

**НЕМАТОДЫ И
АКАНТОЦЕФАЛЫ
ФАУНЫ ЮГА МАЛОГО
КАВКАЗА**

МОСКВА 2017

УДК 59(479)
ББК 28.083
М74

Ответственный редактор
доктор биологических наук Н.Б. ТЕРЕНИНА

Рецензенты:
доктор биологических наук А.Н. ПЕЛЬГУНОВ
доктор ветеринарных наук А.В. УСПЕНСКИЙ

Мовсесян С.О.

Нематоды и акантоцефалы фауны юга Малого Кавказа / С.О. Мовсесян, М.А. Никогосян, Р.А. Петросян, Д.Н. Кузнецов; [отв. Ред. Н.Б. Теренина]; Центр паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2017. 445 с.

В монографии представлены результаты многолетних оригинальных исследований и анализ данных литературы по видовому разнообразию нематод и акантоцефал, паразитирующих у различных таксономических групп животных юга Малого Кавказа на примере Республики Армения. Даны диагнозы надвидовых таксонов и иллюстрированные описания около 200 видов нематод и 20 видов акантоцефал, зарегистрированных в указанном регионе. Для каждого вида гельминтов указаны варианты названий (синонимы), список хозяев, локализация в организме, данные о распространении, морфологии и биологии. Приведены списки нематод и акантоцефал по хозяевам и алфавитный указатель.

Для гельминтологов, паразитологов, зоологов, биологов широкого профиля, ветеринарных и медицинских работников.

Movsesyan S.O.

Fauna of the South of the Low Caucasus. Nematodes and acanthocephalans / S.O. Movsesyan, M.A. Nikoghosian, R.A. Petrosian, D.N. Kuznetsov; [Ed. by N.B. Terenina]; Centre of Parasitology of the A.N. Severtsov institute of ecology and evolution RAS. Moscow: KMK Scientific Press, 2017. p. 445.

Data on many-year original researches and an analysis of literature on species diversity of nematodes and acanthocephalans parasitizing different animals in the south of the Low Caucasus, the Republic of Armenia in particular, are presented. Diagnoses of supraspecific taxa and morphological description of about 200 nematode species and 20 acanthocephalans species registered in the region, are given. Synonyms, hosts, localization, geographical distribution and life cycles are listed for each species. All species are illustrated with drawings. There are species, host and reference indexes. This is the first fundamental work for such interesting region of the south of the Low Caucasus as the Republic of Armenia.

For scientists in the fields of helminthology, parasitology, zoology, general biology and also for veterinary and medical personnel.

*Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН
«Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния
и фундаментальные основы мониторинга».*

ISBN 978-5-6040241-5-7

© Мовсесян С.О., Никогосян М.А., Петросян Р.А.,
Кузнецов Д.Н., 2017
© Институт проблем экологии и эволюции РАН,
Центр паразитологии, 2017
© Товарищество научных изданий КМК, 2017

НЕМАТОДЫ И АКАНТОЦЕФАЛЫ РЫБ – PISCES

ТИП NEMATHELMINTHES SCHNEIDER, 1873

Диагноз типа (по К.И. Скрябину и Р.С. Шульцу, 1940, Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970). Тело не подразделено на метамеры. Форма тела большей частью цилиндрическая или веретенообразная. Раздельнополы (за единичными исключениями). Основным признаком нематгельминтов – наличие у них первичной полости тела – схизоцеля.

КЛАСС NEMATODA RUDOLPHI, 1808

Диагноз класса (по К.И. Скрябину и Р.С. Шульцу, 1940). Тело цилиндрическое, нитевидное или веретенообразное; реже мешковидное, грушевидное или иной формы. Пищеварительный тракт открывается на переднем конце ротовым отверстием, обычно (но не всегда) окруженным губами. Губы несут органы чувств. Пищеварительная система состоит из стомы, пищевода и кишечника, открывающегося анусом (или отверстием клоаки) на вентральной поверхности терминально или субтерминально. Тело покрыто кутикулой, гладкой или вооруженной щетинками и другими орнаментациями. Под кутикулой располагаются гиподерма и слой продольных мышц. Внутренняя сегментация отсутствует. Нематоды, за редким исключением, раздельнополы. Половые протоки у самца открываются в клоаку, у самки – специальным половым отверстием. Экскреторная система имеется, протонефридии или нефридии отсутствуют. Для экскреции служат боковые сосуды, единичные экскреторные клетки, у некоторых форм (хищных) экскреторные элементы заложены в кишечнике. Кровеносная система отсутствует. Паразиты позвоночных и беспозвоночных животных, растений, а также свободноживущие организмы (обитатели морских и пресных вод, почвы, гниющих субстанций).

ПОДКЛАСС ADENOPHOREA (LINSTOW, 1905) CHITWOOD, 1950

Синоним: Aphasmda Chitwood et Chitwood, 1933.

Диагноз подкласса (по Р.С. Шульцу и Е.В. Гвоздеву, 1970). Мелкие, реже крупные нематоды. Головные тангорцепторы, как правило, щетинкообразные, папиллы частью в основании головы, типичное число – 10, из них одна латеральная и четыре парные группы, субвентральные, амфиды обычно по бокам головы, круглые, спиральные, карманообразные или производные спиральных, дейридов нет, фоторецепторы наблюдаются. Трофико-генитальный отдел часто снабжен щетинками, рассеянными по телу. Гиподермальные железы имеются, фазмиды отсутствуют. Стома различной формы – невооруженная или вооруженная онхами, зубами или одонтостилем. Латеро-вентральные эзофагеальные железы открываются обычно в просвет пищевода позади стомы, ректальных желез нет. Осморегуляторно-экскреторная система состоит, как правило, из неразветвленной одноклеточной ренетты, выводной проток обычно (кроме Plectidae) не кутикуляризован, за исключением стенок выводной поры. Бурсальные крылья отсутствуют. Имеются инкаудальные или экскаудальные терминальные хвостовые желе-

зы, три протока которых открываются наружу на конце хвоста общей порой (иногда этих желез нет). Щетинки и папиллы на хвосте варьируют в расположении. Обитают в морях, пресноводных водоемах, почве, паразитируют в растениях у животных и человека.

ОТРЯД DIOCTOPHYMIDA (SKRJABIN, 1927)

Синонимы: *Dioctophymoidea* Railliet, 1916; *Dioctophymata* Filipjev, 1934.

Диагноз отряда (по Е. М. Кармановой, 1968): *Adenophorea*. Мышечная система полимиарного типа. Протоки дорзальной и субвентральных желез открываются в начальной части пищевода. Железы заключены в толщу стенки пищевода и имеют сложную многоядерную структуру. Имеется сомато-интестинальная мускулатура. Самцы и самки обладают одинарной половой трубкой. Самцы имеют одну спикулу и мышечную хвостовую бурсу, стенки которых лишены ребровидных кутикулярных элементов. Каудальные железы отсутствуют. Личинки 1 стадии обладают стилетом (онхиостилем). Экскреторная система не обнаружена.

Типовой и единственный подотряд – *Dioctophymata* Skrjabin, 1927.

ПОДОТРЯД DIOCTOPHYMATA SKRJABIN, 1927

Синонимы: *Dioctophymeata* Petrow, 1930; *Dioctophymatina* Chitwood et Chitwood, 1950.

Диагноз подотряда (по Е. М. Кармановой, 1968): *Dioctophymida*. Полимиарии со слабо развитыми гиподермальными валиками. Продольных полей восемь. Тело от средних до гигантских размеров. Головной конец простой или снабжен мощной мышечной головной присоской. Ротовое отверстие лишено губ и интерлябий. Вокруг рта располагаются папиллы, число которых кратно шести (пара латеральных, пара субвентральных и пара субдорзальных). На латеральных сторонах тела от головного до хвостового конца проходят два ряда многочисленных папилл, погруженных в толщу кутикулы. Ротовая полость слабо развита, лишена какого-либо хитинового вооружения. На дне ротовой полости открывается отверстие пищевода треугольного сечения. Пищевод относительно длинный, цилиндрический или булавовидный, без бульбуса и без деления на мышечный и железистый отделы. В толще стенок пищевода заключены сложные многоядерные железы. Их протоки дихотомически ветвятся и открываются в верхней части просвета пищевода или на дне головной присоски. Кишечник простой, без дивертикулов. Сомато-интестинальная мускулатура имеет вид лент, так называемых «мезентериев», образованных одним рядом мышечных клеток. Она соединяет кишечную трубку со стенкой тела. С пищеводом соединены два субвентральных «мезентерия», с кишечником – четыре, из них два субвентральных и два субдорзальных. Нервное кольцо сдвинуто далеко вперед и охватывает основание пищевода.

Самцы с простой игловидной спикулой, заключенной в толстостенный мышечный футляр. Хвостовая бурса чашевидная, с мощными мышечными стенками. Рулек и другие дополнительные копулятивные органы отсутствуют.

Яйца со скульптурированной поверхностью и крышечками на полюсах. Личинки 1 стадии снабжены обоюдоострым стилетом, соединенным с кутикулярной струной – хордой.

Развитие со сменой хозяев. Первый промежуточный хозяин – олигохеты. Взрослые – паразиты теплокровных.

Типовое надсемейство: *Dioctophymoidea* Railliet, 1915

НАДСЕМЕЙСТВО DIOCTOPHYMOIDEA RAILLIET, 1916

Диагноз надсемейства совпадает с диагнозом подотряда.

Типовое семейство: *Dioctophymidae* Railliet, 1915

СЕМЕЙСТВО DIOCTOPHYMIDAE RAILLIET, 1915

Синонимы: *Eustrongylidae* Leiper, 1908; *Eustrongylididae* Leiper, 1912; *Dioctophymatidae* Chitwood et Chitwood, 1950.

Диагноз семейства (по Е. М. Кармановой, 1968): Головной конец простой, без мощной мышечной присоски. Кутикула поперечно исчерчена. Передний конец тела гладкий или вооружен рядами многочисленных острых шипиков, обращенными к хвосту вершинками. Ротовое отверстие овальной, шестигранной или треугольной формы. Вокруг рта располагается 12 или 18 хорошо выраженных папилл. Папиллы располагаются более или менее симметрично по радиусам. Внутренний ряд состоит из шести папилл: двух субвентральных, двух латеральных и двух субдорзальных. Протоки эзофагеальных желез открываются в просвет начальной части пищевода. Хвост самок тупо закруглен. Анус занимает терминальное или субтерминальное положение. Вульва открывается либо на уровне пищевода, либо вблизи ануса.

Паразиты кишечника и почек млекопитающих и железистого желудка птиц. Личинки первых трех стадий локализуются в кровеносной системе водных олигохет.

Типовой род: *Dioctophyma* Collet-Meygret, 1802.

ПОДСЕМЕЙСТВО EUSTRONGYLIDINAE CHITWOOD AND CHITWOOD, 1937

Синоним: *Hystrichinae* Skrjabin et Schikhobalova, 1954.

Диагноз подсемейства (по Читвудам (1937) с дополнениями, цит. по Е. М. Кармановой, 1968). *Dictophymidae* средней величины, ротовое отверстие окружено 12–18 сосочками, расположенными в два или три круга. Передний конец тела гладкий или вооружен шипами. Отверстие вульвы близ ануса. Паразиты стенки железистого желудка водоплавающих птиц. Развитие идет с одним или двумя облигатными промежуточными хозяевами, первым из которых является олигохета.

Типовой род: *Eustrongylides* Jagerskiold, 1909.

Род *Eustrongylides* Jagerskiold, 1909

Синонимы: *Strongylus* Muller, 1870 (e.p.); *Eustrongylus* Diesing, 1851 (e.p.); *Tropidocerrea* Diesing, 1851 (e.p.).

Диагноз рода (цит. по Е. М. Кармановой, 1968): *Eustrongylinae*, головной конец которых не вздут. Кутикула лишена шипов. Тело расширено и изогнуто в средней части и сужено к концам. Кутикула поперечно исчерчена и толще

на концах тела, чем в его средней части. Ротовое отверстие окружено 12 или 18 папиллами, расположенными обычно кругами по 6 папилл в каждом, из которых 2 латеральных и 4 субмедианных. Имеется два ряда латеральных папилл, идущих вдоль тела. Пищевод длинный, более широкий в задней части. Копулятивная bursa самца мышечная, толстостенная, лишена ребровидных образований. Спикула длинная, игловидная. Задний конец тела самки тупой, лишен хвоста. Вульва вблизи терминально расположенного ануса. Развитие идет с участием рыб. Паразиты стенки железистого желудка птиц.

Типовой вид: *Eustrongylides tubifex* (Nitzsch, 1819) Jagerskiold, 1909.

Eustrongylides excisus Jagerskiold, 1909

Рис. 1–3

Хозяин: ручьевая форель (*Salmo fario*).

Локализация: полость тела (личинки).

Место обнаружения: река Мармарик (Л.К. Вартанян, 1992).

Распространение на территории бывшего СССР: бассейн Каспийского моря, бассейн рек Дуная, Днепра, Днестра, Волги, Казахстан, Каракалпакия (по Е.М. Кармановой, 1968).

Описание вида (по Чиуреа (1924), цит. по Е.М. Кармановой, 1968). Довольно длинные нематоды окрашены от розовых (в области пищевода) до темных тонов (в области расположения кишечника). Кутикула слабо исчерчена, так что иногда кажется гладкой. Длина тела личинки 28,0–70,0 мм при ширине 0,264–0,539 мм. Ширина переднего конца 0,215–0,421 мм. Латерально с обеих сторон, начиная от 0,132–0,165 мм от переднего конца, располагается ряд мелких сосочков, которые при приближении к средней части тела нематоды встречаются реже. В передней части тела расстояние между папиллами 0,024–0,066 мм, на границе перехода пищевода в кишечник – 0,240–0,303 мм, в задней части тела 0,121–0,176 мм. Ротовое отверстие щелевидное, оно окружено 12 папиллами, расположенными в два круга. Папиллы внутреннего круга тонкие, нежные, шиповидные. Папиллы наружного круга толстые, конусовидные, высота их 0,011–0,015 мм. В каждом круге имеется по 2 латеральных, 2 субдорзальных и 2 субвентральных папиллы. Латеральные папиллы обоих кругов более длинные, чем осталь-

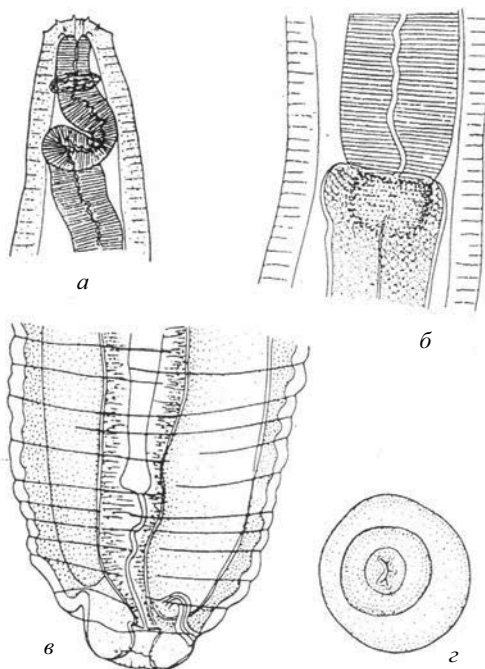


Рис. 1. *Eustrongylides excisus*, larva
а – головной конец тела; б – область перехода пищевода в кишечник; в – хвостовой конец самки; г – головной конец, апикально

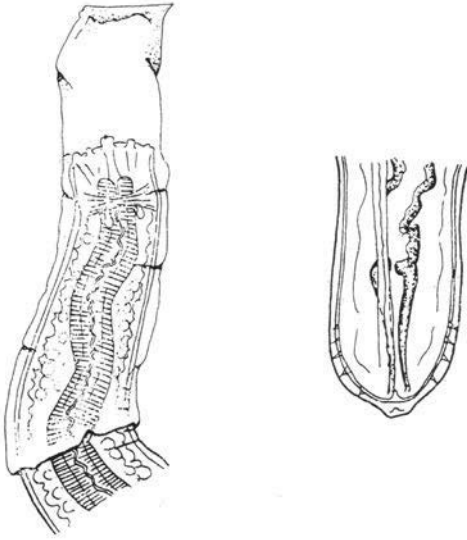


Рис. 2. *Eustrongylides excisus*, момент четвертой линьки

(вторых), так и резервуарных хозяев. Первыми промежуточными хозяевами являются водные олигохеты.

Описание личинок III стадии (по Е. М. Кармановой, 1968). Личинки III стадии до линьки локализуются в полости тела рыб. Они могут пребывать там в свободном состоянии или лежать, свернувшись колечком, под тонкой оболочкой на поверхности внутренних органов или на плевре стенки тела хозяина. Личинки этой стадии имеют длину от 7,990 до 20,0–30,0 мм. Ширина головного конца на уровне внутреннего ряда папилл – 0,042 мм, на уровне внешнего ряда папилл – 0,057 мм, на уровне нервного кольца – 0,080 мм, на уровне перехода пищевода в кишечник – 0,100–0,144 мм и на уровне перехода средней кишки в заднюю – 0,090–0,190 мм. Строение головных папилл не отличается от строения папилл у личинок III стадии из олигохет, однако ряды их более сближены между собой, а внутренний ряд расположен ближе к ротовому отверстию. Нервное кольцо лежит на расстоянии 0,092–0,108 мм от головного конца. Под нервным кольцом расположены 7 цервикальных желез. Длина ротовой полости 0,093 мм. Длина пищевода 2,462–4,537 мм. Длина задней кишки 0,126–0,556 мм. Анус расположен терминально. У личинки самца длиной 7,990 мм слепой конец половой трубки крепится связкой к стенке кишечника на расстоянии 0,207 мм от хвостового конца. На этой стадии развития половая трубка имеет одинаковый просвет на всем протяжении. От места прикрепления семенника трубка направляется вперед и на расстоянии 0,411 мм от хвостового конца делает поворот в сторону заднего конца тела личинки, доходя до клоаки. Длина половой трубки достигает всего около 1,0 см, что составляет 1/7–1/8 длины тела. У личинки самки длиной 18,755 мм половая система представлена в виде трубки одинакового сечения. Расположена она в задней части тела личинки. Начинаясь яичником, трубка тянется по направлению к головному концу личинки на 2,662 мм, затем делает петлю и направляется вновь

ные. Нервное кольцо лежит у переднего конца пищевода в 0,196 мм от головного конца. Ротовое отверстие открывается в глубокую ротовую полость, переходящую в пищевод 8,0–14,0 мм длиной. Ширина пищевода 0,087–0,117 мм в его передней части и 0,147–0,322 мм перед впадением в пищевод. Кишечник заканчивается в центре округлого усеченного заднего конца. Половой зачаток в виде маленькой трубки 0,050–0,098 мм длиной, который расположен возле кишки в задней половине тела.

Из личинок с расширенным хвостовым концом развиваются самцы, из личинок с суженным концом – самки.

Окончательными хозяевами данного вида являются бакланы. Рыбы выполняют роль как промежуточных

к хвостовому концу. Длина половой трубки 6,328 мм, т.е. она составляет около $\frac{1}{3}$ длины тела личинки. У личинок самок хорошо заметно нервное кольцо, которое находится на расстоянии 0,036 мм от хвостового конца. После линьки часть личинок не меняет своей локализации, часть же из них мигрирует в мускулатуру рыбы. Чаще всего такие личинки обнаруживаются в мускулатуре стенки живота и редко – в спинных мышцах хозяина. Вокруг тела паразита образуется капсула, внутри которой личинка лежит в виде плоской спирали. На этой стадии развития тело личинок начинает приобретать розовый цвет. Такие личинки являются инвазионными для дефинитивного хозяина – баклана.

Личинки IV стадии паразитируют в рыбах. Хозяевами могут быть как бентосоядные, так и хищные рыбы. Местом локализации личинок служат полость тела, стенка желудка и кишечника, печень, семенники, мускулатура. Личинки почти всегда располагаются в соединительнотканых капсулах и очень редко встречаются свободнолежащими

в полости тела хозяина. Наиболее жизнеспособные личинки *E. excisus* и с более высокой интенсивностью чаще всего регистрировали у окуня.

В дефинитивном хозяине личинки четвертой стадии локализуются в стенке железистого желудка. Нематоды располагаются так, что головные и хвостовые их концы свисают в просвет желудка, а средняя часть тела размещается со стороны серозной оболочки. Через определенный промежуток времени после внедрения в стенку желудка хозяина эта часть нематоды одевается плотной соединительнотканной капсулой. В первые дни пребывания в дефинитивном хозяине у личинок начинается усиленное развитие половой трубки. Нематоды быстро увеличиваются в ширину в средней части тела, готовясь к последней линьке. Через 3–6 дней заметно изменяются строение и положение головных сосочков. На 7–8-й день происходит последняя линька, а на 12–14-й день (после внедрения *E. excisus* в стенку железистого желудка баклана) самки начинают выделять яйца.

Установлено, что весь жизненный цикл *E. excisus* от развития яйца во внешней среде до естественной гибели паразита в организме дефинитивного хозяина длится около 8–9 месяцев. Возможно, что в естественных условиях эти сроки короче.

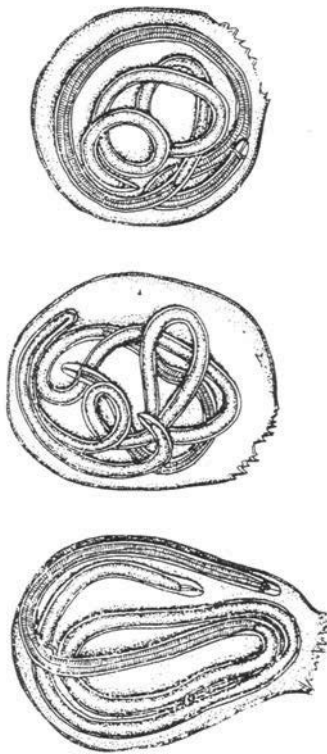


Рис. 3. *Eustrongylides excisus*
Личинки, инкапсулированные на серозных покровах бычка (по Кармановой, 1968)

ПОДКЛАСС SECERNENTEA (LINSTOW, 1905) DOUGHERTY, 1958

Синоним: Phasmida Chitwood et Chitwood, 1933.

Диагноз подкласса (по К.И. Скрябину и Р.С. Шульцу, 1940). Головные сосочки не в форме щетинок (сеты – setae) и никогда не бывают расположены далеко позади губ. Амфиды обычно поровидные и расположены на губах, нередко дорсо-латерально на латеральных (при наличии шести губ) или на субвентральных губах (при наличии трех губ). Амфиды не имеют спиралевидной или карманообразной формы или наружных видоизменений. Дейриды обычно имеются. Изредка имеются различные соматические сосочки. Фазмиды обычно хорошо развиты, но иногда редуцированы или не обнаруживаются, особенно у самцов. Экскреторная система никогда не бывает представлена единичной вентральной железой, без собирающих протоков; имеется по крайней мере один латеральный проток (за исключением деградированных форм). Гиподермальные железы отсутствуют. Гиподерма состоит из дорсальной, вентральной и двух латеральных хорд (так называемые субмедианные безъядерные хорды). Гонады телогонические. Самец без преанального ряда дополнительных органов. Хвостовые крылья часто имеются. Хвостовые железы отсутствуют.

ОТРЯД SPIRURIDA CHITWOOD, 1933

Диагноз отряда (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970): Спируриды имеют обычно две латеральные губы или шесть рудиментарных губ. Вентро-латеральные головные сосочки обычно отсутствуют. Стиллет отсутствует. Пищевод обычно состоит из переднего мышечного и заднего железистого отделов. Вальвулярный аппарат отсутствует. Полмиарии. Экскреторная система из двух задних собирающих сосудов. Субвентральные экскреторные клетки отсутствуют. Типичной бурсы с ребрами нет. У самки сильно развита вагина. Развитие с промежуточными и нередко также с резервуарными хозяевами. Окончательные хозяева – позвоночные, промежуточные – беспозвоночные.

Типичный подотряд: *Spirurata* Railliet, 1914.

ПОДОТРЯД SPIRURATA RAILLIET, 1914

Диагноз подотряда (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970): *Spirurida*. Нематоды, снабженные чаще всего двумя псевдолабиями, расположенными латерально. Иногда имеются дорзальные и вентральные губы. Ротовое отверстие круглое, шестиугольное или вытянутое дорзо-вентрально, иногда окружено зубами. Наружный круг сосочков состоит из четырех (латеро-дорзальные и латеро-вентральные пары) или восьми (дорзо-вентральные, латеро-дорзальные, вентро-вентральные и латеро-вентральные пары) сосочков; дорзо-дорзальные и вентро-вентральные сосочки в некоторых случаях имеют тенденцию к исчезновению или к частичному либо полному слиянию с латеро-дорзальными или латеро-вентральными, образуя двойные сосочки. Вентро-латеральные сосочки отсутствуют. Амфиды лежат латерально, иногда располагаясь позади псевдолабий. Позади ротовой полости находится фаринкс, часто хитинизированный. Пищевод типично разделен на переднюю мышечную и заднюю

железистую части. Кишечник без выпячиваний (единственное исключение род – *Omeia*). Спикулы самцов обычно неравные и различного строения, иногда равные и сходного строения. Рулек имеется или отсутствует. Хвостовые крылья имеются или отсутствуют. Вульва самки чаще близ середины длины тела, реже – у заднего конца и весьма редко – на уровне пищевода.

Паразиты млекопитающих, птиц, рептилий, рыб, редко амфибий. Развиваются при помощи промежуточных хозяев (обычно членистоногих). Локализация у окончательных хозяев: пищеварительный тракт, орбита глаза, носовая полость, у промежуточных хозяев – чаще всего полость тела.

Типовое надсемейство: Spiruroidea Railliet et Henry, 1915.

НАДСЕМЕЙСТВО THELAZIOIDEA SOBOLEV, 1949

Диагноз надсемейства (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, А.А. Соболеву, 1949). Spirurata. Ротовое отверстие овальное или шестиугольное. Сосочки наружного ряда, в числе четырех или восьми, попарно не сближены. Сосочки внутреннего ряда редуцированные. Губы (псевдолабии) отсутствуют или развиты слабо. Иногда имеется фаринкс, чаще налицо ротовая капсула. У самца хвостовые крылья имеются или отсутствуют.

Типичное семейство: Thelaziidae Skrjabin, 1915.

СЕМЕЙСТВО RHABDOCHONIDAE SKRJABIN, 1946

Диагноз семейства (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, А.А. Соболеву, 1949): Thelazioidea. Рот окружен губами, имеющими либо резко выраженный, либо рудиментарный характер. Фаринкс имеет вид удлиненной хитинизированной трубки, слегка расширенной в своей передней части. Самцы обладают двумя спикулами неодинаковой длины, а также строения. Рулек отсутствует, имеются многочисленные хвостовые сосочки.

Типовое подсемейство: Rhabdochoninae Travassos, Artigas et Pereira, 1928.

ПОДСЕМЕЙСТВО RHABDOCHONINAE TRAVASSOS, ARTIGAS ET PEREIRA, 1928

Диагноз подсемейства (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, А.А. Соболеву, 1949): Rhabdochonidae, характеризующиеся гладкой кутикулой и яйцами, лишенными филаментов.

Типовой род: *Rhabdochona* Railliet, 1916.

Род *Rhabdochona* Railliet, 1916

Синонимы: *Ichthyospirura* Skrjabin, 1917 (partium); *Cucullanus* Mueller, 1777; *Dispharagus* Dujardin, 1845; *Filaria* Mueller, 1787; *Histiocephalus* Diesing, 1851; *Oxyspirura* Drasche, 1897; *Pseudancyracanthus* Skrjabin, 1923; *Spiroptera* Rudolphi, 1819.

Диагноз рода (по Саидову (1953), цит. из К.И. Скрябин, А.А. Соболев, В.М. Ивашкин, 1967). Rhabdochoninae. Головной конец снабжен двумя слабо развитыми губами или губ нет. Вдоль стенок ротовой капсулы проходят продольные утолщения, заканчивающиеся зубами; число зубов у различных ви-

дов различно. Пищевод умеренной длины, состоит из двух частей – мышечной и железистой.

Самец с конически заостренным и изогнутым хвостом. Хвостовых крыльев нет. Имеются многочисленные преанальные и пять-шесть пар постанальных половых сосочков. Спикулы неравные и несходные.

Самка с прямым удлинённым хвостом. Вульва в средней части тела или немного позади середины. Яйца лишены филаментов или с филаментами на полюсах.

Паразиты кишечника рыб (один вид – *Rhabdochona uca* – найден у краба).
Типовой вид: *Rhabdochona denudate* (Dujardin, 1845) Railliet, 1916.

Rhabdochona helliki (Sramek, 1901) Chitwood, 1933

Синонимы: *Filochona hellichi* Sramek, 1901; *Ichthyospirura turkestanica* Skrjabin, 1917; *Rhabdochona denudate filamentosa* Bychowska-Pavlovska, 1936; *Rh. kashmirensis* Thapar, 1950; *Rhabdochonoides barbi Teniszewska*, 1955; *Rhabdochona chabaudi* Mawson, 1956; *Rh. polonica* Campana-Rouget, 1961; *Filochona janiszewskae* Skrjabin, Sobolev et Ivaschkin, 1967.

Хозяин: ручьевая форель (*Salmo fario*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: верхнее течение р. Мармарик, бассейн оз. Севан (Л.К. Вартанян, 1992). Этот вид отмечается впервые не только для фауны Армении, но и для паразитофауны семейства лососевых.

Распространение на территории бывшего СССР: Средняя Азия, бассейн р. Сурхандарья (С.О. Османов, 1971)

Описание вида (по Л.К. Вартанян, 1992).

У самцов тело длиной 0,11 мм, максимальная ширина 0,16 мм. Ротовая капсула 0,021x0,015 мм. Длина глотки, включая ротовую капсулу, 0,17 мм, длина мышечного отдела пищевода 0,31 мм, железистого 0,22 мм, экскреторная пора 0,27 мм, шейные сосочки на 0,075 мм от головного конца. Большая спикула широкая, длиной 0,5 мм. Маленькая спикула длиной 0,13 мм. Длина хвоста 0,36 мм.

У самок длина тела зрелых особей 12,1, ширина 0,24 мм. Самка с прямым удлинённым хвостом. Вульва у середины тела. Яйцекладущие. Яйца эллиптические.

Rhabdochona fortunatowi Dinnik, 1933

Рис. 4

Хозяин: храмуля севанская (*Varicorhynchus capoeta sevangi*).

Локализация: тонкий отдел кишечника.

Место обнаружения: оз. Севан, Агдамский промысел (Ю.А. Динник, 1933, Р.Л. Оганесян, 2009).

Описание (по Ю.А. Динник, 1933). Тело нематоды гладкое, тонкое, нитевидное; ротовое отверстие ведет в бокаловидную ротовую капсулу, верхний край которой увенчан зубчиками; внизу она резким уступом переходит в узкий длинный рhагунх. Глубина ротовой капсулы 0,025 мм, ширина 0,015–0,020 мм. Длина рhагунх-а 0,105–0,115 мм. За рhагунх-ом следует пищевод 3,39–3,71 мм длины, из коей 0,295–0,380 мм приходится на передний мышечный отдел его, т.е. отношение мышечного пищевода к железистому равно 1:10 у самца и 1:9

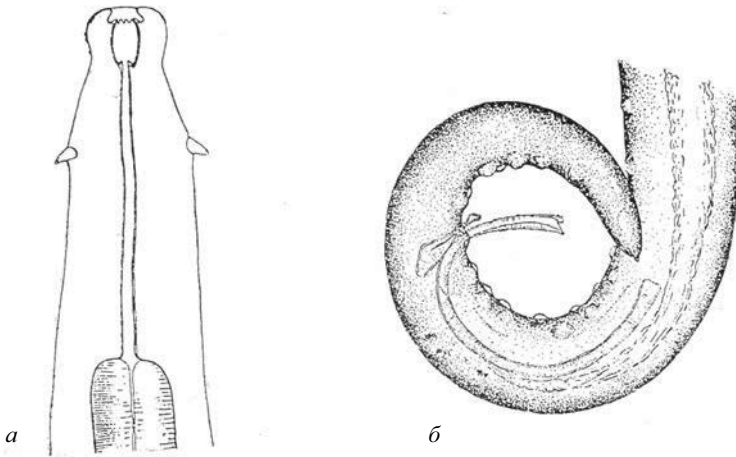


Рис. 4. *Rhabdochona fortunatowi*
 а – головной конец; б – хвостовой конец (по Динник, 1933)

у самки. На шейной части самки находится два латеральных ушка, расположенных в 0,054–0,065 мм от головного конца.

Самец. Длина тела 9,76 мм; хвостовой конец закруглен в дорзо-вентральном направлении. Длина хвоста 0,263 мм. Две спикулы неравной величины, 0,391 мм и 0,078 мм, меньшая спикула на дистальном конце пуговкообразно расширена. 10 пар преанальных и 5 пар постанальных сосочков.

Самка. Длина тела 17,58 мм, ширина 0,165 мм. Вульва расположена посередине тела и делит его на равные половины. Хвост 0,44 мм длины, на конце закруглен и оканчивается небольшим шипиком. Яйца 0,028–0,030 мм длины и 0,016–0,018 мм ширины, покрыты гладкой, тонкой, бесцветной оболочкой.

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

Диагноз типа (по В.И. Петроченко, 1956). Двусторонне-симметричные паразитические черви. Тело в живом состоянии, как правило, плоское, но принимает вальковатую форму после фиксации. С поверхности тело покрыто кутикулой. Кожно-мускульный мешок состоит из систем продольных и кольцевых мышц. Между кутикулой и мышечными слоями развит мощный слой гиподермы, в которой заложена лакунная система. Пищеварительная система отсутствует. Питание осуществляется осмотическим путем. Имеется обширная первичная полость тела, являющаяся, в основном, вместилищем сильно развитой половой системы и ее продуктов. Кровеносная система отсутствует. Выделительная система протонефридиального типа, а у многих форм отсутствует. Все известные виды являются специализированными эндопаразитами. Передний конец тела превращен в хоботок, как правило, вооруженный хитинизированными крючками. Раздельнополы. Развитие происходит при обязательном участии промежуточных хозяев (моллюсков, ракообразных, насекомых). Окончательные хозяева – представители всех классов позвоночных животных.

Тип состоит из одного класса *Acanthocephala* (Rudolphi, 1808).

КЛАСС ACANTHOCEPHALA (RUDOLPHI, 1808)

Характеристика класса Acanthocephala по В.И. Петроченко 1956) полностью соответствует характеристике типа.

ПОДКЛАСС NEOECHINORHYNCHINEA PETROTSCHENKO, 1956

Синоним: Eoacanthocephala (Van Cleave, 1948).

Диагноз подкласса (по В.И. Петроченко, 1956). Мелкие (за редким исключением), нежные, тело цилиндрической или веретенообразной формы. В теле хорошо развита лакунная система; главные продольные каналы лакуновой системы проходят дорзо-вентрально. В субкутикуле имеется небольшое число яйцевидных или амёбовидных гигантских ядер. Шипы на теле имеются или отсутствуют. Хоботок у большинства форм маленький, округлый или яйцевидный, но имеются формы и с цилиндрическим хоботком. Крючки на хоботке чаще в небольшом числе, расположены спиральными или спирально-диагональными рядами, но у форм с длинным хоботком (Tenuisentidae) крючки расположены по квинкунциальному типу. Хоботковое влагалище мешковидное, с однослойной мышечной стенкой. Цементные железы в виде недифференцированной синцитиальной массы, в которой заключены гигантские округлые ядра. У самки обычно имеется два лигаментных мешка: дорзальный и вентральный. Нефридиальных органов не установлено. Дробление оплодотворенного яйца имеет черты спирального типа. Гастрюляция происходит по эпиболическому типу. В результате эмбрионального развития получается эмбриональная личинка анэхинного типа, которая не имеет ни шипов, ни крючков на теле. Личинка овальной или удлинённо-овальной формы, заключена в три сравнительно нежные оболочки строго овальной формы.

Постэмбриональные личинки развиваются в водных беспозвоночных – моллюсках, ракушковых рачках и личинках насекомых, являющихся промежуточными хозяевами. Во взрослом состоянии паразитируют в кишечнике рыб и один вид – у черепах.

ОТРЯД ACANTHOGYRIDA THAPAR, 1927

Синоним: Gyracanthocephala Van Cleave, 1936.

Диагноз отряда (по В.И. Петроченко, 1956). Neoechinorhynchinea; тело, как правило, маленькое или средних размеров, покрытое в той или иной степени шипами. В стенке тела имеется небольшое число гигантских округлых или ветвящихся ядер; реже имеются многочисленные ядерные фрагменты. Лакунная систем сетевидная, без ясно выступающих главных каналов. Хоботок маленький, округлый. Хоботковое влагалище мешковидное, с однослойной стенкой. Цементные железы синцитиальные, содержащие некоторое число ядер. Яйца маленькие, овальные, без каких-либо выпячиваний оболочек в полюсы. Зародыш овальный, анэхинного типа (нет ни шипов, ни крючков).

Паразиты рыб, морских и пресноводных.

СЕМЕЙСТВО QUADRIGYRIDAE VAN CLEAVE, 1920

Диагноз семейства (по В.И. Петроченко, 1956). Acanthogyrida, тело маленькое, нежное, покрытое шипами, как правило, только в передней области.

Хоботок округлый или слегка удлинённый, с небольшим числом крючков, расположенных спиральными рядами. В стенке тела имеется небольшое число гигантских ядер или многочисленные фрагменты их. Лакунная система сетевидная, без резко выступающих главных каналов. Лемниски длинные и нитевидные, или короткие, мешковидные. Яйца маленькие округлые.

Паразиты рыб.

Типовой род: *Quadrigyrus* Van Cleave, 1920.

Род *Quadrigyrus* Van Cleave, 1920

Диагноз рода (по В.И. Петроченко, 1956). *Quadrigyridae*, средней величины; шипы на теле расположены в передней области в 4–10 кольцевых рядов, которые иногда прерываются на дорзальной стороне. В стенке тела имеются ядра двух типов: а) в передней области яйцевидные гигантские ядра, б) в остальном теле ядра сильно разветвленные. Хоботковое влагалище хорошо развито, с однослойной мощной мышечной стенкой; церебральный ганглий лежит в заднем конце хоботкового влагалища. Паразиты рыб. Известно три вида.

Типовой вид: *Quadrigyrus torquatus* Van Cleave, 1920.

Quadrigyrus cholodkowskyi Kostylew, 1928

Рис. 5

Синонимы: *Quadrigyrus cholodkowskyi* Kostylew, 1928; *Neoechinorhynchus* sp. Dinnik, 1933; *N. armeniacus* Mikailov, 1975.

Хозяин: севанская храмуля (*Varicorhinus capoeta sevangi*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: оз. Севан (Ю.А. Динник, 1933; Л.К. Варганян, 1992).

Распространение на территории бывшего СССР: Киргизия (Иссык-Куль) (В.И. Петроченко, 1956).

Описание вида (по Костылеву (1928), с некоторыми дополнениями, цит. по В.И. Петроченко (1956)). Скребни почти цилиндрической формы, с незначительным расширением в средней трети тела. Самец меньше и нежнее самки. Взрослые черви коричневого цвета, а молодые почти бесцветны или с легким коричневым оттенком. Передняя область тела вооружена мелкими шипами, которые лучше заметны у молодых форм и с трудом различаются у взрослых, причем у молодых форм несколько передних рядов сплошные и опоясывают тело вокруг, в то время как у взрослых особей эти шипы видны только с одной стороны. В стенке тела имеются округлые гигантские ядра – восемь с одной стороны и два – с другой. У нескольких экземпляров скребней наблюдалось такое явление, когда передняя половина тела значительно уже задней. Хорошо просветляются в глицерине.

Самец 11–14 мм длины, 1,2–1,4 мм ширины. Тело в передней области покрыто маленькими шипиками, расположенными двадцатью кольцевыми рядами: передние ряды (4–5) сплошные, а затем они прерываются на дорзальной стороне, постепенно уменьшаясь по направлению к заднему концу, где шипы полностью исчезают; в передних полных рядах по 14–16 шипов, а в послед-

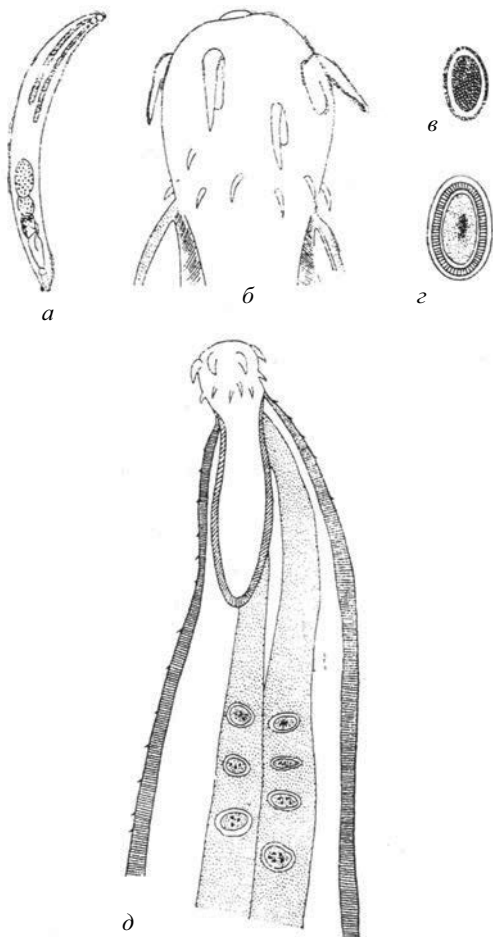


Рис. 5. *Quadrigyrus cholodkowskyi*
 а – самец; б – хоботок; в-яйцо (по Костылеву, 1928); г – яйцо; д – передняя часть тела (оригинал)

0,033–0,035 мм, ширина 0,0198–0,023 мм. Реже встречаются яйца больших размеров: длина 0,0352–0,0374 мм, ширина 0,019–0,002 мм.

ПОДКЛАСС ECHINORHYNCHINEA PETROTSCHENKO, 1956

Синоним: Metacanthocephala (Van Cleave, 1948), part.

Диагноз подкласса (по В.И. Петроченко, 1956). Скребни от средних до значительных размеров, веретенообразной или цилиндрической формы. В гиподерме имеются мелкие фрагменты ядер, разбросанные без определенного порядка. Хорошо развита лакунная система. Хоботок различной формы и размеров: крючки, как правило, в большом количестве и расположены по квинкунциальному типу, при котором ясно вырисовываются продольные и спиральные ряды. Хоботковое влагалище чаще цилиндрической формы и, как

них рядах по 5–6 шипов. Хоботок полушаровидный, 0,135–0,160 мм длины и 0,132–0,145 мм ширины. Крючки на хоботке расположены в шесть спиральных рядов, по три крючка в каждом ряду. Передние крючки большие, с корнем, а остальные два маленькие и без корней. Длина острия передних крючков 0,051–0,061 мм, средних 0,032–0,042 мм, задних 0,032 мм. Ганглий лежит в основании однослойного хоботкового влагалища, которое достигает 0,6–0,7 мм длины. Лемниски 3–5 мм длины, с тремя ядрами в каждом. У молодых форм лемниски короче, вытянутые, 1,26–1,40 мм длины, 0,58–0,78 мм ширины. Цементные железы в виде единой синцитиальной массы.

Самка 18–22 мм длины и около 2 мм ширины. Передние крючки у самки больше, чем у самца, и достигают 0,077 мм длины. Лемниски около 7 мм длины. В передней половине тела насчитывается около 26 поперечных рядов шипов, передние из которых содержат по 15–16 шипов, а затем ряды все более уменьшаются; на вентральной стороне крючки исчезают, и самые задние ряды содержат по 6–7 шипов. Яйца овальные, с концентрическими оболочками, наружная из которых исчерчена. Длина яйца

правило, с двуслойной мышечной стенкой. Цементные железы всегда множественные; отдельные железы цилиндрической, грушевидной или округлой формы. Лигаментный мешок у самки обычно разрывается, и яйца свободно плавают в полости тела. Яйца веретенообразные, с тремя оболочками. Средняя, наиболее толстая оболочка всегда образует выпячивания в полюсы. Личиночное развитие совершается в ракообразных. У многих видов известны резервуарные хозяева из числа позвоночных животных, у которых личинки скребней находятся в инцистированном состоянии в полости тела и некоторых других органах. Во взрослом состоянии паразитируют в кишечнике животных, связанных в своей жизни с водой: рыб, птиц, морских млекопитающих реже – амфибий.

ОТРЯД ECHINORHYNCHIDA SOUTHWELL ET MACFIE, 1925

Диагноз отряда (по В.И. Петроченко, 1956). Echinorhynchinea, тело без шипов. Хоботок длинный, цилиндрический или яйцевидный. Крючки на хоботке или однообразные, или разные по размеру; обычно самые задние крючки маленькие и без корней, но иногда крючки бывают разные на разных сторонах (половинах) хоботка. Стенка хоботкового влагалища всегда двуслойная. Цементные железы четковидные: округлые, грушевидные или удлинненно-цилиндрические. В субкутикуле тела имеются многочисленные фрагменты ядер. Яйца удлинненные, веретенообразные. Зародыш гемизхинного типа.

Постэмбриональное развитие происходит у водных животных: личиночные формы развиваются в организме ракообразных (промежуточные хозяева); взрослые формы паразитируют в кишечнике рыб и амфибий (окончательные хозяева).

СЕМЕЙСТВО ECHINORHYNCHIDAE (COVBOLD, 1879) NAMANN, 1892

Диагноз семейства (по В.И. Петроченко, 1956). Echinorhynchida, средних или больших размеров, с телом, лишенным какого-либо вооружения (шипы и другие хитинизированные образования отсутствуют). В стенке тела хорошо развита лакунная система с выделяющимися боковыми главными продольными каналами, а также имеются многочисленные фрагменты ядер. Хоботок более или менее цилиндрический, от маленького (*Bolborhynchus*) до длинного (*Leptorhynchoides*). Хоботковое влагалище имеет двуслойную мышечную стенку и прикрепляется в основании хоботка. Цементные железы грушевидные или округлые. Протонефридиальных органов не найдено. Яйца веретенообразные; средняя оболочка их образует характерные выпячивания в полюсы. Эмбриональная личинка гемизхинного типа.

Паразиты рыб.

Типичное подсемейство: *Echinorhynchinae* Meyer, 1931.

Род *Metechinorhynchus* Petrotschenko, 1956

Диагноз рода (по В.И. Петроченко, 1956). Отличительной особенностью этого рода является в основном расположение цементных желез без определенного порядка: часть из них (2–3) лежит в виде цепочки, а остальные могут

быть сжаты в бесформенный комок, где отдельные железы лежат беспорядочно; паразитруют, как правило, у пресноводных рыб.

Metechinorhynchus baeri (Kostylew, 1928)

Рис. 6

Синоним: *Echinorhynchus baeri* Kostylew, 1928; *E. sevani* Dinnik, 1933; *Metechinorhynchus sevani* (Dinnik, 1933).

Хозяева: севанская форель (*Salmo ischchan*), севанский сиг (*Coregonus lavaretus*), севанская храмуля (*Varicochinus capoeta sevangi*), куринский усач (*Barbus lacerta*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: оз. Севан, эндемик этого озера (Н.Н. Костылев, 1928; Ю.А. Динник, 1933; А.К. Минасян, Ж.Т. Бегоян, 1971; Л.К. Вартанян, 1992).

Описание вида (по Н.Н. Костылеву, 1928).

Самец 7,5 мм длины, 0,60–0,75 мм ширины. Хоботок цилиндрический, 0,77 мм длины, 0,38 мм ширины (в середине), слегка согнут по отношению к оси тела. На хоботке 22–24 продольных ряда крючков, по 10 крючков в ряду: крючки имеют корни, направленные назад, но у самых задних крючков корней нет. Вентральные крючки более развиты и сильнее согнуты. Шейка незаметная. Хоботковое влагалище 1,4 мм длины. Лемниски не длиннее хоботкового влагалища. Семенники в задней половине тела, расположены один за другим. Цементные железы круглые или яйцевидные, в числе шести, расположены парами.

Самка 11–12 мм длины. Яйца 0,105–0,126 мм длины, 0,022–0,024 мм ширины. Некоторые яйца были еще больше. Зародыш 0,07 мм длины.

СЕМЕЙСТВО ROMPHORHYNCHIDAE YAMAGUTI, 1939

Диагноз семейства (по В.И. Петроченко, 1956). Echinorhynchida; тело почти цилиндрическое. Хоботок цилиндрический с однообразными крючками.

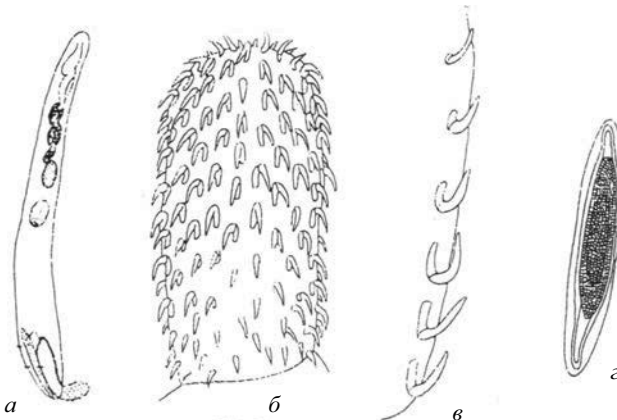


Рис. 6. *Metechinorhynchus baeri*
а – самец; б – хоботок; в – один продольный ряд крючков; г – яйцо (по Костылеву, 1928)

Шейка очень длинная, цилиндрическая или спирально закручена, с бульбусо-видным расширением или без него. Хоботковое влагалище длинное, с двуслойной стенкой. Лемниси короткие или совершенно рудиментарные. Семенники лежат в средней области тела. Цементных желез шесть, и лежат они обычно компактно. Яйца веретенообразные, с тремя оболочками, из которых средняя образует выпячивания в полюсы.

Паразиты рыб.

Типичный род: *Pomphorhynchus* Monticelli, 1905.

Род *Pomphorhynchus* Monticelli, 1905

Диагноз рода (по В.И. Петроченко, 1956): Pomphorhynchidae, шейка которых очень длинная, цилиндрическая и расширяется на переднем конце в шарообразный бульбус, который проникает до перитонеальной оболочки кишечника хозяина. Хоботок цилиндрический. Хоботковое влагалище с двойными стенками, проходит через всю шейку, прикрепляется в основании хоботка. Ганглий лежит в заднем конце хоботкового влагалища. Цементные железы овальные или грушевидные, в числе шести.

Паразиты рыб. Пресные и морские виды. 8 видов.

Типичный вид: *Pomphorhynchus laevis* (Muller, 1776) Monticelli, 1905.

Pomphorhynchus laevis (Muller, 1776) Monticelli, 1905

Рис. 7

Синонимы: *Acanthocephalus lavareti* Koelreuther, 1771; *Echinorhynchus laevis* Muller, 1776; *E. nodulosus* Schrank, 1790; *E. dobulae* Schrank, 1790; *E. barbi* Schrank, 1792; *E. salvelini* Schrank, 1788; *E. annulatus* Gmelin, 1791, nec. Molin; *E. idbari* Gmelin; *E. brame* Gmelin; *E. proteus* Westrumb, 1821.

Хозяева: севанская форель (*Salmo ischchan*), севанский сиг (*Coregonus lavaretus*), севанская храмуля (*Capoeta capoeta sevangi*), севанский усач (*Barbus goktschaicus*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: оз. Севан (Н.Н. Костылев, 1928; Ю.А. Динник, 1933; И.А. Павлова, 1957; Т.А. Платонова, 1963; В.Д. Акопян, А.Л. Арутюнян, 1966; А.К. Минасян, Ж.Т. Бегоян, 1971).

Распространение на территории бывшего СССР: Каспийское море, озера Зайсан, Чархал, реки Чу, Сыр-Дарья, Волга, Днепр, Днестр, реке встречается в северных районах страны – Новгород, Ленинград и Невская губа, Финский залив, Ладожское озеро, озера Обь-Иртышского бассейна (В.И. Петроченко, 1956).

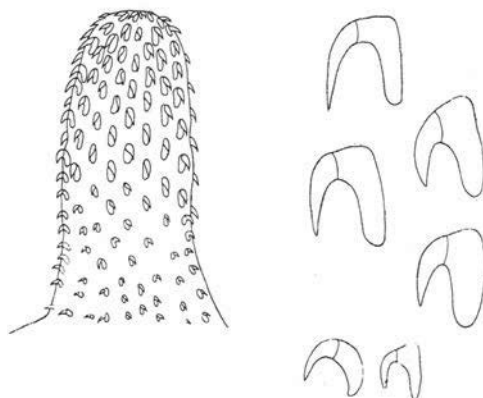


Рис. 7. *Pomphorhynchus laevis*
Хоботок и крючки

Описание вида (по Н. Н. Костылеву, 1928).

Самка 25–28 мм длины, самец 15–16 мм, из которых около четверти составляет шейка, имеющая бульбус. На теле нет шипов. Ширина тела около 3,0 мм (в передней области), а к заднему концу постепенно уменьшается. Длина шейки 3,0 мм; в передней части шейка расширена в виде бульбуса, который вместе с хоботком проникает глубоко в ткани хозяина. Диаметр бульбуса 3,0 мм. Хоботок цилиндрический, 0,9 мм длины, 0,34 мм ширины. На хоботке 18–20 продольных рядов крючков, по 12 (редко 13) крючков в ряду. Передние крючки имеют острие 0,04–0,05 мм длины, а задние – 0,033 мм. Корни передних крючков расщеплены на конце, а корни задних крючков этого расщепления не имеют. Хоботковое влагалище очень длинное, около 4,0 мм длины. Лемниси короткие, около 1,1 мм длины. Овальные семенники находятся в задней половине полости тела. Цементные железы круглые, в числе шести, расположены тремя парами. Яйца 0,119 мм длины, 0,016–0,019 мм ширины.

Описание вида по В. И. Петроченко (1956). Скребни с характерной длинной шейкой, расширяющейся на переднем конце в округлый бульбус.

Самец 13–15 мм длины, 1,3–1,5 мм ширины. Хоботок цилиндрический, 0,8–0,9 мм длины, 0,26–0,30 мм ширины. На хоботке 18–20 продольных рядов крючков, по 12 крючков в каждом ряду. Крючки различные по форме и величине: передние 7 крючков большие, с хорошо развитым корнем, а задние пять крючков маленькие, со слабо развитым корнем. По мощности развития особенно выделяются 5-й и 6-й крючки, имеющие толстое, массивное острие и наиболее длинный корень. Размер крючков: с 1-го по 5-й острие 0,048 мм длины, а корень – 0,048–0,052 мм длины; острие 6-го и 7-го крючков составляют 0,038 мм длины, но они примерно вдвое толще острия передних крючков, а корень этих крючков достигает 0,058 мм длины; задние пять крючков имеют острие 0,019 мм длины, а корень 0,038 мм. Корень этих крючков слегка раздвоен на конце. Шейка длинная, около 5,0–5,5 мм длины. На переднем конце шейка расширяется в кутикулярный бульбус диаметром около 1,7 мм. Хоботковое влагалище длинное, узкое, тянется по всей длине шейки и по длине примерно равно ей. Семенники вытянутые, 1,47 мм длины, 0,64 мм ширины, лежат в средней части тела. Цементные железы округлые, в числе шести, расположены тремя парами.

Самка несколько больше самца и достигает 22–24 мм длины при ширине около 3 мм. Яйца веретенообразные, 0,121 мм длины, 0,012 мм ширины, с характерными узкими выпячиваниями в полюсы.

Промежуточный хозяин: бокоплав – *Gammarus pulex*.

Резервуарные хозяева: различные мелкие карповые рыбы.

НЕМАТОДЫ ЗЕМНОВОДНЫХ – AMPHIBIA

КЛАСС NEMATODA RUDOLPHI, 1808

ПОДКЛАСС SECERNENTEA (LINSTOW, 1905) DOUGHERTY, 1958

ОТРЯД RHABDITIDA CHITWOOD, 1933

Диагноз отряда (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970). Мелкие и крупные нематоды, имеющие шесть, три или две губы. Иногда губы отсутствуют. Кутикула чаще кольчатая. Стома пятичленная, невооруженная или вооруженная онхами или зубами. Стиллет отсутствует. Пищевод состоит из корпуса, перешейка или кардиального отдела, обычно несущего мышечный кардиальный бульбус, чаще с дробильным аппаратом. У самцов имеются развитые или рудиментарные бурсальные крылья с «ребрами». Среди свободноживущих – преимущественно почвенных форм – много сапробионтов различных типов, в том числе в органах растений, пораженных сапробиотическим процессом. Паразиты растений, животных и человека.

Типичный подотряд: Rhabditata Chitwood, 1933.

ПОДОТРЯД STRONGYLATA RAILLIET ET HENRY, 1913

Диагноз подотряда (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970). Губы на головном конце отсутствуют или рудиментарные. Пищевод булабовидный или цилиндрический, в имагинальной стадии лишен бульбуса. Самцы имеют на хвостовом конце характерную кутикулярную бурсу, с ребрами, включающими мышечные и нервные элементы. У некоторых Filaroididae бурса редуцирована. Самки яйцекладущие, реже живородящие. Локализация весьма разнообразная – пищеварительный тракт, кровеносная, дыхательная, мышечная системы, мозг. Окончательными хозяевами могут быть все позвоночные, кроме рыб и круглоротых. Промежуточные хозяева – беспозвоночные (моллюски, аннелиды).

Типичное надсемейство: Strongyloidea Weinland, 1858.

НАДСЕМЕЙСТВО TRICHOSTRONGYLOIDEA CRAM, 1927

Диагноз надсемейства (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, Р.С. Шульцу, 1954а): Strongylata. Тело более или менее нитевидное; ротовое отверстие терминальное, реже несколько смещено в дорзальную сторону. Ротовая капсула отсутствует; у некоторых форм имеется небольшая, но ясно выраженная ротовая полость, которая может быть снабжена зубами, сидящими на стенке полости или на дне ее. Половая бурса хорошо развита, обычно с большими латеральными лопастями; дорзальная лопасть слабо выражена или отсутствует. Имеются две спикулы, рулек имеется или отсутствует. У самки вульва большей частью расположена в задней половине тела (исключение – род *Nematodirella*). Хвостовой конец у самок конический, иногда несет на вершине шип или шиповидные выросты. Паразиты пищеварительного тракта позвоночных – млекопитающих, птиц, реже рептилий и амфибий, а также легких млекопитающих.

Типовое семейство: Trichostrongylidae Leiper, 1912.

СЕМЕЙСТВО TRICHOSTRONGYLIDAE LEIPER, 1912

Диагноз (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, Р.С. Шульцу, 1954а). Trichostrongyloidea. Нитевидные нематоды. У самок парный половой аппарат. В остальном диагноз совпадает с таковым Trichostrongyloidea; паразиты желудка и тонких, реже толстых кишок млекопитающих (копытных, рукокрылых, приматов, грызунов, сумчатых, неполнозубых и однопроходных), птиц, рептилий и амфибий.

Типовой род: *Trichostrongylus* Looss, 1905.

ПОДСЕМЕЙСТВО OSWALDOCRUZIINAE SKRJABIN ET SCHIKHOVALOVA, 1952

Диагноз подсемейства (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, Р.С. Шульцу, 1954а). Trichostrongylidae. Имеется головная везикула или, в случае ее отсутствия, круговая перетяжка (у рода *Shulzia*), которая производит впечатление ее наличия. Продольные гребни на теле имеются или отсутствуют.

Паразиты амфибий и рептилий.

Типичный род: *Oswaldocruzia* Travassos, 1917.

Род *Oswaldocruzia* Travassos, 1917

Диагноз рода (по К.И. Скрябину, Н.П. Шихобаловой, Р.С. Шульцу, 1954а). Oswaldocruzinae. Сравнительно широкий головной конец с кутикулярной везикулой, поперечно исчерченной и разделенной на две части: переднюю – более широкую, и заднюю – более узкую. На теле имеются поперечная исчерченность и продольные линии. Латеральные крылья в передней части тела имеются или отсутствуют. Шейные сосочки развиты слабо, лежат позади середины пищевода.

Самец. Антеро-вентральное и постеро-вентральное ребра тесно соприкасаются, почти равные, доходят до края бурсы; антеро-латеральное изолировано, изогнуто вперед и не достигает края бурсы. Экстерно-дорзальные отходят от дорзального. Дорзальное ребро толстое, на дистальном конце расщепляется на ряд веточек. Спикулы на дистальном конце расщепляются на несколько (4–5 и больше) ветвей. Рулек отсутствует.

Самка. Вульва в задней части тела.

Паразиты рептилий и амфибий.

Oswaldocruzia filiformis (Goeze, 1782)

Рис. 8

Синонимы: *Ascaris filiformis* Goeze, 1782; *Cucullanus ranae* Goeze, 1782; *Ascaris intestinalis* Gmelin, 1790; *A. bufonis* Gmelin, 1790; *A. tenuissima* Fröelich, 1791; *Strongylus auricularis* Zeder, 1800.

Хозяева: жаба зеленая (*Bufo viridis*), озерная лягушка (*Rana ridibunda*).

Локализация: кишечник.

Место обнаружения: пос. Личк.

Описание вида (по К. М. Рыжикову и др., 1980).

Самец. Длина 5,9–6,2 мм, максимальная ширина 0,13–0,16 мм. Кутикула на всем протяжении, за исключением самого переднего конца, с многочисленными продольными ребрышками. Рот без губ. Ротовое отверстие округлое, вокруг него расположены четыре крупных сосочка. Головная везикула 0,077–0,082x0,049 мм, обычно состоит из двух частей, разделенных перетяжкой, передней – более широкой и задней – суженной. Латеральные крылья очень узкие, около 0,005 мм, заметны только в зоне пищевода. Пищевод 0,38–0,42 мм длины с булавовидно расширенным основанием. От основания пищевода казади вдоль тела простираются две длинные 0,93–1,10 мм экскреторные железы. Бурса трехлопастная. Вентральные лопасти большие, поддерживаются ребрами, форма и расположение которых, как и у типового вида рода. Концы

ребер с хорошо заметными сосочками. Дорсальная лопасть очень маленькая, треугольная, поддерживается дорсальным ребром, дистальный конец которого расщеплен на несколько веточек. Спикулы золотистого цвета, 0,193–0,231 мм длиной, состоят из трех основных отростков. Один из них, наиболее массивный, с характерным поперечным выростом на дистальном конце. От передней, внутренней трети этого отростка отходит в направлении дистального конца спикулы тонкий шиловидный отросточек. Другой из главных отростков с утолщенными краями и уплощенным концом. Третий отросток, наиболее нежный, заканчивается обычно небольшим расширением. От средней части этого отростка отходит тонкий шиловидный отросточек. Отростки спикулы связаны с прозрачной эластичной мембраной. Семенник простирается вдоль тела и его проксимальный конец может располагаться близ уровня основания пищевода.

Самка. Длина 12,0–20,0 мм, максимальная ширина 0,23–0,28 мм. Строение головного конца, включая везикулу, характер кутикулярной орнаментации такие же, как и у самца. Везикула 0,077–0,082x0,049–0,055 мм. Узкие латеральные крылья просматриваются только в зоне пищевода. Пищевод длиной 0,45–0,49 мм. Хвост конический, длиной 0,26–0,33 мм, с маленьким терминальным острием. Половая система амфидельфная. Яичник передней матки образует несколько петель и извивов в передней части тела, его проксимальный конец располагается обычно близ основания пищевода. Проксимальный конец яич-

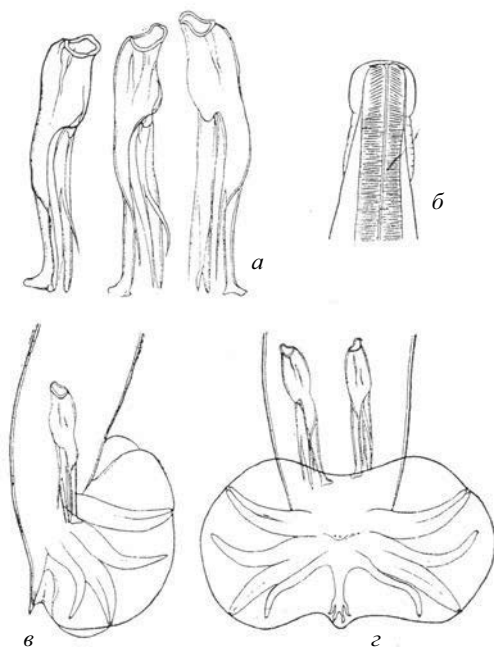


Рис. 8. *Oswaldocruzia filiformis* из кишечника зеленой жабы
а – спикулы; б – головной конец; в – хвостовой конец самца, латерально; г – то же, вентрально (по Рыжикову и др., 1980)

ника задней матки находится далеко впереди уровня отверстия вульвы, образуя извивы. Отсюда он простирается к заднему концу и, не доходя до уровня анального отверстия, круто поворачивает кпереди, сливаясь с маткой. Длина яичников достигает 7,7–9,0 мм. Длина маток 2,7–3,0 мм. Проксимальные концы их с хорошо заметными утолщенными стенками. Стенки остальной части маток тонкие и прозрачные. Дистальные концы маток переходят в мышечные яйцеметы, сливающиеся в вагину, которая открывается поперечной щелью позади середины длины тела (приблизительно на границе его задней трети) на расстоянии 4,2–7,1 мм от кончика хвоста. Яйца с нежной, прозрачной оболочкой, 0,099–0,104x0,055 мм. В яйцах, находящихся в передней части маток, содержатся сформированные личинки, однако ни у одной из самок личинок, покинувших оболочку яиц, не обнаружено.

НЕМАТОДЫ И АКАНТОЦЕФАЛЫ ПРЕСМЫКАЮЩИХСЯ – REPTILIA

КЛАСС NEMATODA RUDOLPHI, 1808

ПОДКЛАСС SECERNENTEA (LINSTOW, 1905)

ОТРЯД RHABDITIDA CHITWOOD, 1933

ПОДОТРЯД RHABDITATA CHITWOOD, 1933

Диагноз подотряда (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970). Нематоды с шестью, тремя или двумя губами; иногда губы отсутствуют. Стилета нет. Стома невооруженная или снабжена онхами или зубами. Пищевод чаще всего состоит из корпуса, перешейка и кардиального бульбуса. Хвостовые крылья, если имеются, с ребровидными сосочками.

Типичное надсемейство: Rhabditoidea Travassos, 1920.

НАДСЕМЕЙСТВО RHABDITOIDEA TRAVASSOS, 1920

Диагноз надсемейства (по Р.С. Шульцу, Е.В. Гвоздеву, 1970). Стома и губы обычно хорошо выражены. Амфиды на губах с короткими щетинками и папиллами на головных буграх и губах. Пищевод с корпусом, перешейком и мышечным кардиальным бульбусом (дробильным аппаратом). Яичник один или два. Самцы с крыльями (пелодерными или лептодерными) и ребровидными сосочками. Обитают в растениях или на почве около корней; паразиты беспозвоночных и позвоночных.

Типичное семейство: Rhabditidae Oerley, 1880.

СЕМЕЙСТВО RHABDIASIDAE RAILLIET, 1916

Диагноз семейства (по К.И. Скрябину и др., 1954): Rhabditoidea. Свободноживущая генерация сходна с рабдитинами (два яичника). Паразитическая генерация с редуцированной или капсуловидной стомой, с толстыми стенками; пищевод булавовидный; самки гермафродитны. Гетерогенез (свободноживущая генерация сапробиентна, паразитическая генерация – в легких амфибий и рептилий).

Типовой род: *Rhabdias* Stiles et Hassal, 1905

Род *Rhabdias* Stiles et Hassal, 1905

Синонимы: *Angiostomum* Dujardin, 1845; *Ascaris* L., 1758; *Leptodera* Schneider, 1866 nec Duj., 1845; *Rhabdonema* Leuckart, 1879; *Strongylus* Mueller, 1780 (partim), *Sclerostoma* Rudolphi, 1809 (partim).

Диагноз рода (по К.И. Скрябину и др., 1954): Rhabdiasidae. Паразитические формы. Рот окружен шестью слабо заметными губами, иногда имеются боковые крылья, которые шире в передней части, чем в задней. Ротовая капсула широкая и короткая; ее стенки могут быть сильно склеротизированы. Пищевод относительно короткий, расширенный в задней части, что придает ему булавовидную форму, не всегда, впрочем, выраженную. Кишечник широкий,

прямой и обычно имеет темный цвет. Хвост заострен и нитевиден на конце. Известны только самки. Вульва находится у середины тела. Амфидельфные формы. Яйцекладущие. Яйца при откладке могут содержать развитую личинку. Паразитируют в легких рептилий и амфибий.

Развитие может идти прямым путем, т.е. личинки переходят в паразитическую стадию, или наблюдается чередование поколений. При этом имеет место развитие свободноживущих форм.

Свободноживущая форма. Раздельнополы. Самцы и самки обладают пищеводом рабдитовидной формы, снабженным средним псевдобульбусом и задним бульбусом. Самец обладает спикулами и рульком. Инвазионная личинка с хорошо заметным вестибулумом и пищеводом, снабженным двумя вздутиями.

Историческая справка к роду *Rhabdias* (по К.И. Скрябину и др., 1954). Род *Rhabdias* был создан Стайльсом и Хэсселем в 1905 году и объединил виды, биология которых неоднократно привлекала внимание исследователей в связи с особенностями их развития, связанного с чередованием поколений. Однако состав рода в смысле числа и самостоятельности относимых к нему видов до сих пор не может считаться вполне уточненным. Причиной этому служит прежде всего то, что паразитические самки разных видов, по которым давалось главным образом описание, сходны друг с другом. Травассос (1930) в своем обзоре рода отнес к нему 15 видов; три вида он включил в созданный им род *Entomelas* Travassos, 1930, типовым видом которого предложил считать *Angiostoma entomelas* Dujardin, 1845 из легких вереницы (*Anguis fragilis*). Лу (1934) насчитывает уже 21 вид рода *Rhabdidas*. Ху (1936) подверг рассмотрению виды этого рода, паразитирующие у рептилий. В результате проведенной ревизии он предложил считать, что у рептилий паразитирует шесть видов рода *Rhabdias*. Из этих шести видов один – *R. fuscovenosa* (Railliet, 1899) Ху (1936) считает состоящим из пяти разновидностей.

Типовой вид: *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788).

Rhabdias elaphae (Scharpilo, 1964)

Рис. 9

Синоним: *Rhabdias* sp.

Хозяин: полоз закавказский (*Elaphe hohenackeri*)

Локализация: легкие.

Место обнаружения: Мегринский р-н, пос. Личк (по В.П. Шарпило, 1976).

Распространение в бывшем СССР: Украина (Закарпатская, Николаевская обл.) (по В.П. Шарпило, 1976).

Описание (от эскулаповой змеи с Украины, по В.П. Шарпило, 1976). Длина 4,6–5,6 мм, максимальная ширина – 0,25–0,29 мм. Кутикула с четкой поперечной исчерченностью. Ротовое отверстие круглое, губы слабо выражены. Размеры ротовой капсулы 0,022x0,082 мм. Пищевод массивный, длиной 0,29–0,30 мм, булавовидно расширен в задней части. Нервное кольцо опоясывает пищевод почти посередине. Вдоль задней части пищевода и передней части кишечника располагаются две длинные экскреторные железы с характерной ячеистой структурой. Кишечник широкий, складчатый, обычно охватывает основание пищевода. Анальное отверстие в 0,19–0,22 мм от конца хвоста, шиловидно заостренного.