоит из 5-, 6-угольных или почти круглых клеток. Длина пищевода лишь немного превосходит ширину, что, впрочем, зависит от степени сокращения мышечных волокон в его стенке. Кишечные каналы заходят в задний клиновидно суженный конец трематоды.

Брюшная присоска расположена в конце первой трети длины тела трематоды, ее диаметр равен  $0,780-0,830$  мм. Отверстие присоски слегка повернуто в сторону переднего конца тела паразита. Полость присоски выстлана мембранообразной оболочкой, такая же оболочка покрывает ее снаружи (рис. 2, IV, IX). Стенки этого органа состоят из многочисленных радиально расположенных мышечных волокон. Края присоски содержат кольцевые волокна; их здесь особенно много, и они располагаются сгущенно. Кольцевые волокна расположены с внутренней стороны органа. От краев присоски к дорзальной ее стороне идут мышечные волокна, выстилающие ее полость. С внутренней стороны оболочки, покрывающей присоску с поверхности, также располагаются поперечные волокна; кроме того, небольшое число волокон идет от края этого органа к его дорзальной стороне меридионально. На сагиттальном разрезе органа видны срезы указанных поперечных волокон. Как можно судить по этим срезам, дорзальная наружная часть присоски, а также дорзальная поверхность ее полости не имеют кольцевых мышечных волокон. На срезах заметны довольно мощные слои мышечных волокон, идущих параллельно дорзальному краю и дорзальной поверхности полости присоски. От брюшной присоски в толщу паренхимы отходят мышечные волокна. Некоторые из них достигают покровов спинной стороны тела. Большой пучок мышечных волокон отходит веером к спинной стороне от заднего вентрального края брюшной присоски. На спинной поверхности присоски берет начало другой пучок, он также веерообразно расходится общим направлением к спинной стороне

и вперед. Параллельно поверхности присоски следует слой соединительнотканых волокон.

Близ заднего края ротовой присоски расположены нервные ганглии, отдающие вперед, к ротовой присоске, толстые нервные стволы. Особенно толстые парные нервные стволы идут близ брюшной присоски (рис. 1, IV).

Мужская половая система состоит из двух семенников, расположенных один позади другого между кишечными каналами в задней половине тела. Передний семенник имеет поперечно расположенную трубковидную часть; правый и левый концы этой части разделяются на переднее и заднее ее продолжения, которые на конце также раздваиваются. От этой типичной схемы строения семенника бывают более или менее существенные отклонения, касающиеся главным образом направления изгибов ветвей семенника, но иногда и числа отростков в правой или левой его частях. Задний семенник также имеет поперечную часть, концы которой ветвятся, причем правый конец дает большее число ветвей, чем левый. Самые длинные ветви правой и левой частей этого семенника идут более или менее параллельно друг другу, слегка извиваясь, в сторону заднего конца тела (рис. 1, I).

Снаружи семенники снабжены тонкой оболочкой. Они содержат группы клеток, находящиеся на разных стадиях сперматогенеза (рис. 1, V). От каждого семенника отходит по одному семявыносящему каналу; оба канала тянутся дорзально до брюшной присоски и соединяются в семяпровод на уровне ее передней половины. Семяпровод очень короткий, он прободает проксимальный конец половой бурсы и расширяется в ее полости в семенной пузырек (рис. 2, IX). Размеры бурсы при ивагинированном циррусе больше, при эвагинированном — меньше, так же как величина внутреннего семенного пузырька изменяется в зависимости от степени наполнения его спермой. Циррус представляет собой трубку с двойными стенками (рис. 2, VII). Наружная стенка является продолжением стенки бурсы, а внутренняя — продолжением стенки внутреннего семенного пузырька. Стенки бурсы, как и наружная стенка цирруса, состоят из слоя кольцевых мышечных волокон, поверх которого расположен слой продольных мышечных волокон. Внутренняя трубочка имеет продольные и кольцевые мышечные волокна, расположенные в том же порядке. Диаметр семявыносящего канала 0,010—0,013 мм; внутренний семенной пузырек, умеренно наполненный спермой при эвагинированном циррусе, равен 0,30—0,320×0,112—0,130 мм, бурса цирруса при эвагинированном циррусе — 0,440×0,180 мм, циррус достигает 1,735×0,170 мм, между стенками семенного пузырька и половой бурсы, так же как и между наружной и внутренней стенками цирруса, находится паренхиматозная ткань. Головка сперматозоида составляет в длину около 0,002 мм.

Поперечноовальной формы яичник (рис. 1, I; рис. 2, V, VI), равный 0,195—0,215×0,245—0,265 мм, расположен позади брюшной присоски, слегка справа от медианной линии и близ вентральной поверхности трематоды. Он покрыт снаружи тонкой оболочкой. Изменения клеток в процессе овогенеза идут от периферии яичника к центру, где имеется неправильной и непостоянной формы полость. От задней левой части органа отходит яйцевод (рис. 2, V, VI). Приблизительно на расстоянии 0,100 мм от яичника яйцевод отделяет лауреров канал, который имеет довольно толстые стенки и окружен плотным слоем клеток. Канал открывается на спинной стороне трематоды близ ее медианной линии. Возле начала лаурерова канала яйцевод соединяется с полостью, имеющей приблизительно грушевидную форму. Диаметр ее 0,112—0,120 мм, длина 0,130—0,150 мм. Полость содержит сперматозонды. От ее суженного конца отходит канал, ведущий к желточному

резервуару, расположенному позади и дорзально от полости. Последняя, по-видимому, является оотипом. Вентрально от расширенного конца полости оотипа довольно широкой трубкой берет начало матка, ее петли располагаются слева и большей частью дорзально от яичника. Проксимальные петли матки заполнены сперматозоидами. Женское половое отверстие открывается рядом с мужским впереди брюшной присоски. Матка имеет кольцевые мышечные волокна.

Яйцевод, оотип, начальная часть матки, проксимальная часть лаурерова канала, весь канал, соединяющий оотип с желточным резервуаром, находятся внутри железы Мелиса (рис. 2, V, VI). Она представляет собой ячеистую ткань, отдельные ячейки которой не имеют протоплазмы, вакуолизированные, как бы пустые, а другие содержат протоплазму с ядром. Оотип служит для этой железы топографическим и функциональным центром, так как от периферии железы в направлении к оотипу ячейки становятся мельче и многочисленнее.

Желточники начинаются на уровне конца пищевода или начала кишечных каналов и заканчиваются близ слепых концов кишечных ветвей. Желточные поля имеют наибольшую ширину в своей средней части, а к переднему и заднему концам они сужаются. Фолликулы желточников облегают кишечные каналы с латеральных и частично с вентральной и дорзальной сторон. Расположение желточников в непосредственном контакте с кишечными каналами создает благоприятные условия питания. Этот же результат достигается расположением желточных фолликулов в тонких краевых участках трематоды, в наибольшем приближении к спинной и брюшной поверхностям тела, т. е. к тегументу, через который, как считают многие гельминтологи, происходит поглощение питательных веществ из окружающей паразита среды.

Между концами дистальных частей кишечника проходит непарный конечный канал экскреторной системы.

Яйца 0,120—0,125 мм длиной и 0,078—0,089 мм шириной. Один конец яйца, где располагается крышечка, более широкий, другой — слегка суженный. Скорлупа яйца очень тонкая; при откладке яйцо содержит зародыш на начальной стадии развития.

# МОНОГЕНЕИ НЕКОТОРЫХ БАТИАЛЬНЫХ РЫБ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Ю. Л. МАМАЕВ, Г. В. АВДЕЕВ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток  
Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, Владивосток

В связи с необходимостью освоения рыбных запасов батиали Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО) организовал в последние годы ряд комплексных экспедиций, направленных на всестороннее изучение промысловых ресурсов материкового склона северо-западной части Тихого океана. Наряду с гидробиологическими и ихтиологическими исследованиями в работах, проводимых биологами ТИНРО, значительное место отводилось паразитологическому обследованию глубоководных рыб, паразитофауна которых к настоящему времени изучена крайне слабо.

Настоящая статья является результатом обработки материалов моногеней, собранных в этих экспедициях от глубоководных рыб.

Паразитологический материал собирался одним из авторов статьи (Г. В. Авдеевым) в трех экспедициях на научно-исследовательских судах «Шантар», «Ли́ра» и «Геракл» в 1976—1978 гг. Кроме того, в работе использованы материалы моногеней, собранные В. М. Титаром (Институт зоологии АН УССР) на НИС «Шантар» в 1976 г. Исследованием были охвачены районы, прилегающие к Тихоокеанскому побережью Японии, Курильским островам и Северо-Западному подводному хребту (Императорские горы). Рыба вылавливалась допным или разноглубинным тралом в диапазоне глубин от 200 до 2000 м. Всего было обследовано 879 экз. рыб 74 видов из 34 семейств 13 отрядов. Ниже приводим список исследованных рыб, с указанием их систематического положения и количества вскрытых экземпляров.

## Elopiiformes

Pterothrissidae: *Pterothrissus gissu* — 1

## Salmoniformes

Argentinidae: *Leuroglossus stilbius* — 6, *L. schmidti* — 5

Bathylagidae: *Bathylagus ochotensis* — 11, *B. mülleri* — 15, *B. arae* — 1,  
*B. pacificus* — 3

Opisthoproctidae: *Opisthoproctus* sp. — 1

Stomiidae: *Stomias affinis* — 1

Chauliodontidae: *Chauliodus sloani* — 7, *Ch. macouni* — 6

Melanostomatidae: *Melanostomias pacificus* — 1

Alepocephalidae: *Alepocephalus umbriceps* — 11

Searsiidae: *Microrictus laenigni* — 1, *Searsiidae* gen. sp. — 7

## Myctophiformes

Myctophidae: *Stenobranchius leucopsarus* — 3, *Diaphus elucens* — 1, *Notoscopelus japonicus* — 6, *Lampanyctus nanochir* — 15, *L. jordani* — 15

Scopelarchidae: *Scopelarchus caudelops* — 3, *Bentalbella dentata* — 4

Paralepididae: *Lestidium prolixum* — 6, *Sudis hyalinus* — 4

- Alepisauridae: *Alepisaurus borealis* — 2  
 Cetomimiformes  
 Rondeletiidae: *Rondeletia loricata* — 1  
 Anguilliformes  
 Nettastomidae: *Metopomycter parviceps* — 1  
 Synphobranchidae: *Synphobranchus kaupii* — 10  
 Notacanthiformes  
 Notacanthidae: *Notacanthus macrorhynchus* — 5  
 Gadiformes  
 Macrouridae: *Coryphaenoides nasus* — 15, *C. cinereus* — 18, *C. acrolepis* — 73, *C. longifilis* — 37, *Nematonurus pectoralis* — 66, *Bathygadus antrodes* — 10, *Trachonurus villosus* — 5, *Coelorhynchus parallelus* — 10, *C. multispinosus* — 1, *Squaligadus modificatus* — 1  
 Moridae: *Lotella maximoviczi* — 5, *Laemonema longipes* — 157, *Antimora rostrata* — 64, *Physiculus sp.* — 3, Moridae gen. sp. — 16  
 Bericiformes  
 Melamphaeidae: *Melamphaes lugubris* — 15, *Poromitra rugosa* — 3  
 Anoplogasteridae: *Anoplogaster cornuta* — 2  
 Lampridiformes  
 Trachipteridae: *Trachipterus ishicawai* — 3  
 Scorpaeniformes  
 Scorpaenidae: *Sebastes alutus* — 22, *S. iracundus* — 16, *Sebastes sp.* — 2  
 Cottidae: *Gilbertidia pustulosa* — 1  
 Psychrolutidae: *Neophrynichthys latus* — 3  
 Cyclopteridae: *Pelagocyclus vitazi* — 1, *Aptocyclus ventricosus* — 3  
 Liparidae: *Careproctus abbreviatus* — 2, *C. macrodiscus* — 5, *C. rastrinus* — 3, *Paraliparis melanobranchis* — 6  
 Perciformes  
 Caristiidae: *Caristius macropus* — 3  
 Blenniidae: *Lympenella longirostris* — 6  
 Zoarcidae: *Allolepis hollandi* — 2, *Botrocarichthys schmidti* — 1, *Botrocarina microcephala* — 6, *Lycodes plearis* — 5, *L. brevipes* — 3, *Lycogramma soldatovi* — 19, *L. brunea* — 4  
 Icosteidae: *Icosteus aenigmaticus* — 3  
 Pleuronectiformes  
 Pleuronectidae: *Atheresthes evermanni* — 34, *Reinhardtius hippoglossoides* — 54, *Hippoglossus stenolepis* — 10  
 Lophiiformes  
 Oneirodidae: *Chaenophryne parvicornis* — 5  
 Diceratiidae: *Diceratias glomeratus* — 3

Из перечисленных рыб 567 экз., относящихся к 21 виду, 9 семействам из 7 отрядов, были заражены моногенами.

Камеральная обработка собранных моногеней по общепринятым методикам проводилась в лаборатории общей гельминтологии Биологического почвенного института ДВНЦ АН СССР.

Приводим систематический список обнаруженных моногеней с указанием их хозяев, экстенсивности и интенсивности инвазии. Поскольку некоторые виды рыб были исследованы в единичных экземплярах, мы, чтобы не усложнять список и не вносить путаницу, везде экстенсивность инвазии даем не в процентах, как это принято, а в виде дроби, в числителе которой указано число зараженных рыб, а в знаменателе — общее число исследованных рыб этого вида. В случае необходимости процент инвазии всегда может быть вычислен. Интенсивность инвазии (число, отделенное от дроби запятой) дается в виде средней интенсивности, т. е. представляет собой среднее арифметическое число экземпляров моногеней, приходящееся на одну зараженную рыбу данного вида.

Подкласс Polyonchoinea Burchowsky, 1937

Отряд Dactylogyridea Burchowsky, 1937

Семейство Capsalidae Baird, 1853

*Entobdella squamula* (Heath, 1902): *Reinhardtius hippoglossoides*, 3/54, 1; *Hippoglossus stenolepis*, 4/10, 8.

*Benedenia derzhavini* (Layman, 1930): *Sebastes alutus*, 8/22, 2; *S. iracundus*, 8/16, 4.

Подкласс Oligonchoinea Burchowsky, 1937

Отряд Mazocraeidea Burchowsky, 1957

Семейство Mazoplectidae Mamaev et Sliptschenko, 1975

Новый для науки вид и род моногеней (описание его будет дано в другой работе): *Synarhobranchus kaupii*, 4/10, 2.

Семейство Diclidophoridae Fuhrmann, 1928

*Diclidophora papilio* sp. n.: *Coelorhynchus parallelus*, 7/10, 5.7

*Diclidophora physiculi* sp. n.: *Physiculus* sp., 3/3, 19; *Moridae* gen. sp., 1/16, 1.

*Diclidophora* cf. *paracoelorhynchi* Mamaev et Paruchin, 1979: *Bathygadus untrodes*, 1/10, 1.

*Neoheterobothrium pugetensis* (Robinson, 1961): *Atherestes evermanni*, 21/34, 2; *Reinhardtius hippoglossoides*, 4/54, 2.

*Myctophiphilus* sp.: *Diaphus elucens*, 1/10, 1.

*Diclidophoropsis tissieri* Gallien, 1937: *Coelorhynchus parallelus*, 4/10, 2.

*Diclidophoropsis obtusiuncinata* sp. n.: *Coelorhynchus parallelus*, 5/10, 2.8.

*Diclidophoropsis trachonuri* sp. n.: *Trachonurus villosus*, 1/5, 11.

*Cyclocotyloides pinguis* (Linton, 1940): *Coryphaenoides acrolepis*, 46/73, 3; *C. longifilis*, 30/37, 4; *Nematonurus pectoralis*, 34/66, 5.7.

*Atlanticotyle notacanthi* Mamaev et Zubtschenko, 1978: *Notacanthus macrorhynchus*, 1/5, 1.

*Choricotyle oregonensis* McCauley et Smoker, 1969: *Antimora rostrata*, 43/64, 5.

*Paracyclocotyla cherbonnieri* Dollfus, 1970: *Alepocephalus umbriceps*, 4/11, 1.

*Paracyclocotyla oligorchis* sp. n.: *Searsiidae* gen. sp., 2/7, 2.5.

Семейство Microcotylidae Taschenberg, 1879

*Sebasticotyle ochotense* Mamaev et Egorova, 1976: *Sebastes* sp., 2/2, 2; *S. alutus*, 2/22, 2.

Из приведенного списка видно, что 6 видов моногеней из 17 обнаруженных, т. е. более 1/3, оказались новыми. Это свидетельствует об очень слабой изученности фауны моногеней глубоководных рыб. Можно надеяться, что и дальнейшие исследования батнальных и особенно абнссальных рыб принесут немало интересного для паразитологической науки.

Ниже даются подробные описания новых видов моногеней.

Все типовые экземпляры этих видов хранятся в коллекции лаборатории общей гельминтологии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР.

*Diclidophora papilio* sp. nov.

Рис. 1, 2

Хозяин: *Coelorhynchus parallelus*.

Локализация: жабры. Место и время сбора: Тихий океан восточнее Японских островов, февраль — март 1976 г. (70-я паразито-

рическая экспедиция (ИНРО), глубина траления 500 м. Экстенсивность интенсивность инвазии: 7 рыб из 10 исследованных найдено от 2 до 2 экз. этих монотеней (всего собрано 40 экз.). Лотин № 252/СТО-548.

**Строение.** Общая длина тела 6,90—9,30 мм, длина собственно тела 3,30—6,64 мм, максимальная ширина 1,40—1,73 мм. Прикрепительный диск широкий, направлен вентрально, в расправленном виде имеет характерную форму «бабочки», от собственно тела отделен истмусом шириной 0,53—0,74 мм. Длина прикрепительного диска 2,26—2,92 мм, ширина 3,10—4,12 мм. Заднего выроста и прикрепительных крючьев на диске нет.

Четыре пары прикрепительных клапанов расположены на коротких ножках. Три передние пары клапанов размерами 0,23—0,32 × 0,29—0,40 мм, задняя заметно меньше — 0,15—0,22 × 0,22—0,28 мм. Клапаны имеют типичное для рода *Diclidophora* строение, состоят из восьми скелетных пластинок: основной срединной с широкой мембраной, пары передних боковых, дополнительной срединной, пары средних боковых и пары задних боковых. Мембрана свободна, с передней боковой пластинкой не сливается, только в одной точке она прирастает к основанию передней боковой пластинки, а дистальный конец последней срастается с основанием основной срединной пластинки, за счет чего образуется кольцо, поддерживающее мышечную присоску-поршень. На нижней поверхности перешей створки клапана вдоль края мембраны расположен ряд слабозаметных широких хитиновых полосок (рис. 2, Б).

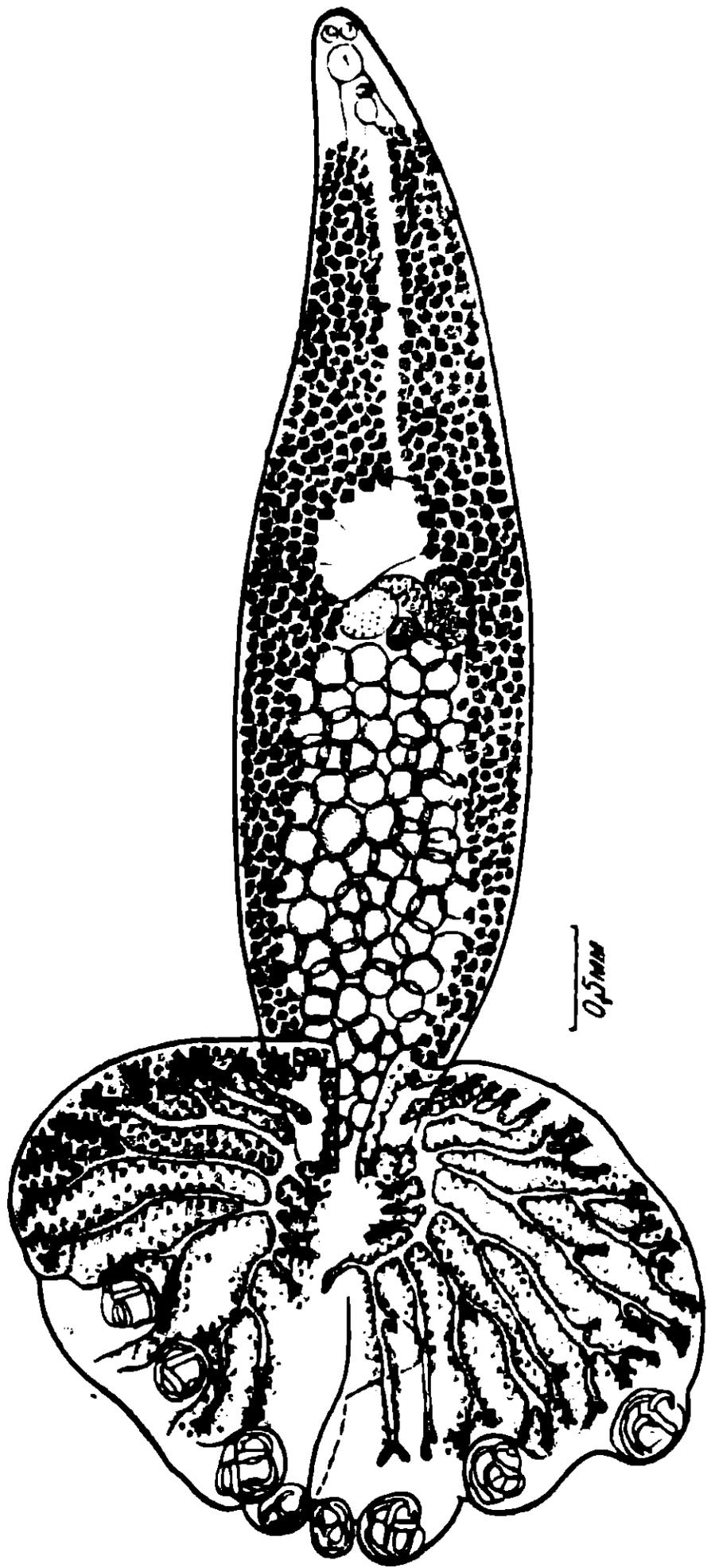


Рис. 1. *Diclidophora papillo* sp. nov. Общий вид монотеней

Мембрана свободна, с передней боковой пластинкой не сливается, только в одной точке она прирастает к основанию передней боковой пластинки, а дистальный конец последней срастается с основанием основной срединной пластинки, за счет чего образуется кольцо, поддерживающее мышечную присоску-поршень. На нижней поверхности перешей створки клапана вдоль края мембраны расположен ряд слабозаметных широких хитиновых полосок (рис. 2, Б).

Ротовое отверстие небольшое. Передние присоски круглые, диаметром 0,074—0,110 мм, фаринкс размерами 0,23—0,30 мм. Пищевод очень короткий. Кишечные стволы с хорошо развитыми боковыми выростами, в прикрепительном диске кишечные стволы веерообразно ветвятся, но нигде не образуют анастомозов.

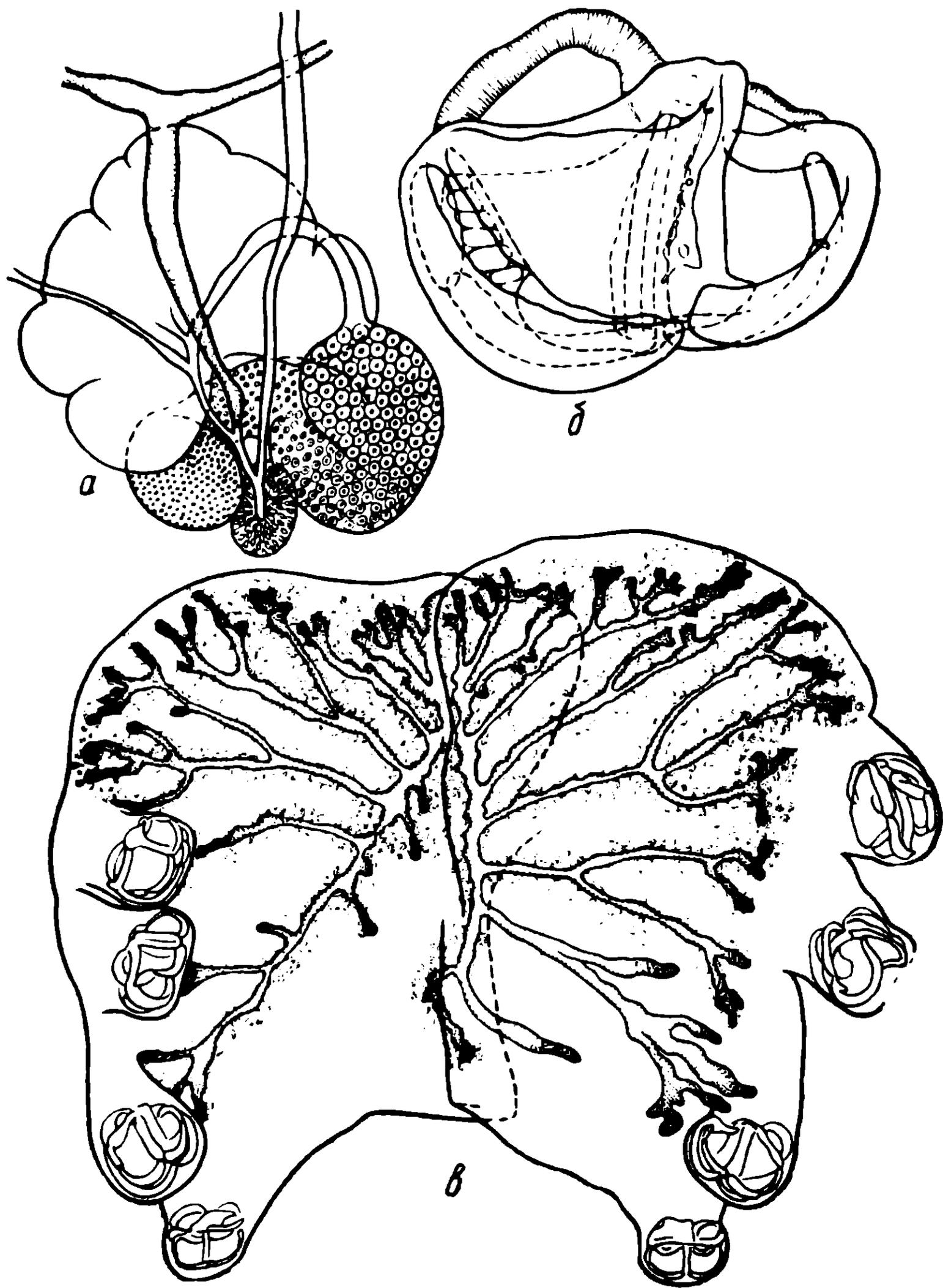


Рис. 2. *Diclidophora papilio* sp. nov. а — половой комплекс, б — прикрепительный орган, в — прикрепительный диск в развернутом состоянии

Очень многочисленные семенники (около 200) расположены позади яичника во второй половине тела. Копулятивный орган 0,09--0,10 мм в диаметре, с 14—16 крючьями. Семенной пузырек хорошо выражен

Яичник S-образный, тельце Мелиса хорошо выражено. Семяприемник крупный, сетка лопастной. Кишечно-половой канал, расположенный на уровне семяприемника, впадает в правый кишечный ствол. Желточники хорошо развиты, расположены вдоль всех кишечных ветвей, в том числе и в прикрепительном диске. Яйца размерами 0,28—0,34 × 0,10--0,14 мм, с коротким филламентом и ножкой

## Систематическое положение

Описанный вид диклидофоры по строению прикрепительных клапанов совершенно не отличается от вида *D. attenuata* Mamaev et Zub-tschenko, 1979, который был найден у *Coelorrhynchus carinatus* из северо-восточной части Атлантического океана. В клапанах *D. attenuata* имеется ряд широких хитиноподобных полосок в передней створке; правда, эти полоски выражены слабее, и поэтому не были нами замечены ранее [Мамаев и др., 1979]. Очень сходны моногены по общему габитусу и по развитию кишечных ветвей в прикрепительном диске. Несомненно, что они близко родственны (вероятно, близко родственны и их хозяева — *Coelorrhynchus parallelus* и *C. carinatus*). Отличается новый вид от *D. attenuata* числом семенников — 160—200 у первого и всего лишь около 40 у второго, а также степенью развития прикрепительного диска — у *D. papilio* sp. nov. он развит значительно сильнее и образует широкие, заходящие друг на друга крылья. По этой особенности строения и дано нами название новому виду: *papilio* — бабочка.

### *Diclidophora physiculi* sp. nov.

Рис. 3—5

Х о з я е в а: *Physiculus* sp. и *Moridae* gen. sp.

Локализация: жабры. Место и время сбора: Тихий океан восточнее Японских островов, март 1976 и апрель 1977 г. (70-я и 77-я паразитологические экспедиции ТИНРО), глубина траления 1020—1100 м. Экстенсивность и интенсивность инвазии: из трех исследованных рыб первого вида моногены найдены у всех трех в количестве 15, 16 и 26 экз.; из 16 исследованных рыб второго вида только у одной рыбы найден 1 экз. моногены. Голотип № 251/СТО-722.

Строение. Общая длина тела 6,77—10,10 мм, длина собственно тела 5,84—8,76 мм, максимальная ширина 1,22—1,80 мм. Прикрепительный диск длиной 1,20—1,65 мм и 1,10—1,60 мм шириной, тонкий, листовидный, отделен от собственно тела перетяжкой шириной всего 0,45—0,58 мм, передний край прикрепительного диска свободен (не прикреплен к телу). Четыре пары прикрепительных клапанов расположены на небольших ножках. Три передние пары клапанов длиной 0,20—0,23 мм и шириной 0,22—0,25 мм находятся в перевернутом положении, т. е. их задняя створка направлена вперед, а передняя — назад. Задняя пара клапанов несколько меньших размеров — 0,17—0,19 × 0,19—0,23 мм — и находится в нормальном положении. Прикрепительные клапаны сильно асимметричны, по строению скелета они близки к клапанам других видов диклидофор, но имеют и некоторые особенности: мембрана основной срединной пластинки нигде не присоединяется к передней боковой пластинке, проксимальный конец последней также не соединяется с боковым проксимальным выростом основной срединной пластинки (между ними сохраняется щель); дополнительная срединная пластинка сильно изогнута в сторону; дистальные концы одной передней и одной задней боковых пластинок (расположенных с большей стороны клапана) имеют характерные выросты и зубцы (рис. 4, 1; 5, а). На внутренней стороне задней створки клапана расположены два ряда тонких хитиноподобных полосок. На заднем конце прикрепительного диска имеется маленький пальцевидный вырост с парой мельчайших (0,016 мм) прикрепительных крючьев, характерной для диклидофорид серповидной формы.

Ротовое отверстие небольшое. Передние присоски почти круглые, диаметром 0,05—0,08 мм. Фаринкс относительно крупный: 0,25—0,26 × 0,18—0,24 мм. Пищевод очень короткий, кишечные стволы с многочис-

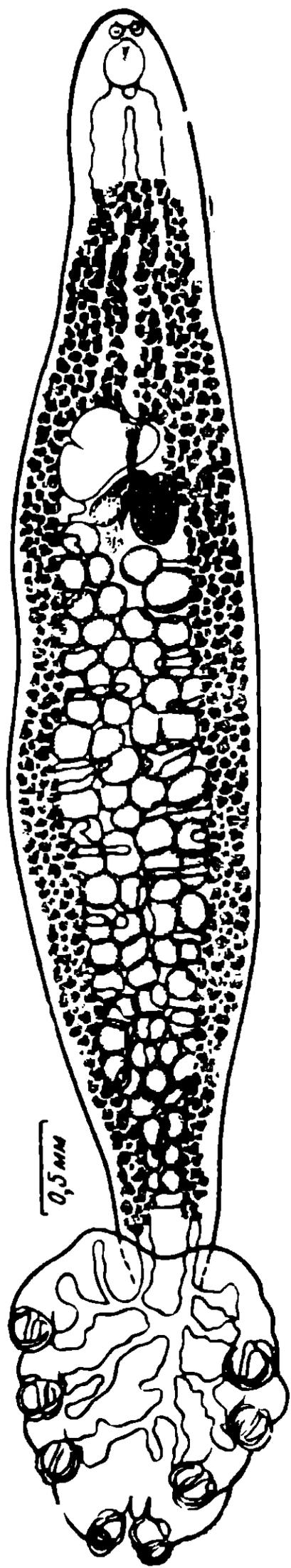


Рис. 3. *Diclidophora physiculi* sp. nov. Общий вид моногенеи

ленными боковыми выростами и ветвями, которые образуют несколько анастомозов в заднем конце тела и один в прикрепительном диске. Наиболее крупные ветви кишечника, радиально расходящиеся к ножкам клапанов, находятся в прикрепительном диске.

Многочисленные семенники находятся позади яичника и занимают  $\frac{2}{3}$  длины тела. Они плотно прижаты друг к другу и образуют одну сплошную массу, общее их количество колеблется в пределах 70—100. Круглый копулятивный орган диаметром 0,07—0,08 мм с 8—9 серповидными крючьями располагается непосредственно позади фаринкса. Семенной пузырек небольшой.

Небольшой S-образный яичник расположен в начале второй трети тела. Тельце Мелиса хорошо выражено. Кишечно-половой канал впадает в правый кишечный ствол. Семяприемник большой, слегка лопастной. Желточники хорошо развиты в передней трети тела до яичника, позади яичника расположены только вдоль основных кишечных стволов, до прикрепительного диска не доходят. Зрелых яиц не обнаружено.

#### Систематическое положение

Описанный вид моногеней, очевидно, следует отнести к роду *Diclidophora* Kroyer, 1838, однако он, как уже говорилось выше, имеет ряд особенностей, отличающих его от всех других видов диклидофор. Первая особенность — наличие выростов и зубцов на дистальных концах передних и задних боковых пластинок с внутренней их стороны. У всех других видов диклидофор эти пластинки гладкие. Вторая особенность — относительно короткие поля желточников, не заходящие в прикрепительный диск. Из всех диклидофор только *D. lotella* Machida, 1972 обладает такой же особенностью желточников (заметим, что она так же, как и *D. physiculi* sp. nov., паразитирует у моровых рыб). Третья особенность нового вида заключается в том, что три передние пары клапанов у него перевернуты и только задняя пара находится в нормальном положении. Точно такая же особенность отмечается опять-таки у *D. lotella*. Все

это указывает на близкое родство этих видов диклидофор. Полуперевернуты три первые пары клапанов также у некоторых диклидофор, паразитирующих у макруросовых рыб: у *D. coelorhynchi* Robinson, 1961 и *D. paracoelorhynchi* Mamaev et Paruchin, 1979 [Мамаев и др., 1979]

Это, в свою очередь, как мы считаем, указывает на родственные связи между диклидофорами макруросовых и моровых рыб.

Таким образом, *D. physiculi* sp. nov., несомненно, наиболее родственна виду *D. lotella* и вместе с ней обнаруживает родственные свя-

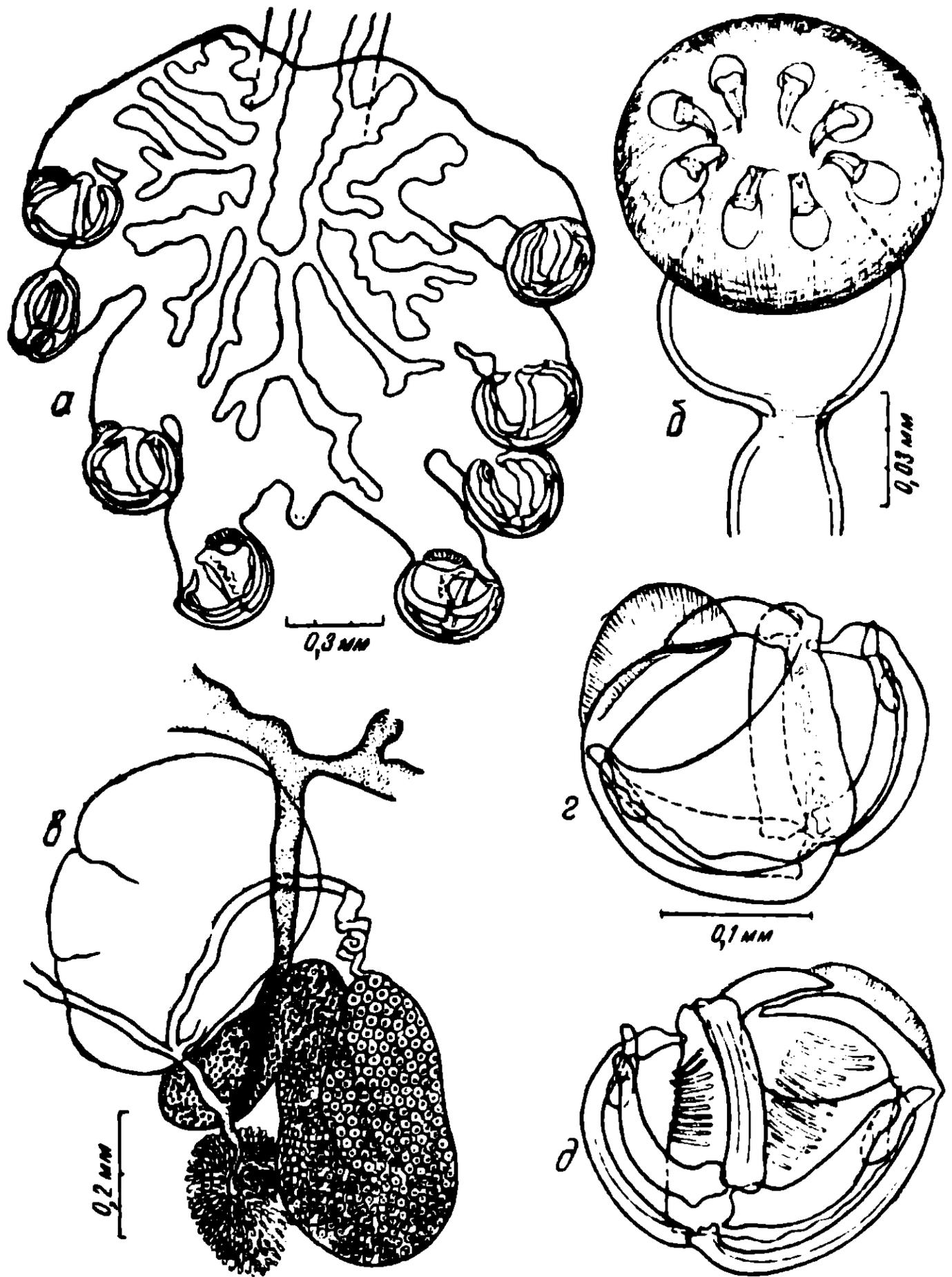


Рис. 4. *Diclidophora physiculi* sp. nov.: а — прикрепительный диск, б — копулятивный орган, в — половой комплекс, г, д — прикрепительный клапан вентрально и дорзально

зи с диклидофорами макруросовых рыб. От видов, паразитирующих у тресковых, новый вид существенно отличается.

Различаются виды *D. physiculi* sp. nov. и *D. lotella* между собой прежде всего формой прикрепительного диска (у первого прикрепительный диск листовидный, у второго — в виде колокола) и деталями строения клапанов (другая форма скелетных пластинок, наличие выростов и зубчиков на передних и задних боковых пластинках у *D. physiculi*).

Ранее нами [Мамаев, 1975, 1976] уже высказывалась мысль, что род *Diclidophora* образовался путем развития нескольких параллельных ветвей от более примитивных диклидофор, лишенных еще мембраны в клапанах и паразитировавших у древних макруросовых рыб (от которых впоследствии произошли современные макруросы, моровые, тресковые, ошнбни и, вероятно, камбаловые рыбы [Мамаев, Рагичип, 1977]). Новые данные подтверждают это. Моногенен моровых рыб, не-



Рис. 5. Форма передней боковой и задней боковой пластинок в клапанах: а — *Diclidophora physiculi* sp. nov.; б — *Tribulliphorus salilotae* Mamaev et Paruchin, 1977; в, г — *Anchorophorus sinensis* Burchowsky et Nagibina, 1958 (в — в трех передних парах клапанов, г — в задней паре клапанов)

сомненно, представляют отдельную ветвь в роде *Diclidophora*, хорошо обособленную от других диклидофор (паразитов тресковых и макрurusов) и, очевидно, происходящую независимо от древних моногеней, еще лишенных развитой мембраны в клапанах.

В отличие от других диклидофор, *D. physiculi* sp. nov. и *D. lotella* имеют большое сходство с *Tribulliphorus salilotae* Mamaev et Paruchin, 1977 (желточники не заходят в прикрепительный диск, три передние пары клапанов перевернуты). Если же учесть, что *T. salilotae* — тоже паразит моровых рыб, то вряд ли может быть сомнение в отношении родства указанных диклидофор и *T. salilotae*. Причем *D. physiculi*, как уже говорилось, имеет зубцы на боковых пластинках с одной стороны клапана. Эти зубцы, находящиеся у *D. physiculi* в зачаточном состоянии, несомненно, гомологичны крупным острым зубцам клапанов *T. salilotae*.

Можно представить, как в процессе эволюции шло формирование клапанов *T. salilotae* и своеобразных прикрепительных образований *Anchorophorus sinensis* Burchowsky et Nagibina, 1958 [Буховский, Нагибина, 1958; Mamaev, Paruchin, 1977]. На рис. 5 для сравнения изображены передние и задние боковые пластинки *D. physiculi*, *T. salilotae* и *A. sinensis*. Как можно видеть, пластинки *A. sinensis* и *T. salilotae* очень сходны по форме, есть у них некоторое сходство и с пластинками *D. physiculi*. Таким образом, можно выстроить прямой морфологический ряд от гладких пластинок обычных диклидофор через *D. physiculi* до *A. sinensis*.

Однако родственные связи указанных видов вряд ли являются прямыми. Следует обратить внимание на следующие особенности морфологии их клапанов.

1. Клапан *D. physiculi* в значительной степени асимметричен, зубцы находятся только на одной стороне клапана, мембрана основной срединной пластинки хорошо развита.

2. Клапан *T. salilotae* почти симметричен, зубцы в равной степени развиты на пластинках с обеих сторон клапана, мембрана не развита (имеется лишь небольшой острый вырост на основной срединной пластинке)

3. Клапан *A. sinensis* чрезвычайно модифицирован, резко асимметричен, зубцы развиты только на одной стороне клапана, мембрана отсутствует.

Следовательно, *D. physiculi* не может рассматриваться как предковая форма для *T. salilotae*, так как у первой уже хорошо развита мембрана, а у второго она в зачаточном состоянии. *T. salilotae* мог произойти только от предковой формы, не имеющей развитой мембраны. В свою очередь *T. salilotae* не мог явиться исходной формой для *A. sinensis*,

так как у первого в равной степени развиты зубцы на пластинках обеих сторон клапана, а у второго — только с одной стороны. Можно предположить, что *A. sinensis* произошел от формы моногеней подобной *T. salilotae*, но с асимметричными клапанами (как у *D. physiculi*). Таким образом, мы опять приходим к выводу о развитии моногеней подсемейства *Diclidophorinae* в виде целого пучка параллельных эволюционных ветвей.

Эволюцию рода *Diclidophora* и ближайших к нему родов моногеней мы представляем себе следующим образом.

Их предковая форма отделилась от моногеней подсемейства *Diclidophoropsinae* и имела симметричные клапаны открытого типа (как все моногеней этого подсемейства) с зачаточной мембраной на основной срединной пластинке. Такие клапаны обладают защемляющим и присасывающим действием, однако функционально они недостаточно совершенны. В дальнейшем у них усиливалась прежде всего функция защемления и образовались клапаны закрытого типа, что характерно для представителей подсемейства *Diclidophorinae*. Уже на этой стадии эволюции среди диклидофорин, очевидно, выделилась группа моногеней с перевернутыми тремя передними парами клапанов (что объясняется особенностями прикрепления этих моногеней к жабрам хозяев). Позднее у большинства диклидофорин стало наблюдаться усиление присасывающего действия клапанов для более плотного их замыкания. Это сопровождалось развитием мембраны, увеличивающей прочность стенок клапанов, и образованием во внутреннем секторе клапана присоски-поршня [Llewellyn, 1958; Мамаев, 1975, 1976]. Такие клапаны со слабо развитой мембраной и присоской имеются, например, у *Lebboia striatulae* Мамаев et Рагучин, 1975 и представителей рода *Neoheterobothrium* Price, 1943. Сильное развитие мембрана и присоска получили в роде *Diclidophora*, особенно у его представителей, паразитирующих у тресковых рыб. У части диклидофорин с перевернутыми тремя передними парами клапанов эволюция пошла в том же направлении, например у *D. lotella*, которая в результате параллельной эволюции приобрела те же черты строения клапанов, что и типичные диклидофоры (и поэтому с вполне достаточным основанием относится к этому роду). У другой части моногеней возникли зубцы на боковых пластинках. В одних случаях зубцы не получили дальнейшего развития, так как преобладала тенденция развития присасывающего действия клапана с образованием соответствующей мембраны и присоски-поршня, как у типичных диклидофор. Так, очевидно, процесс шел у *D. physiculi*. В других случаях зубцы получили достаточно сильное развитие и играли существенную роль в удержании моногеней на жаберных лепестках. В результате эволюция пошла в направлении усиления защемляющего действия клапана, а присасывающее действие не развивалось (соответственно не развивались далее мембрана и присоска). Такие клапаны действовали по принципу капкана. От одной из таких форм, имевшей зубцы на обеих задних и передних боковых пластинках, произошел *Tribuliphorus salilotae*, от другой, более примитивной, с зубцами только на пластинках одной стороны клапана, — *Anchorophorus sinensis*. Наличие зубцов у предковой формы этого вида только на одной стороне клапана обусловило «одностороннее» развитие клапана *A. sinensis*, и в результате сформировался резко асимметричный, крайне модифицированный клапан, действующий по принципу якоря.

Обнаружение нового вида — *D. physiculi* — позволяет понять филогенез целой группы моногеней подсемейства *Diclidophorinae* и родственных им таксонов.

Подтверждается наше предположение [Мамаев, 1976], что как род *Tribuliphorus*, так и сем. *Anchorophoridae* происходят от каких-то примитивных диклидофорин.

*Diclidophoropsis obtusiuncinata* sp. nov.  
Рис. 6, 7

Хозяин: *Coelorhynchus parallelus*.

Локализация: жабры, ротовая полость. Место и время сбора: Тихий океан восточнее Японских островов, февраль—март 1976 г. (70-я паразитологическая экспедиция ТИПРО), глубина траления 500 м. Экстенсивность и интенсивность инвазии: у 5 рыб из 10 исследованных встречалось от 1 до 4 экз. этих моногеней (всего собрано 14 экз.). Голотип № 254/СТО-545.

Строение. Довольно крупные моногеней, тело плотное, вальковатое.

Общая длина тела 7,7—9,5 мм, длина собственно тела 6,0—7,5 мм, максимальная ширина 2,0—2,6 мм. Прикрепительный диск, отделенный от собственно тела хорошо выраженной перетяжкой, имеет длину 2,4—3,2 мм, ширину 2,5—2,9 мм. Прикрепительные клапаны расположены на длинных и довольно толстых мышечных ножках. Все прикрепительные клапаны приблизительно одинаковой величины, их диаметр у разных экземпляров моногеней колеблется от 0,72 до 0,92 мм. Строение клапана типичное для рода *Diclidophoropsis*: полусферическая чаша с восемью опорными склеритами, внутренняя поверхность клапана покрыта многочисленными хитиновыми полосками. Скелет симметричен, симметрия несколько нарушается только небольшим выступом на основной срединной пластинке. На заднем конце прикрепительного диска имеется маленький пальцевидный отросток, на котором только у молодых экземпляров иногда бывает пара очень мелких крючьев (длиной 0,02 мм).

Ротовое отверстие крупное, субапикальное. Передние присоски диаметром 0,26—0,28 мм; фаринкс длиной 0,40—0,48 мм, шириной 0,50—0,58 мм. Кишечные стволы широкие, с небольшими боковыми выростами, в конце тела соединяются и заканчиваются непарным отростком, который доходит до конца прикрепительного диска.

Семенники очень многочисленные (около 200), расположены позади яичника, до прикрепительного диска.

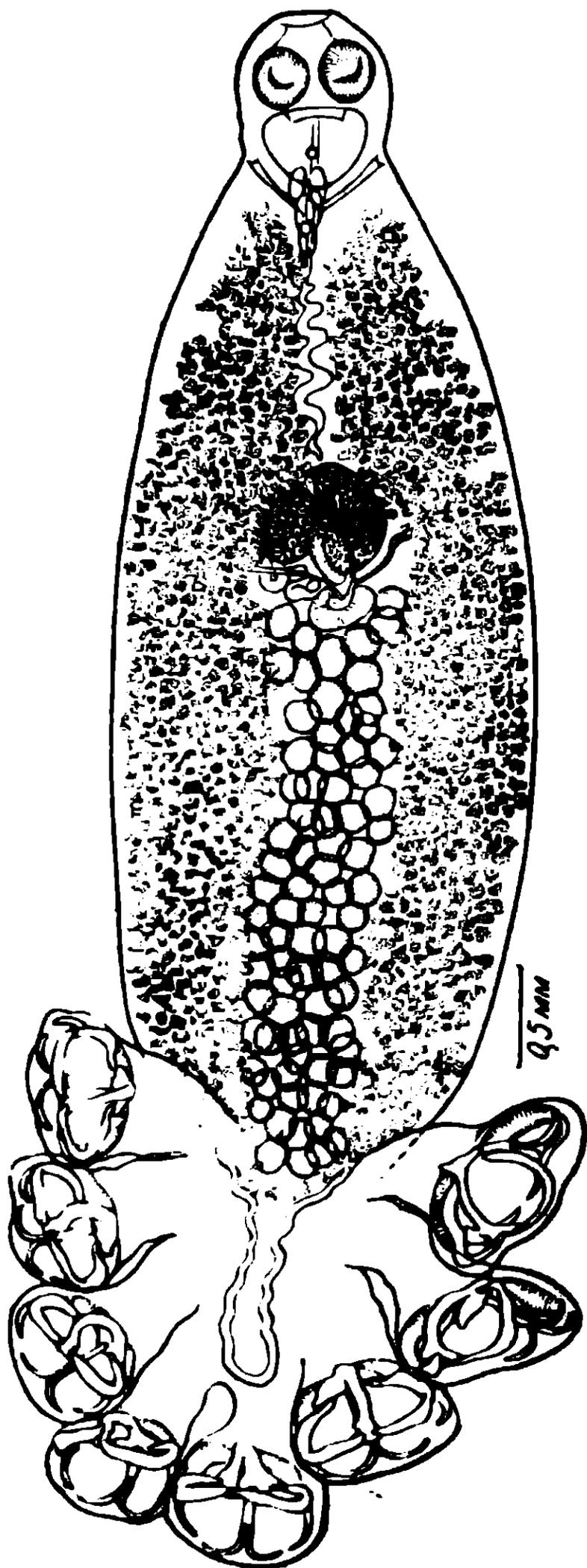


Рис. 6. *Diclidophoropsis obtusiuncinata* sp. nov. Общий вид моногеней

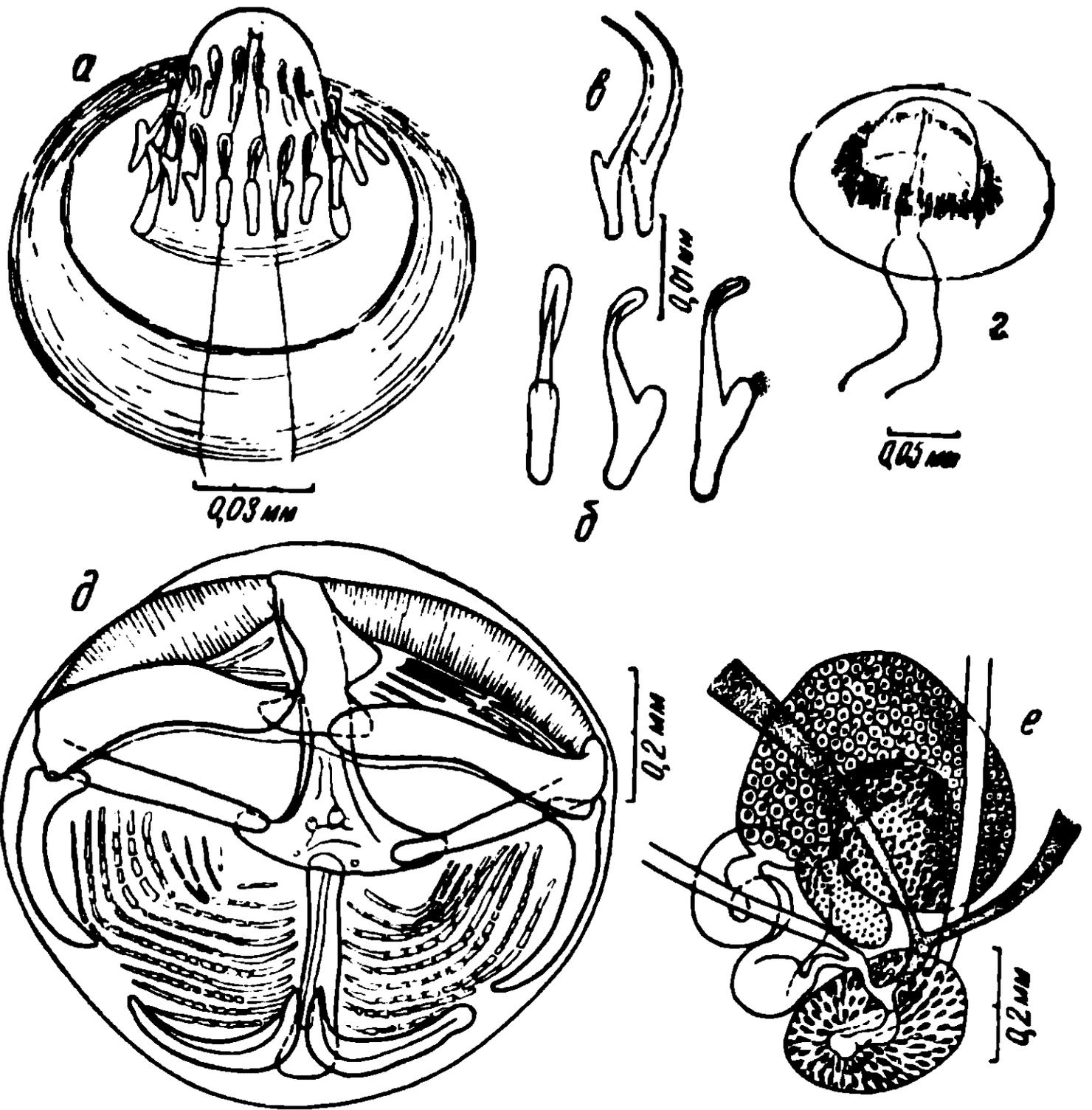


Рис. 7. *Diclidophoropsis obtusiluncinata* sp. nov.: а — копулятивный орган, б — крючья копулятивного органа, д — прикрепительный клапан, е — половой комплекс; *Diclidophoropsis tissieri* Gallien, 1937: г — копулятивный орган, в — крючья копулятивного органа

тельного диска, занимая весь межкишечный промежуток. Копулятивный орган представляет собой мышечный диск, 0,06—0,07 мм в диаметре, с крупным сосочком посредине, вокруг которого расположено 18—20 крючьев длиной 0,020 мм. Крючья имеют характерную серповидную форму, с толстым корнем и рукояткой и тупым, пузыревидно вздутым концом лезвия.

Массивный, дважды изогнутый яичник располагается в конце передней трети тела. Тельце Мелиса очень крупное, с большим количеством клеток. Семяприемник отсутствует. Кишечно-половой канал впадает в правый кишечный ствол. Вагинальные протоки открываются отверстиями вентро-латерально на уровне заднего края фаринкса. Желточники располагаются вдоль кишечных стволов на некотором расстоянии от развилки кишечника до конца собственно тела, иногда несколько заходят в прикрепительный диск. Яйца размерами 0,07—0,08×0,18—0,20 мм, с довольно длинной ножкой, но без филамента.

#### Систематическое положение

До настоящего времени в роде *Diclidophoropsis* Gallien, 1937 числился только один вид — *D. tissieri* Gallien, 1937. От него наш вид чет-

ко отличается вооружением копулятивного органа: крючьев всего лишь 18—20 и они своеобразной формы — с утолщенным основанием и вздутым лезвием, тогда как у *D. tissieri* число крючьев более 80 и лезвие их обычное — острое (рис. 7, а — г). Это самый характерный признак нового вида (что и отражено в названии вида: *obtusiluncinata* — «тупокрючковая»). Второе отличие нового вида — яйца с ножкой, но без филамента, тогда как у типового вида яйца обычного для диклидофорид строения: веретеновидные с длинной ножкой и филamentом. Третье отличие — боковой выступ на дистальном конце основной срединной пластинки. У *D. tissieri* такого выступа нет (но он есть у представителя другого, ближайшего рода — *Cyclocotyloides pinguis*).

●  
*Diclidophoropsis trachonuri* sp. nov.

Рис. 8

Хозяин: *Trachonurus villosus*.

Локализация: жабры. Место и время сбора: Тихий океан восточнее Японских островов, 3 марта 1976 г. (70-я паразитологическая экспедиция ТИПРО), глубина траления 1150 м. Экстенсивность и интенсивность инвазии: у 1 рыбы из 5 исследованных найдено 11 экз. моногеней этого вида (некоторые из них неполовозрелые). Голотип № 253/СТО-718.

Строение. Мелкие моногеней. Общая длина тела 3,7—4,1 мм, длина собственно тела 2,5—2,6 мм, максимальная ширина 0,72—0,80 мм; длина прикрепительного диска 1,2—1,3 мм, его ширина (вместе с клапанами) 1,5—1,6 мм. Отчетливой перетяжки между собственно телом и прикрепительным диском нет. Прикрепительные клапаны 0,35—0,42 мм в диаметре, типичного для рода *Diclidophoropsis* строения, но с боковым выростом на основной срединной пластинке. На конце прикрепительного диска имеется небольшой пальцевидный вырост, на нем пара крючьев длиной 0,03 мм и видны следы еще одной, отпавшей пары крючьев.

Ротовое отверстие большое. Передние присоски 0,15—0,16 мм в диаметре, фаринкс длиной 0,30—0,33 мм, шириной 0,25—0,27 мм. Кишечные стволы с небольшими боковыми выростами, в заднем конце тела соединяются и заканчиваются слепым выростом, почти достигающим до конца прикрепительного диска.

Семенники позади яичника в межкишечном пространстве, в количестве всего 22—26. Копулятивный орган почти шаровидной формы, 0,07 мм в диаметре, с широким мышечным сосочком, окруженным венцом из острых мелких шипов, напоминающих по форме лезвие финского ножа. (рис. 8 в, г). Длина этих шипов 0,012—0,014 мм, общее их количество 30—40.

Массивный, дважды согнутый яичник находится в средней части тела. Тельце Мелиса довольно крупное, семяприемник отсутствует. Вагинальные протоки открываются вентро-латерально на уровне развилки кишечника. Желточники располагаются вдоль кишечных стволов и заходят в прикрепительный диск до середины слепого отростка. Яйца размерами 0,09—0,10 × 0,30—0,32 мм, с длинной ножкой, но без филамента. Сплетаясь ножками, яйца образуют гроздь. Видимо, в таком виде и происходит откладка зрелых яиц.

Описание сделано нами по половозрелым, но еще молодым моногеней, несомненно не достигшим полных размеров. Поэтому все размерные признаки (кроме размеров копулятивного органа, числа и размеров шипов, которые не изменяются с возрастом) для этого вида можно считать несколько заниженными (у 3 экз. червей пучки яиц обнаружены зацепившимися за ножки клапанов).

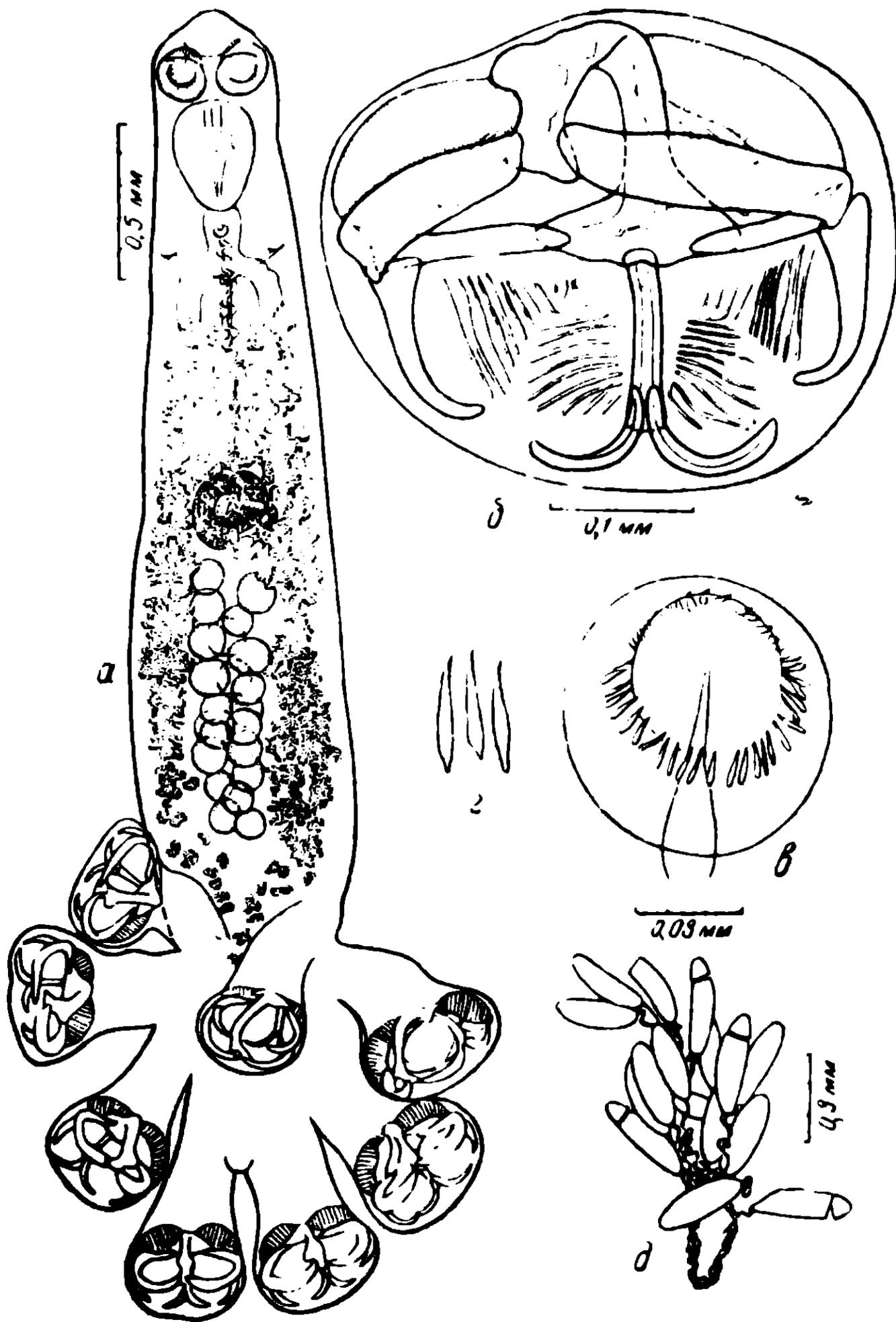


Рис. 8 *Diclidophoropsis trachonuri* sp. nov., а — общий вид моногенеи, б — прикрепительный клапан, в — копулятивный орган, г — шипы копулятивного органа при большом увеличении, д — яйца

### Систематическое положение

Этот вид моногеней резко отличается и от *Diclidophoropsis tissieri*, и от *D. obtusiuncinata* вооружением копулятивного органа, крючья здесь настолько сильно видоизменены (у них полностью исчезло основание и осталось только лезвие), что их правильнее назвать шипами. Второй характерный признак нового вида — малое число семенников, всего 22—26 (с возрастом их количество может, конечно, увеличиваться, но незначительно), тогда как у других представителей этого рода их около 200. От типового вида данный вид моногеней, так же как описанный выше *D. obtusiuncinata* sp. nov., отличается формой яиц и наличием бокового выроста на основной срединной пластинке клапанов

*Parascyclocotyla oligorchis* sp. nov.

Рис. 9

Хозяин: неопределенная рыба из семейства Scarsiidae.

Локализация: жабры. Место и время сбора: Тихий океан восточнее Японских островов, 15 октября 1976 г. (82-я паразитологическая экспедиция ТИПРО). Экстенсивность и интенсивность инвазии: у 2 рыб из 7 исслед. найдено 1 и 4 экз. моногеней. Голотип № 255/СТО-117.

Строение. Все моногеней этого вида, за исключением 1 экз., который и был взят в качестве типового, находились в сильно сократившемся состоянии в результате неправильной фиксации. Поэтому описание дается нами только по типовому экземпляру.

Общая длина тела моногеней 6,1 мм, длина собственно тела 4,6 мм, максимальная ширина 1,5 мм; длина прикрепительного диска 1,8 мм, его ширина вместе с клапанами 2,0 мм. Прикрепительный диск отделен от тела хорошо выраженной перетяжкой, в этом месте ширина тела всего 0,7 мм. Все четыре пары клапанов одинаковой величины — 0,50 мм в диаметре. Скелет клапана состоит из восьми пластинок, почти полностью симметричен. Легкая диссимметрия наблюдается только за счет основной срединной пластинки: дистальный ее конец несколько отклонен в сторону внутреннего сектора клапана и проксимальные боковые выросты имеют разную величину (отросток внутреннего сектора клапана несколько больших размеров). Внутренняя поверхность задней створки клапана имеет тонкие хитиноидные полоски, на внутренней поверхности передней створки находятся мельчайшие хитиноидные бляшки, которые лучше выражены во внутреннем секторе клапана. На заднем конце прикрепительного диска имеется небольшой вырост (остаток церкомера), но прикрепительных крючьев на нем нет.

Ротовое отверстие крупное, во всю ширину переднего конца тела. Передние присоски 0,19 мм в диаметре. Фаринкс размерами 0,42 × 0,24 мм, пищевод короткий, кишечные стволы в заднем конце тела соединяются и заходят в прикрепительный диск, где образуют несколько коротких радиально расходящихся ветвей.

Семенники в количестве около 40 расположены во второй половине тела позади яичника. Копулятивный орган мышечный, почти шаровидный, имеет два венца крючьев: внутренний, расположенный на основном мышечном бульбусе, и наружный — на его куполообразном продолжении. Крючья внутреннего венца серповидные, характерной для большинства диклидофорид формы, их размеры 0,03 мм; крючья наружные имеют вид тонких, слегка изогнутых шипов с расширенными плоскими основаниями, их длина 0,02 мм. Во внутреннем венце 21, в наружном 11 крючьев (у всех 5 экз. моногеней в нашем материале количество крючьев было соответственно 20—23 и 9—11). Позади копулятивного органа находится небольшой удлиненный семенной пузырек.

Массивный, сигмовидно изогнутый яичник находится в середине тела. Имеется довольно крупный овальный семяприемник. Тельце Меллиса небольшое, но хорошо выраженное. Кишечно-половой канал впадает в правый кишечный ствол. Вагинальная система отсутствует (что характерно для всех представителей подсемейства *Eugysorchiniinae*, куда относится эта моногеней). Желточники располагаются вдоль всех кишечных ветвей, в том числе и в прикрепительном диске. Зрелых яиц обнаружить не удалось.

#### Систематическое положение

В роде *Parascyclocotyla* Dollfus, 1970, куда относится описанная выше моногеней, до настоящего времени был известен только один

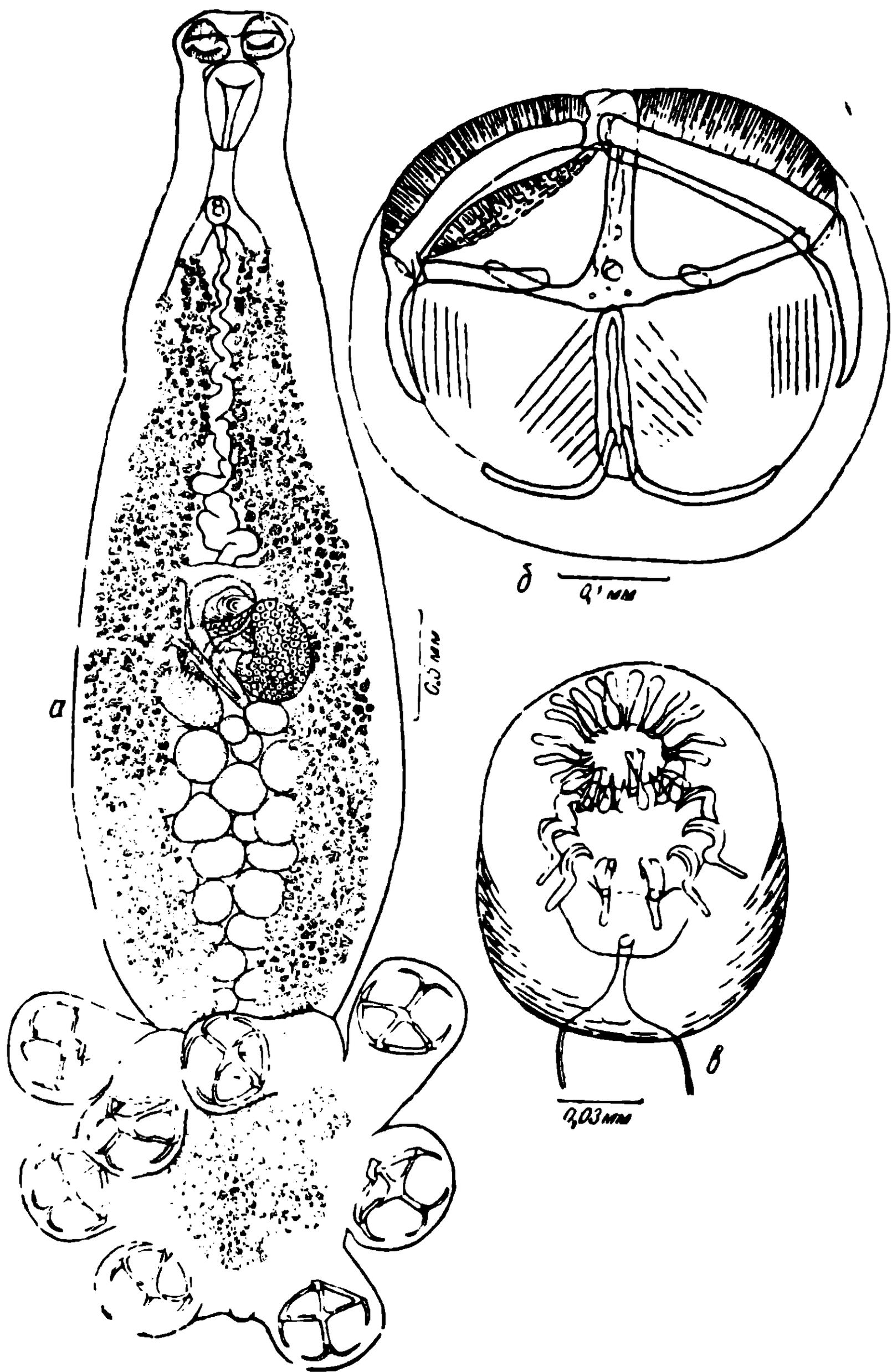


Рис. 9 *Parascyclocotyla oligorchis* sp. nov. а — общий вид моногенеи. б — прикрепительный клапан, в — копулятивный орган

вид — *P. cherbonnieri* Dollfus, 1970. Новый вид существенно отличается от типового. Отличия эти следующие: 1) несколько иная форма прикрепительного диска — диск листовидный и имеет на заднем конце вырост, тогда как у типового вида прикрепительный диск напоминает неглубокую чашу и заднего выроста не имеет; 2) значительно большее количество крючьев в копулятивном органе и, что особенно существенно, иная их форма; 3) малое число семенников — около 40, тогда как у типового вида их около 200. Последняя особенность вида отражена нами в видовом названии — *oligorchis*.

Типовой вид рода — *P. cherbonnieri* — был описан от рыбы *Alerocerphalus rostratus*. В нашей коллекции имеется довольно большой материал по этому виду как от *A. rostratus*, так и от других рыб этого рода — *A. australis* и *A. umbriceps*. Очевидно, моногеней вида *P. cherbonnieri* являются специфичными именно для рода *Alerocerphalus* и встречаются у этих рыб по всему Мировому океану. В нашей коллекции есть экземпляры из Северной, Центральной и Южной Атлантики, из Средиземного моря, из северной и южной частей Тихого океана. Семейство рыб *Searsiidae*, к которому относится хозяин описанного нового вида моногеней, близко родственно *Alerocerphalidae* (некоторые ихтиологи даже объединяют эти семейства в одно [Greenwood et al., 1966]), этим и объясняется паразитирование в рыбах этих семейств близкородственных видов моногеней.

## ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б. Е., Нагибина Л. Ф. *Anchorophorus sinensis* Burchowsky et Nagibina, gen. et spec. nov. — представитель нового семейства моногенетических сосальщиков. — *Acta Zool Sinica*, 1958, v. 10, N 1, p. 1—18.
- Мамаев Ю. Л. Об эволюции диклидофорид (*Diclidophoridae*, *Monogeneoidea*) и родственных связях их хозяев — костистых рыб. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1975, т. 4, с. 127—149.
- Мамаев Ю. Л. Система и филогения моногеней сем. *Diclidophoridae*. — В кн.: Фауна, систематика и филогения моногенеидей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 57—80.
- Мамаев Ю. Л., Парухин А. М., Зубченко А. В. *Diclidophora paracoelohynchii* и *D. attenuata* — новые виды моногеней от макруросовых рыб. — В кн.: Гельминты животных и растений. М.: Наука, 1979, с. 97—102.
- Мамаев Ю. Л., Парухин А. М. [Мамаев Ю. Л., Парухин А. М.]. *Tribulphorus sallotae* gen. et spec. nov., ein Vertreter der Monogenea. — *Angew. Parasitol.*, 1977, Jg. 18, H. 1, p. 35—41.
- Greenwood P. R., Rosen D. E., Weitzman S. H., Myers G. S. Phyletic studies of teleostean fishes with a provisional classification of living forms. — *Bull. Amer. Museum Nat. History*, 1966, v. 131, N 4, p. 339—456.
- Llewellyn J. The adhesive mechanism of monogenetic trematodes: the attachment of the species of the *Diclidophoridae* to the gills of gadoid fishes. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1958, v. 37, p. 67—79.

# ГЕЛЬМИНТЫ МОРСКИХ РЫБОЯДНЫХ ПТИЦ ЗАЛИВА ПЕТРА ВЕЛИКОГО

З. Б. СМЕТАНИНА

Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Владивосток

Рыбоядные птицы являются хозяевами целого ряда гельминтов, которые в личиночной стадии паразитируют у рыб и нередко вызывают у последних тяжелые заболевания.

В Приморье при изучении гельминтов диких животных частично освещалась и гельминтофауна морских рыбадных птиц [Белопольская, 1963; Ошмарин, 1963; Ошмарин, Парухин, 1963]; у вскрытых 32 экз. морских птиц было зарегистрировано 28 видов гельминтов.

Материалом для данной работы послужили сборы гельминтов от 235 экз. морских птиц-ихтиофагов, проведенные нами в 1966—1969 гг. в зал. Петра Великого. Большинство исследованных птиц (чернохвостая чайка, очковый чистик, вилухвостая качурка, японский баклан) являются массовыми колониальными видами в данном районе. Кроме того, вскрывались пролетные и зимующие в заливе птицы: серебристая чайка, кайры, очковый чистик, конюга-крошка (табл. 1).

У вскрытых птиц всего зарегистрировано 66 видов гельминтов, относящихся к 50 родам и 30 семействам. В систематическом обзоре мы приводим перечень обнаруженных гельминтов с указанием для каждого из них видов хозяев, локализации, времени обнаружения. В скобках после названия хозяина указываются экстенсивность инвазии в процентах и интенсивность инвазии (минимальное и максимальное число обнаруженных экземпляров гельминтов). При количестве вскрытых птиц менее 10 в скобках приводится только интенсивность инвазии.

## Систематический обзор

### КЛАСС TREMATODA Rudolphi, 1808

#### Семейство Echinostomatidae Dietz, 1909

1. *Aporchis rugosus* Linton, 1928 В кишечнике 15 чернохвостых чоек (13,0%; 1—45). Апрель, май, июнь, август. Приносной, южный.

Семейство Echinochasmidae (Odhner, 1910) Odening, 1963

2. *Echinochasmus (E.) mordax* (Looss, 1951) В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 20). Август. Местный, северный.

3. *Mesorchis pseudoechinatus* (Olsson, 1876). В кишечнике 1 серебристой чайки (4) и 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Май, август. Местный, северный.

4. *Microraptyrium shigini* Gubanov, 1954. В толстом отделе кишечника 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1) и 2 очковых чистиков (4,6%; 23--28). Май. Приносной, южный.

Вид описан от толстоклювой кайры. Чернохвостая чайка и очковый

Таблица 1

## Зараженность гельминтами рыбоядных птиц залива Петра Великого

Вид птиц	Число вскрытых птиц	Число зараженных рыб	Число обнаруженных видов гельминтов		Трематоды		Цестоды		Скребни		Нематоды	
			видов	гельминтов	число птиц	число видов гельминтов						
Серебристая чайка	2	2	8	3	1	1	2	—	—	—	1	3
Чернохвостая чайка	114	111	46	32	110	105	6	—	2	2	77	7
Тонкоклювая кабра	2	2	1	1	2	—	—	—	—	—	—	—
Толстоклювая кабра	7	7	6	1	4	5	3	—	—	—	—	—
Очковый чистик	42	37	12	5	29	10	4	—	12	1	5	2
Старик	6	3	1	1	3	—	—	—	—	—	—	—
Конюга-корошка	8	6	6	3	5	2	1	—	1	1	4	1
Тупик-носорог	5	1	1	—	—	—	—	—	1	1	—	—
Малая влохвостая качурка	14	5	3	2	3	—	—	—	—	—	—	—
Берингийский баклан	7	7	5	2	7	—	—	—	—	—	2	1
Ялоский баклан	27	27	15	5	27	2	1	—	5	1	7	2
Белоплечий орлан	1	1	2	—	—	—	—	—	23	6	27	2
Всего	235	212	66	37	191	125	12	4	45	4	132	10

чистик являются новыми хозяевами паразита. Приводим оригинальное описание по 3 экз.

Длина тела 2,8—3,5 мм, наибольшая ширина 0,9 мм. Ротовая присоска 0,21—0,32 × 0,24—0,35 мм. На головном воротнике 24 шипа. Края длинные. Брюшная присоска 0,4—0,6 × 0,3—0,5 мм. Фаринкс 0,18—0,19 × 0,15—0,16 мм. Длина пищевода 0,09 мм. Передний семенник 0,36—0,44 × 0,2—0,4 мм, задний 0,42 × 0,25—0,38 мм. Половая бурса короткая, 0,21 мм длиной. Маленький яичник лежит впереди семенников. Диаметр его 0,09—0,11 мм. Яйца 0,11—0,12 × 0,06—0,08 мм.

Семейство Dicrocoeliidae Odhner, 1911

5. *Brachylecithum lobatum* (Railliet, 1900). В желчных протоках печени 1 чернохвостой чайки (0,8%; 4). Апрель. Местный, северный.

Семейство Opisthorchidae Braun, 1901

6. *Erschoviorchis lintoni* Skrjabin, 1945. В поджелудочной железе 2 чернохвостых чаек (1,7%; 10—12). Апрель, июль, август, сентябрь, октябрь. Местный, северный.

Семейство Pachytrematidae Baer, 1943

7. *Pachytrema compositum* Tscherbovitsch, 1946. В желчном пузыре и желчном протоке 2 чернохвостых чаек (1,7%; 1—2). Май, сентябрь. Приносной, южный.

Семейство Heterophyidae Odhner, 1914

8. *Heterophyopsis continua* major (Yamaguti, 1939) Yamaguti, 1971. В кишечнике 18 чернохвостых чаек (15,6%; 1—20). Апрель, май, июнь, август, сентябрь. Местный, убиквист.

Вид описан от этого же хозяина в Японии. В связи с первой регистрацией данного вида на территории СССР приводим описание по 10 экз.

Длина тела 1,9—4,0 мм при ширине на уровне брюшной присоски 0,28—0,62 мм. Кутикула в передней части покрыта шипами, которые располагаются реже, становятся мельче на участке от семенного пузырька до семеприсемника и совсем исчезают в области семенников. Ротовая присоска 0,08—0,12 мм в диаметре. Брюшная присоска находится во второй четверти тела, диаметр ее 0,15—0,25 мм. Длина префаринкса 0,11—0,38 мм, фаринкса 0,08—0,14 × 0,06—0,07 мм. Пищевод очень короткий, 0,04—0,08 мм. Семенники округлые или овальные, располагаются с интервалом друг за другом по медианной линии. Размеры их 0,16—0,28 × 0,17—0,28 мм. Семенной пузырек состоит из двух частей, соединенных узким каналом. Половая присоска 0,09—0,17 мм в диаметре, располагается сзади брюшной присоски или примыкает к ней. По присоске радиально располагаются около 100 тонких и длинных гребней. Гермафродитный канал окружен мускулистым кольцом с толстыми дорзальными лопастями. Яичник округлый, 0,14—0,20 × 0,08—0,19 мм. Семеприсемник 0,05—0,13 мм в диаметре, расположен справа и дорзальнее яичника. Матка выходит за задний семенник. Яйца овальные, с толстой оболочкой, 0,025—0,028 × 0,014—0,016 мм. Желточники в виде рыхлых фолликулов тянутся по бокам тела от семенного пузырька до переднего края заднего семенника.

9. *Cryptocotyle lingua* (Steplin, 1825). В кишечнике 1 серебристой чайки (40), 19 чернохвостых чаек (15,2%; 10—20), 2 очковых чистиков (4,6%; 2—2) и 1 малой вилхвостой качурки (7,1%; 9). Апрель—сентябрь. Местный, убиквист.

### Семейство Galactosomatidae Morosov, 1950

10. *Retevitellus phalacrocoracis* (Yamaguti, 1939) Yamaguti, 1971. В кишечнике 2 японских бакланов (7,4%; 5—6). Май. Приносной, южный.

11. *Cercarioides aharoni* Witenberg, 1929. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Октябрь. Местный, северный.

12. *Stictodora japonica* Yamaguti, 1939. В кишечнике 32 чернохвостых чаек (27,8%; 1—200). Апрель — сентябрь. Местный, убиквист.

13. *Stictodora lari* Yamaguti, 1939. В кишечнике 1 серебристой чайки (132), 61 чернохвостой чайки (53,0%; 1—300); 1 очкового чистика (2,3%; 112) и 1 конюги-крошки (2). Апрель — сентябрь. Местный, убиквист.

14. *Stictodora sawakinensis* Looss, 1899. В кишечнике 5 чернохвостых чаек (4,3%; 1—100). Апрель, май, август, сентябрь, октябрь. Местный, убиквист.

15. *Sobolephya sobolevi* Oschmarin, 1963. В кишечнике 16 чернохвостых чаек (13,9%; 1—500). Апрель — август. Местный, северный.

### Семейство Microphallidae Travassos, 1920

16. *Microphallus oviformis* Oschmarin, 1963. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 70). Май. Местный, северный. Вид описан от бурокрылой ржанки. Чайка является новым хозяином этого паразита.

17. *Microphallus pirum* (Afanassjew, 1941). В кишечнике 17 чернохвостых чаек (14,8%; 1—500). Апрель, август, сентябрь. Местный, северный.

18. *Levinseniella propinqua* Jägerskiöld, 1907. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Сентябрь. Приносной, северный.

19. *Levinseniella* sp. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Сентябрь.

Трематоды отличаются от всех известных видов этого рода большими размерами тела и органов. Длина тела 2,03 мм, ширина 0,61 мм. Диаметр ротовой присоски 0,132 мм. Префаринкс 0,29 мм, фаринкс 0,09×0,07 мм. Пищевод 0,34 мм. Кишечные ветви оканчиваются на уровне переднего семенника. Брюшная присоска 0,115×0,104 мм. Диаметр семенников 0,22 мм. Размеры семенного пузырька 0,176×0,099 мм. Яичник 0,22×0,11 мм. Желточники состоят из нескольких крупных фолликулов и лежат в задней части тела. Яйца 0,024—0,029×0,013—0,020 мм.

20. *Spiculotrema litoralis* Belopolskaja, 1949. В кишечнике 8 чернохвостых чаек (4,3%; 1—12). Апрель, июль, август, сентябрь. Местный, северный.

Ранее зарегистрирован у куликов. Чернохвостая чайка отмечается в качестве нового хозяина паразита.

21. *Maritrema linguilla* Jägerskiöld, 1909. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Сентябрь. Местный, северный.

22. *Maritrema sachalinica* Schumakovitsch, 1932. В кишечнике 2 чернохвостых чаек (1,7%; 1—15). Август, сентябрь. Местный, северный.

23. *Pseudospelotrema japonica* Yamaguti, 1939. В слепых отростках кишечника 1 очкового чистика (2,3%; 2). Май. Местный, убиквист.

### Семейство Gymnophallidae Morosov, 1955

24. *Gymnophallus deliciosus* (Olsson, 1893). В кишечнике 4 конюги-крошек (10—177). Апрель, май. Приносной, северный.

### Семейство Brachylaemidae Stiles et Hassall, 1898

25. *Brachylaema fuscata* Rud., 1819. В поджелудочной железе 3 чернохвостых чаек (2,5%; 1—2). Июль. Местный, северный.

26. *Leucochloridium insigne* (Looss, 1899). В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 3). Апрель. Местный, убиквист.

Семейство Plagiorchidae Lühe, 1901

27. *Plagiorchis* (M.) *elegans* (Rud., 1802). В кишечнике 6 чернохвостых чаек (5,2%; 3—44). Май, август — октябрь. Местный, северный.

Семейство Prosthogonimidae Nicoll, 1924

28. *Prosthogonimus* (M.) *cuneatus* (Rud., 1809). В фабричной сумке 2 чернохвостых чаек (1,7%; 2—3). Июль, сентябрь. Местный, убиквист.

Семейство Philophthalmidae Travassos, 1918

29. *Philophthalmus nocturnus* Looss, 1907. В глазнице 1 чернохвостой чайки (0,8%; 2). Май. Местный, убиквист.

Семейство Rencolidae Dollfus, 1929

30. *Rencicola lari* Timon-David, 1939. В почках 53 чернохвостых чаек (46,1%; 2—500). Апрель — сентябрь. Местный, убиквист.

31. *Rencicola umigarasu* Yamaguti, 1939. В почках 10 чернохвостых чаек (8,7%; 10—33), 24 очковых чистиков (55,8%; 1—200), 4 толстоклювых кайр (2—160), 2 тонкоклювых кайр (4—9), 3 стариков (4—60), 1 конюги-крошки (2), 2 вилохвостых качурок (14,3%; 620) и 1 японского баклана (3,7%; 20). Апрель — сентябрь. Местный, убиквист.

32. *Rencicola vladica* Oschmagin, 1950. В почках 18 японских бакланов (66,6%; 2—156) и 1 берингийского баклана (3). Апрель, май, август, сентябрь, октябрь. Местный, убиквист.

Семейство Liliatrematidae Skrjabin et Koval, 1965

33. *Liliatrema skrjabini* Gubanov, 1953. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1), 5 очковых чистиков (11,6%; 1—7), 23 японских бакланов (85,1%; 2—152) и 3 берингийских бакланов (35—540). Апрель, октябрь. Местный, убиквист.

34. *Liliatrema sobolevi* Gubanov, 1953. В кишечнике 1 японского баклана (3,7%; 2). Май. Местный, убиквист.

Семейство Strigeidae Railliet, 1919

35. *Cardiocephalus longicollis* (Rud., 1819). В кишечнике 17 чернохвостых чаек (14,8%; 1—120). Приносной, южный.

36. *Cotylurus japonicus* Ishii, 1932. В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 31). Август. Местный, убиквист.

Паразит гусиных птиц. У чернохвостой чайки отмечается впервые. Приводим краткое описание по 3 экз.

Общая длина тела 1,17—1,42 мм. Граница между сегментами выражена хорошо. Передний сегмент полушаровидной формы, 0,48—0,60 мм длиной и 0,50—0,58 мм шириной. Задний сегмент 0,8—0,92 мм длиной и 0,49—0,70 мм шириной. Дорзальная сторона сегмента прямая, вентральная — выпуклая. Ротовая присоска 0,14—0,17 мм в диаметре. Фаринкс 0,84×0,061 мм. Брюшная присоска крупная, 0,20—0,25 мм в диаметре. Семенники неправильно овальной формы или чуть лопастные. Передний семенник 0,25×0,30 мм, задний 0,23×0,25 мм. Яичник лежит впереди переднего семенника и достигает размеров 0,084—0,138×0,084—0,112 мм. Желточники заполняют задний сегмент. Яйца 0,091—0,112×0,067—0,062 мм.

Семейство Diplostomatidae (Poirier, 1886)

37. *Diplostomum commutatum* (Diesing, 1850). В кишечнике 9 чернохвостых чаек (7,8%; 1—29). Апрель — октябрь. Местный, северный.

КЛАСС CESTODA Rudolphi, 1808  
Семейство Ligulidae Claus, 1868

38. *Schistocephalus solidus* (Müller, 1776). В кишечнике 8 чернохвостых чаек (6,9%; 2—33) и 2 японских бакланов (7,4%; 2—9). Май — сентябрь. Местный, северный.

Семейство Hymenolepididae (Agiola, 1898)

39. *Wardium clavicirrus* (Yamaguti, 1940). В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1). Июнь. Местный, убиквист.

40. *Wardium pacificum* Spassky et Jurgalova, 1968. В кишечнике 1 серебристой чайки (1). Август. Приносной, северный.

Семейство Dilepididae Fuhrmann, 1907

41. *Alcataenia armillaris* (Rud., 1810). В кишечнике 4 очковых чистиков (9,3%; 1—5) и 3 толстоклювых кайр (2—14). Апрель, май, сентябрь. Местный, северный.

42. *Alcataenia campylacantha* (Krabbe, 1865). В кишечнике 1 очкового чистика (2,3%; 2). Май. Приносной, северный.

43. *Alcataenia meinertzhageni* (Baer, 1956). В кишечнике 1 толстоклювой кайры (1). Апрель. Приносной, северный.

Вид описан от чистиков Гренландии. На территории СССР отмечается впервые.

44. *Anomotaenia micracantha* (Krabbe, 1869). В кишечнике 9 чернохвостых чаек (7,8%; 2—10). Апрель, май, сентябрь. Местный, убиквист.

45. *Rissotaenia larina* (Krabbe, 1869). В кишечнике 3 тупиков-носорогов (1—6) и 1 старика (9). Май, июнь. Приносной, северный.

46. *Paricterotaenia porosa* (Rud., 1810). В кишечнике 1 серебристой чайки (60). Август. Местный, северный.

Семейство Tetrabothriidae Linton, 1831

47. *Tetrabothrius cylindracaenus* (Rud., 1819). В кишечнике 8 чернохвостых чаек (6,9%; 4—50). Апрель, август, сентябрь, октябрь. Местный, убиквист.

48. *Tetrabothrius crostris* (Loennberg, 1856). В кишечнике 1 серебристой чайки (14) и 95 чернохвостых чаек (81,7%; 1—500). Апрель — октябрь. Местный, убиквист.

49. *Tetrabothrius jägerskiöldi* Nybellin, 1916. В кишечнике 5 очковых чистиков (11,6%; 1—6), 2 толстоклювых кайр (1—11) и 1 старика (6). Май, август, сентябрь. Местный, убиквист.

КЛАСС ACANTHOCEPHALA (Rudolphi, 1808)

Семейство Polymorphidae Meyer, 1931

50. *Polymorphus* sp. В тонком кишечнике чернохвостой чайки (0,8%) 1 неполовозрелая самка. Июнь.

Скребень белого цвета. Тело удлиненное, расширенное в передней области и суживающееся к заднему краю. Длина тела 10,2 мм, максимальная ширина 1,05 мм. Хоботок цилиндрической формы, 0,61 мм длиной и 0,39 мм шириной. Крючки на хоботке располагаются в 18 продольных рядов по 6 крючков в каждом ряду. Наиболее крупный 4-й крючок, длина острия и корня которого 0,095 мм. Последний крючок шиповидный и не имеет корня. Шейка конической формы, 0,30 мм длиной. Позади шейки поверхность тела покрыта шипами. Шипы составляют 26 продольных рядов и занимают поле протяженностью 126 мм. Длина шипа 0,044 мм. Хоботковое влагалище мешковидное.

1,20 мм длиной и 0,45 мм шириной. Лемниски короче хоботкового влагалища, их длина 1,02 мм.

51. *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925). В кишечнике 1 японского баклана (3,7%; 1). Сентябрь. Местный, убиквист.

52. *Corynosoma strumosum* (Rud., 1802). В кишечнике 15 японских бакланов (55,5%; 2—72) и 1 очкового чистика (2,3%; 3). Май — октябрь. Местный, убиквист.

53. *Andracantha mergi* (Lündström, 1941). В кишечнике 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1), 12 очковых чистиков (27,9%; 1—5), 1 конюги-крошки (1), 1 тупика-носорога (1) и 1 японского баклана (3,7%; 1). Апрель — октябрь. Местный, убиквист.

54. *Andracantha phalacrocoracis* (Yamaguti, 1939). В кишечнике 12 японских бакланов (44,4%; 1—84) и 5 берингийских бакланов (1—10). Апрель, май, июнь, сентябрь. Местный, убиквист.

#### Семейство Plagiorhynchidae Golvan, 1960

55. *Prosthorhynchus* sp. В тонком кишечнике 1 японского баклана (2,7%; 2). Апрель.

Тело удлинено-цилиндрической формы, слегка расширенное в передней части. Хоботок цилиндрический, слегка сужен у основания. Крючки расположены в 12 продольных рядов. Поскольку хоботок был частично втянут, точное количество крючьев в продольном ряду подсчитать не удалось. Передние крючки имеют хорошо развитые острие и корень, у задних 11 крючков корень исчезает, острие меньше и тоньше. Хоботковое влагалище с двуслойной стенкой, прикрепляется к основанию хоботка.

Самец. Длина тела 5,7 мм, максимальная ширина в области лемнисков 0,76 мм. Длина хоботка приблизительно 0,7 мм, ширина 0,16 мм. У передних крючков длина острия 0,033 мм, длина корня 0,03 мм, у задних длина острия постепенно уменьшается до 0,016 мм. Хоботковое влагалище мешковидное, 0,75 мм длиной. Длина лемнисков 0,67 мм. Семенники овальные, располагаются друг за другом в средней части тела. Их размеры 0,72 × 0,42 мм. Цементные железы протоков 0,56 мм. Размеры бursy 0,42 × 0,29 мм.

Самка. Длина тела 13,84 мм, максимальная ширина 1,03 мм. Длина хоботка приблизительно 0,85 мм, ширина 0,21 мм. Хоботковые крючки самок больших размеров, чем самцов. Самый крупный крючок имеет лезвие длиной 0,042 мм, корень — 0,036 мм. Длина хоботкового влагалища 1,03 мм, лемнисков — 0,97 мм. Яйцо 0,056 × 0,016 мм. Средняя оболочка яйца влячивания в полюсы не образует.

#### Семейство Centrohynchidae Golvan, 1960

56. *Sphaerirostris turdi* (Yamaguti, 1939). В пищевode 1 белоплечего орлана (1). Март.

### КЛАСС NEMATODA Rudolphi, 1808

#### Семейство Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936

57. *Capillaria obsignata* Madsen, 1945. В кишечнике 2 чернохвостых чаек (1,7%; 1—1). Апрель, август. Местный, убиквист.

Вид зарегистрирован у широкого круга хозяев: курные, голуби, гусиные, воробьиные, ракшеобразные. Чайка в качестве хозяев этого паразита отмечается впервые.

#### Семейство Anisakidae Skrjabin et Karokhin, 1945

58. *Contracaecum* (C.) *spiculigerum* (Rud., 1809). В кишечнике и желудке 1 серебристой чайки (1), 30 чернохвостых чаек (26,1%; 1—

500), 5 толстоклювых кайр (1—55), 5 очковых чистиков (11,6%; 1—2), 4 берингийских бакланов (6—436), 26 японских бакланов (96,3%; 4—150). Апрель — октябрь. Местный, убиквист.

59. *Anisakis* sp. В пищеводе 2 малых вилохвостых качурок (14,2%; 1—2) и 1 белоплечего орлана (1). Апрель.

#### Семейство Tetrameridae Travassos, 1914

60. *Tetrameres* (*T.*) *skrjabini* Рапова, 1926. В мышечном желудке 28 чернохвостых чаек (24%; 1—15). Апрель — сентябрь. Местный, северный.

#### Семейство Acuariidae Seurat, 1913

61. *Paracuaria tridentata* (Linstow, 1877). В пищеводе и желудке 1 серебристой чайки (19) и 47 чернохвостых чаек (40,9%; 1—13). Апрель — октябрь. Местный, северный.

62. *Cosmocerphalus obvelatus* (Sreplin, 1825). В пищеводе 1 серебристой чайки (20), 31 чернохвостой чайки (26,9%; 1—150) и 3 очковых чистиков (6,9%; 1—2). Май — сентябрь. Местный, северный.

#### Семейство Schistorophidae Skrjabin, 1941

63. *Viktorocara guschanskoi* Leonov, 1958. В мышечном желудке 1 чернохвостой чайки (0,8%; 5). Май. Приносной, южный.

#### Семейство Streptocaridae Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1965

64. *Stegophorus stellaepolaris* (Рагона, 1901). В железистом желудке 1 чернохвостой чайки (0,8%; 1) и 1 толстоклювой кайры (1). Апрель, май. Приносной, северный.

65. *Stegophorus stercorarii* Leonov, Sergejeva et Simbaljuk, 1966. В мышечном желудке 4 конюг-крошек (1—1). Апрель, май. Приносной, северный.

#### Семейство Desmidocercidae Cram, 1927

66. *Desmidocercella* (*S.*) *incognita* Ssolonitzin, 1932. В воздухоносных мешках 2 берингийских бакланов (5—28) и 17 японских бакланов (47%; 1—27). Апрель — октябрь. Местный, северный.

### Фаунистический анализ

Семейство чайковые. Вскрыто 116 экз. птиц 2 видов: 114 чернохвостых и 2 серебристых чайки. Все исследованные птицы были заражены гельминтами, наиболее сильно трематодами и цестодами и очень слабо акантоцефалами. Фауна гельминтов чаек богата в видовом отношении и состоит из 48 видов, в том числе 32 вида трематод, 7 цестод, 7 нематод и 2 скребней. Относятся эти виды к 27 семействам. Более половины числа видов гельминтов встречены у чаек в единичных случаях и небольшом количестве. Из трематод наиболее разнообразно представлены семейства *Microphallidae* (7 видов) и *Galactosomatidae* (5 видов). Зарегистрированные нами виды микрофаллид (кроме *Maritrema sachalinica*) более приурочены к куликам, чем чайкам; встречаются они у чаек редко, лишь *Microphallus piritum* найден у 14,8% вскрытых птиц. Обнаруженные галактозоматиды являются облигатными паразитами чаек. Высокая степень зараженности чернохвостой чайки *Stictodora japonicum* и *S. lari* отмечалась сразу же по ее прилету и в течение всего времени пребывания на гнездовье. Кроме этих видов, массовыми гельминтами чаек являлись также *Heterophyopsis continua major*, *Cryptocotyle lingua*, *Renicola lari*.

Высокий процент зараженности чаек цестодами (91,4%) обусловлен сильной инвазией их *Tetrabothrius erostris*. Этот паразит был зарегистрирован у чернохвостых чаек всех возрастных групп и на протяже-

нии всего сезона исследования. Обнаруженные у чернохвостой чайки 2 вида акантоцефалов относятся к семейству Polymorphidae. Возможно, эти скребни являются случайными в гельминтофауне чаек, поскольку оба вида представлены неполовозрелыми особями. Из нематод преобладали виды семейства Ascaridae. Наиболее распространенными паразитами чаек оказались *Parascaris tridentata*, *Cosmocephalus obvelatus*, *Tetrameres skrjabini* и *Contracaecum spiculigerum*.

Анализ путей заражения чаек показал, что подавляющее большинство из обнаруженных гельминтов попадает в организм чаек через рыб. Так, дополнительными хозяевами 12 видов гельминтов — сем. Heterophyidae, Galactosomatidae, Rencolidae, Liliatrematidae, Strigeidae (*Cardiocephalus longicollis*), Anisakidae — являются морские рыбы; 7 видов — сем. Echinostomatidae, Opisthorchidae, Strigeidae (*Cotylurus japonicus*), Diplostomatidae, Ligulidae, Dilepididae (*Paricterotaenia porosa*), Anisakidae — пресноводные рыбы. Большое значение в инвазии этих птиц гельминтами имеют также ракообразные. Через морских ракообразных чайки инвазируются 10 видами гельминтов — сем. Microphallidae, Streptocaridae (*Cosmocephalus obvelatus*), Polymorphidae, — через пресноводных — 5 видами (сем. Hymenolepididae, Tetrameridae, Ascaridae). Дополнительными хозяевами трематод семейства Brachylaemidae являются наземные моллюски, а семейств Digycoeliidae, Plagiorchidae и Prosthogonimidae — насекомые. Заражение чаек геогельминтом *Capillaria obsignata* происходит при заглатывании вместе с водой яиц.

В гельминтофауне чайковых наряду с характерными для птиц этого семейства паразитами (16 видов) имеется большое число видов (13), встречающихся у широкого круга рыбоядных птиц. Большую группу видов (13) составляют паразиты, приуроченные к птицам других семейств отряда ржанкообразных (ржанковым и чистиковым) или других отрядов (гагарам, поганкам, веслоногим, пластинчатоклювым, хищным и воробьиным).

Семейство ч и с т и к о в ы е. Исследован 71 экз. птиц 6 видов. Из них более половины вскрытых птиц приходится на долю очкового чистика, тогда как остальные виды представлены единичными вскрытиями. К ним в основном относятся пролетные и зимующие в заливе птицы. Общий процент зараженности чистиковых в заливе оказался довольно высоким (88,7%). Зарегистрировано 18 видов гельминтов (трематод — 7 видов, цестод — 5, нематод — 4 и скребней — 2), принадлежащих 13 семействам. Большинство семейств представлено 1 видом, лишь сем. Dilepididae — 4 видами, из которых 3 относятся к роду *Alcataenia*.

Гельминтофауна чистиковых состоит в основном из широко распространенных среди морских птиц видов. Специфичными являются *Micropharyphium shigini*, *Alcataenia campylacantha*, *A. meinertzhageni* и *A. armillaris*, из которых первые 3 вида — заносные. Наиболее сильно чистиковые были заражены *Rencicola umigarasu* и *Andracantha mergi*. Обычными паразитами являлись также *Liliatrema skrjabini*, *A. armillaris* и *Contracaecum spiculigerum*.

Бедный состав гельминтофауны чистиковых по сравнению с такой чайковых, по-видимому, можно объяснить высокой экологической специализацией чистиковых. Чистики добывают корм только из воды, но совершенно не приспособлены к собиранию пищи на суше, а тем более к охоте в воздухе. Основную роль в заражении гельминтами чистиковых играют морские рыбы. Они являются дополнительными хозяевами *Cryptocotyle lingua*, *Stictodora lari*, *Rencicola umigarasu*, *Liliatrema skrjabini* и *Contracaecum spiculigerum*; резервуарными хозяевами *Corynosoma strumosum* и *Andracantha mergi*. Через ракообразных чистиковые заражаются *Pseudospelotrema japonica* и *Cosmocephalus obvelatus*, а через олигохет — *Alcataenia armillaris*.

Семейство качурковые. Исследовано 14 экз. малой вилхвостой качурки, в том числе 7 птенцов. Гельминты обнаружены у 5 птиц. Птенцы были инвазированы *Cryptocolyle lingua* и *Anisakis* sp., взрослые птицы — *Renicola imigarasu* и *Anisakis* sp. В заливе Петра Великого эти виды являются широко распространенными паразитами рыбоядных птиц.

Семейство баклановые. Вскрыто 34 птицы 2 видов: 7 экз. берингийского и 27 экз. японского бакланов. Выявлена высокая экстенсивность инвазии бакланов представителями трех классов гельминтов: трематоды и нематоды обнаружены у всех исследованных птиц, скребни — у 82,4%. Цестоды обнаружены у 1 японского баклана. Гельминтофауна баклановых включает в свой состав 13 видов: 5 видов трематод, 1 цестод, 5 скребней и 2 нематод. Распределены они по 8 семействам, из них сем. Polymorphidae представлено 4 видами, остальные 1—2 видами каждое. Зарегистрированные гельминты являются в основном облигатными паразитами бакланов; к ним относятся *Galactosomum phalacrocoracis*, *Renicola vladica*, *Liliatrema skrjabini*, *L. sobolevi*, *Desmidocercella incognita*, *Andracantha phalacrocoracis*, а также *Schistocephalus solidus* и *Contracaecum spiculigerum*. Факультативными паразитами бакланов являются *Renicola imigarasu*, *Corynosoma strumosum* и *Andracantha mergi*, а случайным — *Southwellina hispida*.

Показатели зараженности бакланов отдельными видами гельминтов высокие. Экстенсивность инвазии *Contracaecum spiculigerum* достигала 90%, а интенсивность — более 500 экз.; *Liliatrema skrjabini* зарегистрирован у 76,9% исследованных птиц с интенсивностью более 1000 экз. Массовыми гельминтами являлись также *Renicola vladica*, *Desmidocercella incognita*, *Andracantha phalacrocoracis* и *Corynosoma strumosum*.

Заражаются бакланы гельминтами через морских рыб, которые выполняют роль дополнительного или резервуарного хозяина. Причем бакланы обычно поедают рыбу средних размеров, которая довольно интенсивно заражена личинками гельминтов, чем и объясняется высокая степень инвазии птиц. Однако узкая специализация бакланов в питании обедняет качественный состав их гельминтофауны.

Семейство ястребиные. У единственного вскрытого белоплечего орлана обнаружены личинка нематоды рода *Anisakis* и скребень *Sphaerirostris turdi*. Оба вида являются, вероятно, нехарактерными для этой птицы. *Sphaerirostris turdi* — паразит воробьиных и в кишечник орлана мог попасть вместе с окончательным хозяином. Отсутствие «своих» гельминтов у орлана объясняется, возможно, питанием в зимний период (когда он был добыт) в основном падалью.

Исследование гельминтофауны птенцов чернохвостой чайки, очкового чистика, малой вилхвостой качурки и японского баклана, а также использование литературных данных позволили нам установить место заражения птиц теми или иными гельминтами. В результате анализа выявлено, что из 66 зарегистрированных видов 47 являются местными, 14 — приносными. Среди приносных 8 видов относятся к «северным» формам (обнаружены у пролетных и зимующих в заливе птиц) и 6 видов — к «южным» формам. Среди местных гельминтов к категории «северных» мы относим 22 вида, к категории «убиквистов» — 25 видов. Вполне возможно, что при дальнейшем изучении гельминтов птиц выявится большее число «убиквистов». Известно, что в изменении гельминтофауны мигрирующих птиц большую роль играет взаимное расположение ареалов гнездования и зимовок. «Наибольшим количеством эндопаразитов-убиквистов обладают, по-видимому, птицы, не меняющие зимой характера своей пищи и отлетающие на зиму сравнительно недалеко» [Догель, 1941, с. 249] Гнездящиеся в заливе чистиковые в зимнее вре-

мя встречаются либо в пределах гнездовой области, либо откочевывают в южную часть Японского моря. Чернохвостая чайка зимует в основном в Корейском проливе, а бакланы откочевывают до Юго-Восточного Китая. Категория «убиквистов» преобладала в гельминтофауне чистиковых и бакланов. У чистиковых отмечено 2 вида «северных» гельминтов, 8 «убиквистов» и 6 приносных. У бакланов — 3 «северных» вида, 9 «убиквистов» и 1 приносной. В гельминтофауне чернохвостой чайки «северных» гельминтов было несколько больше — 19 видов, «убиквистов» — 18, приносных — 8.

Среди найденных нами гельминтов имеются возбудители серьезных заболеваний рыб. Так, метацеркарии трематод рода *Galactosomum*, локализуясь в промежуточном мозгу рыб, способны вызвать заболевание вертеж [Kituiga, Endo, 1979]. В жизненно важных органах (в тканях глаз, паренхиматозных органах, на жабрах, брыжейке и т. д.) встречаются личинки десмидоцерцид, лилиатрематид, галактосоматид; при высокой интенсивности инвазии они являются причиной гибели рыб. Ряд гельминтов, личинки которых локализируются в мышцах и под кожей головы и тела (гетерофииды, лилиатрематиды, полиморфиды), влияют на снижение товарной сортности рыб при ее реализации.

Чернохвостая чайка может играть определенную роль в распространении трематод рода *Diplostomum*, являющихся возбудителями паразитической катаракты пресноводных рыб. А обнаруженные у этой птицы трематоды *Prosthogonimus cuneatus* и *Cotylurus japonicus* относятся к возбудителям опасных заболеваний домашних птиц (простогонимоз и котилуроз).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Белопольская М. М. Обзор паразитофауны птиц Судзукского заповедника (Приморье). — Паразитол. сб., 1963, т. 21, с. 221—244.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., Учпедгиз, 1941. 286 с.
- Ошмарин П. Г. Паразитические черви млекопитающих и птиц Приморского края. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 320 с.
- Ошмарин П. Г., Парухин А. М. Трематоды и нематоды птиц и млекопитающих Сихотэ-Алинского заповедника. — Тр. Сихотэ-Алинского заповедника, 1963, вып. 3, с. 121—181.
- Kituiga M., Endo M. Вертеж рыб — заболевание, вызываемое метацеркариями трематоды. — Fish. Pathol., 1979, v. 13, N 4, p. 211—213 (япон.).

# О СИСТЕМАТИКЕ И НОМЕНКЛАТУРЕ НЕКОТОРЫХ НЕМАТОД РОДА *CONTRACAECUM* SENSU LATO (ASCARIDATA: ANISAKIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПАЦИФИКИ

П. С. ШЕЕНКО, С. Е. ПОЗДНЯКОВ

Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, Владивосток

К настоящему времени почти все зарубежные специалисты<sup>1</sup> [Osche, 1958; Chabaud, 1965; Myers, 1975; и др.] вслед за Хартвичом [Hartwich, 1954, 1957, 1975] пришли к выводу о том, что род *Contracaecum* Railliet et Henry, 1912 в старом понимании (*sensu lato*) следует разделить на два рода — *Contracaecum sensu stricto* и *Thynnascaris* Dollfus, 1933.

В составе рода *Contracaecum sensu lato* числился ряд видов, систематическое положение которых в свете современной систематики, а иногда даже и валидность остаются неясными. В частности, в сводке Ямагути [Yamaguti, 1961] по систематике нематод среди многочисленных представителей рода *Contracaecum* (s. l.) перечислено 17 видов, описанных по личинкам. Из них 16 видов, найденных у рыб дальневосточных умеренных вод, описаны Фудзитой [Fujita, 1932, 1939, 1940]. Это *Contracaecum benimasu* Fujita, 1932; *C. crassicaudatum* Fujita, 1939; *C. elongatum* Fujita, 1939; *C. hippoglossi* Fujita, 1932; *C. hypomesi* Fujita, 1940; *C. longispiculum* Fujita, 1940; *C. mesopi* Fujita, 1940; *C. naitoi* Fujita, 1932; *C. ochotense* Fujita, 1932; *C. okadai* Fujita, 1940; *C. oshorocnsis* Fujita, 1940; *C. salvelini* Fujita, 1940; *C. taii* Fujita, 1932; *C. tridentatum* Fujita, 1939; *C. robustum* Fujita, 1940; *C. unidentatum* Fujita, 1939. Первоописания этих видов опубликованы в изданиях, в настоящее время представляющих редкость. В монографии А. А. Мозгового [1953] приведены описания лишь 5 из этих видов, для остальных из-за недоступности литературы упомянуты лишь названия. Ни один из упомянутых 16 видов никем впоследствии не регистрировался, несмотря на большой объем работ, выполненных советскими и японскими гельминтологами в тех же районах, где Т. Фудзита производил сбор своего материала.

Мы имели возможность ознакомиться с работами Фудзиты, в которых опубликованы описания рассматриваемых нематод. Основываясь на исследовании большого оригинального материала, собранного в бореальных водах северо-западной части Тихого океана сотрудниками лаборатории и авторами настоящей статьи, а также проанализировав литературные данные, мы пришли к выводу, что приведенные Фудзитой первоописания видов имеют морфологические характеристики личиночных и ювенильных стадий развития 3 ранее описанных видов нематод, обладающих следующими диагностическими признаками.

<sup>1</sup> Большинство отечественных авторов [Гаевская, Копалева, 1975; Парухин, 1976; Бауер, Мусселиус, Николаева, Стрелков, 1977; и др.] до сих пор разделяют точку зрения Мозгового и Шадматовой [1973], отстаивавших старое понимание рода *Contracaecum*

1. Кишечный и желудочный отростки приблизительно равны, кишечный обычно меньше половины длины пищевода. Экскреторная пора открывается на уровне первого кольца. Хвостовой конец личинок III стадии развития с одним полым терминальным шипом, у личинок IV стадии и взрослых особей с терминальным бугорком, усаженным мелкими бородавковидными склероциями. Личинки этого типа относятся к виду *Thynnascaris adunca* [Вальтер, 1970].

2. Кишечный отросток в 5—8 раз короче желудочного. Экскреторная пора открывается на уровне первого кольца. Хвостовой конец личинок III стадии несет один маленький кутикулярный шип, у личинок IV стадии с 1—2 десятками игловидных шипов. Эта форма относится к виду *Thynnascaris fabri*. В. М. Николаева и Н. Н. Найденова [1964] впервые описали личинку этого вида от рыб Средиземного моря.

3. Кишечный и желудочный отростки приблизительно равны, кишечный обычно длиннее половины пищевода. Экскреторная пора открывается на вентральной стороне головного конца. Кутикула с грубо исчерченной, таблитчатой поверхностью, в области хвоста кольчатая, без шипов. Соответствует описанию личинки III стадии *Contracaecum osculatatum*, описанной Макклелландом и Роналдом [MacClelland, Ronald, 1974].

Другие дифференциальные признаки, использованные Фудзитой, непригодны по следующим причинам.

Во-первых, морфологические различия, характерные для отдельных личиночных стадий нематод рассматриваемой группы, Фудзита ошибочно расценивает как видовые. Так, все указанные выше виды описаны из полости тела рыб — место, которое нематоды родов *Thynnascaris* и *Contracaecum* заселяют только у промежуточных или резервуарных хозяев. Здесь личинки *Th. fabri* обычно линяют, переходя от III стадии развития к IV, а у *Th. adunca* линька может происходить дважды (от III к IV и от IV к V стадии, по Вальтер, 1974), что с учетом идущего при этом морфогенеза дает большее разнообразие личиночных форм. По рисункам и описаниям Фудзита можно довольно точно определить этапы морфогенеза найденных им нематод. Так, нематоды с набором морфологических признаков, соответствующих описанию личинок III стадии *Th. adunca*, описаны как виды *C. hippoglossi*, *C. mesopi*, *C. oshoroensis*; IV стадии — как *C. benimasu*, *C. crassicaudatum*, *C. elongatum*, *C. ocholense*; IV и V — как *C. hypomesi*. Виды *C. okadai* и *C. salvelini* описаны по ювенильным особям. Нематоды с набором морфологических признаков, характерных для *Th. fabri*, описанные им как *C. naitoi* и *C. taii*, находились на IV стадии развития, а виды *C. unidentatum* и *C. tridentatum* — на III стадии.

Во-вторых, Т. Фудзита принимает неполовозрелых самцов за самок и в дальнейшем использует половые различия как видовые. Половая трубка у самцов аскаридат одинарная и открывается в ректум, у самок — двуветвистая, с вульвой близ середины тела. На основе «необычной» топологии половых органов «самок» Т. Фудзита выделяет виды *C. benimasu*, *C. ocholense*, *C. okadae*, *C. oshoroensis* (виды с признаками *Th. adunca*) и *C. naitoi* (с признаками *Th. fabri*). Самцами он считает только особей с развитым копулятивным аппаратом — спиккулами и половыми сосочками. Последние, как известно, закладываются неодновременно и в процессе онтогенеза развиваются неодинаково. Различия в числе и форме половых сосочков Т. Фудзита ошибочно использует в диагнозах видов *C. hypomesi*, *C. longispiculum*, *C. okadai* и *C. salvelini*.

В-третьих, участки пищеводной трубки, лежащей впереди от желудка, Т. Фудзита делит на два отдела: пре- и постэзофагус. Такое деление пищевода обычно для нематод отряда Spirurida, а у аскаридат не встречается. Поэтому указание на наличие этих образований у видов

*C. benimasu*, *C. crassicaudatum*, *C. hippoglossi*, *C. longispiculum*, *C. oshoroensis*, *C. saluelini* (виды с признаками *Th. adunca*) и *C. tali*, *C. naitoi* (с признаками *Th. fabri*) является ошибкой. Кроме того, Фудзита не полностью представлял себе трехмерную структуру головного конца нематод рода *Contracaecum* s. l. (в действительности очень сложную и удовлетворительно изученную позднее Г. Хартвихом [Hartwich, 1954] и этапы ее формирования. Отказ от унифицированной терминологии при описании строения псевдолабий, наряду с неполной проработкой внешних и внутренних линий, привел к тому, что в описаниях Фудзиты головной конец каждой нематоды IV и V стадий оказывается в чем-то отличным от всех прочих. Принципиальное значение это получает при разделении видов *C. tridentatum* и *C. unidentatum* (виды с признаками *C. osculatum*), здесь различия заключаются в неодинаковом развитии зачатков псевдолабий, которые, впрочем, не выходят за рамки изменчивости личинок *C. osculatum*.

Что касается морфометрических характеристик (особенно при оценке соотношения длины желудочного и кишечного отростков), то цифровые данные в тексте часто не соответствуют пропорциям органов, изображенных на рисунках. Это свидетельствует о небрежности Фудзиты при проведении измерений.

Таким образом, нет никаких оснований считать описанные Фудзитой формы самостоятельными видами. Этот вывод подтверждается также недавними, очень масштабными работами по определению фауны анизакид, паразитирующих у рыб Японии [Кояма, 1974], в ходе которых выявлены только 4 типа личинок нематод рода *Contracaecum* s. l. Проанализировав данные, приведенные при их описании, мы имеем достаточно оснований, чтобы считать:

*Thynnascaris* sp. l. Форма А (= *Contracaecum* sp. l. in Yamaguti, *Contracaecum* sp. l. A. in Kagei et al., 1967)<sup>2</sup> является личинкой третьей стадии *Thynnascaris fabri*;

*Thynnascaris* sp. l. Форма В (= *Contracaecum* sp. l. C. in Kagei et al., 1967) является личинкой четвертой стадии *Thynnascaris adunca*;

*Thynnascaris* sp. l. Форма С (= *Contracaecum* sp. l. D. in Kagei et al., 1967) является личинкой третьей стадии *Thynnascaris adunca*;

*Contracaecum* sp. l. (= *Contracaecum* sp. В in Kagei et al., 1967) является личинкой *Contracaecum osculatum*.

Нами не затронут еще вид «*Contracaecum*» *robustum* Fujita, 1939 nec Chandler, 1935 от горбуши, который, судя по рисунку и характеристике головного конца, может быть отнесен только к семейству *Cucullanidae*. В дальневосточных умеренных водах зарегистрировано два вида нематод этого семейства — *Cucullanus heterochrous* и *C. truttae*, причем у лососевых первый вид, поражающий в основном бентофагов, не обнаружен ни разу, несмотря на большое (несколько тысяч) количество вскрытий. *Cucullanus truttae* специфичен для лососей, обитающих у азиатских берегов, и встречается довольно часто [Мамаев и др., 1959]; следует полагать, что гельминтов именно этого вида Фудзита описал как *Contracaecum robustum*.

Таким образом, 15 видов, описанных Фудзитой, и 4 формы личинок, приведенных в работе Т. Кояма, являются синонимами трех видов нематод, относимых ранее к роду *Contracaecum* (s. l.), а именно:

*Thynnascaris adunca* (Rud., 1802) Hartwich, 1957 Syn.<sup>3</sup> *Contracaecum aduncum* (Rud., 1802) Baylis, 1920; *C. benimasu* Fujita, 1932; *C. crassicaudatum* Fujita, 1939; *C. elongatum* Fujita, 1939, *C. hippoglo-*

<sup>2</sup> Названия в скобках синонимизированы Коямой [Кояма, 1974].

<sup>3</sup> Здесь и ниже приведены синонимические названия, которые употреблялись для обозначения нематод, обнаруженных в дальневосточных водах. Более обширный список синонимов сем. у Хартвиха [Hartwich, 1975].

ssi Fujita, 1940; *C. hypomesi* Fujita, 1932; *C. longispiculum* Fujita, 1940. *C. mesopi* Fujita, 1940; *C. ochotense* Fujita, 1932; *C. okadai* Fujita, 1940. *Thynnascaris okadai* (Fujita, 1940) Hartwich, 1957; *C. oshoroensis* Fujita, 1940; *C. salvelini* Fujita, 1940; *Thynnascaris* sp. l. B; *C.* sensu Koyama, 1974; *Contracaecum* sp. l. C; D; sensu Kagei et al., 1967. *Thynnascaris jabri* (Rud., 1819) Hartwich, 1964 Syn. *Contracaecum jabri* (Rud., 1819) Baylis, 1923; *C. naitoi* Fujita, 1932; *C. laii* Fujita, 1932; *Contracaecum* sp. l. in Yamaguti, 1935; 1941; *Contracaecum* sp. l. A. sensu Kagei et al., 1967; *Thynnascaris* sp. l. A. sensu Koyama, 1974. *Contracaecum osculatum* (Rud., 1802) Baylis, 1920 Syn. *Contracaecum tridentatum* Fujita, 1939; *C. unidentatum* Fujita, 1939; *Contracaecum* sp. l. B sensu Kagei et al., 1967; *Contracaecum* sp. l. in Koyama, 1974.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бауер О. П., Мусселнус В. А., Николаева В. М., Стрелков Ю. А. Иктиопатология. М.: Пищ. пром-сть, 1977. 431 с.
- Вальтер Е. Д. Морфологические исследования личинок *Contracaecum aduncum* (Rud., 1802) Baylis, 1920. — Тр. Беломорск. ст. МГУ, 1970, с. 106—112.
- Вальтер Е. Д. Необычная локализация половозрелых *Contracaecum aduncum* у рыб. — В кн.: 9-я сессия ученого совета по биологическим ресурсам Белого моря и внутренним водоемам Европейского севера. 1974, с. 274—276.
- Гаевская А. В., Ковалева А. А. Болезни промысловых рыб Атлантического океана. Калининград: Калинингр. кн. изд-во, 1975. 124 с.
- Мамаев Ю. Л., Парухин А. М., Баева О. М., Ошмарин П. Г. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграции этих рыб. Владивосток, 1959. 73 с.
- Мозговой А. А. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. Кн. 2. Основы нематодологии. М.: Изд-во АН СССР, 1953, т. 2, 616 с.
- Мозговой А. А., Шахматова В. И. Аскариды животных и человека и вызываемые ими заболевания. Кн. 3. Основы нематодологии. М.: Изд-во АН СССР, 1973, т. 23, 247 с.
- Николаева В. М., Найденова Н. Н. Нематоды пелагических и придоннопелагических рыб морей средиземноморского бассейна. — Тр. Севастопольск. био. ст., 1964, т. 17, с. 125—158.
- Парухин А. М. Паразитические черви промысловых рыб южных морей. Киев: Наукова думка, 1976. 182 с.
- Chabaud A. G. Systematique des nematodes: ordre des Strongylida, ordre Ascaridida et ordre Spirurida. — In: Traite de Zoologie. Nematelminthes. Paris. Masson et Cie, 1965, t. 4, fasc. 3, p. 732—1497.
- Fujita T. On new Nematodes (*Contracaecum*) in Fishes of Japan. — Bull. School. Fishery Hokkaido Imp. Univ., 1932, v. 2, p. 36—40.
- Fujita T. On the nematoda-parasites of the pacific salmon. — J. agricultur Hokkaido Imp Univ., 1939, v. 42, pt 3, p. 239—266.
- Fujita T. Further Notes on Nematodes of Salmonoid Fishes in Japan. — Jap. J. Zool., 1940, v. 8, p. 377—394.
- Hartwich G. Die Vorderdarmstrukturen, das Exkretionssystem sowie der Kopfban der Ascariden und ihre taxonomische Bedeutung. — Wiss. Z. Univ. Halle. Math-Nat. Reihe, 1954, Bd 3, H. 6, p. 1171—1193.
- Hartwich G. Zur Systematik der Nematoden-Superfamilie Ascaridoidea — Zool. Jahrb. Sys., 1957, 85, H. 3, p. 211—252.
- Hartwich G. Schlauchwürmer, Nematelminthes Rund-order Fadenwürmer, Nematoda parasitische Rundwürmer von Wirbeltieren. I. Rhabditida und Ascaridida — In: Die Tierwelt Deutschlands, 1975, Teil 62, 3 256 p.
- Koyama T. Morphology and systematics of larvae of *Anisakis* and related species — In: «Gyornis to anisakis» Suisangaku shirizu, 7. Tokyo: Kosheisha Koseikaku Publishing Co., 1974, p. 9—19.
- MacClelland G., Ronald K. In vitro development of the nematode *Contracaecum osculatum* Rudolphi, 1802 (Nematoda: Anisakidae) — Can. J. Zool., 1974, v. 52, N 7, p. 847—855.
- Myers B. The Nematodes That Cause Anisakiasis — J. Milk Food Technol., 1975, v. 38, N 12, p. 774—782.
- Osche G. Beiträge zur Morphologie, Ökologie und Phylogenie der Ascaridoidea (Nematoda). Parallelen in der Evolution von Parasit und Wirt — Z. Parasitenkunde, 1958, Bd 18, N 6, p. 479—572.
- Yamaguti S. Systema helminthum V 3 Nematodes of Vertebrates. N.-York, London: Int. Publ., 1961, 1262 p.

# ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЗАРАЖЕННОСТИ ЦЕСТОДАМИ РЫБ ПРЕСНЫХ ВОД КАМЧАТКИ

Т. Е. БУТОРИНА, Б. И. КУПЕРМАН

Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток  
Институт биологии внутренних вод АН СССР, Борок

Исследования паразитофауны водоемов Камчатки, проведенные в последнее время, позволили получить новые сведения о лососевых рыбах этого региона. При изучении паразитофауны нерки оз. Азабачьего в пределах локального стада были выделены экологические группировки молоди, составляющие структуру субизолятов [Коновалов, 1972, 1974, 1975; Коновалов и др., 1970]. На основании анализа паразитофауны гольцов этого же озера получены данные об изменениях их экологии в онтогенезе [Буторина, 1975, 1978], освещены некоторые вопросы зоогеографии и истории расселения этих рыб [Буторина и др., 1980]. В последнее время расшифрованы жизненные циклы и выяснены особенности биологии и экологии цестод рода *Eubothrium* [Куперман, 1978], которые служат индикаторами разных видов лососевых рыб Камчатки.

Цель настоящей работы — на основании данных о зараженности цестодами уточнить представления о характере питания некоторых рыб водоемов Камчатки, занимаемых ими биотопах, миграциях, структуре локальных стад, а также использовать цестод для разграничения внутривидовых экологических группировок лососей.

Материалом послужили сборы цестод при паразитологическом обследовании разных видов рыб в нижнем течении р. Камчатка, оз. Азабачьем, р. Азабачьей, соединяющей его с р. Камчатка, и в Камчатском заливе Тихого океана в летние месяцы 1970—1979 гг. Дополнительный материал для сравнения был собран в р. Кишимшина (нижнее течение р. Камчатка) и в оз. Кроноцком (табл. 1). Кроме того, привлекались литературные данные [Мамаев и др., 1959; Стрелков, 1960; Спасский и др., 1961; Коновалов и др., 1970; Коновалов, 1971].

## Зараженность рыб пресных вод Камчатки цестодами

Нерка проводит в пресной воде до миграции в море от нескольких месяцев до четырех лет [Коновалов, 1971]. Основу ее питания в этот период составляют планктонные ракообразные [Крогиус, Крохин, 1956; Смирнов, 1975]. У молоди нерки в водоемах Камчатки мы обнаружили *Diphyllobothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, *Proteocephalus exiguus* (табл. 2), которых она приобретает, питаясь копеподами. Эти паразиты типичны для нерки как азиатского, так и американского побережья [Ахмеров, 1955; Мамаев и др., 1959; Трофименко, 1962; Коновалов, 1971; Dombroski, 1955; Smith, 1973; Boyce, 1974; и др.]. В меньшей степени молодь этого вида заражена *Cyathocephalus truncatus* (табл. 2), инвазия которым связана с поеданием бокоплавов.

Видовой состав рыб, исследованных в водоемах Камчатки

Таблица 1

Вид	Р. Камчатка	Р. Азабачья	Оз. Азабачья	Всего
Нерка ( <i>Oncorhynchus nerka</i> ) молодь (1+—2+) серебряшка	—	—	56	72
Кижуч ( <i>O. kisutch</i> ) молодь (1+—2+)* половозрелый	16	—	—	247
Кета ( <i>O. keta</i> ) молодь (1+)**	35	49	163	47
Чавыча ( <i>O. tshawytscha</i> ) молодь (1+—2+) половозрелая	30	—	—	50
Мальма ( <i>Salvelinus malma</i> ) молодь (1+—3) озерно-речная проходная ручьевая***	17	—	—	360
Голец ( <i>S. albus</i> )**** молодь (1+—3) озерно-речной проходной	—	—	47	168
Кунджа ( <i>S. leucomaenis</i> ) молодь (1+—3) речная проходная	15	30	161	55
Микижа ( <i>Salmo mykiss</i> )	—	15	—	14
Трехиглая колюшка ( <i>Gasterosteus aculeatus</i> )	—	21	46	298
Девятииглая колюшка ( <i>Pungitius pungitius</i> )	—	39	32	37
Малоротая корюшка ( <i>Hypomesus olidus</i> )	15	—	15	140

\* Кроме того, вскрыто 66 экз. молоди кижуча в р. Кишимшина.

\*\* Молодь кеты и чавычи, а также 15 экз. мальмы дополнительно пойманы в Камчатском заливе вблизи устья р. Камчатка.

\*\*\* Ручьевая мальма отлавливалась как в озере так и во впадающих в него речках.

\*\*\*\* Дополнительно исследовано 4 экз. этого же вида из оз. Кроноцкого.

Молодь кижуча остается в пресной воде 1—2 года. У нее найдены те же виды цестод, что и у нерки (табл. 2). Однако этот вид слабее заражен *Diphyllbothrium* sp., в то время как *S. truncatus* у кижуча заметно преобладает, что связано с большим значением бентоса в его пищевом рационе (Зорбиди, 1970; Коновалов, 1971).

Заражение молоди кижуча *E. salvelini* и *Diphyllbothrium* sp. может происходить при питании планктоном, но возможен и другой путь — в результате поедания зараженной рыбы. В этом случае индекс обилия паразита, как правило, оказывается значительно выше. Так, в оз. Азабачьем он составил для *Diphyllbothrium* sp. 6.2 у кижуча и лишь 0.1—1.6 у нерки. Изучение содержимого желудков молоди кижуча оз. Азабачьего также подтвердило ее питание рыбой. Хищный характер питания молоди этого вида отмечается и в других водоемах Камчатки [Зорбиди, 1970; Смирнов, 1975]. Таким образом, наши данные согласуются с данными других авторов о различиях в характере питания и территориальной разобщенности одноразмерной молоди нерки и кижуча в озерах: нерка держится в основном в пелагиали (где питается планктоном), а молодь кижуча — на мелководье (где поедает бентос или хищничает) [Смирнов, 1975; Margolis, 1965].

## Зараженность лососевых рыб Камчатки цестодами

Вид рыб и водоем	<i>Diphyllobothrium</i> sp	<i>Eubothrium salvelini</i>	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<i>Proteocephalus exiguus</i>
<b>Мерля (молодь)*</b>				
оз. Курьяльское	93,3** (4,7)***	26,7 (0,8)	0	20,0 (1,2)
оз. Дальнее	52,0 (0,9)	22,0 (0,4)	0	18,0 (0,2)
оз. Алабачье	53,3 (1,6)	6,7 (0,1)	13,3 (0,3)	0
<b>Кижуч (молодь)</b>				
оз. Дальнее*	0	8,0 (0,3)		
оз. Алабачье	2,5—28,3 (0,02—6,2)	2—18,2 (0,1—2,0)	44,0—85,7 (1,8—3,4)	22,0 (14,7) 0—8,0 (0—0,04)
<b>Озерно-речной голец</b>				
оз. Алабачье	83,3 (8,5)	91,7 (22,8)	0	0
р. Алабачья	84,6 (7,5)	92,3 (31,4)	0	7,7 (0,1)
оз. Кроноцкое	2 из 4 (4,3)	4 из 4 (11,3)	0	0
<b>Озерно-речная мальма</b>				
оз. Алабачье	0	0		
р. Алабачья	0	0	33,9 (5,3) 33,3 (2,9)	16,9 (0,5) 6,7 (0,1)
<b>Туподная кунджа</b>				
оз. Алабачье	70,0 (6,2)	20,0 (1,0)	0	0
оз. Ушки*	33,2 (2,3)	13,3 (1,9)	0	0
р. Николка*	0	13,3 (0,1)	0	0
р. Пенжина*	0	2 из 5 (2,8)	0	40,0 (0,4) 0
<b>Микляжа</b>				
оз. Алабачье	66,7 (2,3)	66,7 (2,0)	0	13,3 (0,1)
оз. Ушки	66,7 (1,3)	100,0 (15,0)	0	20,0 (1,2)
р. Николька	0	93,3 (10,3)	0	6,7 (0,1)
в. Камчатка***	7,1 (0,2)	92,8 (18,6)	7,1 (0,1)	0

\* По данным С. М. Коновалова [1971].

Здесь и в последующих таблицах: \*\* экстенсивность заражения, %; \*\*\* индекс обилия паразитов. *in situ* \* олоз экомы \* нэжубенго оньинтэ ижжжж энньашж В \*\*\* *bothrium speciosum*.

Разные виды рода *Salvelinus* встречаются во многих водоемах Камчатки [Саввантова, 1973]. У гольца в оз. Азабачьем преобладают *Eubothrium salvelini* и *Diphyllobothrium* sp. Значительный индекс обитания этих паразитов связан с питанием гольцов преимущественно рыбой, трех- и девятииглой колюшкой, малоротой корюшкой, молодь лосося [Кохменко, 1970; Буторина, 1978]. В то же время в оз. Кроноцком этот вид («белый» голец по Викторовскому [1975<sup>1</sup>]) слабее заражен названными паразитами, так как наряду с рыбой важное место в его рационе занимают беспозвоночные [Викторовский, 1975].

У мальмы *Diphyllobothrium* sp., *E. salvelini* в нашем материале не обнаружены<sup>2</sup>. Кроме того, она сильнее предыдущего вида заражена *Cyathocephalus truncatus* (табл. 2), поскольку бентос составляет основу питания мальмы [Кохменко, 1970, Буторина, 1978]. *Proteocephalus exiguus* встретился у обоих видов этого рода в незначительном количестве, так как они мало потребляют планктон [Кохменко, 1970].

Кунджа из озер Азабачьего и Ушки сильно заражена *Diphyllobothrium* sp. и *Eubothrium salvelini* (табл. 2), которых она приобретает, по всей видимости, в результате реинвазии, поедая зараженную рыбу. В реках Николка и Пенжина, где кунджа не питается молодь нерки и другими озерными рыбами, *Diphyllobothrium* sp. у нее не обнаружен [Коновалов, 1971]. В р. Николка кунджа также заражена *Proteocephalus exiguus* при незначительной интенсивности инвазии, что может быть связано с питанием копеподами.

Микижа наиболее сильно инвазирована *E. salvelini*, а в озерах (Азабачье, Ушки), кроме того, *Diphyllobothrium* sp. (табл. 2), что свидетельствует о хищном характере ее питания [Саввантова и др., 1973]. Это подтверждают и находки в кишечниках этих рыб плероцеркоидов *Schistocephalus*, которые могут быть получены при поедании зараженных колюшек. С другой стороны, у микижи в р. Камчатка найден *Cyathocephalus truncatus*, что указывает на возможность ее питания бентосом. В очень малом количестве у микижи встретился *P. exiguus*, так как планктон практически не используется в питании этого вида [Саввантова и др., 1973]. Интересно отметить, что в нижнем течении р. Камчатка у микижи нами найдены морские цестоды *Pelichnibothrium speciosum*. Ранее С. М. Коновалов [1971] на основании находок у этого вида *Anisakis* sp. предположил, что микижа может выходить в эстуарий. Наши находки подтверждают такую возможность.

Трехиглая колюшка образует в водоемах Камчатки туводные популяции, которые обитают совместно с лососевыми. В оз. Азабачьем у колюшки нами обнаружены *E. salvelini*, *Diphyllobothrium* sp., *Schistocephalus solidus*, *Proteocephalus filicollis* (табл. 3). Все эти паразиты заражают ее при питании веслоногими рачками. Из паразитов, связанных в своем цикле с бентосом, мы нашли у колюшки *Cyathocephalus truncatus*. Таким образом, судя по характеру зараженности, колюшка совершает миграции как на мелководье, так и в пелагиаль озера.

Другой эвригалинный вид колюшек — девятиглая — также образует туводные популяции в водоемах Камчатки. В озерах Азабачьем и Дальнем у нее найдены *Eubothrium salvelini*, *Schistocephalus pungitii*, *P. filicollis*, промежуточными хозяевами которых служат копеподы. В оз. Ближнем из названных цестод у нее обнаружен только *P. filicollis* [Коновалов, 1971]. *Sch. pungitii* найден у девятиглай колюшки в бассейне р. Плотникова (Спасский и др., 1961).

Малоротая корюшка обитает в водоемах Камчатки вместе с лосо-

<sup>1</sup> «Белый» голец оз. Кроноцкого, так же как голец-хищник оз. Азабачьего описан М. К. Глубоковским [1977а, б] как *S. albus*.

<sup>2</sup> По другим данным [Ахмеров, 1955; Спасский и др., 1961], мальма заражена этими цестодами.

Зараженность колюшек и корюшки водоемов Камчатки цестодами

Вид	Таблица 3						
	<i>Diphyllorhynchium</i> sp	<i>Eubothrium sakvelini</i>	<i>Cyathoscephalus truncatus</i>	<i>Proteocephalus exiguus</i>	<i>P. filicolis</i>	<i>Schistocephalus solidus</i>	<i>Sch. pungitii</i>
<b>Трехглазая колюшка</b>							
оз. Азабачье	4,4(0,07)	3,2(0,05)	1,7(0,01)	0	1(0,03)	22,1(0,22)	0
оз. Дальнее *	0	0	0	0	60,0(6,0)	80,0(1,0)	0
<b>Девятиглазая колюшка</b>							
оз. Азабачье	0	8,1(0,11)	0	0	2,7(0,02)	0	13,5(0,14)
оз. Дальнее *	0	0	0	0	13,3(0,1)	0	26,7(0,3)
оз. Ближнее *	0	0	0	0	6,3(0,1)	0	0
<b>Малеротая корюшка</b>							
оз. Азабачье	0	2,1(0,01)	0	12,1(0,2)	0	0	0
Р. Азабачья							

\* По данным С. М. Коловалова [1971].

севыми рыбами и колюшками. У нее встречаются *E. salvelini* и *Proteocephalus exiguus* (табл. 3), что связано с питанием корюшки преимущественно планктоном [Куренков, 1972].

### Цестоды как индикаторы экологических группировок в популяциях лососей

Анализ паразитофауны и изучение особенностей строения чешуи молоди нерки оз. Азабачьего [Коновалов и др., 1970] позволили выделить следующие экологические группировки у этого вида: пелагическую (планктофаги), прибрежную (бентофаги) и промежуточную (с смешанным типом питания). В качестве индикатора для разграничения «планктофагов» и «бентофагов» был предложен *Diphyllobothrium* sp. В одних субизолятах нерки были встречены обе группировки, в других обнаружены лишь планктофаги, что объясняется особенностями экологических условий на нерестилищах [Коновалов, 1972, 1974].

Проведенное нами в таком же плане исследование молоди кижуча показало, что в разных участках оз. Азабачьего она различается степенью зараженности цестодами (табл. 4). Многие годовики и двухго-

Таблица 4

Зараженность цестодами молоди кижуча бассейна р. Камчатка

Район	<i>Eubothrium salvelini</i>	<i>Diphyllobothrium</i> sp	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<i>Proteocephalus exiguus</i>
<b>Оз. Азабачье</b>				
Култучная — Аришкин	17,3(2,0)	28,3(6,2)	73,9(3,0)	0
Аришкин — Тимофеевская	0	3,7(0,04)	62,9(2,2)	0
Култучная	5,0(0,3)	2,5(0,02)	60,0(2,8)	0
Озерко	0	0	85,7(1,8)	0
Гешкин ключ	16,0(1,7)	4,0(0,04)	44,0(2,0)	8,0(0,04)
Рыбоводные ключи	18,2(0,1)	27,3(1,3)	63,6(3,4)	0
<b>Р. Азабачья</b>				
Дьяконовский ключ	2,0(0,02)	0	10,0(0,1)	0
<b>Р. Камчатка</b>				
р. Кишимшина	0	0	0	0

довики, пойманные в районе Култучная — Аришкин и в устье Рыбоводных ключей, более сильно заражены *Diphyllobothrium* sp., чем в других районах. Высокий показатель индекса обилия свидетельствует, по нашему мнению, о хищном типе питания, по крайней мере, части молоди в этих участках озера. С другой стороны, *Proteocephalus exiguus* обнаружен у молоди только в юго-восточной части озера у Гешкина ключа и в районе Озерка, где молодь, по-видимому, питается планктоном. Повсеместно она оказалась зараженной *Cyathocephalus truncatus* в результате потребления гаммарусов. Анализ содержимого желудков молоди кижуча показал, что во всех участках озера большое значение в ее питании имели личинки и имаго насекомых. Изучение паразитофауны и характера питания молоди кижуча приводит нас к мысли о существовании нескольких экологических группировок у этого вида, аналогично тому, что наблюдается у нерки. Наиболее многочисленная из них — энтомофаги (как годовики, так и двухгодовики) — питается преимущественно личинками и взрослыми насекомыми. Вторая группа также довольно многочисленная — бентофаги (обе возрастные группы), — в питании которой преобладает бентос гамма-

русы, понтопорей, несколько реже моллюски. И, наконец, третья группа, уступающая по численности двум первым, — хищники (в основном двухгодовики) — питается молодью корюшки, колюшкой, возможно, молодью нерки. Вполне вероятно, что молодь кижуча питается рыбой чаще, чем можно предполагать, исходя из паразитологических данных, так как при поедании сеголеток, еще свободных от паразита, заражения кижуча не происходит. Это тем более вероятно, что в р. Кишимшина нам не удалось найти *Diphyllbothrium* sp. у молоди этого вида, хотя мы неоднократно находили рыбу в ее желудках. Реже других встречалась молодь кижуча, которая использовала в пищу планктон (в основном сеголетки). В р. Азабачьей в устье Дьяконовского ключа и в самом ключе, а также в р. Кишимшина были обнаружены такие же экологические группы молоди.

С. М. Коновалов [1974] по аналогии с неркой дал гипотетическую схему строения субизолята кижуча оз. Азабачьего, в которой приводит только две экологические группировки: выраженный энтомофаг и менее выраженный энтомофаг. Нам представляется, что все три выделенные нами группировки (энтомофаг, бентофаг и хищник) могут входить в состав любого субизолята этого вида, хотя, как и в случае с неркой, возможны две или даже одна группировки в каких-либо субизолятах. Поскольку планктон заметно реже используется кижучем, выделять планктофагов, возможно, не имеет смысла.

Анализ паразитофауны гольцов из разных участков оз. Азабачьего и р. Азабачьей (табл. 5) свидетельствует о неравномерном распределении разных видов и форм, для дифференциации которых мы использовали соответствующих паразитов-индикаторов [Буторина, 1978]. В устьях рек Бушуйка и Пономарка, в районе Озерка, в р. Азабачьей в устье Дьяконовского ключа преобладает *S. albus*, так как зараженность индикаторами этого вида *Diphyllbothrium* sp. и *Eubothrium salvelini* здесь оказалась сильнее, чем в других районах (табл. 5). Гольцы-хищники выбирают места концентрации молоди лососей, колюшки, корюшки. В июне — июле в период нереста трехиглой колюшки в р. Утиной (приток р. Азабачьей) ловились в основном гольцы, зараженные *Diphyllbothrium* sp. и *E. salvelini*, желудки которых содержали много нерестовых колюшек. Во время нагульных миграций молоди корюшки в августе гольцы в районе Дьяконовского ключа питались ею.

В тех участках оз. Азабачьего, где более многочисленны бокоплав и моллюски, преобладала мальма *S. malma*. Зараженность рыб *Cyathocephalus truncatus* и другими паразитами, связанными с бентосом, оказалась здесь наиболее сильной (табл. 5).

В некоторых районах (устье р. Култучной, район Озерка) в значительном количестве найдены как гольцы, так и мальма. При этом, анализируя зараженность рыб паразитами-индикаторами, мы наблюдали расхождение их по питанию: *S. albus* питался колюшками, молодью лососей, тогда как мальма — бокоплавами и другими бентосными беспозвоночными.

Зараженность цестодами гольцов бассейна

Вид цестод	Дьяконовский ключ	Р. Пономарка	Р. Бушуйка	Сновидова — Аршкян
<i>Proteocephalus exiguus</i>	11,8(0,2)	21,4(1,0)	18,0(0,2)	20,0(0,2)
<i>Eubothrium salvelini</i>	68,0(13,1)	64,2(18,9)	45,4(10,6)	5,0(0,5)
<i>Diphyllbothrium</i> sp.	23,5(1,1)	28,5(2,1)	36,0(4,4)	5,0(1,2)
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	0	21,4(3,8)	0	25,0(2,5)

Сравнение зараженности цестодами рыб одного вида показывает, что ручьевая форма мальмы из р. Пономарка и из различных прибрежных участков озера более или менее равномерно заражена *Proteocephalus exiguus*. Аналогичная картина наблюдалась и у гольцов в отношении инвазии *Diphyllbothrium* sp. и *E. salvelini*. Мы не обнаружили существенных различий в зараженности этими паразитами гольцов из разных районов озера. Степень инвазии их достигала 100% при высокой интенсивности заражения. В то же время, по данным С. М. Коновалова [1971], в р. Камчатка (устье р. Азабачьей) гольцы слабее, чем в оз. Азабачьем, так как в реке они питаются в основном сеголетками нерки, свободными от паразита. Мальма из разных районов озера также различается по зараженности цестодами (табл. 6). Так, *Cyathocephalus truncatus* сильнее инвазирует ее в северо-восточной части (район тундры) и в северо-западной (районы Култучная —

Таблица 6

Зараженность цестодами мальмы бассейна оз. Азабачьего		
Район	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<i>Proteocephalus exiguus</i>
<b>Оз. Азабачье</b>		
Тимофеевский залив	26,7(3,9)	20,0(0,2)
Сновидова — Аришкин	45,5(4,5)	27,6(0,3)
Лотная — Землянка	37,5(2,0)	12,5(0,2)
Култучная — Ламутка	46,7(8,5)	20,0(0,6)
Рыбоводная	20,0(3,3)	30,0(1,4)
Култучная	50,0(2,3)	5 : 6(0,1)
Озерко	21,4(2,4)	0
Район тундры	5 из 9(6,4)	0
<b>Р. Азабачья</b>		
(среднее течение)	33,3(3,1)	6,7(0,1)

Ламутка и Сновидова — Аришкин). Мальма размером до 35 см наиболее сильно заражена *Proteocephalus exiguus* в устье Рыбоводных ключей. Таким образом, распределение и миграции лососевых рыб в пределах оз. Азабачьего и в системе оз. Азабачье — р. Азабачья определяются различиями в экологических условиях в разных участках и связанным с ними неравномерным распределением объектов их питания — рыб и беспозвоночных.

#### Цестоды — индикаторы питания и образа жизни лососей

Некоторые из названных видов паразитов могут служить показателями разного образа жизни и питания рыб. Для разграничения *S. malma* и *S. albus* можно использовать *Diphyllbothrium* sp. и *Eubothrium salvelini*. Эти паразиты заражают *S. albus* и отсутствуют у *S. malma*. Причем с помощью *Diphyllbothrium* sp. различаются не только

Таблица 5

оз. Азабачьего

Култучная — Ламутка	Район тундры	Озерко
17,7(0,5)	0	6,3(0,1)
11,8(0,5)	23,1(13,7)	62,5(18,6)
5,9(0,2)	15,4(0,9)	37,5(6,0)
29,4(6,9)	38,5(4,5)	0

загрязняют *S. albus* и отсутствуют у *S. malma*. Причем с помощью *Diphyllbothrium* sp. различаются не только туводные, но и проходные формы этих видов, так как он сохраняется и во время пребывания рыб в море. С другой стороны, *S. truncatus* встречается у полово-

Зараженность цестодами проходных лососей

Вид паразита	Голец		
	Камчатский залив	Р. Камчатка	Оз. Азабачье, р. Азабачья
<i>Nybelinia surmenicola</i>	20,0(0,3)	0	0
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	60,0(2,8)	60,0(12,2)	13,3(2,4)
<i>Scolex pleuronectis</i>	86,7(13,5)	0	0
<i>Eubothrium salvelini</i>	0	0	0
<i>E. crassum</i>	33,3(0,5)	0	0
<i>Diphyllobothrium</i> sp	0	0	0
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	0	6,7(0,8)	13,3(1,1)
<i>Proteocephalus exiguus</i>	0	0	13,3(1,8)

\* По данным Ю. А. Стрелкова [1960].

зрелой мальмы оз. Азабачьего, но отсутствует у голецов того же размера (в р. Азабачьей — единичная находка этого паразита), что подтверждает различный характер питания этих видов. Морские личинки *Pelichnibothrium speciosum* и *Nybelinia surmenicola*, а также эстуарный *Eubothrium crassum* свидетельствуют о миграциях рыб в море или эстуарий и могут служить для распознавания проходных форм у голецов, мальмы и кунджи (табл. 7). Особенно это важно в тех случаях, когда проходные рыбы провели некоторое время в пресной воде и по внешнему виду их трудно отличить от туводных.

У проходной и жилой кунджи встречаются разные виды рода *Eubothrium*: у проходной — *E. crassum*, у туводной — *E. salvelini* [Куперман, 1978]. Кроме того, проходные формы, как правило, отличаются от туводных того же вида более слабым заражением типичными для него пресноводными паразитами. Проходная кунджа слабее туводной заражена *Diphyllobothrium* sp. Аналогично проходная мальма слабее жилой инвазирована *Cyathocephalus truncatus* (табл. 7). Цестоды *C. truncatus* и *Diphyllobothrium* sp. могут служить индикаторами не только рыб рода *Salvelinus*, но и кижучей, относящихся к разным экологическим группировкам. Присутствие у молоди этого вида *C. truncatus* будет свидетельствовать о принадлежности к группе бентофагов, а его отсутствие будет указывать на то, что мы имеем дело с энтомофагом или хищником. С другой стороны, инвазия кижучей *Diphyllobothrium* sp. (при индексе обилия больше 1) может быть связана с питанием рыбой.

**Возрастные изменения зараженности лососей цестодами**

В характере питания и образе жизни рыб с возрастом, как правило, происходят заметные изменения. Соответственно и их паразитофауна определенным образом меняется.

Сравнение паразитофауны кунджи в возрасте 2+ — 3 (размер 17—20 см) и зрелых рыб (39—63 см) показало, что трехгодовики заражены *C. truncatus*, который у половозрелой кунджи не встретился. В то же время с возрастом усиливается инвазия кунджи *E. salvelini*, у нее появляется *Diphyllobothrium* sp. По-видимому, роль гаммарусов в питании кунджи с возрастом уменьшается, а значение молоди лососей, колюшек и корюшки возрастает.

У ручьевой мальмы с увеличением размеров тела происходит рост зараженности *Proteocephalus exiguus*, что связано с ее миграциями в озеро и питанием планктоном. Так, рыбы длиной 6—10 см заражены паразитом на 8,3%, при длине 11—13 см — на 26,7, половозрелые — на

Мальма			Кунджа		
Р. Камчатка (июнь)	Р. Азабачья (август)	Оз. Азабачье (декабрь)	Камчатский залив	Р. Камчатка	Р. Азабачья
0	0	0	0	0	0
73,3(4,1)	40,0(1,1)	0	0	0	0
0	0	0	0	0	0
100(22,4)	93,3(58,8)	60,0(2,8)	0	0	0
0	0	0	5 из 7(3—8)	70,0(11,2)	1 из 5(0,8)
46,7(2,1)	80,0(15,0)	100(6,9)	0	3,3(3,3)	0
0	6,7(0,1)	0	0	0	2 из 5(2,0)
0	6,7(0,2)	0	0	0	0
					0

40%. Одновременно индекс обилия растет с 0,1 до 1,4. Иначе обстоит дело у озерных рыб этого же рода. У молоди размером 6—10 см, которую еще нельзя дифференцировать по видам (мальма или голец), в р. Камчатка и Азабачьей *P. exiguus* найден единично. По-видимому, молодь питается планктоном, хотя и в небольшом количестве. В оз. Азабачьем одноразмерная молодь заражена *Cyathocephalus truncatus*, т. е. поедает также бокоплавов. Начиная с 10 см, молодь рода *Salvelinus* можно определить до вида [Буторина, 1978]. Зараженность мальмы размером 11—15 см *C. truncatus* заметно возрастает (табл. 8), что ука-

Таблица 8

Зараженность цестодами туводных лососей рода *Salvelinus* в зависимости от размера (бассейн р. Камчатка)

Водоем	Размер рыб, см	<i>Cyathocephalus truncatus</i>	<i>Proteocephalus exiguus</i>	<i>Diphyllobothrium</i> sp.	<i>Eubothrium salvelini</i>
<b>S. malma</b>					
Оз. Азабачье	11—15 (1+—2)	68,8(5,5)	12,5(0,5)	0	0
	16—20 (2+)	18,8(3,6)	12,5(0,3)	0	0
	21—30 (2+—3+)	40,0(6,3)	13,3(0,7)	0	0
	40—52 (больше 4 лет)	5 из 9(6,4)	0	0	0
Р. Азабачья	40—52	33,3(3,1)	6,7(0,1)	0	0
<b>S. albus</b>					
Оз. Азабачье	11—15	13,3(0,3)	46,7(0,7)	20,0(0,5)	46,7(4,2)
	16—20	20,0(2,4)	6,7(0,7)	40,0(1,7)	80,0(8,0)
	21—30	12,5(0,4)	18,8(0,6)	50,0(2,5)	100(19,7)
	40 и более	0	0	83,3(8,5)	91,7(22,8)
Р. Азабачья	17—20 (2+)	9,1(0,1)	36,4(0,7)	9,1(0,1)	100(5,7)
	21—40	0	10,0(0,1)	40,0(2,0)	100(26,9)

зывает на усиление роли бентоса в ее рационе. Однако уже у двухгодовалых заражение этим паразитом снижается и в дальнейшем не достигает прежнего уровня. Это заставляет предполагать, что роль гаммарусов — промежуточных хозяев паразита — в питании мальмы постепенно уменьшается. Одновременно ее заражение паразитами, связанными в своем цикле с поптопореей (*Cystidicola farionis*, *Metechinorhynchus saltonis*), по нашим данным, с возрастом увеличивается. *P. exiguus* встречается у мальмы размером до 30 см в небольшом количестве, а у половозрелой он найден единично лишь в р. Азабачьей. У гольца в оз. Азабачьем до 20 см заражение *C. truncatus* несколько возрастает, но с увеличением размеров тела уменьшается до полного исчезновения парази-

та. Инвазия гольцов *P. exiguus* также снижается, у половозрелых рыб он не найден. Вместе с тем на втором году жизни у гольцов появляются *Diphyllobothrium* sp. и *Eubothrium salvelini*, заражение которыми с возрастом усиливается. Такие же результаты получены при сравнении зараженности цестодами гольцов из р. Азабачьей (устье Дьяконовского ключа) размером 17—20 и 21—40 см. Подтвердилось, что с возрастом растет их зараженность *E. salvelini* и *Diphyllobothrium* sp. Младшая возрастная группа оказалась зараженной *S. truncatus*, в то время как старшая — свободна от него. С другой стороны, зараженность гольцов младшего возраста *Proteocephalus exiguus* оказалась в 3,6 раза больше, чем старшего. Следовательно, роль планктона в питании гольцов с возрастом заметно уменьшается. Таким образом, на определенном этапе гольцы-хищники в значительной мере питаются бентосом, т. е. проходят стадию бентофага, и только на втором году жизни при длине около 10 см переходят на питание рыбой.

Нерестовая проходная мальма размером 31—60 см заражена морскими цестодами *Pelichnibothrium speciosum* значительно сильнее мигрирующей вместе с ней неполовозрелой (длиной 21—30 см). При отсутствии заметной разницы в проценте заражения индексе обилия паразита у зрелой мальмы в 30,7 раза больше, чем у рыб меньшего размера. Аналогичные результаты получены при сравнении зараженности цестодами проходных гольцов из р. Камчатка размером 30—40 и 48—58 см. Эти примеры подтверждают известную закономерность о том, что с увеличением возраста и размеров рыбы ее зараженность паразитами также возрастает.

### Изменения в зараженности лососей во время миграций

Проходные лососи совершают нагульные миграции из пресных вод в море и нерестовые — в родные реки и озера. При этом видовой состав их паразитофауны заметно меняется. Проследим это на нескольких примерах.

Паразитофауна проходной мальмы изучена в Камчатском заливе, реках Камчатка, Азабачьей и оз. Азабачьем (табл. 7). В заливе у нее найдено 4 вида морских и эстуарных цестод, в реках и озере — только *P. speciosum*. По мере продвижения вверх по р. Камчатка у нее исчезают *Scolex pleuronectis*, *Eubothrium crassum*. Зараженность мальмы *P. speciosum* также уменьшается, но этот вид сохраняется в пресной воде наиболее долго. Одновременно уже в р. Камчатка мальма заражается пресноводной цестодой *Cyathocephalus truncatus*. Паразитофауна проходного гольца изучена в р. Камчатка сразу после захода из моря (в июне), в р. Азабачьей и оз. Азабачьем спустя 3 (в августе) и 7 мес после анадромной миграции (в декабре) (табл. 7). В р. Камчатка он значительно заражен *Pelichnibothrium speciosum*, что связано с недавним заходом в пресные воды. После 3-месячного пребывания в пресной воде зараженность гольцов этим паразитом снижается, появляются пресноводные паразиты *Cyathocephalus truncatus* и *Proteocephalus exiguus*, в результате питания рыбой растет зараженность *Diphyllobothrium* sp. и *Eubothrium salvelini*. Через 7 мес пребывания в пресной воде морские цестоды у проходного гольца не обнаружены (табл. 7).

У нерки-серебрянки, недавно зашедшей в пресные воды, в р. Камчатка найдены *P. speciosum* и *Diphyllobothrium* sp. (табл. 9). Заражение первым видом произошло во время пребывания в море, второй сохранился с того времени, когда молодь питалась в озере планктоном. Изменения в зараженности нерки паразитами в результате миграции в море были подробно изучены С. М. Коноваловым (1971). После миграции в море у нерки в возрасте 5+ обнаружен *P. speciosum*. Зараже-

Таблица 9

Зараженность цестодами лососей рода *Osmerus* (бассейн р. Камчатка)

Вид паразита	Кета		Чауыча		Кижуч		Нерка	
	молодь	зрелые	молодь	зрелые	молодь	зрелые	молодь	серебрянки
<i>Eubothrium salvelini</i>	0	0	0	0	7,3(0,1)	0	10,7(0,2)	0
<i>E. crassum</i>	0	37,8(0,5)	0	52,9(1,6)	0	0	0	0
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	0	0	0	0	23,0(0,4)	0	0	0
<i>Diphyllbothrium</i> sp	0	0	0	0	10,0(0,2)	0	4,0(0,1)	18,0(0,2)
<i>Pelichnibothrium speciosum</i>	0	+	0	+	0	+	0	12,0(1,5)
<i>Nybelinia surmenicola</i>	0	0	0	6,0(0,1)	0	0	0	0

ние рыб, побывавших в море, *P. exiguus* и *E. salvelini* оказалось слабее, чем рыб младшего возраста (1—4 года), не совершавших миграции. Это связано с тем, что при изменении солености в первую очередь исчезают кишечные паразиты. С другой стороны, зараженность нерки *Diphyllbothrium* sp. после миграции в море не изменилась (Коновалов, 1971), так как полостные паразиты при этом сохраняются. Аналогичные изменения в заражении цестодами наблюдались нами и у других видов тихоокеанских лососей (табл. 9). У молоди кеты (1+) пресноводные цестоды не обнаружены, потому что она очень рано скатывается в море. У нерестовой кеты найдены эстуарный *E. crassum* и морской паразит *P. speciosum*. У зрелой чавычи, кроме того, встретились морские личинки *Nybelinia surmenicola*, в то время как у молоди этого вида цестоды не найдены. Молодь кижуча, которая больше времени проводит в пресной воде, оказалась зараженной пресноводными видами *E. salvelini*, *S. truncatus* и *Diphyllbothrium* sp. У производителей этого вида встретились только морские цестоды *P. speciosum*. Таким образом, во время миграции в море проходные лососи приобретают морских и эстуарных цестод и одновременно теряют кишечных пресноводных паразитов, полостные паразиты (например, *Diphyllbothrium* sp.) при этом сохраняются. Во время нерестовой миграции проходных лососей картина обратная: они постепенно освобождаются от морских цестод, одновременно проходные лососевые рыбы, которые питаются в пресной воде (род *Salvelinus*), приобретают разнообразных пресноводных паразитов.

### Обсуждение

Цестоды были ранее использованы для дифференциации локальных группировок некоторых видов лососей [Margolis, 1965; Коновалов, 1971]. По нашим данным, *Cyathocephalus truncatus* и *Diphyllbothrium* sp. могут служить индикаторами для кижучей и разных видов рода *Salvelinus*, относящихся к различным экологическим группам.

При использовании цестод для разграничения экологических групп или видов рыб следует обращать внимание не только на наличие или отсутствие паразита но и на количественные характеристики заражения (экстенсивность и индекс обилия или интенсивность заражения). Оценка индекса обилия особенно важна, так как нередко указывает на различный способ заражения рыб данным гельминтом: либо при питании беспозвоночными — промежуточными хозяевами — либо зараженной рыбой, путем вторичной инвазии цестодами. Во втором случае индекс обилия (или интенсивность заражения) у хищных рыб обычно заметно выше вследствие быстрого накопления цестод за счет реинвазии.

Цестоды *Diphyllbothrium* sp., *Eubothrium salvelini*, *Cyathocephalus truncatus*, *Schistocephalus solidus* и *Sch. pungitii* и виды рода *Proteocephalus* весьма широко распространены среди рыб пресных вод Камчатки. Точное знание их видового состава и особенностей жизненных циклов в этом регионе чрезвычайно важно для выяснения биологии и экологии не только самих гельминтов, но и тесно связанных с ними хозяев. В то же время видовой состав рода *Diphyllbothrium* до сих пор не изучен. Плероцерконды *Diphyllbothrium* sp. встречаются во внутренних органах многих видов рыб: гольцов, нерки, кижуча, котлюшки, корюшки. Строение капсул, окружающих личинок, и их локализация у гольцов и нерки существенно различаются. Различают два типа *Diphyllbothrium* у лососевых рыб [Коновалов, 1971]. Плероцерконды первого типа локализируются в стенке желудка, циста имеет очень плотную непрозрачную оболочку. Плероцерконды второго типа имеют цисту с тонкой полупрозрачной оболочкой, которая слабо, а иногда и

совсем не прикреплена к желудку или пилорическим придаткам. У хищных рыб (гольцов и др.) плероцеркоиды находятся в толстостенной неправильной формы цистах на поверхности желудка, нередко по 2—3 в одной цисте. Взрослые половозрелые черви *Diphyllobothrium* sp. были обнаружены нами в кишечнике медведя, собак, выдры, чайки и вороны. По своей внешней морфологии гельминты, обнаруженные в окончательных хозяевах, весьма близки к *D. dendriticum*. Не исключено, однако, что мы имели дело с несколькими видами этих цестод. Для окончательной разработки систематики этого рода из водоемов Камчатки необходимы специальные исследования с привлечением большого спонтанного материала и экспериментальные заражения окончательных хозяев.

Плероцеркоиды *Sch. solidus* и *Sch. pungitii* часто встречаются у трех- и девятиглай колюшек в водоемах Камчатки. По данным М. Н. Дубининой [1966], у трехглай колюшки паразитирует *Schistocephalus solidus*, а у девятиглай — *Sch. pungitii*, различающиеся в основном по числу члеников в стробиле. Первый вид содержит от 79 до 148 члеников, второй — 62—92. По нашим данным, экземпляры *Schistocephalus* из трехглай колюшки содержали от 90 до 150 члеников (среднее 108), из девятиглай — 65—126 (среднее 95). Следовательно, четких различий между плероцеркоидами из разных видов колюшек по данному признаку нами не обнаружено, и значимость его для разграничения этих видов вызывает сомнение. Сравнительное изучение указанных видов будет продолжено.

Жизненный цикл и состав хозяев *Eubothrium salvelini* из рыб водоемов Камчатки был описан в последнее время [Куперман, 1978]. Первым промежуточным хозяином этого вида цестод служит *Cyclops scutifer* — наиболее массовый представитель копепод пресных вод Камчатки. Этот вид циклопов должен быть основным промежуточным хозяином и для других цестод этого района (*Diphyllobothrium*, *Schistocephalus*, *Proteocephalus*). Следует отметить, что *C. scutifer* описан как основной промежуточный хозяин *E. salvelini* и в Северной Америке [Boyce, 1974]. Вторыми промежуточными хозяевами *E. salvelini* могут быть трех- и девятиглай колюшки, малоротая корюшка, молодь нерки и кижуча. Окончательные хозяева — озерный и проходной голец и микижа. Важно подчеркнуть, что молодь нерки и кижуча может служить как промежуточным, так и окончательным хозяином *E. salvelini*. Заражение окончательных хозяев осуществляется двумя путями: через зараженных циклопов (молодь нерки) и второй — при поедании зараженных рыб (колюшек, корюшки) хищными рыбами (гольцы, микижа). Экспериментально установлено [Куперман, 1978], что цикл развития *E. salvelini* может проходить только в пресной воде. Другой вид — *E. crassum*, заносимый в пресные воды проходными лососевыми, не способен осуществлять жизненный цикл в этих условиях. Было показано, что на личиночных стадиях развития существует экологическая адаптация этих видов цестод к разной среде обитания: *E. crassum* — к солоноватоводной, а *E. salvelini* — пресноводной [Куперман, 1978]. Установлены различия в величине, форме и строении яиц, содержащих онкосферы, и в их экологии у *E. salvelini* и *E. crassum*. Полученные данные о самостоятельности этих видов цестод и их жизненных циклах имеют важное значение для выяснения происхождения (пресноводное или морское) и местообитания лососевых рыб, типа питания, состава пищи и т. д.

Приведенный выше материал, на наш взгляд, убедительно показывает ценность паразитологических данных для исследования биологии и экологии любых видов рыб, но особенно рыб со сложным жизненным циклом

## ЛИТЕРАТУРА

- Ахмеров А. Х. Паразитофауна рыб реки Камчатки. — Изв. ТИНРО, 1955, т. 43, с. 99—137.
- Буторина Т. Е. Динамика паразитофауны разных форм гольцов *Salvelinus alpinus* L. бассейна озера Азабачьего. — Паразитология, 1975, т. 9, № 3, с. 237—246.
- Буторина Т. Е. Экологический анализ паразитофауны гольцов (род *Salvelinus*) рек Камчатки и Охоты. Автореф. дис... канд. биол. н. Баку; Владивосток: Ин-т биол. моря ДВНЦ АН СССР, 1978.
- Буторина Т. Е., Пугачев О. Н., Хохлов П. П. Некоторые вопросы экологии и зоогеографии гольцов рода *Salvelinus* тихоокеанского бассейна. — В кн.: Популяционная биология и систематика лососевых. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 82—95.
- Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. Автореф. дис... канд. биол. н. Владивосток: Ин-т биол. моря ДВНЦ АН СССР, 1975.
- Глубоковский М. К. *Salvelinus albus* sp. n. из бассейна реки Камчатки. — Биол. моря, 1977а, № 4, с. 48—56.
- Глубоковский М. К. Сравнительная остеология и дивергенция гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson. — В кн.: Основы классификации и филогении лососевидных рыб. Л.: ЗИН АН СССР, 1977б, с. 38—44.
- Дубинина М. Н. Ремнецы (Cestoda, Ligulidae) фауны СССР. — Л.: Наука, 1966, с. 225—233.
- Зорбиди Ж. Х. Питание молоди кижуча в некоторых водоемах Камчатки. — Изв. ТИНРО, 1970, т. 73, с. 72—87.
- Коновалов С. М. Дифференциация локальных стад нерки. — Л.: Наука, 1971, с. 14—103.
- Коновалов С. М. Структура изолята красной *Oncorhynchus nerka* (Walbaum) озера Азабачьего. — Ж. общ. биол., 1972, т. 33, № 6, с. 668—682.
- Коновалов С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Структура субизолята. — Там же, 1974, т. 35, № 6, с. 819—838.
- Коновалов С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Функция субизолята. — Там же, 1975, т. 36, № 5, с. 731—743.
- Коновалов С. М., Шевляков А. Г., Красин В. К. Паразитофауна различных групп молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) локального стада Азабачьего озера. — Паразитология, 1970, т. 4, № 6, с. 547—556.
- Колменко Л. В. Особенности питания гольца *Salvelinus alpinus* L. в озере Азабачьем. — Изв. ТИНРО, 1970, т. 78, с. 117—127.
- Крогнус Ф. В., Крохин Е. М. Результаты исследований биологии нерки красной, состояния ее запасов и колебания численности в водах Камчатки. — Вопр. ихтиологии, 1956, вып. 7, с. 3—20.
- Куперман Б. И. Особенности жизненного цикла и биологии цестод из камчатских лососей. — Биол. моря, 1978, № 4, с. 53—60.
- Куренков И. И. Гидробиологическая характеристика озера Азабачьего по материалам 1949—1963 гг. — Изв. ТИНРО, 1972, т. 82, с. 33—50.
- Мамаев Ю. Л., Парухли А. М., Баева О. М., Ошмарин П. Г. Гельминтофауна дальневосточных лососевых в связи с вопросом о локальных стадах и путях миграции этих рыб. Владивосток: Примиздат, 1959. 73 с.
- Саввантова К. А. Экология и систематика пресноводных гольцов рода *Salvelinus* (Nilsson) Richardson некоторых водоемов Камчатки. — Вопр. ихтиологии, 1973, т. 13, с. 67—78.
- Саввантова К. А., Максимов В. А., Новиков Г. Г. и др. Камчатские благородные лососи. Систематика, экология, перспективы использования как объекта форелеводства и акклиматизации. Воронеж, 1973. 112 с.
- Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М.: Изд-во МГУ, 1975. 254 с.
- Спаский А. А., Ройтман В. А., Шагаева В. Г. К гельминтофауне рыб бассейна реки Плотникова Камчатской области. — Тр. ГЕЛАН, 1961, т. 11, с. 270—285.
- Стрельков Ю. А. Эндопаразитические черви морских рыб восточной Камчатки. — Тр. ЗИН АН СССР, 1960, т. 28, с. 147—196.
- Трофименко В. Я. Материалы по гельминтофауне пресноводных и проходных рыб Камчатки. — Тр. ГЕЛАН, 1962, т. 12, с. 232—262.
- Boyce N. P. J. Biology of *Eubothrium salvelini* (Cestoda, Pseudophyllidea) a parasite of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) of Babine Lake, British Columbia. — J. Fish. Res. Board Canada, 1974, v. 31, p. 1735—1742.
- Dombroski E. Cestode and Nematode Infection of sockeye smolts from Babine Lake, British Columbia. — Ibid, 1955, v. 12, N 1, p. 93—96.
- Margolis L. Parasites as an auxiliary source of information about the biology of the Pacific salmon (Genus *Oncorhynchus*). — Ibid, 1965, v. 22, N 6, p. 1387—1395.
- Smith H. D. Observation on the cestode *Eubothrium salvelini* in juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) at Babine Lake, British Columbia. — Ibid, 1973, v. 30, N 7, p. 947—964.

# ЦЕСТОДЫ КАК КОЛОНИАЛЬНЫЕ ЖИВОТНЫЕ

П. Г. ОШМАРИН

Ярославский государственный университет

До настоящего времени вопрос о том, являются ли членистые цестоды колонией или одиночными метамерными животными не имеет общепризнанного решения. Коротко история этого вопроса изложена В. Н. Беклемишевым [1964]. В общих чертах она заключается в следующем. До середины прошлого века каждая цестода рассматривалась как одна особь. В 1849 г. Ван Бенеден предложил теорию, согласно которой цестоды представляют собой колонии половых особей — проглоттид, возникающих путем поперечного деления материнской особи — сколекса. По способу образования колония проглоттид является стробилой. Таким образом, цестодам свойственно чередование поколений. В конце XIX в. Гетте, Перир и Клаус выдвинули «метамерную теорию строения цестод». Они рассматривают сколекс и проглоттиды как одно целое. Возникновение метамерии объясняется ими как результат умножения половых аппаратов, существование смены поколений у цестод отрицается. Метамерную теорию в настоящее время, по-видимому, принимают большинство авторов.

Обсуждая явление колониальности у беспозвоночных животных, В. Н. Беклемишев указывает признаки, которым, по его мнению, отвечает колония: «1) колония состоит из особей, т. е. индивиды низшего порядка, из которых она образована, обладают достаточно выраженной индивидуальностью; 2) все члены колонии возникают бесполом путем, за счет одной особи-основательницы; 3) все члены колонии состоят в органической связи между собой; 4) в силу этого между членами колонии в той или иной мере осуществляется прижизненный обмен веществ; 5) поведение, обмен веществ и формообразование членов колонии в той или иной мере согласованы между собой, т. е. связаны системой корреляций, направленной на поддержание существования колонии как таковой» [1964, с. 75].

Рассмотрим строение и жизнедеятельность цестод с точки зрения соответствия их перечисленным признакам.

1. Членики в стробиле цестоды четко обособлены: граница между ними хорошо обозначена, задние концы члеников многих цестод образуют более или менее удлиненные направленные назад складки — «паруса»; в каждом членике развиваются мужские и женские половые органы, которые в функциональном отношении равноценны половым органам одиночных нечленистых организмов, в том числе нечленистых цестод; членики снабжены элементами выделительной системы, выполняющими свою функцию самостоятельно, лишь удаление экскретов во внешнюю среду осуществляется через общие для всей цестоды выделительные каналы; питание члеников обеспечивается тем строением тегумента, паренхимы и других структур, которые характерны для цестоды в целом и для каждого членика в отдельности.

В особенности убедительно проявляется самостоятельность проглотид как организмов второго (после клеточного) уровня индивидуальности у цестод, имеющих стробилы гиперполизического и эваполизического типов. Членики этих цестод более или менее рано отрываются от стробилы и продолжают развитие при самостоятельном образе жизни.

2. Членики отпочковываются от шейки сколекса, т. е. они образуются бесполом путем. Сколекс соответствует особи-основательнице других колониальных животных, например многих Hydrozoa и Scyphozoa. Личиночные стадии ленточных червей, несмотря на большое разнообразие в строении, имеют одну общую особенность: они имеют сколекс и не имеют стробилы, тем более членистой. В этом отношении они вполне аналогичны специфистоме гидроидных и сцифоидных кишечнополостных.

3. Стробила является кормусом, тканевой колонией, в которой ткани непрерывно переходят из одного членика (зоида) в другой, например тегумент, паренхима, мышцы и др. Выделительная система всех члеников объединяется продольными выделительными каналами, общими для всей цестоды; нервная система имеет центральный нервный узел, расположенный в сколексе, от него через всю стробилу идут первые стволы, соединяющиеся в отдельных члениках комиссурами.

4. Членики интегрированы через нервную систему, осуществляющую координацию реакций цестоды в целом на те или иные воздействия внешней среды. Так, некоторые цестоды (возможно, в разной степени все) способны передвигаться как один организм. При взаимном оплодотворении двух особей цестод, вероятно, каждая из них ведет себя как один целый организм (при относительно самостоятельном поведении также и отдельных копулирующих члеников). Выделительная система, обеспечивающая одну из важнейших сторон обмена веществ, имеет общие для кормуса ленточного червя структурные элементы: пару брюшных продольных выделительных каналов, по которым жидкость движется от сколекса к заднему концу тела, и пару спинных, по которым жидкость движется в сторону сколекса.

5. О взаимосогласованном поведении и обмене веществ зоидов в кормусе цестоды нами упоминалось в пункте 4. Членики связаны между собой в пространстве и во времени также определенной формой образования: они с более или менее правильной периодичностью отпочковываются от шейки сколекса, проходят развитие до стадии, характерной для каждого вида цестод, и отторгаются от заднего конца стробилы. Определенная форма образования служит причиной высокой морфологической и функциональной устойчивости колонии.

Таким образом, в соответствии с признаками, которые, согласно Беклемишеву, характеризуют колониальных животных, цестоды являются колониями с достаточно хорошо выраженной индивидуальностью как кормуса в целом, так и составляющих его проглотид-зоидов.

В суждении о том, являются ли цестоды колониями, Беклемишев придает большое значение природе метамерии у этих животных: «...легло ли в основу образования цестод подавленное деление типа умножения органов с последующим возникновением терминального роста и эмбрионации проглотид или же настоящая паратомия, с последующей интеграцией стробилы» [1964, с. 187].

В решении вопроса, являются ли те или другие метамерные животные колониальными, как мы считаем, в большей мере имеет значение не происхождение их метамерии, а свойства этих животных, их морфологические и функциональные особенности, соотношение степени индивидуальности всего организма, с одной стороны, и его отдельных

метамер, с другой. Колониальность у разных животных может развиваться на разной морфофизиологической и биологической основе, конвергентно.

В изучении колониальности у животных наиболее плодотворным направлением следует считать выяснение адаптивного значения этого явления. Колониальные организмы получают определенные преимущества от свойственного им строения и образа жизни по сравнению с одиночными животными. Каждая колония, надо полагать, имеет не одно такое преимущество, а ряд их, однако одно или немногие из них являются главными, или ведущими, в становлении колонии.

Ниже мы рассмотрим метамерию цестод с точки зрения ее происхождения и ее адаптивного значения. Основываясь на результатах такого анализа, попытаемся обосновать нашу точку зрения на колониальность этих животных.

Тело наиболее примитивных цестод неметамерно, таковы, например, представители *Amphilinidae* и *Caquophyllacidae*. Они имеют один комплект женских и мужских половых органов.

Увеличение плодовитости — одно из обычных направлений филогенеза разных групп паразитических организмов. У цестод это направление выражено достаточно отчетливо, оно проявляется в умножении комплектов половых органов на протяжении их лентовидного тела, причем, как можно судить по строению этих органов, производительность каждого комплекта сопоставима с производительностью целой особи нечленистой цестоды. Естественно, что при этих условиях плодовитость цестоды с умноженными органами будет пропорциональна числу комплектов половых органов.

В пределах отряда *Pseudophyllidea* есть виды, у которых умножение комплектов половых органов не сопровождается внешней метамерией; у них не образуются членики. Таковы, например, многие представители семейства *Cyathocerphalidae*. В нерасчлененной стробиле некоторых из этих цестод до 100 и более гермафродитных комплектов половых органов.

Циатоцефалиды не являются колониальными животными, поскольку тело их не дифференцируется на отдельные зоиды и функционирует как единый, частично метамерный организм.

В семействе *Ligulidae* цестоды также имеют метамерно умноженные половые органы, но стробила их сегментирована снаружи. У одних лигулид (подсем. *Ligulinae*) наружное расчленение не соответствует метамерности половых органов, а у других (подсем. *Schistocephalinae*) строго соответствует. Наружное расчленение лигулид развивается иначе, чем метамерия подавляющего большинства других цестод, а именно: появление первых борозд наблюдается не на переднем конце стробилы, а в средней части, на большем или меньшем расстоянии от переднего конца, откуда этот процесс распространяется назад и вперед [Дубинина, 1966]. По сравнению с циатоцефалидами лигулиды не имеют принципиальных морфологических изменений, ведущих к повышению плодовитости, к изменению их положения как частично метамерных, но не колониальных животных.

Такие принципиально новые изменения появляются у цестод семейства *Diphyllobothriidae* — лентецов, относящихся к тому же отряду *Pseudophyllidea*, что и два предыдущих семейства — *Cyathocotylidae* и *Ligulidae*.

У лентецов стробила отличается полной метамерией: она состоит из члеников, имеющих по одному (реже по нескольку) комплекту половых органов; таким образом, наружная метамерия соответствует внутренней. Образование стробилы происходит за счет отпочковывания члеников от шейки, так это наблюдается у подавляющего боль-

шинства членистых цестод. От заднего конца стробилы отторгаются членики, половая система которых состарилась и уже не может функционировать.

Постоянное обновление члеников, каковое наблюдается у лентецов, имеет огромное преимущество в увеличении плодовитости. Цистоцефалиды и лигулиды прекращают выделять половые продукты и погибают после одряхления в них половых органов, у лентецов же на смену отторгшихся членикам, половая система которых исчерпала ресурсы половой активности, постоянно нарождаются новые. Такое обновление члеников и соответственно половых органов может происходить долго, в связи с большой продолжительностью жизни лентецов. Все это сильно увеличивает общую плодовитость.

Тип образования метамерии у лигулид, в частности у шистоцефалин, является первичным по сравнению с тем, который наблюдается у взрослых лентецов и подавляющего большинства других цестод. Такое заключение можно сделать, исходя хотя бы из того факта, что у лентецов в начальной стадии превращения плероцеркоида во взрослую особь наблюдается «лигулидный» тип развития метамерии, при котором образуется так называемая «первичная стробила»; он сменяется таким типом метамерии, который ведет к формированию «вторичной стробилы» — последовательному отпочковыванию члеников в зоне роста, в шейке сколекса [Фрезе, 1977].

Т. А. Гинецинская и А. А. Добровольский [1978] придерживаются мнения, что неполная метамерия лигулид — вторичное явление, возникшее в результате специализации этих цестод и объединения отдельных члеников в их стробиле.

В отношении важнейшей для паразитов функции — функции размножения — членики лентецов обладают наивысшей степенью индивидуальности. Они имеют самостоятельный половой аппарат, при размножении выступают как самостоятельные индивидуумы: производят половые продукты и сами их выделяют.

Лентецы представляются как колониальные животные, их колонии типа кормуса состоят из зоидов — члеников, отличающихся высокой степенью индивидуальности. Интегрирующая роль цестоды состоит в регуляции последовательности рождения члеников, их развития и созревания, в обеспечении условий для оплодотворения, производства половых продуктов и выделения их во внешнюю среду. Организменная целостность колонии проистекает из ее генетического единства: зоиды колонии цестоды образуются бесполом путем и их генотипическое разнообразие может создаваться лишь благодаря соматическим мутациям.

Для цестод как колониальных животных характерно усложнение жизненного цикла, в который включивается дополнительно фаза размножения колонии, представленная особью-основательницей — сколексом с его зоной почкования.

У некоторых цестод личинки — продукт полового размножения колонии — в организме промежуточного хозяина делятся путем почкования в результате образуется сложная множественная личинка, которая рассматривается В. Н. Беклемишевым [1964] как колония. Она может иметь образования, аналогичные ценосарку других колониальных животных. В качестве такого ценосарка нужно рассматривать материнские и дочерние пузыри эхинококка, альвеококка и ценура тениид, разросшиеся и соединенные между собой церкоммеры стафилоцист некоторых гимнолепидид и др.

Совершенствование функции размножения в других группах цестод, например в пределах отряда Cyclophyllidea, идет не по пути максимального увеличения плодовитости, а по пути использования экологических взаимоотношений гельминта с хозяевами и с открытой внешней средой.

и также взаимоотношений между хозяевами. Это направление развития отражается в строении выделяемых цестодами во внешнюю среду яиц и в строении самих цестод [Ошмарин, 1978]. Так, яйца выделяются с развитой, инвазионной личинкой, сложной скорлупой, которая у некоторых видов циклофиллидей имеет филаменты, так или иначе способствующие установлению контакта яиц с промежуточным хозяином и проглатыванию их этим хозяином. Такие яйца требуют больше времени для развития, поэтому они не выделяются отдельным члеником, а развиваются в них до полного формирования. Матка у таких цестод не имеет стверстия наружу, она оказывается замкнутой. Как видно, у циклофиллидных цестод происходит вторичное усиление интеграции колонии, повышение степени ее индивидуальности за счет ослабления индивидуальности зоидов, которые утрачивают способность выделять половые продукты, передавая эту функцию колонии в целом. Если у ленточной матки и скоростью прохождения по ней яиц, то у циклофиллидей время развития яиц зависит от длины отрезка стробилы, на протяжении которого происходит их развитие, и от периодичности отторжения созревших члеников.

Стробила цестод дифференцируется в морфологическом и функциональном отношении на зоны. Состав зон и относительная протяженность каждой из них неодинаковы у разных видов цестод и связаны с их плодовитостью, строением яиц и зародыша в них, способом оплодотворения и другими экологическими и биологическими особенностями каждого вида этих гельминтов.

Особенно наглядно дифференцировка стробилы на зоны выступает у представителей подсемейства *Pseudhymenolepidinae* (сем. *Hymenolepididae*), которые утрачивают постепенность в повышении зрелости члеников, характерную для других метамерных цестод. Их членики объединяются в группы, в пределах которых они имеют равный уровень развития [Спасский, 1947].

При рассмотрении цестод с точки зрения понятия об уровнях индивидуальности мы должны признать членики за зоиды — второй уровень индивидуальности (после клеточного); обособленные морфологически и функционально зоны в стробиле цестод по существу представляют собой более высокий, чем проглоттиды, уровень индивидуальности, т. е. третий; вся цестода — четвертый.

Обсуждая взгляд на цестод как на колониальных животных, В. Н. Беклемишев сопоставляет их с колониями *Microstomidae*: «...между стробилой цестод и цепочкой микростомид существует значительное сходство... Разница заключается в том, что у турбеллярий все зонды способны к паратомии, а у цестод этой способностью обладает лишь первичный зоид — сколекс, с его зоной новообразования проглоттиды, тогда как в проглоттидах немедленно развивается половой аппарат и к бесполому размножению они не способны» [1964, с. 186].

Вопреки этому утверждению, имеется ряд цестод, у которых наблюдается способность к паратомии не только сколекса, но и стробилы. Как уже упоминалось, образование у лигулид новых члеников происходит на протяжении тела и носит характер паратомии. Таково же, по-видимому, умножение числа члеников в пределах одной морфофункциональной зоны у псевдогименолепидид, умножение половых органов в стробиле *Fimbriaria fasciolaris* (сем. *Hymenolepididae*). Известна способность к паратомии цестод рода *Haplobothrium* (*Pseudophyllidea*).

Таким образом, по форме бесполого размножения цестоды сближаются с турбелляриями сем. *Microstomidae* — типичными колониальными животными.

Цестоды являются организменными, тканевыми, колониями, однако есть пример возникновения у этих животных дистанционных колоний. Цестоды *Dilepidoides zederi* (сем. Dilepididae) имеют необратимую фиксацию, их сколекс погружен в разрастание кишечника дефинитивного хозяина (пингвины) так, что извлечь его и сменить локализацию паразит не может. Такое обстоятельство затрудняет сближение двух особей для взаимного оплодотворения. Цестоды преодолевают это затруднение таким образом, что локализуются в упомянутом расширении кишечника хозяина группами. Взаимное оплодотворение внутри этих групп не представляет затруднений. Группы функционально и биологически связанных между собой необратимоприкрепленных особей *D. zederi* следует рассматривать как дистанционные колонии, которые представляют собой пятый уровень индивидуальности цестод.

Подведем итог сказанному.

Особенности строения и жизненных отправлений цестод отвечают признакам, которые, согласно Беклемишеву, являются признаками колониальных организмов.

У цестод вначале возникает метамерия половых органов, связанная с тенденцией к увеличению плодовитости (сем. Cyathocerphalidae и др.), далее возникает метамерия тела, не соответствующая метамерии половых органов (Ligulinae) или соответствующая ей (Schistocerphalinae). На этой стадии цестоды не являются колониями, так как их метамерия не связана с отпочковыванием метамеров от особи-основательницы и у них нет терминального роста и последовательного отделения члеников от заднего конца тела.

Дальнейшее увеличение плодовитости цестод привело к появлению у них особи-основательницы и терминального роста, как, например, у представителей сем. Diphyllbothriidae — лентецов. Отдельные их виды имеют, вероятно, наивысшую плодовитость среди гельминтов, и для них характерны все признаки колониальности. Зоиды лентецов имеют высокую степень индивидуальности, поскольку они самостоятельно производят и выделяют яйца.

Совершенствование способов размножения высших групп цестод связано с использованием ими взаимоотношений между хозяевами, с одной стороны, и внешней средой, с другой, а также между промежуточными и дефинитивными хозяевами. У таких цестод усложняется строение яиц, которые приобретают приспособления, способствующие заражению промежуточного хозяина. Развитие их требует больше времени, и они выделяются во внешнюю среду лишь с отторгающимися члениками. При этом уменьшается степень индивидуальности проглоттид, и повышается степень организменности колонии.

У цестод различается до пяти уровней индивидуальности.

Большинство цестод — организменные, или тканевые, колонии, но есть примеры дистанционных колоний их (*Dilepidoides zederi*).

Наиболее перспективным направлением изучения колоний является выявление адаптивного значения колониальности.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. М.: Наука, 1964, т. 1. 432 с.
- Гинецинская Т. А., Добровольский А. А. Частная паразитология. М.: Высшая школа, 1978, ч. 2. 392 с.
- Дубинина М. Н. Ремнецы фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1966. 261 с.
- Ошмарин П. Г. Плодовитость в филогенезе цестод. — В кн.: Экология гельминтов. Ярославль, 1978, вып. 2, с. 40—51.
- Спасский А. А. Явление конfluэнции члеников и маток у цестод. — ДАН СССР, 1947, т. 58, вып. 4, с. 723—724.
- Френс В. И. Лентецы Европы (Экспериментальное изучение полиморфизма). — В кн.: Цестоды и трематоды. М.: Наука, 1977, с. 174—204.

# ПОНЯТИЕ НИШИ В ПАРАЗИТОЛОГИИ

Б. И. ЛЕБЕДЕВ

Биолого-почвенный институт ДВНЦ АН СССР, Владивосток

Известно, что такие фундаментальные в биологии понятия, как вид, популяция, ниша, паразитизм, специфичность и т. д., до сих пор не имеют строгих однозначных определений. Литература, посвященная терминологическим проблемам, связанным с этими понятиями, огромна, и пока нет оснований ожидать завершения дискуссий.

Хотя исчерпывающе точные определения невозможны в принципе, всегда можно очертить круг основных параметров для характеристики того или иного понятия. В настоящее время общепринято определение паразитизма через симбиоз («паразитизм есть антагонистический симбиоз»), предложенное еще де Бари. Разработка концепции симбиотологичности паразитизма может быть признана одним из наиболее важных достижений теоретической биологии последних десятилетий. Можно утверждать, что логически состоятельные определения паразитизма возможны лишь при симбиотологическом подходе, поскольку симбиотичность имманентна паразитизму.

Паразитологический материал весьма слабо проанализирован с точки зрения общебиологических теорий, а паразитологические данные чрезвычайно скупо используются в общебиологических дисциплинах, например в теории эволюции или, что особенно удивительно, в общей экологии. Может быть, это происходит как раз оттого, что паразитология по сути своей настолько глубоко «экологична», что об этой ее стороне невольно забывают. Примером может служить недавно вышедшая работа Гусева и Полянского [1978], в которой экологическая сущность паразитологии не столько рассматривается, сколько доказывается. Лишь в последнее время появились работы, позволяющие перекинуть мостики взаимопонимания из паразитологии в систему общебиологических понятий [Шульц, Гвоздев, 1970 и др.; Контримавичус, 1969; Лебедев, 1979; Mac Innis, 1976; Esch, Hazen, Aho, 1977; Price, 1977; Rohde, 1977; Кеннеди, 1978; и др.]. Для того чтобы фундаментальные достижения паразитологии не оставались вещью в себе, они должны быть представлены в общих, а не в специфических системах терминов. Это важно еще и потому, что паразитические животные составляют не менее 20—25% от всех известных видов животных [Михайлов, 1977; Лебедев, 1979].

Широко распространенная в настоящее время концепция ниши претерпела определенный процесс развития. Ниша в понимании Гриннелла [Grinnell, 1904, 1917 и др.] была главным образом пространственной, и ее объем, судя по трактовке автора, соответствует микростанции. Близок к этому и подход Гессе, Алли и Шмидта [Hesse, Allee, Schmidt, 1951], рассматривающих так называемую «топографическую» нишу. Элтон [Elton, 1927] разработал модель функционально-трофической ниши (ср. с трофической нишей Уэзерли [Weatherley, 1963]), оказавшей громадное

влияние на формирование современных экологических представлений. Следующим важным этапом стали работы Хатчинсона [Hutchinson, 1957 и др.]. Они положили начало пониманию ниши как многомерной, гиперпространственной абстракции, в которой можно различать фундаментальный и реализованный аспекты. Последующие многочисленные работы [Одум, 1975; Levins, 1968; Mac Arthur, 1968, 1969; Valentine, 1973; и мн. др.] настолько детально проанализировали понятие ниши, что оно совершенно потеряло первоначальные границы и стало едва ли не идентичным таким понятиям, как фенотип или даже вид [Mac Arthur, 1968; Kroes, 1977; Rejmánek, Jenek, 1975; и др.]. Соглашаясь с этими авторами, мы хотели бы обратить внимание на следующее. При большой близости понятий ниша и фенотип (либо ниша и вид) они тем не менее обладают некоей полярностью, что вытекает из самой сути этих абстракций. Немыслим вид вне среды, равно как и внешняя среда может быть внешней лишь по отношению к каким-либо объектам (в данном случае к видам или фенотипам). Поэтому понятия эти являются в известной мере взаимодополняющими, а «векторность» средовых, с одной стороны, и видовых, с другой, характеристик должна быть противоположной.

Уникальность функционально-трофических и гиперпространственных диапазонов фенотипов популяции в общем и составляет содержание многомерной фундаментальной ниши. Применительно к паразитическим организмам можно допустить, что проявление уникальности их функциональных характеристик является тем феноменологическим комплексом, который мы называем обычно специфичностью.

Общеизвестно, что паразиты биологически подчиняются как называемому «закоу двойного биотопа», и для них, следовательно, существует среда I порядка и II порядка. Эти положения отражают специфику паразитических организмов в средовом отношении — их зависимость как от внешней среды в обычном понимании этого термина, так и от хозяина. Однако нет оснований считать, что паразиты воспринимают среду столь дифференцированно. Паразит воспринимает среду генерализованно, как единое гиперпространство. Генерализованное отношение к среде у паразитов будет «мелкозернистым» (по терминологии Мак Артура и Левинса [Mac Arthur, Levins, 1964]), т. е. экологические градиенты между различными аспектами среды для организма в данном случае будут сглаженными. Это положение находится в противоречии с мнением Прайса [Price, 1977], который считает, что вследствие своего малого (по отношению к хозяину) размера паразиты «являют собой пример наиболее выраженной эксплуатации среды как крупнозернистой» [с. 409]. Однако имеется определенное различие в этом плане между «моно- и полициклическими» паразитами: чем более выражена полициклическость, тем мельче «зерна» воспринимаемой среды.

Таким образом, ниша чаще всего трактуется как некое многомерное гиперпространство, замыкающее в себе все функциональные связи вида (популяции) со средой. Весьма удачно определение Левинса [Levins, 1968], который считает нишей «меру адаптированности к средовому пространству» [с. 40].

Важно подчеркнуть, что в современной трактовке ниши ее топологический, пространственный аспект не является главным; основные характеристики ниши рассматриваются в иной плоскости, большей частью функциональной.

Существует много определений специфичности паразитов, сводящихся к тому, что ею является «...потенциальная возможность к определенным соотношениям между паразитом и тем или иным кругом хозяев...» [Быховский, 1957, с. 284] либо, в более общем виде, «...известная приуроченность определенных видов паразитов к определенным же ви-

дам хозяев» [Догель, 1947, с. 309]. Совершенно ясно, что Догелем дан описательный, апостериорный вариант определения, а Быховским дается определение этого явления в динамике, в эколого-филогенетическом плане; он пишет далее: «...реализация этой возможности приводит к явлению, наблюдаемому нами в природе или эксперименте — встречаемости паразита на том или ином хозяине. Иными словами, встречаемость паразита есть реализация его возможностей существования на данном хозяине в данных конкретных исторических условиях (которые... обуславливают определенные экологические условия)» [1957, с. 284]. Для нас сейчас важно то, что специфичность паразита к хозяину (или к группе хозяев) будет одной из групп функциональных связей (или «синэргов», по Боку и Уэлерту [Bock, Whalert, 1965]), характеризующих определенные стороны взаимоотношений между организмами и средой. Так же как для организмов вообще, уникальность функциональных диапазонов фенотипов популяции в общем-то и составляет содержание многомерной гиперпространственной ниши [Valentine, 1973], проявление уникальности функциональных параметров паразитов и есть их специфичность.

Можно провести полную аналогию между фундаментальной (перспективной) нишей и специфичностью («возможностью», по Быховскому), с одной стороны, и реализованной (оперативной) нишей и встречаемостью (т. е. реализованной специфичностью), с другой. Иначе говоря, можно различать потенциальную нишу и потенциальную специфичность, а также реальную (реализованную) нишу и реальную специфичность.

Мы полагаем, что подобная «редукция» понятия специфичности путем сведения его к менее специализированному понятию — нише — заключает в себе целый комплекс возможностей, позволяющих представить паразитологические особенности в общебиологическом контексте.

Продолжая сравнение ниши и специфичности, можно отметить, что специфичность по сути своей является более векторной абстракцией, чем ниша, которая должна быть признанной более скалярным понятием. Это прямо вытекает из симбиотичности паразитизма, существования паразита и развития на живом и в живом. Естественно также, что общее число синэргов, определяющих размерность ниши в системе паразит — хозяин (т. е. специфичность), будет больше, а ниша паразита должна быть уже, чем в системах свободноживущих организмов, поскольку из «n-размеров» ниши большая часть будет обусловлена хозяином (или хозяевами). Отсюда следует, что число степеней свободы в подобной динамичной паразито-хозяинной системе будет меньше, чем в экосистемах свободноживущих организмов. Отсюда же можно логически вывести и положение о том, что паразиты должны быть прежде всего «специалистами», а не «генералистами».

Таким образом, мы считаем, что специфичность паразита представляет собой гостальный аспект фундаментальной ниши (см. также по этому вопросу [Lebedev, 1978b]).

## ЛИТЕРАТУРА

- Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Гусев А. В., Полянский Ю. И. Экологическая сущность паразитологии. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1978, вып. 1, № 3, с. 5—14.
- Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 371 с.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология. М.: Мир, 1978. 230 с.
- Ковтриманичус В. Л. Гельминтофауна куных и пути ее формирования. М.: Наука, 1969. 132 с.
- Лебедев Б. И. О некоторых аспектах экологии и эволюции моногенетей — Ж. общ. биол., 1979, т. 40, вып. 2, с. 271—281.
- Михайлов В. Паразитизм и видообразование. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, вып. 5, с. 657—675.

- Одум Ю. Основы экологии. М. Мир, 1975. 740 с.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М.: Наука, 1970, т. 1. 492 с.
- Lock W. J., Whalert G. von. Adaptation and the form-function complex. — *Evolution*, 1965, v. 19, p. 269—299.
- Esch G., Hazen T., Aho J. Parasitism and r- and K-selection. — In: *Regulation of parasite population*/Ed. by G. Esch. N. York: Academic Press, 1977, p. 9—62.
- Elton Ch. *Animal ecology*. London: Sidgwich and Jackson, 1927. 229 p.
- Grinnell J. The origin and distribution of the chestnut-backed chickadee. — *Auk*, 1904, v. 21, p. 364—382.
- Grinnell J. The niche-relationships of the California trasher. — *Auk*, 1917, v. 34, p. 427—433.
- Hesse R., Allee W. C., Schmidt K. P. *Ecological animal geography*. N. York: John Wiley and Sons Inc., 1951. 715 p.
- Hutchinson G. E. Concluding remarks of the Cold Spring harbor Symposia, 1957, v. 22, p. 415—427.
- Kroes H. W. The niche structure of ecosystems. — *Journ. Theor. Biol.*, 1977, v. 65, p. 317—326.
- Lebedev B. I. [Лебедев Б. И.]. Some aspects of monogenean existence. — *Folia Parasitol.*, 1978a, v. 25, p. 131—136.
- Lebedev B. I. [Лебедев Б. И.]. A new approach to the concept of niche in parasitology — In: *Papers of Nat. Symposium on host-parasite interactions*. Madras University, 1978b, p. 5—6.
- Levins R. *Evolution in changing environments, some theoretical explorations* Princeton University Press, 1968. 120 p.
- MacArthur R. The theory of niche. — In: *Population biology and evolution*/Ed. by R. C. Lewontin. Syracuse University Press, 1968, p. 159—176.
- MacArthur R. Patterns of communities in the tropics. — *Biol. J. Lin. Soc.*, 1969, v. 1, p. 19—30.
- MacArthur R., Levins R. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. — *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1964, v. 51, p. 1207—1210.
- MacInnis A. J. How parasite find hosts: some thoughts on the inception of host-parasite integration. — In: *Ecology aspects of parasitology*/Ed. by C. R. Kennedy. Amsterdam: North-Holland Publ., 1976, p. 3—20.
- Price P. W. General concepts of the evolutionary biology of parasites. — *Evolution*, 1977, v. 31, p. 405—420.
- Rejmánek M., Jenik J. Niche, habitat and related ecological concepts. — *Acta Biotheor.*, 1975, v. 24, N 3—4, p. 100—107.
- Ruhde K. A non-competitive mechanism responsible for restricting niches. — *Zool. Anz.*, 1977, Bd 199, N 3—4, p. 164—172.
- Valentine J. W. *Evolutionary paleoecology of the marine biosphere*. Prentice Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, 1973. 511 p.
- Weatherley A. H. Notions of niche and competition among animals with special reference to freshwater fish. — *Nature*, 1963, v. 197, p. 14—17.

## О СЛУЧАЯХ ТЕРАТОЛОГИИ У ЦЕСТОД

Ю. В. КУРОЧКИН

Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,  
Владивосток

Различным аномалиям в строении цестод посвящена довольно обширная литература. Краткий обзор морфологических аномалий гельминтов, и в частности цестод, приведен Шульцем и Гвоздевым [1972], которые базировались в значительной мере на материалах работы Скрыбина и Шульца [1940]. Аномалии у гельминтов имеют, с одной стороны, теоретический интерес, так как проливают некоторый свет на проблему происхождения отдельных групп паразитических сколецид и на возможные этапы их эволюции; с другой стороны, изучение тератологии гельминтов имеет определенное практическое значение. Этим следует объяснить то, что за последние десятилетия было опубликовано большое количество новых сообщений о случаях тератологии у цестод.

Ряд публикаций касается различных аномалий в строении сколекса цестод [Скрыбин, 1971; Kulkarni, Rao, Rao, 1974; Mueller, 1973; Schiller, 1973; и мн. др.]. Материалы этой серии работ мы можем дополнить описанием следующих четырех новых случаев.

Первый случай аномалии относится к личинке (постларве) трипаноринхидной цестоды *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802) Dollfus, 1942, найденной нами в полости тела рыбы *Nagodon ayraud*, добытой 27 апреля 1967 г. в Большом Австралийском заливе (экспедиция № 4 лаборатории паразитологии морских животных ТИИРО) [Курочкин, 1974]. Эта личинка (рис. 1) имела не четыре, а три хоботковых аппарата

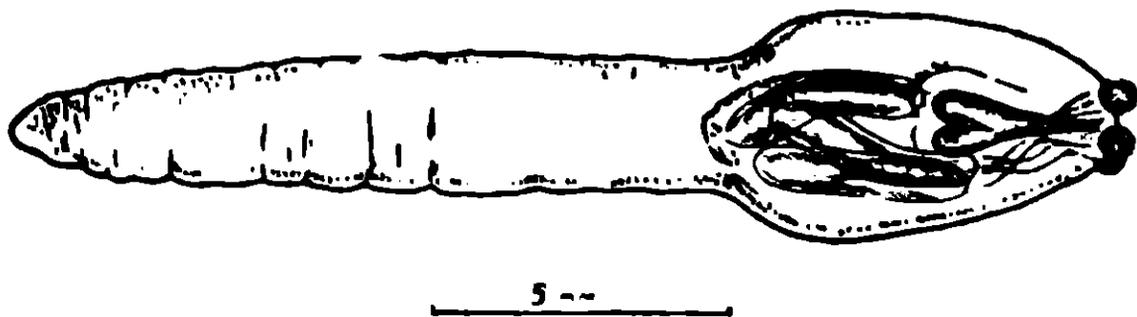


Рис. 1. Личинка (постларва) трипаноринхидной цестоды *Hepatoxylon trichiuri* (Holten, 1802) с тремя хоботковыми аппаратами

Строение ботридий было нормальным. Пространство внутри сколекса, где должен был помещаться отсутствующий хоботковый аппарат, заполнено нормальной паренхимой, в которой не было видно никаких рудиментов или следов исчезнувших структур. Лишь на апикальном конце сколекса, на месте, соответствующем основанию отсутствующего хоботка, на поверхности имелась неглубокая ямка. Длина тела личинки составляла 18,3 мм, длина ботридий — 3,1 мм, длина бульбусов — 3,7 мм, величина самых крупных крючьев на хоботках — до 0,2 мм.

Второй наблюдавшийся нами случай аномалии строения сколекса

относится к личинке другой трипаноринхидной цестоды — *Sphyriocephalus tergestinus* Pintner, 1913, извлеченной из желудка тунца *Thunnus obesus*, добытого 29 мая 1969 г. в тропической части Тихого океана; этот материал был собран В. Г. Леонтьевой в 20-й экспедиции лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО [Курочкин, 1974]. В этом случае постлярва, обладавшая нормальным внешним строением, имела всего два хоботка (рис. 2); проксимальные части их хоботковых влага-

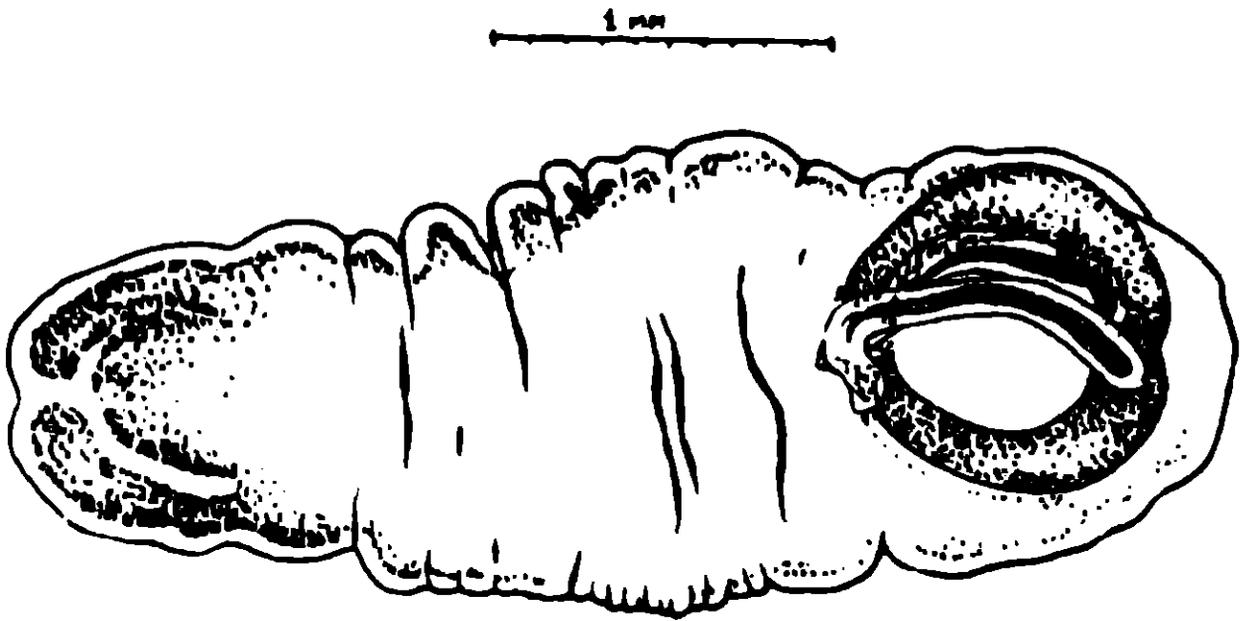


Рис. 2. Личинка (постлярва) трипаноринхидной цестоды *Sphyriocephalus tergestinus* Pintner, 1913, у которой полностью отсутствуют два хоботковых аппарата, а оставшиеся два недоразвиты (нет бульбусов)

лиш закаучивались слепо, и не имелось никаких следов бульбусов. Не было никаких следов и на месте отсутствующих двух хоботковых аппаратов. Аномальная личинка (в канадском бальзаме) имела тело длиной 3,5 мм и шириной 1,4 мм, длина ботридий 1,3 мм, длина имеющихся хоботков 1,13 мм. Вместе с аномальной личинкой было обнаружено 6 нормальных личинок того же вида.

Аномалии сколекса трипаноринхов описываются сравнительно редко. В кратком обзоре тератологии трипаноринхов, приведенном Дольфусом [Dollfus, 1942], имеется ссылка лишь на одну публикацию с описанием аномального сколекса [Linton, 1905].

В третьем случае мы обнаружили аномалию в строении сколекса у тетрафиллидной цестоды *Phyllobothrium* sp., найденной в спиральном клапане акулы *Notorhynchus cepedianus*. Эта акула была вскрыта нами 5 февраля 1966 г. в Большом Австралийском заливе в период работы 1-й экспедиции лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО [Курочкин, 1974]. Среди собранных половозрелых цестод 1 экз. имел на сколексе не четыре, а три ботридии (рис. 3). Положение экскреторных каналов в сколексе показывает, что отсутствие одной ботридии не является следствием какого-либо патологического процесса, имевшего место на стадии формирования ботридий.

В литературе последних десятилетий весьма часто регистрируются тератологические случаи аномального внешнего и внутреннего строения стробилы цестод; причем чаще всего такие сообщения касаются цестод сельскохозяйственных животных [Vogel, 1961; Cruze e Silva, Serpa Soares, 1967; Satvanarayanaacharyulu, Subba, James, 1969; Guglielmetti, Mello, Pinto, 1970; Kulkarni, Venkataratnam, Emaduddin, 1972; и мн. др.]. Одной из интересных типов аномалий является наличие двух нормальных стробил, отходящих от одного сколекса. Такое нарушение встречается сравнительно редко. Однако именно такой тип строения имеет место у всех 4 известных до настоящего времени экземпляров цестод *Troplotenia mirabilis* Boas, 1902 и не считается аномалией для этого вида [Fuhrmann, 1925; Yamaguti, 1959; Schmidt, 1970; и т. д.]. Дэйли и Оверстрит [Dailey, Overstreet, 1973] описали из спирального клапа-

на акулы *Carcharhinus leucas* тетрафиллидную цестоду *Cathetoccephalus thatcheri* Dailey et Overstreet, 1973, у которой от одного поперечно расположенного сколекса может отходить до 14 стробил. И хотя эти цестоды чаще всего имеют одну стробилу, а «мультистробилиция» наблюдается менее чем у 1% особей в популяции, Дэйли и Оверстрит не считают эту интересную особенность аномалией, а полагают, что здесь реализуется своеобразная форма бесполого размножения. Во всяком случае «мультистробилиция», несомненно, характерна для данного вида цестод, хотя встречается нечасто.

Четвертый из зарегистрированных нами случаев также относится к этому типу аномалий, но, по-видимому, представляет большую редкость. Речь идет о цестоде *Diphyllobothrium scoticum* (Rennie et Reid, 1912) из кишечника морского леопарда *Hydrurga leptonyx*, добытого в Антарктике в 1968 г. О. Р. Никольским (9-я экспедиция лаборатории паразитологии морских животных ТИНРО) [Курочкин, 1974]. Тератологический экземпляр этой цестоды (рис. 4) имеет нормально развитый сколекс и

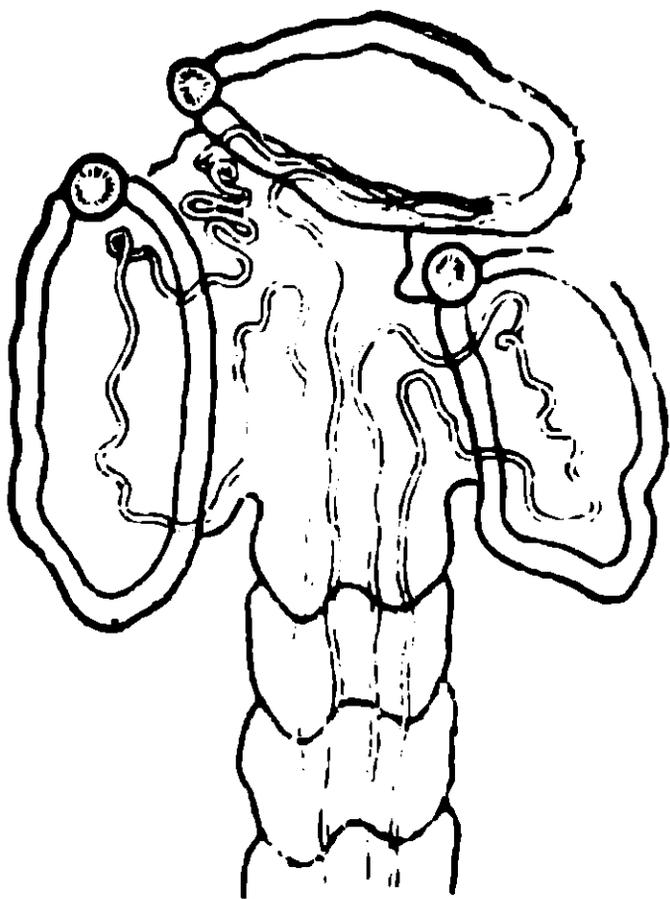


Рис. 3. Сколекс цестоды *Phyllobothrium* sp. с тремя ботридиями

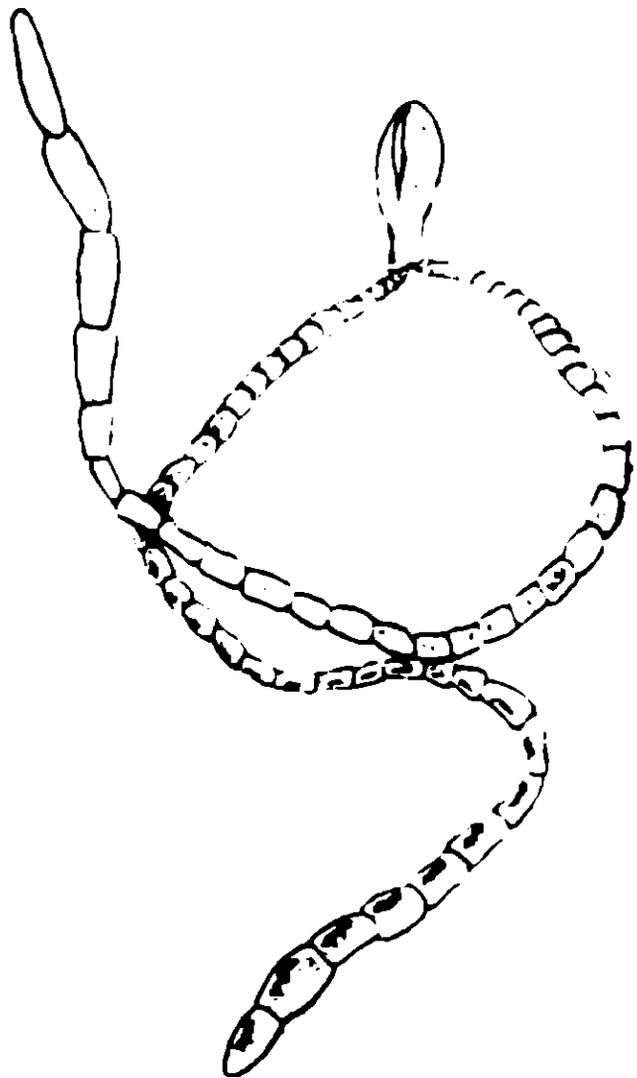


Рис. 4. Молодая цестода *Diphyllobothrium scoticum* (Rennie et Reid, 1912) с двумя стробилами, отходящими от сколекса

две отходящие от него стробилы. Сколекс 1,8 мм длиной (до самого узкого участка шейки) и 0,8 мм шириной. Ширина шейки 0,65 мм. Расстояние от апикального конца сколекса до видимого конца ботридий 2,4 мм. Обе стробилы молодые, недоразвитые; одна из 35, другая из 38 члеников; длина стробил от места разветвления соответственно 21 и 21,6 мм. Ширина стробил у места ответвления 0,2 и 0,3 мм; размеры самых крупных члеников (предпоследних) 1,2×0,7 и 1,3×0,5 мм. В данном случае трудно сказать, могли ли бы далее развиваться и нормально продуцировать яйца обе стробилы.

Одним из наиболее часто встречающихся типов аномалий у цестод является полное или частичное продольное расщепление отдельных члеников, или участков стробилы [Делямуре, 1955. Найденова,

1966, Намнтоков, 1972а, 1972б; Heyneman, 1961; Thatcher, 1972; и др.]. Интересно отметить, что и у цестод *Catheloccephalus thatcheri*, демонстрирующих «мультистробилицию», бывают случаи частичного расщепления стробилы [Watson, Thorson, 1976]. Однако такие уродства, вероятно, уж никак нельзя квалифицировать как полезные для вида, хотя в отдельных случаях это может быть переход к спорадическому размножению почкованием. Примером такого явления, к тому же имеющим существенное практическое значение, является феномен массового размножения почкованием в организме человека плероцеркоидов, известных под названием *Sparganum proliferum* (Ijima, 1905).

*S. proliferum* — аномальная и очень патогенная форма плероцеркоидов, которые образуют на своем теле неправильной формы отростки и, размножаясь почкованием, в постоянно увеличивающихся количествах локализируются в самых различных тканях и органах человека, вызывая тяжелые их поражения. Срок жизни плероцеркоидов *S. proliferum*, по-видимому, ограничен лишь длительностью жизни хозяина. Прогноз при пролиферативном спарганозе плохой.

Современные представления о *S. proliferum* полны неясностей и противоречий. Названием «*Sparganum*», как известно, обозначают сборную группу дифиллидных плероцеркоидов, паразитирующих в тканях теплокровных позвоночных. Истинная же систематическая принадлежность возбудителя пролиферативного спарганоза человека остается неясной, так как пока еще никому не удалось получить взрослую форму этой цестоды. Ряд авторов, основываясь на косвенных доказательствах [например, Iwata, 1972; и др.], считают этих личинок аномальной формой плероцеркоидов цестоды *Diphyllobothrium erinaceieuropaei* (Rudolphi, 1819) (или *Spirometra mansonii* — ни в части систематики, ни в части номенклатуры здесь единого мнения нет). Неясно также, к одному или разным видам относятся плероцеркоиды *S. proliferum*, обнаруживаемые у человека и животных.

Судя по имеющейся в нашем распоряжении литературе, до настоящего времени *S. proliferum* регистрировался у человека всего 10 раз и у животных 4 раза [Morishita, 1972; Iwata, 1972; Mueller, Strano, 1974а, б]. Мы можем сообщить еще об одном случае типичного пролиферативного спарганоза человека. Л. В. Тихонова [1973] описала случай завезенного (с п-ова Корея) спарганоза на Южном Сахалине. Ссылаясь на полученное в ВИГИСе подтверждение определения, она указывает в своей статье «плероцеркоиды Мэнсона». Состояние больного постепенно ухудшалось, и он перенес несколько операций, при которых у него было удалено большое количество плероцеркоидов. Часть их Л. В. Тихонова передала нам для определения. Все они оказались типичными плероцеркоидами *S. proliferum*. Таким образом, этот случай является первой на территории СССР и 11-й во всем мире регистрацией *S. proliferum* у человека.

Полагая, что *S. proliferum* представляет собой несомненную аномалию, многие исследователи пытались выяснить, какие факторы могут вызывать возникновение подобных тератологических форм. Ивата [Iwata, 1972] и ряд других авторов считают, что неправильное расщепление, ветвление и почкование *S. proliferum* является следствием ненормально протекающего процесса регенерации у плероцеркоидов, получивших первоначально механические повреждения. Мюллер и Страно [Mueller, Strano, 1974а] обнаружили в организме плероцеркоидов *S. proliferum* вирусы (типа С) и высказали гипотезу о поражении плероцеркоидов вирусами как причине рассматриваемой аномалии. Однако затем они выяснили [Mueller, Strano, 1974б], что эти вирусы присутствуют и в нормальных спарганумах *Spirometra mansonioides*; все же возможность вирусного происхождения упомянутых аномалий пока не исключена.

Аномальные экземпляры гельминтов и других паразитов нередко были причиной ошибочного описания новых для науки видов. ( ) таких видах в составе рода *Diphyllobothrium* сообщили, например, Кога и Ивата [Koga, Iwata, 1976]. Лопес-Нейра [Lopes-Neyra, 1953] попытался доказать, что семейства цестод Acoleidae, Amabiliidae и Nematoparataenidae и соответствующие роды и виды были основаны на тератологических экземплярах.

Можно ожидать, что аномалии встречаются у цестод гораздо чаще, чем мы сейчас имеем об этом сведения. Накопление разносторонних материалов по тератологии цестод и специальное их изучение, несомненно, позволит дать ответ на целый ряд важных и интересных теоретических и практических вопросов.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Делямуре С. Л. Гельминтофауна морских млекопитающих в свете их экологии и флоры. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 517 с.
- Курочкин Ю. В. Паразитологические исследования Тихоокеанского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии. — Изв. ТИРО, 1974, т. 88, с. 5—14.
- Найденова Н. Н. Два случая тератологии у гельминтов. — В кн.: Вопросы морской биологии. Киев: Наукова думка, 1966, с. 88—89.
- Намитоков А. А. Редкий случай множественной аномалии карликового цепня. — Паразитология, 1972а, т. 6, вып. 2, с. 161—162.
- Намитоков А. А. Случай обнаружения карликового цепня с множественным уродством. — Мед. паразитол. и паразитарн. болезни, 1972б, т. 41, № 5, с. 613—614.
- Скрябин А. С. К изучению тератологии личинок *Phyllobothrium delphini* (Cestoda). — Зоол. ж., 1971, т. 50, № 4, с. 582—584.
- Скрябин К. И., Шульц Р. С. Основы общей гельминтологии. М.: Сельхозгиз, 1940. 470 с.
- Тихонова Л. В. Спарганоз человека на Южном Сахалине. — В кн.: Гельминтоз Дальнего Востока. Хабаровск, 1973, вып. 2, с. 68—70.
- Шульц Р. С., Гвоздев Е. В. Основы общей гельминтологии. М.: Наука, 1972, т. 2. 515 с.
- Cruze e Silva J. A., Serpa Soares M. M. Algumas anomalias morfológicas e funcionais observadas em *Thysanlelea glardi* (Moniez, 1879) (Cestoda: Anoplocephalidae). — Garcia Orta, 1967, v. 15, N 1, p. 69—75.
- Dailey M. D., Overstreet R. M. *Cathetocephalus thatcheri* gen. et sp. n. (Tetraphyllidea: Cathetocephalidae fam. n.) from the bull shark: a species demonstrating multistrobilization. — J. Parasitol., 1973, v. 59, N 3, p. 469—473.
- Dollfus R.-Ph. Etudes critiques sur les tetrarhynques du Museum de Paris. — Arch. Mus. Nat. Hist. Natur., 1942, t. 19, 466 p.
- Fuhrmann O. Le phénomène de mutation chez les cestodes. — Rev. suisse zool., 1925, t. 32, p. 95.
- Guglielmelli S. R., Mello M. D., Pinto S. O. Anomalia triédrica em *Anoplocephala magna* (Abildgaard, 1789). Cestoda. Taeniformes, Taenioidea, Anoplocephalidae. — Rev. farm. e bioquím. Univ. Sao Paulo, 1970, v. 8, N 2, p. 243—252.
- Heyneman D. A natural population of anomalous branched tapeworms, *Hymenolepis nana* (Cestoda: Hymenolepididae), in a colony of DBA/1 mice. — Nature, 1961, v. 191 (4785), p. 297—298.
- Iwata S. Experimental and morphological studies of Manson's tapeworm *Diphyllobothrium erinacei* (Rudolphi). Special reference with its scientific name and relationship with *Sparganum proliferum* Ijima. — Progr. Med. Parasitol. Jap., 1972, v. 4, p. 533—590.
- Koga G., Iwata S. [Об аномальных проглоттидах широкого лентеца *Diphyllobothrium latum* с одинарным или двойным набором репродуктивных органов] (in Japanese). — J. Kurume Med. Assoc., 1976, v. 39, N 6, p. 475—505.
- Kulkarni D., Rao Y. V. B. G., Rao B. V. A note on certain aberrations in the scolex of a coenurus of a goat. — Indian Vet. J., 1974, v. 51, N 11—12, p. 739.
- Kulkarni D., Venkataratnam A., Emaduddin M. A note on the teratological aberrations of the strobila of *Moniezia expansa* (Rudolphi, 1810). — Ibid., 1972, v. 49, N 9, p. 951—952.
- Linton E. Parasites of fishes of Beaufort, North Carolina. — Bull. of the Bureau of Fisheries, 1906, v. 24, p. 321—428.
- Lopes-Neyra C. R. Consideraciones sobre Acoleidae, Amabiliidae y Nematoparataenidae. — Rev. Iber. Parasitol., 1953, v. 13, N 2, p. 119—184.
- Morishita K. Rare human tapeworms reported from Japan. — Progr. Med. Parasitol. Jap., 1972, v. 4, p. 465—488.

- Mueller J. F. Accessory suckers (?) in *Taenia taeniaeformis* from the California bobcat. — *J. Parasitol.*, 1973, v. 59, N 3, p. 562.
- Mueller J. F., Strano A. J. *Sparganum proliferum*, a sparganum infected with a virus? — *Ibid.*, 1974a, v. 60, N 1, p. 15—19.
- Mueller J. F., Strano A. J. The ubiquity of type — C viruses in spargana of *Splrometra* spp. — *Ibid.*, 1974b, v. 60, N 3, p. 398.
- Satyanarayanaacharyulu N., Subba R. T., James C. K. Double rows of interproglottidal glands in *Moniezia expansa*. — *Curr. Sci (India)*, 1969, v. 38, N 22, p. 550.
- Schiller E. L. Morphologic anomalies in scoleces of larval *Taenia crassiceps*. — *J. Parasitol.*, 1973, v. 59, N 1, p. 122—129.
- Schmidt G. D. The tapeworms. Dubuque, WM. C. Brown Co. Publishers, 1970. 266 p.
- Blatcher V. E. An anomalous *Taenia saginata* from a human case in Colombia. — *Proc. Helminthol. Soc. Wash.*, 1972, v. 39, N 2, p. 264—267.
- Vogel H. Über eine unsegmentierte, eingeschlechtliche *Taenia saginata*. — *J. Helminthol.*, R. T. Leiper Suppl. 1961, p. 191—198.
- Watson D. E., Thorson T. B. Helminths from elasmobranchs in Central American fresh waters. — In: Investigation of the ichthyofauna of Nicaraguan Lakes, 1976, p. 629—640.
- Yamaguti S. The Cestodes of Vertebrates — *Systema helminthum*. N. York, 1959, v. 2, p. 860.

ДОПОЛНЕНИЕ К СПИСКУ НОВЫХ ТАКСОНОВ, ОПИСАННЫХ  
И ОБОСНОВАННЫХ СОТРУДНИКАМИ ЛАБОРАТОРИИ  
ОБЩЕЙ ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ БИОЛОГО-ПОЧВЕННОГО  
ИНСТИТУТА ДВНЦ АН СССР

В данный список включены таксоны, описанные и обоснованные сотрудниками лаборатории за последние годы, а также таксоны, по той или иной причине не вошедшие в список, опубликованный ранее [Гельминтологические исследования животных и растений. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975].

**Гельминты животных**

**Семейство**

**Mazoplectidae** Mamaev et Sliptschenko, 1975

**Подсемейства**

**Syncoelicotylinae** Mamaev et Zubtschenko, 1978

**Polylabrinae** Lebedev, 1976

**Новые роды**

**Monogenoidea**

*Atlanticotyle* Mamaev et Zubtschenko, 1978

*Caniongiella* Lebedev, 1976

*Grandicotyle* Lebedev, 1976

*Intracotyle* Mamaev, 1970

*Inversocotyle* Mamaev et Paruchin, 1972

*Jaliscia* Mamaev et Egorova, 1977

*Mazoplectus* Mamaev et Sliptschenko, 1975

*Mictophiphilus* Mamaev, 1976

*Monomacracanthus* Mamaev, 1976

*Polylabroides* Mamaev et Paruchin, 1976

*Sawqirahcotyle* Lebedev, 1976

*Sebasticotyle* Mamaev et Egorova, 1977

*Syncoelicotyle* Mamaev et Zubtschenko, 1978

*Tribuliphorus* Mamaev et Paruchin, 1977

*Zeicotyle* Mamaev, 1976

**Trematoda**

*Belopolskiella* Oschmarin, 1963

*Praeorchitrema* Oschmarin, 1952

**Новые виды**

**Monogenoidea**

**Plectanocotylidae**

*Triglicola australis* Mamaev, 1976, с жабр *Trigla* sp. *Pterigotrigla plecta*: Тасманово море.

**Mazoplectidae**

*Mazoplectus ineptus* Mamaev et Sliptschenko, 1975, с жабр *Gonostomatidae*(?) gen. sp.: Тихий океан, р-н Новой Зеландии.

## Diclidophoridae

*Atlanticotyle notacanthi* Mamaev et Zubtschenko, 1978, с жабр *Notacanthus nasus*; Атлантический океан.

*Diclidophora attenuata* Mamaev, Paruchin et Zubtschenko, 1979, с жабр *Coryphaenoides carinatus*; северо-восточная Атлантика.

*D. paracoelorhynchi* Mamaev Paruchin et Zubtschenko, 1979, с жабр *Coelorhynchus fasciatus*; Атлантический океан.

*Choricotyle simplex* Mamaev, 1976, с жабр *Plagolgeneion macrolepis*; Тасманово море.

*Eurysorchis manteri* Mamaev, 1976, с жабр *Seriotelella maculata*, *Seriotelella* sp.; Тасманово море.

*Heterobothrium tonkinensis* Burchowsky, Mamaev et Nagibina, 1976, с жабр «Собаки-рыбы» *Spheroides* sp.; Северо-Вьетнамский залив.

*Mictophiphilus arabicus* Mamaev, 1976, с жабр *Myctophium* sp.; Аравийское море

*Tribuliphorus salilotae* Mamaev et Paruchin, 1977, с жабр *Salilotu australis*; Атлантический океан.

*Zeicotyle burchowskyi* Mamaev, 1976, с жабр *Allocyttus verrucosus*; Тасманово море.

## Microcotylidae

*Atraster acanthopagri* Mamaev et Paruchin, 1975, с жабр *Acanthopagrus bifasciatus*; Аравийское море, залив Саукира.

*A. bifidacanthus* Mamaev et Paruchin, 1975, с жабр *Sparus* sp.; Индийский океан.

*A. spinifer* Mamaev et Paruchin, 1975, с жабр *Argirops spinifer*; Аравийское море, залив Масира.

*Bivagina heterospina* Mamaev et Paruchin, 1975, с жабр *Argirops spinifer*; Аравийское море.

*Grandicotyle burchowskyi* Lebedev, 1976, с жабр *Seriola grandis*; Большой Австралийский залив.

*Intracotyle caballeroi* Mamaev, 1977, с жабр *Therapon jarbua*; Аравийское море.

*Monomacracanthus cadodai* Mamaev, 1976, с жабр *Pseudosciaenops crocea*; Южно-Китайское море, Северо-Вьетнамский залив.

*Polylabris acanthopagri* Mamaev et Paruchin, 1976, с жабр *Acanthopagrus bifasciatus*; Аравийское море, залив Саукира.

*Polylabroides biungulatus* Mamaev et Paruchin, 1976, с жабр *Acanthopagrus bifasciatus*; Аравийское море, залив Саукира.

*Polynemicola aequispinosa* Mamaev, 1977, с жабр *Polydactylus* (= *Polynemus*) *sextarius*; Аравийское море.

*P. ambigua* Mamaev, 1977, с жабр *Polydactylus* (= *Polynemus*) *sextarius*; Индийский океан, Монарский пролив.

*P. heterocotyle* Mamaev, 1977, с жабр *Sciaenidae* gen. sp.; Северо-Вьетнамский залив.

*P. sciaenae* Mamaev, 1977, с жабр *Sciaenidae* gen. sp.; Северо-Вьетнамский залив.

*Sebasticotyle ochotense* Mamaev et Egorova, 1977, с жабр *Sebastes glaucus*; Охотское море.

*Syncoelicotyle polyorchis* Mamaev et Zubtschenko, 1978, с жабр *Notacanthus nasus*, северная часть Атлантического океана.

## Heteraxinidae

*Heteraxinoides argiropsi* Mamaev, 1977, с жабр *Argirops spinifer*; Аравийское море.

## Gastrocotylidae

*Pseudaxinoides huchowskyi* Lebedev, 1977, с жабр *Caranx* (= *Atula*) *djedaba*; Аравийское море.

*P. caballeroi* Lebedev, 1977, с жабр *Caranx* (= *Atula*) *djedaba*. Аравийское море.

*Sawqitrahcotyle indica* Lebedev, 1976, с жабр *Trachurus trachurus capensis*; Аравийское море.

## Chauhancidae

*Caniongiella huchowskyi* Lebedev, 1976, с жабр *Sphyræna* sp., *S. langsar*, *S. japonica*; Северо-Вьетнамский залив.

## Trematoda

### Allocreadiidae

*Allostenopera pleurogrammi* Bajeva, 1968, из кишечника и слепых отростков южного одноперого терпуга — *Pleurogrammus azonus*; Японское море, залив Петра Великого.

*Hexagrammia zhukovi* Bajeva, 1965, из желудка, слепых отростков кишечника северного одноперого терпуга — *Pleurogrammus monopterygius*; Тихий океан, Авачинский залив.

### Dicrocoeliidae

*Praeorchitrema praeorchis* Oschmarin, 1952, из печени бекаса *Capella gallinago*; Приморский край.

### Lecithodendriidae

*Eumegacetes lecithrosalus* Oschmarin, 1963, из толстого кишечника и клоаки голубой сороки, сойки, обыкновенного поползня, вороны, серого личинкового я, даурского скворца — *Cyanopica cyana*, *Garrulus glandarius*, *Sitta europaea*, *Corvus corone*, *Pericrocotus roseus*, *Sturnia sturnina*; Приморский край.

*Eumegacetes sacculouterus* Oschmarin, 1963, из клоаки длиннохвостой неясыти — *Strix uralensis*; Приморский край.

*Hirudineatrema oschmarini* Demschin, 1968, из кишечника ложноконской пиявки — *Haemoris sanguisuga*; Приморский край.

### Lepocreadiidae

*Lepidapedon golphic* Oschmarin, 1968, из кишечника *Pristipomoides thyrus*; Южно-Китайское море.

### Microphallidae

*Echinoporus megacetabulus* Oschmarin, 1963, из заднего отдела кишечника полевого дуня — *Circus cyaneus*; Приморский край.

## Cestoda

### Dilepididae

*Diagonaleporus aescophylus* Oschmarin, 1950, из кишечника камешки — *Histrionicus histrionicus*; Камчатка.

## Asanthocephala

### Echinorhynchidae

*Echinorhynchus hexagrammi* Bajeva, 1965, из кишечника терпуга восьмилинейного — *Hexagrammus octogrammus*; Охотское море, залив Терпения.

## Фитонематоды

### Новые роды

- Cornilaimus* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Fescia* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Paraereptonema* Eroshenko, 1977

### Новые виды

- Alaimus subtilis* Eroshenko, 1977  
*Anaplectus parasimilis* Truskova, 1978  
*A. subgramelosus* Truskova, 1978  
*Bastiania vescus* Eroshenko, 1977  
*Cornilaimus furcillus* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Diphtherophora callosa* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*D. crustosa* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*D. papillata* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*D. sachalinensis* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*D. siddiqi* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*Fescia grossa* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Gymnotylenchus fusiformis* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Laimaphelenchus corticilis* Truskova, Eroshenko, 1977  
*L. exilis* Truskova, Eroshenko, 1977  
*L. sapinus* Truskova, Eroshenko, 1977  
*L. ternarius* Truskova, Eroshenko, 1977  
*L. vescus* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Leptonchus mucronatus* Eroshenko, 1977  
*Macrolaimus arboreus* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Meloidodera sikhotealiniensis* Eroshenko, 1978  
*Nothotylenchus uniformis* Truskova, Eroshenko, 1977  
*Paraereptonema ciliata* Eroshenko, 1977  
*Paratylenchus abietis* Eroshenko, 1974  
*P. acti* Eroshenko, 1978  
*P. concavus* Eroshenko, 1978  
*P. platyurus* Eroshenko, 1978  
*Plectus acuticaudatus* Truskova, 1976  
*P. arctus* Truskova, 1976  
*P. exinocaudatus* Truskova, 1976  
*P. gracilis* Truskova, 1976  
*Plectus intorticaudatus* Truskova, 1976  
*P. subtilis* Truskova, 1976  
*P. turricaudatus* Truskova, 1976  
*Pratylenchoides epacris* Eroshenko, 1978  
*Pratylenchus emarginatus* Eroshenko, 1978  
*Pungentus drepanoideus* Eroshenko, 1976  
*P. gracilis* Eroshenko, 1976  
*P. granosus* Eroshenko, 1976  
*P. medianus* Eroshenko, 1976  
*P. orthocephalus* Eroshenko, 1976  
*P. silvestris* Eroshenko, 1976  
*P. sublatum* Eroshenko, 1976  
*P. vesiculosus* Eroshenko, 1976  
*Rotylenchus alpinus* Eroshenko, 1976  
*Trichodorus yokoi* Eroshenko, Teplyakov, 1975  
*Tyrolaimophorus caudicaudatus* Eroshenko, Teplyakov, 1977  
*T. corpulentus* Eroshenko, Teplyakov, 1977

## СОДЕРЖАНИЕ

Дворядкин В. А., Беспрозванных В. В. К биологии <i>Paramphistomum ichikawai</i> и <i>Callicophoron ijimai</i> (Paramphistomidae) — возбудителей парамфистомидоза домашних жвачных животных в Приморье и Приамурье	3
Демшин Н. И. Развитие метацестоды <i>Polycercus ragadoxa</i> (Rud., 1802) Spasskaja et Spassky, 1970 (Dilepididae) в любрицидах (Oligochaeta)	12
Бритов В. А. Идентификация видов трихинелл	24
Демшин Н. И. К фауне личинок цестод, обнаруженных у олигохет в Приморском крае	28
Дворядкин В. А., Ермолейко А. В. Видовой состав и распространение парамфистомид жвачных животных на юге Дальнего Востока СССР	35
Ошмарин А. П. К морфологии <i>Parafasciolopsis fasciolaemorpha</i> Ejsmont, 1932 — паразита печени лося	46
Мамаев Ю. Л., Авдеев Г. В. Моногенез некоторых батнальных рыб северо-западной части Тихого океана	54
Сметанниа Э. Б. Гельминты морских рыбоядных птиц залива Петра Великого	71
Шеенко П. С., Поздняков С. Е. О систематике и номенклатуре некоторых нематод рода <i>Contracaecum sensu lato</i> (Ascaridata: Anisakidae) северо-западной Пацифики	82
Буторина Т. Е., Куперман Б. И. Экологический анализ зараженности цестодами рыб пресных вод Камчатки	86
Ошмарин П. Г. Цестоды как колоннальные животные	101
Лебедев Б. И. Понятие ниши в паразитологии	107
Курочкин Ю. В. О случаях тератологии у цестод	111
Дополнение к списку новых таксонов, описанных и обоснованных сотрудниками лаборатории общей гельминтологии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР	117

### БИОЛОГИЯ И СИСТЕМАТИКА ГЕЛЬМИНТОВ ЖИВОТНЫХ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Редактор Т. П. Дружинина  
Художник Л. Ф. Литвишко  
Техн. редактор В. И. Дудина  
Корректоры А. Т. Кудрявцева, Л. П. Тюрниа

ВД 07061. Сдано в набор 26/VI 1980 г. Подписано к печати 2/II 1980 г. Формат 70×108/16. Усл. печ. л. 10,85. Уч.-изд. л. 9,05. Тираж 500 экз. Цена 1 р 40 коп. Заказ 2280

---

Редакционно-издательский отдел Дальневосточного научного центра  
Академии наук СССР  
690600, Владивосток, Ленинская, 50  
Полиграфический комбинат Управления издательства,  
полиграфии и книжной торговли  
Приморского крайисполкома  
Владивосток, Океанский пр., 69

**К биологии Paramphistomum Ichikawai и Calicophoron ijimai (Paramphistomidae) — возбудителей парамфистомидоза домашних жвачных животных в Приморье и Приамурье.** Дворянкин В. А., Беспрозванных В. В. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 3—11.

Приведены данные экспериментального изучения эмбриогенеза и партеногенетических стадии развития трематод *C. ijimai* и *P. Ichikawai* — возбудителей парамфистомидоза домашних жвачных животных в Приморье и Приамурье. Установлено, что промежуточными хозяевами этих трематод являются пресноводные моллюски сем. Planorbidae, для *C. ijimai* — *Helicorbis suffunensis*, а для *P. Ichikawai* — *H. suffunensis*, *Polypylis semiglobosa*, *Anisus centrifugus*, *A. subfilaris* и *A. minusculus*. Продолжительность развития подвержена значительным колебаниям и зависит как от сезонных изменений условий окружающей среды, так и от физико-географических особенностей районов. Развитие личинок *P. Ichikawai* происходит быстрее и завершается на 20—22 суток раньше по сравнению с *C. ijimai*.

Ил. 3, табл. 3, библ. 14.

**Развитие метацестоды Polycercus paradoxa (Rud., 1802) Spasskaja et Spassky, 1970 (Dilepididae) в любрицидах (Oligochaeta).** Демшин Н. И. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 12—23.

Изложены результаты экспериментального изучения развития метацестоды *Polycercus paradoxa* (Rud., 1802) Spasskaja et Spassky, 1970 в дождевых червях. В полости тела червя онкосфера развивается в лярвоцисту и одновременно продуцирует герминативную ткань, которая разрастается, проникает во все органы и образует клетки, дающие начало дочерним лярвоцистам. Они становятся инвазионными на 50-й—55-й день (при температуре 18—26°С). Детально описываются морфологические изменения в онтогенезе дочерних метацестод и приводятся данные о строении и функциональной морфологии зрелой лярвоцисты.

Ил. 1, табл. 1, библ. 25.

**Идентификация видов трихинелл.** Бритов В. А. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 24—27.

Предлагается методика практической диагностики 3 видов трихинелл, основанная на морфологических и адаптационных биологических особенностях этих видов нематод.

Ил. 1.

**К фауне личинок цестод, обнаруженных у олигохет в Приморском крае.** Демшин Н. И. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 28—34.

Излагаются результаты фаунистических исследований олигохет как промежуточных хозяев цестод в Приморском крае. Приведены описания 6 видов личинок цестод, обнаруженных у малощетниковых червей, 4 лярвоцисты описываются впервые: *Aploparaksis crassirostris* (Krabbe, 1869); *A. hirsuta* (Krabbe, 1882); *A. larina* (Fuhrmann, 1921); *Sobolevitaenia anthusi* (Spasskaja, 1958).

Ил. 6, библ. 12.

**Видовой состав и распространение парамфистомид жвачных животных на юге Дальнего Востока СССР.** Дворянкин В. А., Ермоленко А. В. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 35—45.

Уточнен видовой состав трематод сем. Paramphistomidae от жвачных животных Приморья и Приамурья, выявлен состав их дефинитивных хозяев. Приводится описа-

ше 4 видов трематод *P. Ichikawai*, *P. petrowi*, *C. Iijimai* и *L. scollae*. Рассмотрены особенности распространения этих трематод.  
Ил. 4, табл. 2, библ. 15.

УДК 576.895.122

К морфологии *Parafasciolopsis fasciolaemorpha* EJamont, 1932 — паразита печени лоса Ошмарина А. П. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 46—53.

Дается детальное описание морфологии трематоды *Parafasciolopsis fasciolaemorpha*, основанное на изучении тотальных препаратов и тонких гистологических срезов.  
Ил. 2.

УДК 576.895.122

Моногеней некоторых батнальных рыб северо-западной части Тихого океана. Мамалева Ю. Л., Авдеев Г. В. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 54—70.

Приводятся результаты изучения материалов моногеней, собранных от глубоководных рыб северо-западной части Тихого океана. Всего было обследовано 879 экз. рыб 74 видов из 34 семейств 13 отрядов. У 567 экз. рыб 21 вида из 9 семейств 7 отрядов найдено 17 видов моногеней, из которых 6 видов новые для науки. Приводятся списки рыб и обнаруженных моногеней. Даются описания 5 новых видов *Diclidophora papilio* sp. n. от рыбы *Coelorhynchus parallelus*; *D. physiculi* sp. n. от *Physiculus* sp. n. *Moridae* gen. sp.; *Diclidophoropsis obtusiluncinata* sp. n. от *Coelorhynchus parallelus*; *D. trachonuri* sp. n. от *Trachonurus villosus*; *Paracycloctyla oligorchis* sp. n. от *Searsiidae* gen. sp.

Ил. 9, библ. 7.

УДК 576.895.10

Гельминты морских рыбадных птиц залива Петра Великого. Сметанина З. Б. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 71—81.

Приводятся сведения о зараженности гельминтами 235 экз. птиц 12 видов из семейств чайковых, чистиковых, качурковых, баклановых и ястребиных, добытых в разное время в районе залива Петра Великого. Дается список 66 видов гельминтов и краткие описания некоторых из них, обсуждаются особенности зараженности отдельных семейств птиц.

Табл. 1, библ. 5.

УДК 576.895.132

О систематике и номенклатуре некоторых нематод рода *Contracaecum sensu lato* (Ascaridata: Anisakidae) северо-западной Пацифики. Шеенко П. С., Поздняков С. Е. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 82—85.

Рассмотрена систематическая принадлежность 16 видов нематод рода *Contracaecum sensu lato*, описанных из рыб дальневосточных морей Фудзэтой (Fujita, 1932, 1939, 1940). Установлено, что все они являются синонимами ранее известных видов нематод — *Thynnascaris adunca*, *Th. fabri* и *Contracaecum osculatum*. Определена видовая принадлежность ранее описанных в этих же водах личинок нематод родов *Contracaecum* и *Thynnascaris*.

Библ. 20.

УДК 576.895.121

Экологический анализ зараженности цестодами рыб пресных вод Камчатки. Буторина Т. Е., Куперман Б. И. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 86—100.

Изучена зараженность рыб некоторых водоемов Камчатки цестодами. Показана возможность использования некоторых видов цестод в качестве индикаторов разных видов и экологических группировок лососей. Обращается внимание на необходимость оценки количественных характеристик заражения, что нередко указывает на различный способ заражения рыб данным гельминтом. Прослежены изменения в зараженности лососей цестодами в онтогенезе и во время миграций.

Табл. 9, библ. 30.

УДК 576.895.121

**Цестоды как колоннальные животные.** Ошмарин П. Г. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 101—106.

Обсуждается вопрос, являются ли цестоды колоннальными или одиночными метамерными животными. На основании ряда морфологических и биологических особенностей цестод делается вывод в пользу концепции колоннальности этих паразитических червей.

Библ. 6.

УДК 576.890

**Понятие ниши в паразитологии.** Лебедев Б. И. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 107—110.

Проводится исторический анализ развития концепции ниши; рассмотрено сходство между понятиями ниши и вида, ниши и фенотипа; подчеркивается их взаимодополнительность и полнота. Показано, что специфичность паразита в общем плане соответствует экологической нише, она представляет собой гостальный аспект реализованной ниши.

Библ. 29.

УДК 576.895.121

**О случаях тератологии у цестод.** Курочкин Ю. В. — В кн.: Биология и систематика гельминтов животных Дальнего Востока. Владивосток, 1981, с. 111—116.

Приведен краткий обзор вышедшей за последние годы основной литературы, касающейся тератологии цестод, а также описано несколько новых случаев: отсутствие одного из четырех хоботковых аппаратов у личинки *Hepatoxylon trichiuri*; отсутствие двух хоботковых аппаратов и недоразвитость остальных двух у личинки *Sphyrlocerhalus torgestinus*; отсутствие одной ботридии на сколексе взрослой цестоды *Phillobothrium* sp., развитие двух отдельных стробил, отходящих от одного сколекса у цестоды *Diphillobothrium scoticum*. Сообщается об описанном Л. В. Тихоновой [1973] первом в СССР случае обнаружения у человека *Sparganum proliferum* (определенного ранее как *Sparganum mansoni*), представляющего собой аномальную форму плероцеркоидов.

Ил. 4, библ. 32.