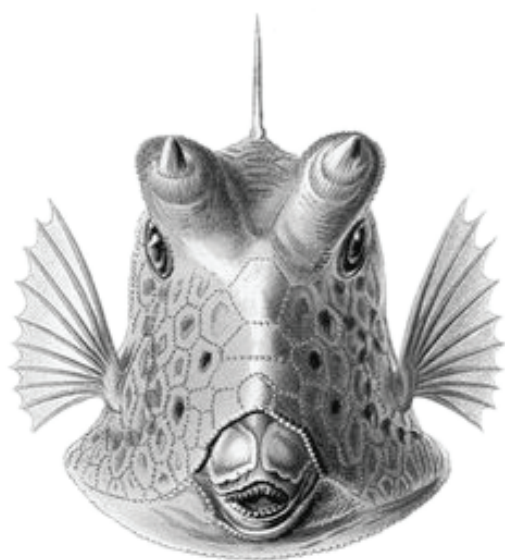
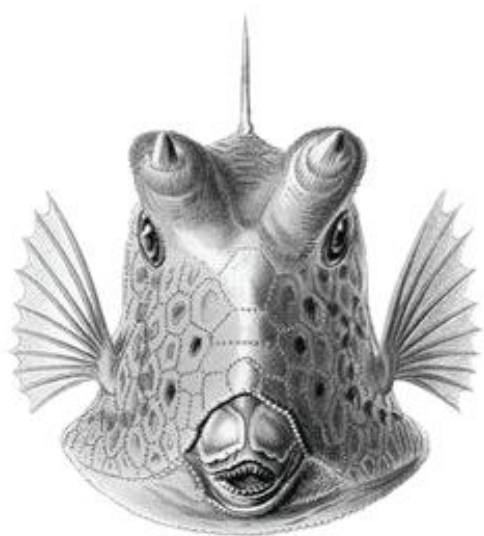


Современные проблемы теоретической и морской паразитологии



Севастополь, 2016

Современные проблемы теоретической и морской паразитологии



Севастополь
2016

Russian Academy of Sciences
Society of Parasitologists of Russian Academy of Sciences
Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS
Zoological Institute RAS
Russian Foundation for Basic Research



Contemporary Problems of Theoretical and Marine Parasitology

COLLECTION OF SCIENTIFIC PAPERS

Sevastopol
2016

Российская академия наук
Паразитологическое общество при РАН
Институт морских биологических исследований
им. А.О. Ковалевского РАН
Зоологический институт РАН
Российский фонд фундаментальных исследований



Современные проблемы теоретической и морской паразитологии

СБОРНИК НАУЧНЫХ СТАТЕЙ

Севастополь
2016

УДК 576.8
ББК 28.083
С 56

Ответственные редакторы

д.б.н., проф. К.В. Галактионов, д.б.н., проф. А.В. Гаевская

Рецензенты

д.б.н., проф. А.Н. Пельгунов, д.б.н., проф. Е.П. Иешко

Современные проблемы теоретической и морской паразитологии :
С 56 сборник научных статей / ред.: К. В. Галактионов, А. В. Гаевская. – Севастополь :
Изд-ль Бондаренко Н. Ю., 2016. – 242 с.
ISBN 978-5-9908633-2-3

Сборник включает серию оригинальных статей, раскрывающих различные аспекты современной проблематики морской и теоретической паразитологии. В публикациях авторов из разных стран (Азербайджана, Белоруссии, Вьетнама, Германии, Италии, России, Турции и Японии) освещаются история и перспективы развития морской паразитологии, вопросы теоретической и экологической паразитологии, частные и общие вопросы функциональной морфологии, систематики, генетики, фаунистики и биогеографии паразитов морских, пресноводных и наземных животных и растений, рассматриваются теоретические аспекты реализации их жизненных циклов. В ряде статей описываются важные с практической и теоретической точек зрения аспекты популяционной биологии паразитов и использования паразитов в качестве биологических меток для исследования различных сторон экологии хозяев, а также возможности применения современных генетических и математических методов и для оптимизации паразитологических исследований.

Сборник составлен по материалам научных докладов на VI Всероссийской конференции с международным участием «Школа по теоретической и морской паразитологии» (5–10 сентября 2016 г., г. Севастополь).

Сборник рассчитан на паразитологов, зоологов, экологов, ветеринарных врачей, работников рыбной промышленности и аквакультуры, студентов вузов.

Издание сборника поддержано Российским фондом фундаментальных исследований, грант № 16-04-20519.

УДК 576.8
ББК 28.083

Contemporary problems of theoretical and marine parasitology : collection of
scientific papers / Eds.: K.V. Galaktionov, A.V. Gaevskaya. – Sevastopol: Bondarenko
Publishing, 2016. – 242 p.

This book includes original papers on different contemporary problems facing marine and theoretical parasitology. The articles, which are written by authors from various countries (Azerbaijan, Belarus, Germany, Italy, Japan, Russia, Turkey and Vietnam), cover a range of diverse topics, including: the history of and prospects for the development of marine parasitology, questions on theoretical and ecological parasitology, specialized and general aspects of functional morphology, systematics, genetics, faunal and biogeographical studies on the parasites of marine, freshwater and terrestrial animals and plants, and the theoretical studies on life cycles. Some papers are devoted to the important, more practical aspects of the population biology of parasites, the use of parasites as biological tags for investigating of host ecology, and also the possibility utilizing advanced genetic and mathematical methods to optimize parasitological studies.

The book was prepared on the basis of the scientific reports presented at the VIth All-Russian Conference, with international participation, entitled “School for Theoretical and Marine Parasitology”, which took place at Sevastopol, September 5–10, 2016.

This collection of papers will be of interest to parasitologists, zoologists, ecologists, veterinarians, those involved in the fishing industry and aquaculture, and students.

The publication is supported by Russian Foundation for Basic Research, Grant No 16-04-20519.

Печатается по решению ученого совета
Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН
(протокол № 8 от 12.07.2016)

ISBN 978-5-9908633-2-3

© Авторы статей, 2016

© Паразитологическое общество при РАН, 2016

© Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН, 2016

© Зоологический институт РАН, 2016

СОДЕРЖАНИЕ

СОВРЕМЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ И МОРСКОЙ ПАЗАРИТОЛОГИИ

<i>Атрашкевич Г.И., Орловская О.М., Поспехов В.В.</i> Биоразнообразие паразитических червей проходных лососевых рыб Северного Охотоморья	10
<i>Бутаева Ф.Г., Комаров Ю.Е., Моргоев А.Т.</i> Первая находка <i>Theileria</i> (Sporozoa: Piroplasmida) в рукокрылых	12
<i>Гаевская А.В., Дмитриева Е.В., Корнийчук Ю.М., Юрахно В.М., Лебедевская М.В., Полякова Т.А., Пронькина Н.В.</i> Паразитологические исследования в СБС – ИнБИОМ ИМБИ: итоги и перспективы	14
<i>Галактионов К.В.</i> Жизненные циклы дигенетических трематод в морских экосистемах – краткий курс выживания	17
<i>Дмитриева Е.В., Лях А.М., Корнийчук Ю.М., Полякова Т.А., Попюк М.П.</i> Коллекция паразитов рыб Мирового океана ИМБИ РАН как инструмент верификации данных по биоразнообразию паразитарных компонент морских сообществ	20
<i>Довгаль И.В.</i> Инфузории подкласса <i>Apostomatia</i> – комменсалы, паразиты, гиперпаразиты или хищники?	23
<i>Доровских Г.Н.</i> Компонентные сообщества паразитов гольяна <i>Phoxinus phoxinus</i> (Cypriniformes: Cyprinidae) из водоемов севера Восточно–Европейской части России	25
<i>Ефейкин Б.Д., Михайлов К.В., Попова О.В., Алёшин В.В., Спиридонов С.Э., Панчин Ю.В.</i> Новый взгляд на систематику волосатиков в свете использования молекулярных данных	28
<i>Зиновьева С.В., Буторина Н.Н., Удалова Ж.В., Хасанова О.С., Петросян В.Г.</i> Применение информационных технологий в решении фундаментальных и прикладных задач гельминтологии	30
<i>Корнийчук Ю.М.</i> Окончательные хозяева полигостальных гельминтов: количественные критерии значимости	33
<i>Крупенко Д.Ю.</i> К вопросу о хвостах церкарий трематод	35
<i>Крюкова Н.А., Глазычев Ю. И., Слепнева И.А., Черткова Е.А., Глунов В.В.</i> Влияние яда <i>Habrobracon hebetor</i> на клеточный иммунитет пчелиной огневки <i>Galleria mellonella</i>	39
<i>Макариков А.А.</i> Филогенетические связи и проблемы таксономии гименолепидидных цестод « <i>Rodentolepis</i> – клады»	41
<i>Михайлов К.В., Слюсарев Г.С., Никитин М.А., Логачева М.Д., Пенин А.А., Алёшин В.В., Панчин Ю.В.</i> Геном <i>Intoshia linei</i> подтверждает взгляд на ортонектид как сильно упрощенных <i>Spiralia</i>	44
<i>Михеев В.Н., Жохов А.Е.</i> Стратегия симбиотических отношений и зараженность рыб-кораллобионтов паразитами	46
<i>Панфилкина Т.С., Паскерова Г.Г., Симдянов Т.Г., Алёшин В.В.</i> Новые представители и филогенетическое положение группы Агамококцидий (Apicomplexa: Agamococcidiorida)	49
<i>Пастернак А.Ф., Михеев В.Н.</i> Расселение и агрегирование у паразитов: поведение паразитов и хозяев	51
<i>Рысс А.Ю., Субботин С.А.</i> Происхождение и эволюция микотрофных фитопаразитических нематод с циклами, включающими насекомых–переносчиков	53

<i>Тетерина А.А., Ефейкин Б.Д., Бушуев А.В., Керимов А.Б., Зубкова Е.В., Сихра О., Толстенков О.О.</i> Изучение коэволюционных процессов у пухоедов рода <i>Myrsidea</i> и их хозяев	56
<i>Токарев Ю.С., Воронин В.Н., Юрахно В.М., Исси И.В.</i> Молекулярная филогения микроспоридий морских животных–хозяев	58
<i>Юрлова Н.И., Дои Х.</i> Паразито–хозяйинные отношения и глобальные изменения климата	61

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ, ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ПАЗАРИТОВ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ, ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМАХ ПАЗАРИТ-ХОЗЯИН

<i>Анисимова Е.И., Юрченко И.А.</i> Инвазированность моллюсков партенитами <i>Opisthorchis felineus</i> в белорусском Полесье	63
<i>Атаев Г.Л.</i> Герминальные массы как универсальные органы размножения партенит трематод	65
<i>Гончар А.Г., Галактионов К.В.</i> Три в одном: Нотокотилиды (Trematoda: Notocotylidae) из беломорских моллюсков <i>Hydrobia ventrosa</i>	68
<i>Горельщикова Д.И., Чесунов А.В.</i> Нематоды, ассоциированные с фораминиферами <i>Reorhax curtus</i> в Белом море	70
<i>Денисова С.А., Паскерова Г.Г.</i> Краткий обзор особенностей биологии кокцидии вида <i>Alveocystis intestinalis</i>	71
<i>Ибрагимов Ш.Р., Шакаралиева Е.В.</i> Изменения фауны трематод рыб Девичинского лимана Среднего Каспия за длительный период наблюдений	72
<i>Извекова Г.И., Фролова Т.В.</i> Протеолитические ферменты и их ингибиторы у цестод	75
<i>Ишигенова Л.А.</i> Адаптации цистицеркоидов некоторых представителей Cyclophyllidea (Cestoda)	77
<i>Конькова А.В.</i> Возрастная динамика зараженности молоди карповых рыб паразитическими организмами в Волго-Каспийском регионе	79
<i>Корниченко С.А.</i> Особенности дисперсии цестод в кишечнике землероек	82
<i>Корнийчук Ю.М., Пронькина Н.В., Полякова Т.А.</i> Фауна гельминтов рыб семейства Syngnathidae у черноморского побережья Крыма	84
<i>Крапивин В.А.</i> Заражённость симбионтами литоральных и сублиторальных мидий в Белом море	87
<i>Кутырев И.А., Бисерова Н.М., Куртц Й., Шарсак Й., Пронина С.В., Мазур О.Е., Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М.</i> Иммунологические аспекты взаимоотношений в системе «цестоды – рыбы»	90
<i>Лазарева О.И., Сивкова Т.Н., Чугунова Е.О.</i> Токсическое действие соматического экстракта личинок <i>Anisakis simplex</i> (Nematoda) на одноклеточные микроорганизмы <i>Paramecium caudatum</i>	94
<i>Левакин И.А., Николаев К.Е., Галактионов К.В.</i> Влияние плотности поселения хозяина на заражение паразитами – анализ модели «личинки трематод – вторые промежуточные хозяева»	96
<i>Лозовский В.Л.</i> О зараженности черноморских креветок рода <i>Palaemon</i> метацеркариями <i>Helicometra fasciata</i> и <i>Gynaecotyla adunca</i>	98
<i>Миролюбов А.А.</i> Особенности жизненного цикла <i>Peltogaster paguri</i> (Rhizocephala: Peltogastridae)	99

<i>Никишин В.П., Скоробрехова Е.М.</i> Стратегии взаимоотношений скребней с паратеническими хозяевами	102
<i>Никонорова И.А., Бугмырин С.В., Иешко Е.П.</i> Гельминтофауна обыкновенной бурозубки <i>Sorex araneus</i> Кижского архипелага	105
<i>Полоз С.В., Анисимова Е.И.</i> Влияние экопаразитоценоза на показатели клеточного и гуморального иммунитета организма хозяина	107
<i>Поляева К.В.</i> Сравнительная характеристика паразитофауны сигов-бентофагов из озер Собачье и Кутарамакан (плато Пutorана)	109
<i>Полякова Т.А.</i> Сезонная динамика параметров популяций цестод рода <i>Cairaeanthus</i> , паразитирующих в <i>Dasyatis pastinaca</i> (Pisces: Dasyatidae) в Черном море	112
<i>Попюк М.П., Дмитриева Е.В.</i> Структура сообществ гельминтов, паразитирующих у рыб в черноморской акватории Крыма	116
<i>Прокофьев В.В.</i> Методические подходы к изучению хемореакций церкарий трематод	119
<i>Пронькина Н.В.</i> Распределение видов рода <i>Ligophorus</i> (Monogenea) на жабрах пиленгаса <i>Liza haematocheilus</i> (Pisces: Mugilidae)	122
<i>Прохорова Е.Е., Серебрякова М.К., Токмакова А.С., Усманова Р.Р., Атаев Г.Л.</i> Влияние трематодной инвазии на клеточный состав гемолимфы брюхоногих моллюсков	125
<i>Растяженко Н.М., Юрлова Н.И.</i> Успех трансмиссии редиоидных и спороцистоидных трематод в звене «первый-второй промежуточный хозяин» в пресноводных экосистемах озера Чаны (юг Западной Сибири)	127
<i>Рыбкина Е.В., Галактионов К.В.</i> Межгодовая динамика компонентных сообществ паразитов мальков трехиглой колюшки в губе Сельдяная (Белое море)	129
<i>Токмакова А.С., Усманова Р.Р.</i> Реакция моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda: Pulmonata) на введение ксенотрансплантата	131
<i>Фролова Т.В., Извекова Г.И.</i> Инактивация протеолитических ферментов цестодой <i>Triaenophorus nodulosus</i>	132
<i>Юрахно В.М.</i> Мировая фауна микроспоридий рода <i>Kudoa</i> (Muxosporea: Kudoidae)	135
<i>Яковлева Г.А., Лебедева Д.И.</i> Экологические особенности нематодофауны утиных (Anatidae) Южной Карелии	137
<i>Dmitrieva E., Merella P., Piras M.C., Garippa G.</i> New host and locality records for <i>Gyrodactylus sphinx</i> (Platyhelminthes: Monogenea)	139
<i>Kornuychuk Y.M., Özer A., Güneydağ S., Özkan H.</i> New data on Digenean parasites of fishes in Sinop region of the Black Sea	143

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В СИСТЕМАТИКЕ, ФИЛОГЕНИИ И ЭКОЛОГИИ ПАЗАРИТОВ

<i>Атопкин Д.М., Белодед А.Ю., Нго Х.Д.</i> Систематическое положение трематод <i>Arphanurinus tugilis</i> (Nemiuridae: Arphanurinae) в надсемействе Nemiuroidea: данные секвенирования рибосомных генов	145
<i>Гуляев А.С., Хрисанфова Г.Г., Семенова С.К.</i> Разнообразие PENELOPE-подобных мобильных генетических элементов у азиатской шистозомы <i>Schistosoma japonicum</i> (Trematoda: Schistosomatidae)	146
<i>Жигилева О.Н.</i> Использование генетических маркеров в изучении паразито-хозяинных отношений	148

<i>Мальши Ю.М., Грушевая И.В., Игнатьева А.Н., Фролов А.Н., Токарев Ю.С., Исси И.В.</i> Генетический полиморфизм микроспоридий рода <i>Nosema</i>	151
<i>Мальшева С.В., Панова О.А., Спиридонов С.Э.</i> Молекулярный анализ уровня внутриродовой изменчивости представителей Ransomnematodea островной фауны Тихоокеанского региона	152
<i>Нестеренко М.А., Старунов В.В., Добровольский А.А., Щенков С.В., Халтурин К.В.</i> Сравнительный анализ транскриптомов партеногенетического и амфимиктического поколений трематоды <i>Sphaeridiotrema globulus</i>	155
<i>Семенова С.К., Гуляев А.С., Хрисанфова Г.Г.</i> Использование последовательностей мобильных генетических элементов для дифференциации церкариальных изолятов птичьей шистозомы <i>Trichobilharzia szidati</i> (Trematoda: Schistosomatidae) России и Белоруссии	157
<i>Соколов С.Г., Атопкин Д.М., Гордеев И.И., Шедько М.Б.</i> Систематическое положение трематод рода <i>Gonocerca</i> (Nemiuroidea) в свете молекулярных данных	159
<i>Спиридонов С.Э., Букина Л.А., Одоевская И.М., Середкин И.В.</i> Анализ нуклеотидных митохондриальных последовательностей Cox I изолятов <i>Trichinella nativa</i> от морских и сухопутных млекопитающих Дальнего Востока России	161
<i>Тимофеев С.А., Сендерский И.В., Царев А.А., Долгих В.В.</i> Молекулярные основы паразито-хозяйных отношений микроспоридий и насекомых	164
<i>Хрисанфова Г.Г., Акимова Л.Н., Можаровская Л.В., Жукова Т.А., Бычкова Е.И., Семенова С.К.</i> Баркодинг популяций и верификация жизненных циклов диплостом (Trematoda: Diplostomatidae) Беларуси	165

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПАРАЗИТИЗМА

<i>Гордеев И.И., Бисерова Н.М.</i> Морфофункциональный анализ поступательного движения плероцеркоида <i>Nybelinia surmenicola</i> (Tруpanorhyncha: Tentacularoidea)	168
<i>Гордеев И.И., Бисерова Н.М.</i> Строение тегумента и сенсорных органов <i>Nybelinia surmenicola</i> (Труpanorhyncha)	170
<i>Дюмина А.В., Щенков С.В.</i> Структурная организация лемнисков скребней <i>Echinorhynchus gadi</i> (Acanthocephala: Echinorhynchidae)	172
<i>Корнева Ж.В., Бисерова Н.М.</i> Структурный анализ сенсорных органов цестод отряда Труpanorhyncha на примере <i>Parachristianella</i> sp.	175
<i>Кремнев Г.А., Щенков С.В.</i> Строение эндоцисты партенит трематод (Trematoda: Digenea)	178
<i>Кусенко К.В., Никишин В.П.</i> Морфология яйцевых шаров скребня <i>Neoechinorhynchus tumidus</i> (Eoacanthocephala, Neoechinorhynchidae)	180
<i>Мартыненко И.М.</i> О морфологической дифференциации видов рода <i>Cryptocotyle</i>	184
<i>Михайлова Е.И., Кусенко К.В.</i> Развитие цистакантов скребня <i>Neoechinorhynchus beringianus</i> в промежуточных хозяевах	185
<i>Мустафина А.Р., Хуторянская М.</i> Особенности биологии и строения <i>Pyramisccephalus phosarum</i> (Diphyllbothriidea) из печени беломорской трески	188
<i>Петров А.А., Зайцева О.В., Петров С.А., Полюк М.П., Дмитриева Е.В.</i> RFамид- и катехоламинэргическая нервная система моногенеи <i>Solostamenides mugilis</i> (Monogenea)	190
<i>Подвязная И.М.</i> Размножение трематод в первом промежуточном хозяине: сравнительное ультраструктурное исследование	193

Поддубная Л.Г. Ультраструктурное исследование базальных полиопистокотилидных моногеней, Chimaericolidae и Hexabothriidae, паразитов цельноголовых рыб и эласмобранхий: филогенетический аспект	195
Поспехова Н.А. Ультраструктура ценогенетических образований метацестод из морских беспозвоночных	197
Старунова З.И., Варфоломеева М.А., Гранович А.И. Морфологические изменения формы раковины зараженных партенитами трематод моллюсков <i>Littorina saxatilis</i> и <i>Littorina obtusata</i> , выявленные методами геометрической морфометрии	199
Старунова З.И., Шунькина К.В. Возможности применения методов геометрической морфометрии и микрорентгеновской томографии в паразитологии	201
Токмакова А.С., Атаев Г.Л. Изучение гемопоеза легочных моллюсков	203
Щенков С.В., Смирнова А.Д. Стилетные церкарии (Xiphidiocercariae) – морфология и таксономическая принадлежность	205

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ МОРСКОЙ ПАРАЗИТОЛОГИИ

Бакай Ю.И. Особенности формирования фауны паразитов североатлантических окуней рода <i>Sebastes</i> (Scorpaenidae)	208
Бортников Е.С., Стрижакова Т.В., Бойко Н.Е., Ружинская Л.П., Шевкоплясова Н.Н. Миксоблезис лобана <i>Mugil cephalus</i> в российских водах Черного моря	211
Бусарова О.Ю., Буторина Т.Е., Есин Е.В., Маркевич Г.Н. Паразиты-индикаторы двух трофических групп мальмы <i>Salvelinus malma malma</i> литорали озера Дальнее (Камчатка)	214
Гаврилов А.Л. Паразиты горбуши Западного Ямала	216
Гиригосов В.Е., Ханайченко А.Н. Макроскопические характеристики эпизоотического состояния черноморского калкана <i>Scophthalmus maeoticus</i>	219
Карасев А.Б. Паразиты рыб Баренцева моря: прикладные аспекты изучения	221
Родюк Г.Н. Динамика зараженности леща <i>Abramis brama</i> Куршского залива Балтийского моря паразитическими копеподами <i>Tracheliastes maculatus</i> (Lernaeopodidae)	223
Романова Н.Н., Головина Н.А., Головин П.П., Кошкарлова В.В., Михайлов А.Н. Эпидемиологически значимые виды паразитов в водоемах Центральной зоны РФ	226
Фролова С.Е. Заражённость кеты юга Сахалина личинками нематод <i>Anisakis</i> spp.	229
Чугунова Ю.К. Изучение паразитофауны щуки <i>Esox lucius</i> и окуня <i>Perca fluviatilis</i> на начальном этапе формирования Богучанского водохранилища	231
Шухгалтер О. А., Патокина Ф.А., Лидванов В.В. Трофические и паразитарные связи восточной скумбрии <i>Scomber japonicus</i> вдоль Атлантического побережья северной Африки	234
Шухгалтер О.А., Лидванов В.В. Динамика паразитофауны вропейской сардины <i>Sardina pilchardus</i> и мезопланктонных сообществ в прибрежной зоне Марокко в 1994-2014 гг.	237
Юнчис О.Н. Малоизученные паразиты морских рыб, вызывающие заболевания в условиях океанариума	240

СОВРЕМЕННЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ И МОРСКОЙ ПАЗАРИТОЛОГИИ

УДК 576.89:597.552.51:574.9(265.53)

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ПАЗАРИТИЧЕСКИХ ЧЕРВЕЙ ПРОХОДНЫХ ЛОСОСЕВЫХ РЫБ СЕВЕРНОГО ОХОТОМОРЬЯ

Г.И. Атрашкевич, О.М. Орловская, В.В. Поспехов

Институт биологических проблем Севера ДО РАН, г. Магадан, Россия; gatr@ibpn.ru

По биологическому разнообразию и продуктивности Охотское море является уникальным не только среди дальневосточных, но и всех морей России (Шунтов, 2001). Его бассейн, как и все моря Дальнего Востока России, изобилует различными группами и видами проходных лососевидных рыб (Salmonoidei), среди которых наибольшее таксономическое разнообразие наблюдается именно в семействе лососевых (Salmonidae) (Черешнев и др., 2002). Важное значение в морских экосистемах имеют и разнообразные паразиты этих рыб, по которым до недавнего времени наука располагала крайне скудными сведениями, в первую очередь, по Северному Охотоморью (Паразитические черви ..., 1999; Буторина и др., 2011).

В течение многих лет (2001–2013 гг.) проведено изучение паразитических червей проходных лососевых рыб восьми видов на крупнейших реках северной части материкового побережья Охотского моря: пяти видов тихоокеанских лососей р. *Oncorhynchus* (кета, горбуша, кижуч, нерка, чавыча) и трех видов голец р. *Salvelinus* (мальма, голец Леванидова, кунджа). Полученные результаты восполнили этот пробел в гельминтологических знаниях по рыбам региона и, с учетом литературных сведений, позволили сделать ряд обобщений по всей северной половине бассейна Охотского моря – Северному Охотоморью в границах, обоснованных авторами (Поспехов и др., 2014).

Установлено, что фауна паразитических червей и ракообразных проходных лососевых рыб северной части материкового побережья Охотского моря демонстрирует относительно высокое таксономическое разнообразие. Всего зарегистрировано 53 вида гельминтов (43 рода, 30 семейств, 13 отрядов, 5 классов, 3 типов – Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales) и три вида паразитических раков (2 рода, 2 семейства, 1 отряда класса Crustacea, типа Arthropoda). Абсолютное большинство составляют гельминты. По числу видов среди них, безусловно, выделяются доминирующие трематоды – 24 вида, 19 родов, 12 семейств, 5 отрядов, 1 класса. На вторых-третьих позициях – цестоды (11 видов, 8 родов, 8 семейств, 2 отрядов, 1 класса) и нематоды (11 видов, 11 родов, 7 семейств, 3 отрядов, 1 класса). Скребни же, при малом количестве видов (7), выделяются представительством таксонов высокого ранга (5 родов, 3 семейства, 3 отряда, 2 класса отдельного типа).

Соотношение паразитов по экологическим группам (пресноводной и морской) примерно равное: 26 видов пресноводных паразитов (4 цестод, 9 трематод, 7 нематод, 3 скребня и 2 копепода), 29 – морских (соответственно – 6, 14, 4, 4 и 1) и один вид (цестода *Diphyllobothrium luxi*) неопределенного экологического статуса.

У производителей тихоокеанских лососей Северного Охотоморья, с учетом литературных данных, обнаружено 36 видов гельминтов 32 родов, 24 семейств, 5 классов, 3 типов и один вид паразитических ракообразных (копепод) рода *Lepeophtheirus*, класса Crustacea, типа Arthropoda. Наибольшее количество видов паразитов зарегистрировано у кижуча (31), существенно меньшее и практически равное – у горбуши (23), кеты (20) и нерки (19). Наименьшее количество видов паразитов (14) отмечено у чавычи. Максимальное количество пресноводных гельминтов заражает кижуча – 8 видов, у нерки их 3, горбуши и чавычи – по одному. Кету и горбушу инвазируют личинки (плероцеркоиды) цестоды неопределенной экологической группы – *D. luxi*. Трематоды у половозрелых лососей представлены наибольшим количеством видов – 13. Цестод обнаружено 9 видов, нематод – 7, скребней – 6. Общими паразитами (ядром паразитофауны) североохотоморских лососей

являются 11 видов паразитов морского происхождения. Кижуч инвазирован наибольшим количеством паразитов (9), свойственных только этому виду лососей, из которых 6 – пресноводного происхождения и 3 вида – морского. У кеты и горбуши таких видов по 2 (морские у кеты, морской и пресноводный у горбуши) и один пресноводный вид у нерки.

Молодь тихоокеанских лососей северной части материкового побережья Охотского моря заражена 17 видами гельминтов: 2 вида цестод, 8 – трематод, 4 – нематод и 3 вида скребней. Большинство из них представлены гельминтами пресноводной экологической группы, которые выявлены, главным образом, у пресноводной (10 видов) и эстуарной молоди (8). Из морской молоди только у кижуча зарегистрирован один вид пресноводного паразита (метацеркарии трематод *Diplostomum* sp.), остальные виды гельминтов этой молоди (6) относились к морской экологической группе.

Паразитофауна проходных гольцов всего Северного Охотоморья также характеризуется относительно высоким таксономическим и экологическим разнообразием. Всего, с учётом литературных данных, отмечено 55 видов паразитов: 52 вида гельминтов, относящихся к 43 родам, 30 семействам, 5 классам и 3 типам – Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales, а также 3 вида паразитических копепод, 2 родов, 2 семейств класса Crustacea, типа Arthropoda. Наиболее разнообразны трематоды – 22 вида, 17 родов, 12 семейств. В равной мере представлены цестоды (12 видов, 9 родов, 8 семейств) и нематоды (12 видов, 12 родов, 7 семейств). Значительно меньше скребней (6 видов, 5 родов, 3 семейств, 2 классов). В равной же мере паразиты проходных гольцов распределены по экологическим группам: 29 видов пресноводных паразитов (6 цестод, 10 трематод, 8 нематод, 3 скребня и 2 копеподы), 25 – морских (соответственно, – 5, 12, 4, 3 и 1) и один вид (*D. luxi*) неопределенного статуса. Из 55 видов паразитов проходных гольцов Северного Охотоморья наибольшее количество отмечено у кунджи (46 видов), затем следуют мальма (41) и голец Леванидова (32). У кунджи обнаружено максимальное количество пресноводных видов паразитов (26), у мальмы – морских (24).

Ядром паразитофауны всех гольцов являются 23 вида паразитов, из которых 16 морских и только 7 – пресноводных, что отражает общую биологическую характеристику гольцов с проходным образом жизни. Наблюдается определенная тенденция: чем продолжительнее морские миграции рыб, тем относительно больше отмечается у них морских паразитов. Например, у проходной мальмы 24 видов морских паразитов и 14 пресноводных, при этом имеется 5 свойственных только мальме видов (3 морских и 2 пресноводных). У гольца Леванидова такое же соотношение – 20 к 11 и один паразит неопределенного статуса. В то же время свойственные только гольцу Леванидова паразиты не выявлены. У кунджи, биология которой из гольцов в наибольшей мере связана с пресными водами, распределение паразитов по экологическим группам иное: 26 видов пресноводных паразитов, 19 морских и один неопределенного статуса, при этом отмечено наибольшее число свойственных кундже паразитов – 11, причем все – пресноводные.

Из круга не менее 20 видов гельминтов, имеющих медицинское и (или) ветеринарное значение, либо портящих товарный вид рыбной продукции, следует особо выделить четыре – *Diphyllbothrium luxi*, *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens* и *Nybelinia surmenicola*, как наиболее значимых в прикладном аспекте для населения побережий Северного Охотоморья.

Список литературы

- Буторина Т.Е., Бусарова О.Ю., Ермоленко А.В. Паразиты гольцов (Salmonidae: *Salvelinus*) Голарктики. – Владивосток : Дальнаука, 2011. – 281 с.
- Паразитические черви рыб дальневосточных морей и сопредельных акваторий Тихого океана. – Владивосток : ТИНРО-центр, 1999. – 123 с.
- Поспехов В.В., Атрашкевич Г.И., Орловская О.М. Паразитические черви проходных лососевых рыб Северного Охотоморья. – Магадан : Кордис, 2014. – 128 с.
- Черешнев И.А., Волобуев В.В., Шестаков А.В., Фролов С.В. Лососевидные рыбы Северо-Востока России. – Владивосток : Дальнаука, 2002. – 496 с.
- Шунтов В.П. Биология дальневосточных морей России. – Владивосток : ТИНРО-центр, 2001. – Т. 1. – 580 с.

BIODIVERSITY OF THE PARASITE WORMS OF MIGRATORY SALMON FISHES FROM THE NORTHERN PART OF THE SEA OF OKHOTSK

G. I. Atrashkevich, O. M. Orlovskaya, V. V. Pospikhov

Institute of Biological Problems of the North,
Far East Branch of Russian Academy of Sciences, Magadan, gatr@ibpn.ru

Results of the long-term helminthological study (2001-2013) of the Pacific salmon and migratory charrs from the genus *Salvelinus*, held in the basins of the three largest salmon rivers of the northern part from the continental coast of the Sea of Okhotsk – Tauï, Yama and Gizhiga, and in the coastal waters of Tauï Bay, are generalized. In general 53 species of helminthes (43 genera, 30 families, 13 orders, 5 classes, 3 types - Plathelminthes, Nematelminthes, Acanthocephales) and three species of parasitic crawfishes (2 genera, 2 families, 1 order of Crustacea class, Arthropoda type) were determined. According to number of species among helminthes trematodes dominate – 24 species, 19 genera, 12 families, 5 orders, 1 class. The second and the third positions are taken by cestodes (11 species, 8 genera, 8 families, 2 orders, 1 class) and nematodes (11 species, 11 genera, 7 families, 3 orders, 1 class). Acanthocephalans, while having low number of species (7), represent taxa of high rank (5 genera, 3 families, 3 orders, 2 classes of separate type). Correlation of helminthes according to ecological groups (fresh water and sea) is approximately as follows: 26 species of fresh water parasites (4 cestodae, 10 trematodae, 7 nematodae, 3 acanthocephalae and 2 copepodae), 29 of sea parasite (6, 14, 4, 4 and 1, correspondingly) and one species (*Cestoda Diphyllbothrium luxi*) of uncertain ecological status.

From the scope of at least 20 species of helminthes, which have medicine and (or) veterinary relevance, or mar the marketable appearance of fish production, four were marked out and characterized (*Diphyllbothrium luxi*, *Anisakis simplex*, *Pseudoterranova decipiens* и *Nybelinia surmenicola*), as the most significant in practical aspect for populace of the northern coasts of the Sea of Okhotsk.

УДК 576.89:599.4

ПЕРВАЯ НАХОДКА *THEILERIA* (SPOROZOA, PIROPLASMIDA) В РУКОКРЫЛЫХ

Ф.Г. Бутаева^{1,2}, Ю.Е. Комаров¹, А.Т. Моргоев²

¹Северо-Осетинский государственный природный заповедник, г. Алагир, Россия

²Северо-Осетинский государственный университет имени К.Л. Хетагурова,
г. Владикавказ, Россия; fbutaeva@yandex.ru

Микроскопированием сухих мазков крови, окрашенных по Романовскому, изучали гемопаразитов рукокрылых из зимовальных колоний карстовой пещеры Шуби Северо-Осетинского заповедника (северный макросклон Центрального Кавказа) на высоте 730 м над уровнем моря во время их кольцевания в январе 2003 и 2015 годов.

В 2003 г. было изучено 11 остроухих ночниц *Myotis blythi* (Chiroptera, Vespertilionidae) – вида, включенного в ряд региональных и в Красную книгу Российской Федерации, и 1 европейская широкоушка *Barbastella barbastellus* Schreber, 1774 (*Vespertilionidae*); в 2015 г. – 11 особей остроухой ночницы.

В сборах 2003 г. обнаружено заражение рукокрылых *Trypanosoma* sp. (Euglenozoa, Kinetoplastida) и *Theileria* sp. (Apicomplexa, Piroplasmida), в сборах 2015 г. – только *Theileria* sp.

Экстенсивность заражения: в 2003 г. – 2 особи остроухой ночницы из 12 изученных рукокрылых содержали стадии *Trypanosoma* sp., 12 из 12 (100%) изученных – *Theileria* sp.; в 2015 г. – 11 из 11 (100%) особей остроухой ночницы были заражены *Theileria* sp.

Интенсивность заражения: зараженность лейкоцитов *Theileria* sp. у каждой исследованной особи составила 100 %, зараженность эритроцитов – от 50 до 100%.

Trypanosoma sp. в крови зимующих рукокрылых представлены жизненной формой трипомастиготы. Трипомастиготы выявлены внеклеточно в плазме крови, единично и небольшими скоплениями.

У рукокрылых описано несколько форм пироплазмид, в основном принадлежащих к роду *Babesia*. У европейских *Chiroptera* обычным является *B. vesperuginis*, выявленный в Великобритании (Gardner, Molyneux, 1987) и Нидерландах (Goedbloed et al., 1964), окончательный хозяин и переносчик которого относится к аргазовым клещам (Ixodida, Argasidae). У *M. blythi* мы не выявили *B. vesperuginis*.

У рыжей вечерницы *Nyctalus noctula*, нетопыря-карлика *Pipistellus pipistelli*, средиземноморского нетопыря *P. kuhlii* и некоторых других видов рукокрылых Европы, Азии и Африки в конце XIX – начале XX вв. описывали полиморфных пироплазмид *Achromaticus vesperuginis* Dionisi, 1899 (Dionisi, 1899; Jakimoff et al., 1910) (цит. по: Белова и др., 2007). Мы не обнаружили сходства стадий из *M. blythi* с *Achromaticus vesperuginis*.

Пироплазмиды, выявляемые в крови зимующих остроухих ночниц и европейской широкоушки в Северно-Осетинском заповеднике, – первая находка *Theileria* у рукокрылых.

Для *Theileria* характерно наличие персистирующих стадий, из-за которых после однократного заражения при укусе иксодового клеща инвазия сохраняется в организме большую часть жизни хозяина. Иксодовые клещи на рукокрылых зимовальных колоний СОГПЗ не выявлены. В качестве возможных беспозвоночных хозяев-переносчиков *Theileria* sp. пока можно предположить иксодовых клещей (Ixodida, Ixodoidea), которые обитают в подстилке или на растительности и оказываются на теле хозяина лишь изредка и на короткое время для кровососания (Тагильцев, 1970). Возможно, заражение рукокрылых происходит в летних убежищах.

Второй выявленный вид гемопаразитов – *Trypanosoma* sp. Трипаносомы широко распространены у рукокрылых всего мира. К настоящему времени секвенированы гены различных трипаносом рукокрылых, что послужит сравнительной базой при определении находок из СОГПЗ.

Выявленные у *M. blythi* ранее (Комаров и др., 2000), такие виды эктопаразитов, как блоха *Ischnopsyllus dolosus* (Siphonaptera, Ischnopsyllidae) и гамазовый клещ *Spinturnix myoti* (Mesostigmata, Spinturnicidae) можно рассматривать в качестве возможных хозяев и переносчиков трипаносом.

Список литературы

Белова Л.М., Крылов М.В. Подкласс Piroplasmia Levine, 1961 – Пироплазмы // Протисты: руководство по зоологии. – СПб., 2007. – Т. 2. – С. 366–368.

Комаров Ю.Е., Васюкова Т.Т., Лабунец Н.Ф. Паразитологическая фауна РСО-А // Животный мир Республики Северная Осетия – Алания. – Владикавказ, 2000. – С. 373–383.

Тагилицев А.А. О жизненных схемах клещей и насекомых, связанных с летучими мышами на территории Советского Союза // Паразитология. – 1970. – Т. 4, № 3. – С. 283–287.

Gardner R.A., Molyneux D.H. *Babesia vesperuginis*: natural and experimental infection in British bats (*Macrochiroptera*) // Parasitology. – 1987. – Vol. 95, no. 3. – P. 461–469.

Goedbloed E., Cremes-Hoyer H., Perie N.M. Blood parasites of bats in the Netherlands // Annals of Tropical Medicine & Parasitology. – 1964. – Vol. 58, iss. 9. – P. 257–260.

THE FIRST RECORDS OF *THEILERIA* SP. (APICOMPLEXA, PIROPLASMIDEA) IN BATS

F.G. Butaeva^{1,2}, J.E. Komarov¹, A.A. Morgoev²

¹North-Ossetia State Nature Reserve, Alagyr; ²North-Ossetian State University, Vladikavkaz,
fbutaeva@yandex.ru

100% leucocytes and no less than 50% erythrocytes were invaded by *Theileria* sp. in each of 22 *Myotis blythi* (*Chiroptera*, *Vespertilionidae*) studied in hibernating colonies at the Central Caucasus, 730 m above sea level, during 2003 and 2015. This is the first identification of theileriosis in bats.

2 of 11 bats in 2003 were also invaded by blood trypomastigotes of *Trypanosoma* sp. 2 identified ectoparasites *Ischnopsyllus dolosus* (*Siphonaptera*, *Ischnopsyllidae*), *Spinturnix myoti* (*Mesostigmata*, *Spinturnicidae*) were seemed to be the transmitters.

УДК 576.8(262.5+262.34)

ПАЗАРИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В СБС–ИНБИОМ – ИМБИ: ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

А.В. Гаевская, Е.В. Дмитриева, Ю.М. Корнийчук, В.М. Юрахно,
М.В. Лебедевская, Т.А. Полякова, Н.В. Пронькина

Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; alvitgaevskaya@yandex.ru

В 2016 г. исполняется 60 лет с момента, когда на Севастопольской биологической станции (позднее ИнБИОМ и ныне – ИМБИ) были начаты регулярные паразитологические исследования. Сначала это была небольшая группа сотрудников, возглавляемая к.б.н. В.М. Раковой (Николаевой), впоследствии на ее основе была создана лаборатория, а в 1989 г. – отдел экологической паразитологии, который возглавила д.б.н. А.В. Гаевская (Долгих). В разное время в институте работали паразитологи – к.б.н. А.И. Солонченко, Т.А. Костина, к.б.н. Н.Н. Найдёнова, к.б.н. А.М. Парухин, к.б.н. А.А. Ковалёва, к.б.н. В.Е. Заика (впоследствии защитил докторскую диссертацию и дважды возглавлял ИнБИОМ), к.б.н. Т.Н. Мордвинова, к.б.н. А.М. Щепкина, к.б.н. Л.П. Ткачук и к.б.н. В.К. Мачковский.

Начало формирования паразитологического направления в институте совпало с началом интенсивных экспедиционных исследований в Атлантическом и Индийском океанах, Средиземном море и Мексиканском заливе. Паразитологи работали в океанах не только на научных судах «Академик Ковалевский» и «Профессор Водяницкий» (Севастополь), но и на судах «Югрыбпромразведки» и промысловых судах «Атлантики», участвовали в рейсах «смежников» АзЧерНИРО и ТИНРО. Итогом более чем 20-летних океанических исследований стало описание более 150 новых видов гельминтов, обоснование десятков новых родов и нескольких новых подсемейств; были значительно расширены границы ареала многих видов паразитов, получены уникальные данные по распространению гельминтов у океанических рыб в различных регионах и на разных глубинах (В.М. Николаева, А.М. Парухин, А.И. Солонченко, Т.Н. Мордвинова, Л.П. Ткачук). Экспедиционные сборы положили начало формированию коллекции паразитов рыб, птиц и беспозвоночных, которая хранится в отделе и включает около

450 видов, 86 голотипов, 400 паратипов и более 100 синтипов представителей разных таксонов, собранных в различных районах Мирового океана (www.marineparasites.org).

Параллельно развивались паразитологические исследования и в родных Черном и Азовском морях, которые охватывали все основные группы гидробионтов. В результате были получены данные по роли моллюсков и ракообразных в жизненных циклах гельминтов в этих морях (А.В. Долгих, Т.Н. Мордвинова); по зараженности локальных скоплений черноморской ставриды, хамсы и шпрота (А.А. Ковалёва, В.М. Николаева), выполнено детальное исследование паразитофауны бычковых рыб (Н.Н. Найденова); исследована фауна гельминтов основных промысловых рыб Азовского моря и показана ее зависимость от солености (А.И. Солонченко).

Закономерным итогом многолетних исследований фауны паразитических обитателей Черного и Азовского морей стало создание, вкуче с сотрудниками других научных учреждений, первой в мире региональной сводки «Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей», опубликованной в 1975 г. В Определитель вошли сведения о 512 видах паразитов рыб, 185 видах гельминтов рыбацких птиц и 14 видах гельминтов морских млекопитающих.

Фаунистические исследования продолжает и современное поколение паразитологов. На рубеже веков выполнена ревизия фаун отдельных групп паразитов рыб Черного и Азовского морей: миксоспоридий (В. М. Юрахно), моногеней (Е.В. Дмитриева), цестод (Т.А. Полякова), найдены новые для этих водоёмов виды простейших, турбеллярий, трематод и нематод (А.В. Гаевская, Ю.М. Корнийчук, Н.В. Пронькина, И.П. Белофастова, В.Л. Лозовский). За последние 20 лет усилиями севавтопольских паразитологов сведения о фауне паразитов этих морей пополнились 71 видом, из которых 41 – новые для науки.

Очередной этап в исследовании паразитофауны рыб Черного и Азовского морей подвела опубликованная в 2012 – 2013 гг. двухтомная монография А. В. Гаевской «Паразиты и болезни рыб Чёрного и Азовского морей», в которой для морских, солоноватоводных, проходных, полупроходных и пресноводных рыб этих морей указывается уже более 900 видов паразитов.

Традиционной сферой интересов паразитологов ИМБИ остаются и «южные моря». Уже в настоящем столетии из Красного, Аравийского и Японского морей описано 10 новых видов моногеней (Е.В. Дмитриева), а из Средиземного моря – 1 новый вид миксоспоридий (В.М. Юрахно).

В настоящее время в отделе проводится весь спектр экологических исследований от изучения динамики численности популяций паразитов и факторов, ее определяющих, до исследования структуры сообществ. В качестве примера ниже перечислены только некоторые из полученных результатов.

Впервые предложена гипотеза о пусковом механизме расселительного поведения у живородящих моногеней рода *Gyrodactylus* (Е.В. Дмитриева.). Впервые проанализированы структура и особенности функционирования в Чёрном море паразитарной системы трематоды *Helicometra fasciata*, установлены особенности репродуктивной стратегии трематод при использовании в их жизненном цикле короткоживущего моллюска-хозяина; предложен новый подход к количественной оценке степени облигатности окончательных хозяев гельминтов; впервые получены сведения о гостальной изменчивости плодовитости марит ряда видов трематод морских рыб (Ю.М. Корнийчук). Впервые проанализированы особенности функционирования в Чёрном море паразитарной системы нематоды *Hysterothylacium aduncum* и показана роль хозяев разных таксономических и экологических групп в поддержании численности и циркуляции этого вида в экосистеме водоёма (А.В. Гаевская, Ю.М. Корнийчук, В.К. Мачкевский, Н.В. Пронькина, Т.А. Полякова, Т.Н. Мордвинова, М.П. Попюк). Выполнен комплексный анализ видового и таксономического разнообразия паразитических организмов в прибрежной зоне черноморского побережья Крыма и оценена доля паразитических видов в Черном море, которая составляет не менее 15% от числа видов свободноживущих обитателей этого водоёма; для сообществ гельминтов массовых видов рыб, обитающих в черноморской акватории Крыма, выявлено низкое видовое разнообразие и несбалансированность по обилию видов (А.В. Гаевская, Ю.М. Корнийчук). Изучена черноморская специфика паразитарной

системы анизакидной нематоды *Contracaecum rudolphii* – недавнего вселенца в Азово-Черноморский регион (Н.В. Пронькина).

Определённый теоретический интерес имеют результаты изучения особенностей локализации, а также внутри- и межвидовых отношений видов моногеней и цестод, принадлежащих к одному роду и совместно обитающих в одном и том же хозяине (Е.В. Дмитриева, Н.В. Пронькина, Т.А. Полякова), а также исследования механизмов разделения ниш членами сообщества кишечных трематод морских рыб (Ю.М. Корнийчук).

Исследования отношений между паразитами и их хозяевами на организменном уровне впервые в институте были начаты А.М. Щепкиной, которая изучала влияние некоторых видов нематод и миксоспоридий (совместно с В.М. Юрахно) на липидный состав тканей рыб. Это направление получило дальнейшее развитие в работах В.К. Мачкевского, показавшего негативное влияние партенит трематоды *Proctoeces maculatus* на их хозяина – мидию *Mytilus galloprovincialis*. Экспериментальные исследования влияния паразитов и симбионтов на микробиологические, физиологические и морфологические показатели мидий и устриц, а также многолетние мониторинговые исследования естественных и искусственных поселений этих моллюсков в Черном море позволили описать их заболевания и разработать рекомендации по их профилактике. Результаты собственных исследований и обобщение литературных данных легли в основу разработанной в отделе паразитологической концепции марикультуры, в рамках которой развиваются прикладные исследования, результатом которых стало получение четырех патентов (А.В. Гаевская, В.К. Мачкевский, М.В. Лебедовская).

Перспективные направления работы отдела экологической паразитологии:

1. Изучение роли паразитов в формировании биоразнообразия морских экосистем;
2. Изучение структуры и функционирования популяций, паразитарных систем и сообществ паразитов в морских биоценозах, в том числе в условиях антропогенного воздействия и на искусственных рифах;
3. Изучение особенностей формирования и эволюции региональных фаун паразитов гидробионтов, в том числе в результате вселения новых видов паразитов;
4. Разработка научных основ мониторинга и прогнозирования паразитологической ситуации в морских прибрежных экосистемах, а также профилактики паразитарных заболеваний как элемента биотехнологии культивирования гидробионтов.

PARASITOLOGICAL RESEARCH IN SBS – IBSS – IMBR: RESULTS AND PROSPECTS

A.V. Gaevskaya, E.V. Dmitrieva, Yu.M. Kornychuk, V.M. Yurakhno,
M.V. Lebedovskaya, T.A. Polyakova, N.V. Pronkina

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia;
alvitgaevskaya@yandex.ru

The main stages of development of marine parasitology in Sevastopol Biological Station – the A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas – the A. O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research are described. The results of the carried in IMBR study of fauna, population biology and ecology of parasites of hydrobionts, as well as the results having an applied character are briefly considered. The main perspectives of development of marine parasitology at the institute within the framework of the marine parasitological research, which was formed in department, are discussed.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ДИГЕНЕТИЧЕСКИХ ТРЕМАТОД В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ – КРАТКИЙ КУРС ВЫЖИВАНИЯ

К.В. Галактионов

Зоологический институт РАН и Санкт-Петербургский государственный университет,
г. Санкт-Петербург; kirill.galaktionov@gmail.com

Прогресс дигеней, прежде всего, связан с приобретением способности к партеногенетическому размножению на стадиях, паразитирующих в первом промежуточном хозяине. Репродукция партенит, которые служат своеобразным усилителем паразитарного сигнала, сделала возможным становление присущего дигенетическим трематодам сложного жизненного цикла, в который вовлекаются многие мета- и парахозяева. Реализация репродуктивного потенциала в группировках партенит возможна несколькими способами (Галактионов и др., 2014):

- микрогемипопуляции редий или спороцист с ограниченной или практически неограниченной возможностью к самоподдержанию за счет продукции партенитами себе подобных, наряду с производством церкарий;
- ограничение поколений партенит двумя с различными вариантами распределения плодовитости между материнскими и дочерними спороцистами;
- переход к модульной организации на стадии материнской или дочерней спороцисты.

Все эти типы группировок партенит встречаются у "морских" дигеней, причем в модификациях, адаптированных к реалиям, в которых функционирует конкретная система партениты-моллюск. Так, в районах с выраженной сезонностью прослежены четкие сезонные циклы в активности группировок, включая демографические перестройки, стадийный гипобиоз (арест развития) в холодный сезон, и др.

Одной повышенной плодовитости на фазе партенит для реализации цикла недостаточно. Развиваются многочисленные адаптации и на других его фазах. Важные звенья цикла представляют собой свободноживущие стадии, которые обеспечивают дисперсию и передачу инвазии по чреде хозяев. Роль мирацидиев и церкарий в этих процессах различна. Способность свободноплавающего мирацидия к дисперсии ограничена в силу его малого размера и краткости жизни. У многих трематод (вся плагиорхиятная ветвь) мирацидий вылупляется только после заглатывания яйца моллюском-хозяином (пассивное заражение). Такая адаптация полезна во всех стадиях, о чем говорит распространение и доминирование трематод с мирацидиями подобного типа как в пресных водах, так и на суше, и в море. В то же время трематоды диплостомоидно-шистосоматоидной ветви, обладающие свободноплавающим мирацидием, реализуют свои циклы почти исключительно в пресноводных бассейнах.

Пассивный способ заражения первых промежуточных хозяев благоприятствовал освоению дигенейми экстремальных биотопов, таких как морская литораль. Примерно 80% циркулирующих здесь видов дигеней обладают пассивно заражающим мирацидием – виды *Notocotylidae*, *Microphallidae*, *Heterophyidae*, *Renicolidae* и др. Только представители этих таксонов способны циркулировать в прибрежье полярных морей. Однако и в океанических условиях таксоны с пассивным способом заражения, такие как *Hemiuridae*, *Lecithasteridae*, *Derogenidae*, *Didymozoidae* и др., оказались весьма успешными. Способствует этому, наряду с другими особенностями цикла, пролонгированное поддержание жизнеспособности мирацидия в яйце в состоянии гипобиоза. Это существенно увеличивает шанс попадания яйца в моллюска-хозяина.

Потенциал к дисперсии церкарии значительно выше, чем у мирацидия. Помимо собственной локомоции, церкария, проникая во второго промежуточного хозяина, способствует более широкой дисперсии уже на фазе метацеркарии благодаря мобильности хозяина, и включения его в трофические связи хищник-жертва. Все это существенно повышает трансмиссивный потенциал паразита. Не удивительно, что даже среди циркулирующих в

литоральных экосистемах трематод 70–80% видов обладают свободноживущими церкариями. Только на северном краю ареалов среди литоральных трематод доминируют виды с жизненными циклами, лишенными как свободноживущих мирацидиев, так и церкарий (микрофаллиды группы "rugmaeus"). Однако они быстро утрачивают свое преимущество при продвижении к бореальным областям, где по частоте встречаемости и экстенсивности заражения хозяев трематоды с "автономными" жизненными циклами проигрывают видам с фазой свободноживущей церкарии.

Важнейшая для трансмиссии роль церкарий в жизненном цикле трематод обеспечивается широким набором адаптаций, присущих этой фазе цикла. У литоральных видов, циркулирующих в высоких широтах, триггером эмиссии церкарий оказалась температура, а не освещенность, что полезно в условиях полярного дня (Prokofiev et al., 2015). Недавно выявлена высокая акклиматизационная способность партенит и церкарий (Morley, Lewis, 2013). Так, суточная продукция церкарий одного вида или близкородственных видов из сопоставимых по размеру моллюсков в умеренных и полярных широтах примерно одинакова. Достигается это за счет сдвига в сторону низких температур оптимума эмиссии на Севере и растяжением во времени суточного пика выделения церкарий (Morley, Lewis, 2013; Prokofiev et al., 2015). Эти данные позволяют пролить свет на причины отсутствия выраженного широтного градиента в заражении вторых промежуточных хозяев (литоральных беспозвоночных) метацеркариями трематод (Prokofiev et al., 2015).

Для обеспечения успеха трансмиссии церкария должна попасть во "время хозяина" и в "место хозяина" (Combes et al., 1994). Первая из этих задач решается благодаря приуроченности ритма эмиссии к тому времени суток, когда высока вероятность встречи с хозяином, а вторая – особенностями поведенческих реакций личинок. Тип поисковой стратегии церкарий во многом зависит от особенностей поведения хозяина, в которого она должна попасть. При этом обнаружено соответствие концепции оптимального фуражирования, согласно которой имеются два основных типа фуражирования – курсирование (широкое фуражирование) и засадное поведение (по принципу "сидеть и ждать"), которые связаны целой гаммой переходных форм. Заменяя фуражира, ищущего добычу, на церкарию, ищущую хозяина, можно убедиться, что, как и постулирует концепция оптимального фуражирования, хозяевами церкарии с активной поисковой стратегией, как правило, оказываются малоподвижные животные, а носителей стратегии пассивного ожидания с засадным поведением, наоборот, активные (Прокофьев, Галактионов, 2009).

Та или иная поисковая стратегия сопрягается и с целым рядом других адаптаций, как самих церкарий, так и производящих их партенит. У видов с пассивной стратегией по типу засадного поведения (ряд видов Microphallidae, Opencolidae, Zoogonidae и др.), суточная продукция церкарий существенно меньше, а продолжительность жизни выше, чем у близкородственных видов с церкариями, использующими стратегию активного поиска. Это может свидетельствовать о высокой эффективности засадного поведения, когда для успешной трансмиссии паразита достаточно производить меньшее число личинок. В то же время реализация стратегии пассивного ожидания парящими в воде церкариями связана с их высокой продукцией, которая у буцефалид и некоторых гемиурид достигается за счет формирования высоко плодовитых спороцист с модульной организацией. Продолжительность жизни парящих церкарий так же существенно выше, чем курсирующих (активный поиск). Своеобразный тип поискового поведения – миметизм – связан с существенными затратами на производство церкарии, поскольку требует развития гандикапа – крупного хвоста, совершающего подражающие добыче движения. Это приводит к резкому снижению суточной продукции церкарий (Azygiidae, Bivesiculidae).

Даже у видов, церкарии которых используют одну и ту же стратегию поискового поведения и заражают одних и тех же вторых промежуточных хозяев, обнаруживаются различия в поведенческих программах, которые влияют на успех заражения хозяев. Наглядный пример демонстрируют личинки *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) и *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae). В условиях литорали Белого моря показано, что при превышении зараженности первого промежуточного хозяина (*Littorina* spp.) *H. elongata* по сравнению с *C. parvicaudata* примерно в 60 раз, метацеркарии *C. parvicaudata* поражали вторых промежуточных хозяев

(мидий) со значимо большей интенсивностью, чем *H. elongata* (Nikolaev, Levakin, Galaktionov, in preparation).

Последующий за фазой церкарии этап трансмиссии обеспечивается трофической передачей, которая нередко облегчается изменением поведения зараженного промежуточного хозяина. В морских и океанических условиях цепочка хозяев удлиняется за счет включения в цикл, помимо второго промежуточного хозяина, еще и третьего (ряд Nemiuroidea) или паратенических хозяев (Didymozooidea). Подобная черта не является ноу-хау трематод, но достаточно обычна у паразитических червей (цестоды, нематоды, скребни), циркулирующих в условиях крупных водных бассейнов. А вот возможность дополнительного усиления паразитарного сигнала на личиночной фазе цикла встречается реже и отмечена только у некоторых цестод и трематод. У трематод это представители рода *Parvatrema* (Gymnophallidae), обладающие партеногенетическими метацеркариями. Они формируют успешную группу видов, которые, как показали наши исследования, широко распространены вдоль побережья Северной Пацифики и Северной Атлантики.

Работа поддержана грантом РФФИ № 16-04-00753-а.

Список литературы

Галактионов К.В., Добровольский А.А., Подвзная И.М. Эволюция морфофункциональной организации партеногенетических поколений трематод // Зоологический журнал. – 2014. – Т. 93, № 3. – С. 426–442.

Прокофьев В.В., Галактионов К.В. Стратегии поискового поведения церкарий трематод // Труды Зоологического института РАН. – 2009. – Т. 313. – С. 308–318.

Combes C., Fournier A., Moné H., Théron A. Behaviours in trematode cercariae that enhance parasite transmission: patterns and processes // Parasitology. – 1994. – Vol. 109, suppl. – S3–S13.

Morley N.J., Lewis J.W. Thermodynamics of cercarial development and emergence in trematodes // Parasitology. – 2013. – Vol. 140. – P. 1211–1224.

Prokofiev V.V., Galaktionov K.V., Levakin I.A. Patterns of parasite transmission in polar seas: daily rhythms of cercarial emergence from intertidal snails // Journal of Sea Research. – 2015. – Vol. 113. – P. 85–98.

LIFE CYCLES OF DIGENEANS IN MARINE ECOSYSTEMS – A SHORT SURVIVING COURSE

K.V. Galaktionov

Zoological Institute RAS and St. Petersburg State University, St. Petersburg;
kirill.galaktionov@gmail.com

The components of digeneans transmission success in marine realm are tested. Special attention is given on adaptations of parthenitae and cercarial biology. The patterns in digenean life cycles transmitted in the coastal and open waters as well as in the Arctic and temperate seas are analysed.

**КОЛЛЕКЦИЯ ПАЗАРИТОВ РЫБ МИРОВОГО ОКЕАНА ИМБИ РАН
КАК ИНСТРУМЕНТ ВЕРИФИКАЦИИ ДАННЫХ ПО БИОРАЗНООБРАЗИЮ
ПАРАЗИТАРНЫХ КОМПОНЕНТ МОРСКИХ СООБЩЕСТВ**

Е.В. Дмитриева, А.М. Лях, Ю.М. Корнийчук, Т.А. Полякова, М.П. Пошук

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; genijadmitrieva@gmail.com

Биологические коллекции являются основой для таксономических исследований и изучения биологического разнообразия отдельных регионов. Каталогизация компонентов биоразнообразия и создание сетевых информационных ресурсов для обмена информацией – это первоочередные задачи по сохранению разнообразия флоры и фауны (например, <http://www.faunaeur.org/documents/ComBioDivStrat.pdf>).

Коллекция паразитов гидробионтов Мирового океана Института морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского (ИМБИ) РАН включает 5 тыс. единиц хранения. В ней порядка 450 видов простейших, гельминтов и ракообразных, собранных в различных районах Атлантического, Индийского и Тихого океанов, в Средиземном, Чёрном и Азовском морях. В коллекции депонировано 86 голотипов, свыше 400 паратипов и более 100 синтипов.

Описывающий материалы коллекции электронный ресурс marineparasites.org совмещает каталог коллекционных материалов и таксономическую базу данных (БД) с репозиторием публикаций по паразитам рыб. Он призван сделать максимально доступной информацию о видах, депонированных в коллекции паразитов рыб Мирового океана ИМБИ РАН, для исследователей этой группы организмов, систематиков и экологов. Сайт предоставляет англоязычный интерактивный интерфейс для доступа к перечисленным ресурсам. Он сообщает специфическую информацию исследователям паразитов, но заложенные в его основу идеи позволяют достроить его до веб-портала по коллекциям любых организмов и разнообразию флоры и фауны любого региона.

В основе функционирования сайта лежат четыре связанные друг с другом сущности: коллекционный препарат (стекло, пробирка, банка и т.п.), организмы на препарате, таксоны и публикации. Каждому понятию соответствует таблица базы данных. Ввод данных происходит последовательно: сначала информация об объекте хранения (характеристика единицы хранения, дата сбора, регион, сборщик, таксономист, вид-хозяин), затем об экземплярах на данном образце (название вида или видов паразитов, типовые статусы, пол, стадия развития, степень сохранности, количество). В процессе ввода система автоматически формирует связи между коллекционными экземплярами организмов, их типовым статусом и прочими атрибутами, видами паразита и его хозяев, локализацией, районом и датой сбора, сборщиками и таксономистами, публикациями. Вся введенная информация включается в единые для всех трех БД списки, что унифицирует и облегчает ввод новых данных. Так, когда администратор заполняет карточку о коллекционном препарате и вводит вид паразита (и/или вид хозяина, район и т.п.), система помогает выбрать ему название из тех, которые уже есть в одной из БД. При наборе новых названий система автоматически заносит их в БД. Это позволяет значительно ускорить ввод информации, избежать ошибок и динамично формировать ТБД. Кроме того, предусмотренные связи позволяют формировать и новые данные. Например, если при вводе нового образца указывается, что он представляет собой типовой материал, то в таксономической БД автоматически заполняются поля «типовой хозяин» и «типовой район» соответствующими данными из коллекционной БД, аналогично формируются поля «другие хозяева» и «другие районы».

Система присваивает каждому организму осмысленный уникальный номер. Он имеет четыре буквенно-цифровых позиции, разделенных точкой. Первая – это номер единицы хранения (препарата, пробирки, банки и т.п.), которые нумеруются последовательно, что

позволяет точно определить количество объектов в коллекции. Вторая – это кодовое обозначение группы паразитов: А – Acanthocephalans, С – Cestodes, Cr – Crustaceans, М – Monogeneans, Мх – Muxosporeans, N – Nematodes, Tr – Trematodes, Т – Turbellarians, Р – Protozoans. Третья – это номер таксона (вида) в таксономической таблице. Четвертая – это сокращенное обозначение типового статуса коллекционного экземпляра (all – аллотип, hol – голотип, lec – лектотип, neo – неотип, p – паратип, pl – паралектотип, s – синтип) и число особей этого статуса на препарате. Особи одного вида на всех препаратах нумеруются последовательно, поэтому число особей на препарате указано в виде диапазона номеров. Формат номера позволяет узнать краткую информацию о типовом статусе коллекционного экземпляра, количестве экземпляров, таксономической группе и дает возможность по номерам находить экземпляры одного вида. Пример номера голотипа *Bothriocephalus protasovae*, расположенного на 74-м стекле: 74.C.102.hol, и трех его паратипов на 78-м стекле: 78.C.102.p5-7. В какой бы последовательности ни заносились в коллекцию сборы этого вида, номер вида всегда будет соответствовать его номеру в ТБД.

Страница с описанием таксонов состоит из традиционных данных о систематическом положении таксона, его синонимах, описания и изображений. Помимо этого, страница о виде содержит индикатор экологического статуса – паразит или хозяин. На странице о виде-паразите расположены: индикатор наличия экземпляров вида в коллекции, перечень атрибутов коллекционных экземпляров (типовой статус, пол, стадия развития, целостность, количество) и их коллекционных номеров, публикации, где упоминается данный вид, типовой район и хозяин вида-паразита. На странице о виде-хозяине перечислены названия паразитирующих видов. Таким образом, пользователь переходит от описаний видов-паразитов к их хозяевам, от коллекционных образцов – к их изображениям и диагнозам видов, и обратно.

Библиографическая база (репозиторий) содержит ссылки и оригинальные тексты статей с описаниями паразитических видов. Библиографические записи связаны с таксонами, которые упоминаются в публикации. Это помогает посетителю сайта узнать, о каких видах идет речь в статье. Связь двунаправленная, поэтому на странице с описанием таксона посетитель также видит, в каких литературных источниках он упоминается. Предусмотрена возможность размещения на сайте полных текстов статей, что позволяет исследователям познакомиться с оригиналом описания, многие из которых опубликованы в малодоступных для широкого круга ученых изданиях. Полезным дополнением является наличие на сайте транслитерированных библиографических ссылок на русскоязычные работы, что помогает иностранцам пользоваться репозиторием и правильно цитировать эти работы в публикациях. Посетители сайта при помощи выборок и фильтров делают запросы, получая целостное представление о коллекции.

Важно, что развитие ресурса не ограничено наполнением электронного каталога и ТБД только видами из коллекции ИМБИ, а имеет перспективу развития в базу проверенных и подтвержденных коллекционными сборами (со ссылками на другие коллекции) данных по биоразнообразию морей. Таким образом, созданный веб-ресурс способствует интенсификации обмена коллекционными данными и образцами, верифицирует сведения о биоразнообразии паразитарной компоненты морских сообществ и является инструментом исследования биогеографии фаун морей.

Создание сайта выполнено при поддержке гранта РФФИ № 15-29-02684офи-м.

THE COLLECTION OF FISH PARASITES FROM THE WORLD OCEAN OF IMBR RAS AS A TOOL FOR VERIFICATION DATA ON THE BIODIVERSITY OF PARASITIC COMPONENTS OF MARINE COMMUNITIES

E.V. Dmitrieva, A.M. Lyakh, Yu.M. Kornyychuk, T.A. Polyakova, M.P. Popyuk

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia;
genijadmitrieva@gmail.com

Website with the information on the IMBR Collection of Marine Parasites (marineparasites.org), including the electronic catalogue of the collection, the taxonomic database and

the repository of publications about species of fish parasites, was created. The website provides an interactive interface to access the above listed resources. The site reports specific information to professional researchers of parasites, but ideas it is based on, allow to develop it into a resource on collections of any organisms and diversity of flora and fauna of any regions. English language of interface facilitates that more researchers can obtain information on the collection of marine parasites maintained by the Institute of Marine Biological Research RAS and helps to integrate it into the international web resources on biodiversity. The functioning of the website is based on four entities related to each other: a collection object, specimens, taxa and publication. Each entity corresponds to a database table which is filled in by the administrator. During filling the tables, the system automatically creates connections between collection samples, their type and taxonomic status and other attributes. Visitors of the site can make requests using filters and get a complete representation on the collection.

The system assigns every organism a meaningful unique number. The number allows identifying the taxonomic group, type status of the specimens and amount of these exemplars on the slide. By the number, the samples of the same species can be select and numbers of the slides, where they are located, can be determined. The proposed principles of numbering can be modified and applied for any collection of biological objects.

Webpage with taxon description consists of traditional data on the systematic position of the species, its synonyms, description and images. Indicator of the presence of samples of the species in the collection, a list of attributes of collection exemplars and their numbers, publications that mention this species, type locality and host of the parasite as well as other regions and hosts of its finding are located on the page of the parasite species. Lists of the species parasitising fishes are formed on the host species page. Thus, the user follows from the descriptions of the parasite species to their hosts, from the collection samples to their images and taxonomic diagnosis, publications on this parasite and inversely.

Bibliographic database (repository) contains references and original texts of the articles with descriptions of parasitic species. Bibliographic records are associated with taxa mentioned in the publications. This helps a visitor of the website to find species which are referred to in the article. Reciprocal links allow user also see the publications that mention parasite on the page of its species in the taxonomic database. A useful addition is the presence of transliterated bibliographic references to the articles in Russian what helps foreigners to use the repository and properly cite this work in publications.

Project is supported by RFBR Grant No 15-29-02684 ofi-m.

УДК 576.893.17

ИНФУЗОРИИ ПОДКЛАССА АРОСТОМАТИА – КОММЕНСАЛЫ, ПАРАЗИТЫ, ГИПЕРПАРАЗИТЫ ИЛИ ХИЩНИКИ?

И.В. Довгаль

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского,
г. Севастополь, Россия; dovgal-1954@mail.ru

Инфузории подкласса *Apostomatia* представляют собой крайне своеобразную группу специализированных симбионтов беспозвоночных животных, в основном, морских ракообразных, реже кишечнополостных и моллюсков. Подкласс включает около 40 видов, относящихся к трем отрядам: *Apostomatida* (с семействами *Collinidae*, *Cyrtocaryidae* и *Foettingeridae*), *Astomatophorida* (с семейством *Opalinopsidae*) и *Pilusuctorida* (с семейством *Conidophryidae*) (Янковский, 2007, Chatton, Lwoff, 1935, Lynn, 2008).

Для апостомат характерен сложный жизненный цикл, часто со сменой хозяев. Цикл включает серию последовательных стадий, переход к каждой из которых сопровождается сложным метаморфозом, связанным, в первую очередь, с изменениями морфологии ресничного аппарата (Янковский, 2007).

В большинстве случаев апостомат обнаруживают на хозяевах на стадии фронты (цисты). При линьке хозяина (или при его заглатывании другим беспозвоночным- хозяином) происходит эксцистирование с выходом питающейся стадии – трофонта.

Трофонт снабжен ресничным аппаратом и цитостомом, специализированным для питания жидкой или мелкодисперсной пищей. Трофонт растет, затем инцистируется и переходит на стадию протомонта, а затем томонта. Томонт делится путем палинтомии (деление без питания и роста), в результате формируются многочисленные расселительные стадии (томиты или бродяжки). Томиты оседают на поверхность тела хозяина (Янковский, 2007, Chatton, Lwoff, 1935).

Данная схема жизненного цикла, которая считается исходной (Янковский, 2007), в разных таксонах апостомат может подвергаться значительным изменениям, связанных либо с выпадением каких-либо стадий, либо, наоборот, с усложнением цикла в связи с включением в цикл одного или двух промежуточных хозяев, изменением характера питания и т.п.

Еще одной характерной особенностью апостомат является синхронизация их жизненных циклов с жизненными циклами хозяев (периодами линьки, спаривания, размножения и т.п.). Соответственно, виды апостомат обычно специфичны к определенной группе хозяев, а часто имеет место видовая гостальная специфичность.

При этом, за исключением отдельных случаев (например, в аквакультуре хозяев), экстенсивность инвазии апостоматами как правило, низкая. Поэтому известно немного находок этих цилиат и эта группа является малоизученной.

Возможно, в связи с последним обстоятельством существуют расхождения между специалистами не только в вопросах систематики группы (Янковский, 2007, Lynn, 2008, Dovgal, Mayén-Estrada, 2015), но и в оценке характера взаимоотношений апостомат с хозяевами. В отечественной литературе (Янковский, 2007, Dovgal, Mayén-Estrada, 2015) апостомат считают паразитами, зарубежные коллеги многие виды относят к комменсалам или даже к хищникам.

Подобные расхождения в оценках связаны и с различными критериями паразитизма, которые используют те или иные авторы. В настоящее время существует множество концепций паразитизма, которые могут быть сведены к трем: экологической, метаболической и патофизиологической (Чайка, 1998).

Согласно экологической концепции один из видов (паразит) использует другой вид (хозяина) в качестве среды обитания.

В соответствии с метаболической концепцией паразитизм – это форма сожительства, при которой обмен веществ паразита полностью зависит от обмена веществ хозяина.

В основе патофизиологической концепции находятся взгляды об обязательной патогенности паразита для хозяина (Чайка, 1998).

Следует отметить, что экологическая концепция в значительной мере связана с пониманием симбиоза по О. Гертвигу, т.е. как исключительно взаимовыгодных отношениях между разными видами, в то время как многие современные специалисты рассматривает симбиоз по Де Бари – как любые взаимоотношения двух видов, кроме хищничества. В последнем случае паразитизм – это форма антагонистического симбиоза, что в большей степени соответствует метаболической и патофизиологической концепциям.

В настоящем сообщении принимаются метаболическая и патофизиологическая концепции паразитизма.

Однако следует учитывать, что на разных стадиях жизненного цикла апостоматы находятся в разных типах симбиотических отношений с хозяевами. Собственно, паразитическими являются стадии трофонта, протомонта и в какой-то степени томонта. Что касается томита и фронты то их отношения с хозяином могут быть охарактеризованы как форезия.

Также существует множество вариантов форм отношений с хозяином, которые могут отличаться даже в пределах одного семейства.

Так, в семействе Foettingeridae представлены экзувиотрофы (роды *Hyalophysa* и *Gymnodinioides*), трофонты которых питаются экзувиальной жидкостью линяющего хозяина. Виды другого рода – *Vampyrophrya* на стадии форонта живут на кутикуле каланоидных copepod, а на стадию трофонта, питающегося тканями рачка, переходят, когда их носители заглатываются медузами, гребневиками или сифонофорами.

К упомянутому выше семейству относятся и представители своеобразного рода *Terebrospira*. Трофонты этого рода поселяются в проделанных ими ходах в кутикуле хозяев (креветок). При этом они растворяют кутикулу и питаются (вероятно, путем пиноцитоза, т.к. ротовой аппарат у них не развит) ее органическими компонентами. В данном случае можно говорить о паразитизме этих цилиат и с точки зрения метаболической и особенно патофизиологической концепций.

Следует отметить, что типовой вид этого рода, *T. lenticularis* (Debaisieux, 1960), был обнаружен на креветках *Palaemon elegans* Rathke, 1837 с черноморского и азовского побережий Крыма (Корнийчук, 2009).

Особый случай представляет род *Phthorophrya*, который (Lynn, 2008) либо относят к семейству Foettingeridae, либо считают апостоматой неясного систематического положения (Янковский, 2007).

Существуют расхождения и в трактовке отношений этих цилиат с хозяевами. Например, в одном месте монографии по систематике инфузорий (Lynn, 2008) *Phthorophrya* указывается как хищник, а в другом – как гиперпаразит.

Томиты *Phthorophrya* прикрепляются к форонтам апостомат рода *Gymnodinioides*, проникают внутрь форонта через стенку цисты, переходят на стадию трофонта и питаются содержимым клетки хозяина, пока не заполняют всю цисту. После этого они делятся путем палинтомии, формируя новых томитов.

По ряду особенностей биология *Phthorophrya* напоминает биологию перепончатокрылых насекомых – наездников, или некоторых нематод, для которых существует особое понятие – паразитоиды. Действительно, паразитоиды - это организмы, личиночные стадии которых обитают на или внутри своего хозяина, которого они постепенно убивают в процессе поедания. Таким образом, они подобны паразитам, но всегда летальны для хозяев.

Еще одно отличие паразитоидов от паразитов, это то, что их взрослые стадии – это свободноживущие организмы. Однако в отношении одноклеточных организмов сложно говорить о взрослых стадиях. В связи с этим, по нашему мнению, трофонт *Phthorophrya* можно считать паразитоидом.

К экзувиотофам следует отнести и представителей семейства Conidophryidae, в частности рода *Conidophrys*, трофонты которых прикрепляются к секреторным щетинкам хозяев – ракообразных и питаются выделяемой через пору в щетинке экзувиальной жидкостью.

Два вида этого рода, *Conidophrys fucatum* (Averinzeff, 1916) и *C. enkystotrophos* Jankowski, 1966 были найдены в Крыму на морских и пресноводных амфиподах (Dovgal, Mayén-Estrada, 2015).

В то же время представители Conidophryidae из рода *Ascophrys*, по всей видимости, питаются органикой из растворенной кутикулы, подобно *Terebrospira*. Однако их трофонты прикрепляются к поверхности кутикулы хозяев (креветок), а не проделывают в ней ходы.

Эти паразиты весьма патогенны для хозяев и могут приводить к их массовой гибели в условиях плотной посадки в аквакультуре (Янковский, 2007, Lynn, 2008, Dovgal, Mayén-Estrada, 2015).

В свою очередь представители семейства Collinidae паразитируют в гемолимфе хозяев (эуфаузиид, амфипод и изопод), и тоже могут быть патогенными и даже летальными для хозяев.

Форонты цилиат из семейства Cyrtocaridae обитают на кутикуле ракообразных, тогда как их трофонты – в кишечнике морских полихет. Характер отношений с полихетами у этих инфузорий остается неясным, патогенез не наблюдался.

Наконец, представители семейства Opalinopsidae являются эндопаразитами внутренних органов (гепатопанкреаса, почек и гонад) морских беспозвоночных, в частности головоногих моллюсков.

Список литературы

- Корнийчук Ю.М. Фауна паразитов креветок в Черном и Азовском морях // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 44–48.
- Чайка С.Ю. Паразитизм – сосуществование организмов в составе паразитарных систем // Паразитология. – 1998. – Т. 32, № 1. – С. 3–10.
- Янковский А.В. Тип Ciliophora Doflein, 1901 – Инфузории. Систематический обзор // Протисты: Руководство по зоологии / под ред. А.Ф. Алимова. – Спб., 2007. – С. 415–993.
- Chatton E., Lwoff A. Les ciliés apostomes. Morphologie, cytologie, éthologie, évolution systématique. Première partie. Aperçu historique et general. Etude monographique des genres et des espèces // Archives de Zoologie Experimentale et Générale. – 1935. – Т. 77. – Р. 1–453.
- Dovgal I., Mayén-Estrada R. A taxonomic revision of order Pilisuctorida (Ciliophora, Apostomatia) with keys to the subordinate taxa // Zootaxa. – 2015. – Vol. 4040, no. 5. – P. 543–558.
- Lynn D. The ciliated protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. – Springer, 2008. – 605 p.

WHAT THE CILIATES OF SUBCLASS APOSTOMATIA ARE: COMMENSALS, PARASITES, HYPERPARASITES OR PREDATORS?

I.V. Dovgal

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Sevastopol, Russia;
dovgal-1954@mail.ru

The ciliates of subclass Apostomatia representing a peculiar group symbionting on invertebrates such as crustaceans, mollusks and coelenterates. There are a little finds of these ciliates resulting the group is poorly understood. In this regard, there are discrepancies between specialists alike concerning the taxonomy of subclass and the nature of the relationship between apostomes and their hosts. Thus, the apostome ciliates mainly considered as parasitic in the Russian literature whereas foreign specialists are often mentioned the apostomes as commensals or even predators. In this connection, the different modes of apostome-host relations are discussed in the work. The finds of subclass representatives in Crimea (Russia) are also listed.

УДК 576.89:597.551.2(28)

КОМПОНЕНТНЫЕ СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ ГОЛЬЯНА *PHOXINUS PHOXINUS* (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) ИЗ ВОДОЕМОВ СЕВЕРА ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Г.Н. Доровских

Сыктывкарский государственный университет, г. Сыктывкар, Россия, dorovskg@mail.ru

Водоемы северо-востока европейской части России, в частности бассейны рек Печора, Мезень, С. Двина и Кама, в ихтиопаразитологическом отношении изучены достаточно хорошо (Доровских, 2002). Однако видовой состав паразитов рыб, в том числе гольяна *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758), из наиболее северных водоемов указанного района, за исключением р. Воркуты (Доровских, 2011) и оз. Кривое на о. Колгуев (Доровских, 2002), практически не известен. Между тем, эти данные важны для решения вопросов

происхождения и формирования гидрофауны и, в частности, ихтиопаразитофауны указанной территории.

Цель работы – показать закономерности изменения паразитофауны и структуры компонентных сообществ паразитов рыб в направлении с юга на север. В этом сообщении приведены данные по паразитофауне и сообществам паразитов гольяна из наиболее северных водоемов восточно-европейской части России из числа изученных.

Сбор материала произведен по общепринятой методике с 1992 по 2013 гг. из оз. Кривое на о. Колгуев, бассейна р. Печоры (р. Шапкина, р. Колва, р. Воркута), рек Волонга, Море-Ю, бассейна р. Кара (р. Кара, р. Хальмер-Ю, оз. Никэрэматы) и оз. Мерцемпертято (п-ов Ямал). Исследовали 436 экз. гольяна возраста 1+ – 3+.

У гольяна из обследованных водоемов нашли от 3 до 24 видов паразитов. Минимальное их число зарегистрировано у рыбы из русла р. Кара, на один вид больше у гольяна из оз. Мерцемпертято – северо-восточной точке проведения работ. Наиболее богата его паразитофауна в р. Колва, протекающей в центре исследуемой территории, где у рыбы отметили 24 вида паразитов, в отдельных пунктах от 9 до 16 их видов (Доровских, 2002). В р. Волонга, юго-западном пункте сбора материала, разнообразие паразитофауны гольяна в разных участках составляет 8–10 видов. Всего здесь нашли 11 видов.

В исследованных водоемах, за исключением р. Колва, паразитофауна гольяна обеднена и, в значительной степени, носит случайный характер. В р. Колва и р. Шапкина компонентные сообщества его паразитов зрелые (сбалансированные, по: Пугачев, 2009). Эти сообщества паразитов гольяна состоят из трех групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. В реках Море-Ю, Воркута, Кара, Хальмер-Ю, озерах Никэрэматы, Кривое и, видимо, Мерцемпертято сообщества паразитов незрелые (несбалансированные). Эти сообщества паразитов гольяна состоят из 1 – 3 групп видов, выделенных по соотношению их биомасс. Характеристики сообществ паразитов из р. Волонга требуют уточнения.

Такое географическое распределение паразитарных сообществ, как ранее предположили (Доровских, 2002), связано с историей становления гидрофауны исследуемой территории. Последняя, в свою очередь, обусловлена ледниковыми явлениями, захватившими эту территорию в четвертичный период. Сопоставим наши данные со сведениями полученными геологами (обзор: Доровских, 2011).

На п-ове Ямал сартанский (танамский) ледниковый пояс ($18-20 \pm 2$ тыс. л. н.) лежит в зоне между 65.5 и 67° с. ш. и проходит по южному подножию Салехардских увалов, захватывая район проведения наших работ. Следовательно, в это время формироваться паразитофауна гольяна в оз. Мерцемпертято не могла.

На северо-востоке Европы поздневалдайский (полярный, осташковский) ледник в свою максимальную стадию (17 – 24 тыс. л. н.) практически целиком покрывал территорию, ограниченную с юга реками Усой, Печорой и Цильмой, полностью преграждая сток на север. Полярный ледник, распространяясь со стороны Пай-Хоя – Новая Земля и с шельфа Баренцева и Карского морей, небольшими языками заходил в долину р. Шапкиной в ее верхнем и среднем течении, а также перекрывал верхнее течение р. Колвы, оставляя долину р. Лаи свободной. Здесь возникли приледниковые озера. Наиболее крупное из них, продолжавшее, вероятно, существовать и в голоцене, занимало Колвинскую депрессию. Именно у гольяна из р. Колва и р. Шапкина найдены зрелые компонентные сообщества паразитов. Полная дегляциация района р. Колвы произошла в бореальном (8,5 – 8,0 тыс. л. н.) или в конце пребореального (10.0 – 9.5 тыс. л.н.) времени.

В веповскую стадию (15 – 12 тыс. л. н.) названная территория освободилась (18 – 12 тыс. л. н.) от ледника, который отступил в нижнее течение Печоры. Образовалось Нижне-Печорское озеро, сток которого проходил по сквозной долине в Чешскую губу, куда сбрасывались воды из озер водосборных бассейнов С. Двины и Мезени. Видимо, не случайно характеристики компонентных сообществ паразитов гольяна из р. Волонга, впадающей в эту губу, не соответствуют ни одному из ранее сделанных описаний, осуществленных по материалам, собранным из водоемов, расположенных южнее и восточнее.

В начале бёллинга (12 тыс. л. н.) на востоке, в районах, прилегающих к Пай-Хою, продолжал сохраняться, несмотря на интенсивное таяние, Большеземельский ледниковый массив. Около 10 тыс. л. н., на рубеже позднего валдая и голоцена, лед Карского центра

погребал Печорскую низменность, север Западной Сибири и Таймыр. Около или позже 9 тыс. л. н. северная часть Большеземельской тундры подверглась Мархидскому оледенению. Этим и объясняют большую длину правых притоков р. Усы, в том числе р. Колвы, и близость их водоразделов к Печорскому морю, а также относительно более короткое течение рек, впадающих непосредственно в Печорское море. Именно, в находящихся в этом р-не оз. Кривое, р. Море-Ю, р. Воркута, водоемах бассейна р. Кара и оз. Мерцемпертято, отмечены несбалансированные сообщества паразитов.

К северу от Мархидского лежит Вельтский или Мархида – 2 голоценовый моренный вал, еще севернее – моренный пояс, образованный следующим (последним?) наступанием льда с шельфа, возраст которого близок 8,5 тыс. лет. На п-ове Ямал к северу от 68° с. ш., от района озер Ярро-то и р. Еркутаяха, в бассейне которой расположено оз. Мерцемпертято, находится ямало-гыданский позднеледниковый краевой комплекс. Т. о. сообщества паразитов гольяна из оз. Мерцемпертято и рек Море-Ю и Кара, в «графической» структуре которых отмечены по две группы видов, как раз находятся в этой зоне последнего (?) оледенения.

Закономерности в изменении объема паразитофауны гольяна из водоемов севера Европейской России, Урала и п-ова Ямал в основных чертах повторяют закономерности, известные для некоторых отрядов амфибиотических насекомых (Паньков, 2009) и моллюсков *Pisidioidea* (Овчанкова и др., 2015). Эти закономерности согласуются с реконструкциями флоро- и фауногенетических событий (обзор: Доровских, 2011), предложенных для наземной и водной биоты, и, вероятно, объясняются теми же палеоклиматическими факторами и миграционными процессами, имевшими место в позднем плейстоцене и голоцене. Суть этих процессов сводилась к заполнению «экологического вакуума», образующегося вслед за отступающим ледником.

Описанные наблюдения, с одной стороны, подтверждают заключение о том, что незрелые сообщества паразитов находятся на более молодых в геологическом отношении территориях, зрелые – на более старых; с другой стороны, они требуют уточнения характеристик незрелых сообществ паразитов гольяна.

Список литературы

Доровских Г.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Европейской части России (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб, 2002. – 50 с.

Доровских Г.Н. Зоогеография паразитов рыб главных рек северо-востока Европы. – Сыктывкар : Изд-во Сыктывкарского гос. ун-та, 2011. – 142 с.

Овчанкова Н.Б., Паньков Н.Н., Шадрин Н.Ю. Фауна и зоогеографическая характеристика моллюсков надсемейства *Pisidioidea* севера и востока европейской России // Вестник Удмуртского университета. Сер.: Биология. Науки о Земле, 2015. – Т. 25, вып. 2. – С. 126–134.

Паньков Н.Н. Зообентос текучих вод Прикамья. – Пермь : Гармония, 2000. – 192 с.

Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб Северной Азии (фауна, экология паразитарных сообществ, зоогеография) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – СПб, 1999. – 50 с.

THE COMPONENT COMMUNITIES OF PARASITES OF THE MINNOW *PHOXINUS PHOXINUS* (CYPRINIFORMES, CYPRINIDAE) FROM THE WATER BODIES OF THE NORTH EAST EUROPEAN PART OF RUSSIA

G.N. Dorovskikh

Syktvykar State University, Syktvykar, Russia, dorovskg@mail.ru

The collection of the material was produced by the conventional method since 1992 to 2013 from Crooked Lake to Kolguev, the basin Pechora River (Rivers Schapkina, Kolva, Vorkuta),

Rivers Volonga, Sea-U, the basin Kara River (Rivers Kara, Halmer-U and Nikaramata Lake) and Mercempertato Lake (peninsula Yamal). We studied 436 specimens of *Phoxinus phoxinus* 1+– 3+.

In the studied reservoirs, with the exception of Kolva River, parasite fauna minnow impoverished and largely random nature. In Rivers Kolva and Schapkina the component communities of parasites of the minnow are mature (balanced). These communities of parasites of the minnow consist of three species groups distinguished by their proportions in the total biomass. In Rivers Sea-U, Vorkuta, Kara, Halmer-U, Lake Nikaramata and Crooked Lake on Kolguev, and, probably, Mercempertato Lake community immature parasites (unbalanced). These communities of parasites of the minnow consist of one to three species groups, distinguished by their proportions in the total biomass. Characteristics of communities of parasites from Mercempertato Lake and Volonga River require clarification. Communication of conditions of the described parasitic communities of a minnow with geological age (quaternary history) of the territory is tracked.

УДК 576.895.132:577.2

НОВЫЙ ВЗГЛЯД НА СИСТЕМАТИКУ ВОЛОСАТИКОВ В СВЕТЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ

Б.Д. Ефейкин^{1,3}, К.В. Михайлов^{2,3}, О.В. Попова², В.В. Алёшин^{2,3}, С.Э. Спиридонов¹,
Ю.В. Панчин^{2,3}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва; bocha19@yandex.ru;

²НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского МГУ, г. Москва;

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, г. Москва

До настоящего времени волосатики (класс Nematomorpha) остаются малоизученным высшим таксоном (класс или тип в различных классификациях) многоклеточных. Этот таксон состоит исключительно из паразитических форм – личиночные стадии волосатиков паразитируют в различных беспозвоночных, тогда как взрослые стадии обитают в воде. Морские волосатики – нектонематиды являются паразитами морских беспозвоночных (ракообразных), а пресноводные волосатики – гордииды паразитируют в водных и наземных насекомых и многоножках. Взрослые стадии волосатиков не питаются и существуют за счет запасов, накопленных на паразитической стадии развития.

В настоящий момент известно около 300 видов волосатиков. Их видовое определение затруднено, поскольку пробы волосатиков состоят обычно из одного экземпляра, пределы вариации морфологических признаков остаются невыясненными. В тех случаях, когда были изучены многочисленные особи из многих точек сбора, была выявлена значительная полиморфность взрослых волосатиков одного вида (Schmidt-Rhaesa, 2001). Разграничение родов волосатиков основывается на признаках, связанных с тонкой морфологией поверхности их кутикулы, а также со строением хвостового конца самцов и самок. Система волосатиков пополнялась новыми родами с момента описания первого рода К. Линнеем в 1758 г. (род *Gordius*). Число родов волосатиков достигло двух десятков к середине прошлого века. Затем были описаны два новых рода волосатиков (*Dacochordodes* Căpuse 1965 и *Noteochordodes* de Miralles et de Villalobos, 2000), а один род (*Chordodiolus*) сведен в синоним.

Нами была предпринята попытка использовать для разработки системы пресноводных волосатиков методы молекулярной систематики. В нашем распоряжении имелись коллекции некоторых музеев (в том числе обширные коллекции ЗИН РАН), а также собственные сборы и образцы, переданные нам коллегами из различных учреждений России и ближнего зарубежья.

Собранные нами образцы фиксировали в 96% спирте, экстракцию ДНК осуществляли с помощью набора Isolate II (Bioline), в отдельных случаях использовали выделение по

Холтерману (Holterman *et al*, 2006) в присутствии протеиназы К и меркаптоэтанола. Музейный материал, хранившийся длительное время в спирту, перед выделением инкубировали ночь в буфере, содержащем SDS и EDTA.

В сложных случаях (при работе с поврежденной от неправильного хранения образца ДНК) мы применяли набор PreCR (New England Biolabs). К сожалению, даже применение специальных наборов не позволяет в большинстве случаев получать ПЦР продукты от длительно хранящихся проб.

Для проведения ПЦР был использован набор Encyclo Plus PCR Kit (компания «Евроген», Россия). Исследовали участки 18S, ITS1, 5.8S, ITS2, 28S рДНК, а также COI мтДНК. Из использованных праймеров 6 пар были взяты из литературы, 4 пары разработаны самостоятельно. Секвенирование проводили на базе ЦКП «Геном».

Для анализа полученных данных использовали последовательности, депонированные в Генбанке NCBI. Выравнивание последовательностей проводили в программе ClustalW, выбор оптимальной модели эволюции – в программе MEGA6, филогенетические деревья строили в программе BEAST, версия 1.8.2.

Проведенный ранее отбор наиболее информативных для разграничения видов и родов волосатиков нуклеотидных последовательностей (Ефейкин и др., 2016) показал пригодность для этих целей гена 18S рибосомной РНК. Также полезными для целей систематики оказались некоторые участки гена 28S рРНК, тогда как участок внутренних транскрибируемых спейсеров (ITS) оказался крайне изменчивым, хотя и он может использоваться для разграничения близких видов. Также в филогенетическом анализе использовали частичную последовательность митохондриального гена субъединицы I цитохромоксидазы.

Анализ наиболее полных данных по 18S rDNA показал, что пресноводные волосатики в полном соответствии с традиционной систематикой разделяются на две группы: хордодид и гордиид. Последняя группа представлена только родом *Gordius*. Результаты анализа двух других участков (28S rDNA и COI mtDNA) в целом подтверждают такое разделение пресноводных волосатиков на две группы, однако четкость разграничения родов по этим последовательностям значительно уступает таковой по результатам анализа 18S rDNA. Есть несколько образцов, которые выпадают за пределы клад, составленных другими видами рода, в который они формально включены. К числу таких форм неопределенного таксономического положения относятся волосатики *Gordionus alpestris* из Адыгеи, а также некоторые последовательности волосатиков, депонированные в ГенБанке NCBI.

Также совместно с коллегами из Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН и НИИ ФХБ МГУ имени М.В. Ломоносова было осуществлено полногеномное секвенирование представителей четырех разных видов волосатиков; наибольшее внимание уделено волосатику *Gordionus alpestris*. Результаты данного исследования будут опубликованы позднее.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 14-50-00150.

Список литературы

Ефейкин Б.Д., Шматко В.Ю., Спиридонов С.Э. Сравнительная филогенетическая информативность отдельных участков рибосомального кластера пресноводных волосатиков (Gordiaceae, Nematomorpha) // Известия РАН. Сер. биол. – 2016. – № 1. – С. 41–49.

de Miralles, D.A.B., de Villalobos, L.C. Noteochordodes, un nuevo género para la republica Argentina (Nematomorpha, Gordiaceo) // Revista del Museo de La Plata (NS) Zoologia. – 2000. – Vol. 14, no. 163–165. – P. 279–283.

Holterman M., van der Wurff A., Elsen S., van Megen H. Bongers T., Holovachov O., Bakker J., Helder, J. Phylumwide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution toward crown clades // Molecular Biology and Evolution. – 2006. – Vol. 23, iss. 9. – P. 1792–1800.

Schmidt-Rhaesa, A. Variation of cuticular characters in the Nematomorpha: studies on *Gordionus violaceus* (Baird, 1853) and *G. wolterstorffii* (Camerano, 1888) from Britain and Ireland // Systematic Parasitology. – 2001. – Vol. 49, iss. 1. – P. 41–57.

NEW INSIGHTS TO THE NEMATOMORPHA TAXONOMY IN LIGHT OF MOLECULAR DATA

B.D. Efeykin^{1,2}, K.V. Mikhaylov^{2,3}, O.V. Popova², V.V. Aleshin², S.E. Spiridonov¹,
Y.V. Panchin^{2,3}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

²A.N. Belozersky Institute of Physico-Chemical Biology MSU, Moscow, Russia

³Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Moscow, Russia

Horsehair worms (Nematomorpha) are a phylum of parasitic aschelminthes, whose systematics remains unclear. The identification keys available permit only formal division of many species. We used molecular methods based on analysis of nucleotide sequences and NGS data that ensured new possibilities in systematics of this group with a deficit of distinct morphological features.

УДК 004:576.8

ПРИМЕНЕНИЕ ИНФОРМАЦИОННЫХ ТЕХНОЛОГИЙ В РЕШЕНИИ ФУНДАМЕНТАЛЬНЫХ И ПРИКЛАДНЫХ ЗАДАЧ ГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

С.В. Зиновьева, Н.Н. Буторина, Ж.В. Удалова, О.С. Хасанова, В.Г. Петросян

Центр паразитологии ИПЭЭ РАН, г. Москва, Россия, zinovievas@mail.ru

Коллекции паразитических червей имеются во многих музеях мира. Крупнейшие из них располагаются в: Музее естествознания в Лондоне (типовой материал в коллекции составляет более 1,5 тысяч видов), Зоологическом музее в Берлине (2 тыс. типовых экземпляров гельминтов); Американская национальная коллекция паразитов в Национальном музее естествознания в Вашингтоне (7 тыс. типовых экземпляров); Латино-Американском Музее в Институте Освальдо Круза в Бразилии (около 2 тыс. типовых экземпляров гельминтов различных классов); Австралийская коллекции в Аделаиде в Южно-Австралийском музее; Японском Национальном музее естествознания и науки (Токио) и Паразитологическом музее в Мегуро; коллекции и базы данных (БД) паразитических червей в Польше в Институте паразитологии Польской АН; гельминтологическая коллекция Института паразитологии в Чешской республике; Зоологический фонд коллекции Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины (Зиновьева, Буторина, Удалова и др. 2015). Отечественные коллекции гельминтов имеются в нескольких научных центрах: Зоологическом Институте (ЗИН РАН), во Всероссийском НИИ фундаментальной и прикладной паразитологии животных и растений им. К.И. Скрябина (ВНИИП), в Центре паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ РАН) и Биолого-почвенном Институте Дальневосточного отделения РАН) и ряде других научных учреждений. Эти коллекции вошли в справочник «A Guide to parasitic collections of the world» (1982).

Коллекция Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, насчитывающая более чем 300 тыс. единиц хранения из различных географических точек сбора и различных таксонов хозяина и паразита, требует разработки соответствующих БД и информационных систем локального и глобального уровня для обеспечения доступа для научного сообщества. Разработка концептуальной и физической модели БД была ориентирована на адекватное отображение типовых коллекций гельминтов растений и животных различных таксономических групп, морфологии и систематики, их хозяевах, локализации в органах и тканях, регионах

распространения и их пространственного распределения не только на территории Евразии, а также Северной и Южной Америки, Австралии и Африки.

Создание единой специализированной информационно-поисковой системы (ИПС) и БД Гельминтологического музея РАН на основе единой концептуальной модели представления данных как типового и идентифицированного материала, так и неопределенных фондов способствует быстрому поиску и систематизации всех материалов музея.

Для информационного сопровождения и составления каталога, содержащего данные о систематическом положении видов гельминтов, круге хозяев, их локализации, местах обнаружения, авторах, собравших и определивших материал, местах его нахождения в коллекции и накопления этих данных создана единая концептуальная, логическая и физическая модели для локальной и глобальной версий БД. Локальная версия БД реализована в форматах MS Access, а глобальная версия, в среде InterBase SQL сервер. В целом, логическая и физическая модели БД предназначены для накопления, обработки и представления типовых образцов, включающих следующие атрибуты – место в музее (номера препаратов или пробирок); адрес коллекции (типовая – объединяющая типовые экземпляры; общая – включающая формы, идентифицированные до вида; или массовая – объединяющая формы, идентифицированные до рода или надродового уровня); автор первоописания и год публикации; систематическое положение; характеристика типового материала или возрастно-полового и численного состава особей; место и время сбора; хозяин паразита; место локализации; авторы определения, коллекционирования и препарирования; сведения из полевого и музейного журналов, библиография, определяющих полную этикетку вида. БД состоит из 6 основных и 5 вспомогательных таблиц. Для работы с БД с целью инвентаризации и систематизации всех коллекций Гельминтологического музея, облегчения поиска сведений о всех таксонах и составление отчета разработана ИПС Helminthsys. Разработанное программное обеспечение состоит из взаимосвязанных подсистем: ввода и редактирования, организации регулярных и свободных запросов и генерации отчетов, которые выполняются с помощью главного меню системы, включающего следующие разделы: Файл, Правка, Запись, Вид, Формат, Сервис, Окно, Справка. Меню программы имеет нисходящую иерархическую структуру. Верхняя часть этой структуры – главное меню системы. Опции главного меню отражают основные функции программы. Многие опции главного меню содержат свои собственные меню (подменю). Спускаясь по уровням меню системы, можно выбрать необходимую функцию. Для возврата из подменю в главное меню нужно нажать ESC многократно в зависимости от текущей опции. Меню любого уровня всегда появляется в верхней части экрана, отражая те возможности, которые доступны в данный момент. Главное меню выводится на экран при загрузке системы из операционных систем Windows 2000/XP /2003/2008 /Vista/7/8.

В среде ИПС Helminthsys была создана новая БД коллекции гельминтов, которая представляет собой сводный электронный каталог. Эта система позволяет в ходе одного “электронного визита” получить обширную информацию о депозитарии музея, сделать анализ информации о паразитических червях – в том числе по морфологии и систематике, их хозяевах, локализации в органах и тканях, выявить регионы распространения и т.д. В настоящее время база данных содержит наиболее ценные единицы хранения, относящиеся к коллекции типов гельминтов животных (17428) и растений (1272). Типовые образцы гельминтов животных представлены 5 классами: Trematoda, Nematoda, Cestoda, Acantocephala, Monogenea (69 отрядов, 252 семейств, 812 родов), а гельминты растений – 1 классом, Nematoda (16 отрядов, 51 семейств, 83 родов). БД Гельминтологического музея Российской академии наук в среде локальной информационно-поисковой системы Helminthsys была зарегистрирована в Роспатенте (Свидетельство №2015620702 от 29 апреля 2015 г.). Разработана новая версия информационной системы Helminthsys, предназначенная для анализа фонда гельминтологических коллекций (зарегистрирована в Роспатенте, свидетельство №2016610125 от 11 января 2016 г.).

В основу БД положена интегрированная информационная система, работающая в сети Интернет на основе клиент-серверных технологий, с использованием INTERBASE SQL-сервер. Основным принцип, использованный в системе, состоял в создании удобных www-интерфейсов для работы различных специалистов по созданию и актуализации БД. В настоящее время

информационный портал Гельминтологического музея (в том числе с публикациями по материалам Гельминтологического музея, о мировых коллекциях паразитических червей, полезных интернет-ресурсах о мировых коллекциях червей) и БД расположены на информационных серверах ИПЭЭ РАН и доступны по адресу www.sevin.ru/Helminths.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 15-29-02528.

Список литературы

Зиновьева С.В., Буторина Н.Н., Удалова Ж.В., Хасанова О.С., Филимонова Л.В., Петросян В.Г., Пельгунов А.Н. Мировые коллекции паразитических червей // Изв. РАН. Сер. Биол. – 2015. – № 6. – С. 627–633.

Guide to Parasite Collections of the World / J.R. Lichtenfels, M.H. Pritchard (eds.). – Lawrence, KS., 1982. – 79 p.

APPLICATION INFORMATION TECHNOLOGIES IN THE SOLUTION OF FUNDAMENTAL AND APPLIED PROBLEMS OF HELMINTOLOGY

S.V. Zinovieva, N.N. Butorina, Zh.V. Udalova, O.S. Chasanova, V.G. Petrosyan

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, Moscow, Russia, zinovievas@mail.ru

A general concept of software to represent a collection of parasitic worms Helminthological Museum RAS in the global Internet. An unified database (DB) collection of parasitic worms in the local information search system Helminthsys, including materials on the helminths of animals and plants. The logical and physical DB model designed for storage, processing and presentation of the samples, including the attributes, reflecting the complete characterization of the museum of preparation. DB was updated collection of types of worms of animals (17428) and plants (1272). Animal helminths represented 5 classes: Nematoda, Trematoda, Cestoda, Acantocephala, Monogenea (69 orders, 252 families, 812 genera), and plant helminths – 1 class – Nematoda (16 orders, 51 families, 83 genera). DB in the local information system – Helminthsys was registered in Russian Patent (Certificate №2015620702 of 29 April 2015). The developed software (Helminths) consists of interconnected subsystems: input and editing, organizing regular and free query and reporting, which are carried out with the help of the main menu system. A new version of the information system Helminths, designed for the analysis of the fund helminthological collections (the Federal Service for Intellectual Property, Patents and Trademarks category of computer program, Certificate №2015620702 of 11 January 2016). Software tools for the first version of WEB-sites and information portal for the helminth collection. The technology and tools for adding, editing and presentation of new data in all sections of the portal. The basis of the DB put an integrated information system that works on the Internet, based on the client - server technology using the SQL-server INTERBASE. The basic principle used in the system was to create user-friendly WWW interface for various professionals to create and update the DB. Information portal and database are located on the information servers IPEE RAS and is available at URL-address www.sevin.ru/Helminths.

ОКОНЧАТЕЛЬНЫЕ ХОЗЯЕВА ПОЛИГОСТАЛЬНЫХ ГЕЛЬМИНТОВ: КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ КРИТЕРИИ ЗНАЧИМОСТИ

Ю.М. Корнийчук

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; miju2811@mail.ru

Паразитарные системы (ПС) часто имеют весьма сложную структуру, поскольку гемипопуляции каждой из паразитирующих фаз могут поддерживаться хозяевами нескольких видов, играющими функционально сходную роль, – параксенными (Добровольский, Евланов, Шульман, 1994). Очевидно, что разные параксенные хозяева в неодинаковой мере важны для поддержания ПС; задача сравнительной оценки их значимости усложняется, если паразит отличается крайне широкой гостальной специфичностью. К числу таковых относится, например, трематода *Helicometra fasciata* (Rud., 1819) (Trematoda: Opencolidae), марины которой известны от 133 видов рыб разного систематического положения (Blend, Dronen, 2014), а в регионе наших исследований, Чёрном море, – от 32 видов рыб из 18 родов 15 семейств (Гаевская, Корнийчук, 2003). Мы попытались количественно оценить значимость разных параксенных окончательных хозяев для поддержания ПС этой трематоды в биоценозах зостеры на шельфе Крыма.

В качестве критерия значимости параксенных окончательных хозяев часто используют индекс обилия, что позволяет приблизительно оценить численность соответствующих парагемипопуляций паразита. Тем не менее, для ее корректной оценки необходимы также данные о численности популяций хозяев (Контримавичус, Атрашкевич, 1982; Галактионов, Атрашкевич, 2015). Функциональная неравноценность параксенных окончательных хозяев определяется, однако, не различиями в численности поддерживаемых каждым из них парагемипопуляций гельминта, но величиной потока инвазионного начала во внешнюю среду, который обеспечивает популяция каждого параксенного хозяина. Предложение учитывать долю зрелых червей в разных парагемипопуляциях (Контримавичус, Атрашкевич, 1982) позволяет решить эту проблему лишь частично, поскольку остаются без внимания гостальные различия в плодовитости зрелых гельминтов.

Суть предлагаемого подхода – ранжировать параксенных окончательных хозяев соответственно их вкладу в формирование гемипопуляции яиц гельминта, поскольку именно этой величиной определяется, в конечном итоге, значимость каждого окончательного хозяина для поддержания ПС. Для расчета долей общего потока инвазии, регулируемых хозяевами разных видов, используется модифицированная формула Холмса – Контримавичуса – Атрашкевича:

$$D_{\text{вых.г}} = \text{ИО}_{\text{зрел.}} \times N_{\text{отн.}} \times F_{\text{отн.}}$$

где $\text{ИО}_{\text{зрел.}}$ – индекс обилия зрелых червей в популяции параксенного окончательного хозяина, $N_{\text{отн.}}$ – относительная численность популяции хозяев данного вида, $F_{\text{отн.}}$ – средний индекс зрелости гельминтов (отношение количества яиц в матке к длине тела червя).

Предлагаемый подход апробирован на ПС *Helicometra fasciata*. Марины хеликометры обнаружены при неполных гельминтологических вскрытиях рыб 21 вида – обитателей биоценозов зостеры юго-западного шельфа Крыма (Черное море); рассчитаны индекс обилия (ИО), экстенсивность (ЭИ) и средняя интенсивность (СИ) инвазии. Сравнительная численность рыб-хозяев в обследованных биоценозах в теплый сезон года оценена на основании данных А.Д. Гординой (1976), за единицу принята численность рулены *Symphodus tinca* (L.). Показатели асимметричности желточных полей марины *H. fasciata* рассчитаны по В.М. Захарову (1982).

В естественных условиях марины *H. fasciata* достигают половой зрелости в организме всех черноморских рыб, где они были нами обнаружены, за исключением морских собачек

Parablennius sanguinolentus, которые на этом основании отнесены к категории abortивных окончательных хозяев и исключены из дальнейшего анализа.

Наивысшие (49,3 экз./ос.) значения ИО мариит *H. fasciata* зарегистрированы в летний период года в популяциях зеленушек-рулен *Symphodus tinca*; группу интенсивно заражаемых (ИО 12,8 ÷ 28,3) окончательных хозяев составляют бычок-змея *Gobius cobitis* Pallas, бычок-травяник *G. ophiocephalus* (Pallas) и морской налим *Gaidropsarus mediterraneus* (L.); к умеренно зараженным могут быть отнесены темный горбыль *Sciaena umbra* L., морской ерш *Scorpaena porcus* L. и собачка-павлин *Lipophrys pavo* (Risso) (ИО 4,0 ÷ 5,6). Прочих окончательных хозяев *H. fasciata* заражает в естественных условиях спорадически (ИО менее 1,0).

Тем не менее, было бы неверным оценивать значимость окончательных хозяев *H. fasciata*, ориентируясь только на показатель ИО: так, исключительно низкое его значение у собачек-сфинкс *Aidablennius sphyinx* (ИО=0,5) сочетается с очень высоким показателем ЭИ (64%), отражая устойчивость пищевой связи этих мелких рыб со вторыми промежуточными хозяевами трематоды, каменными креветками *Palaemon elegans*. В экспериментальных условиях заражается 100% этих собачек, при ИИ двукратно выше наблюдаемой в природе, что отражает высокую физиологическую восприимчивость сфинксов к *H. fasciata*.

Кроме того, распределение гемипопуляции мариит *H. fasciata* в популяциях разных параксенных хозяев обусловило значительные гостальные различия уровня стабильности развития, степени развития генеративных структур червей (Корнийчук, Гаевская, 1999) и соответственно плодовитости гельминтов, во многом определяемые плотность-зависимой регуляцией этого показателя. Так, характеризующие стабильность развития показатели дисперсии асимметрии δ^2_d и доли асимметричных особей оказались наивысшими именно в парагемипопуляции мариит *H. fasciata* из наиболее интенсивно заражаемой рулены, а наименьшими – у мариит из бычка-змеи *G. cobitis* – хозяина, по показателю ИО относимому к группе интенсивно заражаемых, и у червей из умеренного зараженного морского ерша.

Основная часть (81,7%) инвазионных метацеркарий хеликометры попадает в популяции рулены и морского ерша; эти же хозяева обеспечивают и формирование основной части ГП яиц *H. fasciata* (80,8%). В популяции морского налима, темного горбыля и собачки-павлина направляется в совокупности 15% метацеркарий; во внешнюю среду перечисленные хозяева выделяют 17,6% яиц, что позволяет считать их второстепенными облигатными. 8 видов черноморских рыб, каждый из которых обеспечивает формирование не более 1% инвазионного начала, могут быть отнесены к категории случайных хозяев, в совокупности они регулируют менее 2% потока инвазии.

Добавить ясности в вопрос об относительной значимости двух наиболее важных окончательных хозяев позволил бы учет сведений об относительной численности зрелых мариит в парагемипопуляциях: в таком случае единственным основным дефинитивным хозяином этой трематоды следовало бы считать зеленушку-рулену (ИО_{зрел.} = 30,5 экз./ос.), поскольку поток яиц хеликометры от популяции этого хозяина составил бы 46% общей величины. Тем не менее, учет гостальных различий в плодовитости мариит *H. fasciata* изменяет картину: рулена смещается с позиций единственного основного хозяина, поскольку повышенная численность яиц в матке мариит хеликометры из морского ерша компенсирует его весьма умеренную (ИО_{зрел.} = 4,9 экз./ос.) зараженность зрелыми мариитами *H. fasciata*; равным образом важна и высокая численность популяции этого хозяина.

В целом, морской ерш и рулена регулируют более 80% потока метацеркарий; популяции двух этих рыб-хозяев обеспечивают формирование соответственно 41,5 и 39,3% гемипопуляции яиц *H. fasciata* в биоценозах зостеры на юго-западном шельфе Крыма.

Итак, только использование предлагаемого подхода позволяет однозначно оценить роль в поддержании ПС *H. fasciata* ряда таких окончательных хозяев, ЭИ которых этой трематодой высока, как и индекс зрелости развивающихся в них мариит хеликометры, а показатели интенсивности заражения – напротив, крайне низки.

Таким образом, неперемнным условием корректной количественной оценки значимости популяции каждого из параксенных окончательных хозяев для поддержания ПС гельминтов является учет сведений о репродуктивном потенциале парагемипопуляции развивающихся в ней особей паразита, что позволяет рассчитать доленое участие популяции каждого дефинитивного хозяина в формировании пула яиц гельминта.

Список литературы

Галактионов К.В., Атрашкевич Г.И. Специфика циркуляции паразитов морских птиц в высокой Арктике на примере паразитарной системы скребня *Polymorphus phippsi* (Palaeacanthoserphala, Polymorphidae) // Паразитология. – 2015. – Т. 49, вып. 6. – С. 393–411.

Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / под ред В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской ; НАН Украины, Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. – Севастополь, 2003. – С. 425–490.

Гордина А.Д. Распределение и сезонные изменения численности взрослых рыб в зарослевых биоценозах Черного моря // Биология моря. – 1976. – Вып. 39. – С. 78–92.

Добровольский А.А., Евланов И.А., Шульман С.С. Паразитарные системы: анализ структуры и стратегии, определяющих их устойчивость // Экологическая паразитология. – Петрозаводск, 1994. – С. 5–45.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). – Москва : Наука, 1987. – 216 с.

Контримавичус В.Л., Атрашкевич Г.И. Паразитарные системы и их значение в популяционной биологии гельминтов // Паразитология. – 1982. – Т. 16, вып. 3. – С. 117–124.

Корнийчук Ю.М., Гаевская А.В. Репродуктивная стратегия трематоды *Helicometra fasciata* (Trematoda: Opencelidae) как показатель степени благоприятности среды ее обитания // Экология моря. – 1999. – Вып. 48. – С. 43–47.

Blend C.K., Dronen N.O. A review of the genus *Helicometra* Odhner, 1902 (Digenea: Opencelidae: Plagioporinae) with a key to species including *Helicometra overstreeti* n. sp. from the cusk-eel *Luciobrotula corethromycter* Cohen, 1964 (Ophidiiformes: Ophidiidae) from the Gulf of Mexico // Marine Biodiversity. – 2015. – Vol. 45, iss. 2. – P. 183–270.

DEFINITIVE HOSTS OF POLYHOSTAL HELMINTHES: QUANTITATIVE CRITERIA OF THEIR IMPORTANCE

Y.M. Kornychuk

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS;
Sevastopol, Russia; miju2811@mail.ru

New methodical approach is proposed to estimate the degree of obligateness of paraxenous definitive hosts of helminths basing on proportion of parasite eggs provided by different hosts.

УДК 576.895.122:591.4

К ВОПРОСУ О ХВОСТАХ ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД

Д.Ю. Крупенко

Санкт-Петербургский государственный университет,
г. Санкт-Петербург, Россия; midnightcrabb@gmail.com

Трематоды – группа уникальная по своему морфологическому разнообразию среди паразитических плоских червей (Neodermata). Определяющим фактором этого разнообразия является сложный жизненный цикл, включающий две фазы дисперсии. Хотя жизненный цикл

эволюционирует как единая структура, морфофункциональная радиация для каждой фазы своеобразна и соответствует роли данной фазы в жизненном цикле. Я остановлюсь на одной из двух фаз жизненного цикла трематод, обитающих во внешней среде – церкарии. Церкарии, с точки зрения структуры жизненного цикла, выполняют две основных функции: дисперсию и попадание в следующего (второго промежуточного или окончательного) хозяина. Соответственно, провизорные органы церкарии служат в основном для решения этих двух задач. Так для попадания в следующего хозяина непосредственно служит аппарат проникновения, мукоидные железы и т.д., а опосредованно – цистогенные железы. Важнейшее морфологическое образование для реализации дисперсии церкарий – хвост. В отличие от мирацидия (а также от других свободно плавающих личинок неодермат), церкарии лишены ресничного покрова, так что им «пришлось изобрести» альтернативный орган локомоции, каковым является хвост.

Хвост считают негомологичным церкомеру, так что он представляет собой совершенно специфическое для трематод образование. Интересно, что у трематод хвост формируется в ходе эмбриогенеза церкарии не одинаково: существуют три принципиально разных способа закладки хвоста, которые различаются и по процессам, идущим в ходе его развития, и по тому, какой эмбриональный материал идёт на его построение (Cable, 1977). Первый тип (первично фуркоцеркные церкарии) характеризуется образованием хвоста путём преобразования формы тела – *moulding* по Кейблу. У второго типа этот процесс сочетается с активной пролиферацией на конце зачатка хвоста. Третий способ закладки хвоста – путём исключительно пролиферации заднего конца эмбриона – характерен для обширной группы Xiphidiata. Эти три варианта чётко определяются по расположению первичных экскреторных пор и последней первичной группы циртоцитов.

На эти три варианта накладывается значительное морфологическое разнообразие хвостов, обусловленное адаптивной радиацией. Так, ещё в системе Люэ (Luhe, 1909) большинство морфотипов церкарий выделяются на основе морфологии хвоста. При этом если рассмотреть эти морфотипы в контексте современных представлений о филогении трематод, становится очевидным, что многие из них конвергентно формируются в разных далёких таксонах (фуркоцеркные, макроцеркные, цистицеркные и т.д.).

Поскольку локомоция является важнейшей функцией хвоста, мне показалось особенно интересным попытаться охарактеризовать мускулатуру хвостов разнообразных церкарий. С одной стороны, в её строении могут быть обнаружены консервативные признаки, очерчивающие крупные таксоны трематод. С другой стороны, расположение мышечных элементов хвоста должно быть связано с особенностями локомоции.

Исследования строения мышечных элементов в хвостах церкарий сравнительно немного. Ряд интересных сведений можно найти ещё в старых публикациях, где использовалась только световая микроскопия живых церкарий и реконструкции по гистологическим срезам. Методы электронной микроскопии позволили выполнить несколько изумительно подробных реконструкций тонкого строения хвостов (Rees, 1975; Chapman, 1973; Малкова, 1989 и др.). Массовое изучение архитектуры мышечной системы стало возможно с появлением методов конфокальной микроскопии и визуализации актина фаллоидином с флуоресцентной меткой. Несмотря на то, что этот подход не позволяет определить непосредственно границы мышечных клеток, общая реконструкция мускулатуры получается достаточно ясной. Однако в работах с применением этих методов внимание исследователей сконцентрировано, главным образом, на узком круге объектов, в особенности на шистозоматидах (например, Bulantová et al., 2011). В целом, до сих пор не проводилось масштабного исследования мускулатуры хвостов, охватывающего широкий круг разнообразных объектов и описывающего их достаточно подробно.

В моём исследовании использовалось 16 видов трематод. Среди них первично фуркоцеркные: *Paracoenogonimus viviparae* (Linstow, 1877) Sudarikov, 1956 (Cyathocotylidae); *Cotylurus brevis* Dubois & Rausch, 1950 (Strigeidae); *Trichobilharzia ocellata* (La Valette, 1855) (Schistosomatidae); *Sanguinicola* sp. (Sanguinicolidae); *Derogenes varicus* (Müller, 1784) (Derogenidae), *Lechithaster* sp. (Lecithasteridae). Четыре вида из группы Xiphidiata: *Cercaria parvicaudata* Stunkard and Shaw 1931 (Renicolidae); *Plagiorchis* sp. (Plagiorchiidae); *Cercaria edgesii* (Lecithodendriidae); *Maritrema subdolum* Jägerskiöld 1909 (Microphallidae).

Остальные рассмотренные виды характеризуются смешанным способом закладки хвоста: *Fellodistomum fellis* (Olsson 1868) (Fellodistomidae); *Cercaria dichotoma* Pelseneer 1906 (Gymnophallidae); *Diplodiscus subclavatus* (Pallas 1760) (Diplodiscidae); *Paramonostomum anatis* Garkawi, 1965 (Notocotylidae); *Himasthla elongata* (Mehlis 1831) (Echinostomatidae); *Cryptocotyle lingua* (Creplin 1825) (Heterophyidae).

Объекты были зафиксированы 4% раствором параформальдегида в 0,1 М фосфатном буфере. Для визуализации фибриллярного актина использовалась стандартная методика окрашивания фаллоидином с флуоресцентной меткой (TRITC). Препараты были просмотрены на конфокальных лазерных сканирующих микроскопах Leica SP5 или SPE. Для обработки серий оптических срезов использовалась программа ImageJ v. 1.46r.

Почти все рассмотренные объекты (кроме *D. varicus* и *Lecithaster* sp.) имели ряд общих признаков в строении мускулатуры хвоста: (1) наружный слой часто и равномерно расположенных поперечных, кольцевых или полукольцевых мышечных волокон; (2) подлежащая продольная мускулатура, разделённая на несколько групп – небольшие медианные группы из обычных гладких мышечных волокон и крупные латеральные ленты (обычно две пары) из поперечно исчерченных мышечных волокон; (3) в основании хвоста его продольная мускулатура соединялась с плотными короткими пучками в туловище. Помимо этих общих черт, у каждого вида присутствовали те или иные уникальные особенности.

Мои данные по церкариям *C. lingua* и *H. elongata* в основном соответствуют имеющимся в литературе описаниям мускулатуры этих же или близких видов (Rees, 1975; Charman, 1973). Эти виды наиболее точно вписываются в обобщённую схему организации мышечных элементов хвоста. У церкарий *F. fellis* и *C. dichotoma* также присутствовали шесть групп продольных мышечных волокон, однако я не наблюдала поперечную исчерченность в их латеральных мышечных лентах. Набор мышечных элементов у *D. subclavatus* и *P. anatis* был схожий, однако вместо четырёх компактных латеральных продольных лент присутствовали две. Эти ленты были широкие, так что слой продольных волокон оказывался практически непрерывным.

У всех четырёх рассмотренных церкарий из группы Xiphidiata, помимо двух медианных пучков и двух сплошных латеральных поперечно исчерченных лент, присутствовали характерные плотные субмедианные пучки – две пары. При этом все пучки и ленты лежали довольно плотно, так что формировался практически непрерывный слой продольной мускулатуры. Именно поэтому, вероятно, в описании мускулатуры *M. subdolum* и *M. claviformis*, выполненных Малковой (1989), указано, что присутствует непрерывный слой продольных поперечно исчерченных мышечных волокон.

Почти все рассмотренные церкарии из группы первично фуркоцеркных имели интересные особенности в строении мускулатуры хвоста. Так, у *C. brevis* и *P. viviparae* каждая из четырёх латеральных продольных мышечных лент была дифференцирована на три пучка, волокна в составе которых были скошены по-разному. Кроме того, у этих видов наружный мышечный слой состоял из полукольцевых мышечных волокон. Они были изогнуты так, что на дорсальной и вентральной сторонах хвоста образовывалась решётка с ромбовидными ячейками. Судя по тому, что подобную организацию поверхностного слоя наблюдали и ранее у ряда представителей семейств Strigeidae, Diplostomatidae и Cyathocotylidae, она, вероятно, является характерным признаком для всей группы Diplostomoidea.

Организация мускулатуры в хвосте *T. ocellata* не отличалась от описанной для *T. regenti* (Bulantová et al., 2011), и соответствовала обобщённой схеме. Однако у *Sanguinicola* sp. продольная мускулатура хвоста оказалась сильно вторично преобразована: две пары латеральных лент располагались в два слоя, волокна в их составе были скошены в разном направлении.

Церкарии *Derogenes varicus* и *Lecithaster* sp. относятся к морфотипу Cystophora, т.е. их хвост образует очень своеобразную хвостовую камеру, заключающую тело церкарии. Собственно стенки капсулы были лишены мускулатуры, однако внутри неё присутствовало несколько мощных пучков, которые, вероятно отвечают за втягивание туловища церкарии в хвостовую капсулу. У *D. varicus* также был сократимый придаток хвостовой капсулы с фуркой на конце. В нём были хорошо выражены четыре продольные мышечные ленты, а также

многочисленные дорсо-вентральные мышцы, ни у каких других церкарий в хвостах не отмеченные.

Таким образом, предложена обобщённая схема организации мускулатуры в хвостах церкарий. Также обнаружены некоторые особенности расположения мышечных элементов хвоста, характеризующие крупные таксоны трематод.

Список литературы

Малкова И.И. Ультраструктура хвоста у церкарий микрофаллид (Trematoda, Microphallidae) // Паразитология. – 1989. – Т. 23, № 2. – С. 159–165.

Bulantová J, Chanová M, Houžvičková L, Horák P. *Trichobilharzia regenti* (Digenea: Schistosomatidae): Changes of body wall musculature during the development from miracidium to adult worm // Micron. – 2011. – Vol. 42, iss. 1. – P. 47–54.

Cable R.M. An Illustrated Laboratory Manual of Parasitology. – Minneapolis, Minnesota, U.S.A. : Burgess Publ. Comp., 1977. – 275 p.

Chapman H.D. The functional organization and fine structure of the tail musculature of the cercariae of *Cryptocotyle lingua* and *Himasthla secunda* // Parasitology. – 1973. – Vol. 66, iss. 3. – P. 487–497.

Die Süßwasserfauna Deutschland. Eine Exkursionsfauna / Ed. prof. von Brauer. – Jena : Verlag von Gustav Fischer, 1909. – Bd. 17 : Lühe, M. Parasitische Plattwürmer. I: Trematodes. – 230 p.

Rees F.G. The arrangement and the ultrastructure of the musculature, nerves and epidermis in the tail of the cercaria of *Cryptocotyle lingua* (Creplin) from *Littorina littorea* (L.) // Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences. – 1975. – Vol. 190, iss. 1099. – P. 165–186.

ON THE CERCARIAE TAILS

D.Y. Krupenko

Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia; midnightcrabb@gmail.com

Cercaria (the larval stage of hermaphroditic generation in Trematoda) has a unique specialized organ of locomotion – the tail. Its musculature is poorly studied, so I took a wide range of cercariae (16 species) with different tail morphology and type of development to describe and analyze the diversity of its musculature organization.

The general pattern of muscle elements arrangement was proposed. It includes outer layer of circular, transverse or semicircular muscle fibers, and inner layer of longitudinal musculature divided into several groups: dorsomedial and ventromedial minor bands of smooth fibers, and four lateral bands of cross-striated fibers. However there were many specific characters some of which outlined large trematode taxa, like additional ventrolateral and dorsolateral longitudinal bundles – in Xiphidiata.

ВЛИЯНИЕ ЯДА *HABROBRACON HEBETOR* НА КЛЕТОЧНЫЙ ИММУНИТЕТ ПЧЕЛИНОЙ ОГНЕВКИ *GALLERIA MELLONELLA*Н.А. Крюкова¹, Ю.И. Глазычев², И.А. Слепнева², Е.А. Черткова¹, В.В. Глупов¹¹Институт систематики и экологии животных СОРАН, г. Новосибирск, Россия; dragonfly6@yandex.ru²Институт химической кинетики и горения СОРАН, г. Новосибирск, Россия

Habrobracon hebetor (Say, 1836) – идиобионтный эктопаразитоид, поражающий широкий круг хозяев, главным образом – чешуекрылых. Данный вид паразитирует на личинках огнёвок и широко используется в сельском и лесном хозяйстве США и стран Европы для регуляции численности насекомых-вредителей. В лабораторных условиях *H. hebetor* хорошо культивируются на личинках вошинной огнёвки *Galleria mellonella* L., 1758 (Baker, Fabrick, 2000; Johnson et al., 2000). Существует большое количество работ, посвященных биологии и экологии *H. hebetor*, однако исследования иммунных реакций хозяина практически не ведутся. Нами были получены данные свидетельствующие об агрессивном подавлении основных защитных механизмов хозяина данным эктопаразитоидом, в первую очередь, фенолоксидазного каскада (проФО) и клеточного иммунитета. В большинстве случаев иммунные ингибиторы инъецируются самкой паразитоида при откладке яиц. До последнего времени считалось, что яд *H. hebetor* не обладает иммуносупрессивным действием.

В результате проведённой работы было зафиксировано резкое снижение фенолоксидазной активности (ФО) в клетках крови личинок *G. mellonella* до 4,83 % на первые сутки и до 1,98% – на вторые ($p \leq 0,05$). Количество клеток, продуцирующих активированные кислородные метаболиты, регистрировали по восстановлению нитросинего тетразолия до формазана (НСТ-положительные). Количество НСТ-положительных клеток на первые сутки увеличивалось до 11 %. На вторые сутки значения были несколько ниже, но значительно превышали контрольные (6,5 %; $p \leq 0,05$). На фоне снижения активности фенолоксидаз при парализации вошинной огнёвки паразитоидом *H. hebetor* мы можем говорить об уменьшении генерации семихиноновых радикалов. Таким образом, можно предположить, что регистрируемое увеличение количества восстановленного НСТ, обусловлено высокореактивными соединениями нехиноидной природы. Возможно, это связано с повышенной утечкой супероксиданиона из дыхательной цепи, что может быть обусловлено запуском апоптических процессов в клетках, сопровождающихся окислительным стрессом, активированных компонентами яда. Кроме того, показатели активности фенолоксидазного каскада фиксировали в лимфе. У парализованных личинок вошинной моли активность ФО на первые сутки снижается практически в полтора раза. На вторые сутки активность фенолоксидаз в лимфе парализованных личинок была в 5 раз ниже, чем у контрольных. Кроме того, с помощью ЭПР спектроскопии зафиксировано достоверное снижение продукции ДОФА – хинона. Была проведена оценка адгезивной способности клеток лимфы *in vitro* при добавлении яда паразитоида. Способность клеток к адгезии оценивали по распластыванию, прикреплению и способности клеток образовывать псевдоподии на поверхности предметного стекла. Полученные результаты позволяют говорить о снижении адгезивной активности клеток крови уже через час после добавления яда (3мкг/мл). Количество распластных гемоцитов, образующих псевдоподии через час после добавления яда, составляло 33%, по сравнению с 67% у контрольных личинок. Для выяснения возможного влияния паразитоидов на механизм капсулообразования в полость тела личинок *G. mellonella* помещали нейлоновый имплантат. Интенсивность инкапсуляции определяли по степени потемнения нейлонового имплантата. Исследования показали, что интенсивность капсулообразования у парализованных личинок по отношению к контролю достоверно не изменялась. Снижение способности гемоцитов к движению в направлении раздражителя, распластыванию на инородном объекте и образованию капсул и гранул может быть индуцировано компонентами яда паразитоида. Существуют

работы, в которых утверждается способность компонентов яда блокировать рецепторы на поверхности клеток, либо запускать процесс апоптоза. Для последнего характерно нарушение структуры мембраны клетки, патологические изменения цитоскелета, выброс в цитоплазму ионов кальция. В нашем случае, изменения в цитоскелете фиксировали с использованием флуоресцентного маркера на актиновые волокна – фаллоидин меченый ФИТЦ. Волокна цитоскелета либо образуют звездчатые структуры характерные для клеток на ранних стадиях разрушения, либо образует сгустки в центре клетки в том случае, когда актиновые волокна инактивированы токсигенным фактором яда. Был проведен *in vivo* тест с витальным зондом – трипановым синим, который показал снижение жизнеспособности клеток крови уже через час после парализации. Кроме того, физиологическое состояние клеток крови может быть оценено по изменению трансмембранного потенциала, который в основном обусловлен действием АТФ-зависимого К-Na насоса, а также потенциал-зависимых кальциевых насосов, регулирующих концентрацию ионов в клетке и активность внутриклеточных процессов. Для измерения мембранного потенциала использовали флуоресцентный зонд неспецифически прикрепляющийся к мембране гемоцитов и частично – внутрь нее. По количеству прикрепившейся метки судили об изменении заряда мембраны. При парализации личинок вошчинной огневки зафиксировано достоверное снижение значений мембранного потенциала гемоцитов. Кроме того, добавление яда в различных концентрациях в суспензию гемоцитов *in vitro*, уже в первые полчаса приводит к падению трансмембранного потенциала клеток крови. Возможно, подобные изменения в разнице потенциалов клеточной мембраны обусловлены активацией Са-зависимых калиевых каналов, вероятность открывания которых возрастает при увеличении концентрации Са²⁺, либо деполяризацией мембраны при постоянно повышенной концентрации Са²⁺. Нами проведено измерение концентрации цитозольного не связанного кальция в гемоцитах личинок *G. mellonella* на первые и вторые сутки после парализации самкой *H. hebetor*. Измерение концентрации цитозольного кальция проводили с использованием флуоресцентной метки Fura-2АМ. На первые сутки отмечено увеличение концентрации свободного цитозольного кальция почти в три раза. На вторые сутки количество цитозольного кальция, относительно первых суток снижалось, но все еще превышало контрольные значения в 1,5 раза. Одновременно проводили измерение активности фосфолипазы С, которая непосредственно участвует в активации выброса ионов кальция в цитозоль. Было отмечено достоверное увеличение активности фермента на протяжении двух суток после парализации.

Обобщая вышесказанное, можно говорить об активном действии компонентов яда эктопаразитоида на клетки лимфы личинок большой вошчинной огневки. Регистрируемое нами увеличение концентрации цитозольного кальция в клетках лимфы *G. mellonella* под воздействием яда эктопаразитоида *H. hebetor* позволяет предположить наличие иммуносупрессивных компонентов в последнем. Возможно, некие составляющие яда эктопаразитоида активируют апоптотические процессы в гемоцитах хозяина, исключая, таким образом, их из иммунного ответа. Подобного рода воздействие на организм хозяина выгодно паразитоиду, поскольку гемоциты участвуют в таких реакциях, как коагуляция лимфы и клампообразование, т.е. механизмы, приводящие к закупорке раны, и соответственно, к затруднению питания паразитов (Kryukova et al., 2011; 2015).

Список литературы

- Baker J.E., Fabrick J.A. Host hemolymph proteins and protein digestion in larval *Habrobracon hebetor* (Hymenoptera: Braconidae) // *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. – 2000. – Vol. 30, iss. 10. – P. 937–946.
- Johansson M.W., Soderhall K. The prophenoloxidase activating system and associated proteins in invertebrates // *Invertebrate Immunology* / Rinkevich B., Muller W.E.G. (Eds.). – Berlin : Springer Verlag, 1995. – P. 46–66.
- Kryukova N.A., Dubovskiy I.M., Chertkova E.A., Vorontsova Ya. L., Slepneva I.A., Glupov V.V. The effect of *Habrobracon hebetor* venom on the activity of the prophenoloxidase system, the

generation of reactive oxygen species and encapsulation in the haemolymph of *Galleria mellonella* larvae // Journal of Insect Physiology. – 2011. – Vol. 57, iss. 6. – P. 796–800.

Kryukova N.A., Chertkova E.A., Semenova A.D., Glazachev Y.I., Slepneva I.A., Glupov V.V. Venom from the ectoparasitic wasp *Habrobracon hebetor* activates the calcium-dependent degradation of the haemocytes in *Galleria mellonella* larvae haemolymph // Archives of Insect Biochemistry and Physiology. – 2015. – Vol. 90, iss. 3. – P. 117–130.

THE INFLUENCE ON THE CELL IMMUNITY OF THE GREAT WAX MOTH *GALLERIA MELLONELLA* BY THE *HABROBRACON HEBETOR* VENOM

N. A. Kryukova¹, Y. I. Glazachev², I. A. Slepneva², E. A. Chertkova¹, V.V. Glupov¹

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals,
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia, dragonfly6@yandex.ru

² Institute of Chemical Kinetics and Combustion,
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Ectoparasitoids inject venom into hemolymph during oviposition. We determined the influence of envenomation by the parasitoid, *Habrobracon hebetor*, on the hemocytes of its larval host, *Galleria mellonella*. It was detected that the parasitoids actively suppress prophenoloxidase complex in haemocytes. At the same time the quantity of the haemocytes generating free radical oxygen species was increased. The encapsulation rate of infected larvae during parasitoid development was the same as the control. An increase in both intracellular Ca²⁺ content and phospholipase C activity of the host hemocytes was recorded during 2 days following envenomation by the parasitoid. The decreased hemocyte viability was detected 1, 2, and 24 h after the envenomation. Injecting of the crude venom (final protein concentration 3 µg/ml) into the *G. mellonella* larvae led to the reduced hemocyte adhesion. The larval envenomation caused a decrease in transmembrane potential of the hemocytes. These findings document the suppression of hemocytic immune effectors in the parasitized host larvae.

УДК 576.895.121:[575+57.06]

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ И ПРОБЛЕМЫ ТАКСОНОМИИ ГИМЕНОЛЕПИДИДНЫХ ЦЕСТОД «*RODENTOLEPIS* - КЛАДЫ»

А.А. Макариков

Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия;
makarikov@mail.ru

Систематика гименолепидид до настоящего времени остается слабо разработанной. Последнее наиболее крупное таксономическое преобразование гименолепидид млекопитающих проведено А.А. Спасским в 1954 г. В целом его система считается общепризнанной и широко применяется в классификации гименолепидид. При этом автор рассматривал гостальную специализацию цестод на определенной группе позвоночных животных в качестве важного критерия для выделения таксонов надвидового уровня. Так, например, по представлениям А.А. Спасского (1954; 1992) гименолепидиды с вооруженным сколексом от грызунов насекомоядных и рукокрылых образуют 3 независимые филогенетические линии внутри семейства, каждая из которых возникла в определенной

группе млекопитающих и эволюционировала параллельно с ней. В связи с этим цестоды с вооруженным сколексом от грызунов были выделены в род *Rodentolepis*, от рукокрылых – в *Vampirolepis*, а от землеройкообразных – в *Staphylocystis*.

Однако недавние филогенетические исследования данной группы цестод установили, что все три рода являются сборными, немонофилетическими таксонами. Кроме того, было показано, что многие виды, относимые к *Rodentolepis*, *Vampirolepis* и *Staphylocystis*, очень близки между собой и образуют общую, так называемую «*Rodentolepis* – кладу». В то же время два вида, традиционно относимые к *Rodentolepis*; *R. asymmetrica* (Janicki, 1904) и *R. evaginata* (Barker et Andrews, 1915), оказались не только филогенетически несвязанными с типовым видом рода *R. straminea* (Goeze, 1782), но даже не вошли в состав «*Rodentolepis* – клады». Тем не менее, до настоящего времени таксономическое положение большинства видов этих цестод, остается нерешенным. В зависимости от ситуации, их необходимо перевести в существующие роды или поместить в новые роды (Haukisalmi et al., 2010; Greiman, Tkach, 2012). В то же время отсутствие молекулярных данных по многим видам «*Rodentolepis* – клады» затрудняет установление филогенетических взаимоотношений между этими гименолепидидами и проведение ревизии данного комплекса. Кроме того, большой проблемой для построения естественной системы этой группы цестод является недостаток четких морфологических признаков типовых видов и неполные видовые и родовые диагнозы *Rodentolepis*, *Vampirolepis* и *Staphylocystis*.

С целью проведения таксономической ревизии цестод «*Rodentolepis* – клады» мы разработали комплекс морфологических признаков для межродовой дифференцировки этих гименолепидид. Из них наибольшее значение имеют тип хоботковых крючьев, симметрия стробилы (лево/правосторонняя), расположение семенников, строение копулятивного аппарата, форма яичника, форма матки и ее положение относительно экскреторных сосудов, наличие или отсутствие полярных филаментов на эмбриофоре яиц (Макариков и Гуляев, 2009; Макариков и др., 2010; Makarikova, Makarikov, 2013). Используя данные критерии, мы перевели несколько видов от грызунов, ранее относимых к *Rodentolepis* (s. l.), во вновь созданные роды *Pararodentolepis* и *Nomadolepis*. Позднее на основе морфологических особенностей и молекулярных данных мы перевели еще один вид от землероек в *Pararodentolepis* (Tkach et al., 2013). Таким образом, наличие общего рода цестод у грызунов и насекомоядных ставит под сомнение универсальность критерия гостальной специфичности в надвидовой таксономии этих гименолепидид.

Мы также изучили филогенетические связи цестод «*Rodentolepis* – клады», используя анализ последовательностей ядерного рибосомального гена 28S rRNA (1271 пар оснований) по алгоритму Байеса. Филогенетическое древо «*Rodentolepis* – клады» включает два кластера; первый кластер образован монофилетичными линиями *Pararodentolepis* и *Nomadolepis* с высокой поддержкой (94 и 100% соответственно). Эти два рода оказались довольно близки друг к другу, что коррелирует с некоторыми особенностями их морфологии; так, например, представители обоих родов имеют типичные фратерноидные крючья. Второй большой кластер объединяет гименолепидид грызунов, насекомоядных и рукокрылых и включает минимум 6 линий, также с хорошей поддержкой (99 и 100%), которые соответствуют родам. В эту группу входят цестоды с разной формой крючьев (фратерноидной и крицетоидной), тем не менее, по всей видимости, этот признак является родоспецифичным.

Таким образом, результаты морфологического и филогенетического анализов согласуются. Подтвержден независимый статус *Pararodentolepis* и *Nomadolepis*. Для установления таксономического положения большинства других видов «*Rodentolepis* – клады» требуются дополнительные исследования. По всей вероятности, в данной группе цестод необходимо выделение минимум 3-х новых родов. Кроме того, нужно создать новые роды для видов, не вошедших в «*Rodentolepis* – кладу», т.е. *R. asymmetrica* и *R. evaginata*.

Очевидно, что цестоды грызунов, насекомоядных и рукокрылых «*Rodentolepis* – клады» принадлежат к одной филогенетической ветви гименолепидид. На это указывают как молекулярные данные, так и морфологическое сходство этих цестод (Макариков, Гуляев, 2009; Haukisalmi et al., 2010; Greiman, Tkach, 2012; Makarikov et al., 2015). Вероятно сходство экологических особенностей грызунов, насекомоядных и рукокрылых предопределило возникновение гостальной радиации гименолепидид «*Rodentolepis* – клады» среди

филогенетически несвязанных групп млекопитающих. Парафилетичность рода *Rodentolepis* (s. l.) и клады ряда других таксонов свидетельствует о неоднократных обменах этими гименолепидидами между разными группами мелких млекопитающих. В свою очередь, освоение и специализация к новым хозяевам, по-видимому, провоцировало интенсивное видо- и родообразование в данной группе цестод. Также стоит отметить, что возможно, рукокрылые имели большое значение в географическом распространении, и в произошедшей колонизации различных групп млекопитающих этими гименолепидидами.

Учитывая вышесказанное, можно подытожить, что гостальную специализацию цестод данной группы не следует применять в качестве ведущего критерия при разделении таксонов надвидового уровня. Для проведения таксономической ревизии «*Rodentolepis* – клады» необходимо привлечение в филогенетические исследования большего числа видов от разных хозяев, а также комплексное применение морфологических и молекулярных методов.

Финансовая поддержка частично была обеспечена грантами РФФИ (№14-04-00871-а).

Список литературы

Спаский А.А. Классификация гименолепидид млекопитающих // Труды ГЕЛАН СССР. – Москва, 1954. – Т. 7. – С. 120–167.

Спаский А.А. О филогении и систематике гименолепидоидных цепней (Cestoda: Cyclophyllidea) // Изв. АН Респ. Молдова. Биол. и хим. науки. – 1992. – № 6. – С. 41–47.

Greiman S.E., Tkach V.V. Description and phylogenetic relationships of *Rodentolepis gnoskei* n. sp. (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) from a shrew *Suncus varilla minor* in Malawi // Parasitology International. – 2012. – Vol. 61, iss. 2. – P. 343–350.

Haukisalmi V., Hardman, M.L., Foronda P., Feliu C., Laakkonen J., Niemimaa J., Lentonen J.T., Henttonen H. Systematic relationships of hymenolepidid cestodes of rodents and shrews inferred from sequences of 28S ribosomal RNA // Zoologica Scripta. – 2010. – Vol. 39, iss. 6. – P. 631–661.

Makarikova T.A., Makarikov A.A. *Sawadalepis prima* n.g., n.sp. (Cestoda: Cyclophyllidea) from the Schreiber's bent-winged bat *Miniopterus schreibersii* Kuhl (Chiroptera: Vespertilionidae) from China // Systematic Parasitology. – 2013. – Vol. 86, iss. 1. – P. 59–68.

Tkach V.V., Makarikov A.A., Kinsella J.M. Morphological and molecular differentiation of *Staphylocystis clydesengeri* n. sp. (Cestoda, Hymenolepididae) from the vagrant shrew, *Sorex vagrans* (Soricimorpha, Soricidae), in North America // Zootaxa. – 2013. – 3691, no. 3. – P. 389–400.

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS AND PROBLEMS OF TAXONOMY OF HYMENOLEPIDID CESTODES IN THE “*RODENTOLEPIS* – CLADE”

A.A. Makarikov

¹ Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Frunze, Novosibirsk, Russian Federation; makarikov@mail.ru

Problems of systematic and taxonomy of the cestodes belonging to the “*Rodentolepis* - clade” were discussed. Preliminary results of the analysis of phylogenetic relationships of hymenolepidids having an armed scolex from rodents, insectivores, and bats were presented. Morphological and molecular approaches to the taxonomic revision of hymenolepidids from the “*Rodentolepis* – clade” were suggested.

ГЕНОМ *INTOSHIA LINEI* ПОДТВЕРЖДАЕТ ВЗГЛЯД НА ОРТОНЕКТИД КАК СИЛЬНО УПРОЩЕННЫХ SPIRALIA

К.В. Михайлов^{1,2}, Г.С. Слюсарев³, М.А. Никитин¹, М.Д. Логачева^{1,2}, А.А. Пенин^{1,2},
В.В. Алёшин^{1,2}, Ю.В. Панчин^{1,2}

¹НИИ физико-химической биологии имени А.Н. Белозерского МГУ,
г. Москва, Aleshin@genebee.msu.su

²Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, г. Москва

³Биологический факультет Санкт-Петербургского государственного университета,
г. Санкт-Петербург

Ортонектиды – малочисленная (около 20 описанных видов) группа редких паразитов морских беспозвоночных (иглокожих, полихет, немертин, турбеллярий, моллюсков). В XIX веке их рассматривали вместе с дициемидами в качестве класса в составе типа Mesozoa Van-Beneden, 1882, – переходного звена между одноклеточными и многоклеточными (Малахов, 1990). Сейчас тип Mesozoa признают искусственным, но вопрос о происхождении и родственных связях представителей типа остается открытым. Данные по генам 18S рРНК указывают на принадлежность ортонектид к Bilateria, но из-за сильно дивергентных последовательностей не позволяют отнести их к какой-либо группе внутри Bilateria (Pawlowski et al, 1996; Hanelt et al, 1996).

Наиболее продолжительная часть жизненного цикла ортонектид представлена многоядерным плазмодием, прорастающим ткани хозяина и генерирующим короткоживущие половозрелые свободноживущие ресничные стадии (самцов и самок), которые выходят из хозяина для копуляции. Ультраструктура плазмодия и свободноживущих стадий детально изучена (Слюсарев, 2008). Самцы и самки состоят всего из нескольких сотен соматических клеток, лишены пищеварительной и выделительной систем, а их гаметы располагаются прямо под покровами и не окружены стенкой гонады. Гистохимическими методами (окраской фаллоидином, антителами к серотонину) доказано наличие у свободноживущих стадий мышечной и просто устроенной нервной систем (Slyusarev, Starunov 2016).

Нами выполнено секвенирование и черновая сборка ядерного генома одного из представителей ортонектид, *Intoshia linei* (Giard, 1877), паразита немертин *Lineus ruber* (Muller, 1774), собранных в Дальних Зеленцах на литорали Баренцева моря. Общий размер сборки составил около 44 миллионов пар оснований, что близко к минимальным значениям размера генома для многоклеточных животных (Mikhailov et al, 2016). С использованием *ab initio* методов, а также данных из библиотек РНК, в геноме предсказано около 9,000 белоккодирующих генов, что является низким показателем даже среди паразитических представителей животных. Филогенетический анализ с мультигенным набором данных указывает на принадлежность ортонектид к обширной группе беспозвоночных животных Spiralia, включающей кольчатых и плоских червей, моллюсков, коловраток, мшанок и ряд близкородственных групп этих организмов.

Анализ генома *I. linei* выявил сокращенный набор Нох генов, выполняющих ключевую роль в разметке тела вдоль переднезадней оси у Bilateria. Геном *I. linei* потерял основные компоненты важных регуляторных путей NF-κB, STAT и Hedgehog, сильно сокращено число генов рецепторов, сопряженных с G-белками, ДНК-связывающих белков, белков с доменами цинковых пальцев. С другой стороны, найдены генетические инструменты, необходимые для построения функциональной нервной системы: многочисленные гены белков ионных каналов, в том числе по одному для потенциал-зависимого натриевого и кальциевого канала и шести калиевых каналов, среди которых имеются типы, специфические для животных, набор генов для ионотропных и метаболотропных рецепторов, одиннадцати белков с паннексиновыми/иннексинными доменами, связанных с формированием электрических синапсов. Судя по геномным предсказаниям, у *I. linei* есть ацетилхолиновые и глициновые

ионотропные рецепторы, но полностью отсутствуют глутаматные ионотропные рецепторы, то есть наблюдается ситуация, обратная таковой в нервной системе гребневиков (*Stenophora*). В геноме *I. linei* кодируется ограниченный набор генов, необходимых для развития нервной системы, включающий гены нетрина – белка, участвующего в направленном росте аксонов, эфринов и их рецепторов, IgSF-CAM, но гены семафоринов и их рецепторов, – других белков, участвующих в сигнальных процессах роста аксонов, отсутствуют. Трудно указать гены, специфические для мышечной системы, поскольку в мышечном сокращении участвуют белки, вовлеченные также в движение цитоплазмы и другие функции не только мышечных клеток. Но в геноме *I. linei* имеется специфический гомолог гена миогенного регуляторного фактора, управляющего развитием мышечной системы других животных, что согласуется с наличием у нее настоящих мышечных волокон.

Список литературы

- Малахов В.В. Загадочные группы морских беспозвоночных. Трихоплакс, ортонектиды, дициемиды, губки. – Москва : Изд-во МГУ, 1990. – 144 с.
- Слюсарев Г.С. Тип ортонектида (*Orthonectida*): строение, биология, положение в системе многоклеточных животных // Журнал общей биологии. – 2008. – Т. 69, № 6. – С. 403–427.
- Mikhailov K.V., Slyusarev G.S., Nikitin M.A., Logacheva M.D., Penin A.A., Aleoshin V.V., Panchin Y.V. The genome of *Intoshia linei* affirms orthonectids as highly simplified spiralian // *Current Biology*. – 2016. – Vol. 26, iss. 13. – P. 1768–1774.
- Hanelt B., Van Schyndel D., Adema C.M., Lewis L.A., Loker E.S. The phylogenetic position of *Rhopalura ophiocoma* (*Orthonectida*) based on 18S ribosomal DNA sequence analysis // *Molecular Biology and Evolution*. – 1996. – Vol. 13, iss. 9. – P. 1187–1191.
- Pawlowski J., Montoya-Burgos J.I., Fahrni J.F., Wuest J., Zaninetti L. Origin of the Mesozoa inferred from 18S rRNA gene sequences // *Molecular Biology and Evolution*. – 1996. – Vol. 13, iss. 8. – P. 1128–1132.

THE GENOME OF *INTOSHIA LINEI* AFFIRMS ORTHONECTIDS AS HIGHLY SIMPLIFIED SPIRALIANS

K.V. Mikhailov^{1,2}, G.S. Slyusarev³, M.A. Nikitin¹, M.D. Logacheva^{1,2}, A.A. Penin^{1,2},
V.V. Aleoshin^{1,2}, Y.V. Panchin^{1,2}

¹Belozersky Institute for Physico-Chemical Biology, Lomonosov Moscow State University, Moscow
²Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Russian Academy of Sciences, Moscow
³Saint Petersburg State University, St. Petersburg

Here we report the genomic sequence of *Intoshia linei*, one of about twenty known species of orthonectids. The genomic data confirms recent morphological analysis asserting that orthonectids are members of Spiralia and possess muscular and nervous systems. The 43 Mbp genome of *I. linei* encodes about 9,000 genes and retains those essential for the development and activity of muscular and nervous systems. The simplification of orthonectid body plan is associated with considerable reduction of metazoan developmental genes, leaving what might be viewed as the minimal gene set necessary to retain critical bilaterian features.

СТРАТЕГИЯ СИМБИОТИЧЕСКИХ ОТНОШЕНИЙ И ЗАРАЖЕННОСТЬ РЫБ-КОРАЛЛОБИОНТОВ ПАРАЗИТАМИ

В.Н. Михеев¹, А.Е. Жохов²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва; vicnikmik@gmail.com

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок Ярославской обл.; aezhokhov@yandex.ru

Инфрасообщества паразитов рыб формируются под влиянием как хозяина, так и окружающей его среды. Для ряда рыб-кораллобионтов средой служат симбиотические ассоциации, в которых одни виды проводят почти всю жизнь (инбионты), а другие (парабионты) использует коралл как убежище ночью или при испуге до достижения половозрелости. Коралл-хозяин с комплексом симбионтов, включая паразитов, служит инбионтам основным источником пищи и постоянным домом. Связь парабионтов с симбиотической ассоциацией гораздо менее тесная, а питаются они, в основном, зоопланктоном из окружающей воды. Симбиотические группировки инбионтов и парабионтов различаются по численности и возрастному составу. Как столь различные стратегии симбиотических отношений рыб-кораллобионтов отражаются на характеристиках инфрасообществ их макропаразитов? Роль паразитов рыб как регуляторов экологических взаимодействий в экосистеме кораллового рифа привлекает все большее внимание (Forrester, Finley, 2006; Михеев, Зыкова, 2011). На вероятность заразиться теми или иными паразитами могут влиять пищевые связи рыб, численность их группировок, частота контактов с другими организмами. Цель нашей работы – исследовать состав и количественные характеристики инфрасообществ макропаразитов у рыб-симбионтов склерактиниевых кораллов и проанализировать их особенности с учетом различий в стратегии симбиотических отношений. Выборки парабионтов состояли из *Dascyllus reticulatus*, *Chromis atripectoralis*, *C. analis*, *C. viridis*; инбионтов – *Gobiodon unicolor*, *Pseudocheilinus hexataenia*, *Caracanthus maculatus*, *Scorpaenodes* sp.

Материал собирали в апреле – мае 2012 и 2013 гг. в зал. Нячанг (Вьетнам) с помощью легководолазного снаряжения на глубине от 3 до 8 м. Колонии кораллов оборачивали куском планктонного газа (все рыбы-парабионты при этом прятались среди ветвей и попадали в общую пробу вместе с инбионтами). Колонию отделяли от субстрата и помещали в емкость с морской водой. В каждой симбиотической группировке подсчитывали число рыб и измеряли длину каждой рыбы. Вскрытие рыб и полный анализ макропаразитов проводили в течение первых суток. Всего собрано и обработано 13 колоний *Pocillopora* sp. и две колонии *Acropora* sp. Показатели зараженности рассчитывали для каждой особи рыб (инфрасообщество) и для всех паразитов парабионтов и инбионтов (составное сообщество). Достоверность различий экстенсивности инвазии оценивали по критерию хи-квадрат; индекса обилия – по тесту Манна-Уитни; связи – по коэффициенту корреляции Спирмена.

Всего найдено 17 видов/таксонов макропаразитов: у парабионтов – 11 (Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda, Copepoda), у инбионтов – 8 (Cestoda, Trematoda, Nematoda). Эктопаразиты (копеподы сем. Pennellidae на стадии халимус и моногенеи рода *Haliotrema*) преобладали у парабионтов, но отсутствовали у инбионтов. Общая экстенсивность инвазии парабионтов была выше, чем инбионтов (70,1 и 36%) ($P < 0,01$); индекс обилия у парабионтов также был больше, чем у инбионтов (10,6 и 0,88) ($P = 0,0001$) (Табл. 1). У парабионтов 29% рыб не имели паразитов, среди инбионтов незараженных рыб было в два раза больше – 64%. У всех парабионтов, за исключением шести особей, найдены эктопаразиты. В объединенной выборке парабионтов паразиты распределялись среди хозяев более неравномерно (коэффициент агрегированности 16,1), чем среди инбионтов (4,39). Агрегированность распределения паразитов у парабионтов была обусловлена только эктопаразитами (15,7), но не

эндопаразитами (2,03). Число видов и особей паразитов в инфрасообществе возрастало с увеличением размера рыб только у парабиионтов. Та же самая зависимость наблюдалась в отношении экто- и эндопаразитов (табл. 1). По зараженности экто- и эндопаразитами парабиионты достоверно различались: по экстенсивности инвазии ($P < 0,001$), индексу обилия ($P = 0,0001$).

Таблица 1. Характеристики сообществ макропаразитов рыб-парабиионтов и рыб-инбиионтов

Показатели	Парабиионты	Инбиионты
Число исследованных рыб	224	25
Общая стандартная длина тела \pm SD, см	2,6 \pm 1,3	3,51 \pm 0,79
Общее число паразитов	2311	22
Среднее число видов в инфрасообществе \pm SD	1,58 \pm 1,36	0,48 \pm 0,77
Число видов в инфрасообществе, мин.-макс.	1–4	1–3
Число видов в составном сообществе	11	8
Общая встречаемость, %	70,1	36
Общий индекс обилия \pm SD	10,6 \pm 13,1	0,88 \pm 1,96
Доля рыб без паразитов	0,29	0,64
Доля рыб с 1 видом паразита	0,4	0,24
Корреляция: длина рыб – число видов в инфрасообществе ^a	0,84*	0,23
Корреляция: длина рыб – число особей в инфрасообществе ^a	0,82*	0,27
Корреляция: длина рыб – число особей эктопаразитов в инфрасообществе ^a	0,79*	–
Корреляция: длина рыб – число особей эндопаразитов в инфрасообществе ^a	0,72*	0,27

^a – коэффициент корреляции Спирмена; * – $P \leq 0.01$

У *D. reticulatus* численность эктопаразитических копепод в инфрасообществе возрастала с увеличением группировки рыб ($R_s=0,36$, $p=0,07$); индекс наполнения желудка рыб падал с ростом интенсивности заражения ($R_s= -0,48$, $p=0,03$).

Рыбы-кораллобиионты с разным характером симбиотических отношений с кораллом-хозяином сильно различаются по зараженности паразитами: у парабиионтов выше разнообразие паразитов и интенсивность заражения, доминируют эктопаразиты; у инбиионтов разнообразие и обилие паразитов невелико, эктопаразиты отсутствуют.

Копеподы и моногенеи – обычные и часто доминирующие группы у многих видов коралловых рыб (Lafferty et al., 2008). Все паразитические копеподы имеют планктонную стадию, моногенеи имеют свободноплавающую личинку, в толще воды находятся метацеркарии трематод. Заражение парабиионтов этими паразитами может происходить как днем, когда рыбы держатся над кораллами, так и ночью, когда парабиионты прячутся в коралл. В целом стайный оседлый образ жизни вблизи коралла-убежища и концентрация рыб ночью внутри коралла формируют предпосылки для высокой зараженности парабиионтов эктопаразитами и метацеркариями трематод (Lafferty et al., 2008). Однако у всех рыб, парабиионтов и инбиионтов, зараженность метацеркариями была очень низкой, в то время как рыбы, не имеющие тесных симбиотических отношений с кораллами, как правило, сильно заражены метацеркариями (Vidal-Martínez et al., 2012). Кораллы рода *Pocillopora* при гетеротрофном питании интенсивно потребляют зоопланктон (до 70% потребленной пищи). Возможно, коралл-хозяин играет роль эффективного элиминатора свободноживущих стадий паразитов и защищает рыб-симбионтов от заражения. Инбиионты, в отличие от парабиионтов, постоянно находятся под такой защитой. Низкая зараженность и отсутствие эктопаразитов у инбиионтов может объясняться и другими причинами. Скорпеновые (*Scorpaenodes*) имеют в коже токсичные железы (Munday et al., 2003). Мелкие гобииды живут глубоко среди ветвей кораллов или в норах, образованными роющими креветками, редко покидают коралл-убежище,

живут поодиночке или парами (Munday et al., 2003). Такая стратегия сводит контакты инбионтов со свободноживущими стадиями эктопаразитов к минимуму. Состав пищи парабионтов и инбионтов сильно различается (Зыкова и др., 2011), что отражается на разнообразии и обилии эндогельминтов, передаваемых через пищевую цепь.

Роль паразитов рыб как экологических регуляторов в симбиотических ассоциациях существенно зависит от характера симбиотических отношений с кораллом–хозяином. Груз паразитов у парабионтов возрастает с ростом рыб и численностью группировки, что снижает преимущества симбиоза. При этом ухудшаются показатели питания и условия защиты, что вынуждает самых крупных рыб покидать ассоциацию. У инбионтов, более тесно связанных с хозяином, коэволюция с кораллом сформировала морфологические, физиологические, поведенческие и экологические адаптации, позволяющие минимизировать заражение макропаразитами.

Список литературы

Зыкова А.В., Бритаев Т.А., Иваненко В.Н., Михеев В.Н. Планктонные и симбиотические организмы в питании рыб-кораллобионтов // Вопросы ихтиологии. – 2011. – Т. 51, № 6. – С. 802–808.

Михеев В.Н., Зыкова А.Н. Роль паразитов в симбиотических ассоциациях рыб-кораллобионтов // Доклады Академии наук. – 2011. – Т. 440, № 4. – С. 561–564.

Forrester G.E., Finley R.J. Parasitism and a shortage of refuges jointly mediate the strength of density dependence in a reef fish // Ecology. – 2006. – Vol. 87, iss. 5. – P. 1110-1115.

Lafferty K.D., Allesina S., Arim M. et al. Parasites in food webs: the ultimate missing links // Ecology Letters. – 2008. – Vol. 11, iss. 6. – P. 533–546.

Munday P.L., Schubert M., Baggio J.A., Jones G.P., Caley M.J., Grutter A.S. Skin toxins and external parasitism of coral-dwelling gobies // Journal of Fish Biology. – 2003. – Vol. 62, iss. 4. – P. 976–981.

Vidal-Martínez V. M., Aguirre-Macedo M. L., McLaughlin J. P., Hechinger R. F., Jaramillo A. G., Shaw J. C., James A. K., Kuris A. M., Lafferty K. D. Digenean metacercariae of fishes from the lagoon flats of Palmyra Atoll, Eastern Indo-Pacific // Journal of Helminthology. – 2012. – Vol. 86, iss. 4. – P. 493–509.

STRATEGY OF SYMBIOTIC RELATIONSHIPS AND INFECTION OF CORAL FISH BY MACROPARASITES

V.N. Mikheev¹, A.E. Zhokhov²

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, vicnikmik@gmail.com

²Papanin Institute of Inland Waters Biology, RAS, Borok, aezhokhov@yandex.ru

Infracommunities of macroparasites in reef fishes associated with scleractinian corals were studied in the Bay of Nha Trang (Vietnam). Two groups of symbionts were compared. Fish-parabionts, temporally associated with corals, possessed more diverse and abundant infracommunities of macroparasites than inbionts, permanent inhabitants of coral heads. The role of symbiotic and trophic relations in shaping infracommunities of parasites and impact of parasites on fish ecology are discussed.

НОВЫЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ГРУППЫ АГАМОКОКЦИДИЙ (APICOMPLEXA: AGAMOCOCCIDIORIDA)

Т.С. Панфилкина¹, Г.Г. Паскерова¹, Т.Г. Симдянов², В.В. Алёшин^{2,3}

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия; provorosenok@gmail.com, gitapasker@yahoo.com, g.paskerova@spbu.ru;

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия; tim@soil.msu.ru;

³ НИИ физико-химической биологии им. А.Н. Белозерского, г. Москва, Россия; Aleshin@genebee.msu.su

Летом 2015 г. на Белом море (Кандалакшский залив, губа Чупа, окрестности морской биологической станции СПбГУ) были найдены два новых вида паразитических протистов из полихет *Pectinaria hyperborea* и *Ophelia limacina*. Мелкие и крупные трофозоиты (до 300 мкм) были хорошо заметны с наружной стороны кишки. На гистологических микропрепаратах поперечных срезов кишок полихет видно, что клетки протистов располагаются под базальной пластинкой кишечного эпителия хозяев. Клетки паразитов из *P. hyperborea* имеют уплощенную от круглой до овальной форму, а паразиты из *O. limacina* имеют форму полумесяца и также уплощены. По очевидному присутствию только крупных неподвижных трофозоитов в базальной части эпителия кишки хозяина мы предположили, что имеем дело с представителями семейства Rhytidocystidae из отряда агамококцидий (Agamococcidiorida Levine, 1979).

Группа агамококцидий была выделена Ливайном в 1979 г. В ней он объединил малоизученных кокцидий, в жизненных циклах которых не были идентифицированы стадии мерогонии и гамогонии, но выявлены ооцисты со спороцистами (особенность кокцидий), спорозоиты и трофозоиты. Сейчас группа состоит из двух семейств: Rhytidocystidae Levine, 1979 и Gemmocystidae Upton et Peters, 1986. Ритидоцистиды – паразиты полихет; описано 5 видов из Бискайского залива, атлантического побережья Франции и США, а также с тихоокеанского побережья Канады. Геммоцистиды описаны из гастродермиса кораллов на северной береговой линии Ямайки.

Нами получены нуклеотидные последовательности гена малой субъединицы (SSU) рРНК обоих видов паразитов, сделано выравнивание с последовательностями других споровиков и построено филогенетическое дерево (PhyloBayes, CAT GTR). Оказалось, что обе прочитанные последовательности группируются с имеющимися в базе NCBI последовательностями SSU других видов *Rhytidocystis* sp., следовательно, обнаруженные нами паразиты полихет действительно относятся к роду *Rhytidocystis*. Кроме того, выяснилось, что полученные последовательности образуют короткие ветви, что снизило влияние артефакта притяжения длинных ветвей и повысило разрешение в базальной части дерева. В результате мы выявили родство ритидоцистид с морскими кокцидиями, тогда как ранее авторы работ по молекулярной филогении сближали их с грегаринами (Leander, Ramey, 2006; Rueckert, Leander, 2009; Cavalier-Smith, 2014). Таким образом, наши молекулярные данные согласуются с известными морфологическими данными, свидетельствующими в пользу родства агамококцидий с кокцидиями, а не с грегаринами. Интересно, что в одну кладу с “не имеющими полового размножения и мерогонии” ритидоцистидами попадают кокцидии, в жизненном цикле которых присутствует полный набор возможных для споровиков мультпликаций: мерогония, гамогония, спорогония. Наиболее близки к ритидоцистидам кокцидии из рода *Margolisiella* – паразиты морских двустворчатых моллюсков, развивающиеся в почечном эпителии и сердечной ткани хозяев. Менее близки к ритидоцистидам представители рода *Aggregata*, диксенные кокцидии, чьи стадии полового размножения происходят в головоногих моллюсках, а мерогония – бесполое размножение – в десятиногих раках.

Фактически отсутствие полового размножения у Rhytidocystidae не доказано. Возможно, оно просто ускользнуло от глаз исследователей. В связи с этим название «агамококцидии» кажется поспешным, а характеристика этих протистов, как не имеющих полового размножения, требует явных доказательств или опровержений.

Список литературы

Бейер Т.В. Класс Coccidea Leuckart, 1879 – Кокцидии // Протисты: руководство по зоологии / под ред. А. Ф. Алимова. – СПб., 2007. – С. 149–255.

Cavalier-Smith T. Gregarine site-heterogeneous 18S rDNA trees, revision of gregarine higher classification, and the evolutionary diversification of Sporozoa // European Journal of Protistology. – 2014. – Vol. 50, iss. 5. – P. 472–495.

Kristmundsson Á., Helgason S., Bambir S.H., Eydal M., Freeman M.A. *Margolisiella islandica* sp. nov. (Apicomplexa: Eimeridae) infecting Iceland scallop *Chlamys islandica* (Müller, 1776) in Icelandic waters // Journal of Invertebrate Pathology. – 2011. – Vol. 108, iss. 3. – P. 139–146.

Leander B. S., Ramey P. A. Cellular identity of a novel small subunit rDNA sequence clade of apicomplexans: Description of the marine parasite *Rhytidocystis polygordiae* n. sp. (Host: *Polygordius* sp., Polychaeta) // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2006. – Vol. 53, iss. 4. – P. 280–291.

Rueckert S., Leander B. S. Phylogenetic position and description of *Rhytidocystis cyamus* sp. n. (Apicomplexa, Rhytidocystidae): a novel intestinal parasite of the north-eastern Pacific ‘stink worm’ (Polychaeta, Opheliidae, *Travisia pupa*) // Marine Biodiversity. – 2009. – Vol. 39, iss. 4. – P. 227–234.

NEW MEMBERS AND PHYLOGENETIC POSITION OF AGAMOCOCCIDIANS (APICOMPLEXA: AGAMOCOCCIDIORIDA)

T.S. Panfilkina¹, G.G. Paskerova¹, T.G. Simdyanov², V.V. Aleoshin^{2,3}

¹ Saint-Petersburg State University, St. Petersburg, Russian Federation; provorosenok@gmail.com, gitapasker@yahoo.com, g.paskerova@spbu.ru;

² Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russian Federation; tim@soil.msu.ru;

³ Belozersky Institute for Physico-Chemical Biology, Moscow, Russian Federation; Aleoshin@genebee.msu.su

Agamococcidians (Agamococcidiorida Levine, 1979) represent an enigmatic group of coccidians. Their sexual reproduction and merogony have never been found yet. The phylogenetic position of these organisms is still unclear. There are some morphological data (oocysts with sporocysts) that could support the relationship of agamococcidians with coccidians, but available molecular phylogenetic data bring agamococcidians together with gregarines. Phylogenies inferred here from SSU rDNA sequences of rhytidocystids (agamococcidians) from *Pectinaria hyperborea* and *Ophelia limacina* demonstrated a close relationship between agamococcidians and marine coccidians. Thus, our molecular data agree with known morphological data.

**РАССЕЛЕНИЕ И АГРЕГИРОВАНИЕ У ПАРАЗИТОВ:
ПОВЕДЕНИЕ ПАРАЗИТОВ И ХОЗЯЕВ**А.Ф. Пастернак¹, В.Н. Михеев¹¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, г. Москва; pasternakanna@hotmail.com²Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва; vicnikmik@gmail.com

В изменяющейся среде с ограниченными ресурсами организму может быть выгоднее найти новое местообитание (расселиться), чем вступать в соревнование с родителями и другими особями своего вида. Это относится как к свободноживущим животным, так и к паразитам. Расселение позволяет расширить ресурсную базу, найти подходящих хозяев и обеспечить обмен генами. В процессе расселения, однако, велика опасность чрезмерного снижения локальной плотности паразита, что затруднит взаимодействие между особями своего вида (в частности, выбор полового партнера). Расселение должно быть компенсировано агрегированием, которое ведет к увеличению эффективной плотности паразитов. Почти у всех исследованных макропаразитов наблюдается агрегированное распределение (Shaw, Dobson, 1995).

Соотношение процессов расселения и агрегирования макропаразитов мы рассмотрим на примере экто- и эндопаразитов рыб. В центре внимания будут моноксенные паразиты р. *Argulus*, на всех стадиях развития способные к продолжительному свободному плаванию и обладающие набором морфологических признаков, сближающих их со свободноживущими организмами, и личинки трематод (на стадии церкарий) *Diplostomum pseudospathaceum*, жизнь которых в воде ограничивается часами.

Собственные перемещения в водной среде для паразитов – животных обычно мелких и не очень хорошо плавающих – мало что дают для расселения. Плавание в вязкой среде энергетически дорого, особенно для мелких организмов. Основная транспортная роль при расселении должна принадлежать гораздо более подвижным рыбам, а главная задача паразита – найти и закрепиться на/в ней. Выбор «правильного» хозяина служит не только задачам расселения, но и предпосылкой агрегирования. Какова роль поведения самих паразитов и их хозяев в процессе поиска хозяев и агрегирования? Мы полагаем, что паразиты решают поведенческие задачи, используя как собственное поведение, так и поведение хозяев, и даже могут изменять поведение хозяев в своих интересах.

Расселение паразитов рыб в воде связано со значительным риском и затратами, так как они легко разносятся течениями, а плотность популяций потенциальных хозяев невысока. Паразиты неспособны к эффективной ориентации при поиске хозяев. Даже у таких хороших пловцов как *Argulus* spp., с хорошо развитыми органами чувств, дистанция реагирования на рыб невелика (сантиметры – десятки сантиметров). У мелких церкарий трематод, с их слабыми рецепторными и плавательными способностями, это расстояние не превышает нескольких миллиметров (Naas, 1994). Каковы собственные поведенческие возможности паразитов и могут ли паразиты менять свое поведение в зависимости от поведения и доступности хозяев, чтобы повысить эффективность поиска?

При поиске хозяев аргулюсы используют обоняние, механорецепцию и зрение. Запах рыбы, колебание воды и яркие блики приводят к увеличению двигательной активности паразитов. Рачки применяют альтернативные тактики поиска на свету и в темноте. Днем ведущие стимулы – зрительные, рачки «зависают» в воде, используя тактику «засадчика». Ночью рачки полагаются на гидромеханические и ольфакторные стимулы и двигаются гораздо быстрее, чем днем, совершая меньше поворотов (тактика преследования) (Mikheev et al., 2015). В течение суток *A. foliaceus* по-разному реагируют на обычных обитателей озер, плотву и окуня. Днем число атак на плотву и зараженность ее выше, что связано с ее большей яркостью и заметностью для паразитов. Ночью выше зараженность окуня, который часто замирает на несколько минут, что облегчает аргулюсам атаку.

Координация поведения паразитов с поведением хозяина происходит в разных масштабах – от кратковременных обратимых изменений, как в случае с плотвой и окунем, до онтогенетических, имеющих наследственную основу. Обитающий совместно с *A. foliaceus* более крупный *A. coregoni* предпочитает лососевых рыб и хорошо аэрируемые биотопы с течением. Крупные *A. coregoni* из-за низкого соотношения поверхности к объему тела более требовательны к концентрации кислорода. Выбор лососевых связан с тем, что эти рыбы всегда доставят рачков в биотопы с более высокой насыщенностью кислородом.

В отличие от аргулюсов, поведение церкарий *D. pseudospathaceum* в воде, хотя и меняется под влиянием абиотических и биотических стимулов (Haas, 1994), мало влияет на эффективность поиска хозяина. Собственно поведение церкарий *D. pseudospathaceum* в воде включает чередование подъема к поверхности и опускание ко дну, а также реагирование на свет. Стимулы, поступающие от рыб (например, колебания воды) заставляют их чаще подниматься к поверхности и увеличивать активность. Церкарии способны активно проникнуть в рыбу, лишь оказавшись рядом с ней, что облегчает доставку взвешенных в толще воды паразитов к рыбе. Решающую роль играет перенос паразитов в результате вентиляционной активности рыбы (Mikheev et al., 2014). Используя создаваемые рыбой токи воды, церкарии не просто приближаются к рыбе, а попадают в жаберную полость, где проникнуть в хозяина легче всего.

Агрегирование паразитов происходит в разных масштабах – экологическом и поведенческом. Агрегированию способствует синхронный выклев личинок из яиц (у аргулюсов) или выброс церкарий моллюсками, что приводит к высокой локальной концентрации в ограниченный период. Среди двуполых паразитов агрегирование особенно важно во время размножения. Однако даже половозрелые аргулюсы не реагируют на половых партнеров, когда находятся в воде. Лишь на рыбе они образуют агрегации. В частности, самцы привлекаются феромонами самок (Bandilla et al., 2007). Расстояние между отдельными рыбами служит значительным препятствием для свободноплавающих паразитов. Может ли моноксенный паразит менять поведение хозяев, делая их более доступными для конспецификов? О манипулировании хозяевами обычно говорят применительно к паразитам, передаваемым по трофической цепи. Однако и моноксенные паразиты вызывают изменения в поведении хозяина, которые можно назвать манипулированием. Кратковременный эффект (секунды – десятки секунд), вызванный прикреплением *Argulus* spp., проявляется в резких движениях и поворотах атакованной рыбы. Зрительные, химические и механические стимулы усиливаются, привлекая больше паразитов к зараженной рыбе и способствуя агрегированию. Более продолжительный (минуты – десятки минут) эффект проявляется в изменениях поведения зараженных рыб: они снижают скорость плавания и агрессивность и держатся ближе друг к другу (Mikheev et al., 2015). Это облегчает другим особям вида поиск хозяина.

Агрегированное распределение среди рыб также характерно для *D. pseudospathaceum*. Метцеркарии диплостомума хорошо известны как манипуляторы поведением промежуточных хозяев, способствующие передаче к окончательному хозяину, рыбадной птице. Эффективность манипулирования зависит от численности паразитов в хозяине. Как церкарии накапливаются в одних рыбах, оставляя других незараженными? Внедрение в рыбу даже одного паразита резко усиливает вентиляцию (Laitinen et al., 1996). Это увеличивает приток паразитов к жабрам при условии, что рыба находится вблизи мест массового выделения моллюсками церкарий. Случайное попадание первых паразитов в рыбу приводит в действие механизм положительной обратной связи, способствующей агрегированию.

Процессы расселения и агрегирования паразитов тесно связаны. В их основе лежит поведение как паразитов, так и их хозяев. Паразиты способны адаптивно менять свое поведение в зависимости от поведения хозяев. Кроме того, они могут модифицировать поведение хозяев в нужную для себя сторону. Паразиты с более сложным поведением в основном используют адаптации к поведению хозяев, а паразиты с набором простых поведенческих реакций больше полагаются на манипулирование. Поведение хозяина играет большую роль при расселении, а поведение паразита при этом служит в первую очередь поиску хозяина. В процессе агрегирования роль паразитов относительно выше. Они влияют на поведение хозяев, делая их более привлекательными и доступными для других паразитов своего вида.

Список литературы

Bandilla M., Hakalahti-Sirén T., Valtonen E.T. Experimental evidence for a hierarchy of mate- and host-induced cues in a fish ectoparasite, *Argulus coregoni* (Crustacea: Branchiura) // *International Journal of Parasitology*. – 2007. – Vol. 37, iss. 12. – P. 1343–1349.

Haas W. Physiological analyses of host-finding behaviour in trematode cercariae: adaptations for transmission success // *Parasitology*. – 1994. – Vol. 109, suppl. – S15–S29.

Laitinen M., Siddall R., Valtonen E.T. Bioelectronic monitoring of parasite-induced stress in brown trout and roach // *Journal of Fish Biology*. – 1996. – Vol. 48, iss. 2. – P. 228–241.

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T., Taskinen J. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism // *Parasites & Vectors*. – 2014. – Vol. 7. – 281.

Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. Behavioural adaptations of argulid parasites (Crustacea: Branchiura) to major challenges in their life cycle // *Parasites & Vectors*. – 2015. – Vol. 8. – P. 394.

Shaw D.J., Dobson A.P. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review // *Parasitology*. – 1995. – Vol. 111, suppl. – S111–S133.

DISPERSAL AND AGGREGATION IN PARASITES: BEHAVIOUR OF HOSTS AND PARASITES

A.F. Pasternak¹, V.N. Mikheev²

¹P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Moscow, Russia; pasternakanna@hotmail.com

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia; vicnikmik@gmail.com

To maintain their populations and provide gene exchange, parasites like free-living animals have to balance dispersal and aggregation. We focus on the monoxenous parasitic crustaceans of the genus *Argulus* and cercariae of trematode *Diplostomum pseudospathaceum*, heteroxenous parasite transferred through the food chain. Interrelated processes of dispersal and aggregation of parasites are based on the behavior of both hosts and parasites. Parasites with more complex behavior often use adaptations to the host behavior, while parasites with a set of simple behavioral adaptations rely more on host manipulation. Host behavior is relatively more important at dispersal; the main goal of parasites is to find a host. Parasite behavior is relatively more important at aggregation. They impact the behavior of the hosts making them more available for conspecifics.

УДК 576.895.132:595.7

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ МИКОТРОФНЫХ ФИТОПАЗИТИЧЕСКИХ НЕМАТОД С ЦИКЛАМИ, ВКЛЮЧАЮЩИМИ НАСЕКОМЫХ-ПЕРЕНОСЧИКОВ

А.Ю. Рысс¹, С.А. Субботин^{2,3}

¹Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия, nema@zin.ru;

²Институт экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия;

³California Department of Food and Agriculture, Plant Pest Diagnostic Center,
Sacramento, USA, ssubbotin@cdfa.ca.gov

Семейство микотрофных фитонематод (Aphelenchoididae) насчитывает более 400 видов (Hunt, 2008), ряд видов включен в фитокарантинные списки ЕРРО (виды р. *Aphelenchoides*,

паразитирующие на злаковых и ягодных культурах, а также виды р. *Bursaphelenchus*, вызывающие вилт хвойных и лиственных древесных растений лесов и парков). Разнообразие жизненных циклов, включающего одного, двух или трех хозяев (растений, грибов и насекомых), представляют афеленхоидид удобной модельной группой для сравнительного анализа фундаментальных проблем происхождения паразитизма.

Циклы. Примитивные роды нематод сем. Aphelenchoididae (например, р. *Seinura*) в очагах разложения мертвой органики совмещают микохилофагию и хищничество (моноксенный цикл). Более продвинутые роды (например, р. *Aphelenchoides*) перешли от микохилофагии к временному эндопаразитизму в надземных частях растений, минуя эктопаразитизм, сформировав диксенный жизненный цикл (хозяева: гриб и растение). Насекомые (детритофаги и опылители) включались как переносчики в уже триксенный жизненный цикл (например, роды *Bursaphelenchus*, *Devibursaphelenchus*, *Ektaphelenchus*). Специализация нематод к переносчику шла от форезии до превращения насекомого в настоящего хозяина паразитической нематоды, завершаясь облигатным энтомопаразитизмом с вторично гомоксенным жизненным циклом (у некоторых видов р. *Bursaphelenchus* и в подсем. Acugutturinae: р. *Acugutturus*, *Noctuidonema*, *Vampyronema*).

Роды, включающие насекомое-переносчика (их большинство в сем. Aphelenchoididae), наиболее интересны для теоретической паразитологии, так как цикл включает хозяев растений и животных в процессе становления паразит-хозяинных отношений. К этим нематодам относятся наиболее патогенный вид нематод растений (список A1 EPPO) *Bursaphelenchus xylophilus*, вызывающий вилт хвойных (переносчики усачи *Monochamus* spp.), а также *B. Coccophilus*, возбудитель краснокольчатости кокосовой пальмы (переносчик долгоносик *Rhynchophorus palmarum*) и *B. ulmophilus*, вызывающий «голландскую болезнь» вяза на Северо-Западе РФ (переносчики жуки *Scolytus* spp.) (Ryss et al., 2015).

Конфликт филограмм. При моделировании филогении (по генам 18S рРНК и D2-D3 28S рРНК) для семейства микотрофных фитонематод Aphelenchoididae хорошо обоснованные по морфологическим признакам роды распались на группы видов, далеко отстоящие друг от друга на консенсусных филограммах. Для решения конфликта альтернативных молекулярной и морфологической филогенетических моделей переисследованы морфологические признаки видов и выявлены филогенетически значимые признаки (индикаторы клад молекулярного древа), до сих пор рассматриваемые лишь как вспомогательные при диагностике родов. К ним относятся структура головного отдела, наличие головного диска, положение экскреторной поры относительно глотки, форма и число сенсилл хвоста, структура рудимента задней половой трубки самки и форма сперматозоидов, структура поверхности продольных боковых хорд (латеральных полей) и структура мужских копулятивных органов.

Близкие клады молекулярного древа паразитических нематод занимают разные экологические ниши и характеризуются разными по числу поколений и кругу хозяев жизненными циклами. Ряд важных морфологических признаков, на которых строилась прежняя (морфологическая) классификация был обусловлен конвергенцией, что может быть использовано для более глубокого понимания паразитарных адаптаций.

Специфичность к переносчику. Важнейшим фактором видообразования и формирования надвидовых клад в стволовых нематод служит род насекомого-переносчика, а не растение-хозяин, так как именно таксоны переносчиков служат надежными маркерами филогенетических линий нематод с триксенным циклом. Это противоречит теории параллельной эволюции паразита и хозяина, так как растение – это исторически более древний хозяин афеленхоидид по сравнению с недавно включенным в цикл нематод переносчиком. Причиной служит сравнительная жесткость естественного отбора. Распространение переносчиком дауер-личинок нематод – это наиболее рискованная и короткая (не более 30 дней летнего периода жуков) часть цикла нематод, включающая сложные поведенческие, физиологические и иммунные адаптации, по сравнению с питанием колонии пропативного поколения нематод в древесине инфицированного дерева.

Скрытая специфичность к растению. Однако в эксперименте показано, что специфичность афеленхоидид к хозяину существует, причем она шире, чем природная специфичность, наряду с современной специфичностью вида имеется историческая память по отношению к растению хозяину, характерному для предка филогенетической линии (группы

видов) нематод. «Память» специфичности (*скрытая специфичность*) потенциально может привести к внезапному переходу на нового хозяина, если данная популяция нематод окажется в ареале переносчика с другими видоспецифичными предпочтениями по объекту питания и яйцекладки (во время этих двух процессов нематода передается переносчиком незараженной особи растения хозяина). Транспорт зараженной нематодой древесина в ареал нового потенциального переносчика обеспечивает хозяйственная деятельность человека. Лесные пожары и глобальное потепление ведут к проникновению новых переносчиков в северные лесонасаждения, что способствует нематодной инвазии. Поэтому так важно ежегодное экспериментальное тестирование местных видов нематод на скрытую специфичность к местным видам древесных растений.

Первый автор благодарит за поддержку Российский научный фонд (гранты РФ 14-14-00621 и 14-14-00621); первый автор подготовил морфологическую часть исследования, анализ жизненных циклов и экспериментальное тестирование специфичности; молекулярная часть, включая построение филограмм, выполнена вторым автором.

Список литературы

Hunt D.J. A checklist of the Aphelenchoidea (Nematoda: Tylenchina) // *Journal of Nematode Morphology & Systematics*. – 2007. – Vol. 10, no. 2. – P. 99–136.

Ryss A., Polyanina K.S., Popovichev B.G., Subbotin S.A. Description of *Bursaphelenchus ulmophilus* sp. n. (Nematoda: Parasitaphelenchinae) associated with Dutch elm disease of *Ulmus glabra* Huds. in the Russian North West // *Nematology*. – 2015. – Vol. 17, iss. 6. – P. 685–703.

THE ORIGIN AND EVOLUTION OF THE MYCOTROPHIC PLANT PARASITIC NEMATODES WITH LIFE CYCLES INCLUDING INSECT VECTORS

A.Yu. Ryss¹, S.A. Subbotin^{2,3}

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences,
St. Petersburg, Russia

²Center of Parasitology, A. N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution
of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

³California Department of Food and Agriculture, Plant Pest Diagnostic Center, Sacramento, USA,
ssubbotin@cdfa.ca.gov

Phylogenetic analyses of the D2-D3 of 28S rRNA, partial 18S rRNA gene sequences, could verify the former classification of the fam. Aphelenchoididae based on the morphological characters. Some characters considered as the supplementary ones are revealed as the good markers cladogram branches. Such characters are to be included into diagnoses of genera and subfamilies. Other characters, formerly considered as taxonomically important, seem to be convergent. They may be used for more deep understanding of the adaptations in host-parasite relations.

The most important factor for speciation and the super-species clades formation in evolution of wood nematodes is the genus of insect vector, and not the taxon of the plant host. It is in contradiction with the host-parasite coevolution conception, because in the comparative analysis of life cycles the plant is historically more ancient host in comparison to relatively recent inclusion of the insect vectors. The cause of unequal value of two nematode associates may be the natural selection. The spread of the nematode dauer juveniles by vector is more risk part of life-cycle; it includes a complicated set of behavior, physiological and immune adaptations, comparing to the feeding of the nematode colony of propagative generation in dying infected wood.

But in the laboratory experiments of the first author it was proved that the host specificity of aphelenchoidids to plant host does still exist. In addition to the recent host specificity (at plant families' level) there is the "historic" memory of the plant host of the ancestor of the *Bursaphelenchus*

species group. This latent host specificity may lead to the sudden host switch, if the *Bursaphelenchus* isolate will contact the area of distribution of the new insect vector with different preferences in the target host, for feeding and oviposition (the nematode transfer to intact plant by vector takes places during these two processes). Human economic activity, especially infected wood transportation into the potential vector area, creates conditions for host switch. Forest fires and global warming lead to spread of the insect vector species from the south to north taiga regions with nematode latent refuges. This is why it is necessary to develop a system of the regular tests of local nematode wood parasites, to reveal the latent specificity to the local wood hosts.

УДК 576.89:598.2

ИЗУЧЕНИЕ КОЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ У ПУХОЕДОВ РОДА *MYRSIDEA* И ИХ ХОЗЯЕВ

А.А. Тетерина^{1,2}, Б.Д. Ефейкин^{1,3}, А.В. Бушуев^{4,5}, А.Б. Керимов^{4,5}, Е.В. Зубкова⁴,
О. Сихра⁶, О.О. Толстенков^{1,5}

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия;

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, г. Москва, Россия;

³Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, г. Москва, Россия;

⁴Московский государственный университет, г. Москва, Россия;

⁵Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический Центр (Южное отделение), г. Хошимин, Вьетнам;

⁶Университет ветеринарии и фармакологии,
факультет ветеринарной гигиены и экологии, г. Брно, Чехия
teterina.anastasia@gmail.com

В системе «паразит-хозяин» происходит сопряженная эволюция видов, которая может быть обусловлена, в том числе, специализацией паразитов, характером трофических связей между членами паразитарной системы. В настоящем исследовании изучалась совместная эволюционная история пухоедов рода *Myrsidea* и их хозяев-птиц из отряда Passeriformes. Данный род пухоедов широко распространен по всему миру и является паразитом, в основном, воробьиных птиц, отличается высокой специфичностью к хозяину.

Использован материал, собранный во Вьетнаме и Юго-Восточной Азии (более 30 пар паразит-хозяин) и данные Генбанка по другим регионам (Африка, Центральная, Северная и Южная Америка) (Balakrishnan, Sorenson, 2007; Block et al., 2015; Bueter et al., 2009; Sychra et al., 2014; Valim, Weckstein 2013; Valim et al., 2011). ДНК выделяли из отдельных особей, фиксированных 95% спиртом, методом Холтермана, с добавлением в лизирующий раствор протеиназы К и меркаптоэтанола. При молекулярно-генетическом анализе паразитов использовались фрагменты COI, EF1, для птиц – фрагменты *mtcyb* и *cytb*. Последовательности амплифицировали с использованием набора EncycloPlus PCR Kit (Евроген, Россия) с параметрами, рекомендованными производителем, на амплификаторе Biorad T100 (США). Продукты полимеразно-цепной реакции визуализировали в геле, в дальнейшем вырезали и очищали с помощью набора SV Gel and PCR Clean-Up System (Promega, США) и пересаждали этанолом в присутствии ацетата аммония для повышения эффективности осаждения ДНК. Секвенирование проводили в центре коллективного пользования «Геном». Был проведен филогенетический анализ байесовским методом и методом максимального правдоподобия. Образцы группировали по таксономическим единицам с помощью методов “barcode gap detection” и “generalized mixed Yule-coalescent”. Коэволюционную гипотезу тестировали с помощью алгоритмов PAnCo, CoRe-Pa, TreeFitter, parafit и некоторых других.

В результате показана смешанная картина совместной эволюции воробьиных птиц и пухоедов рода *Myrsidea*, есть как случаи смены хозяев, так и достоверная коэволюция отдельных клад. Рассмотрены различные исторические модели ассоциации между птицами и пухоедами, включая такие события, как коспециация, утрата паразита, смена хозяина, дубликация.

Работа поддержана грантами РФФИ 15-04-0840715а и РФФИ 15-04-07407.

Список литературы

Balakrishnan C.N., Sorenson M.D. Dispersal ecology versus host specialization as determinants of ectoparasite distribution in brood parasitic indigobirds and their estrildid finch hosts // *Molecular Ecology*. – 2007. – Vol. 16, iss. 1. – P. 217–229.

Block N.L., Goodman S.M., Hackett, S.J., Bates, J.M., Raherilalao, M.J. Potential merger of ancient lineages in a passerine bird discovered based on evidence from host-specific ectoparasites // *Ecology and Evolution*. – 2015. – Vol. 5, iss. 17. – P. 3743–3755.

Bueter, C., Weckstein, J., Johnson, K.P., Bates, J.M., Gordon, C.E. Comparative phylogenetic histories of two louse genera found on *Catharus thrushes* and other birds // *Journal of Parasitology*. – 2009. – Vol. 95, iss. 2. – P. 295–307.

Sychra, O., Halajian, A., Luus-Powell, W., Engelbrecht, D., Symes, C. and Papousek, I. Amblyceran chewing lice (Phthiraptera: Amblycera) from wild passerines (Passeriformes) in South Africa, with a note to their phylogenetic relationships and with the description of a new species in the genus *Myrsidea* // *African Entomology*. – 2014. – Vol. 22, iss. 3. – P. 589–601.

Valim, M.P. and Weckstein, J.D. A drop in the bucket of the megadiverse chewing louse genus *Myrsidea* (Phthiraptera, Amblycera, Menoponidae): ten new species from Amazonian Brazil // *Folia Parasitologica*. – 2013. – Vol. 60, iss. 5. – P. 377–400.

Valim, M.P., Price, R.D. and Johnson, K.P. New host records and descriptions of five new species of *Myrsidea* Waterston, 1915 (Phthiraptera: Menoponidae) from passerine birds (Aves: Passeriformes) // *Zootaxa*. – 2011. – No. 3097. – P. 1–19.

COEVOLUTIONARY ANALYSIS OF *MYRSIDEA* CHEWING LICE AND THEIR HOSTS

A.A. Teterina^{1,2}, B.D. Efeykin^{1,3}, A.V. Bushuyev^{4,5}, A.B. Kerimov^{4,5}, E.V. Zubkova⁴,
O. Sychra⁶, O.O. Tolstenkov^{1,5}

¹ Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics, RAS, Moscow, Russia

³ Kharkevich Institute for Information Transmission Problems, Moscow, Russia

⁴ Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia

⁵ Joint Russian-Vietnamese Tropical Research and Technological Center, South Branch,
Ho Chi Minh City, Vietnam

⁶ University of Veterinary and Pharmaceutical Sciences, Faculty of Veterinary Hygiene and Ecology,
Brno, Czech Republic;
teterina.anastasia@gmail.com

We study the evolutionary history of chewing lice of genus *Myrsidea* and their hosts, passerine birds from various locations. The coevolution of birds and parasites was investigated by phylogenetically based statistical methods and by coevolutionary event-based methods. Results showed partial congruence of host and parasite evolution.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ФИЛОГЕНИЯ МИКРОСПОРИДИЙ МОРСКИХ ЖИВОТНЫХ–ХОЗЯЕВ

Ю.С. Токарев¹, В.Н. Воронин², В.М.Юрахно³, И.В. Исси¹

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
г. Санкт-Петербург, Россия, jumacro@yahoo.com;

²Санкт-Петербургская академия ветеринарной медицины, г. Санкт-Петербург, Россия;

³Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия

Микроспоридии – тип одноклеточных эукариот, структурно-функциональный аппарат которых в ходе длительной адаптации к внутриклеточному паразитизму в животных приобрел ряд уникальных свойств и признаков. Эти древние паразиты представляют большой интерес для исследователей, изучающих филогенетические отношения представителей супергруппы Metazoa/Fungi (Opisthokonta). В настоящее время на основании филогеномного анализа тип Microsporidia, наряду с Cryptomycota и Aphelidea, помещен в пределах надтипа Opisthosporidia (Karpov et al., 2014), который занимает сестринское положение по отношению к представителям царства Fungi и остаётся за рамками существующих макротаксонов ранга царства.

Не менее интересен анализ филогенетических отношений видов в пределах типа Microsporidia. К сожалению, подавляющее большинство описанных в прошлом веке видов, паразитирующих в морских животных, крайне разнообразных по строению и свойствам, еще не исследовано методами молекулярной филогенетики. С другой стороны, к настоящему времени накоплен значительный набор последовательностей гена малой субъединицы рРНК (мсрРНК), характеризующий виды, паразитирующие в беспозвоночных (мшанки, кольчатые черви, ракообразные, насекомые) и позвоночных хозяевах (рыбы, птицы, млекопитающие).

Первый филогенетический обзор типа Микроспоридии, проведенный более десяти лет назад, основан на депонированных в Генбанке молекулярных гаплотипах рДНК 125 видов этих паразитов (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005). В результате филогенетических реконструкций микроспоридии сгруппированы в пять основных ветвей, только двум из которых соответствуют предложенные монофилетичные таксоны ранга класса: Marinosporidia (ветвь III) и Terresporidia (ветвь IV), составляющие крону «дерева жизни» микроспоридий, что соответствует эволюционно молодым видам. Паразиты морских животных, главным образом рыб и ракообразных, в данной работе были обнаружены только в пределах класса Marinosporidia за исключением одного еще не идентифицированного вида рода *Nucleospora* из камбалы *Pleuronectes vetulus*. При этом типовой вид рода *Nucleospora* описан из лососевых рыб (Docker et al., 1997).

Спустя 9 лет эта система была пересмотрена с учетом новых данных, однако общая топология принципиально не изменилась (Weiss, Vossbrinck, 2014). Целый ряд микроспоридий морских хозяев обнаружен в различных филогенетических ветвях за пределами класса Marinosporidia, в том числе среди представителей класса Terresporidia, как, например, *Sporanauta perivermis* из свободноживущей нематоды *Odontophora rectangula* (Ardila-García, Fast, 2012) и *Enterocytozoon hepatopenaei* из культивируемой креветки *Penaeus monodon* (Tourtip et al., 2009). Последний вид отнесён к тому же роду, что и паразит человека *Enterocytozoon bieneusi*.

Диапазон гостальной специфичности представителей класса Marinosporidia включает преимущественно водных (как морских, так и пресноводных) животных двух классов: Crustacea и Pisces, биоценотически связанных друг с другом. Ближе всего к «основанию» ветви –

микроспоридии морских ракообразных, поэтому в целом данная группа постулировалась как паразиты исходно морских хозяев (откуда и название класса). Адаптация разных групп морских хозяев к пресной воде также способствовала переносу ими микроспоридий в новую экологическую среду, а затем освоение этими паразитами новых пресноводных хозяев. При этом наличие у морских хозяев отдельных видов паразитов из наземных хозяев авторами не объяснялось (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005). Связь между морскими и пресноводными хозяевами и возможность их перезаражения микроспоридиями друг от друга в первую очередь обеспечивают проходные рыбы, жизненный цикл которых связан и с морскими, и с пресными водами. В частности, несколько видов микроспоридий из рыб семейства Salmonidae (включающего виды проходных рыб) обнаруживаются в трех разных филогенетических ветвях в пределах класса *Marinosporidia* (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005). Более поздние исследования, с одной стороны, дополнили представления о разнообразии *Marinosporidia* из морских и пресноводных ракообразных и рыб, с другой - подтвердили способность одного вида микроспоридий к смене хозяев из неродственных таксонов. Например, микроспоридия *Loma acerinae*, типовой хозяин которой – пресноводный ёрш *Gymnocephalus cernuus* (Perciformes: Percidae), недавно обнаружена в морских бычках родов *Neogobius* и *Zosterisessor* (Scorpaeniformes: Gobiidae) (Токарев и др., 2015). Все перечисленные хозяева этой микроспоридии – придонные обитатели водоемов, подбирающие в качестве корма опускающийся на дно биоматериал, могущий содержать, в том числе и споры микроспоридий.

Кроме того, сравнение *Pleistophora (Thelohania) mulleri* из *Gammarus duebeni* (Amphipoda: Gammaridae) и *Pleistophora typicalis* из *Myoxocephalus scorpius* (Scorpaeniformes: Cottidae) показало, что это один вид микроспоридий с более широким, чем считалось ранее, кругом хозяев, что допускает возможность роли ракообразных как промежуточных или резервуарных хозяев для паразитов рыб (Ironsides et al., 2008), и не исключает их роль как первичных хозяев. Видовая идентификация паразитов в этих работах основана на сравнении молекулярных гаплотипов гена мсрРНК, дополнительно диагноз подтвержден генотипированием по фрагменту сиквенса гена большой субъединицы РНК-полимеразы II (rpb1).

Особый интерес в пределах класса *Marinosporidia* представляет филогенетическая линия, ведущая происхождение от паразитов морских и пресноводных рыб и представленная видами, заражающими насекомых, включая амфибионтных Diptera (*Vavraia culicis*) или наземных Orthoptera (*Microsporidium* sp. Ex *Gryllus bimaculatus*) и Lepidoptera (*Vavraia oncoperae*), а также человека (*Trachipleistophora hominis*), что может быть объяснено последовательным переходом микроспоридий из хозяев, обитающих в море, к таковым, обитающим в пресных водах и на суше.

Таким образом, смена среды второго порядка у микроспоридий возможна не только в процессе длительной коэволюции со своими хозяевами, ведущей к образованию новых видов, но и благодаря экологической пластичности конкретного паразита. Способность некоторых микроспоридий развиваться в несвойственных им хозяевах свидетельствует о необходимости контролировать потенциальную возможность заражения позвоночных микроспоридиями членистоногих хозяев и в частности, человека.

Исследования поддержаны грантом Президента РФ МД-4284.2015.4.

Список литературы

Токарев Ю.С., Попюк М.П., Васильева А.А., Юрахно В.М. Генетический полиморфизм изолятов *Loma acerinae* (Microsporidia: Marinosporidia) из бычковых рыб (Perciformes: Gobiidae) Крыма // Концептуальные и прикладные аспекты научных исследований и образования в области зоологии беспозвоночных: сб. материалов IV междунар. конф. (26–28 октября 2015 г. Томск). – Томск, 2015. – С. 218–221.

Ardila-Garcia A.M., Fast N.M. Microsporidian Infection in a Free-Living Marine Nematode // Eukaryotic Cell. – 2012. – Vol. 11, no. 12. – P. 1544–1551.

Ironsides J.E., Wilkinson T.J., Rock J. Distribution and host range of the microsporidian *Pleistophora mulleri* // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2008. – Vol. 55, iss. 4. – P. 355–362.

Karpov S.A., Mamkaeva M.A., Aleoshin V.V., Nassonova E., Lilje O., Gleason F.H. Morphology, phylogeny, and ecology of the aphelids (Aphelidea, Opisthokonta) and proposal for the new superphylum Opisthosporidia // *Frontiers in Microbiology*. – 2014. – Vol. 5. – P. 112.

Tourtip S., Wongtripop S., Stentiford G.D., Bateman K.S., Sriurairatana S., Chavadej J., Sritunyalucksana K., Withyachumnarnkul B. *Enterocytozoon hepatopenaei* sp. nov. (Microsporidia: Enterocytozoonidae), a parasite of the black tiger shrimp *Penaeus monodon* (Decapoda: Penaeidae): Fine structure and phylogenetic relationships // *Journal of Invertebrate Pathology*. – 2009. – Vol. 102, iss. 1. – P. 21–29.

Vossbrinck C.R., Debrunner-Vossbrinck B.A., Weiss L.M. Molecular phylogeny of the Microsporidia // *Microsporidia: Pathogens of Opportunity* / Eds. L.M. Weiss, J.J. Becnel. – Wiley-Blackwell, 2014. – P. 203–220.

Vossbrinck C.R., Debrunner-Vossbrinck B.A. Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations // *Folia Parasitologica*. – 2005. – Vol. 52, iss. 1/2. – P. 131–142.

MOLECULAR PHYLOGENY OF MICROSPORIDIA OF MARINE ANIMAL HOSTS

Y.S. Tokarev¹, V.N. Voronin², V.M. Yurakhno³, I.V. Issi¹

¹All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia, jumacro@yahoo.com

²Saint-Petersburg Academy of Veterinary Medicine, St. Petersburg, Russia

³Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, Russia

Class Marinosporidia is one of five major clades of Microsporidia Tree of Life, a monophyletic group near the crown. The majority of species belonging to Marinosporidia are parasites of marine crustaceans and fishes. Parasites of fishes were thought to be strictly specific for long time, and species diagnostics was strongly associated with, and affected by, host species. This view is however opposed by recent studies based upon molecular genotyping. Identical molecular haplotypes of ribosomal RNA gene (indicative of identical species) were found for isolates of microsporidia infecting hosts from different fish orders or different metazoan phyla. Partial sequencing of *rpb1* was useful for differentiation of intraspecific isolates of a parasite species associated with different hosts.

Analysis of phylogenetic associations within Marinosporidia reveals a branch including parasites of marine and freshwater fishes, amphibiotic and terrestrial insects and human, suggesting a gradual host shift during parasite evolution and biohazard potential of this group of parasites.

ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ И ГЛОБАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Н.И. Юрлова¹, Х. Дои²

¹ Институт систематики и экологии животных СО РАН, г. Новосибирск, Россия; yurlova@ngs.ru

² Высшая школа симуляционных исследований,
Университет префектуры Хёго, г. Кобе, Япония

В последнее десятилетие активно обсуждаются потенциальные связи между паразито-хозяйными взаимодействиями и глобальными изменениями климата, в том числе с атлантическими и другими климатическими колебаниями, которые могут косвенно влиять на динамику паразитов и их хозяев в регионах через изменения в температуре, осадках и других факторах внешней среды (Mouritsen and Poulin, 2002). Однако эти же авторы указывают на то, что нет исследований, непосредственно анализирующих влияние климатических изменений на паразито-хозяйные взаимодействия, что объясняется, прежде всего, отсутствием многолетних данных о паразитарных системах.

Нами впервые оценено влияние глобальных климатических колебаний, а также локальных факторов среды на составляющие трансмиссивных потоков трематод, а именно на долю зараженных моллюсков – промежуточных хозяев трематод, обилие в них паразитов и плотность популяции моллюска-хозяина. Исследование выполнено с использованием имеющейся у нас многолетней базы данных (18 лет, с 1982 по 1999 г.) по плотности популяции моллюсков-хозяев, встречаемости и обилию у них метацеркарий трематод, а также локальным факторам внешней среды. Данные собраны в бассейне озера Чаны (54°30'–55°09' N, 76° 48'–78°12' E), на юге Западной Сибири; модельная паразито-хозяйная система – «моллюск *Lymnaea stagnalis* – трематоды».

Из локальных климатических и биологических факторов мы использовали в анализе среднюю температуру и уровень воды, дату начала снеготаяния, плотность популяции моллюсков-хозяев и зараженность моллюсков партеногенетическими личинками трематод. В качестве индекса климатических колебаний использован средний годовой индекс NAO (North Atlantic Oscillation); СевероАтлантическое колебание (NAO) влияет на региональный и локальный метеорологический режим, особенно на снежный покров и температуру воздуха (Kitaev, Kislov, 2007).

У *L. stagnalis* зарегистрировано 18 видов метацеркарий принадлежащих к 6 семействам; преобладали *Moliniella anceps*, *Echinoparyphium aconiatum*, *E. recurvatum* (Echinostomatidae) и *Cotylurus cornutus* (Strigeidae); доминирующие виды найдены в 70–90% исследованных образцов, обычно они встречаются во все годы, сезоны и на всех участках (Yurlova et al., 2006).

Результаты анализа с использованием общей линейной модели показали, что обилие трансмиссивных паразитических личинок – метацеркарий доминантных видов (*C. cornutus* и представители рода *Echinoparyphium*) трематод и общее обилие 17-ти зарегистрированных видов метацеркарий, связанных с популяцией моллюска *L. stagnalis*, находятся под влиянием индекса NAO и достоверно увеличиваются с увеличением NAO ($P < 0,05$). Среднее обилие *C. cornutus* and *Echinoparyphium* spp. достоверно увеличивалось с увеличением NAO ($R^2 = 0,30$ and $0,49$, $P < 0,01$).

С другой стороны, вид *M. anceps* показал большую связь с локальным климатическим фактором – началом вскрытия льда в водоеме, который, согласно опубликованным данным, также сильно связан с NAO (Straile, 2002). Другие биологические и климатические факторы были относительно слабы для объяснения изменений в обилии паразитов. Не выявлено достоверной связи между плотностью популяции моллюска-хозяина и индексом NAO, хотя тенденция увеличения плотности популяции хозяина с увеличением NAO наблюдалась. Таким образом, ответ на индекс NAO отличается у хозяина и у паразитов, что указывает на несовпадение (mismatching) в их популяционной динамике (Doi and Yurlova, 2011), и,

возможно, направлено на сохранение устойчивости паразито-хозяйинных систем. Выявлена связь доли зараженных моллюсков с общим обилием паразитов, но не выявлено связи доли зараженных моллюсков с глобальными климатическими изменениями. Учитывая, что паразито-хозяйинные системы и паразитизм в целом находятся под влиянием температуры, а также осадков можно предположить, что атлантические и другие климатические колебания влияют на динамику паразитов и их хозяев в регионах через изменения температуры, осадков и других факторов среды. Принимая во внимание влияние паразитизма на популяционную динамику паразитов и хозяев, структуру пищевых сетей и здоровье человека, выявленные связи между динамикой паразитических популяций и климатическими колебаниями могут послужить основой для прогнозирования состояния популяций паразитов, в том числе имеющих эпизоотологическую значимость, в условиях изменяющегося климата.

Список литературы

Doi H., Yurlova N.I. Host-parasite interactions and global climate oscillation // *Parasitology*. – 2011. – Vol. 138, iss. 8. – P. 1022–1028.

Kitaev, L.M., Kislov, A.V. Modern and future tendencies of snow accumulation variations over Northern Europe // *Proceedings of the Second International Conference of Earth System Modelling (Hamburg, Germany)*. – Hamburg, 2007. – P. 215–218.

Mouritsen K.N., Poulin R. Parasitism, climate oscillations and the structure of natural communities // *Oikos*. – 2002. – Vol. 97, no. 3. – P. 462–468.

Straile D. North Atlantic Oscillation synchronizes food-web interactions in central European lakes // *Proceedings of the Royal Society of London B*. – 2002. – Vol. 269, iss. 1489. – P. 391–395.

Yurlova N.I., Vodyanitskaya S.N., Serbina, E.A., Biserkov V.Y., Georgiev B.B., Chipev N.H. Temporal variation in prevalence and abundance of metacercariae in the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis* in Chany Lake, West Siberia, Russia: Long-term patterns and environmental covariates // *Journal of Parasitology*. – 2006. – Vol. 92, no. 2. – P. 249–259.

HOST-PARASITE INTERACTION AND GLOBAL CLIMATE OSCILLATION

Natalia I. Yurlova¹, Hideyuki Doi²

¹ Institute Systematic and Ecology of Animals, Siberian Branch of Russian Academy Sciences, Novosibirsk, Russia, yurlova@ngs.ru

² Graduate School of Simulation Studies, University of Hyogo, Kobe, Japan

It is suspected that host-parasite interactions are influenced by climate (NAO). However, the effects of climatic oscillations on host-parasite interactions have never been investigated. A long-term (1982–1999) dataset of the host snail *Lymnaea stagnalis* and trematode metacercariae infection has been collected for Lake Chany in Western Siberia. We estimated the impact of the NAO on the hosts population dynamics and parasites. The results of general linear models showed that the abundance of dominant parasite species and the total parasite abundance significantly increased with NAO, with the exception of *Moliniella anceps*. Other climatic and biological factors were relatively weak to explain the abundance. There was no significant relationship between NAO and the population density of host snails. The prevalence of infection was not related to the NAO. Thus, the responses to the NAO differed between the host and parasites, indicating mismatching in host-parasite interactions.

**БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ,
ПОПУЛЯЦИОННАЯ БИОЛОГИЯ ПАЗАРИТОВ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ,
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В СИСТЕМАХ ПАЗАРИТ-ХОЗЯИИ**

УДК 576.895.122:594

**ИНВАЗИРОВАННОСТЬ МОЛЛЮСКОВ ПАРТЕНИТАМИ
OPISTHORCHIS FELINEUS В БЕЛОРУССКОМ ПОЛЕСЬЕ**

Е.И. Анисимова¹, И.А. Юрченко²

¹Государственное научно-производственное объединение «Научно-практический центр НАН Беларуси по биоресурсам», г. Минск, Республика Беларусь; anis-zoo@yandex.ru;

²Государственное природоохранное научно-исследовательское учреждение «Полесский государственный радиационно-экологический заповедник», г. Хойники, Республика Беларусь

Трематода *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) – возбудитель природно-очагового зоонозного заболевания – описторхоза. В Беларуси очаги описторхоза выявлены в бассейнах Днепра (его притоков – Сожа, Восточной Березины, Припяти) и Западной Двины. Данный вид трематоды – биогельминт и развивается при участии двух промежуточных хозяев. В качестве первого промежуточного хозяина в условиях Беларуси зарегистрированы пресноводные переднежаберные моллюски *Bithynia leachii* (Sheppard, 1823) и *Bithynia inflata* (Hansen, 1845) (Юрченко, Иванцов, 2016). Роль второго промежуточного хозяина играют карповые рыбы: елец, плотва, красноперка, густера, линь, лещ, голянь обыкновенный, вьюн, уклея и язь. Исследования свидетельствуют о широком круге дефинитивных хозяев, восприимчивых к описторхозу в условиях Беларуси. Из диких зверей это – хорьки, лисицы, песцы и американские норки; из домашних животных – собаки, кошки и свиньи. Наличие в Полесском государственном радиационно-экологическом заповеднике (ПГРЭЗ) крупных рек, речушек, каналов, озер, других водотоков и водоемов является благоприятным условием для развития моллюсков. Большое видовое разнообразие хищных млекопитающих и их высокая численность, благодаря прекращению хозяйственной деятельности человека, предполагают возможность возникновения на данной территории очагов описторхоза. На территории ПГРЭЗ он выявлен у 4,8–7,1% волков, 9,7% лисиц и 7,4% енотовидных собак (Анисимова, Пенькевич, 2012).

В 2015 г. проведено обследование водоемов заповедника для установления численности брюхоногих моллюсков и степени их зараженности личинками трематод. Учет плотности моллюсков проводился стандартным методом в 10 станциях. Отобрано и исследовано 1093 экз. моллюска *Bithynia leachi*. Для выявления зараженности трематодами использовался компрессионный метод: с помощью препаровальной иглы отделяли 2–3 первых оборота раковины, извлекали пищеварительную железу (*hepatopancreas*), которую помещали в каплю воды на предметном стекле, раздавливали другим стеклом и просматривали под световым микроскопом. Интенсивность инвазии определялась по числу сформированных партенит (спороцист, редий).

Плотность популяции моллюска *Bithynia leachi* изменялась от 15 до 24 экз/м². 62,7% оказались зараженными партенитами *O. felineus*, по биотопам – от 35,6 до 83,3%. Интенсивность инвазии описторхисов в моллюске изменялась от 6,14 паразитов до 51,8, составляя, в среднем по биотопам, от 2,08 до 25,69 паразитов. Личинки трематод обнаружены у всех моллюсков, собранных из водоемов и водотоков, которые находятся среди глухих и тенистых лесов, обширных заливных лугов и имеют неукрепленные, заросшие камышом и мхами берега. Интенсивное зарастание участков реки Припять способствует формированию оптимальных условий для жизнедеятельности моллюсков и молоди рыб. Мелкие, хорошо прогреваемые места реки богаты высшей водной растительностью (осоки, стрелолист, частуха,

кубышка желтая, кувшинка белая, рдесты, роголистник). Они имеют умеренно илистый донный грунт с чистой, без запаха аммиака и сероводорода водой. Отмечена разница между уровнями экстенсивности и интенсивности инвазий моллюсков, обитающих в проточных (ЭИ 62,6 – 83,3%; ИИ 33 – 524 экз.) и непроточных (озера, каналы) водоемах (ЭИ 35,6 – 76,1%; ИИ 14 – 112 экз.).

Для реки Припять и связанных с ней пойменных водоемов характерны резкие (до 5 – 7 м) сезонные колебания уровня воды. Динамика численности исследованного моллюска в значительной степени определяются скоростью изменения уровня воды. При его медленном падении моллюски успевают мигрировать на более глубокие участки, что увеличивает их концентрацию в прибрежных биотопах. Быстрое падение уровня воды приводит к их массовой гибели вследствие обсыхания и поедания птицами – утиными, куликами и врановыми. Подобное наблюдалось в 2015 г., характеризующимся недостаточным увлажнением: коэффициент увлажнения (баланс влаги) составил 0,5, т.е. испаряемость (848,0 мм) преобладала над количеством атмосферных осадков. Сумма осадков снизилась до 453,9 мм, что на 24 % ниже средних многолетних значений.

На основе исследования связи между плотностью популяции моллюска *B. leachi* и экстенсивностью инвазии паразита отмечено отсутствие корреляции, т.е. изменение плотности популяции моллюска не приводит к закономерному достоверному изменению экстенсивности инвазии. Мера взаимодействия измеренных признаков (r) равна 0,63 при $p > 0,05$. На заражение моллюска личинками трематоды *O. felineus* оказывает влияние не плотность популяции моллюска, а количество взрослых особей в ней. Анализ содержания радионуклидов в донных отложениях с целью выявления зависимости зараженности моллюсков от радиоактивного загрязнения водоема, такую зависимость не подтвердил, т.к. в биотопе, характеризующимся высоким содержанием радионуклидов *Cs-137* и *Sr-90* в донных отложениях (12049 Бк/кг и 732 Бк/кг соответственно), экстенсивность инвазии составила 40 %, что характерно и для других биотопов с меньшей плотностью загрязнения радионуклидами.

Существуют разные точки зрения по поводу очагов описторхоза и взаимоотношений в системе «*O. felineus* – человек». Р.Г. Фатахов (1996) к основным дефинитивным хозяевам паразита относит диких хищников, подчеркивая, что человек стал играть существенную роль в распространении описторхоза только в последнее время из-за относительной молодости данной паразитарной системы. Некоторые авторы считают, что после своего формирования вид остался неизменным, меняя группы дефинитивных хозяев (Беэр, 2005). Появилось мнение (Пельгунов, 2008), что описторхоз имеет лишь антропоургические очаги, основным источником инвазии которых является человек и его домашние животные. Дикие животные при этом заражаются описторхозом за счет сильного паразитарного загрязнения среды в результате деятельности человека. Исследования, проведенные на территории Полесского заповедника, где более двух десятков лет не осуществляется деятельность человека, выявили заражение описторхозом хозяев всех типов (первые и вторые промежуточные, а также дефинитивные хозяева), при этом на отдельных участках рек зараженность плотвы превышала зараженность язя. Полученные результаты, скорее, доказывают мнение академика Е.Н. Павловского, считавшего, что для функционирования природного очага заболевания необходимо, чтобы возбудитель в течение смены своих поколений неограниченно долгое время существовал в природных условиях вне зависимости от человека. В таком очаге должны эволюционно сложиться определенные межвидовые взаимоотношения между возбудителем болезни, животными – донорами и реципиентами возбудителя, а также его переносчиками при наличии факторов внешней среды, благоприятствующих им или не препятствующих циркуляции возбудителя (Павловский, 1964).

Проведенные исследования показали, что в условиях белорусского Полесья заражение описторхозом регистрируется у всех типов хозяев – тем самым обеспечивается возможность замыкания цикла развития кошачьей двуустки в отсутствие человека, а значит и поддержания существующего здесь очага описторхоза.

Список литературы

Анисимова Е.И. Пенькевич В.А. Инвазированность трематодами *Opistorchis felineus* дефинитивных и промежуточных хозяев в Полесском радиационно-экологическом заповеднике // Весці НАН Беларусі. Сер. біял. навук, 2012. – № 4. – С. 117–120.

Беэр С.А. Биология возбудителя описторхоза. – Москва : Наука, 2005. – 336 с.

Павловский Е.Н. Природная очаговость болезней человека и краевая эпидемиология. – Москва ; Ленинград : Наука, 1964. – С. 17–26.

Пельгунов А.Н. К вопросу о природной очаговости описторхоза // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения : материалы IV Всерос. съезда паразитол. о-ва при РАН. - Спб : Лема, 2008. – Ч. 3. – С. 26–29.

Юрченко И.С., Иванцов Д.Н. Характеристика водоемов зоны отчуждения чернобыльской АЭС по степени зараженности описторхозом // Проблемы теории и практики современной науки : V Междунар. науч.-практ. конф. – Таганрог, 2016. – С. 120–124.

Фаттахов Р.Г. Экология паразитарных систем описторхид в условиях антропопресии : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Тюмень, 1996. – 50 с.

THE INFECTION OF MOLLUSCS BY PARTHENITES OF *OPISTHORCHIS FELINEUS* IN BELARUSIAN POLESSE

E.I. Anisimova¹, I.S. Yurchenko²

¹The State Research-Production Association “The Scientifically-Practical Centre of National Academy of Sciences of Belarus for bio-resources», Minsk, Belarus,
anis-zoo@yandex.ru

²Polesie State Radiation Ecological Reserve, Hoyniki, Belarus

The data on the extensity and intensity of opisthorchiasis in intermediate hosts in the Polesky radio-ecologicheskyy Reserve were given. Taking into consideration the epizootic and epidemiological significance of the occurrence and growth of opisthorchiasis in the southern part of Belarus, the problem is very urgent.

УДК 576.895.122:591.16

ГЕРМИНАЛЬНЫЕ МАССЫ КАК УНИВЕРСАЛЬНЫЕ ОРГАНЫ РАЗМНОЖЕНИЯ ПАРТЕНИТ ТРЕМАТОД

Г.Л. Атаев

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
г. Санкт-Петербург, атаев@herzen.spb.ru

Уже на протяжении нескольких десятилетий является общепризнанным, что формирование эмбрионов в редиях/спороцистах трематод происходит в результате развития генеративных клеток (ГК). Тем не менее, начиная с XIX века, продолжается дискуссия относительно природы последних. Основными теориями на сегодняшний день остаются теория метагенеза и теория гетерогонии. Соответственно, сторонники первой теории принимают ГК за соматические клетки, а современные последователи второй – за партеногенетические яйца. Ситуация осложняется разногласиями среди исследователей относительно формы

партеногенеза редий/спороцист. Более соответствует теоретическим представлениям и экспериментальным данным апомиктический вариант телитокции, очень редко описываемый для животных, однако широко распространенный среди растений. Основываясь исключительно на анализе ботанических объектов, генетические словари относят апомиксис к бесполому размножению, что еще больше запутывает дискуссию о природе ГК.

Остаются разногласия и относительно механизма размножения партенит. В ранних работах ГК отмечались как клетки, формирующиеся бессистемно в различных участках субтегументарной паренхимы. Позднее стало понятно, что центры мультпликации ГК могут иметь фиксированную локализацию и определенную структуру. Для обозначения подобных образований, состоящих из скоплений ГК и небольших эмбрионов, Брукс (Brooks, 1930) впервые употребил термин «герминальные массы» (ГМ). При этом он допускал умножение ГК как результат полиэмбрионии. На протяжении 40–50-х годов Корт с соавторами (Cort et al., 1954) описали ГМ у представителей различных семейств трематод и установили основные типы их строения. Однако, оставаясь сторонниками взглядов Брукса, эти авторы не развили теоретические представления о природе размножения редий/спороцист. Неясным оставался и механизм размножения партенит трематод, у которых не удалось обнаружить ГМ.

В 1960–70-е годы появились многочисленные исследования, посвященные размножению партенит. ГМ стали широко признаваться как особые образования, в которых идет пролиферация ГК. Одновременно допускалось умножение этих клеток вне ГМ (особенно для видов, у которых они не были найдены). Широкое распространение приобрело толкование ГМ как функциональных аналогов гонад. При этом по-прежнему признавалось (по крайней мере, для высших трематод) возникновение новых ГК из бластомеров эмбрионов (Гинецинская, 1968).

Важным этапом в изучении партенит стало появление коллективной монографии Добровольского с соавторами (1983). ГМ здесь была однозначно определена как гомолог яичника мариит. При этом отрицалась возможность пролиферации непосредственно ГК. Обосновывалось, что их деление всегда приводит к образованию двух неодинаковых по размерам бластомеров и должно трактоваться как неравномерное дробление. Пополнение же числа ГК может осуществляться исключительно за счёт деления недифференцированных клеток (НК). Последние также должны быть отнесены к герминальному материалу партенит, так как в результате их дифференциации образуются либо ГК, либо структурные элементы самих ГМ.

Такие выводы подразумевали универсальность ГМ как органа размножения партенит, однако, как уже отмечалось, они были описаны далеко не у всех трематод. Более того, в литературе многократно высказывалось мнение об отсутствии ГМ у материнских спороцист. На фоне недостатка новых экспериментальных данных в последующие годы обсуждение природы ГМ стало приобретать схоластический характер. Определенные аргументы в пользу признания ГМ как универсального органа размножения партенит всех генераций появились в результате анализа состава герминального материала мирацидиев, а также его развития на паразитической фазе материнской спороцисты (Добровольский и др., 2000; Dobrovolskij, Ataev, 2003). Выяснилось, что мирацидии разных трематод могут отличаться по составу генеративных элементов: (1) только НК, (2) НК и ГК, (3) только ГК. Это основные варианты, однако, есть и другие, являющиеся, очевидно, производными от них. Например, у *Echinostoma paraense* наряду с ГК обнаруживаются небольшие эмбрионы (Ataev et al., 2001), а в педогенетических личинках *Philophthalmus rhionica* находится зрелый эмбрион материнской редии, сформированный в процессе развития единственной ГК (Атаев, Добровольский, 1990).

В результате был сделан вывод, что герминальный материал мирацидиев представляет собой половой зачаток, а во многих случаях полностью сформированную ГМ. У ряда трематод закладка ГК вообще завершается на стадии мирацидиев. Следовательно, на паразитической стадии развития в материнских спороцистах таких видов невозможно обнаружить мультпликацию ГК. Функционально они представляют собой выводковые камеры, в которых протекает только эмбриогенез партенит следующей генерации.

Собственные данные позволяют предполагать, что детальный анализ механизма размножения партенит трематод любой генерации во всех случаях выявит наличие ГМ (Атаев, Добровольский, 1990; Ataev et al., 1997; Атаев и др., 2013; 2016 и др.). Последние могут

отличаться по числу, расположению, структуре и продуктивности. Наиболее сложно устроенные ГМ представляют собой отграниченные от паренхимы образования, в составе которых происходит пролиферация НК, дифференциация части из них в ГК и развитие последних в эмбрионы. Самый простой тип организации ГМ – небольшие скопления из нескольких НК, слабо отграниченных от паренхимы или вовсе флотирующих в схизоцеле партенит. Кроме этих крайних вариантов существует множество «промежуточных», различающихся, прежде всего, по сложности организации ГМ и степени их интеграции в паренхиматозный матрикс.

Список литературы

- Атаев Г.Л., Баженова Д.Р., Токмакова А.С. Размножение материнских спороцист *Schistosoma mansoni* // Паразитология. – 2016. – Т. 50, № 2. – С. 114–120.
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А. Развитие микрогемипопуляции партенит трематод *Philophthalmus rhionica* // Паразитология. – 1990. – Т. 24, № 6. – С. 499–508.
- Атаев Г.Л., Добровольский А.А., Токмакова А.С. Размножение партенит трематод *Leucochloridium paradoxum* (Trematoda: Leucochloridiida) // Паразитология. 2013. – Т. 47, 2. – С. 178–182.
- Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – Ленинград : Наука, 1968. – 411 с.
- Добровольский А.А., Галактионов К.В., Атаев Г.Л. Особенности организации генеративного материала и динамика размножения материнских спороцист трематод // Паразитология. – 2000. – Т. 34, № 1. – С. 14–22.
- Добровольский А.А., Галактионов К.В., Мухамедов Г.К., Синха Б.К., Тихомиров И.А. Партеногенетические поколения трематод // Труды Ленинградского общества естествоиспытателей. – 1983. – Т. 82, вып. 4. – 108 с.
- Ataev G.L., Dobrovolskij A.A., Avanesian A.V., Loker E.S. Germinal elements and their development in *Echinostoma caproni* and *Echinostoma paraensei* (Trematoda) miracidia // Journal of Parasitology. – 2001. – Vol. 87, iss. 5. – P. 1160–1164.
- Ataev G.L., Dobrovolskij A.A., Fournier A., Jourdane J. Migration and development of mother sporocysts of *Echinostoma caproni* (Digenea: Echinostomatidae) // Journal of Parasitology. – 1997. – Vol. 83, iss. 3. – P. 444–453.
- Brooks F.G. Studies on the germ-cell cycle of Trematodes // American Journal of Tropical Medicine and Hygiene. – 1930. – Vol. 12. – P. 299–340.
- Cort W.W., Ameel D.J., Van der Woude A. Germinal development in the sporocysts and rediae of the digenetic trematodes // Experimental Parasitology. – 1954. – Vol. 3, iss. 2. – P. 185–225.
- Dobrovolskij A.A., Ataev G.L. The nature of reproduction of digenea rediae and sporocysts // Taxonomy, ecology and evolution of metazoan parasites. – Universitaires de Perpignan. – 2003. – P. 249–273.

GERMINAL MASSES AS UNIVERSAL ORGANS OF REPRODUCTION OF TREMATODA PARTHENITES

G.L. Ataev

Herzen State Pedagogical University of Russia, Saint-Petersburg, ataev@herzen.spb.ru

This review analyses the main theories for the nature and the mechanisms of reproduction of trematoda parthenites. It is concluded that generative cells represent the only source of cells for the formation of embryos of rediae, sporocysts and cercariae. It is further argued that germinal masses are the organs for reproduction of parthenites. It is here where generative cells multiply through proliferation of undifferentiated cells. Further development of the embryos of parthenites of various species can occur within the germinal mass as well as in parenchyma or schizocoel cavity.

**ТРИ В ОДНОМ: НОТОКОТИЛИДЫ (TREMATODA, NOTOCOTYLIDAE)
ИЗ БЕЛОМОРСКИХ МОЛЛЮСКОВ *HYDROBIA VENTROSA***

А.Г. Гончар¹, К.В. Галактионов²

¹Санкт-Петербургский государственный университет;

²Зоологический институт РАН; г. Санкт-Петербург, Россия, anya.gonchar@gmail.com

Жизненные циклы подавляющего большинства трематод до сих пор остаются неизученными. Многие виды описаны только на основе марит. В таких случаях неизвестными остаются как морфология и биология других стадий, так и спектр промежуточных хозяев. При этом материал именно из промежуточных хозяев зачастую оказывается более доступным и, например, описывается множество церкарий – под своими именами, со своей классификацией. В итоге параллельно накапливаются данные о разных стадиях, и лишь в некоторых случаях удается их связать, определить, таким образом, как реализуется жизненный цикл.

Всё это в полной мере относится и к представителям сем. Notocotylidae. Таксономически значимые признаки марит (в первую очередь, число и расположение вентральных папилл) трудно различимы на тотальных препаратах. Церкарии нотокотилид относительно крупные, моностомные, с ротовой присоской и тремя глазками (Филимонова, 1985); их принадлежность к семейству установить достаточно легко. Однако определить церкарий до вида или хотя бы рода сложно – как из-за ограниченного набора дифференцирующих признаков, так и из-за того, что неизвестны соответствующие им мариты. Продуктивной оказалась идея классификации церкарий нотокотилид по строению главных собирательных каналов, сформулированная М. Ротшильд (Rothschild, 1938). У церкарий *Monostomi* в передней части он ровный, округлый; у *Imbricata* – с так называемой «петлёй»; у *Yenchingensis* – с выростом. Эти признаки достаточно стабильны на уровне вида, что позволяет использовать их при видовой идентификации церкарий, однако они варьируют у представителей одного рода, что не позволяет использовать их для характеристики таксонов надвидового ранга.

Материал для настоящего исследования собран в 2011–2015 гг. на Белом море в окрестностях ББС ЗИН РАН «Картеш». Редии и церкарии нотокотилид выделены из зараженных моллюсков *Hydrobia ventrosa*, а мариты – из кряквы *Anas platyrhynchos*. Морфологию эмитированных из гидробий зрелых церкарий изучали прижизненно на временных препаратах, уделяя первостепенное внимание размерным параметрам и строению выделительной системы. Определение марит проводили на живых экземплярах, а затем уточняли на изготовленных из них тотальных препаратах. Часть материала была зафиксирована в 70% этаноле для последующего выделения ДНК. Были амплифицированы и секвенированы маркерные последовательности ITS1 и фрагмента гена 28S rRNA.

В моллюсках *H. ventrosa* мы обнаружили церкарий трёх морфотипов: *Monostomi*, *Imbricata* и *Yenchingensis*. Молекулярные данные подтвердили, что эти морфотипы соответствуют трём разным видам. В крякве *A. platyrhynchos* мы нашли нотокотилид, относящихся к родам *Notocotylus* и *Paramonostomum*. Сопоставление полученных молекулярных и морфологических данных о маритах и церкариях позволило установить, что церкарии морфотипов *Monostomi* и *Imbricata* относятся к двум видам рода *Paramonostomum*, *P. alveatum* и *P. anatis* соответственно. Ранее считалось, что на Белом море распространен только первый из двух видов, экстенсивность и интенсивность заражения которым промежуточных и окончательных (водоплавающие) хозяев велика, вплоть до уровня эпизоотии (Кулачкова, 1954, 1979). Морфологические различия между маритами *P. alveatum* и *P. anatis* незначительны и сводятся к толщине стенок половой бурсы и расположению полового отверстия относительно точки бифуркации кишечника; отсюда и многочисленные случаи некорректной видовой идентификации. Сейчас очевидно, что *P. alveatum* и *P. anatis* сосуществуют в прибрежных экосистемах Белого моря, используя гидробий качестве первого

промежуточного хозяина. Интересен тот факт, что церкарии этих двух видов также отличаются по предпочтениям в выборе субстрата для инцистирования (Gonchar, Galaktionov, 2015).

Как показало сопоставление последовательностей ITS1 партенит и марит, церкарии морфотипа *Yenchingensis* относятся к роду *Notocotylus*. Прежде близкие по строению церкарии описывались Стандкардом (Stunkard, 1966) из моллюсков *H. salsa* на Атлантическом побережье США; Стандкардом экспериментально показано, что они принадлежат виду *N. atlanticus*. В Европе *N. atlanticus* ранее не регистрировали. Возможно, что на Белом море мы имеем дело с этим или близким ему видом.

Полученные данные позволили уточнить видовой состав и ход жизненных циклов патогенных паразитов водоплавающих птиц на Белом море, два из которых (*P. anatis* и *Notocotylus cf. atlanticus*) впервые отмечены для региона. При этом наглядно продемонстрирована высокая разрешающая способность сочетания морфологического и молекулярно-генетического подходов для расшифровки жизненных циклов трематод.

Список литературы

Кулачкова В.Г. Жизненный цикл и патогенное значение трематоды гаги *Paramonostomum alveatum* (Mehlis, 1846) // Труды проблемных и тематических совещаний ЗИН. Вып. 4 : VII совещание по паразитологическим проблемам. – Москва ; Ленинград, 1954. – С. 118–122.

Кулачкова В.Г. Гельминты как причина смертности обыкновенной гаги в вершине Кандалакшского залива // Экология и морфология гаг в СССР / отв. ред. А.А. Кишинский. – Москва, 1979. – С. 119–125.

Филимонова Л.В. Трематоды фауны СССР. Нотокотилиды. – Москва : Наука, 1985. – 128 с.

Gonchar A.G., Galaktionov K.V. Substratum preferences in two notocotylid (Digenea, Notocotylidae) cercariae from *Hydrobia ventrosa* at the White Sea // Journal of Sea Research. – 2015. – Vol. 113. – P. 115–118. – doi: 10.1016/j.seares.2015.07.006.

Rothschild M. Notes on the classification of cercariae of the super-family Notocotyloidea (Trematoda), with special reference to the excretory system // Novitates Zoologicae. – 1938. – Vol. 61, no. 2. – P. 75–83.

Stunkard H.W. The morphology and life-history of *Notocotylus atlanticus* n. sp., a digenetic trematode of eider ducks, *Somateria mollissima*, and the designation, *Notocotylus duboisi* nom. nov., for *Notocotylus imbricatus* (Looss, 1893) Szidat, 1935 // Biological Bulletin of the Woods Hole Marine Laboratory. – 1966. – Vol. 131, no. 3. – P. 501–515.

THREE IN ONE: NOTOCOTYLIDS (DIGENEA) FROM *HYDROBIA VENTROSA* SNAILS AT THE WHITE SEA

A.G. Gonchar¹, K.V. Galaktionov²

¹St Petersburg State University;

²Zoological Institute RAS; St Petersburg, Russia, anya.gonchar@gmail.com

Life cycles of most digenean species remain unknown, and this fully applies to members of family Notocotylidae. Identification of both adults and cercariae of this family is complicated. In current study we sampled notocotylids from *Hydrobia ventrosa* mudsnails and from mallard *Anas platyrhynchos* at the White Sea for both morphological and molecular (ITS1, partial 28S rRNA gene) investigations. Three kinds of notocotylid cercariae were discovered, belonging to three different morphotypes, as described by Rothschild: Monostomi, Imbricata and Yenchingensis. Molecular data confirm that these cercariae belong to three different species. Comparing them to identified specimens from a bird we conclude that these cercariae represent *Paramonostomum alveatum*, *P. anatis* and

Notocotylus cf. atlanticus species. Of these three only *P. alveatum* has been previously reported from this region. Our results are important for understanding the true diversity of notocotylids. They also support the idea that combining morphological and molecular approaches for elucidating digenean life cycles is quite efficient.

УДК 576.895.132:593.12(268.46)

НЕМАТОДЫ, АССОЦИИРОВАННЫЕ С ФОРАМИНИФЕРАМИ *REOPHAX CURTUS* В БЕЛОМ МОРЕ

Д.И. Горельшева, А.В. Чесунов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет,
кафедра зоологии беспозвоночных; г. Москва, Россия

Нематоды были найдены в живых фораминиферах *Reophax curtus* (размер раковины около 1 мм) в иле на глубине 30 м в Белом море. Нематоды обнаружены в 201 из 2337 вскрытых фораминифер, интенсивность инвазии составляет около 8,6%. Обычно нематоды расположены в самой молодой и самой большой камере с остатком живой цитоплазмы. Часто внутри одной особи нематоды располагаются семьями по несколько штук: самец, самка и ювенили. Число нематод внутри одной фораминиферы может варьировать от одной до шести и более особей.

Все самцы морфологически соответствуют семейству Camacolaimidae и, вероятно, роду *Camacolaimus* (амфид в виде запятой расположен выше уровня головных щетинок, часто имеется зуб как производное стомы, два прямых семенника, спикулы с ручками, изогнутыми вентрально, и т.д.). В то время как самцы небольшие, самки обладают крупным телом веретенообразной формы.

Все самцы сходны по внешнему виду, тогда как самки представлены двумя различными морфотипами. Морфотип 1 характеризуется наличием четырех головных щетинок, амфидами в виде запятых и парными настоящими антидромными яичниками. Морфотип 2 отличается отсутствием сенсилл на переднем конце тела, своеобразными парными яичниками, каждый из которых представлен кластером многочисленных и относительно небольших ооцитов с небольшой округлой герминативной зоной. Кишечник самок обоих морфотипов частично или полностью лишен внутреннего просвета и клеточных границ.

Очевидно, нематоды проводят значительную часть своего жизненного цикла в фораминиферах, где они питаются за счет хозяина.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант 15-04-02597 N.

КРАТКИЙ ОБЗОР ОСОБЕННОСТЕЙ БИОЛОГИИ КОКЦИДИИ *ALVEOCYSTIS INTENSTINALIS*

С.А. Денисова, Г.Г. Паскерова

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных,
г. Санкт-Петербург, Россия; zoo_inv@spbu.ru

Alveocystis intestinalis — единственный вид кокцидий рода *Alveocystis*, который паразитирует в клетках кишечного эпителия приапулид *Priapulus caudatus*, *Halicryptus spinulosus*. Для данного вида характерен типичный жизненный цикл кокцидий, входящих в состав сем. Eimeriidae. Впервые *A. intestinalis* был подробно описан А.Е. Бельтеновым (1980, 1983) на материале, собранном в Кандалакшском заливе Белого моря (*P. caudatus*, *H. spinulosus*); прижизненные наблюдения ооцист и мерозоитов были использованы им для изучения процессов споруляции и ее длительности, морфология различных стадий жизненного цикла изучалась на окрашенных гистологических срезах и мазках.

Шизогония и гамогония протекают в клетках хозяина. Ооцисты выводятся во внешнюю среду, где осуществляется спорогония. Заражение хозяина происходит при поедании им инвазионных ооцист.

Так как опытов по экспериментальному заражению провести не удалось, невозможно точно судить о количестве и последовательности агамных генераций, однако было зафиксировано отчетливо выраженное морфологическое разнообразие шизонтов и мерозоитов, что позволяет предполагать наличие нескольких бесполовых поколений. Для части мерозоитов (последней агамной генерации) характерна половая дифференцировка.

В результате микрогаметогенеза образуются 2-жгутиковые крупные веретеновидные микрогаметы с небольшим ядром с гетерохроматином по периферии. Необычно наличие в микрогаметах большого количества амилопектина. Все эти признаки позволяют относить микрогаметы *A. intestinalis* к наиболее древнему, примитивному типу.

В процессе макрогаметогенеза происходит накопление амилопектина в виде крупных гранул и образование оболочки макрогаметы. Гранулы амилопектина занимают почти весь объем макрогаметы, и от цитоплазмы остается лишь тонкая сеть между ними, а также небольшая по размеру центральная ядродержащая часть. Кроме того, присутствуют стенкообразующие тела (СОТ) типа I, которые у кокцидий принимают участие в образовании наружного слоя оболочки ооцисты (Костыгов, 2000).

Неспорулированные ооцисты морфологически неотличимы от макрогамет. Они также содержат крупные гранулы амилопектина, располагающиеся по периферии клетки. Их стенка, сильно преломляющая свет, на переднем конце образует микропиле.

Спорулированные ооцисты содержат, как правило, 4 спорозоида (Костыгов, 2000), хотя Бельтеновым было зафиксировано от 2 до 16-ти спорозоитов. Спорозоиты обычно погружены задним концом в крупное остаточное тело, которое содержит главным образом неиспользованные в ходе споруляции гранулы амилопектина.

Необычна длительность споруляции ооцист (не менее 25 суток). Эту особенность биологии *A. intestinalis* стоит рассматривать как примитивный признак. Длительные сроки споруляции позволяют ооцистам сохраняться во внешней среде в течение всего зимнего периода, а завершение споруляции совпадает с появлением молодых особей приапулид, что обеспечивает их своевременное эффективное заражение.

Список литературы

Бельтенов А.Е. *Alveocystis intestinalis* n. g., n. sp., новый вид кокцидий из кишечника приапулид // Вопросы паразитологии водных беспозвоночных животных. – Вильнюс, 1980. – С. 10–11.

Бельтенеv А.Е. Жизненный цикл *Alveocystis intestinalis* gen. n., sp. n. (Sporozoa, Coccidiomorpha) – паразита кишечника приапулид // Вестн. Ленингр. ун-та. – 1983. – № 15, вып. 3. – С. 11–20.

Костыгов А.Ю. Морфология макрогамет и ооцист *Alveocystis intestinalis* (Sporozoa: Coccidia) // Паразитология. – 2000. – Т. 34. – С. 4.

BIOLOGICAL FEATURES OF ALVEOCYSTIC INTENSTINALIS (COCCIDIA): A BRIEF REWIEW

S.A. Denisova, G.G. Paskerova

Saint Petersburg State University, Department of Invertebrate Zoology,
Saint Petersburg, Russia; zoo_inv@spbu.ru

Alveocystis intestinalis is the only coccidian species, which parasites in intestinal cells of the family Priapulidae. It is characterized by typical life cycle of coccidian parasites in the Eimeridae family. *Alveocystis* was first investigated by Beltenev A.E. in the Kandalaksha Gulf in 1980. This short review contains general data about biological features concerning morphology of life cycle and propagation of *Alveocystis* genus.

УДК 576.895.122:597.2/.5(262.81)

ИЗМЕНЕНИЯ ФАУНЫ ТРЕМАТОД РЫБ ДЕВЕЧИНСКОГО ЛИМАНА СРЕДНЕГО КАСПИЯ ЗА ДЛИТЕЛЬНЫЙ ПЕРИОД НАБЛЮДЕНИЙ

Ш.Р. Ибрагимов, Е.В. Шакаралиева

Институт зоологии Национальной академии наук Азербайджана, г. Баку, Азербайджан;
shaig-ibrahimov@rambler.ru

Девичинский лиман (оз. Агзыбир) расположен в западной части Среднего Каспия в 130 км северо-западнее г. Баку. Площадь этого водоема 1600 га, глубина до 2 м. Будучи изолированным от моря узкой береговой полосой, он питается водами впадающих сюда рек, излишек воды выносится в море через каналы. Температура воды в лимане в течение года колеблется в пределах 0–27 °С. Весной, в период половодья минерализация воды в лимане снижается до 3‰, летом же из-за интенсивного испарения она повышается до 5,7‰. Грунт илистый, среди высших растений доминирует тростник. В зоопланктоне отмечено 28 видов, преобладают копеподы, зообентос состоит из 37 видов, доминируют личинки хирономид. Из рыб здесь обитают щука, вобла, кутум, красноперка, линь, лещ, рыбец, уклейка, сазан, колюшка, гамбузия и окунь, из амфибий – озерная лягушка, из рептилий – водяной уж, болотная и каспийская черепахи. Этот водоем – важнейшее место гнездования и зимовки водоплавающих птиц, в том числе и рыбоядных (Султанов, 2000).

У рыб Девичинского лимана до настоящего времени различными исследователями отмечено 37 видов трематод. Так, 1965–68 гг. Г.А. Пашаев (1970) исследовал в этом водоеме 427 экз. рыб и обнаружил 21 вид трематод (*Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*, *Bunocotyle cingulata*, *Asymphylogora imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Parasymphylogora markewitschi*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum elongatum*, *Orientocreadium siluri*, *Allocreadium isoporum*, *Sphaerostomum bramae*, *Tylodelphys clavata*, *Bolbophorus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus*

variegatus, *Tetracotyle* sp., *Clinostomum complanatum*, *Ascocotyle coleostoma*), в 1974–79 гг. С.С. Мирзоева (1982) обследовав здесь 429 экз. рыб зарегистрировала 16 видов трематод (*Asymphylogora imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Azygia lucii*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Clinostomum complanatum*), в 1985–89 гг. Ш.П.Ибрагимов (2012) у исследованных им 277 экз. рыб нашел 18 видов трематод (*Asymphylogora demeli*, *A. imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Azygia lucii*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paraspathaceum*, *D. pungitii*, *D. rutila*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum revicaudatum*, *P. cuticola*, *Clinostomum complanatum*).

Нами в 2007–12 гг. в Девечинском лимане методом полных паразитологических вскрытий (Быховская-Павловская, 1985) обследовано 323 экз. рыб, у которых обнаружено 24 вида трематод (*Asymphylogora demeli*, *A. imitans*, *A. kubanica*, *A. tincae*, *Phyllodistomum folium*, *Azygia lucii*, *Sphaerostomum bramae*, *Diplostomum chromatophorum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paraspathaceum*, *D. pungitii*, *D. rutila*, *D. spathaceum*, *D. volvens*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*, *Bolbophorus confusus*, *Hysteromorpha triloba*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *P. cuticola*, *Clinostomum complanatum*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Apophallus donicus*).

При рассмотрении приведенных выше данных сразу же бросается в глаза, что 12 видов (*Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*, *Bunocotyle cingulata*, *Parasymphylogora markewitschi*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum elongatum*, *Orientocreadium siluri*, *Allocreadium isoporum*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus variegatus*, *Tetracotyle* sp., *Ascocotyle coleostoma*) из трематод, зарегистрированных Г.А. Пашаевым (1970) в 1965 – 68 гг., позднее никем не были найдены. Такое изменение в фауне трематод рыб имеет следующие причины. Так, отсутствие видов *Bucephalus polymorphus* и *Rhipidocotyle companula*, завершающих свое развитие в хищных рыбах, связано с тем, что минерализация воды лимана повысилась и летом, в период сильного испарения, может достигать 3–5‰, в то время как первые промежуточные хозяева этих двух видов трематод, типично пресноводных двустворчатые моллюски рода *Anadonta*, не переносят минерализации воды выше 1 – 1,5‰. *Bunocotyle cingulata*, первый промежуточный хозяин которого – моллюск *Hydrobia stagnalis*, а второй – веслоногие ракообразные, характерен для типично морских рыб Каспийского моря. Установление в лимане фактически озерного гидрологического режима в результате изоляции его от моря и осуществление связи с Каспием только через каналы здесь уже не встречаются морские рыбы, зараженные этим паразитом.

Orientocreadium siluri был отмечен у сома, а *Bunodera luciopercae* – у судака. Начиная с 1970-х годов, эти рыбы уже не обитают в лимане, в результате чего не встречается и эта трематода. Дефинитивными хозяевами *Ascocotyle coleostoma* являются пеликаны и хищные млекопитающие. Пеликаны уже не встречаются здесь, а для питания хищных млекопитающих рыбой нет условий.

Среди трематод, указанных Г.А. Пашаевым (1970) для рыб, не оказалось представителей рода *Diplostomum*, хотя из-за наличия здесь большого количества брюхоногих моллюсков и рыбадных птиц есть все условия для циркуляции этих гельминтов. Можно предположить, что этот автор не исследовал хрусталики глаз рыб, где локализуются метацеркарии диплостомумов. Не были им отмечены и виды *Azygia lucii*, *Tylodelphys podicipina* и *Posthodiplostomum brevicaudatum*, причиной чего может быть слабая зараженность рыб этими паразитами.

С.С. Мирзоева (1982), проводившая гельминтологическое исследование рыб Девечинского лимана примерно через 10 лет после Г.А. Пашаева, по указанным выше причинам не нашла здесь *Bucephalus polymorphus*, *Rhipidocotyle companula*, *Bunocotyle cingulata*, *Parasymphylogora markewitschi*, *Bunodera luciopercae*, *Phyllodistomum elongatum*, *Orientocreadium siluri*, *Allocreadium isoporum*, *Apharhyngostrigea cornu*, *Ichthyocotylurus variegatus*, *Tetracotyle* sp., *Ascocotyle coleostoma*, но дополнительно зарегистрировала *Azygia lucii*, *Diplostomum commutatum*, *D. helveticum*, *D. mergi*, *D. paracaudum*, *D. volvens*, *Tylodelphys podicipina*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*.

Ш.П. Ибрагимов (2012) обнаружил все, за исключением *Diplostomum paracaudum* и *Apharhyngostrigea cornu*, виды, отмеченные С.С. Мирзоевой, а вдобавок также *Asymphylogora*

demeli, *Diplostomum chromatophorum*, *D. pungitii* и *D. rutili*. Можно с уверенностью утверждать, что необнаружение предыдущими авторами вида *D. pungitii*, специфичного для колюшек, связано с тем, что они не исследовали обитающую здесь малую южную колюшку. Изменение же видового состава представителей рода *Diplostomum* может зависеть от колебания состава и количества зимующих здесь рыбающих птиц в различные годы.

В результате исследований, проведенных нами в 2007–12 гг., для фауны Девечинского лимана впервые указаны *Phyllodistomum folium*, *Diplostomum spathaceum* и *Apophallus donicus*, а виды *Sphaerostomum bramae* и *Bolbophorus confusus* отмечены впервые после Г.А. Пашаева.

Сравнение видового разнообразия трематод рыб Девечинского лимана за длительный период (1965–2012 гг.) показало, что с 60-х до 70-е годов прошлого столетия в результате изменений в гидрологическом режиме этого водоема и фауне свободноживущих организмов, служащих промежуточными или дефинитивными хозяевами определенных видов трематод, в частности повышения степени минерализации воды, исчезновения двустворчатых моллюсков рода *Anadonta*, сома и судака, некоторые виды данной группы гельминтов уже не отмечаются в этом водоеме, зато здесь зарегистрированы новые для фауны виды. В текущее столетие, в связи с тем, что в гидрологии лимана и в составе ее гидрофауны не происходило существенных изменений, наступила стабилизация в видовом разнообразии трематод, принципиальных изменений не было, лишь несколько увеличилось количество зарегистрированных видов.

Список литературы

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. – Ленинград : Наука, 1985. – 122 с.

Ибрагимов Ш.Р. Паразиты и болезни рыб Каспийского моря (эколого-географический анализ, эпизоотологическая и эпидемиологическая оценка). – Баку : Элм, 2012. – 400 с.

Мирзоева С.С. Трематоды рыб и птиц Дивичинского лимана Каспийского моря : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Баку, 1983. – 22 с.

Пашаев Г.А. Гельминтофауна рыб в нерестово-вырастных хозяйствах Азербайджана : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Баку, 1970. – 28 с.

Султанов Э.Г. Девечинский лиман // Потенциальные Рамсарские угодья (водно-болотные угодья международного значения) Азербайджана. – Баку : Wetlands International Publication, 2000. – С. 84–87.

THE CHANGES OF TREMATODA FAUNA OF FISH FROM THE DEVECHI FIRTH OF MIDDLE CASPIAN OVER A LONG PERIOD OF OBSERVATION

Sh.R. Ibrahimov, Y.V. Shakaraliyeva

Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Azerbaijan, Baku, Azerbaijan;
shaig-ibrahimov@rambler.ru

The comparison of species diversity of trematodes of fish of the Devechi firth over a long period (1965-2012) has shown that the from 60 to the 70 years of the last century as a result of changes in the hydrological regime of the water body and the fauna of free-living organisms that serve as intermediate or definitive hosts of certain species of trematodes, in particular increasing the degree of salinity, disappearance of bivalves kind *Anadonta*, catfish and pike-perch some species of this group of worms is no longer observed here, but some new species are registered. In current century, due to the fact that in the hydrology of the firth and in its hydrofauna no significant changes occurred, the stabilization of the trematode species diversity have became, have been only a slight increase in the number of registered species.

ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИЕ ФЕРМЕНТЫ И ИХ ИНГИБИТОРЫ У ЦЕСТОД

Г.И. Извекова, Т.В. Фролова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок, Россия; izvekov@ibiw.yaroslavl.ru

Для установления тесных взаимоотношений при попадании в организм хозяина паразит должен метаболически, физиологически и биохимически адаптироваться к жизни в этих условиях. Основные адаптации связаны с потреблением пищевых ресурсов. Всем паразитическим организмам необходимо проникнуть в другую среду, преодолев тканевой барьер, получить питательные вещества и избежать иммунного ответа хозяина. Для всего этого паразиты обладают определенным набором протеиназ.

Личиночные стадии цестод осуществляют тканевую инвазию, в которой участвуют различные протеиназы. В силу своего эпидемиологического значения большой интерес вызывают исследования, касающиеся различных сторон функционирования цестод родов *Taenia* и *Echinococcus*. Идентифицирована и очищена цистеиновая протеиназа из стенки цист *T. crassiceps*, которая быстро разрушает иммуноглобулин IgG человека при кислых значениях pH. Высокая скорость оборота протеиназ клеточной стенки цист свидетельствует об их ключевой роли в питании паразита и подавлении иммунного ответа хозяина (Baig et al., 2005). Идентифицированы и охарактеризованы две катепсин В-подобные пептидазы из метацестод *Echinococcus multilocularis*. Установлено, что эти ферменты играют важную роль в переваривании белка при питании паразита, а их инактивация может препятствовать выживанию паразита в хозяине.

Установлено, что гельминты, паразитирующие в кишечнике позвоночных животных различных классов, обладают протеолитической активностью. Наличие протеолитической активности в гомогенатах показано для цестод *Triaenophorus nodulosus*, *Eubothrium rugosum* и *Caryophyllaeus laticeps* (Кузьмина и др., 2000), обитающих в кишечниках щуки, налима и леща соответственно. Также протеолитическая активность обнаружена в гомогенатах цестод *Alcataenia larina* и *Tetrabothrius minor* из кишечника птиц (моевки и глупыша соответственно) (Куклина, 2012). Способность цестод гидролизовать субстраты в окружающей среде, очевидно, объясняется присутствием мембранно-связанных ферментов, ассоциированных со щеточной каймой мембраны тегумента. В настоящее время показано, что цестоды не только продуцируют собственные гидролазы, но захватывают и адсорбируют ферменты хозяина, в том числе и протеиназы.

Одним из факторов, влияющих на уровень активности пищеварительных ферментов хозяина, может быть заражение паразитами, и, в частности, цестодами. Работы по изучению влияния цестод на активность пищеварительных ферментов хозяев малочисленны, а полученные данные противоречивы. Установлено влияние заражения цестодами *Caryophyllaeus laticeps*, *Triaenophorus nodulosus* и *Eubothrium rugosum* из кишечника рыб (леща, щуки и налима соответственно), а также цестодами *Alcataenia larina*, *A. armillaris*, *Tetrabothrius erostris* и *T. jaegerskioeldi* из кишечника птиц (моевки, толстоклювой и тонкоклювой кайр) на активность основных гидролитических ферментов их хозяев. Высказано предположение, что одна из причин снижения активности протеиназ у зараженных хозяев может быть связана с частичным их ингибированием на поверхности тегумента цестод.

Кишечные паразиты менее подвержены действию иммунных систем хозяина, но должны противостоять действию пищеварительных ферментов. У гельминтов есть несколько механизмов защиты от протеиназ хозяина (секреция ингибиторов, муцина, структура белковых молекул покровных тканей, специфичность действия ферментов и др.). Для выживания в организме хозяина паразитическим червям необходимо наличие специфических ингибиторов протеиназ, которые способны эффективно инактивировать протеиназы хозяина в их среде обитания. Ингибиторы протеиназ контролируют активность этих ферментов. Ингибиторы, так

же как и протеиназы, могут принимать участие в отражении иммунной защиты хозяина (Dzik, 2006).

Если у нематод обнаружены ингибиторы всех классов протеиназ (аспартиловых, сериновых, цистеиновых и металлопротеиназ), которые встречаются на различных стадиях жизненного цикла паразитов, то у цестод к настоящему времени установлено существование только ингибиторов сериновых протеиназ – трипсина и химотрипсина. Это может быть связано как с различиями в жизненном цикле этих групп гельминтов и соответственно барьерами, преодолеваемыми паразитами при проникновении в хозяина, так и с недостаточной изученностью ингибиторов цестод. Исследованы некоторые характеристики ингибиторов протеиназ из экстрактов плероцеркоидов *Ligula intestinalis*. Значительное внимание при исследовании ингибиторов протеиназ у личинок цестод уделяется представителям родов *Taenia* и *Echinococcus*. Серия работ посвящена исследованию ингибирования активности протеиназ цестодой *Hymenolepis diminuta*, паразитирующей в кишечнике крыс (Pappas, 1987; Pappas, Uglem, 1990). Показано, что адсорбционная поверхность червей взаимодействует с ферментами хозяина, в результате чего изменяется их активность. При низкой концентрации фермента процент его инактивации значительно выше, чем при высокой. Хотя инактивация трипсина и химотрипсина сходны, высказано предположение, что это отдельные процессы. Выдвинуто предположение о присутствии инактиваторов, связывающих ферментные контакты трипсина на поверхности червя. По-видимому, инактивация сопровождается небольшими структурными или конформационными изменениями фермента, затрагивающими только его активность в отношении высокомолекулярных субстратов, поскольку инактивированный фермент полностью сохраняет активность по отношению к низкомолекулярным субстратам.

В заключение следует отметить, что на разных стадиях жизненного цикла цестоды не только обладают собственными протеиназами, но и способны адсорбировать аналогичные ферменты из среды обитания и использовать их для гидролиза нутриентов. Наряду с этим паразиты продуцируют ингибиторы протеиназ. Секреция паразитом ингибиторов ферментов хозяина доказывает, что эти ингибиторы играют важную роль в жизнедеятельности паразита. Они продуцируются паразитами для предотвращения гидролиза протеиназами хозяина и выживания. Очевидно, ингибиторы протеиназ у личинок в первую очередь противостоят иммунному ответу хозяина, в то время как ингибиторы протеиназ половозрелых цестод, обитающих в кишечнике позвоночных хозяев, защищают гельминтов от гидролиза кишечными ферментами. Двойственность адаптаций гельминтов к условиям существования проявляется во взаимоотношениях с ферментами хозяина на микроуровне: с одной стороны, паразит использует эти ферменты для гидролиза белковых компонентов пищи, с другой – на поверхности тегумента осуществляется ингибирование протеиназ. Кроме того, во многих случаях присутствие паразита в кишечнике хозяина влияет на активность протеолитических ферментов последнего. Все это иллюстрирует комплексный характер физиологических взаимоотношений между паразитом и хозяином. Изучение механизмов, лежащих в основе этих взаимоотношений, – одна из основных задач паразитологии.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 15-04-02474.

Список литературы

Baig S., Damian R.T., Molinari J.L. et al. Purification and characterization of a metacestode cysteine proteinase from *Taenia solium* involved in the breakdown of human IgG // *Parasitology*. – 2005. – Vol. 131, iss. 3. – P. 411–416.

Кузьмина В.В., Извекова Г.И., Куперман Б.И. Особенности физиологии питания цестод и их хозяев–рыб // *Успехи современной биологии*. – 2000. – Т. 120, № 4. – С. 384–384.

Куклина М.М. Сопряженность процессов пищеварения у глупыша *Fulmarus glacialis* и паразитирующей в нем цестоды *Tetrabothrius minor* (Cestoda: Tetrabothriidae) // *Доклады Академии наук*. – 2012. – Т. 446, № 3. – С. 350–353.

Dzik J.M. Molecules released by helminth parasites involved in host colonization // *Acta Biochimica Polonica*. – 2006. – Vol. 53, no. 1. – P. 33–64.

Pappas P.W. *Hymenolepis diminuta*: interactions of the isolated brush border membrane with proteolytic enzymes // *Experimental Parasitology*. – 1987. – Vol. 64, iss. 1. – P. 38–47.

Pappas P.W., Uglem G.L. *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) liberates an inhibitor of proteolytic enzymes during in vitro incubation // *Parasitology*. – 1990. – Vol. 101, iss. 3. – P. 455–464.

PROTEOLYTIC ENZYMES AND THEIR INHIBITORS IN CESTODES

G.I. Izvekova, T.V. Frolova

Institute for Biology of Inland Waters, RAS; Borok, Russia

Complex physiological relationships between a parasite and its host are evidenced by the following facts. Cestodes are able to produce their own proteolytic enzymes or to adsorb and utilize host proteinases, on the one hand, secreting inhibitors of these enzymes, on the other. Apparently, inhibitors of proteinases in larval cestodes primarily serve for suppression of host immune response, while in the adult worms living in the vertebrate intestine these inhibitors mostly protect them against the hydrolysis by intestinal proteinases. Besides, the presence of the parasite in the intestine often entails changes in the activity of host proteolytic enzymes.

УДК 576.895.121:591.524

АДАПТАЦИИ ЦИСТИЦЕРКОИДОВ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ CYCLOPHYLLIDEA (CESTODA)

Л.А. Ишигенова

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
г. Новосибирск, Россия; ishigenova@ngs.ru

Личинки цестод характеризуются исключительным разнообразием и отличаются своеобразием морфологии, онтогенеза и экологии. К настоящему времени описано более 70 морфологических типов метацестод, и это далеко не исчерпывает их разнообразия.

Современная система цестод построена, главным образом, на морфологических признаках половозрелых стадий. Однако весь комплекс видоспецифичных признаков, присущих тому или иному виду, проявляется только в процессе реализации его жизненного цикла. Сравнительная эмбриология является основным методом реконструкции происхождения и филогенеза цепней ввиду отсутствия палеонтологических данных. Вследствие этого проблема уточнения и расшифровки жизненных циклов ленточных червей приобретает все большую актуальность.

Разработка критериев для систематизации метацестод является одной из первоочередных задач для дальнейшего развития этой области, поскольку на настоящий момент отсутствует общепризнанная классификация личиночных стадий. Изучение морфогенеза метацестод позволяет существенно уточнить родовые и видовые диагнозы новой категорией признаков. Таким образом, полученные данные о строении личиночных стадий и раннем онтогенезе могут служить не только важными систематическими признаками, но и основой для коррекции существующей таксономии цестод.

Гименолепидиды изученных нами видов включают 4 модификации личинок: церкоциста, уроциста, пектоцерк, фрагментоцерк. Последние две модификации описаны нами впервые (Ишигенова, 2011).

Церкоциста. К данной модификации цистицеркоидов изученных нами видов относятся метацестоды рода *Staphylocystis* Villot, 1877. Организация этих цистицеркоидов имеет ряд характерных особенностей, касающихся морфологии церкомера и цисты – основных признаков строения цистицеркоидов.

Уроциста. *Urocystis* Villot 1880 создан для полицефалических цистицеркоидов, найденных у *Glomeris lumbatus*. Цистицеркоид *U. prolifer* развивается по типу бластогенеза, происходящему по всей поверхности материнской особи. Большая численность личинок *U. prolifer*, попавших в кишечник одного окончательного хозяина от нескольких промежуточных хозяев, обеспечивает высокую вероятность перекрестного оплодотворения.

Пектоцерк. При паразитологическом изучении жуков-мертвоедов *Oiceoptoma thoracicum* (Linnaeus, 1758) зарегистрировано природное заражение цистицеркоидами *Neoskrjabinolepis schaldybini*. Церкомер пектоцерка имеет несколько крупных неправильной формы гребней, что относит его к самостоятельной модификации (Гуляев, Ишигенова, 2008).

Фрагментоцерк. *Passerilepis stylosa* – гименолепидида, в половозрелом состоянии паразитирующая у птиц. На примере этой метацестоды описан процесс фрагментации церкомера, который, возможно, служит проявлением стратегии, защищающей метацестоду от ответной реакции хозяина. Фрагментирующийся церкомер личинки дал основание для выделения новой модификации эуцистицеркоидов – фрагментоцерка.

Дилепидиды изученных нами видов включают 2 модификации.

Моноцерк. Моноцерк отличается отсутствием церкомера на всех стадиях личиночного развития. Формирование цистицеркоида происходит внутри фибриллярной цисты.

Плакоцерк. От спонтанно инвазированных жуков-копрофагов (*Geotrupes*) и кивсяков (*Cylindrojulus*) описаны цистицеркоиды цестоды *Unciunia raymondi* – паразита дроздов (*Turdus*) Палеарктики. Своеобразие морфогенеза церкомера позволило выделить цистицеркоид *U. raymondi* в самостоятельную модификацию – плакоцерк (Гуляев, Ишигенова, 2003).

При изучении онтогенеза метацестод возникает дискуссионный вопрос о признаках, признанных приоритетными при изучении жизненных циклов цестод. Выделяются наиболее часто используемые для этой цели признаки: 1) первичная полость, 2) церкомер, 3) способ ретракции/инвагинации сколекса. Многими исследователями для выделения групп метацестод также используются следующие признаки: эмбриональные оболочки, систематическое положение промежуточных хозяев-беспозвоночных и локализация метацестоды.

При исследовании морфологии цистицеркоидов изученных видов мы пришли к мнению, что помимо традиционно используемых признаков для выделения различных модификаций метацестод необходимо также использовать следующие признаки:

– место автотомии церкомера (в организме какого хозяина происходит автотомия церкомера – окончательном или промежуточном; обрастание церкомером цисты, а соответственно отделяется он или нет в теле промежуточного хозяина);

– наличие или отсутствие запирающих клапанов, от чего зависит эндогенное или экзогенное формирование сколекса;

– анцестральное (предковое) строение экскреторного атриума;

– ранняя инвагинация перспективной части личинки в заднюю часть сомы, вызывающая утрату экскреторного атриума.

Представленный сравнительный анализ систем метацестод и имагинальных форм изученных видов, показал, что предложенная система морфологических признаков личиночных форм может применяться в таксономии цестод наряду с традиционно используемыми.

Список литературы

Ишигенова Л.А. Морфогенез цистицеркоидов цестод семейств Hymenolepididae и Dilepididae (Cyclophyllidea) : автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.04. – Новосибирск, 2011. – 22 с.

Гуляев В.Д., Ишигенова Л.А. О жизненном цикле *Unciunia raymondi* Gigon, Deuret, 1991 (Cestoda, Cyclophyllidea, Dilepididae) // Паразитология. – 2003. – Т. 38, вып. 5. – С. 411-417.

Гуляев В.Д., Ишигенова Л.А. Пектоцерк – новый морфологический тип цистицеркоидов *Neoskrjabinolepis* (Hymenolepididae) // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: материалы IV Всерос. съезда Паразитол. об-ва при РАН. – Санкт-Петербург, 2008. – Т. 1. – С. 204.

ADAPTATIONS OF CYSTICERCIDS OF SOME REPRESENTATIVES CYCLOPHYLLIDEA

L.A. Ishigenova

Institute of systematic and ecology of animals, Siberian Branch of RAS,
Novosibirsk, Russia, ishigenova@ngs.ru

The modern system of cestodes is based primarily on morphological characters of adult stages. However, all complex of characters at species level manifest only in the process of realization of life cycle. The comparative embryology is the main method of reconstruction of the origin and phylogeny of tapeworms due to the lack of paleontological data.

УДК 576.89:597.551.2(282.247.41)

ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ МОЛОДИ КАРПОВЫХ РЫБ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ ОРГАНИЗМАМИ В ВОЛГО-КАСПИЙСКОМ РЕГИОНЕ

А.В. Конькова

Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
г. Астрахань, Россия; avkonkova@ Rambler.ru

Проведение паразитологического мониторинга рыб невозможно без изучения паразитофауны их молоди и особенно исследований динамики зараженности рыб разных возрастных групп, сведения о которой являются необходимыми для оценки и прогнозирования эпизоотической ситуации в исследуемом водоеме. Данная работа вызвана необходимостью осуществления паразитологического обследования молоди промысловых видов рыб ввиду отсутствия современных и полноценных сведений о фауне паразитов молоди, в первую очередь, таких объектов промысла как лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и вобла *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870) Волго-Каспийского региона.

Зараженность молоди воблы и леща паразитическими организмами оценивали на основании проведенного в 2015 г. полного паразитологического анализа 505 экз. рыб: в июне личинок и мальков отбирали волокушей во временно заливаемых водоемах (полях) дельты р. Волга и в прибрежной зоне водотоков, расположенных у населенных пунктов Икринное, Ямное, Ново-Васильево, Мултаново, Забузан, Шагано-Кондаковка, Камардан; сбор сеголетков, годовиков и двухлетков рыб в июне, августе, сентябре осуществляли 4,5 метровым тралом в западной акватории северной части Каспийского моря. Сбор и обработку паразитологического материала проводили по общепринятым методикам (Быховская-Павловская, 1985).

В результате проведенных работ установлено, что паразитофауна обследованных в полях личинок и мальков карповых рыб была представлена моно- и дигенетическими сосальщиками. К первой группе относились плоские черви рода *Dactylogyrus* – *Dactylogyrus* sp. (Monogenea: Dactylogyridae), ко второй – гельминты *Apophallus muehlingi* (Trematoda:

Heterophyidae), *Diplostomum clavatum* (син. *Tylodelphys clavata*) и *Posthodiplostomum cuticola* (Trematoda: Diplostomidae). Молодь карповых рыб во временно заливаемых водоемах дельты р. Волги и в прибрежной зоне водотоков, прилегающих к полям, в значительной степени подвергалась заражению *A. muehlingi*. В зависимости от района исследования экстенсивность инвазии рыб данной трематодой варьировала от 9,09 до 46,15%. Наряду с этим, *A. muehlingi* являлся и самым распространённым паразитом – во всех обследованных полях (кроме Грушевского поля у с. Икряное) были обнаружены личинки рыб, инвазированные метацеркариями этого гельминта. В большинстве случаев инцистированные личинки *A. muehlingi* регистрировали у молоди воблы, что обусловлено более продолжительным периодом ее нахождения в речной системе по сравнению к другими видами карповых рыб – ввиду того, что производители воблы нерестуют раньше остальных рыб этого семейства.

У зараженных рыб метацеркарии *A. muehlingi* локализовались в мышечной ткани, на хвостовом плавнике и у его основания. Максимальная интенсивность инвазии молоди воблы данным гельминтом составила 21 экз., леща – 9 экз. Заражению другим дигенетическим сосальщиком, *P. cuticola*, подвергались только личинки воблы с единичной интенсивностью инвазии. Помимо двух указанных трематод у молоди карповых рыб встречался еще один представитель дигеней – трематода *D. clavatum*. Она была отмечена в стекловидном теле у 7,40% лещей (с единичной интенсивностью инвазии).

У сеголетков карповых рыб в Северном Каспии по сравнению с личинками и мальками перед скатом в полях отмечено изменение качественного состава паразитофауны. Так, помимо личиночных стадий трематоды *A. muehlingi* в мышечной ткани у 11,76% лещей выявляли и метацеркарии трематоды *Paracoenogonimus ovatus* (Trematoda: Prohemistomidae). Наряду с этим, в паразитофауне рыб в этот период стали отмечать и паразитов морского комплекса – личинок *Anisakis schupakowi* (Nematoda: Anisakidae), выявленных на кишечнике у 5,88% сеголетков леща. В свою очередь, представители моногены рода *Dactylogyrus* в паразитофауне обоих видов карповых рыб не были обнаружены, что свидетельствовало о том, что повышение солености воды по мере ската рыбы из реки в море угнетающе действовало на плоских червей сем. Dactylogyridae (Астахова, 1967).

У 20,00% годовиков леща и воблы в почечных канальцах были отмечены споры *Мухоболус* sp. (Мухоспореа: Мухоболидае), в небольшом количестве (4 экз. в одном поле зрения микроскопа); на жабрах у 36,36% рыб паразитировали моногенеи *Diplozoon paradoxum* (Monogenea: Diplozoidae) при интенсивности инвазии 2–4 экз. Только у воблы на жаберных лепестках отмечены моногенеи *Dactylogyrus* sp. (ЭИ = 12,5%), *D. nanus* (ЭИ = 12,5%) и глосидии рода *Unio* (Bivalvia: Unionidae) (ЭИ = 37,50%), в мышечной ткани и на плавниках зарегистрированы метацеркарии *A. muehlingi* (ЭИ = 25,0%) и *P. cuticola* (ЭИ = 37,5%).

Только у двухлеток леща отмечены паразитические организмы, относящиеся к трем систематическим группам – моногенеи, цестоиды и нематоды. Моногенетические сосальщики были представлены *D. crucifer* (ЭИ = 16,67%), *D. wunderi* (ЭИ = 16,67%), *D. paradoxum* (ЭИ = 16,67%), поражающими жаберный аппарат обследованных рыб, цестоиды – плероцеркоидами *D. interrupta* (Cestoda: Ligulidae) (ЭИ = 13,64%), локализовавшимися в брюшной полости тела двухлеток, нематоды – личинками *Eustrongylides excisus* (Nematoda: Dioctophymidae) (ЭИ = 33,33%), находившимися в свободном состоянии на внутренних органах.

В целом, в период исследований паразитофауна молоди леща и воблы (в возрасте от личинок до двухлеток) была представлена организмами, относящимися к 6 систематическим группам, и насчитывала более 14 видов. Значительное влияние на формирование фауны паразитов у всех возрастных групп рыб оказывали особенности биологии их развития, главным образом, переход от речного к морскому образу жизни. Смена экологических условий, вызванная данным переходом и, в первую очередь, изменение солености воды, влекла изменение видового разнообразия паразитических организмов. Например, у сеголетков в море не регистрировали моногены, при этом у личинок и мальков несколькими месяцами раньше в полях и прибрежных водотоках они были отмечены. Наиболее разнообразную в качественном отношении фауну паразитов отмечали у годовиков, что может быть связано с тем, что часть молоди рыб за лето не успевает скатиться в море и зимует в авандельте, куда также на зимовку подходят уже скатившееся и успевшие побывать в морской воде молодые особи (Танасийчук, 1958). Здесь зимующие рыбы могли повторно заразиться паразитами,

пресноводного комплекса. У двухлеток в сравнении с годовиками отмечали небольшое сокращение качественного состава паразитов за счет простейших и личинок моллюсков. Практически все выявленные у обследованных рыб паразитические организмы не оказывали негативного влияния на своих хозяев, однако у двухлеток леща отмечены высокопатогенные гельминты – цестоды сем. Ligulidae, рост и развитие которых в скором времени могло стать причиной неизбежной гибели инвазированных особей.

Таким образом, проведенные в дельте Волги и Северном Каспии исследования свидетельствовали о выраженной возрастной динамике зараженности молоди леща и воблы паразитическими организмами, связанной, главным образом, с переходом обследованных возрастных групп карповых рыб от речного к морскому образу жизни.

Список литературы

Астахова Т.В. Паразиты и болезни молоди промысловых рыб дельты Волги и Северного Каспия // Тр. Касп. науч.-иссл. ин-та рыбного хоз-ва. – 1967. – Т. 23. – С. 181–226.

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению: научно-популярное издание / ред. О. Н. Бауер. – Ленинград: Наука, 1985. – 121 с.

Танасийчук В.С. Биология размножения и закономерности формирования численности некоторых каспийских рыб в связи с изменениями водности Волги и Урала : дис.... доктора биол. наук / Зоол. ин-т АН СССР, КаспНИИРХ. – 1958. – 471 л.

AGE DYNAMICS OF THE INFECTION OF YOUNG CARP FISH BY PARASITIC ORGANISMS IN THE VOLGA–CASPIAN REGION

A.V. Konkova

Caspian research institute of the fishery, Astrakhan, Russia; avkonkova@rambler.ru

The paper presents data on parasite fauna of young bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) and the roach *Rutilus caspicus* (Yakovlev, 1870) from the Volga delta and the Northern Caspian. It was found that the parasite fauna of young carp fish between the ages of larvae to the two-year was presented organisms belonging to the six taxonomic groups, and consisted of more than 14 species. Overall, the studies showed a severe age dynamics infestation of young bream and roach parasitic organisms associated primarily with the transition from the river to the sea lifestyle surveyed age groups of carp fish.

ОСОБЕННОСТИ ДИСПЕРСИИ ЦЕСТОД В КИШЕЧНИКЕ ЗЕМЛЕРОЕК

С.А. Корниенко

Институт систематики и экологии животных СО РАН,
г. Новосибирск, Россия; skornienko@ngs.ru

Исследования отношений между паразитическими организмами в большинстве случаев проводились на гельминтах, относящихся к разным семействам и даже классам (цестоды и трематоды, цестоды и скребни). Показано, что гельминты разных видов могут вступать в конкурентные отношения, если они локализуются в одних и тех же местах обитания (Доровских, 1988; Жарикова, Изюмова, Степанова, 1996; Bush, Holmes, 1986; Naukisalmi, Henttonen, 1994). Отношения, складывающиеся между паразитами одного вида, носят более сложный характер. Настоящее исследование посвящено изучению особенностей дисперсии цепней в многовидовом сообществе кишечных цестод землероек.

Были изучены особенности распределения цестод в кишечнике четырех видов бурозубок рода *Sorex* (*S. araneus*, *S. isodon*, *S. caecutiens*, *S. minutus*), обитающих в прителецкой тайге Северо-Восточного Алтая. Кишечник бурозубок, не имеющий морфологической дифференциации на отделы, визуально делили на переднюю, среднюю и заднюю части. Для каждого вида цестод была определена зона возможной локализации и зона преференции.

Выявлено, что дисперсия цестод в кишечнике бурозубок зависит от жизненной формы гельминтов (кишечнопросветной или межворсиночной), их стадии развития, частоты встречаемости и интенсивности заражения. Зависимости от вида и пола хозяина, а также видового состава сообщества гельминтов не обнаружено.

Кишечнопросветные формы, имеющие крупную многочлениковую стробилу (*Staphylocystis sibirica*, *S. furcata*, *Lineolepis scutigera*, *Pseudobothrialepis mathevossianae*, *Skrjabinocanthus diplocoronatus*, *Monocercus arionis*, *Neoskrjabinolepis singularis*) локализуются, как правило, в передней и средней частях кишечника. Цестоды, размеры которых соизмеримы с размерами ворсинок слизистой кишечника или даже меньше, в зависимости от их стадии развития, относятся к межворсиночным формам и локализуются по всей длине кишечника. К этой группе цестод относятся черви средних размеров с серийнометамерной стробилой (*Ditestolepis diaphana*, *Ecrinolepis collaris*, *Mathevolepis skrjabini*) и мелкие, но многочисленные цепни *Urocystis prolifer*.

Часть видов цестод строго приурочена к определенной зоне кишечника. К ним относятся редкие (*L. scutigera*, *Soricinia infirma*, *M. skrjabini*) и очень редкие (*Staphylocystoides stefanskii*, *S. borealis*, *P. mathevossianae*, *S. borealis*, *Skr. diplocoronatus*) виды цестод. Зона их возможной локализации при увеличении плотности гельминтов в кишечнике незначительно превосходит зону преференции. Экстенсивность и интенсивность заражения животных этими видами очень низкие, ИИ=10–20 экз. (за исключением *S. infirma*, интенсивность инвазии которой колеблется от 40 экз. до нескольких тысяч стробил).

Особый интерес представляет локализация в кишечнике окончательного хозяина серийнометамерных цестод *D. diaphana*, *E. collaris*, *Mathevolepis petrotschenkoi*, часто имеющих высокие значения интенсивности инвазии (до 1000 экз.). Их распределение в кишечнике зависит от плотности гельминтов. Зона преференции *D. diaphana* находится в передней и средней частях кишечника, частота встречаемости *D. diaphana* в этих зонах кишечника достоверно выше, чем в его задней части. В случаях, когда зверек заражен только этим видом, причем незначительно (20–80 экз.), цестоды поодиночке широко разбросаны в передней и средней частях кишечника. В случаях гиперинвазии или в присутствии других видов *D. diaphana* обнаруживается по всей длине кишечника, проникая в его заднюю часть.

Выделено 3 способа дисперсии цестод в зависимости от стадии их созревания:

1. Ранние стадии развития гельминтов находятся в 12-перстной кишке, более поздние распределены по тонкому кишечнику. Этот способ распределения характерен для *L. scutigera*, *M. petrotschenkoi*, *P. mathevossianae*.

2. Ювенильные особи начинают свое развитие в задних отделах тонкого кишечника и по мере созревания перемещаются вперед. Такая дисперсия свойственна цестодам с длинной многочлениковой стробилой: *S. furcata*, *Neoskrjabinolepis schaldybini*, и более мелкой цестоде *S. stefanskii*.

3. Разновозрастные стадии цестод локализуются на одном и том же участке кишечника. Такой тип распределения характерен для очень мелких цестод (*U. prolifer*, *S. infirma*), для цестод с серийной метамерией (*D. diaphana*, *E. collaris*), а также для длинных многочлениковых цестод *M. arionis* и *S. diplocoronatus*.

Размеры зоны локализации большинства видов цестод зависят от общей численности цестод в кишечнике землеройки, а не от видового состава изучаемого сообщества. Было подтверждено выдвинутое ранее предположение о плотностно-зависимом характере дисперсии ленточных червей (Корниенко, 1997, 2001): размещение цестод в кишечнике землеройки, главным образом, зависит от интенсивности ее заражения, т.е. увеличение численности цестод в кишечнике влечет за собой расширение зоны их локализации. При этом размещение цестод в кишечнике зависит от очередности заражения хозяина разными видами цестод. Значительное перекрывание зон локализации многих видов цестод, достижение ими половозрелости, независимо от плотности, свидетельствует об отсутствии межвидовой конкуренции. Это объясняется тем, что развитие цестод землероек шло по пути минимизации размеров: цестоды настолько малы по сравнению с размерами кишечника, что дефицита зон локализации и пищевых ресурсов не возникает. Характер дисперсии ряда цестод зависит также от возраста хозяина, что, вероятно, может быть объяснено сменой кормов животного и соответственно изменениями биохимического состава содержимого кишечника.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 14-04-00871.

Список литературы

Доровских Г.Н. Распределение паразитов на жабрах красноперки // Паразитология. – 1988. – Т. 22, вып.1. – С. 76–83.

Жарикова Т.И., Изюмова Н.А., Степанова М.А. Об особенностях жаберного паразитоценоза леща Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Тез. докл. VI Всерос. симпоз. по популяц. биологии паразитов (пос. Борок Ярославской обл., 23–25 января 1996 г.). – Москва, 1996. – С. 33–34.

Корниенко С.А. Плотностнозависимое распределение цестод в кишечнике землероек // Паразиты и вызываемые ими болезни в Сибири: тез. докл. II науч. конф. ИО РАН (15 апреля 1997 г., Новосибирск). – Новосибирск, 1997. – С. 64.

Корниенко С.А. Цестоды землероек Северо-Восточного Алтая (систематика, экология) : автореф. дис. ... канд биол. наук : 03.00.19. – Новосибирск, 2001. – 21 с.

Busch A.O., Holmes J.C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: Patterns of Association // Canadian Journal of Zoology. – 1986. – Vol. 64, no. 1. – P. 132–141.

Haukisalmi V., Henttonen H. Distribution patterns and microhabitat segregation in gastrointestinal helminths of *Sorex* shrews // Oecologia. – 1994. – Vol. 97, iss. 2. – P. 236–242.

FEATURES OF CESTODES DISPERSION IN THE SHREW'S INTESTINE

S.A. Kornienko

Institute of Systematics and Ecology of Animals SB RAS, Novosibirsk, Russia; skornienko@ngs.ru

The character of the dispersion of different species of cestodes in the intestine of the definitive host - 4 species of shrew *Sorex* (*S. araneus*, *S. isodon*, *S. caecutiens*, *S. minutus*) is studied. For each species of helminths were isolated area of possible location and area of preferences. The features of the cestodes distribution depending on the host species, the degree of infection of the animals, on the development of worm's stage are analyzed. The hypothesis about the dependence of the distribution of different species of cestodes of the total density of cestodes in the intestine of the definitive hosts is confirmed.

ФАУНА ГЕЛЬМИНТОВ РЫБ СЕМЕЙСТВА SYNGNATHIDAE В ЧЕРНОМ МОРЕ У ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА

Ю.М. Корнийчук, Н.В. Пронькина, Т.А. Полякова

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; miju2811@mail.ru

Иглообразные рыбы – типичный компонент ихтиоценозов тропических, субтропических и умеренных морей; в прибрежных биоценозах Крыма обитает 7 видов игл и 1 вид коньков (морские иглы входят также в реки и находящиеся в связи с морем озера) (Васильева, 2007). Ранее паразитологи исследовали преимущественно морских игл из лиманов северо-западной части Черного моря и нижнего течения впадающих в него рек; паразитофауна игловых этих акваторий закономерно характеризовалась существенной долей пресноводных видов паразитов. Сведения о видовом составе гельминтов Syngnathidae, обитающих в акваториях вдоль черноморского побережья Крыма (район Черного моря, в целом, наиболее изученный в отношении фауны паразитов), крайне скудны (Гаевская, Корнийчук, 2003), как единичны и экземпляры ранее исследованных гельминтологами игловых рыб из этих районов моря. Нашей задачей было изучить, базируясь на собственных данных, современный состав фауны гельминтов Syngnathidae, обитающих в биоценозах вдоль черноморского побережья Крыма, а также роль, которую иглообразные играют в паразитарных системах, найденных у них гельминтов.

В 2006–2016 гг. выполнены гельминтологические вскрытия 134 экз. пухлощечкой иглы *Syngnathus abaster* Risso, 1827, 104 экз. длиннорылой иглы *S. typhle* L., 1758 и 73 экз. морского конька *Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829. Рыбы выловлены у черноморского побережья Крыма: в Каркинитском заливе (от пос. Стерегущее до пос. Портовое) и в Сары-Булатском лимане (орнитологический заказник «Лебязьи острова»), в Севастополе (эстуарий и нижнее течение р. Черная, бухты Карантинная, Казачья и Стрелецкая); в Керченском проливе (у пос. Набережное и Заветное). Рассчитаны стандартные показатели зараженности.

Обнаружено 6 видов трематод (5 – на стадии метацеркарии, 2 – на стадии мариты, для одного вида *S. typhle* совмещала функции второго промежуточного и дефинитивного хозяев), личинки 3 видов цестод, 4 вида нематод (1 вид – как половозрелые особи, так и личинки) и зрелые скребни 2 видов (табл. 1).

Только у *S. abaster* из устьевой зоны р. Черная обнаружены личинки цестод *Bothriocephalus gregarius*, *Progrillotia dasiatidis* и сборная группа личинок *Scolex pleuronectis*.

Личинки цестоды *B. gregarius* – типичного представителя морской фауны, заносимого в эстуарные биоценозы их хозяевами, зарегистрированы от рыб сем. Syngnathidae впервые у крымского побережья Черного моря, в разных биотопах реки Черная: как в устье, при морской солености, так и выше по течению, в опресненных водах. Истинными вторыми промежуточными хозяевами цестод данного вида являются бычки (Солонченко, 1982), а игла – очевидно, каменный хозяин, поскольку вероятность попадания личинок цестоды в окончательного хозяина, камбалу-калкана, невелика.

Аналогичная ситуация и с личинкой *P. dasiatidis*, которая впервые обнаружена у *S. abaster*, только в р. Чёрная. Окончательные хозяева цестод этого вида – скаты *Dasyatis tortonesei* и *D. pastinaca* (Beveridge et al., 2004), из которых в Черном море обитает только последний вид, причем иглообразные не входят в состав его пищевых объектов (Световидов, 1964; Васильева, 2007).

Наиболее постоянной и многочисленной по видовому составу (40% от общего количества зарегистрированных видов гельминтов) частью сообщества гельминтов игловых рыб являются трематоды, представленные преимущественно личиночными формами, из которых 3 заканчивают развитие в птицах и 2 – в рыбах. Все виды трематод, метацеркарии которых найдены у игловых широко специфичны на этой фазе развития к черноморским рыбам придонно-пелагического комплекса.

Таблица 1. Гельминты рыб сем. Syngnathidae у черноморского побережья Крыма

Рыбы-хозяева	Обнаруженные гельминты
<i>Syngnathus abaster</i>	<i>Scolex pleuronectis</i> Müller, 1788 l., <i>Bothriocephalus gregarius</i> Renaud, Gabrion et Romestand, 1984, l.*; <i>Progrillotia dasiatidis</i> Beveridge, Neifar et Euzet, 2004 l.*; <i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) mtc., <i>Timoniella imbutiforme</i> (Molin, 1859) Brooks, 1980 mtc., <i>Pygidiopsis genata</i> Looss, 1907 mtc.*; <i>Acanthocephaloides propinquus</i> (Dujardin, 1845)*, <i>Telosentis exiguus</i> (von Linstow, 1901)*; <i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802), <i>H. aduncum</i> l.
<i>Syngnathus typhle</i>	<i>Scolex pleuronectis</i> Müller, 1788 l.; <i>Timoniella imbutiforme</i> (Molin, 1859) Brooks, 1980, <i>T. imbutiforme</i> mtc., <i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825)* mtc., <i>Aphallus tubarium</i> (Rudolphi, 1819); <i>Contracaecum microcephalum</i> (Rudolphi, 1809) l., <i>C. rudolphii</i> Hartwich, 1964 l., <i>Cosmocephalus obvelatus</i> (Creplin, 1825) l., <i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802) l.
<i>Hippocampus guttulatus</i>	<i>Aphallus tubarium</i> (Rudolphi, 1819)*, <i>Timoniella imbutiforme</i> (Molin, 1859) Brooks, 1980 mtc.*; <i>Galactosomum lacteum</i> (Jägerskiöld, 1896) mtc.*; <i>Cryptocotyle concavum</i> (Creplin, 1825) mtc.*; Opecoelidae gen. sp. mtc.*; <i>Telosentis exiguus</i> (von Linstow, 1901); <i>Contracaecum rudolphii</i> Hartwich, 1964 l.*; <i>C. microcephalum</i> l.*; <i>Hysterothylacium aduncum</i> (Rudolphi, 1802) l.*

*впервые отмечается у данного хозяина в Черном море

Максимально разнообразная фауна трематод отмечена в Каркинитском заливе (6 видов).

Все трематоды, найденные у морского конька, впервые указываются от этого хозяина в Черном море. Находка у него марит *Aphallus tubarium* расширяет круг хозяев, известных для этой трематоды в Черном море, одновременно переводя указанную трематоду, первоначально зарегистрированную только у длиннорылой иглы (Korniychuk, Gaevskaya, 2004), в число специфичных к черноморским рыбам семейства Иглового.

У длиннорылой и пухлощечкой игл впервые в Черном море найдены метацеркарии двух гетерофиидных трематод (*C. concavum* и *P. genata*), широко специфичных к придонным и придонно-пелагическим черноморским рыбам.

Наиболее типичным, «фоновым», видом трематод для черноморских *S. typhle* является *Timoniella imbutiforme*, мариты которой заражают более 50% обследованных длиннорылых игл; для морского конька фоновым видом являются метацеркарии этой же трематоды, поражающие свыше 15% рыб-хозяев. Прочих трематод у изученных нами черноморских Syngnathidae регистрировали спорадически и при невысоких показателях интенсивности инвазии.

У обследованных нами представителей игловых рыб обнаружены в основном личинки нематод, заканчивающих свое развитие у птиц, причем наибольшее разнообразие видов нематод отмечено в Каркинитском заливе. Показатели инвазии нематодами довольно низкие, что говорит в пользу малой значимости Иглового рыб в паразитарных системах этих гельминтов.

У морского конька впервые отмечены личинки *C. rudolphii* и *C. microcephalum* (первый вид встречается только в Каркинитском заливе, второй – также и в Керченском проливе).

У черноморских игл *S. typhle* и *S. abaster* ранее регистрировали личинок нематод рода *Contracaecum* (Чернышенко, 1955, Определитель..., 1975), причем личинки от *S. abaster* были определены до вида – как *C. microcephalum*. Нами данные личинки обнаружены у обоих видов игл в эстуарии р. Черная. Также нами впервые в Каркинитском заливе обнаружены личинки нематод другого вида данного рода, *C. rudolphii*, у *S. typhle*. В этом же районе у *S. abaster*

впервые обнаружены личинки птичьей нематоды *Cosmocephalus obvelatus*, пухлощечные иглы для личинок этого вида нематод являются паратеническими хозяевами.

На брыжейке игловых рыб всех трех обследованных видов обнаружены заканчивающие свое развитие в хищных рыбах личинки нематоды *H. aduncum* III стадии развития; единожды нами обнаружены нематоды IV стадии развития в просвете кишечника *S. abaster* из р. Черная. Заражение игловых личинками LIII *H. aduncum* происходит при питании зараженными нематодой планктонными ракообразными – ее первыми промежуточными хозяевами, в этом случае иглы становятся для нематоды вторым промежуточным хозяином. Тот факт, что в просвете кишечника *S. abaster* найдена личинка LIV, свидетельствует о заражении иглы при поедании второго промежуточного хозяина, которыми являются пелагические рыбы-планктофаги (Koie, 1993). Теоретически, если личинки LIV в дальнейшем смогут достичь половозрелого состояния в кишечнике морских игл, то иглы способны быть для *H. aduncum* дефинитивными, если нет – то паратеническими хозяевами. По литературным данным (Васильева, 2007), этот вид игл питается исключительно планктонными ракообразными, наши же данные показывают, что в спектр питания этих игл входит также мелкая рыба.

У обследованных игловых рыб сделаны однократные находки единичных особей скребней *Acanthocephaloides propinquus* (у *S. abaster* из р. Черная), и *Telosentis exiguus* (у *S. abaster* из б. Стрелецкая и у *H. guttulatus* из Сары-Булатского лимана). Судя по крайне низким показателям зараженности, для обоих видов скребней в обследованных районах Черного моря иглы и морские коньки являются случайными хозяевами.

В целом, 80% фауны гельминтов Иглового рыб в обследованных биоценозах Черного моря составляют личиночные формы. Поскольку нет сведений о том, что черноморские хищные рыбы питаются исследованными черноморскими Игловыми, в паразитарных системах трематод, цестод и нематод, личиночные стадии которых найдены у морских коньков и иголок, эти рыбы являются, очевидно, паратеническими хозяевами. Возможно, Игловые рыбы являются вторыми промежуточными хозяевами для гельминтов, заканчивающих развитие в птицах.

Список литературы

Васильева Е.Д. Рыбы Черного моря. Определитель морских, солоноватоводных, эвригаллиных и проходных видов с цветными иллюстрациями, собранными С.В. Богородским. – Москва : Изд-во ВНИРОБ, 2007. – 238 с.

Определитель паразитов позвоночных Черного и Азовского морей. – Киев : Наукова думка, 1975. – 552 с.

Гаевская А.В., Корнийчук Ю.М. Паразитические организмы как составляющая экосистем черноморского побережья Крыма / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 425 – 490.

Световидов А.Н. Рыбы Чёрного моря. – Москва : Наука, 1964. – 553 с.

Солонченко А.И. Гельминтофауна рыб Азовского моря. – Киев : Наукова думка, 1982. – 150 с.

Чернышенко А.С. Материалы по паразитофауне рыб Одесского залива // Тр. Одесск. гос. ун-та. – 1955. – Т. 145, сер. биол. наук, вып. 7. – С. 211–222.

Korniychuk J.M., Gaevskaya A.V. The first record of *Aphallus tubarium* (Rud., 1819) Poche, 1926 (Trematoda: Cryptogonimidae) in the Black Sea // Вестн. зоологии. – 2004. – Т. 38, № 2. – P. 79-80.

Beveridge I., Neifar L., Euzet L. Review of the genus *Progrillotia* Dollfus, 1946 (Cestoda: Trypanorhyncha), with a redescription of *Progrillotia pastinacae* Dollfus, 1946 and description of *Progrillotia dasyatidis* sp. n. // Folia Parasitologia. – 2004. – 51 (1). – P. 33–44.

Køie M. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. – 1993. – 71. – P. 1289 – 1296.

HELMINTH FAUNA OF SYNGNATHIDAE FISHES OFF THE BLACK SEA CRIMEAN COAST

Y.M. Kornyychuk, N.V. Pronkina, T.A. Poljakova

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Sevastopol, Russia; miju2811@mail.ru

Original data on Syngnathidae (*Syngnathus abaster* Risso, 1827, *S. typhle* L., 1758, *Hippocampus guttulatus* Cuvier, 1829) helminths fauna structure in biocenoses along Crimean Black Sea coast are analyzed. Twelve helminth species have been found from their Black Sea hosts for the first time.

УДК 591.557.6:594.124(268.46)

ЗАРАЖЁННОСТЬ СИМБИОНТАМИ ЛИТОРАЛЬНЫХ И СУБЛИТОРАЛЬНЫХ МИДИЙ В БЕЛОМ МОРЕ

В.А. Крапивин

Санкт-Петербургский Государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных,
г. Санкт-Петербург, Россия; v.krapivin@spbu.ru

Распределение симбионтов (здесь и далее термин используется в широком смысле) в популяциях хозяев определяется как взаимоотношениями с хозяевами, так и с факторами среды. Несмотря на то, что взаимодействие симбионта с внешней средой осуществляется по большей части опосредованно, через организм хозяина, факторы среды (в морских биоценозах это температура, освещенность, продолжительность осушки, прибойность и т.п.) могут оказывать воздействие на свободноживущие стадии симбионтов (например, инвазионные личинки) и на стадии, непосредственно связанные с хозяином, изменяя состояние последнего, либо воздействуя напрямую на симбионта, если речь идет об организмах, живущих на поверхности тела или в открытых полостях хозяина (Schmidt et al., 2009). Съедобная мидия *Mytilus edulis* L., один из самых распространенных и важных в хозяйственном отношении двустворчатых моллюсков Белого моря, занимает различные биотопы. Некоторые поселения беломорских мидий частично расположены в приливно-отливной зоне, частично в верхней сублиторали (обычно до глубины не более 3 м) (Наумов, 2006). Мидия является хозяином многочисленных симбионтов (Гаевская, 2006). Следует ожидать, что характер заражения *M. edulis* симбионтами различается в литоральной и сублиторальной частях таких поселений. Задачей данной работы было выяснить, зависят ли параметры заражения мидий симбионтами от расположения моллюсков относительно нуля глубин (в нижней литорали, в районе нуля глубин и в верхней сублиторали).

Материал был собран с июля по сентябрь 2013 г. в трех поселениях *M. edulis*. Два из них находятся в районе губы Керетская в Кандалакшском заливе Белого моря, одно – в районе о. Большой Соловецкий в Онежском заливе. Все три поселения расположены на камнях и бурых водорослях, лежащих на илисто-песчаном грунте, и простираются от средней литорали в сублитораль, до глубины около 3 м, хотя отдельных моллюсков можно найти и на верхней литорали и на глубинах до 10 м. В каждом поселении были выделены три зоны – полосы шириной два метра: *нижняя* (в сублиторальной части поселения на глубине около 3 м), *средняя* (в районе нуля глубин) и *верхняя* (на нижней литорали, в районе пояса фукоидов). Расстояние между нижней и средней зонами – около 5 м, между средней и верхней зонами – около 2 м. В каждой зоне каждого поселения были собраны мидии с длиной раковины более 10 мм с трех

площадок 1 м × 1 м, расположенных на расстоянии около 2 м друг от друга. Средние плотности мидий в разных зонах и поселениях достоверно не различались. По 20 мидий с длиной раковины более 10 мм с каждой площадки (по 60 мидий на каждую зону каждого поселения) были измерены с точностью до 0,1 мм и изучены на наличие симбионтов методом полного паразитологического вскрытия. Обнаруженные многоклеточные симбионты подсчитывались и фиксировались в жидкости Буэна, формалине или спирте для последующего определения. Одноклеточные водоросли не подсчитывались, вместо этого применялась балльная оценка интенсивности заражения (от 1 до 5 баллов). Заражение инфузориями не анализировалось, т. к. известно, что их численность слишком сильно меняется в процессе содержания моллюска в лабораторных условиях перед вскрытием. Моллюски с длиной раковины меньше 10 мм не изучались, поскольку предварительные исследования показали, что они очень редко содержат симбионтов. У всех измеренных моллюсков был определен примерный возраст по кольцам остановок роста на раковине. Для статистической обработки материала применялись стандартные методы (Zuur et al., 2007). Расчеты производили в среде для статистических расчетов R (R ... 2013). Комплексные сравнения мидий из разных зон по вероятности заражения и интенсивности инвазии симбионтами производились при помощи многофакторного дисперсионного анализа. Для составления матрицы различий между моллюсками были использованы индекс Жаккара и знаменатель подобия. Из-за особенностей расчета данных коэффициентов из этих анализов пришлось исключить мидий, не зараженных никакими симбионтами. Для анализа зависимости от положения относительно нуля глубин доли зараженных моллюсков использовалась матрица эвклидовых расстояний между площадками (по 3 штуки на каждой зоне в каждом поселении). Для тестирования гипотез о влиянии на параметры заражения мидий фактора *зона* использовался пермутационный метод (1000 пермутаций), *длина мидий* использовалась в качестве второго фактора, а *поселение* — в качестве группирующего фактора. Для наглядного представления различий между мидиями и площадками из разных зон был применен метод неметрического многомерного шкалирования (nMDS) (во всех случаях stress не превышал 0,01) на основе тех же матриц различий между моллюсками/площадками, что применялись для многофакторного дисперсионного анализа. Исходные переменные (группы симбионтов), а также переменные *длина моллюсков* и *возраст моллюсков* были спроецированы на диаграмму, представляющую результаты шкалирования, в виде стрелок, наклон которых к осям отражал корреляцию переменных с этими осями. Чтобы установить наличие влияния положения относительно нуля глубин (фактора *зона*) на параметры заражения мидий отдельными видами симбионтов использовались смешанные пуассоновские (для обилия симбионтов) и логистические (для вероятности заражения) регрессионные модели. В фиксированную часть моделей были включены параметры *зона* и *длина мидий* или *возраст мидий*. Поскольку последние две переменные были сильно скоррелированы, автор посчитал правильным включать в каждую модель только одну из них - ту, которая дает лучшую модель (с более низким AIC). В случайную часть были включены случайная интерцепта и случайный наклон для параметра *зона* для каждого поселения и случайный наклон для параметра *длина/возраст* для каждой зоны в каждом поселении. Подбор оптимальной случайной части модели осуществлялся на основе AIC. Достоверность фиксированных параметров определялась на основе отношения правдоподобия (likelihood ratio) полной и сокращенной моделей. Чтобы избежать экстраполяции за пределы представленных в выборках значений длины раковины и возраста моллюсков было принято решение для каждого анализа выравнивать выборки по длине раковины или возрасту мидий (в зависимости от того, какой параметр включался в модель). Таким образом, выборки, использованные в анализах, имели разную численность. В качестве порогового уровня значимости использовался $p=0.05$, при множественных сравнениях применялась поправка Бонферрони.

В исследованных мидиях обнаружены следующие симбионты: в тканях мантии и жабр – паразитические зеленые водоросли *Choricystis* sp., в мантийной полости – два вида комменсальных инфузорий (*Peniculistoma mytili* (Morgan, 1925), *Ancistrum* sp.), и комменсальная турбеллярия *Urastoma cyprinae* (Graff, 1882); в тканях ротовых лопастей и пищеварительной железы – метацеркарии трематоды *Renicola roscovita* (Stunkard, 1932); в тканях ноги и мантийной полости – метацеркарии *Himasthla* sp. и неидентифицированные инцистированные метацеркарии, в тканях мантии – метацеркарии *Gymnophallus* sp., в тканях

мантии и внутренностного мешка единственной мидии обнаружена спороциста *Prosohynchus squamatus* Odhner, 1905 (в статистических анализах не учитывалась). Кроме того, в мантийной полости некоторых мидий встречались свободноживущие организмы, по всей видимости, случайно туда попавшие. Среди них чаще всего попадались нематоды (около 10 видов), рачки-харпактициды (10 видов), морские клещи-халакариды (2 вида). В статистических анализах эти организмы были объединены в группу "прочие организмы".

Показано, что положение относительно нуля глубин достоверно влияет на (1) вероятность заражения, (2) интенсивность инвазии и (3) долю зараженных *M. edulis* в трех изученных поселениях ((1) $p=0,001$, $R^2=0,25$, (2) $p=0,001$, $R^2=0,17$, (3) $p=0,001$, $R^2=0,37$). Расположение отдельных мидий/площадок, а также стрелок-переменных в пространстве nMDS указывает на то, что по вероятности заражения, интенсивности заражения, доле зараженных моллюсков сильнее всего отличаются верхняя и нижняя зоны, средняя зона занимает промежуточное положение, а наибольший вклад в различия между зонами вносят *U. cyprinae* (чаще и в больших количествах встречается в нижней зоне) и метацеркарии *Renicola* и *Himasthla* (чаще встречаются в мидиях из верхней зоны). Мы отдельно проанализировали зависимость заражения *M. edulis* упомянутыми турбелляриями и трематодами от положения относительно нуля глубин. Было показано, что фактор зона достоверно влияет на (1) вероятность заражения и (2) обилие *U. cyprinae* в мидиях ((1) $p < 2 \cdot 10^{-16}$, (2) $p=0,0006$). Влияние фактора зона на вероятность заражения и обилие в случае отдельных видов трематод не выявлено. Однако такое влияние прослеживается, при объединении всех обнаруженных инцистирующихся личинок трематод (*Renicola*, *Himasthla* и неиндефицированных метацеркариев) в одну группу ((1) $p=0,01$, (2) $p=0,00026$). Другие симбионты не демонстрировали достоверных индивидуальных трендов, связанных с положением мидий относительно нуля глубин.

Таким образом, в пределах поселений мидий, имеющих сублиторальную и литоральную части, параметры заражения некоторыми симбионтами различаются между этими частями. Инцистирующиеся метацеркарии трематод чаще и в больших количествах встречаются в моллюсках с самой верхней из исследованных зон (нижней литорали), чем в сублиторальной части поселения. Окончательными хозяевами двух определенных и, вероятно, одного неопределенного вида являются морские и околоводные птицы, а первыми промежуточными хозяевами, по крайней мере, для двух определенных видов, являются литоральные моллюски рода *Littorina*. Вероятность встречи с обоими типами хозяев очевидно выше на литорали, чем в сублиторали, этим можно объяснить большую зараженность литоральных мидий личинками трематод. Отметим, что такой тенденции не показано для метацеркариев *Gymnophallus*. Выборка по этим трематодам слишком мала, чтобы делать однозначные выводы, но можно отметить, что они часто встречались в сублиторальных мидиях и редко – в литоральных. Комменсальные турбеллярии чаще и в больших количествах встречаются в сублиторальных мидиях, чем в литоральных. Известно, что эти комменсалы имеют свободноживущую стадию и живут в сообщаемой с внешней средой мантийной полости моллюсков (Crespo et al., 2005). Возможно, их распространение в поселениях мидий определяется низкой устойчивостью к опреснению, высокой температуре или другими особенностями литорали.

Список литературы

Гаевская А.В. Паразиты, болезни и вредители мидий (*Mytilus*, Mytilidae). I. Простейшие (Protozoa). – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 101 с.

Наумов А.Д. Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа / Российская Академия наук, зоол. ин-т. – СПб, 2006. – 367 с.

Crespo G.C., Reza A.R.M., Rodriguez D.H., Soto B.M., Iglesias R., Arias F.C., Garcia E.J.M. In vitro reproduction of the turbellarian *Urastoma cyprinae* isolated from *Mytilus galloprovincialis* // Marine Biology. – 2005. – Vol. 147, iss. 3. – P. 755–760.

R: A language and environment for statistical computing: Reference Index / R Core Team.

Version 3.2.4. (2016-03-10). – Vienna : R Foundation for Statistical Computing, 2013. – URL: <http://www.R-project.org/>.

Schmidt G.D., Roberts L.S. Foundations of parasitology / 8th ed. – Boston : McGraw- Hill, 2009. – 701 p.

Zuur A.F., Ieno E.N., Smith G.M. Analysing ecological data. – New York : Springer, 2007. – 672 p.

SIMBIANTS OF INTERTIDAL AND SUBTIDAL MUSSELS IN THE WHITE SEA

V.A. Krapivin

Saint-Petersburg State University, Department of Invertebrate Zoology,
Saint-Petersburg, Russia; v.krapivin@spbu.ru

Differences in intensity, abundance, prevalence and probability of infection with different symbionts between subtidal and intertidal *Mytilus edulis* were studied at 3 partly subtidal partly intertidal mussel beds in the White sea. Three zones were compared: intertidal (lower intertidal), zero-depth and subtidal (3m depth). 60 mussels from 3 1x1m quadrates (20 mussels per quadrate) were examined at each zone at each of the three sites. Three species of symbiotic protists and six metazoa symbionts species were discovered in the mussels. Also different free-living organisms were found in mussel's mantle cavities. Complex differences in infection probability, intensity and prevalence between subtidal and intertidal mussels were shown using permutational MANOVAs ($p < 0.05$). These differences were visualized with nMDSs ($stress < 0.01$), showing that mussels (or quadrates) from the lower and upper zones group at different sides of the nMDS diagram and mussels (or quadrates) from the middle zone are dispersed between them. Using GLMMs we showed that *zone* influences probability and abundance of mussel infection with commensal turbellaria *Urastoma cyprinae* and meatacercariae of three digenean species (*Renicola roscovita*, *Himasthla* sp. and unidentified meatacercariae) ($p < 0.05$). The data on the latter three species was summarized together for the analyses.

УДК 576.895.121:597.2/.5:57.083.3

ИММУНОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ В СИСТЕМЕ «ЦЕСТОДЫ – РЫБЫ»

И.А. Кутырев¹, Н.М. Бисерова², Й. Куртц³, Й. Шарсак³, С.В. Пронина⁴, О.Е. Мазур¹,
Ж.Н. Дугаров¹, Н.М. Пронин¹

¹Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН,
г. Улан-Удэ, Россия; ikutyrev@yandex.ru

²Московский государственный университет, г. Москва, Россия; nbiserova@yandex.ru

³Institute for Evolution and Biodiversity, Animal Evolutionary Ecology,
University of Münster, Münster, Germany

⁴Бурятский государственный университет, г. Улан-Удэ, Россия

Паразитизм – одна из наиболее успешных жизненных стратегий. Фактически разнообразие паразитических форм жизни преобладает над непаразитическими формами. В частности, у рыб известно свыше 100 000 видов одноклеточных и многоклеточных паразитов. Взаимоотношения в паразито-хозяинных системах многообразны и зависят от вида

хозяина, вида паразита и от эволюционной древности сложившейся системы. Такие взаимоотношения напоминают игру в шахматы, длящуюся миллионы лет, в которой один игрок – хозяин – делает ход, вырабатывая новый способ антипаразитарной борьбы, другой игрок – вырабатывает новый способ уклонения или подавления иммунного ответа. Этим объясняется специфичность паразитов в отношении хозяев. В результате такого взаимодействия возникает коэволюция паразита и его хозяина, под которой понимаются реципрокные (взаимные) генетические адаптации. Таким образом, в процессе смены поколений происходит направленный эволюционный отбор генотипов как в популяции хозяина, так и в популяции паразита. Происходит сужение так называемого «геномного пространства» как в популяции хозяина, так и в популяции паразита. Иммунологическая реакция хозяев определяется индивидуальными особенностями генотипа у каждой отдельно взятой особи как паразита, так и хозяина. Т.е. в каждом конкретном случае при столкновении генотипа конкретной особи хозяина и конкретной особи паразита следует ожидать специфический иммунный ответ, отличный от других конкретных пар «паразит – хозяин». Взаимоотношения в системе «паразит – хозяин» можно разделить на два больших и тесно взаимосвязанных блока: 1) иммунологический ответ организма хозяина, направленный на уничтожение или изгнание паразита; 2) механизмы, обеспечивающие уклонение паразита от иммунного ответа хозяина, либо направленные на подавление этого ответа.

Большинство публикаций посвящено исследованию иммунного ответа рыб на инвазию одноклеточных паразитов; из Metazoa в этом плане больше изучалось влияние трематод и нематод. Влиянию цестод посвящены лишь отдельные работы, в которых описаны некоторые растворимые иммуноактивные фракции крови или популяции клеток, участвующих в иммунном ответе при цестодозах. Исследований по изменению микроморфологии органов иммунной системы рыб при инвазии гельминтов ранее не проводилось.

Нами исследованы изменения лейкоцитарного состава органов иммунной системы байкальского омуля *Coregonus migratorius* при заражении лентецами *Diphyllbothrium dendriticum* и карася серебряного *Carassius auratus* при заражении ремнецами *Digamma interrupta*.

При дифиллоботриозе ответная реакция исследованных органов иммунной системы байкальского омуля на инвазию лентеца чаечного неодинакова и определяется ролью этих органов в гемо- и иммунопоэзе и выполнении других, не связанных с иммунитетом, функций. В головном отделе почки, как важнейшем органе иммунной системы, происходит усиление пролиферации и дифференцировки клеток нейтрофильного ряда, участвующих в воспалительном процессе и формировании капсулы вокруг паразита. Селезенка рыб играет большую роль в эритропоэзе, чем в лейко- и иммунопоэзе, в связи с чем в этом органе усиления пролиферации и дифференцировки нейтрофилов не происходит. Однако усиливается миграция нейтрофилов, приводящая к нейтропении. Туловищный отдел почки, наряду с иммунными функциями, выполняет функцию мочевыделения. В связи с этим функции иммунопоэза в мезонефросе выражены слабее, чем в пронефросе. В случае дифиллоботриоза не наблюдается никаких статистически значимых изменений в этом органе. Поэтому можно предположить, что мезонефрос не принимает участия в иммунном ответе на инвазию лентеца.

При диграммозе у карася, с одной стороны, выявлена выраженная иммуносупрессия пролиферации бластов и молодых форм эозинофилов. С другой стороны, усиливаются воспалительные и гуморальные специфические иммунные реакции. Частичное подавление иммунного ответа организма *C. auratus* при инвазии *D. interrupta* способствует благоприятному развитию паразита (Кутырев и др., 2011).

Кроме того, нами проведены исследования реакции иммунной системы дефинитивного хозяина, сирийского хомяка, в ответ на инвазию лентеца чаечного. Установлено два основных направления иммунологических реакций в брыжеечных лимфатических узлах сирийских хомяков в ответ на инвазию лентеца чаечного. С одной стороны, наблюдается усиление клеточного иммунного ответа: ускоряется пролиферация лимфоцитов в Т-зоне узлов, увеличивается количество тучных клеток, эозинофилов и ретикулярных клеток, повышается проницаемость кровеносных сосудов. В результате развивается аллергический процесс, свойственный для гельминтозов. С другой стороны, наблюдается явно выраженное ингибирование В-звена иммунного ответа. Резко уменьшается число плазматических клеток,

являющихся эффекторными при развитии реакций гуморального иммунитета в организме (Кутырев, 2009). Выявлено, что инвазия приводит к значительному увеличению абсолютного содержания тучных клеток собственной пластинки 12-перстной кишки, изменению соотношения численности их функциональных групп; усилению анафилактической дегрануляции этих клеток; усилению миграции предшественников тучных клеток и ускорению их дифференцировки (Кутырев, Пронина, 2010).

Способность паразитических червей регулировать иммунный ответ своего хозяина позволяет им существовать в организме хозяина длительное время. К настоящему времени изучен широкий спектр выделяемых гельминтами млекопитающих веществ, которые играют роль иммунорегуляторов в организме хозяина, тогда как у гельминтов рыб способность синтезировать и выделять иммунорегуляторные молекулы практически не изучена. Простагландины (PG) представляют собой группу синтезируемых паразитами биоактивных липидных медиаторов, вовлеченных в развитие разнообразных симптомов, сопровождающих паразитозы. Механизмы регуляции иммунной системы хозяев простагландинами паразитов мало изучены, а сведения о микроморфологии PG в организме цестод отсутствуют.

Нами было исследовано распределение иммуномодуляторов – простагландинов E₂ и D₂ в организме плероцеркоидов *D. interrupta* and *D. dendriticum*. Локализация PGE₂ сходна у обоих видов. Она связана с элементами сенсорной, нервной, выделительной систем, а также с клетками, составляющими паренхиму. В то же время, распределение PG D₂ имеет как сходства, так и различия между исследованными организмами. Как у *D. dendriticum*, так и у *D. interrupta* локализация PGD₂ связана с циртоцитами. Однако у *D. dendriticum* другая интенсивная иммунореакция на PGD₂ наблюдается в связи тегументом и мускульными элементами, а у *D. interrupta* – с субтегументом и паренхимой (Бисерова и др., 2011; Бисерова, Кутырев, 2014).

Простагландины являются универсальными регуляторами метаболизма, присутствуют практически во всех тканях организма, их действие сказывается на всех уровнях регуляции физиологических функций. Конкретные регуляторные функции простагландинов зависят от типа ткани, в которой они синтезируются. В системах «паразит-хозяин» простагландины E₂ и D₂ способны регулировать антипаразитарный иммунный ответ хозяина. PGE₂ подавляет Th1 тип иммунного ответа, ответственный за противопаразитарную борьбу организма хозяина. PGD₂ позволяет шистосомам уходить от иммунного ответа хозяина путем подавления TNFα-зависимой миграции эпидермальных клеток Лангерганса. Нашими исследованиями выявлен широкий круг клеточных элементов организма цестод, ответственных за синтез PGE₂ и PGD₂. Первоначально многие молекулярные механизмы уклонения паразитов от влияния иммунной системы хозяина использовались паразитами для собственных нужд организма. Однако в процессе естественного отбора на их основе возникли адаптации паразита к иммунному ответу хозяина. Так, ферменты, расщепляющие белки, первоначально использовались кишечными паразитами для целей пищеварения. В дальнейшем паразиты стали вырабатывать ферменты, расщепляющие цитокины, имеющие белковую природу. Таким образом, можно предположить, что часть простагландинов, синтезируемых цестодами, используется ими для регуляции собственных физиологических процессов. Те же простагландины, которые синтезируются в тегументе, субтегументе, сенсорных и экскреторных элементах, вероятно, используются для регуляции антипаразитарного иммунного ответа хозяина.

Для подтверждения иммуномодуляторной роли PGE₂ нами была использована модельная система, состоящая из ремнеца *Schistocephalus solidus* и его хозяина – трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*. Нами было проведено *in vitro* исследование влияния PGE₂ на лейкоциты головной почки (НKL) рыб, экспериментально зараженных и не зараженных ремнецом. Влияние PGE₂ было исследовано в отдельности или в сочетании с антигенами *S. solidus* или бактериальными липополисахаридами (LPS). После *in vitro* культивирования жизнеспособность клеток, а также изменения субпопуляций лейкоцитов (соотношение гранулоцитов и лимфоцитов) были определены методом проточной цитометрии. Также была исследована способность НKL к продукции активных форм кислорода (ROS) с помощью хемилюминесцентного метода. При кратковременном культивировании (2 ч) PGE₂ не оказывает влияние на число живых лейкоцитов, однако продукция ROS значительно уменьшается под влиянием PGE₂ с высокой концентрацией (0,1 мкмоль/л). При длительном культивировании (96 ч) PGE₂ с высокой концентрацией вызывает резкое снижение числа лейкоцитов, тогда как

средние (0,1 нмоль/л) и низкие (0,1 пкмоль/л) концентрации PGE₂ вызывают увеличение числа живых лейкоцитов, по сравнению с контролем. Продукция ROS также снижается в культурах с высокой концентрацией PGE₂ и возрастает в культурах с низкой концентрацией PGE₂. Соотношение гранулоциты / лимфоциты возрастает под влиянием высоких концентраций PGE₂ как в отдельности, так и в комбинации с антигенами *S. solidus* и LPS, наиболее сильно проявляясь у лейкоцитов рыб, зараженных *S. solidus*. Влияние антигенов *S. solidus* на продукцию ROS было сходно с воздействием низких концентраций PGE₂, подтверждая, что *in vivo* паразит синтезирует PGE₂ только в низких концентрациях. Данное исследование подтверждает гипотезу о том, что *S. solidus* использует PGE₂ для иммуномодуляции *in vivo*, при которой воздействие PGE₂, вероятно, снижает реактивность лейкоцитов (Kutyrev et al., 2014).

Работа выполнена по проекту СО РАН VI.51.1.3 при финансовой поддержке РФФИ (грант 16-04-01213-а).

Список литературы

Бисерова Н.М. Особенности локализации простагландина E₂, γ-аминомасляной кислоты и других потенциальных иммуномодуляторов у плероцеркоида *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda) // Изв. РАН. Сер. биол. – 2014. – № 3. – С. 271–280.

Бисерова Н.М., Кутырев И.А., Малахов В.В. Ленточный червь *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda) продуцирует простагландин E₂ – регулятор иммунитета // Докл. акад. наук. – 2011. – Т. 441, № 1. – С. 126–128.

Кутырев И.А. Изменение клеточного состава брыжеечных лимфатических узлов сирийского хомяка при экспериментальном заражении *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Вестн. БГСХА. – 2009. – № 4. – С. 17–22.

Кутырев И.А. Изменение состава тучных клеток 12-перстной кишки сирийского хомяка при экспериментальном заражении *Diphyllbothrium dendriticum* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Морфология. – 2010. – Т. 137, № 2. – С. 44–47.

Кутырев И.А. Лейкоцитарный состав головного отдела почки карася серебряного *Carassius auratus* Gibelio (Cypriniformes: Cyprinidae) и влияние на него инвазии цестоды *Digamma interrupta* (Cestoda: Pseudophyllidae) // Изв. РАН. Сер. биол. – 2011. – № 6. – С. 759–763.

Kutyrev I.A. *In vitro* effects of prostaglandin E₂ on leucocytes from sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) infected and not infected with the cestode *Schistocephalus solidus* // Fish Shellfish Immunol. – 2014. – Vol. 41, iss. 2. – P. 47–481.

IMMUNOLOGICAL ASPECTS OF RELATIONS IN THE “CESTODES - FISH” SYSTEM

I.A. Kutyrev¹, N.M. Biserova², J. Kurtz³, J. Scharsack³, S.V. Pronina⁴, O.E. Mazur¹,
Zh.N. Dugarov¹, N.M. Pronin¹

¹Institute of General and Experimental Biology SB RAS, Ulan-Ude, Russia; ikutyrev@yandex.ru

²Moscow State University, Moscow, Russia, nbiserova@yandex.ru;

³Institute for Evolution and Biodiversity, Animal Evolutionary Ecology,

University of Münster, Münster, Germany

⁴Buryat State University, Ulan-Ude, Russia

Relations in the “Parasite – host” system may be divided in two big and interconnected blocks: 1) host immune response pointed at destruction or expulsion of parasite; 2) mechanisms provided parasite evasion from host immune response or pointed at suppression of this response. On the one side, we investigated fish immune response during cestodes invasion. On the other hand, we studied distribution of immunomodulators – prostaglandins E₂ and D₂ in cestodes’ organism. Also we demonstrated that prostaglandin E₂ *in vitro* had immunomodulator influence on fish leucocyte culture.

**ТОКСИЧЕСКОЕ ДЕЙСТВИЕ СОМАТИЧЕСКОГО ЭКСТРАКТА
ЛИЧИНОК *ANISAKIS SIMPLEX* (NEMATODA)
НА ОДНОКЛЕТОЧНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ *PARAMECIUM CAUDATUM***

О.И. Лазарева, Т.Н. Сивкова, Е.О. Чугунова

Пермская государственная сельскохозяйственная академия,
г. Пермь, Россия; ol.manina@yandex.ru

Токсическое действие гельминтов в большинстве случаев изучается на примере макроорганизмов: на их соматических и половых клетках (Бекиш, Бекиш, 2005), эмбрионах крыс (Сивкова, 2011), куриных эмбрионах (Błaszowska, 1998).

Известно, что гельминты не выделяют специальных токсинов, но «некоторые продукты их метаболизма являются антигенами и способствуют развитию воспалительных реакций (Начева, Литягина, 2012). Также исследователи считают, что при гельминтозах происходит развитие окислительного и нитрозилирующего стресса в тканях (Бекиш, Бекиш, 2005).

Для определения токсичности различных веществ широко используют инфузорий, что имеет ряд преимуществ: они быстро размножаются, просты в содержании, чувствительны. Как правило, при постановке тестов на токсичность обычно регистрируются гибель/выживаемость, интенсивность движения и изменения внешней формы (Присный и др., 2009).

Целью нашей работы было определить экспресс-методом общую токсичность соматического экстракта из личинок *Anisakis simplex* для *Paramecium caudatum*.

Для определения общей токсичности экстракта *A. simplex* использовали культуру клеток *P. caudatum* Ehrenberg, 1838, выращенную на среде Лозина–Лозинского с добавлением дрожжей *Saccharomyces cerevisiae* в качестве источника питания. На сухое предметное стекло наносили по 3 капли суточной культуры клеток инфузорий. Далее проводили подсчет концентрации живых микроорганизмов с помощью микроскопа (увеличение 10×100), затем добавляли равнозначное количество экстракта *A. simplex*, где предварительно было установлено содержание белка (3,6 г/л), и далее опыт проводили с разведенным 1:2 экстрактом. Разведение готовили с использованием 0,9% стерильного физиологического раствора. Контрольные инфузории оставались интактными. Опыт проводили в 5 повторностях.

По истечении 1 и 3 часов производили подсчет числа подвижных, неподвижных и лизированных инфузорий, который затем сравнивали с первоначальным значением.

Выживаемость парамеций (N, %) вычисляли по формуле: $N = N_2 / N_1 \times 100\%$, где N_1 – среднее арифметическое (из пяти испытаний) значение количества парамеций в начале опыта, штук; N_2 – среднее арифметическое (из пяти испытаний) значение количества парамеций в конце опыта, через один час экспозиции, штук (подвижных, неподвижных, двигающихся не характерно и подвергнутых лизису); 100% – коэффициент перевода результата в проценты (ГОСТ_31674-20126).

В интактной группе через 1 час рост и жизнеспособность инфузорий, скорость их движения не изменялись, лишь у 2% движение изменилось на веретенообразное. У инфузорий, подвергнутых действию неразведенного соматического экстракта, значительно повысилось количество микроорганизмов с веретенообразным движением – 56%, гибель – 13% и лизис у 15% парамеций. Однако, разведенный 1:2 соматический экстракт оказывал более выраженное влияние: веретенообразное движение наблюдали в 42% случаев, гибель – в 46% (табл. 1).

Через 3 часа в обоих случаях наблюдали 100% гибель простейших. Количество клеток с веретенообразным движением уменьшалось вдвое при использовании неразведенного и в четыре раза у разведенного экстракта за счет гибели и лизиса.

В результате проведенного опыта по изучению острой токсичности с использованием инфузорий *P. caudatum* разведенный 1:2 соматический экстракт *A. simplex* оказался более токсичным. Эти противоречивые данные находят подтверждение в некоторых сообщениях.

Таблица 1. Изменения, вызванные соматическим экстрактом личинок *Anisakis simplex* в одноклеточных микроорганизмах

Показатели	1 час			3 часа		
	Контроль	Соматический экстракт		Контроль	Соматический экстракт	
		б/р	1:2		б/р	1:2
Подвижные, %	98±3	16±13***	-	103±3	-	-
Движение вокруг своей оси, %	2±3	56±12**	42±28	1±2	30±11*	11±6
Неподвижные, %	-	13±7	46±20	2±3	50±8***	65±19*
Лизис, %	-	15±11	12±13	-	20±15	24±19

* $p \geq 0,05$, ** $p \geq 0,01$, *** $p \geq 0,001$

Концентрации, действующие на «подпороговом» уровне, вызывают гибель инфузорий без разрушения клеток, а высокие – «надпороговые» – концентрации, преодолевая существующие защитные барьеры, вызывают летальную везикуляризацию цитоплазмы или разрушение наружной плазматической мембраны, которые приводят к полному лизису тела инфузории» (Присный и др., 2009).

Список литературы

Бекиш, В.Я., Бекиш, О.-Я.Л. Механизмы генотоксических эффектов в соматических и генеративных клетках хозяина при гельминтозах // Вестник Витебского государственного медицинского университета. – 2005. – Т. 4, № 4. – С. 73–79.

ГОСТ_31674-2012. Корма, комбикорма, комбикормовое сырье. Методы определения общей токсичности [Электронный ресурс]. – Режим доступа : http://standartgost.ru/g/ГОСТ_31674-2012 (дата обращения 26.03.2016).

Начева Л.В., Литягина Л.В. Клеточные реакции при гельминтозах // Российский паразитологический журнал. – 2012. – № 3. – С. 80–86.

Присный А.В., Волынкин Ю.Л., Кампос Н.Н. Механизмы устойчивости инфузорий к химическим повреждениям и их преодоление летальными концентрациями синтетическими поверхностно активных веществ (СПАВ) // Научные ведомости Белгородского государственного университета. – 2009. – № 11. – С. 45–54.

Сивкова Т.Н., Бережко В.К. Кариопатическое и патоморфологическое действие продуктов метаболизма личинок анизакид. – Пермь : Изд-во ФГОУ ВПО Пермская ГСХА, 2011. – 132 с.

Blaszowska J. The effect of *Ascaris suum* homogenate and its proteolysis inhibitors on chicken embryos // Helminthologia. – 1998. – Vol. 35, iss. 1. – P. 37–42.

TOXIC EFFECTS OF *ANISAKIS SIMPLEX* LARVAE SOMATIC EXTRACT ON MICROORGANISMS *PARAMECIUM CAUDATUM*

O.I. Lazareva, T.N. Sivkova, E.O. Chugunova

Perm State Agricultural Academy, Perm, Russia, ol.manina@yandex.ru

Toxic effect of metabolic products of helminthes to Infusoria is described. Results of experiment of cute toxic influence of *Anisakis simplex* larvae pure and twice diluted extract by express method on *Paramecium caudatum* are represented. It is established that parasites extract solution is a toxicant to *Paramecium* cells and dilution to 1/2 of metabolic products is more toxic for used microorganism.

**ВЛИЯНИЕ ПЛОТНОСТИ ПОСЕЛЕНИЯ ХОЗЯИНА
НА ЗАРАЖЕНИЕ ПАРАЗИТАМИ – АНАЛИЗ МОДЕЛИ
«ЛИЧИНКИ ТРЕМАТОД – ВТОРОЙ ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН»**

И.А. Левакин¹, К.Е. Николаев¹, К.В. Галактионов^{1,2}

¹ Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия;

² Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия;
levakin2@gmail.com, kirill.nicolaev@gmail.com, kirill.galaktionov@gmail.com

Успешная трансмиссия паразитов со сложным жизненным циклом, таких как трематоды, зависит от многих абиотических и биотических факторов, в частности от плотности популяции промежуточных хозяев. Для условий морского побережья показано, что такие традиционно используемые для описания инвазии параметры, как экстенсивность и интенсивность инвазии и индекс обилия, снижаются при увеличении плотности популяций промежуточных хозяев (Mouritsen et al., 2003; Thieltges, Reise, 2007). Вместе с тем, очевидно, что при передаче паразита через мелких массовых промежуточных хозяев – таких, как литоральные моллюски, вероятность заражения следующего хозяина должна зависеть от насыщенности окружающей среды инвазионными стадиями паразита – например, от плотности содержащихся в зараженных мидиях метацеркарий трематод на единицу площади литорали, служащей кормовой площадкой для птицы (дефинитивного хозяина).

Для изучения влияния плотности популяции хозяина на показатели его зараженности и плотность гемипопуляции паразита были выбраны два обычных на Белом море вида трематод: *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) и *Cercaria parvicaudata* (Renicolidae), вторым промежуточным хозяином которых служит массовый вид двустворчатых моллюсков – *Mytilus edulis*. Проведено две серии натуральных экспериментов в местах, значительно отличающихся по плотности и зараженности первых промежуточных хозяев этих трематод (*Littorina* spp.): Кемь-Луды (слабое заражение литорин) и м. Красный (сильное заражение литорин). Садки с незараженными мидиями одинакового размера (длина раковины 2–3 см) закрепляли на литорали и экспонировали в течение нескольких недель. Затем садки изымались, а содержащихся в них мидий вскрывали и подсчитывали число обнаруживаемых в них метацеркарий *H. elongata* и *C. parvicaudata*.

В первой серии экспериментальных заражений (Кемь-Луды, слабое заражение) использовали 6 разных плотностей посадки мидий: 0,25×, 0,5×, 1×, 2×, 4× и 8-кратную плотность естественной популяции мидий на Кемь-Лудах (по три садка на каждую градацию плотности). После 41-дневного содержания на литорали для каждого садка рассчитывали зараженность, интенсивность инвазии, обилие паразита и плотность популяции метацеркарий. Полученные значения использовали для описания зависимости этих параметров от плотности популяции хозяина. Использовали степенную модель зависимости этих параметров (y)

от плотности хозяина (x): $y = ax^b$, параметры уравнения оценивали, используя линейную модель регрессии логарифмов величин ($\ln y = \ln a + b \ln x$).

Во второй серии заражений (м. Красный, сильное заражение) мидий экспонировали 39 дней и использовали три разных плотности (400, 2000 и 4000 мидий/м²). Величины и их доверительные интервалы (95%) оценивали методом Монте-Карло (N=100000). Достоверность различий оценивали при помощи медианного критерия.

Степенная модель зависимости экстенсивности и интенсивности инвазии, индекса обилия и плотности метацеркарий от плотности популяции хозяина в эксперименте на Кемь-Лудах (слабое заражение) оказалась адекватной (по Фишеру для логарифмов величин). С ростом плотности хозяина экстенсивность инвазии снижалась сходно для двух видов трематод (P>0,05): *H. elongata* ($R^2=0,85$, $b=-0,32$), *C. parvicaudata* ($R^2=0,3$, $b=-0,38$). Обилие

метацеркарий быстрее ($P < 0,05$) снижалось для *C. parvicaudata* ($R^2=0,79$, $b=-0,56$), чем для *H. elongata* ($R^2=0,79$, $b=-0,38$). Интенсивность заражения *H. elongata* в этом эксперименте достоверно не изменялась ($R^2=0,26$, $P_b > 0,05$), в отличие ($P < 0,01$) от слабого снижения интенсивности у *C. parvicaudata* ($R^2=0,62$, $b=-0,18$). Плотность популяции паразита значительно возрастала с ростом плотности популяции хозяина: *H. elongata* ($R^2=0,91$, $b=0,62$), *C. parvicaudata* ($R^2=0,7$, $b=0,44$).

Все мидии, экспонированные на м. Красном, оказались заражены метацеркариями *H. elongata* и *C. parvicaudata*. Оценки интенсивности инвазии и индекса обилия совпали. При увеличении плотности хозяина с 400 до 4000 м⁻², значения индекса обилия метацеркарий снижались с 40,9 (26,8–57,6) до 16,9 (14,2–19,7) для *H. elongata* ($P < 0,01$) и с 69,2 (51,5–92,7) до 38,2 (33,4–42,9) для *C. parvicaudata* ($P < 0,01$). При этом плотность популяции паразита (число метацеркарий на м²) возрастала с 14220 (10560–18740) до 60160 (50920–70440) для *H. elongata* и с 25500 (18400–33620) до 135840 (119520–154240). Ожидаемое снижение широко используемых характеристик заражения (экстенсивность и интенсивность инвазии, обилие паразита) при увеличении плотности поселения промежуточного хозяина сопровождалось увеличением плотности гемипопуляции инвазионной для дефинитивного хозяина стадии паразита. Следует предположить, что плотные поселения промежуточных хозяев с большей плотностью гемипопуляции паразита должны играть большую роль в трансмиссии паразита, чем разреженные поселения хозяина с меньшей плотностью гемипопуляции паразита, но большими значениями показателей обилия и зараженности.

Работа поддержана грантом РФФИ № 16-04-00753-а.

Список литературы

Mouritsen K.N., McKechnie S., Meenken E., Toynbee J.L., Poulin R. Spatial heterogeneity in parasite loads in the New Zealand cockle: the importance of host condition and density // Journal of the Marine Biological Association UK. – 2003. – Vol. 83, iss. 2. – P. 307–310.

Thieltges D.W., Reise K. Spatial heterogeneity in parasite infections different spatial scales in an intertidal bivalve // Oecologia. – 2007. – Vol. 150, iss. 4. – P. 569–581.

INFLUENCE OF HOST DENSITY ON PARASITIC INFECTION: ANALYSIS OF THE MODEL “TREMATODE LARVAE — SECOND INTERMEDIATE HOST”

Levakin I.A.¹, Nikolaev K.E.¹, Galaktionov K.V.^{1,2}

¹Zoological Institute RAS, St. Petersburg, Russia;

²St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia;

levakin2@gmail.com, kirill.nicolaev@gmail.com, kirill.galaktionov@gmail.com.

In the field experiment the identical cages (16*16*8 cm) filled with uninfected blue mussels *Mytilus edulis* of different densities were exposed on the littoral site of the White Sea. The results of the experiment showed that increasing of host density resulted in decreasing of parasite abundance and infection rate. At the same time the density of parasite population (mean number of *Himasthla elongata* and *Cercaria parvicaudata* metacercariae per м²) was increased. It is assumed that a key condition for successful transmission via the small intermediate host, which serves as food source for the definitive host, is a high density of invasive stages of the parasite (metacercariae on square). It seems that this is more important parameter than high abundance or high infection rate of the second intermediate host, because the attractiveness of the feeding area is determined primarily by the density of food (individuals of the intermediate host). Thus, the values of prevalence, intensity of infection and mean abundance without the data on host density do not allow speculating about intensity of parasite transmission thorough the second intermediate host population.

**О ЗАРАЖЕННОСТИ ЧЕРНОМОРСКИХ КРЕВЕТОК *PALAEMON ADSPERSUS*
МЕТАЦЕРКАРИЯМИ ТРЕМАТОД
HELICOMETRA FASCIATA И *GYNAECOTYLA ADUNCA***

В.Л. Лозовский

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; LozovskyVI@yandex.ru

Комплексные паразитологические исследования, выполняемые в отделе экологической паразитологии ИМБИ РАН, охватывают все группы черноморских гидробионтов. Одним из таких объектов является травяная креветка *Palaemon adspersus*, широко распространённая в прибрежных и эстуарных зонах Чёрного моря. В частности, в опреснённой зоне устья реки Чёрная (Севастополь) численность этой креветки колеблется от 5 до 15 экз./м², уменьшаясь с глубиной. Обследуя травяную креветку, отловленную в данном районе, мы выявили у неё метацеркарий двух видов трематод: *Gynaecotyla adunca* (Linton, 1905) Yamaguti, 1939 (сем. Microphallidae), окончательным хозяином которой являются чайки, и *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) (сем. Oprescoelidae), чьи взрослые особи паразитируют во многих видах черноморских рыб. Всего в 2015-16 гг. нами вскрыто 220 экз. травяной креветки размерами 2,5 – 6 см. Метацеркарии *H. fasciata* зарегистрированы у 3% обследованных особей, а *G. adunca* – у 23%. Интенсивность инвазии первым из них колебалась от 1 до 3 экз., вторым – от 1 до 14 экз. Метацеркарии обоих видов локализуются в тканях грудных мышц хозяина, часто встречаясь совместно, при этом цисты *G. adunca* обнаруживались также в коксах ходильных ног креветок, а *H. fasciata* – только в мышцах. Соотношение количества цист *G. adunca*, локализующихся в ходильных ножках креветки, к таковому, найденному в мышцах, будет рассчитано в дальнейшем, поскольку нами отмечались лишь визуально до попытки документировать различия в локализации. Таким образом, если локализация цист этого вида трематод в ходильных ножках креветки окажется предпочтительной, это может свидетельствовать о возможных конкурентных межвидовых отношениях трематод, одновременно встречающихся в одном и том же хозяине: когда грудные мышцы хозяина «заняты» одним видом, второй оседает в его ножках. Иногда плотная группа из 3-х и более цист *G. adunca* обнаруживалась на поверхности жаберных лепестков креветки (причины формирования таких поверхностных цист церкариями пока неясны).

Ранее было установлено, что в прибрежных водах Чёрного моря метацеркарии обоих названных видов являются обычными паразитами многих ракообразных, в том числе *Carcinus aestuarii*, у которого, в отличие от травяной креветки, они локализуются в выделительной (*G. adunca*) и кровеносной (*H. fasciata*) системах (Корнийчук, Лозовский, 2005; Пронькина и др., 2009). Замечено, что у более крупных особей *C. aestuarii* метацеркарии *G. adunca* отсутствуют, что, видимо, объясняется непроницаемостью для церкарий толстых стенок жаберных покровов краба.

Список литературы

Корнийчук Ю.М., Лозовский В.Л. Черноморский зеленый краб *Carcinus aestuarii* – новый дополнительный хозяин трематоды *Helicometra fasciata* // Морской экологический журнал. – 2005. – Т. 4, № 2. – С. 38.

Пронькина Н.В., Мордвинова Т.Н., Лозовский В.Л. Роль черноморского краба *Carcinus aestuarii* (Decapoda, Portunidae) в жизненных циклах некоторых гельминтов // Zoocenosis-2009. Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: матеріали V Міжнар. наук. конф. – Дніпропетровськ, 2009. – С. 249–250.

**ABOUT INFESTATION OF THE BLACK SEA SHRIMPS *PALAEMON ADSPERSUS* BY
METACERCARIAE OF TREMATODES
HELICOMETRA FASCIATA AND *GYNAECOTYLA ADUNCA***

V.L. Lozovsky

The A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia;
LozovskyVI@yandex.ru

Data of infestation of the Black Sea shrimp *Palaemon adspersus* were obtained. In 2015 - 2016 years the number of shrimp ranged from 5 to 15 specimen per m². 220 spec. of grass shrimp the size of 2.5 - 6 cm was investigated. Frequency of metacercariae *Helicometra fasciata* (Rudolphi, 1819) (Family Opcoelidae) in the *P. adspersus* was 3%, and *Gynaecotyle adunca* (Linton, 1905) (Family Microphallidae) – 23%. Metacercariae *G. adunca* prefer excretory system, and *H. fasciata* – blood system, but they can meet together in the pectoral muscles of the shrimp. Preference both metacercaria of based walking legs of the shrimp may indicate a competitive interspecific relations trematodes. In larger hosts, for example, in the crab *Carcinus aestuarii* absence of metacercaria *G. adunca* in pectoral muscles is caused, apparently, by the host immune barrier – stout tissues gills.

УДК 576.89:595.353:591.4

**ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА
PELTOGASTER PAGURI (RHIZOCEPHALA: PELTOGASTRIDAE)**

А.А. Миролюбов

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия; aal_miol@inbox.ru

Корнеголовые раки (Cirripedia: Rhizocephala) – группа высоко-специализированных паразитических ракообразных. Глубокие адаптации к эндопаразитическому образу жизни привели к сильному видоизменению внешнего вида и жизненного цикла этих организмов.

Объектом настоящего исследования является вид *Peltogaster paguri* из семейства Peltogastridae. В данной работе мы рассматриваем только морфологию взрослых самок.

Тело взрослой самки всех представителей Rhizocephala делится на, как минимум, две функциональные части. В полости тела хозяина располагается интерна, которая и является непосредственным телом паразита. Основная функция интерны – трофическая. Кроме интерны существует еще наружная часть тела – экстерна, которая выполняет функции размножения. Следует отметить, что экстерна – это временное образование, она формируется лишь у полностью развитой интерны и после завершения генеративной функции разрушается (Bresciani, Hoeg, 2001.; Shukalyuk et al., 2001). У представителей семейства Peltogastridae, в том числе и у вида *P. paguri*, в составе интерны можно выделить несколько морфологически и функционально обособленных частей. В абдомене хозяина интерна представлена крупным главным столоном, который несет множественные упорядоченно расположенные боковые выросты. В средней части главного столона от него отходит ответвление, которое ведет к экстерне. Далее главный столон продолжается в торакальный отдел тела хозяина, где характер ветвления изменяется.

Несмотря на достаточно большое количество исследований, посвященных этой группе паразитов, далеко не все аспекты морфологии и жизненного цикла хорошо изучены.

Материалом для исследования послужили взрослые экземпляры *P. paguri* (Cirripedia: Rhizocephala: Kentrogonida: Peltogastridae), собранные в окрестностях морской биологической

станции Санкт-Петербургского государственного университета (Белое море, Кандалакшский залив, губа Чупа, Керетский архипелаг; N 66.312; E 33.610). Сбор материала производили в летне-осенний период 2012–2015 гг. с глубин 5–20 м. Для сбора раков-отшельников использовали легководолазное оборудование. Собранные хозяева были вскрыты в морской воде. На вскрытиях производили прижизненное наблюдение за паразитом и обследовали общую морфологию тела ракообразного; затем паразиты были зафиксированы для дальнейшей обработки. Из собранных образцов были изготовлены срезы по стандартным гистологическим методикам. Для исследования мускулатуры интерны использованы методы конфокальной лазерной сканирующей микроскопии (CLSM).

Внешняя морфология большинства обследованных нами паразитов соответствовала схеме, описанной в литературе, однако при детальном изучении нам удалось обнаружить крайне высокую региональную дифференциацию тканей.

В толще стенки главного столона располагаются мышечные волокна, организованные в правозакрученную спираль, при этом плотность этих волокон неоднородна по длине главного столона. Наибольшая плотность волокон наблюдалась вблизи места отхождения экстерны и снижалась по направлению к дистальному концу главного столона. Кроме того, гистологическое строение стенки главного столона также неодинаково в разных участках. Стенка главного столона в дистальной его части во многом схожа со строением стенки боковых выростов. В районе отхождения стебелька экстерны стенка главного столона истончается, изменяется ее клеточный состав, а кутикула, наоборот, становится значительно толще. В этом участке практически отсутствует слой аксиальных клеток, а на внутренней поверхности можно наблюдать группы клеток, внешне напоминающих эпителиальную выстилку.

В тораксе хозяина главный стolon заканчивается и от его переднего конца отходят множество ветвящихся выростов. В этой части тела хозяина интерна представлена нерегулярно ветвящейся системой столон, без каких-либо центральных элементов. При этом столон оплетают как детали пищеварительной системы, так и центральные отделы нервной системы хозяина. Таким образом, торакальная часть интерны больше напоминает интерну представителей сем. Sacculinidae.

Особой частью интерны является стебелек, который соединяет главный стolon с экстерной. Стебелек представляет собой трубку с относительно тонкими стенками. В районе стебелька нам удалось обнаружить специальное прикрепительное образование, охватывающее стебелек, – «якорный диск», который представляет собой уплощенное образование, покрытое с наружной стороны очень толстой и плотной кутикулой. Располагается якорный диск под покровами хозяина. Его строение и расположение явно указывают на прикрепительные функции этого органа.

Согласно литературным данным, вид *P. paguri* обладает всего одной экстерной, в отличие от некоторых других представителей семейства Peltogastridae, для которых было показано явление множественного образования экстерн на одной интерне (колониальность) (Ноег, 1995). Тело большинства обследованных нами паразитов соответствовало классической схеме с одной экстерной, однако кроме таких «типичных» раков нам удалось обнаружить и экземпляры этого же вида с двумя экстернами. Обе эти экстерны располагаются в средней части абдомена хозяина рядом друг с другом. Следует отметить, что чаще всего эти две экстерны различались между собой по возрасту.

В некоторых случаях мы обнаруживали две половозрелые экстерны, но при этом в мантийной полости одной из экстерн находились уже сформированные подвижные личинки, в то время как в мантийной полости другой экстерны были личинки на самых ранних стадиях развития. Этот факт может косвенно свидетельствовать о том, что у этого вида нет жестких временных рамок выхода личинок в планктон.

Также нами был обнаружен паразит с одной половозрелой экстерной и формирующейся почкой второй экстерны, находящейся еще под покровами хозяина.

Появление второй экстерны связано с сильными изменениями в строении интерны. У паразитов, несущих две экстерны, от переднего отдела главного столона, заходящего в торакс, отходит стolon, направляющийся обратно в абдомен хозяина. Этот возвратный стolon по морфологическим и гистологическим характеристикам не отличался от главного столона и в дальнейшем мы будем называть его вторичным главным столон. В толще стенки этого

вторичного главного столона также во множестве располагаются мышечные волокна. Вблизи дистального конца растущего вторичного главного столона формируется почка вторичной экстерны. Характер расположения и прикрепления вторичной экстерны такой же, как и у первичной экстерны. Вторичная экстерна располагается на своей собственной трофической системе.

Исходя из полученных нами данных, можно предположить, что представители вида *P. paguri* потенциально способны к множественной закладке экстерн и, таким образом, можно говорить о колониальной организации этих животных.

Сама почка формируется на растущем вторичном главном столоне в непосредственной близости от покровов хозяина. Прямо над апикальной поверхностью почки в кутикуле хозяина появляется воронкообразная впадина, в которой образуется разрыв кутикулы, при этом кутикула хозяина загибается внутрь и охватывает почку экстерны. Скорее всего, данное явление можно рассматривать как пример очень тесных паразито-хозяинных отношений. Такой разрыв кутикулы, скорее всего, необходим для нетравматичного прорастания экстерны во внешнюю среду.

Автор выражает благодарность коллективу кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ и отдельно – своему научному руководителю, Добровольскому Андрею Александровичу, без которого данная работа не могла бы быть успешно выполнена.

Список литературы

Bresciani, J., Hoeg J.T. Comparative Ultrastructure of the Root System in Rhizocephalan Barnacles (Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala) // J. Morphol. – 2001. – Vol. 249, iss. 1. – P. 9–42.

Hoeg J.T. The biology and life cycle of Rhizocephala (Cirripedia) // J. Mar. Biol. Ass. U.K. – 1995. – Vol. 75, iss. 3. – P. 517–550.

Shukalyuk A.I., Baiborodin S.I., Isaeva V.V. Organization of the Interna of the Rhizocephalan Barnacle *Peltogasterella gracilis* // Russ. J. Mar. Biol. – 2001. – Vol. 27, iss. 2. – P. 113–115.

Glennier, H. Cypris Metamorphosis, Injection and Earliest Internal Development of the Rhizocephalan *Loxothylacus panopaei* (Gissler). Crustacea: Cirripedia: Rhizocephala: Sacculinidae // J. Morphol. – 2001. – Vol. 249, iss. 1. – P. 43–75.

SOME ASPECTS OF *PELTOGASTER PAGURI* (RHIZOCEPHALA: PELTOGASTRIDAE) LIFE CYCLE

A.A. Miroljubov

Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia; aal_mirol@inbox.ru

Rhizocephalans are highly specialised parasites. They have peculiar life cycle, and their adults lost almost all traits found usually in Crustacea. Unfortunately, many aspects of the morphology, physiology and life cycle of these animals are still unknown. It was considered that representatives of *Peltogaster paguri* from the family Peltogastridae bear only one externa. However, it turned out that some of the specimens bear at least two externas on one interna. So in the current research we aimed at studying the morphology of the interna of *Peltogaster paguri* that bears multiple externas.

The interna if it bears multiple externa or not, has very high level of tissue differentiation.

We have found some specimens that were bearing two externas. This unusual feature reflected on the morphology of interna. In the anterior part of the main trunk one of the side roots went back to the abdomen of the host and bore numerous side branches and the bud of a new externa. So the new externae had it's own secondary interna.

СТРАТЕГИИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ СКРЕБНЕЙ С ПАРАТЕНИЧЕСКИМИ ХОЗЯЕВАМИ

В.П. Никишин, Е.М. Скоробрехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия, nikishin@ibpn.ru

Для скребней обычен диксенный жизненный цикл с участием промежуточного и дефинитивного хозяев. В то же время многие виды включают в свой жизненный цикл паратенического хозяина, который ранее рассматривался всего лишь как звено, облегчающее передачу инвазии от промежуточного хозяина к окончательному. Со временем, однако, накапливались факты, прямо или косвенно не согласующиеся с таким упрощенным взглядом, анализ и обобщение которых привели к выходу известной и единственной в своем роде монографии В.П. Шарпило и Р.В. Саламатина (2005), существенно изменившей и обогатившей понимание паратенического паразитизма. На наш взгляд, одним из наиболее принципиальных выводов этой работы является признание возможности развития паразита в паратеническом хозяине, а также возможного специфичного характера взаимоотношений этих организмов. Первая возможность хорошо аргументируется сравнительными исследованиями морфологии скребней на разных фазах их развития, хотя такие работы достаточно трудоемки и, очевидно, поэтому, немногочисленны. Хорошим примером является исследование скребня *Centrorhynchus milvus*, показавшее достоверное возрастание морфометрических показателей покровных тканей в ряду: цистакант в промежуточном хозяине – молодой скребень в паратеническом хозяине – скребень в окончательном хозяине (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). Относительно второй возможности В.П. Шарпило и Р.В. Саламатин приводят вывод Р.С. Шульца и Э.А. Давтяна (1954) о том, что «... хозяинно-паразитарная специфичность при резервуарном (паратеническом) паразитизме проявляется очень слабо», чем, по их мнению, возможно, объясняется часто весьма широкий спектр паратенических хозяев. Здесь важна, однако, не оценка степени специфичности, но признание самого факта ее существования. Соответствие каких-либо морфологических признаков, характеризующих конкретного паразита и того или иного его паратенического хозяина, уровню специфичности взаимоотношений этих животных до недавнего времени планомерно не изучалось, тем более, с применением современных ультратонких методик. В настоящем сообщении мы представляем результаты исследования этой проблемы, преимущественно на примере скребня *Corynosoma strumosum*. Этот паразит, обитающий в теплокровных животных (рыбоядных птицах, водных млекопитающих), в качестве паратенических хозяев использует множество видов морских рыб, в которых может достигать значительной численности. Использованы также результаты исследования скребня *Sphaerirostris picae* – паразита сороки *Pica pica*, естественным паратеническим хозяином которого является ящерица *Lacerta agilis*.

Как известно, в паратенических хозяевах скребни окружаются клеточной капсулой. Хотя работы, посвященные ее изучению, немногочисленны, единое мнение о ее составе и структуре отсутствовало (обзор литературы см. Никишин, Скоробрехова, 2015). Изучение скребня *Corynosoma strumosum* из естественных (морские рыбы девяти видов) и экспериментально зараженных (аквариумная рыба, ящерица, лягушка и уж) паратенических хозяев показало, что ее структура и клеточный состав зависят от видовой принадлежности последних. Все выявленные вариации капсул были сведены к трем основным формам: фибробластической, лейкоцитарной и промежуточной (Скоробрехова, Никишин, 2013). Фибробластические капсулы (в малоротой (*Hypomesus olidus*) и зубастой (*Osmerus mordax dentex*) корюшках и дальневосточной наваге *Eleginus gracilis*) образованы из фибробластов (фиброцитов) и их производных – коллагеновых волокон; в последнем случае в составе капсул также определяются одиночные макрофаги и гранулоциты. В промежуточных капсулах, обнаруженных в пятнистом терпуге *Hexagrammos stelleri*, количество лейкоцитов заметно больше, однако доминирование фибробластов сохраняется. Лейкоцитарные, или

воспалительные, капсулы наряду с клетками фибробластического ряда включают многочисленные макрофаги и гранулоциты. Такие капсулы обнаружены вокруг коринозом из керчака Стеллера *Muohoxcephalus stelleri*, желтоперой камбалы *Limanda aspera*, тихоокеанского белокорого палтуса *Hippoglossus stenolepis*, бельдюги *Zoarces elongatus* и толстощёка Миддендорфа *Hadropareia middendorffii*. Наличие и соотношение тех или иных элементов капсулы в этих хозяевах может несколько варьировать, но ее воспалительный характер при этом не изменяется. В большинстве случаев внутренняя часть капсул всех модификаций образована слоем разрушенных или дегенерирующих клеток, что свидетельствует о воспалительном характере взаимоотношений на начальном этапе инвазии паратенического хозяина вне зависимости от структуры формирующейся капсулы.

Морфологическое разнообразие капсул, окружающих плероцеркоидов цестод во вторых промежуточных хозяевах разных видов, ранее было установлено С.В. Прониной и Н.М. Прониным (1988). Авторы связали этот феномен со степенью взаимной адаптации партнеров, а, по сути – с видовой принадлежностью хозяина: по их мнению, более толстая капсула, в составе которой преобладают лейкоциты, свидетельствует о менее сбалансированных отношениях паразита и хозяина, чем фибробластическая капсула относительно меньшей толщины. Мы полагаем, что и в случаях с коринозомами структура капсул, окружающих их в паратенических хозяевах, также может отражать степень сбалансированности взаимоотношений паразита хозяина, точнее, степень взаимной адаптации. Иначе говоря, взаимоотношения паратенического хозяина и скребня, сопровождающиеся образованием лейкоцитарных капсул, в составе которых преобладают клетки воспалительного ряда (лейкоциты и макрофаги), могут рассматриваться как более конфликтные или менее сбалансированные, чем случаи, при которых формирующиеся капсулы состоят преимущественно из фибробластов.

Дальнейшие исследования показали, что в разных видах паратенических хозяев различия наблюдаются не только в морфологии капсул, но и в строении поверхности кориносом, в первую очередь, в организации гликокаликса, покрывающего их тегумент. Обычно кориносомы в паратенических хозяевах покрываются слоем гликокаликса, толщиной 1–2 мкм, морфологически и морфометрически сходным с формируемым на поверхности цистакантов в промежуточных хозяевах. (Исключениями являются кориносомы из камбаловых рыб, у которых толщина гликокаликса составляла всего несколько десятых долей микрометра). Не менее развитый гликокаликс, ошибочно названный авторами цистой, отмечен на поверхности скребня *Centrorhynchus milvus* в жабе *Bufo regularis* (Marchand, Grita-Timoulali, 1992). Формирование столь толстого слоя гликокаликса происходит быстро, и в эксперименте он обнаруживается уже на третьи сутки после заражения кориносомами толстощека Миддендорфа. В тех случаях, когда скребень окружен лейкоцитарной капсулой, наблюдаются выраженные конфликтные взаимоотношения макрофагов, входящих в состав внутренней части капсулы, и гликокаликса: макрофаги образуют цитоплазматические отростки, внедряющиеся в слой гликокаликса, и в этих участках гликокаликс нередко выглядит частично или даже полностью разрушенным.

Последний факт предполагает участие гликокаликса в защите паразита от клеточной реакции хозяина. С целью проверки этого предположения было проведено заражение кориносомами неестественных хозяев: аквариумных рыб хромисов-красавцев *Hemichromis bimaculatus*, прытких ящериц *L. agilis*, травяных лягушек *Rana temporaria* и обыкновенных ужей *Natrix natrix*. В случаях с пресмыкающимися и земноводными скребни, по крайней мере, в течение нескольких недель сохраняли жизнеспособность и инкапсулировались лейкоцитарными капсулами, внутренняя часть которых была образована гигантскими многоядерными макрофагами; толстый слой гликокаликса на их поверхности не развивался. Взаимоотношения паразитов с хозяевами в этих случаях были остроконфликтными, поэтому не удивительно, что по истечении нескольких недель в зараженных ящерицах (эксперимент с ними был наиболее продолжительным) были обнаружены только погибшие скребни. В случаях с хромисами результаты были не столь однозначны, тем не менее, капсулы по своей структуре были близки к фибробластическим, однако скребни оставались живыми не менее месяца; толстый слой гликокаликса на их поверхности также отсутствовал.

На основании этих результатов, несомненно, подчеркивающих роль гликокаликса в защите от клеточного ответа паратенических хозяев, можно было бы предположить, что

толстый слой гликокаликса необходим для выживания паразита. Однако этому противоречат два факта. Во-первых, как уже говорилось выше, в камбаловых рыбах толстый слой гликокаликса на поверхности кориносом не образуется, и, паразиты, хотя и заключаются в лейкоцитарную (= воспалительную) капсулу, тем не менее, сохраняют жизнеспособность в течение неопределенно долгого периода и могут накапливаться в значительных количествах. Второй факт связан с паразитированием скребня *Sphaerirostris picae* в естественном паратеническом хозяине – ящерице *L. agilis*, в которой этот паразит ни в естественной инвазии, ни в эксперименте не покрывается толстым слоем гликокаликса (Skorobrechova, Nikishin, in press). В обоих случаях взаимоотношения паразитов и хозяев можно охарактеризовать как остроконфликтные, а в составе капсулы, окружающей *S. picae*, даже наблюдаются гигантские многоядерные макрофаги, но, тем не менее, паразиты остаются вполне жизнеспособными.

Для удовлетворительного объяснения этого противоречия имеющихся фактов явно недостаточно. Тем не менее, в качестве рабочей гипотезы можно предположить существование двух стратегий взаимоотношений паратенического хозяина и паразита на организменном уровне. Согласно первой из них скребни, попав в соответствующего хозяина, формируют мощный слой гликокаликса, защищающий их от его клеточной реакции. Свидетельством успешной защиты является разрушение клеток хозяина, мигрировавших к паразиту на начальном этапе инвазии, остатки которых образуют внутренний слой формирующейся капсулы. При этом в зависимости от видовой принадлежности паратенического хозяина (или от степени сбалансированности паразитарной системы, что, в сущности, одно и то же) вокруг паразита может формироваться либо фибробластическая (в относительно более сбалансированных системах) либо лейкоцитарная, воспалительная (в относительно менее сбалансированных системах) капсула. Эта стратегия реализуется в случаях инвазии кориносомами естественного паратенического хозяина (большинство видов морских рыб из исследованных нами за исключением камбаловых).

Вторая стратегия взаимоотношений реализуется при инвазии других паратенических хозяев, как естественных (*S. picae* в ящерице *L. agilis* или *C. strumosum* в палтусе *H. stenolepis* или в камбале *L. aspera*), так и неестественных (*C. strumosum* в земноводных, пресмыкающихся, а также в аквариумных рыбах *Hemichromis bimaculatus*). Она сопровождается формированием вокруг паразита воспалительной капсулы, в составе которой, однако, отсутствует внутренний слой из разрушенных клеток. В этих случаях скребень защищается от клеточной инкапсуляции не посредством формирования толстого слоя гликокаликса, а с использованием иных механизмов. В процессе дальнейших исследований авторы намерены подтвердить или опровергнуть эту гипотезу, а также, в случае ее истинности, изучить возможность ее применения к другим случаям тканевого паразитизма.

Исследования поддержаны грантами РФФИ (проект № 15-04-01418) и Президиума ДВО РАН (проект № 15-I-6-015 о).

Список литературы

- Никишин В.П., Skorobrechova E.M. Взаимоотношения акантоцефалов с хозяевами (морфологический аспект) // Успехи современной биологии. – 2015. – Т. 135, № 2. – С. 203–221.
- Пронина С.В., Пронин Н.М. Взаимоотношения в системах гельминты-рыбы. – Москва : Наука, 1988. – 176 с.
- Skorobrechova E.M., Никишин В.П. Зависимость строения капсулы, окружающей скребня *Corynosoma strumosum*, от видовой принадлежности естественного паратенического хозяина // Известия РАН. Серия биологическая. – 2013. – № 6. – С. 696–712.
- Шарпило В.П., Саламатин Р.В. Паратенический паразитизм: становление и развитие концепции: Исторический очерк, библиография. – Киев : ЛОГОС, 2005. – 240 с.
- Шульц Р.С., Давтян Э.А. О формах хозяинно-паразитных отношений в гельминтологии // Зоологический журнал. – 1954. – Т. 6. – С. 1201–1205.
- Marchand B., Grita-Timoulali Z. Comparative ultrastructural study of the cuticle of larvae and adults of *Centrorhynchus milvus* Ward, 1956 (Acanthocephala, Centrorhynchidae) // Journal of Parasitology. – 1992. – Vol. 78, iss 2. – P. 355–359.

Skorobrekhova E.M., Nikishin V.P. Capsule morphology of *Sphaerostris picae* (Acanthocephala, Centrorhynchidae) in a natural paratenic host // Journal of Parasitology. 2016 (in press).

INTERRELATIONS OF ACANTHOCEPHALA WITH PARATENIC HOSTS (MORPHOLOGICAL ASPECT)

V.P. Nikishin, E.M. Skorobrekhova

Institute of Biological Problems of the North, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,
Magadan, Russia; nikishin@ibpn.ru

Encapsulation peculiarities of acanthocephalans and their tegument organization depending on the species relation of paratenic host were considered. On the basis of our study results and literature data a hypothesis about two strategies of interrelations of acanthocephalans with paratenic hosts was made.

УДК 576.8:599.363

ГЕЛЬМИНТОФАУНА ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ *SOREX ARANEUS* КИЖСКОГО АРХИПЕЛАГА

И.А. Никонорова, С.В. Бугмырин, Е.П. Иешко

Институт биологии Карельского научного центра РАН, г. Петрозаводск, Россия;
nikonnira@mail.ru

В Карелии обитает пять видов насекомоядных млекопитающих рода *Sorex*, самый многочисленный вид – обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus* L. 1758), в суммарных уловах мелких млекопитающих на ее долю приходится около 50% (Ивантер, 1975). Особенности экологии и питания бурозубки являются ведущими факторами в формировании относительно богатой и разнообразной гельминтофауны, которая представлена для Карелии 33 видами, относящихся к трем систематическим группам: Trematoda – 3 вида, Cestoda – 16, Nematoda – 14.

Особенности островной биогеографии паразитов бурозубок были исследованы только на островах Белого моря, в Кандалакшском заповеднике (Аниканова и др., 2005). Гельминтофауна исследованных животных отличалась бедностью видового состава островных популяций (13 видов) по сравнению с материковыми местообитаниями. Среди обнаруженных гельминтов цестоды были представлены 8 видами, нематоды 5, а трематоды не были обнаружены.

Целью данной работы стало изучение особенностей формирования видового богатства фауны гельминтов *Sorex araneus*, обитающей в условиях Кижского архипелага. Кижский архипелаг находится в северной части Онежского озера. В состав Кижских шхер входит несколько больших островов: Большой Клименецкий, Леликовский (1800), Кижы (203), Волкостров (198 га), и множество маленьких островков площадью не более 20 га. Флора в районе архипелага очень мозаична и разнообразна, это и скальные сосняки, разнотравные луга, липняки и разнотипные мелколиственные смешанные леса (березняки, осинники, сероошляники) (Бюллетень..., 2009).

Материал собран в августе 2012 и 2013 гг. Методом неполного гельминтологического вскрытия (желудочно-кишечный тракт) обследовано 53 особи обыкновенной бурозубки,

отловленных на островах Большой Леликовский – 15, Голый – 14, Ламбинский – 8, Северный Олений – 5, Сато – 3, Ерницкий – 2, Подъельник – 2, Куйвохта – 3 и Кижы – 1 экз.

В результате проведенных исследований было обнаружено 14 видов гельминтов, относящихся к трём систематическим группам – Trematoda (2), Cestoda (5) и Nematoda (7 видов). Трематоды представлены семействами Brachylaemidae (*Brachylaemus fulvus*) и Omphalometridae (*Rubinstrema exasperatum*), цестоды – семействами: Hymenolepididae (*Diestolepis diaphana*, *Neoskriabinolepis schaldybini*, *Staphylocystis furcata*) и Dilepididae (*Dilepis undula*, *Monocercus arionis*). Видовой состав нематод более разнообразен – 7 видов из 5 семейств: Capillariidae (*Aonchotheca kutori*, *Eucoleus oesophagicola*), Soboliphymidae (*Soboliphyme soricis*), Strongyloididae (*Parastrongyloides winchesi*), Heligmosomidae (*Longistriata codrus*, *Longistriata didas*) и Anisakidae (*Porrocaecum depressum*).

В районе исследования по показателю экстенсивности инвазии в составе паразитофауны обыкновенной бурозубки преобладают нематоды рода *Logistriata* (ЭИ= 96%) – *Longistriata codrus* (75%) и *Longistriata didas* (58%), что в целом характерно для территории Карелии (Аниканова и др., 2007), и определяется прямым циклом развития этих паразитов, заражение которыми происходит или путём случайного заглатывания яиц с пищей, или через резервуарных хозяев – дождевых червей. Высокие показатели встречаемости также отмечены для широко распространенных специфичных паразитов бурозубок, цестод *Monocercus arionis* (22%), *Staphylocystis furcata* (18%) и *Diestolepis diaphana* (16%).

Наибольшее видовое разнообразие гельминтов *Sorex araneus* отмечено на острове Большой Леликовский – 13 видов. Рассчитанные значения показателей (индекс Жаккара) сходства видового состава паразитов разных островов были невысокими (от 0,1 до 0,31), что во многом связано с небольшим количеством обследованных животных. Сравнительный анализ видового разнообразия гельминтофауны *Sorex araneus* Кижского архипелага и среднетаежного района Карелии, где проводились многолетние мониторинговые исследования (Аниканова и др., 2007), показал обеднение видового состава паразитов островных популяций.

Авторы выражают благодарность профессору ПетрГУ А.В. Коросову за всестороннее участие в проведении многолетних исследований; с.н.с. ИБ КарНЦ РАН Л.А. Беспятовой и студентам эколого-биологического факультета ПетрГУ Т.Э. Гриценко и В.В. Амоновой – за помощь при сборе полевого материала.

Финансовое обеспечение исследований в разные годы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 51.4, № госрегистрации 01201358738); грантов РФФИ (№ 05-04-97506-р_север_a) и Министерства образования и науки России (соглашение № 8101).

Список литературы

Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. – Ленинград : Наука, 1975. – 246 с.

Аниканова В.С., Иешко Е.П., Бойко Н.С. Гельминтофауна бурозубок рода *Sorex* (Soricidae, Insectivora) Кандалакшского заповедника // Паразитология. – 2005. – Т. 39, № 6. – С. 559-568.

Бюллетень экологических исследований на территории музея-заповедника «Кижы» за 2008 год / ред.-сост.: Р.С. Мартыанов, Е.П. Иешко. – Петрозаводск : изд-во Музей-заповедник «Кижы», 2009. – 24 с.

Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: учеб. пособие. – Петрозаводск : Карельский научный центр, 2007. – 145 с.

HELMINTH FAUNA OF THE COMMON SHREW *SOREX ARANEUS* IN THE KIZHI ARCHIPELAGO

I.A. Nikonorova, S.V. Bugmyrin, E.P. Ieshko

Institute of Biology of the Karelian Research Centre Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk,
Russia; nikonnira@mail.ru

The present study was aimed to examine the helminth fauna in insular populations of the common shrew (*Sorex araneus*) in the north of the species range. The material was collected in and nearby the Kizhi Archipelago (Lake Onega, 62°1R N 35°12R E) during August 2012 and 2013. Sixteen helminth species were found: Trematodes – *Brachylacmus fulvus*, *Rubensitrema exasperatum*; Cestodes – *Diestolepis diaphana*, *Neoskriabinolepis schaladybini*, *Neoskriabinolepis singularis*, *Staphylocystis furcata*, *Dilepis undula*, *Monocercus arionis*; Nematodes – *Capillaria kutori*, *Eucoleus oesophagicola*, *Soboliphyme soricis*, *Parastrongyloides winchesi*, *Longistriata* sp., *Longistriata codrus*, *Longistriata didas*, *Porrocaecum depressum*.

УДК 576.8:577.27

ВЛИЯНИЕ ЭКОПАРАЗИТОЦЕНОЗА НА ПОКАЗАТЕЛИ КЛЕТОЧНОГО И ГУМОРАЛЬНОГО ИММУНИТЕТА ОРГАНИЗМА ХОЗЯИНА

С.В. Полоз, Е.И. Анисимова

ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам»,
г. Минск, Республика Беларусь; lana.poz@gmail.com

Изменение параметров иммунной системы под воздействием паразитов, относящихся к различным экологическим нишам, показано в немногочисленных работах (Арикин, 1997; Куликов, Аникиева, 1980; Малов, 2004; Bristol et al., 1983). Гельминтно-бактериальный паразитоценоз включает сочленов, для которых организм хозяина является первичной средой обитания на одной из стадий цикла развития, что обуславливает особенности механизмов адаптации и эволюции. Собственные обитатели организма млекопитающих – бактерии – в определенных условиях приобретают патогенные свойства, вызывают эндогенные инфекционные заболевания и дисбиозы.

Цель данной работы – определить параметры клеточного и гуморального иммунитета у лабораторных животных под влиянием экопаразитоценоза, возбудители которого относятся к различным экологическим нишам.

Работа выполнена на белых лабораторных мышах весом 18–20 г., которые содержались в соответствии с правилами, принятыми Европейской конвенцией (1986) по защите животных, используемых для экспериментальных целей. Экопаразитоценоз моделировали введением культур *Strongyloides papillosus* в дозе 0,5 тыс. и *E. coli* штамм A_{20} в дозе 1×10^9 мк/г. Перед постановкой эксперимента всех животных подвергли санации от гельминтов и бактерий с последующей диагностикой. Для снижения интоксикации применяли разработанный нами лабораторный образец сорбционно-детоксикационного препарата «Сордекс». Препарат вводили в желудок через зонд в дозе 0,1 мг на животное в течение 14 дней после проведения дегельминтизации. Разработанный препарат представляет собой комплекс сорбента растительного происхождения и комбинацию усиливающих действие друг друга

антиоксидантов, который способствует общему оздоровлению организма через активацию очищающих, обезвреживающих и защитных функций лимфатической и иммунной систем.

Животные были разделены на 3 группы по 11 особей в каждой: 1-я - контрольная, 2-я - получавшая культуры паразитов, 3-я – получавшая «Сордекс» после дегельминтизации. У мышей определяли массу и клеточность лимфоидных органов, гуморальный иммунный ответ (бактерицидную и лизационную активность сыворотки крови, количество антителообразующих клеток), фагоцитарную активность нейтрофилов, количество основных субпопуляций Т-лимфоцитов (Плященко и др., 1985; Cunnigham, 1976).

Статистическую обработку полученных результатов проводили с помощью компьютерной программы «StatBion 2000».

Введение культур паразитов приводило к достоверному изменению иммунологических показателей организма животных ($p < 0,05$). Повышались масса и клеточность тимуса и селезенки. Применение после дегельминтизации лабораторного образца «Сордекс» практически не приводило к изменению массы лимфоидных органов. Клеточность тимуса и лимфатических узлов также оставалась неизменной, в селезенке количество клеток снижалось, не достигая величин животных контрольной группы. Так, масса тимуса, селезенки и лимфатических узлов у животных контрольной группы составила соответственно $20,2 \pm 0,7$, $64,8 \pm 5,5$ и $2,4 \pm 0,3$ мг. У животных, получавших культуры паразитов, данные показатели имели следующие значения: $27,4 \pm 2,4$, $96,2 \pm 7,2$ и $2,6 \pm 0,5$ мг, у животных, получавших «Сордекс» после дегельминтизации – $27,6 \pm 2,8$, $99,2 \pm 4,4$ и $2,2 \pm 0,3$ мг.

Клеточность тимуса, селезенки и лимфатических узлов у животных контрольной группы составила соответственно $30,7 \pm 7,0$, $59,0 \pm 5,0$ и $1,4 \pm 0,2$ мг. У животных, получавших культуры паразитов, данные показатели были на уровне $42,4 \pm 6,2$, $126,0 \pm 5,4$ и $1,4 \pm 0,3$ мг, у животных, получавших «Сордекс» после дегельминтизации – $48,0 \pm 4,6$, $99,0 \pm 5,4$ и $1,2 \pm 0,2$ мг.

Наблюдали изменение количества лимфоцитов, несущих лейкоцитарные антигены. При экспериментальном заражении доля CD4- и CD8-клеток в тимусе снижалась до $10,4 \pm 0,4$ и $4,4 \pm 0,2\%$ (контроль – $16,4 \pm 4,3\%$), в селезенке уменьшалась доля CD4- клеток до $23,6 \pm 1,8\%$ (контроль – $26,9 \pm 2,1\%$), а доля CD8-клеток увеличивалась до $18,0 \pm 0,7\%$ (контроль – $13,0 \pm 0,9\%$). В крови доля CD4- и CD8- клеток увеличивалась соответственно до $36,0 \pm 1,1$ и $24,8 \pm 1,2\%$ (контроль соответственно $33,0 \pm 0,2$ и $15,1 \pm 2,4\%$). Применение лабораторного образца «Сордекс» после дегельминтизации приближало к контрольным лишь некоторые показатели. Доля CD4- и CD8-клеток в тимусе составила $9,6 \pm 0,5$ и $4,8 \pm 0,4\%$, в селезенке – $25,2 \pm 1,2$ и $9,6 \pm 0,8\%$, в крови – $38,0 \pm 0,6$ и $18,4 \pm 1,6\%$ соответственно.

Экспериментальное заражение приводило к увеличению числа антителообразующих клеток в селезенке. При этом количество антителообразующих клеток в селезенке составляло $460,5 \pm 43,2 \times 10^6$ (контроль – $189,4 \pm 14,2 \times 10^6$). Применение лабораторного образца «Сордекс» после дегельминтизации снижало число антителообразующих клеток до $209,2 \pm 32,6 \times 10^6$.

Установлено, что заражение паразитами, относящимися к разным экологическим нишам, приводит к увеличению данного показателя до $41,8 \pm 7,2\%$ (контроль – $36,7 \pm 4,2\%$)

Наблюдали увеличение активности лизоцима в группе зараженных животных до $37,6 \pm 2,6\%$ (контроль – $35,4 \pm 1,2\%$).

Существенным фактором иммунитета является фагоцитарная активность клеток крови, при этом фагоцитируются продукты жизнедеятельности и распада паразитов. Экспериментальное заражение приводило к увеличению данного показателя до $29,4 \pm 1,1\%$ (контроль – $25,6 \pm 1,5\%$).

Таким образом, экопаразитоз оказывает влияние на клеточные и гуморальные параметры иммунной системы, приводя к изменению субпопуляционного состава и функциональной активности лимфоцитов органов. «Сордекс» корректирует отдельные иммунологические показатели.

Работа проводилась в рамках научных исследований БРФФИ по договору Б15-057.

Список литературы

- Арикин А.В. Коррекция иммунного ответа у цыплят, зараженных смешанной инвазией // Ветеринария. – 1997. – № 1. – С. 30–35.
- Куликов В.А., Аникиева Л.В. Отражение межвидовых взаимоотношений гельминтов в реакциях организма пса на смешанную инвазию // Материалы IX науч. конф. укр. паразитол. об-ва. – Киев, 1980. – Ч. 2 – С.198–199.
- Малов Д.Н. Ассоциативное проявление балантидиоза и эшерихиоза свиней: эпизоотология, меры борьбы : автореф. дис. ... канд. вет. наук : 16.00.03, 03.00.19. – Н. Новгород, 2004. – 20 с.
- Плященко С.И., Волков Г.К., Сидоров Т.В. Определение естественной резистентности организма сельскохозяйственных животных (методические рекомендации). – Москва, 1985. – 35 с.
- Bristol J., Pinon Al., Mayberry L. Interspecific interaction between *Nippostrongylus brasiliensis* and *Eimeria nischulzi* in the rat // Journal of Parasitology. – 1983. – Vol. 69, iss. 2. – P. 372–374.
- Cunningham A.J. Self-tolerance maintained by active suppressor mechanisms // Immunological Reviews. – 1976. – Vol. 31, iss. 1. – P. 23–43.
- Европейская конвенция о защите позвоночных животных, используемых для экспериментальных или в иных научных целях [Электронный ресурс] // Серии европейских договоров. – № 123. – Страсбург, 1986. – 13 с. – Режим доступа : <https://rm.coe.int/CoERMPublicCommonSearchServices/DisplayDCTMContent?documentId=090000168007a6a8>.

INFLUENCE OF ECOPARASITOCENOSES ON CELLULAR AND HUMORAL IMMUNITY OF HOST ORGANISM

S.V. Polaz, A.I. Anisimava

The State Scientific and Production Amalgamation “The Scientific and Practical Center of the National academy of Sciences of Belarus for Biological Resources”, Minsk, Republic of Belarus;
lana.poloz@gmail.com

The changes of parameters of cellular and humoral immunity are shown in mammals influenced by ecoparasitocenooses. The influence of ecoparasitocenooses, formed by parasite cultures from different ecological niches (*Strongyloides martis*, *E. coli strain A20*), is estimated. It is shown in an increasing the mass and cellularity of the thymus and spleen, increasing the quantity of antibody-forming cells and changing in subpopulations of T-lymphocytes. Sorption-detoxification drug "Sordex" after deworming effected on the individual parameters of cellular and humoral immunity.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ СИГОВ-БЕНТОФАГОВ ИЗ ОЗЕР СОБАЧЬЕ И КУТАРАМАКАН (ПЛАТО ПУТОРАНА)

К.В. Поляева

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,
г. Красноярск, Россия, nii_erv@mail.ru

Таймырский полуостров – место расположения крупнейших озер Сибири. Труднодоступность и климатические условия региона являются причинами, по которым уникальные озера плато Путорана, внесенные в список наследия ЮНЕСКО, пока еще слабо изучены по сравнению с подобными водоемами европейской части России. Если результаты исследований ихтиофауны этих озер ранее были представлены, то о паразитофауне местных рыб сведений явно недостаточно (Рудковский, 2007).

Целью данного исследования являлось изучение паразитофауны рыб озер Собачьего и Кутарамакан. Сведения о паразитофауне рыб оз. Кутарамакан публикуются впервые. Оз. Собацье относится к бассейну р. Пясины и имеет связь с озерами Глубокое, Мелкое и Лама. Длина озера – 49 км, максимальная ширина – 3 км, площадь – 83 км², максимальная глубина – 162 м. Оно образовалось в результате тектонических разломов, окончательное формирование завершилось деятельностью ледников. Оз. Кутарамакан связано рекой Кутарамакан с Хантайским озером и относится к бассейну р. Енисей. Озеро состоит из двух взаимосвязанных водоёмов, узкой полосой протянувшихся с юго-запада на северо-восток. Протяжённость южного водоема – 30 км, северного – 24 км, ширина обоих – 2 км. Общая площадь водного зеркала – 90 км². Происхождение ледниково-тектоническое.

Методом полного паразитологического вскрытия (за исключением исследования крови) в 2014–2015 гг. обследован 71 экз. рыб: 15 экз. сига-пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian* (Gmelin, 1789) (далее сиг) и 18 экз. валька (*Prosopium cylindraceum* (Pennant, 1784)) из оз. Собацьего; 25 экз. сига-пыжьяна и 13 экз. валька из оз. Кутарамакан (Быховская-Павловская, 1985).

Общий видовой состав паразитов двух озер представлен 24 видами, относящихся к 8 классам (табл. 1). Из них в оз. Собацье зарегистрировано 16, в оз. Кутарамакан – 17 видов.

Большее количество видов паразитов отмечено у сигов обоих озер (Собацье – 13, Кутарамакан – 14) и валька оз. Кутарамакан (13), меньшее – у валька из оз. Собацье (6).

Простейшие (*Ch. coregoni*, *H. zschokkei*) были отмечены только у сига оз. Кутарамакан с невысокими количественными показателями зараженности. Единственным представителем моногеней является *D. sagittata*, характерный для сиговых и лососевых вид паразита. Эта моногенея встречается у всех исследованных видов рыб, кроме сига оз. Собацьего.

Большее число видов паразитических цестод отмечено у сиговых оз. Кутарамакан (6). У сиговых из оз. Собацье их насчитывается четыре. Количественные показатели зараженности цестодами выше у сига оз. Кутарамакан, однако, достоверных различий с показателями других исследованных сиговых не обнаружено. Единственным представителем сиговых, у кого не было найдено ни одного вида цестод, является собачинский валец. У валька оз. Кутарамакан, хотя и с низкими показателями, но все же отмечены два вида – *P. longicollis* и *T. nodulosus*.

На желудке сига и валька из оз. Кутарамакан были отмечены цисты *T. nodulosus*. В паразитофауне сиговых рыб оз. Собацье эта цестода отсутствует, однако она встречается у хариуса этого озера, с невысокими показателями зараженности (ЭИ = 6,6%; ИИ = 1,0 экз.) и локализацией в печени. Уловы показывают, что в оз. Кутарамакан высока численность щуки, дефинитивного хозяина данной цестоды. Экстенсивность инвазии щуки *T. nodulosus* оз. Кутарамакан составляет 92% при интенсивности инвазии в 12 экз.

Таблица 1. Паразитофауна сигов-бентофагов из озер Собачье и Кутарамакан

Вид паразита	Собачье (2014 г.)				Кутарамакан (2015 г.)			
	Сиг		Валек		Сиг		Валек	
	ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.
<i>Chloromyxum coregoni</i>					4,0	1,0		
<i>Henneguya zschokkei</i>					8,0	15,0		
<i>Discocotyle sagittata</i>			5,5	1,0	12,0	2,3	15,4	1,0
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	33,3	16,6			8,0	1,5	7,7	2,0
<i>Diphyllbothrium dendriticum</i>	6,6	1,0			8,0	3,5		
<i>D. ditremum</i>					50,0	4,9		
<i>Eubothrium crassum</i>	13,3	2,0			16,0	1,5		
<i>Proteocephalus longicollis</i>	46,6	8,0			52,0	17,0	15,4	6,0
<i>Triaenophorus nodulosus</i>					4,0	1,0	7,7	2,0
<i>Diplostomum helveticum mtc.</i>	13,3	1,0						
<i>Diplostomum sp.1 mtc.</i>			5,5	1,0				
<i>Diplostomum sp.2 mtc.</i>	6,6	1,0						
<i>Tylodelphys clavata mtc.</i>					28,0	2,7	15,4	5,0
<i>Crepidostomum farionis</i>	46,6	5,2	33,3	8,8	64,0	6,2	61,5	13,5
<i>C. metoecus</i>	13,3	1,0	5,5	2,0				
<i>Ichthyocotylurus sp. mtc.</i>	40,0	19,0					15,4	1,0
<i>Cystidicola farionis</i>			11,1	2,0	16,0	5,7	7,7	33,0
<i>Echinorhynchus truttae</i>	20,0	1,0						
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	66,6	5,1						
<i>Neoechinorhynchus (N.) tumidus</i>	60,0	3,8			76,0	39,6	100,0	10,1
<i>Salmincola coregonorum</i>			33,3	2,2				
<i>Salmincola sp.</i>							7,7	1,0
<i>Coregonicola orientalis</i>					8,0	2,0		
<i>Acanthobdella peledina</i>							7,7	1,0

Трематодофауна сиговых обоих озер насчитывает 7 видов, пять из которых проникают в тело хозяев активным путем. Два вида трематод (*C. farionis*, *C. metoecus*) попадают в тела рыб вместе со своими промежуточными хозяевами, поглощаемыми в пищу. Трематода *C. farionis* – единственный паразит, встречающийся у всех обследованных рыб. Ее вторыми промежуточными хозяевами являются бокоплав *Gammarus pullex* и личинки поденок (Пугачев, 2003). Достоверных различий между показателями экстенсивности и интенсивности инвазий у исследованных рыб нет.

Скребни в паразитофауне сига оз. Собачье представлены тремя видами, в то время как у валька этого озера скребни не встречались вовсе. Наиболее высокие показатели зараженности *E. salmonis* (67%) и *N. (N.) tumidus* (60%), ниже – у *E. truttae* (20%). У сиговых оз. Кутарамакан отмечен лишь один вид скребней – *N. (N.) tumidus*, паразитирующий как у сига (76%), так и у валька (100%). Интенсивность инвазии этим паразитом кутарамаканского сига достоверно выше, чем собачинского. Вероятно, в оз. Кутарамакан не обитает промежуточный хозяин *E. salmonis* – бокоплав *Pontoporeia affinis*. Для более уверенного утверждения необходимо изучение зообентосных организмов озер.

У всех рыб преобладают паразиты со сложным циклом развития. У сига из оз. Собачьего их доля составляет 100%, у местного валька – 67%, у сига из оз. Кутарамакана – 71%, а у валька – 77%.

Наибольшее сходство паразитофаун по индексу Жаккара (0,47) наблюдается между сигом и вальком оз. Кутарамакан. Между сигом и вальком оз. Собачье сходство гораздо ниже – 0,13. При сравнении паразитофаун из двух озер наибольшее сходство наблюдается между

сигами озер Собачье и Кутарамакан – 0,3, наименьшее – между вальком оз. Собачье и сигом оз. Кутарамакан (0,18).

Полученные данные косвенно указывают на отсутствие или крайне низкую численность в бентофауне оз. Кутарамакан бокоплава *Pontoporeia affinis*: у рыб не найдены паразиты, чьим промежуточным хозяином он является. У щуки оз. Кутарамакан высокие показатели зараженности цестодой *T. nodulosus*, что отразилось на составе паразитофауны сиговых этого озера. Однако, поскольку сиговые не специфичны для этого вида паразитов промежуточные хозяева, то их зараженность невысока, а локализация нехарактерная (цисты на желудке и пилорических придатках).

Сиги обоих озер имеют в паразитофауне виды, передающиеся как с зоопланктонными, так и с зообентосными организмами, и, следовательно, имеют смешанный тип питания. В то время как у вальков этих озер отмечается большее количество паразитов, передающихся с зообентосом. Сходство паразитофаун сига и валька из оз. Кутарамакан больше, чем это же сходство в оз. Собачье, что может говорить о большем сходстве мест и условий обитания сиговых-бентофагов из оз. Кутарамакан.

Список литературы

Быховская–Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. – Ленинград : Наука, 1985. – 121 с.

Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды // Тр. ЗИН РАН. – 2003. – Т. 298. – 224 с.

Рудковский А.И., Бочарова Т.А. Инвазии промысловых рыб озера Собачье на юге Таймыра // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. – Саранск, 2007. – С. 131–133.

COMPARATIVE CHARACTERISTICS OF BENTHOPHAGE WHITEFISHES'S PARASITEFAUNAS FROM LAKES SOBACH'E AND KUTARAMAKAN (PUTORANA PLATEAU)

K.V. Polyaeva

Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs,
Krasnoyarsk, Russia; nii_erv@mail.ru

This study investigated parasite infection rate of ciscoes fishes collected from lakes Sobach'e and Kutaramakan. There are 24 species of parasites (Myxosporea – 2, Monogenea – 1, Cestoda – 6, Trematoda – 7, Nematoda – 1, Acanthocephala – 3, Hirudinea – 1, Crustacea – 3). Zoobenthos of the lake Kutaramakan not contains a intermediate host of parasite *E. salmonis* – freshwater shrimp *Pontoporeia affinis*. Whitefishes have mixed feeding, round whitefishes are bottom-feeding fishes.

**СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ПАРАМЕТРОВ ПОПУЛЯЦИЙ
ЦЕСТОД РОДА *CAIRAEANTHUS*, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ В *DASYATIS PASTINACA*
(PISCES: DASYATIDAE) В ЧЕРНОМ МОРЕ**

Т.А. Полякова

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН
г. Севастополь, Россия; polyakova-acant@yandex.ru

Большинство факторов, которые могут оказывать влияние на популяционные характеристики паразитов, имеют сезонную динамику. На примере двух видов цестод: *Cairaeanthus ruhnei* Kornyuushin et Polyakova, 2012 и *C. healyae* Kornyuushin et Polyakova, 2012, паразитирующих в спиральном клапане ската *Dasyatis pastinaca* (L.) в Черном море (побережье Крыма), ранее было изучено влияние размера (возраста) и пола хозяина на встречаемость и возрастной состав цестод и их распределение в организме и в популяции хозяев (Полякова, Дмитриева, 2012). В данной работе проанализирована зависимость этих параметров популяций *Cairaeanthus* spp. от периода года как показателя, интегрирующего влияние разных факторов, имеющих сезонную динамику.

Проанализированы показатели численности инфрапопуляций цестод (ЭИ – экстенсивность и ИИ – интенсивность инвазии). Рассчитана доля червей (%), локализующихся в каждой из 22-х секций спирального клапана кишечника, от общего количества цестод в скате. Сравнение относительного распределения цестод проведено с использованием критерия Фишера. Для характеристики внутривидовых отношений рассчитана ширина ниши; для оценки типа распределения рассчитан χ^2 критерий достоверности различий наблюдаемых и теоретических частот и k негативного биномиального распределения (НБР); индексы агрегированности $S^2/ИО$ и несоответствия D (Koskivaara et al., 1992; Аниканова и др., 2007).

Анализ встречаемости особей *Cairaeanthus* spp. у *D. pastinaca* в разные сезоны года показал, что в большую часть года оба вида заражают 20–30% скатов и только в зимний период процент зараженных хозяев резко меняется, при этом ЭИ *C. healyae* возрастает в 3 раза, а у *C. ruhnei* уменьшается в 2 раза (табл. 1). Кроме того, в периоды максимальной численности цестод возростала неравномерность их распределения в скатах: для *C. ruhnei* – осенью (сентябрь–ноябрь), для *C. healyae* – зимой и весной (декабрь–май) (табл. 1, $S^2/ИО$), однако во все сезоны тип распределения был наиболее близким к НБР (табл. 1). Анализ сезонной динамики зараженности скатов цестодами и соотношения неполовозрелой и половозрелой частей их инфрапопуляций выявил достоверные различия между исследуемыми видами. Из-за малочисленности выборки скатов (11 экз.), обследованных весной, и их низкой зараженности цестодами для этого анализа были объединены данные по двум сезонам (зима и весна), в которые ни у одного из двух видов цестод не происходит размножение (табл. 1).

Так, в инфрапопуляции *C. ruhnei* особи с яйцами появляются осенью и отмечаются только до конца этого сезона (сентябрь–ноябрь). В этот же период численность цестод максимальна и ее большую часть составляют половозрелые особи. В зимние месяцы (декабрь–февраль) индекс обилия этого вида уменьшается на порядок – очевидно, за счет отмирания цестод, уже закончивших размножение; об этом свидетельствует и полное отсутствие зимой половозрелых червей. Весной показатели инвазии скатов *C. ruhnei* начинают расти за счет их заражения новой генерацией цестод, но вплоть до начала лета вся инфрапопуляция представлена только неполовозрелыми особями. Созревание цестод начинается с июня, а период размножения ограничен осенними месяцами. Резкий рост зараженности скатов *C. ruhnei*, наблюдаемый в начале весны, а также полное отсутствие половозрелых червей зимой и резкое сокращение численности цестод сразу же после периода размножения, свидетельствуют о том, что продолжительность жизни этого вида около 9 месяцев.

Таблица 1. Численность и характеристики распределения цестод *Cairaeanthus Kornyushin et Polyakova, 2012* у *Dasyatis pastinaca* в Черном море по сезонам года

Виды	Сезон (месяцы; кол-во рыб, экз.)	Показатели:					НБР		
		численности			агрегированности				
		ЭИ*	ИИ*	ИО*	S ² /ИО	D	df	χ ²	k
<i>C. ruhнкеi</i>	зима-весна (XII–V; 21)	19(7–40)	1,8(1–2,5)	0,3(0,1–0,9)	2,5	0,83	–	–	–
	лето (VI–VIII; 35)	31(17–49)	2,2(1,5–3,2)	0,7(0,3–1,2)	2,6	0,77	2	3,8	0,4
	осень (IX–XI; 106)	27(19–37)	4,5(2,7–7,2)	1,2(0,7–2,1)	11,2	0,87	8	14,5	0,14
<i>C. healyae</i>	зима-весна (XII–V; 21)	57(34–78)	12(6–24)	6,8(3–15)	23	0,72	7	4,6	0,27
	лето (VI–VIII; 35)	23(10–40)	7(3–12)	1,6(0,5–3,5)	11,8	0,86	4	2,2	0,09
	осень (IX–XI; 106)	31(22–41)	4,3(3–7,4)	1,3(0,8–2,3)	10,9	0,85	9	8,5	0,17

* среднее (95% доверительный интервал)

Период размножения *C. healyae* более продолжительный – особи с яйцами наблюдаются с начала лета до конца осени (июнь–октябрь), и большая часть инфрапопуляции цестод в этот период представлена половозрелыми особями, однако и в зимний период половозрелые черви составили в среднем до 30%. Рост численности цестод начинается с декабря, зимой большая часть инфрапопуляции цестод представлена неполовозрелыми особями. Резкое сокращение особей в весенний период может быть объяснено только отмиранием половозрелых червей старших возрастов, при этом их доля сокращается примерно до 15%. В начале лета, напротив, отмечено увеличение доли половозрелых червей, которая держится на одном уровне до конца осени. Численность цестод в скатах с марта по ноябрь также остается на одном уровне, что свидетельствует об отсутствии поступления в инфрапопуляцию *C. healyae* новой генерации червей в этот период, которое начинается только в декабре. Присутствие в зимние месяцы, в период начала заражения скатов новой генерацией *C. healyae*, наряду с неполовозрелыми особями и зрелых червей, а также резкое сокращение общей численности и доли половозрелых цестод (наблюдаемые весной при практически полном отсутствии половозрелых цестод) свидетельствуют о том, что продолжительность жизни особей этого вида в скате около 14 месяцев.

Анализируя показатели (табл. 1: S²/ИО, D, df, χ², k), примененные в данном исследовании для описания распределения цестод в популяции скатов, с учетом описанных выше особенностей жизненных циклов изученных видов, можно отметить, что индексы D и k НБР оказались в большей степени биологически обоснованны, чем отношение дисперсии к средней ИО. Последний показатель был положительно скоррелирован с численностью, в то время как два других изменялись независимо от нее. Максимальные значения индекса D и минимальные – k НБР, соответствующие наибольшей степени агрегированности паразитов в хозяине, отмечены для периодов размножения как у *C. ruhнкеi* (сентябрь–ноябрь), так и у *C. healyae* (июнь–август), что хорошо согласуется с представлениями об увеличении скученности паразитов в периоды размножения (табл. 1).

Изученные виды цестод по-разному распределяются в спиральном клапане кишечника ската. *C. ruhнкеi* предпочитал локализоваться с 9 по 22-ю секцию и наибольшая доля особей этого вида отмечена в 12-й, а *C. healyae* – со 2 по 15-ю, предпочитая 10-ю секцию. Таким образом, хотя *C. ruhнкеi* в основном встречается в задней половине спирального клапана кишечника, а *C. healyae* – в передней, оба предпочитают средние секции клапана (9 – 15) и значительная часть их инфрапопуляций встречается совместно в одних и тех же участках спирального клапана скатов.

В зимние и весенние месяцы популяция *C. ruhнкеi* представлена только неполовозрелыми особями, которые локализируются с 1 по 12-ю секцию спирального клапана. В начале лета начинается их созревание, они перемещаются в задние (13–18) секции. Молодые цестоды новой генерации в этот период также встречаются в первых секциях (1 – 12) и по мере созревания перемещаются в задние; половозрелые особи отмечены только начиная с 9-й секции

спирального клапана. Размножение этого вида наступает осенью и в этот период все особи – как половозрелые, так и неполовозрелые, локализуются строго в задней половине кишечника, при этом около половины всех половозрелых червей встречается в последних 7-ми секциях клапана (15 – 21).

Зимой и весной, когда начинается заражение скатов молодыми особями *C. healyae*, более половины из них, так же, как и практически все оставшиеся половозрелые особи, сосредоточены в пяти центральных секциях клапана (9 – 13) несмотря на то, что в этот период численность вида максимальна. С началом периода размножения 35% половозрелых особей локализовалось уже в первых девяти секциях клапана, однако в центральной части кишечника (9–13) оставалось 65% половозрелых червей. В осенний период, в который продолжается размножение этого вида (параллельно в этот сезон начинает размножение второй вид того же рода), особи распределены в пределах первой половины кишечника ската наиболее равномерно, но 50% половозрелых особей по-прежнему сосредоточены в 9 – 13 секциях. Период размножения *C. healyae* растянут практически на полгода (лето–осень), поэтому осенью инфрапопуляция *C. healyae* наиболее разнообразна по онтогенетическому составу: присутствуют и неполовозрелые особи новой генерации и особи весенне-летней генерации, которые созрели к этому времени, но у них еще не началось образования яиц, и размножающиеся особи. Видимо, поэтому в данный период *C. healyae* встречается практически по всему кишечнику, однако 95% особей сосредоточено в характерном для вида месте – первых 15-и секциях и только около 5% – в последних семи.

Таким образом, исследованные цестоды рода *Cairaeanthus* имеют разную сезонную динамику численности их инфрапопуляций, разную продолжительность жизни, а сроки их размножения хотя и перекрываются, но не совпадают. Кроме того, они различаются и по предпочитаемым для локализации участкам кишечника хозяина. В распределении цестод по спиральному клапану ската отмечена сезонная динамика, связанная, в основном, с перемещением червей по мере созревания в наиболее характерные для каждого вида места локализации, для *C. ruhnei* – задние секции (13 – 21), а для *C. healyae* – средние (8 – 13). При этом в период размножения цестод отмечена тенденция к увеличению пространственной сегрегации половозрелых особей при смешанной инвазии.

Список литературы

- Аниканова В.С., Бугмырин С.В., Иешко Е.П. Методы сборки и изучения гельминтов мелких млекопитающих: учеб. пособие. – Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2007. – 145 с.
- Полякова Т.А., Дмитриева Е.В. Зависимость параметров популяций двух видов *Cairaeanthus* (Cestoda: Plathelminthes) от размера и пола их хозяина *Dasyatis pastinaca* (L., 1758) (Dasyatidae, Pisces) в Черном море / Материалы V Всероссийской конференции с международным участием по теоретической и морской паразитологии (г. Светлогорск Калининградской обл., 23–27 апр. 2012 г.). Калининград, 2012. – С. 167–169.
- Koskivaara M., Valtonen E.T., Vuori K.M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach // Parasitology. – 1992. – Vol. 104, iss. 2. – P. 273–281.

SEASONAL DYNAMICS OF POPULATION PARAMETERS OF *CARIAEANTHUS* SPP. (CESTODA) PARASITING *DASYATIS PASTINACA* (PISCES: DASYATIDAE) IN THE BLACK SEA

T.A. Polyakova

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, Russia;
polyakova-acant@yandex.ru

Seasonal dependence of the occurrence, abundance and distribution of cestodes *Cairaeanthus ruhnei* Korniyushin et Polyakova, 2012 and *C. healyae* Korniyushin et Polyakova, 2012 parasiting the

spiral valve of stingray, *Dasyatis pastinaca* (L.), in the Black Sea was studied for the first time. It was stated that the two *Cairaeanthus* spp. differs in duration and timing of reproduction period in definitive host as well as prefer different places in *D. pastinaca* intestine. It was revealed what the seasonal dynamics of the cestodes distribution in host spiral valve is associated mainly with movement of the worms as they mature in the most preferable for each species place of host digestive system (sections 13–21 of stingray's spiral valve for *C. ruhnekei* and 8–13 – for *C. healyae*). Analysis of the spatial differentiation of *Cairaeanthus* spp. during reproduction period revealed a tendency to increase the spatial segregation of adult cestodes in the cases of mixed infestation.

УДК 576.89:597.2/.5(262.5)

СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ГЕЛЬМИНТОВ, ПАРАЗИТИРУЮЩИХ У РЫБ В ЧЕРНОМОРСКОЙ АКВАТОРИИ КРЫМА

М.П. Попюк, Е.В. Дмитриева

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; marjanaporjuk@ya.ru

Структура сообщества паразитов складывается из составляющих его элементов – видов, популяций, гемипопуляций и т.п. и связей между ними. Она может быть охарактеризована показателями разнообразия, доминирования или выравнинности видов по их обилию в сообществах разных уровней: инфрасообществе, компонентном сообществе и т.д. по (Bush et al., 1997), а также индексами, характеризующими внутри- и межвидовые отношения. Эти подходы были применены для анализа структуры сообществ гельминтов 11 видов рыб, встречающихся в прибрежной зоне Крыма. Всего проанализировано 2123 инфрасообществ и 124 компонентных сообщества гельминтов 57 видов (табл. 1).

Для каждого сообщества рассчитаны показатели видового богатства (индекс Бриллюэна для инфрасообществ и индекс Шеннона – для компонентных сообществ), доминирования (индекс Бергера-Паркера) и выравнинности (индекс Пиелу) (Пугачев, 2000). Для оценки внутри- и межвидовых отношений гельминтов в компонентных сообществах рассчитаны индекс ширины ниши Джинни-Симпсона $B = 1 / \sum p_i^2$, где p_i – доля особей вида, найденная в одной рыбе в пробе, приведенный к шкале от 0 до 1, и индекс перекрывания ниш Левинса, как $1 - \frac{1}{2} \sum |p_{ia} - p_{ja}|$, где p_{ia} – доля вида “i” и p_{ja} – доля вида “j” в одной рыбе (Koskivaara et al., 1992). Использовались пакеты программ Statistica6 и Past3.

Наибольшее количество видов гельминтов отмечено у южноевропейской атерины, лобана и сингиля, при этом у кефалевых 70–80% представлено специфичными видами, тогда как у атерины они составляют только 13% (табл. 1).

Инфрасообщества характеризуются низким видовым богатством, максимальное отмеченное значение индекса Бриллюэна (НВ) 1,7 бит/особь. Среднее значение НВ для сообществ гельминтов большинства видов рыб менее 0,5 и для этих инфрасообществ характерны высокие значения индекса доминирования, 0,8–0,9. Наибольшие значения НВ отмечены для инфрасообществ паразитов трех видов кефалей, они же характеризовались и наибольшей сбалансированностью по обилию видов (табл. 2). Несмотря на то, что у *A. boyeri* в районе исследования паразитирует 15 видов гельминтов, в одном инфрасообществе встречается не более 5. При этом НВ инфрасообществ гельминтов лобана и сингиля, у которых паразитирует 12 и 17 видов, соответственно, был в 3 и 5 раз выше, чем у инфрасообществ гельминтов атерины (табл. 2). Такая разница, очевидно, связана с большим процентом специфичных видов среди гельминтов, паразитирующих у кефалевых рыб.

Таблица 1. Исследованные виды рыб, количество найденных у них видов гельминтов, специфичных видов и проанализированных инфра- и компонентных сообществ

	Кол-во видов гельминтов (кол-во специфичных к виду или роду рыб)	Кол-во ифрасообществ	Кол-во компонентных сообществ
<i>Trachurus mediterraneus</i> *	6 (2)	352	17
<i>Alosa immaculata</i>	5 (3)	299	12
<i>Atherina boyeri</i>	15 (2)	454	14
<i>Atherina hepsetus</i>	6 (1)	86	4
<i>Engraulis encrasicolus</i>	3 (0)	243	10
<i>Belone belone</i>	9 (1)	205	11
<i>Diplodus annularis</i>	6 (3)	51	4
<i>Liza aurata</i>	17 (11)	224	21
<i>Liza haematocheilus</i>	7 (4)	36	9
<i>Mugil cephalus</i>	12 (10)	47	15
<i>Spicara smaris</i>	6 (0)	126	7

* далее в таблицах 2 и 3 указаны сокращенные названия этих же видов

Таблица 2. Количество видов и показатели разнообразия, выравненности и доминирования по обилию видов в инфрасообществах 11 видов рыб, обитающих у крымского побережья Черного моря

Вид рыбы	кол-во видов		Индекс Бриллюэна		Индекс Пиелу		Индекс Бергера- Паркера	
	min-max	m±SE	min-max	m±SE	min-max	m±SE	min-max	m±SE
<i>T. mediterraneus</i>	1–6	2,1±0,05	0–1,2	0,4±0,02	0,2–1,0	0,8±0,01	0,3–1,0	0,8±0,01
<i>A. immaculata</i>	1–5	2,3±0,07	0–1,3	0,4±0,02	0,03–1,0	0,6±0,02	0,3–1,0	0,8±0,01
<i>A. boyeri</i>	1–5	1,8±0,04	0–1,0	0,2±0,01	0,1–1,0	0,8±0,01	0,3–1,0	0,8±0,01
<i>A. hepsetus</i>	1–4	1,8±0,10	0–1,0	0,2±0,03	0,2–1,0	0,7±0,04	0,3–1,0	0,8±0,02
<i>E. encrasicolus</i>	1–3	1,4±0,03	0–0,7	0,1±0,01	0,1–1,0	0,7±0,03	0,3–1,0	0,9±0,01
<i>B. belone</i>	1–5	1,8±0,06	0–1,2	0,3±0,02	0,05–1,0	0,8±0,02	0,4–1,0	0,8±0,01
<i>D. annularis</i>	1–4	1,7±0,10	0–0,9	0,3±0,04	0,15–1,0	0,7±0,04	0,5–1,0	0,9±0,02
<i>L. aurata</i>	1–10	3,0±0,14*	0–1,7	0,6±0,03	0,4–1,0	0,8±0,01	0,2–1,0	0,7±0,02
<i>L. haematocheilus</i>	1–4	2,5±0,18	0–1,2	0,6±0,06	0,6–1,0	0,8±0,02	0,4–1,0	0,7±0,03
<i>M. cephalus</i>	2–7	4,2±0,22	0,4–1,5	1,0±0,04	0,3–1,0	0,8±0,02	0,3–0,9	0,5±0,02
<i>S. smaris</i>	1–4	1,7±0,07	0–0,9	0,3±0,03	0,2–1,0	0,7±0,03	0,4–1,0	0,9±0,02

* здесь и далее жирным шрифтом выделены наибольшие значения показателей.

Анализ компонентных сообществ гельминтов этих же видов рыб показал, что они также не отличаются высоким видовым разнообразием, хотя оно несколько выше, чем в инфрасообществах. Наибольшие значения индекса Шеннона, в среднем от 0,9 до 1,2 бит/особь отмечены для ставриды, обоих видов атерин, сингиля и лобана (табл. 3). При этом компонентные сообщества гельминтов *A. boyeri* имеют показатели разнообразия и выравненности существенно выше, чем их инфрасообщества.

Внутри и межвидовые отношения проанализированы для 30 видов, которые наиболее многочисленны и широко распространены в районе исследования. Средние значения ширины ниши каждого гельминта в компонентных сообществах не превышали 0,6, а для 70% видов средние значения этого показателя были менее 0,3. Показатель ширины ниши положительно зависел от общего количества паразитов конкретного вида в сообществе, однако коэффициент корреляции составил 0,3 при $p < 0,5$. В целом, это согласуется с отмеченными выше невысокими показателями видового разнообразия и выравненности и отражает неравномерность распределения паразитов среди особей хозяина.

Таблица 3. Количество видов и показатели разнообразия, выравненности и доминирования по обилию видов в компонентных сообществах 11 видов рыб, обитающих у крымского побережья Черного моря

Вид рыбы	кол-во видов		Индекс Шеннона		Индекс Пиелу		Индекс Бергера-Паркера	
	min-max	m±SE	min-max	m±SE	min-max	m±SE	min-max	m±SE
<i>T. mediterraneus</i>	2–6	4,5±0,26	0,1–1,3	0,9±0,06	0,2–0,9	0,6±0,04	0,4–0,9	0,6±0,03
<i>A. immaculata</i>	1–6	4,0±0,41	0–0,9	0,5±0,10	0,1–0,8	0,4±0,07	0,6–1,0	0,8±0,04
<i>A. boyeri</i>	2–8	5,9±0,51	0,6–1,7	1,1±0,09	0,4–0,9	0,7±0,05	0,3–0,8	0,5±0,05
<i>A. hepsetus</i>	4–6	4,8±0,48	0,7–1,1	0,9±0,10	0,4–0,8	0,6±0,10	0,5–0,8	0,7±0,06
<i>E. encrasicolus</i>	1–3	1,7±0,26	0–0,7	0,3±0,10	0,3–0,9	0,6±0,10	0,6–1,0	0,9±0,05
<i>B. belone</i>	1–7	3,7±0,51	0–1,2	0,7±0,14	0,2–0,9	0,6±0,08	0,4–1,0	0,7±0,07
<i>D. annularis</i>	2–4	3,0±0,41	0,3–1,1	0,6±0,18	0,3–0,8	0,5±0,11	0,6–0,9	0,8±0,07
<i>L. aurata</i>	1–14	7,1±0,93	0–2,0	1,2±0,12	0,4–0,9	0,7±0,04	0,3–1,0	0,5±0,04
<i>L. haematocheilus</i>	1–7	2,9±0,63	0–1,1	0,6±0,11	0,6–0,9	0,7±0,05	0,5–1,0	0,7±0,06
<i>M. cephalus</i>	2–10	5,0±0,74	0,2–1,6	1,0±0,11	0,3–1,0	0,7±0,05	0,4–0,9	0,6±0,04
<i>S. smaris</i>	2–5	3,1±0,40	0,05–0,9	0,6±0,13	0,1–0,9	0,5±0,11	0,5–0,9	0,7±0,06

Проанализировано перекрытие ниш 49 пар видов гельминтов, паразитирующих в кишечниках, и 5 пар видов – паразитов жабр исследованных рыб. Только для 5 пар паразитов кишечника и 3 пар паразитов жабр отмечено перекрытие ниш от 0,5 и выше, и все эти гельминты – специфичные паразиты кефалевых рыб, представители родов *Ligophorus* Euzet & Suriano, 1977, *Haplospilochinus* Looss, 1902 и *Saccocoelium* Looss, 1902. Индекс перекрытия ниш положительно коррелировал с показателем их ширины, однако значения коэффициентов корреляции составили 0,3 для паразитов кишечника и 0,4 – для паразитов жабр, при $p < 0,05$.

Таким образом, как инфрасообщества, так и компонентные сообщества гельминтов исследованных 11 видов рыб, обитающих в черноморской акватории Крыма, характеризуются низким видовым разнообразием и несбалансированностью по обилию видов. Выявленные положительные межвидовые ассоциации между специфичными паразитами кефалевых рыб, очевидно, определяют более высокое разнообразие и выравненность сообществ гельминтов, паразитирующих у этих хозяев. Однако большинство видов в компонентных сообществах занимают не более трети своих потенциальных ниш и их ниши перекрываются незначительно, что свидетельствует о крайне неравномерном распределении этих гельминтов среди особей хозяев и о случайном характере их совместной встречаемости.

Список литературы

- Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества речного голяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. – 2000. – Т. 34, № 3. – С. 196–209.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited // The Journal of Parasitology. – 1997. – Vol. 83, no. 4. – P. 575–583.
- Koskivaara M., Valtonen E.T., Vuori K.M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach // Parasitology. – 1992. – Vol. 104. – P. 273–281.

STRUCTURE OF COMMUNITIES OF THE HELMINTHES PARASITISING FISH IN THE BLACK SEA OFF CRIMEA

M.P. Popyuk, E.V. Dmitrieva

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, Russia; marjanapopjuk@ya.ru

Two thousand one hundred twenty three infracommunities and 124 component community of 57 helminth species from 11 species of fish inhabiting the Black Sea coastal water off Crimea are analyzed. The infracommunities and component communities have low species richness; the Brillouin index (HB) maximum is 1,7 for infracommunities and 2,0 for component communities. The mean HB is less than 0,5 for the helminth infracommunities of most fish species. Revealed positive interspecies associations between host-specific parasites of mullets, obviously, determine a higher species diversity and evenness of the community of helminthes of these hosts. However, most species in the component communities occupy no more than one-third of potential niches and their niches overlap slightly, indicating that these helminthes extremely uneven distribute among their hosts and their co-occurrence have random nature.

УДК 597.895.122:57.08

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ХЕМОРЕАКЦИЙ ЦЕРКАРИЙ ТРЕМАТОД

В.В. Прокофьев

Псковский государственный университет, г. Псков, Россия; prok58@mail.ru

Одним из наименее изученных вопросов биологии церкарий (личинок марит) трематод является вопрос о наличии и особенностях проявления у них хемореакций. Такое положение, на наш взгляд, связано с методическими сложностями проведения подобных исследований, в частности, с трудностью выбора критериев наличия или отсутствия хемчувствительности у церкарий трематод.

Поэтому нами была предпринята попытка подобрать наиболее оптимальные методики исследования хемореакций церкарий с целью дальнейшего их использования для изучения подобных реакций у церкарий различных видов трематод. При этом мы исходили из того, что такие реакции могут проявляться двояко: контактно – при непосредственном контакте с поверхностью тела хозяина, и дистантно, на небольшом расстоянии (0–1 см) за счёт градиента метаболитов, выделяемых хозяином.

В качестве модельных объектов были выбраны церкарии *Himasthla elongata* (Echinostomatidae) и *Cryptocotyle lingua* (Heterophyidae). Для эхиностоматидных церкарий, заражающих различных гастропод, показано наличие определённых хемореакций (Körner, Naas, 1998a, b), в то время как для гетерофиид таких сведений в литературе найти не удалось. Вместе с тем, у церкарий *Diplostomum spathaceum* (Diplostomidae) заражающих, как и *C. lingua*, молодь рыб, проявление хемореакций отмечено (Naas et. all, 2002). В обоих случаях личинки реагируют на метаболиты хозяина, прежде всего – это различные компоненты слизи покровов.

При проведении наблюдений исследовали хемореакции церкарий *H. elongata* на метаболиты *Mytilus edulis* (Bivalvia) и личинок *C. lingua* на метаболиты рыб *Gasterosteus aculeatus* (колюшка трехиглая), *Gadus morhua* (треска) и *Pholis gunnellus* (маслюк).

Контактные реакции церкарий изучали с помощью агаровых моделей. Для этого из застывшего раствора агара вырезали блоки размером 3×3×1,5 мм. Блоки помещали на 1 сутки в сосуд с водой, где находились вторые промежуточные хозяева исследуемых церкарий. В эту воду выделялись метаболиты размещённых в ней животных и агар пропитывался этими метаболитами; вода с метаболитами хозяев определялась нами как «кондиционированная». Затем блоки, выдержанные в кондиционированной воде, использовали для проведения наблюдений.

Для изучения контактных реакций церкарий была изготовлена специальная установка, включающая три микроаквариума глубиной 5 мм и диаметром 18 мм, объединённых в блок (80×30×8 мм). Объединение микроаквариумов в едином блоке позволяло, при необходимости, одновременно проводить два опыта и один контроль.

При проведении наблюдений «кондиционированный» брусок агара помещали в один из микроаквариумов с фильтрованной морской водой при температуре 18–20 °С. В другой микроаквариум помещали контрольный «чистый» агаровый брусок. В каждый из микроаквариумов выпускали церкарий в количестве 10 экз. Блок микроаквариумов располагали на столике бинокля и производили видеосъёмку в течение 5 мин. Каждое наблюдение повторяли 5 раз. Наличие хемотаксиса определяли по касанию церкарии к бруску с последующим кратковременным прикреплением к нему. Для этого отснятое наблюдение просматривали на мониторе компьютера. При этом подсчитывали число касаний церкариями блока в течение 5 минут. Затем делили число касаний на число личинок и получали число касаний на одну церкарию. Подобные подсчёты проводили для всех 5 наблюдений и определяли среднее число касаний на одну церкарию.

Кроме агара, в качестве модели использовали полоски (10×3 мм) нитроцеллюлозной мембраны (Protran). Метод основан на связывании белков и гликопротеинов с молекулами нитроцеллюлозы на поверхности мембраны за счёт гидрофобных и электростатических взаимодействий. Для получения модели на участок мембраны наносили каплю «кондиционированной» воды и оставляли до высыхания. В результате белки и гликопротеины, содержащиеся в «кондиционированной» воде, прочно соединялись с поверхностью мембраны. Для блокирования чистых (не обработанных «кондиционированной» водой) участков мембраны от неспецифичных связываний с посторонними веществами, мембрану помещали на 30 мин. в разбавленный раствор обезжиренного сухого молока с добавлением детергента Triton X-100. При этом белок из разбавленного раствора прикрепляется к мембране во всех местах, где не прикрепился целевой белок. Таким образом исключается прикрепление к мембране посторонних химических веществ и достигается получение более достоверных результатов. При проведении наблюдений проводили те же манипуляции, что и с агаровыми брусками, но последние при этом заменяли обработанными полосками мембраны.

В целях разделения метаболитов «кондиционированных» вод на фракции, была произведена попытка использовать диализные мембраны. Для этого в мешочек из диализной мембраны наливали «кондиционированную» воду. Затем мешочек на сутки помещали в дистиллированную воду, где находились агаровые блоки. За счёт разницы в осмотическом давлении метаболиты из мешочка через поры выходили в воду. Поры диализной мембраны пропускали вещества массой не более 20 кДа. Соответственно, блоки впитывали лишь метаболиты, прошедшие через мембрану. Затем блоки переносили в микроаквариумы и исследовали хемореакции церкарий.

Для изучения дистантных хемореакций церкарий были сконструированы специальные установки, включающие три микроаквариума объединённых в одном блоке. Блоки имели размеры (80×30×8 мм), диаметр микроаквариумов 15 мм (средние) и по 5 мм (боковые), глубиной 5 мм. Аквариумы соединялись между собой посредством прямых (25 мм) либо изогнутых (30 мм) каналов. Глубина каналов 5 мм, ширина – 3 мм. При исследовании дистантных хемореакций имеет место серьёзная проблема, связанная с созданием чётко выраженного градиента исследуемого химического вещества. Особенно актуально это для малых объёмов воды, когда даже незначительное сотрясение или изменение температуры приводит к движению воды и «смазыванию» градиента. Наличие узких каналов в предложенных микроаквариумах позволяет существенно снизить эффект перемешивания воды и сохранить более чёткий градиент исследуемого вещества.

Перед проведением опыта выход одного из боковых аквариумов закрывали перегородкой из фильтровальной бумаги. В этот аквариум помещали источник химического сигнала, поэтому наличие такой перегородки, с одной стороны, не препятствовало поступлению в канал химических веществ, выделяемых источником, с другой – не давало возможности церкариям напрямую контактировать с ним, т.е. исключало возможность контактной реакции. Второй боковой аквариум оставался открытым, в него ничего не помещали и поэтому он служил в качестве контроля.

При проведении экспериментов канал центрального аквариума перекрывали пластиковой перегородкой, установку заполняли фильтрованной морской водой, в правый микроаквариум помещали источник химического сигнала (несколько капель «кондиционированной» воды, либо слизи хозяина) и выдерживали в течение 5 минут. За это

время в правом канале создавался градиент химического сигнала. Затем в центральный аквариум выпускали 10 экз. исследуемых церкарий, аккуратно удаляли пластиковую перегородку и через 10 мин. подсчитывали число личинок в правом и левом каналах. Опыты повторяли 5 раз для всех исследуемых церкарий.

Результаты проведённых наблюдений и их последующей их статистической обработки показали, что исследуемые церкарии в той или иной степени реагируют на метаболиты заражаемых животных. При этом контактные реакции отчётливо проявляются лишь при использовании «кондиционированных» агаровых блоков. Церкарии *H. elongata* достоверно ($p < 0,01$) реагируют на метаболиты мидии. Личинки *C. lingua* демонстрируют незначительную реакцию лишь при контакте с метаболитами трески ($p = 0,04$, т.е. близко к пределу достоверности), в то время как на метаболиты колюшки и маслюка достоверной реакции нет ($p \geq 0,06$).

Кроме контактной, личинки *H. elongata* демонстрируют и отчётливую дистантную хемореакцию на метаболиты мидии ($p < 0,01$). Подобная реакция у церкарий *C. lingua* проявляется на слизь трески и маслюка ($p < 0,01$), в то время как на слизь колюшки реакция отсутствует ($p = 0,36$).

Выявить сколь-нибудь заметные хемореакции исследуемых церкарий на мембранные модели не удаётся. По-видимому, это связано с очень низкой концентрацией метаболитов исследуемых животных на поверхности мембран. Использование «кондиционированной» воды пропущенной через диализные фильтры так же не дало результатов. Можно предположить, что либо личинки реагируют на вещества массой более 20 кДа, либо концентрация веществ, проходящих через поры фильтра, слишком мала, чтобы исследуемые церкарии смогли их распознать.

Таким образом, можно констатировать, что наиболее подходящими, из числа описанных, методами исследования хемореакций церкарий оказались: для исследования контактных реакций – метод агаровых моделей, а дистантных – использование описанных выше микроаквариумов с узкими каналами. Они показали достаточно высокую эффективность и используются нами как основные, что, конечно, не исключает поиска и отработки и других методов исследования хемочувствительности церкарий.

Список литературы

Körner M., Haas W. Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail hosts: amino acids signal a low host-specificity // International Journal for Parasitology. – 1998. – Vol. 28, iss. 3. – P. 511–516.

Körner M., Haas W. Chemo-orientation of echinostome cercariae towards their snail hosts: the stimulating structure of amino acids and other attractants // International Journal for Parasitology. – 1998. – Vol. 28, iss. 3. – P. 517–525.

Haas W., Stiegeler P., Keating A., Kullmann B., Rabenau H., Schonamsgruber E., Haberl B. *Diplostomum spathaceum* cercariae respond to a unique profile of cues during recognition of their fish host // International Journal for Parasitology. – 2002. – Vol. 32, iss. 9. – P. 1145–1154.

METHODS OF STUDYING OF TREMATODE CERCARIAE CHEMO-ORIENTATION

V.V. Prokofiev

Pskov state university, Pskov, Russia; prok58@mail.ru

We selected the most appropriate research methods chemo-orientation cercariae of trematodes. The most effective were: to study the reactions of contact – the method of agar models, distant – use microaquariums with narrow channels.

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ РОДА *LIGOPHORUS* (MONOGENEA)
НА ЖАБРАХ ПИЛЕНГАСА *LIZA HAEMATOACHEILUS* (PISCES: MUGILIDAE)**

Н.В. Пронькина

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; natalya-pronkina@yandex.ru

Распределение, а также внутри- и межвидовые отношения видов паразитов, принадлежащих к одному роду и совместно обитающих в одном и том же хозяине, представляют большой теоретический интерес с точки зрения симпатрического, симксенного и синтопного видообразования, а также сосуществования близкородственных видов в одном биотопе (Лебедев, 1995 и мн. др.).

На жабрах *Liza haematocheilus* (Temminck et Schlegel) в Черном море паразитирует три вида моногеней рода *Ligophorus* Euzet et Suriano, 1977: *L. pilengas* Sarabeev et Balbuena, 2004; *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerasev et Pronkina, 2007 и *L. kaohsianghsieni* (Gusev, 1962). Предметом настоящего исследования было изучение их распределения по жабрам пиленгаса. Исследовано 39 рыб, у 37 из них найдены *L. pilengas* (интенсивность инвазии в среднем составила 43 ± 8 экз./особь), у 34 – *L. llewellyni* (27 ± 5 экз./особь), и только у 7 – *L. kaohsianghsieni* (5 ± 3 экз./особь).

Жабры кефали были разделены на следующие участки: 4 жаберные дуги (I – IV), 3 сектора (1 – спинной, 2 – срединный, 3 – брюшной), передняя и задняя полужабры, проксимальная и дистальная половина жаберных лепестков. Между распределением моногеней на правой и левой частях жаберного аппарата отличий не выявлено, поэтому количество червей, найденных на них, суммировалось по каждому локусу. Для характеристики распределения моногеней в пределах жаберного биотопа рассчитана доля особей, локализующихся на выделенных участках жабр, от общего их количества на рыбе. Для характеристики внутри и межвидовых отношений рассчитаны показатели ширины ниши $B = 1 / \sum p_j^2 \times N$, где p_i – доля особей вида, найденная на участке жабр j , а N – количество участков и перекрытия ниш $= 1 - \frac{1}{2} \sum |p_{ia} - p_{ja}|$, где p_{ia} – доля вида “i” и p_{ja} – доля вида “j” на участке жабр “a” (Koskivaara et al., 1992).

Дисперсионный анализ (ANOVA) выборок долей моногеней, встречающихся на выделенных участках жабр (табл. 1), показал, что все три вида распределены по этим локусам жаберного аппарата рыб неравномерно и неслучайно ($p < 0,05$).

Таблица 1. Анализ значимости различий между выборками моногеней видов *Ligophorus*, встречающихся на выделенных участках жабр *Liza haematocheilus*

Показатели	критерий Фишера, F / уровень значимости, p		
	<i>L. pilengas</i>	<i>L. llewellyni</i>	<i>L. kaohsianghsieni</i>
<i>Ligophorus</i> spp.			
Дуга (df* = 3)	17,4 / 0,00	15,3 / 0,00	89,0 / 0,00
Сектор (df = 2)	93,2 / 0,00	60,9 / 0,00	4,7 / 0,02
Часть лепестка (df = 1)	96,6 / 0,00	345,0 / 0,00	-
Полужабра (df = 1)	30,5 / 0,00	20,0 / 0,00	-

* степень свободы

Виды *L. pilengas* и *L. llewellyni* предпочитают одни и те же участки жабр: I – III жаберные дуги, при этом максимально встречаются на первой (более 40% каждый из двух

видов), вторую и третью выбирают в равной степени, но в два раза реже, и наименьшая доля червей локализуется на четвертой жаберной дуге (менее 15%). На каждой жаберной пластинке наибольшая доля лигофорусов встречена на втором секторе, 60% особей *L. pilengas* и 40% *L. llewellyni*; на передней полужабре (около 65% моногеней обоих видов) и проксимальной части жаберных лепестков (*L. pilengas* – 80%, *L. llewellyni* – практически 100%).

Третий вид, *L. kaohsianghsieni*, предпочитает локализоваться на II жаберной дуге, на которой сосредоточено более 80 % особей этого вида. На I дуге и на первом секторе каждой жаберной дуги эти моногеней не найдены, предпочитая второй и третий сектора в равной степени, проксимальные части лепестков и переднюю полужабру, на которых встречено 100% особей этого вида.

Чтобы понять, как исследуемые три вида лигофорусов делят совместный биотоп, мы изучили ряд факторов, которые могут влиять на их распределение по участкам жабр.

Одним из таких факторов является присутствие других видов из этого же рода. Сравнение распределения *L. pilengas*, когда он встречается на жабрах один, и когда присутствуют два вида – *L. pilengas* и *L. llewellyni*, и в тех случаях, когда к ним присоединяется третий вид – *L. kaohsianghsieni*, не выявил существенных различий в общем характере предпочтения ими участков жабр.

Однако при одновидовой инвазии *L. pilengas* встречался более неравномерно, так 70% червей локализовались на I дуге и более 70% на третьем секторе против 43 и 35% при совместной встречаемости с *L. llewellyni* и по 40% на I дуге и третьем секторе – совместно с третьим видом; то есть когда появляется второй вид, который предпочитает те же участки жабр, что и *L. pilengas*, последний распределяется более равномерно между I-III дугами и 2 и 3 секторами. Два других вида встречались только при смешанных инвазиях и локализация *L. llewellyni* в присутствии только *L. pilengas* или еще и третьего вида не менялась.

Другой фактор, который может влиять на характер распределения моногеней по жабрам, – это их численность. Этот анализ проведен только для двух видов, т.к. *L. kaohsianghsieni* был немногочислен. Инфрапопуляции *L. pilengas* и *L. llewellyni* были разделены по численности на группы, для первого вида: I – ≤ 20 , II – 21–60, III – 61–100 и IV – 101–200 экз./особь; и для второго: I – ≤ 10 , II – 11–40, III – 41–70 и IV – 71–110 экз./особь.

Анализ зависимости локализации моногеней на жабрах хозяина от численности *L. pilengas* и *L. llewellyni* не выявил существенного влияния этого фактора на общий характер их распределения и предпочтения ими I жаберной дуги, 2 сектора, передней полужабры и проксимальной части лепестков. Однако особи *L. pilengas* при увеличении их численности распределялись более равномерно между тремя первыми жабрами, так, при инвазии ≤ 20 экз./особь более половины червей локализовались на I жаберной дуги, а при больших показателях 20–40% – на I дуге и по 20–35% – на II и III дугах. Для второго вида, *L. llewellyni*, равномерное распределение моногеней между I и II дугами наблюдалось только при максимальной численности.

Встречаемость лигофорусов на участках жабр пиленгаса может зависеть от размера самих жабр, который прямо пропорционален размеру рыб. Среди исследованных рыб были выделены три размерные группы, к первой отнесены особи размерами от 13 до 30 см, ко второй – 31–40 см и к третьей группе – 41–66 см.

Анализ зависимости распределения лигофорусов по жаберным участкам от размера хозяина показал, что характер предпочтения моногенейми первых трех жаберных дуг, 2 и 3 секторов не менялся существенно с изменением размера местообитания, наблюдалось незначительное перераспределение долей между этими участками жабр, в то время как распределение червей между передней и задней полужабрами менялось существенно. У рыб размерами ≤ 30 см особи *L. pilengas* распределялись между полужабрами примерно поровну, а 60% *L. llewellyni* встречалось на задней полужабре, по мере роста рыб доля моногеней обоих видов на передней полужабре увеличивается вдвое. Вероятно, это связано с тем, что по мере роста площади наружной полужабры, более предпочитаемой для локализации обоими видами, все больше моногеней имеют возможность прикрепляться именно на ней.

Таким образом, в присутствии второго вида, имеющего такой же характер локализации на жабрах, а также при увеличении численности червей, особи *L. pilengas* и *L. llewellyni* распределяются более равномерно по трем первым жаберным дугам, а при

одновидовой инвазии или при низкой численности оба вида в большей степени предпочитают первую жаберную дугу. Также по мере роста площади жабр увеличивается доля моногены обоих видов, встречающихся на более предпочитаемой ими для локализации передней полужабре.

Ширина ниши *L. pilengas* колебалась от 0,04 до 0,7, составляя в среднем $0,18 \pm 0,02$ и *L. llewellyni* – 0,04–0,30; $0,15 \pm 0,01$. В целом, ширина ниши положительно коррелировала с численностью инфрапопуляций обоих видов, однако при численности *L. pilengas* более 100 экз./особь ширина его ниши несколько сократилась, а у *L. llewellyni* практически перестала увеличиваться после 40 экз./особь. Это, очевидно, связано с тем, что при низкой численности оба вида занимают, в основном, первую жаберную дугу, затем происходит перераспределение и уравнивание долей между I–III дугами, при этом идет расширение ниш. При дальнейшем увеличении численности моногены не переходят на IV жаберную дугу, а продолжают распределяться между первыми тремя дугами, что не приводит к дальнейшему расширению ниш. Перекрывание ниш изученных видов при их совместном паразитировании составляло в среднем $0,5 \pm 0,05$. Четкой зависимости ширины ниш обоих видов от размера рыб не выявлено, также незначительно изменялись и показатели перекрывания ниш при увеличении размера жабр. Перекрывание ниш, в целом, положительно скоррелировано с их шириной, поэтому наблюдалось увеличение их перекрывания при увеличении численности моногены.

Таким образом, моногены обоих видов распределялись довольно агрегировано, занимая в среднем не более 20% потенциального биотопа, в то же время 50% занимаемых ими участков жабр перекрывалось, достигая в отдельных случаях 90%, что говорит об отсутствии негативных межвидовых отношений.

Список литературы

Лебедев Б.И. Очерки по биразнообразию и эволюционной паразитологии. – Владивосток : Дальнаука, 1995. – 208 с.

Koskivaara M., Valtonen E. T., Vuori K. M. Microhabitat distribution and coexistence of *Dactylogyrus* (Monogenea) on the gills of roach // Parasitology. – 1992. – 104. – P. 273–281.

DISTRIBUTION OF *LIGOPHORUS* SPP. (MONOGENEA) OVER THE GILLS OF *LIZA HAEMATOCHEILUS* (PISCES: MUGILIDAE)

Pronkina N.V.

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, Russia;
natalya-pronkina@yandex.ru

Analysis of distribution of *Ligophorus pilengas* Sarabeev et Balbuena, 2004, *L. llewellyni* Dmitrieva, Gerasev et Pronkina, 2007 and *L. kaohsianghsieni* (Gusev, 1962) over the gills of *Liza haematocheilus* (Temminck et Schlegel) revealed that two former species occupy one and the same gills parts (most of them occur on I arch, medial sector, proximal area and anterior hemibranch), whereas the latter of them prefer II arch and equally medial and ventral sectors. It is shown that all investigated *Ligophorus* spp. are non-uniformly distributed over the gills and that the general mode of their distribution (the sites preferred by each species) is independent of the infection intensity, the presence of congeners and the host size. Each of these species occupies, on average, less than 20% of the total habitat (i.e. all sites on the gill), but the overlap of their niches in some cases approached 90%, on average – 50%.

ВЛИЯНИЕ ТРЕМАТОДНОЙ ИНВАЗИИ НА КЛЕТОЧНЫЙ СОСТАВ ГЕМОЛИМФЫ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Е.Е. Прохорова, М.К. Серебрякова, А.С. Токмакова, Г.Л. Атаев

Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена,
г. Санкт-Петербург, Россия; elenne@mail.ru

Паразито-хозяйинные системы «трематоды-моллюск» являются высокоспецифичными. При этом сосальщики демонстрируют не только видовую специфичность по отношению к видам моллюсков-хозяев, но и к их отдельным «расам». В то же время доказана наследуемость резистентности/чувствительности у моллюсков к заражению определенными трематодами. Фенотипическим проявлением устойчивости к заражению является формирование реакции, подавляющей развитие партенит.

В литературе описаны различные формы иммунных реакций пульмонат. К ним относятся реакции элиминация паразитов в результате инкапсуляции; формирование скоплений гемоцитов, препятствующих миграции паразита к месту окончательного поселения; вытеснение партенит из тела моллюска через покровы; выработка гемоцитами гуморальных и цитотоксических факторов. Описаны и случаи построения «мантии» вокруг спороцист трематод в результате извращения паразитом клеточной защитной реакции моллюска. На всех этапах реализации иммунных реакций моллюсков важнейшую роль играют циркулирующие клетки гемолимфы – гемоциты. Соответственно, количественная и качественная характеристика гемоцитарного состава отражают особенности взаимодействия внутренней среды моллюска-хозяина с конкретным паразитом. В основе изучения активности гемоцитов лежат их популяционный анализ, а также морфофункциональная характеристика. Именно соотношение клеточных популяций в гемолимфе отражает общую динамику иммунного ответа и его особенности при инвазии разными видами.

Для анализа состава форменных элементов крови позвоночных животных широко применяется метод проточной цитофлуориметрии, позволяющий за короткое время проанализировать и фенотипировать большое количество клеток (Зурочка и др., 2014). В последнее время данный подход все активнее используется для изучения клеточного состава гемолимфы и целомической жидкости беспозвоночных животных, в том числе для анализа иммунного ответа на патогены. Однако, применение данного метода требует его адаптации и стандартизации для каждой новой группы животных.

На получаемые в проточной цитофлуориметрии результаты влияют как способы подготовки проб, так и алгоритмы обработки получаемых данных. С целью стандартизации процедуры анализа клеточного состава гемолимфы лёгочных моллюсков нами был проведён цитофлуориметрический и морфологический анализ гемолимфы лёгочных моллюсков трёх модельных видов – *Planorbarius corneus*, *Biomphalaria glabrata* и *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda, Pulmonata).

Анализ гемолимфы производился непосредственно после её забора из центрального кровеносного синуса. В качестве антикоагулирующего буфера был использован раствор Чернина. Для оценки влияния антикоагулянта на получаемые цитофлуорграммы проводили параллельный анализ гемолимфы без использования антикоагулирующего раствора, а также микроскопический контроль за состоянием гемоцитов во влажной камере. С целью более подробного морфотипирования гемоцитов нами были использованы специфические флуоресцентные красители SYTO62 Red Fluorescent Nucleic Acid Stain (связывается нуклеиновыми кислотами в клетке) и LysoTracker® Green DND-26 (накапливается в лизосомах). Для каждой из клеток оценивали прямое светорассеяние (пропорционально размеру клетки), боковое светорассеяние (характеризует структуру клетки) и интенсивность флуоресценции красителей. Работа проводилась на цитометре BD Accuri™ C6, BD Biosciences. Параллельно осуществлялся микроскопический анализ клеток во влажной камере в режиме фазового контраста (микроскоп Leica DM5000).

По параметрам прямого и бокового светорассеяния в гемолимфе всех исследованных моллюсков выделены три популяции клеток, различающихся по структуре и размеру. В состав первой популяции (А) входят клетки, характеризующиеся относительно малым размером и относительно простой организацией цитоплазматического компартмента. Вторая популяция клеток (В) обладает более высокими параметрами прямого и бокового светорассеяния, что свидетельствует об усложнении структуры и увеличении размеров по сравнению с популяцией А. Популяция С включает фракцию клеток, относительные размеры которых варьируют в широком диапазоне, с относительно высоким уровнем бокового светорассеяния. По относительным размерам и гранулярности данные клеточные фракции соответствуют выделенным нами ранее гиалиноцитам (популяция А) и гранулоцитам (популяции В и С) (Прохорова, Атаев, 2010). Морфологический анализ показал, что наряду с негранулярными клетками (гиалиноцитами), гемолимфа моллюсков всех исследуемых видов включает гетерогенную популяцию гранулярных клеток, размеры и гранулярность которых варьируют в широких пределах. По уровню флуоресценции красителей SYTO62 и LysoTracker среди гранулоцитов моллюсков исследованных видов можно достоверно выделить четыре популяции клеток, содержащих различное количество лизосом и нуклеиновых кислот (обладающих разным уровнем транскрипционной активности).

Цитофлуориметрический анализ клеточного состава гемолимфы моллюсков *Planorbarius corneus* подтвердил влияние трематодной инвазии на соотношение гемоцитов разных популяций (Прохорова, 2009). Одновременно был осуществлён анализ клеточного состава гемолимфы моллюсков, заражённых трематодами *Cotylurus brevis* Duboi et Raush, 1950 (Strigeidae), *Notocotylus ephemera* Nitzsch, 1807 (Notocotylidae), *Plagiorchis multiglandularis* Semenov, 1927 (Plagiorchiidae) и *Echinostoma spiniferum* La Valette, 1855 (Echinostomatidae). Установлено достоверное изменение соотношения гранулоцитов и гиалиноцитов у моллюсков, заражённых разными видами трематод. Таким образом, по особенностям цитофлуорограммы гемолимфы моллюска можно диагностировать не только зараженность трематодами, а в ряде случаев и определить вид паразита.

Список литературы

Атаев Г.Л., Прохорова Е.Е. Защитные реакции моллюсков семейства Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) на трематодную инвазию // Известия РГПУ им. А.И. Герцена. – 2010. – № 122. – С. 91–107.

Галактионов К.В., Добровольский А.А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. – СПб. : Наука, 1998. – 401 с.

Зурочка А.В., Хайдуков С.В., Кудрявцев И.В., Черешнев В.А. Проточная цитометрия в медицине и биологии. – Екатеринбург : РИО УрОРАН, 2013. – 552 с.

Прохорова Е.Е. Защитные реакции пульмонат (Gastropoda) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.08, 03.00.25 / Санкт-Петербургский государственный университет. – Санкт-Петербург, 2009. – 18 с.

THE INFLUENCE OF TREMATODE INVASION ON HAEMOCYTES COMPOSITION OF GASTROPODES

E.E. Prokhorova, M.K. Serebriakova, A.S. Tokmakova, G.L. Ataev

Herzen State Pedagogical University of Russia, St. Petersburg, Russia, elenne@mail.ru

The haemolymph of three species of pulmonata snails (*Planorbarius corneus*, *Biomphalaria glabrata* and *Lymnaea stagnalis*) was analysed by flow cytometry and microscopy. Three populations of haemocytes with different size and granularity and four haemocyte fractions accumulating different quantity of lysosomal and nucleic acids dyes were revealed. The differences in granulocyte/hyalinocytes ratio in non-infected and trematode-infected *Planorbarius corneus* snails were indicated.

**УСПЕХ ТРАНСМИССИИ РЕДИОИДНЫХ И СПОРОЦИСТОИДНЫХ ТРЕМАТОД
В ЗВЕНЕ "ПЕРВЫЙ – ВТОРОЙ ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН"
В ПРЕСНОВОДНОЙ ЭКОСИСТЕМЕ ОЗЕРА ЧАНЫ (ЮГ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ)**

Н.М. Растяженко, Н.И. Юрлова

Институт систематики и экологии животных СО РАН, Россия, г. Новосибирск, Россия;
Rastyazhenko86@mail.ru

В настоящей работе оценен успех трансмиссии "архаичной" трематоды *Echinoparyphium recurvatum* (Echinostomatidae) и "эволюционно-продвинутых" трематод *Plagiorchis multiglandularis* и *P. elegans* (Plagiorchiidae) в звене "первый-второй промежуточный хозяин" в пресноводных экосистемах бассейна озера Чаны.

Представители родов *Plagiorchis* и *Echinoparyphium* широко распространены в пресноводных экосистемах юга Западной Сибири, в том числе в Чановской водной системе (Водяницкая, Юрлова, 2013; Yurlova et al., 2006). Трематоды семейств Echinostomatidae и Plagiorchiidae, имеют триксенные жизненные циклы. Роль первого промежуточного хозяина для тех и других играют брюхоногие моллюски, роль второго промежуточного хозяина для Echinostomatidae выполняют моллюски, а для Plagiorchiidae – личинки стрекоз, хируномиды, и другие водные беспозвоночные животные (Илюшина, 1975; Краснолобова, 1982; Краснолобова, Илюшина, 1991). При общем сходстве путей циркуляции, жизненные циклы трематод семейства Echinostomatidae и Plagiorchiidae сильно различаются между собой.

У Echinostomatidae созревание яиц проходит во внешней среде, расселительные личинки – мирацидии выходят из яйца во внешнюю среду и активно проникают в моллюска-хозяина, первое поколение партенит представлено спороцистами, а второе и последующие – редиями.

У Plagiorchiidae мирацидий развивается в яйце и заражение первого промежуточного хозяина происходит пассивно при заглатывании яйца моллюском-хозяином, первое и последующие поколения партенит представлены спороцистами.

Материалом для настоящего исследования послужили сборы моллюсков, личинок стрекоз и паразитирующих в них трематод на контрольном участке озера Фадиха. Расчет успеха трансмиссии *E. recurvatum* проведен по данным 2012 г., для *P. multiglandularis* и *P. elegans* – по данным 2014 г. При оценке успеха трансмиссии трематод рода *Plagiorchis* объединены данные по двум видам – *P. multiglandularis* и *P. elegans*, поскольку они трудно различимы на стадии метацеркарий.

Для оценки успеха трансмиссии трематод от первого ко второму промежуточному хозяину рассчитан поток церкарий, поступающий из популяции первых промежуточных хозяев-моллюсков и поток метацеркарий, связанный со вторыми промежуточными хозяевами. Поток церкарий зависит от плотности зараженной части популяции моллюсков-хозяев, которая в свою очередь, зависит от плотности популяции и доли зараженных моллюсков, среднесуточного выхода церкарий, размерной структуры моллюсков, участвующих в трансмиссии и продолжительности периода трансмиссии. Составляющими потока метацеркарий являются: среднегодовые показатели зараженности (экстенсивность и интенсивность инвазии) и плотность популяции вторых промежуточных хозяев. По соотношению показателей годовых потоков церкарий и метацеркарий определен успех трансмиссии церкарий от первого ко второму промежуточному хозяину.

В трансмиссии церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans*, продолжающейся с июня до начала сентября, участвовали большой (*L. stagnalis*) и болотный (*L.* группы *palustris*) прудовики. Частота встречаемости партенит *P. multiglandularis* у большого прудовика в среднем за сезон составила $6,5 \pm 1,0\%$, у болотного – $0,81 \pm 0,8\%$. Партенитами *P. elegans* был заражен только *L. stagnalis* с экстенсивностью инвазии в среднем за сезон $0,4 \pm 0,2\%$. По нашим

расчетам, за трансмиссивный период, продолжающийся в условиях Западной Сибири около 110 дней (Yurlova, 20016), поток церкарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* составил около четырех миллионов церкарий на один квадратный метр. Зараженность вторых промежуточных хозяев – личинок стрекоз метацеркариями трематоды рода *Plagiorchis* варьировала с июня по август от 2,7 до 15,7% (интенсивность инвазии составила 1–17 экз.). В течение весенне–осеннего периода поток метацеркарий *P. multiglandularis* и *P. elegans* составил 6 личинок на один квадратный метр. Согласно выполненным нами расчетов, успех трансмиссии трематод *P. multiglandularis* и *P. elegans* от первого ко второму промежуточному хозяину составил $1,3 \times 10^{-4}\%$.

Церкарии редиоидной трематоды *E. recurvatum* были зарегистрированы нами у ушковых прудовиков (L. группы *Peregriana-Radix*). Зараженность моллюсков партенитами этой трематоды составила 8–15,6%. За трансмиссивный период поток церкарий *E. recurvatum* составил около 3000 церкарий за трансмиссивный период на один квадратный метр. В качестве второго промежуточного хозяина для *E. recurvatum* нами зарегистрированы большой и ушковые прудовики. Зараженность большого прудовика метацеркариями *E. recurvatum* варьировала в диапазоне 12–35% (интенсивность инвазии составила 45–370 экз.), а ушковых прудовиков – 11–39% (интенсивность инвазии 7–241 экз.). Поток метацеркарий *E. recurvatum* был равен 372 личинкам на один квадратный метр. Успех трансмиссии трематоды *E. recurvatum* от первого ко второму промежуточному хозяину составил 1,2%.

Несмотря на то, что среднесуточный выход и, как следствие, годовая продукция у спороцистоидных трематод (род *Plagiorchis*) на несколько порядков выше ($p=0,001$), чем редиоидных (род *Echinoparyphium*), редиоидные трематоды успешнее осуществляют трансмиссию в звене "первый-второй промежуточный хозяин". Возможно, наиболее высокий успех трансмиссии эхиностоматид, по сравнению с плагиорхидами, может быть связан с невысокой подвижностью и высокой плотностью популяции вторых промежуточных хозяев-моллюсков, а тем самым и доступностью их для церкарий. У плагиорхид вторые промежуточные хозяева – стрекозы, наоборот, отличаются большей активностью и низкой плотностью популяции, что ведет к уменьшению их доступности для церкарий.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №№ 13-04-02075 и 15-54-50007.

Список литературы

Водяницкая С.Н., Юрлова Н.И. Партениты и церкарии трематод из моллюска *Lymnaea saridaleensis* (Gastropoda, Pulmonata) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) // Сибирский экологический журнал. – 2013. – № 1. – С. 17–25.

Илюшина Т.Я. Роль водных насекомых в жизненном цикле трематод // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. – Новосибирск, 1975. – С. 53–94.

Краснолобова Т.А. Обзор жизненных циклов трематод рода *Plagiorchis* и близких к нему родов *Plagioglyphe* и *Metaplagiorchis* (Trematoda, Plagiorchidae) // Тр. ГЕЛАН СССР. – 1982. – Т. 31. – С. 23–60.

Краснолобова Т.А., Илюшина Т.Л. Стрекозы как промежуточные хозяева гельминтов // Гельминты животных. – Москва, 1991. – С. 59–71. – (Тр. ГЕЛАН СССР ; т. 38).

Yurlova, N.I., Vodyanitskaya, S.N., Serbina, E.A., Biserkov, V.Y., Georgiev, B.B. Chipev, N.H. Temporal variation in prevalence and abundance of metacercariae in the pulmonate snail *Lymnaea stagnalis* in Chany Lake, West Siberia, Russia: Long-term patterns and environmental covariates // Journal of Parasitology. – 2006. – Vol. 92, no. 2. – P. 249–259.

Yurlova N.I. Productivity and Biomass of Trematode (Digenea) Parasites in Lake Ecosystems // Doklady Biological Sciences. – 2016. – Vol. 466, iss. 1. – P. 28–31.

SUCCESS OF PLAGIORCHIDAE AND ECHINOSTOMATIDAE TRANSMISSION IN LINK "THE FIRST-SECOND INTERMEDIATE HOST" IN FRESHWATER ECOSYSTEMS OF CHANY LAKE (SOUTH OF WESTERN SIBERIA)

N.M. Rastyazhenko, N.I. Yurlova

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB, RAS, Novosibirsk, Russia;
Rastyazhenko86@mail.ru

In this paper we determined the success of the transmission "archaic" trematoda – Echinostomatidae and "advanced-revolutionary" trematoda – Plagiorchidae in the link "first-second intermediate host" of freshwater ecosystems of Chany lake. We have found that the success of the transmission archaic trematodes *E. recurvatum* was 1,2%, and evolutionarily advanced *P. multiglandularis* and *P. elegans* – $1,3 \times 10^{-4}\%$.

This study was supported by the Russian Foundation for Basic Researches (RFBR) grants NN 13-04-02075, 15-54-50007.

УДК 576.89:597.556.253(268.46)

МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА КОМПОНЕНТНЫХ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ МАЛЬКОВ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ В ГУБЕ СЕЛЬДЯНАЯ (БЕЛОЕ МОРЕ)

Е.В. Рыбкина, К.В. Галактионов

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия, onebat@yandex.ru

Трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* L. широко распространена в водах Северного полушария. Для Белого моря это типичный представитель ихтиофауны и в настоящее время одна из массовых рыб. С конца XIX века численность трехиглой колюшки в Белом море была очень высокой, ее резкое сокращение наблюдалось в 1950-е гг., вплоть до почти полного отсутствия в 1960–80-е гг. (Лайус и др., 2013). В настоящее время численность этой рыбы быстро увеличивается, с 2006 по 2010 гг. она выросла в 4,5–15 раз в разных точках. Хотя колюшка в Белом море была многочисленна в течение длительного времени, она имела малое промысловое значение, и, вероятно, в этой связи плохо изучена. Настоящая работа является частью комплексного исследования трехиглой колюшки в районе Керетского архипелага Белого моря и посвящена анализу межгодовой динамики компонентных сообществ мальков.

Исследование проводили с 2011 по 2015 гг. в мелководной (до 8 м глубины на входе) губе Сельдяной с обширными и плотными зарослями морской травы zostеры *Zostera marina*. Методом полного паразитологического вскрытия проанализировано 215 экз. мальков: 45 экз. в 2011 г., 100 экз. – в 2012 г., 9 экз. – в 2013 г., 65 экз. – в 2015 г. Мальков отлавливали сачком в августе–сентябре, вплоть до их полного отхода от берегов. При анализе компонентного сообщества паразитов использовали классификации Холмса и Прайса (Holmes, Price, 1986) по экстенсивности инвазии (ЭИ) и Зандера (Zander, 2007) – по индексу обилия (ИО).

У мальков губы Сельдяная четко выражена межгодовая динамика по обилию паразитов (GLM, $p < 0,0001$). Всего у мальков было встречено 11 видов паразитов, из которых 6 имели достоверные межгодовые различия по обилию (GLM, $p < 0,0001$).

Таблица 1. Состав компонентных сообществ мальков трехиглой колюшки в губе Сельдяная (Белое море)

Вид паразита	2011	2012	2013	2015
<i>Trichodina</i> sp. (поверхность)	вид ядра	вид ядра	вид ядра	вид ядра
<i>Gyrodactylus arcuatus</i>	вид ядра	вид ядра	вид ядра	вид ядра
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	вид ядра	вид ядра	0	вторичный
<i>Cryptocotyle</i> spp.	сопутствующий	вторичный	вторичный	сопутствующий
<i>Brachyphalus crenatus</i>	редкий	сопутствующий	вторичный	0
<i>Lecithaster gibbosus</i>	0	редкий	0	0
<i>Derogenes varicus</i>	0	редкий	0	0
<i>Podocotyle atomon</i>	сопутствующий	сопутствующий	редкий	вторичный
<i>Thersitina gasterostei</i>	0	редкий	0	0
Nematoda fam. gen. sp.	редкий	редкий	0	0
<i>Мухобилатус</i> sp.	0	редкий	0	0

Структура компонентных сообществ в 2011 и 2012 гг. сходна (табл. 1), но в 2012 г. было встречено максимальное число редких видов. ИО метацеркарий *Cryptocotyle* sp. в 2012 г. был в 3,5 раза выше, а ИО инфузорий *Trichodina* sp. – в 4 раза меньше (Mann Whitney test, $p < 0,05$). Структура сообществ изменилась в 2013 и 2015 гг. Цестода *Bothriocephalus scorpii*, бывшая видом ядра в предыдущие два года, отсутствовала у мальков в 2013 гг., а в 2015 гг. ИО этой цестоды был в 4 раза меньше, чем в 2012 г. В 2015 г. трематоды сем. Nemiuridae вообще не были встречены, а ИО трематоды *P. atomon* увеличился в 3,5 раза. Такое увеличение, скорее всего, связано с интенсификацией трансмиссии *P. atomon* в прибрежных экосистемах как следствие резкого роста численности окончательного хозяина, трехиглой колюшки. Отсутствие гемиурид у мальков в 2015 г. могло быть обусловлено сильным опреснением воды в губе из-за ливневых дождей. Это могло обусловить гибель в губе планктонных ракообразных (*Acartia longiremis*, *Temora longicornis*, *Microcetella norvegica*, Harpacticoida), которые играют роль вторых промежуточных хозяев гемиурид.

Список литературы

- Лайус Д.Л., Иванова Т.С., Шатских Е.В., Иванов М.В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. – 2013. – № 4. – С. 43-52
- Zander, C.D. Parasite diversity of sticklebacks from the Baltic Sea // Parasitol. Res. – 2007. – 100. – P. 287–97.
- Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites. In: Community ecology: pattern and process / D. J. Anderson and J. Kikkawa (eds.). – 1986. – Blackwell Scientific Publications, Oxford, U.K. – P. 187–213.

INTERANNUAL DYNAMICS OF PARASITE COMPONENT COMMUNITY OF THREE-SPINED STICKLEBACK JUVENILES FROM INLET SELDYANAYA (WHITE SEA)

E.V. Rybkina, K.V. Galaktionov

Zoological Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia, onebat@yandex.ru

Three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., is a typical boreal species in the White Sea. They show considerable long-term fluctuations in population abundance, so since 2006 it has increased in 4,5–15 times in different places.

Parasite component communities of *G. aculeatus* juveniles were investigated in Seldyanaya inlet with dense growth of *Zostera marina*. The juveniles (total number 215) were caught in August-September 2011-2015. There was significantly difference in parasite community during 2011-2015. The juveniles harbored 11 parasite species, 6 of them had interannual abundance differences (GLM, $p < 0,0001$). Structure of parasite component community 2011 and 2012 were similar. In 2013 cestode *Bothriocephalus scorpii* (the core species for previous 2 years) were not found, in 2015 it's abundance decreased in 4 times in compare with 2012 and the hemiurid trematodes were absent. Absence of these parasites may be caused by desalination due to prolonged rain showers provoked death of planktonic crustaceans (intermediate hosts of hemiurids). Abundance of trematode *Podocotyle atomon* increased 3,5 times in 2015 that may be caused by transmission intensification as a result of final host (stickleback) population growth.

УДК 594.3:576.3:576.895.122

РЕАКЦИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА PLANORBIDAE (GASTROPODA: PULMONATA) НА ВВЕДЕНИЕ КСЕНОТРАНСПЛАНТАТА

А.С. Токмакова, Р.Р. Усманова

Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена
г. Санкт-Петербург, Россия; arina.tokmakova@gmail.com

Для изучения клеточного иммунитета моллюсков используются разнообразные чужеродные факторы. Сравнительный анализ клеточного ответа на иммунизацию трансплантатами различной природы позволяет выявить общие закономерности протекания защитной реакции.

В нашей работе для изучения клеточной защитной реакции моллюсков *Biomphalaria glabrata* и *Planorbarius corneus* (семейство Planorbidae) на чужеродный фактор в качестве ксенотрансплантата были использованы фрагменты вибриссы кошки (размер 1,5–2 x 0,2 мм). С помощью инсулинового шприца трансплантат вводился в область ноги моллюска со стороны подошвы. Инъекцированных улиток фиксировали через 1 и 3 суток после инокуляции (п. и.). Срезы толщиной 5 мкм окрашивали гематоксилин-эозином.

У *B. glabrata* через 1 сутки п. и. отмечается купирование гемоцитами раневого канала, оставленного иглой. Гемоциты образуют скопление из 2–10 слоёв гемоцитов. Кроме этого отдельные клетки оседают на поверхность на поверхность вибриссы и проникают в его сердцевинную полость. У *P. corneus* через 1 сутки п. и. начальные стадии образования капсулы более отчетливы – образуется два концентрических скопления гемоцитов: одно непосредственно на поверхности трансплантата (1-2 слоя клеток), а другое выстилает раневой канал со стороны окружающих тканей моллюска с образованием многослойной капсулы.

На 3 сутки вокруг вибриссы у *B. glabrata* образуется многослойная капсула (до 30 слоёв) толщиной 5–84 мкм. Среди клеток, образующих капсулу заметны пигментные клетки неясной природы. Раневой канал и сердцевина вибриссы на всем протяжении заполняются гемоцитами. Таким образом, реакция на ксенотрансплантат подтверждает схему инкапсуляции чужеродных объектов в тканях моллюска, описанную при изучении трематодной инвазии *Echinostoma caproni* в улитках *B. glabrata* (Атаев, Coustau, 1999). В первые сутки после заражения вокруг материнской спороцисты скапливаются гемоциты из близлежащих тканей и кровеносных синусов (первичная реакция). Однако элиминации паразита здесь не происходит, и он совершает миграцию к месту окончательного поселения – сердцу моллюска. Именно там и наблюдается инкапсуляция партенит. В этой реакции (вторичной) уже участвуют гемоциты, образованные в результате активации органа гемопоэза – амебоцито-продуцирующего органа (Атаев, Прохорова, 2013).

Список литературы

Атаев Г.Л., Прохорова Е.Е. Изменения в амёбocyто-продуцирующем органе моллюсков *Biomphalaria glabrata* при заражении трематодами *Echinostoma caproni* // Паразитология. – 2013. – Т. 47, № 6. – С. 472–479.

Ataev G., Coustau C. Cellular response to *Echinostoma caproni* infection in *Biomphalaria glabrata* strains selected for susceptibility/resistance // Developmental & Comparative Immunology. – 1999. – Vol. 23, iss. 3. – P. 187–198.

REACTION OF MOLLUSKS OF THE FAMILY PLANORBIDAE (GASTROPODA: PULMONATA) TO A XENOTRANSPLANT

Herzen State Pedagogical University of Russia, Saint Petersburg, Russia;
arina.tokmakova@gmail.com

Tissue reaction of *Biomphalaria glabrata* and *Planorbarius corneus* to the introduction of a transplant (cat vibrissa) was examined. The transplant was introduced into mollusk tissues with the use of an injection needle. It revealed that reaction consists of two stages and it the same reaction is found in incapsulation of *Echinostoma caproni* in *Biomphalaria glabrata*. Firstly, healing of the wound channel takes place. Hemocytes of two species of mollusks adhere on the surface of vibrissa with different efficiency. Secondly, the multilayer capsule is forming around the vibrissa. It is possible due to the activation of the amoebocyte-producing organ (hematopoietic organ). Some differences between incapsulation of transplant and trematodes were noticed.

УДК 576.895.121:597.552.1:577.15

ИНАКТИВАЦИЯ ПРОТЕОЛИТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ ЦЕСТОДОЙ *TRIAENOPHORUS NODULOSUS*

Т.В. Фролова, Г.И. Извекова

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
п. Борок, Россия; bianka28061981@gmail.com

Кишечник позвоночных – идеальное окружение для населяющих его цестод, однако обитатели этой среды постоянно подвергаются потенциально деструктивному воздействию протеолитических ферментов. Кишечные паразиты менее подвержены действию иммунных систем хозяина, но должны противостоять действию пищеварительных ферментов. Один из главных механизмов защиты от протеиназ хозяина – секреция ингибиторов (Pappas, Uglem, 1990). Ингибиторы продуцируются паразитами для предотвращения протеолиза протеиназами хозяина и выживания. Существует предположение, что от ингибиторов протеиназ паразитов зависит специфичность паразита к хозяину (Hawley, Peanasky, 1992). Известно большое количество ингибиторов протеиназ, в том числе паразитарного происхождения, которые могут использоваться в медицине, сельском хозяйстве и биотехнологии (Кнох, 2007). В отличие от исследований, посвященных ингибиторам протеиназ у нематод (обзор: Кнох, 2007), многие из аналогичных работ на цестодах выполнены достаточно давно и традиционно касаются *Hymenolepis diminuta* или *H. microstoma* (Pappas, 1978; Pappas, Uglem, 1990). Если у нематод обнаружены ингибиторы всех классов протеиназ (аспартиловых, сериновых, цистеиновых и металлопротеиназ), которые встречаются на различных стадиях жизненного цикла паразитов,

то для цестод к настоящему времени установлено существование только ингибиторов сериновых протеиназ – трипсина и химотрипсина. Это может быть связано как с различиями в жизненном цикле этих групп гельминтов и соответственно барьерами, преодолеваемыми паразитами при проникновении в хозяина, так и с недостаточной изученностью ингибиторов цестод.

Цель работы – определить способность широко распространенной, обитающей в кишечнике щуки *Esox lucius* цестоды *Triaenophorus nodulosus* инактивировать протеолитические ферменты.

Источником протеиназ служили гомогенат слизистой кишечника щуки и коммерческий препарат трипсина (MP Biomedicals, USA). Активность протеиназ в гомогенате слизистой кишечника щуки (суммарная активность трипсина КФ 3.4.21.4, химотрипсина КФ 3.4.21.1 и дипептидаз КФ 3.4.13.18), а также активность трипсина в различных концентрациях (от 0,0025 до 1 мг/мл) определяли с использованием в качестве субстрата 0,3% азо-казеина, pH 7,5 (Alarcón et al., 2002). После извлечения из кишечника и отмывания от его содержимого и ферментов, адсорбированных на тегументе, цестод инкубировали 24 ч в растворе Рингера для холоднокровных животных. Для исследования ингибиторной способности протеиназ использовали различные объемы (50, 100 и 150 мкл) среды инкубации и гомогената *T. nodulosus*, разведенного раствором Рингера для холоднокровных животных в соотношении 1:9. Для сравнения уровней ингибиторной активности препаратов *T. nodulosus* определяли аналогичную активность синтетического ингибитора – PMSF (ингибитор сериновых протеиназ).

Установлено, что как среда инкубации, так и гомогенат червей снижают протеолитическую активность в слизистой кишечника щуки и активность трипсина по сравнению с контролем. Так активность трипсина в концентрации 0,01 мг/мл снижается с $1,12 \pm 0,11$ до $0,41 \pm 0,04 - 0,17 \pm 0,05$ мкг/мин при добавлении от 50 до 150 мкл среды инкубации червей. При добавлении 50–100 мкл гомогената цестод активность трипсина этой концентрации снижается до $0,23 \pm 0,03 - 0,19 \pm 0,05$ мкг/мин. Синтетический ингибитор PMSF снижает активность этого раствора трипсина до $0,22 \pm 0,07$ мкг/мин. Протеолитическая активность гомогената слизистой кишечника щуки при добавлении 50–150 мкл среды инкубации червей снижается с $0,21 \pm 0,003$ до $0,0014 \pm 0,0000 - 0,0002 \pm 0,0000$ мкг/г×мин, а при добавлении 50–100 мкл гомогената червей – до $0,018 \pm 0,001 - 0,0035 \pm 0,0016$ мкг/г×мин. При этом PMSF снижает активность гомогената слизистой до $0,00023 \pm 0,00006$ мкг/г×мин. Сравнение влияния *T. nodulosus* с влиянием ингибитора PMSF на активность ферментов показывает, что значительную долю в общей протеолитической активности слизистой кишечника составляют сериновые протеиназы.

При добавлении 50 мкл гомогената червей к растворам трипсина различной концентрации показано, что степень ингибирования трипсина зависит от его концентрации. Высокая степень ингибирования ($78,6 \pm 3,0 - 83,8 \pm 7,2\%$) определена для концентраций трипсина 0,005–0,01 мг/мл. Установленные эффекты достоверны, $P < 0,05$. При концентрации 0,0025 мг/мл активность трипсина снижалась недостоверно, что может быть связано с недостаточной чувствительностью использованного метода при такой низкой концентрации. При концентрации трипсина 1 мг/мл ингибирования активности фермента гомогенатом червей не обнаружено. Другими авторами также отмечается снижение ингибиторной активности цестод при увеличении концентрации фермента (Pappas, 1978). Очевидно, высокая активность фермента при этой концентрации «маскирует» ингибиторную активность червей.

Сравнение доли ингибирования трипсина и гомогената слизистой кишечника щуки свидетельствует, что как среда инкубации червя, так и его гомогенат сильнее ингибируют активность трипсина, чем гомогенат слизистой. Так, в зависимости от условий опыта ингибируется до 70–97% активности трипсина, в то время как гомогенат слизистой – 17–33%. Это связано с тем, что активность протеиназ в кишечнике обеспечивается не только трипсином, но и химотрипсином, а также различными пептидазами. Полученные данные согласуются со сведениями о неполном ингибировании червями протеолитической активности хозяина и большой вариабельности полученных данных (Pappas, Uglem, 1990).

В то же время известно, что на разных стадиях жизненного цикла цестоды не только обладают собственными протеиназами, но и способны адсорбировать аналогичные ферменты

из среды обитания и использовать их для гидролиза нутриентов (Извекова, 2006). Секрция паразитом ингибиторов ферментов хозяина доказывает, что эти ингибиторы играют важную роль в жизнедеятельности паразита. Они продуцируются паразитами для предотвращения гидролиза протеиназами хозяина и выживания. Двойственность адаптации гельминтов к условиям существования проявляется во взаимоотношениях с ферментами хозяина на микроуровне: с одной стороны, паразит использует эти ферменты для гидролиза белковых компонентов пищи, с другой – на поверхности тегумента осуществляется ингибирование протеиназ.

Таким образом, в результате проведенных исследований установлено, что цестоды *T. nodulosus* обладают способностью ингибировать протеиназы хозяина и коммерческий препарат трипсина. Ингибиторной способностью обладает как среда инкубации червей, так и их гомогенат. Поскольку препаратами цестод активность трипсина ингибируется в большей степени, чем протеолитическая активность гомогената слизистой кишечника, можно предположить, что продуцируемый цестодой ингибитор специфичен для трипсина.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 15-04-02474.

Список литературы

Извекова Г.И. Пищевые адаптации у низших цестод – паразитов рыб // Успехи совр. биол. – 2006. – Т. 126, № 6. – С. 630–642.

Alarcón F.J., Martínez T.F., Barranco P., Cabello T., Díaz M., Moyano F.J. Digestive proteases during development of larvae of red palm weevil, *Rhynchophorus ferrugineus* (Olivier, 1790) (Coleoptera: Curculionidae) // Insect Biochem. Mol. Biol. – 2002. – Vol. 32, iss. 3. – P. 265–274.

Hawley J.H., Peanasky A.J. Ascaris suum: Are trypsin inhibitors involved in species specificity of ascarid nematodes? // Exp. Parasitol. – 1992. – Vol. 75, iss. 1. – P. 112–118.

Knox D.P. Proteinase inhibitors and helminth parasite infection // Parasite Immunol. – 2007. – Vol. 29, iss. 2. – P. 57–71.

Pappas P.W. Tryptic and protease activities in the normal and *Hymenolepis diminuta*-infected rat small intestine // J. Parasitol. – 1978. – Vol. 64, no. 3. – P. 562–564.

Pappas P.W., Uglem G.L. *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) liberates an inhibitor of proteolytic enzymes during in vitro incubation // Parasitology. – 1990. – Vol. 101, iss. 3. – P. 455–464.

INACTIVATION OF PROTEOLITIC ENZYMES BY *TRIAENOPHORUS NODULOSUS* (CESTODA)

T.V. Frolova, G.I. Izvekova

Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, Russia; bianka28061981@gmail.com

It is established that cestodes *T. nodulosus* are able to inhibit the host's proteinases and the commercial preparation of trypsin. Both the worms' incubation medium and their homogenate display inhibitory ability. Preparations of cestodes inhibit the trypsin activity in a greater extent compared to proteolytic activity of homogenized intestinal mucosa. Obviously, the inhibitor produced by cestodes is trypsin-specific.

МИРОВАЯ ФАУНА МИКСОСПОРИДИЙ РОДА *KUDOIA* (MYXOSPOREA: KUDOIOIDAE)

В.М. Юрахно

Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; viola_taurica@mail.ru

К роду *Kudoa* Meglitsch, 1947 в настоящее время относят все виды многостворчатых миксоспоридий, у которых споры имеют 4 и более створок и полярных капсул. Всего известно 133 представителя данного рода, из которых 99 идентифицированы до вида и 34 указаны как *Kudoa* sp. Подавляющее большинство из них встречены в нескольких сотнях рыб-хозяев. Единственный не идентифицированный до вида представитель данного рода был найден в мышцах щупальца гигантского осьминога *Paroctopus dofleini*.

Нами исследовано 12 видов миксоспоридий рода *Kudoa* (*K. alliardia*, *K. clupeiidae*, *K. histolytica*, *K. mirabilis*, *K. nova*, *K. paniformis*, *K. rosenbuschi*, *K. stellula*, *K. thyrsites*, *K. trifolia*, *K. unicastula*, *K. inornata*) и 2 *Kudoa* spp. из бассейнов Атлантического (в том числе Средиземного и Чёрного морей), Индийского и Тихого океанов. Два из них (*K. stellula* и *K. unicastula*) оказались новыми для науки.

Миксоспоридии рода *Kudoa* – тканевые паразиты, в связи с чем большой интерес представляют пути попадания их спор во внешнюю среду и в новых хозяев (Юрахно, 2003): 1. Заражённая рыба погибает естественным путём, разлагается с высвобождением спор во внешнюю среду. 2. Заражённая рыба поедается хищниками (рыбами, кальмарами, птицами). При этом часть спор сразу попадает в воду из разорванных тканей хозяина, часть может выходить во внешнюю среду с фекалиями хищников через некоторое время, часть служит непосредственным источником заражения хищника-рыбы в случае подходящей среды его организма. 3. Споры высвобождаются естественным путём из язв живой рыбы (*K. clupeiidae*, *K. mirabilis*). 4. Заражение происходит путём поедания инвазированной икры рыб и высвободившихся из неё во внешнюю среду спор (*K. ovivora*, *K. azevedoi*, *K. saudiensis*). 5. Заражение может происходить и при поедании различных беспозвоночных животных (в первую очередь, полихет и олигохет), чьё необходимое участие в жизненном цикле миксоспоридий в качестве промежуточных хозяев уже доказано для около 40 видов, подавляющее большинство которых являются пресноводными формами.

Несмотря на то, что *Kudoioidea* являются широко распространённой и неплохо изученной группой преимущественно морских миксоспоридий, жизненный цикл их до сих пор неизвестен. Последние исследования (Atkinson et al., 2015) показали, что Мухозоа, похожие по секвенциям 18S рДНК на представителей семейства *Kudoioidea*, были найдены лишь в одном виде полихет из более чем 20 семейств при низкой экстенсивности инвазии (1%) у берегов Чарлстона, США в Атлантическом океане. Это только пятая находка заражённости Мухозоа морских полихет. Филогенетический анализ показал корреляцию между полихетами как хозяевами морских миксоспоридий и олигохетами как хозяевами пресноводных видов.

Из 99 идентифицированных видов рода *Kudoa* моноксенными являются 67 видов (68%), олигоксенными (встречающимися в 2–5 хозяевах) – 20 видов (20%), а поликсенными (паразитирующими в более чем 5-ти хозяевах) – 12 видов (12%). Из 34 *Kudoa* spp. моноксенны 29 (85%), олигоксенны 4 (12%) и поликсенны 1 (3%).

Несколько видов миксоспоридий (*K. nova*, *K. thyrsites*, *K. iwatai* и др.), обладающие широким кругом хозяев, имеют широкое распространение в Мировом океане. Остальные встречаются более локально. Из идентифицированных до вида *Kudoa* в бассейне Индийского океана к настоящему времени известен 21 вид, Атлантического – 31, Тихого – 51, Южного – 2 вида. Из *Kudoa* spp. в бассейне Индийского океана встречается 6, в Тихом океане – 8, в бассейне Атлантического океана – 18. В пресных водах в пресноводных видах хозяев лишь *K. eleotrisi* был найден в водоеме Джассин в Бенине, Африка, а *K. orbicularis* и *K. sp.* обнаружены в реках Бразилии – Амазонке и Токантинс соответственно.

Традиционно *Kudoa* ассоциируются с их локализацией в мышцах рыб, однако в последние годы стало ясно, что это не совсем так. Действительно, 53 из 95 (56%) идентифицированных видов *Kudoa* паразитируют исключительно в мышечной ткани хозяев. 37 видов (39%) *Kudoa* никогда не встречаются в мышцах рыб, локализуясь на жабрах, в пищеводе, кишечнике, пилорических придатках, печени, почках, мезентерии, яичниках, мочевом и желчном пузырях, сердце, мозгу или на поверхности тела. 5 видов (5%) встречаются как в мышцах, так и в различных внутренних органах хозяев. Из 34 неидентифицированных до вида миксоспоридий рода *Kudoa* 21 (62%) локализуется в мускулатуре рыб, 1 встречается как в мышцах, так и в других тканях и органах хозяина (3%), остальные 12 (35%) паразитируют в мозгу, жёлчном пузыре, почках, пищеводе, мезентерии и брюшине, крови сердца и на жабрах.

Известно, что представители рода *Kudoa* могут вызывать заболевания рыб, называемые кудоозисами, нередко приводящими к гибели хозяев или к порче товарного вида рыбной продукции из-за гистолиза мышечной ткани или «червивости» поражённого цистами мяса. Наибольший ущерб рыбной промышленности приносят три вида – *K. paniformis*, *K. histolytica* и *K. thyrssites*. Последний вид встречается не только в природных популяциях хозяев, но и в выращиваемых на фермах рыбах, нанося ощутимый урон мариккультуре.

С.С. Шульман, З.С. Донец и А.А. Ковалёва (1997) выделили три основных направления борьбы с миксоспориозами: 1. Уменьшение числа инфекционных стадий в окружающей среде путем отлова и уничтожения сильно заражённых рыб. 2. Борьба с вегетативными формами миксоспоридий, паразитирующими в рыбе, с помощью лекарственных препаратов. 3. Контроль за развитием вегетативных стадий в рыбе-хозяине, тщательное ведение рыбного хозяйства путем улучшения содержания и усиления питания наиболее подверженной заболеваниям молоди, благодаря чему создаются условия для увеличения темпов роста, повышения резистентности организма.

Глобальные мероприятия, направленные на уменьшение урона, наносимого многостворчатыми миксоспоридиями, предлагались ранее как отечественными (Ковалёва, Шульман, 1978), так и зарубежными (Langdon et al., 1992 и др.) специалистами. С учётом всех вышеперечисленных работ можно сделать обобщающие рекомендации.

Для рыбодобывающей промышленности требуется: а) установление точной видовой идентификации паразитов, характера и степени заболевания; б) определение мест распространения эпизоотий с целью выявления наиболее выгодных для лова районов; в) установление времени года с минимальным и максимальным заражением для выработки рациональных сроков ведения промысла; г) проведение массовых отловов заражённой рыбы с целью биологической мелиорации и оздоровления популяции; д) запрет на выбрасывание заражённой рыбы обратно в море.

При искусственном выращивании рыбы в условиях марихозяйств необходимо: а) зарыбление садков незаражёнными или слабозаражёнными рыбами; б) раздельное содержание молоди и производителей; в) помещение рыб в проточные водоёмы, свободные от заражения, куда поступает чистая отфильтрованная вода; г) изоляция рыб от контакта с возможными промежуточными хозяевами паразитов (олиго- и полихетами); д) своевременное обнаружение паразитов, отлов и уничтожение (утилизация) рыб с признаками заболевания; е) разработка до сих пор отсутствующего лечения заражённых рыб опробованными химическими препаратами; ж) улучшение условий содержания рыб с целью усиления их резистентности к паразитам.

Как для добытых в условиях промысла, так и для выращенных в садках рыб следует ускорить сроки утилизации, а также улучшить условия замораживания, хранения и дальнейшей обработки рыбной продукции.

Список литературы

Ковалева А.А., Шульман С.С. Многостворчатые миксоспоридии рыб // Труды Зоологического института АН СССР. – Ленинград, 1978. – Т. 78. – С. 16–29.

Шульман С.С., Донец З.С., Ковалева А.А. Класс миксоспоридий мировой фауны. – Спб.: Наука, 1997. – Т. 1. – 578 с.

Юрахно В.М. Микроспоридии рода *Kudoa* (Protozoa: Myxosporidia) рыб Мирового океана // Болезни гидробионтов в аквакультуре : анал. и реф. информ. – Москва, 2003. – Вып. 1. – С. 16–32.

Atkinson S.D., de Buron I., Hallett S.L., Diaz Morales D., Bartholomew J. L. Hunting for the alternate host of *Kudoa inornata* (Myxozoa) and documenting marine Myxozoan diversity in South Carolina, USA // 9th Int. Symp. on Fish Parasites (31 Aug.–4 Sept. 2015, Valencia, Spain) : Abstract. – [Valencia], 2015. – P. 70.

Langdon J.S., Thorne T., Fletcher W.J. Reservoir hosts and new clupeoid host records for the myoliquefactive myxosporean parasite *Kudoa thyrssites* (Gilchrist) // J. Fish. Diseases. – 1992. – Vol. 15, iss. 6. – P. 459–471.

WORLD FAUNA OF MYXOSPOREANS OF THE GENUS *KUDO*A (MYXOSPOREA: KUDOIDAE)

V.M. Yurakhno

A.O. Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia,
viola_taurica@mail.ru

Literary and original data were revised and stated that 97 of 127 *Kudoa* myxosporidians had been identified to species level but 30 still listed as *Kudoa* sp. 12 species of the genus (*K. alliaria*, *K. clupeidae*, *K. histolytica*, *K. mirabilis*, *K. nova*, *K. paniformis*, *K. rosenbuschi*, *K. stellula*, *K. thyrssites*, *K. trifolia*, *K. unicastula*, *K. inornata*) and two *Kudoa* spp. from the Atlantic basin (including the Mediterranean and Black Seas), Indian and Pacific Oceans were studied on original material and two of them revealed to be new species, *K. stellula* and *K. unicastula*. The confinement of *Kudoa* to the hosts, their distribution in the seas, oceans and fresh waters, the localization in the host body were discussed. The main pathogen species of *Kudoa* and methods to prevent kudoosises were described.

УДК 576.895.132:574:598.2(282.247.212)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕМАТОДОФАУНЫ УТИНЫХ (ANATIDAE) ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

Д.И. Лебедева, Г.А. Яковлева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра Российской академии наук, г. Петрозаводск, Россия; daryal78@mail.ru

Благодаря географическому положению, ландшафтными особенностями, значительной протяженности с юга на север и многообразию различных типов местообитаний Карелия характеризуется богатым видовым разнообразием птиц. Всего здесь гнездится 217 видов птиц, принадлежащих к 17 отрядам (Зимин, Ивантер, 2002). Одним из основных мест концентрации птиц служит Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы, расположенный на Беломоро-Балтийском пролетном пути птиц. Этому пути придерживается более 70 видов водоплавающих и околоводных птиц, населяющих таежные леса, лесотундры и тундры Восточной Европы, и зимующих в юго-западных и западных частях этого континента и в Африке. Среди водно-болотных птиц Карелии наиболее массовыми являются представители отряда Anseriformes (Гусеобразные), который включает 34 вида. Из них 24 гнездятся, остальные встречаются на пролете или залетают случайно (Зимин, Ивантер, 2002).

Большинство видов отряда представляют интерес как объект любительской охоты, ежегодно в Карелии охотники отстреливают значительное число гусеобразных птиц.

Во время миграций гусеобразные способствуют переносу гельминтов из одного места в другое, что может приводить к передаче гельминтов от одного вида хозяина к другому. Все это может способствовать быстрому расселению паразитов по миграционным путям птиц, и их инвазии в аборигенные экосистемы.

В связи с этим нами была изучена нематодофауна некоторых видов птиц отряда гусеобразные (сем. Anatidae) в весенний и осенний периоды 2010–2015 гг.

Исследовано 10 видов утиных птиц: белолобый гусь, гуменник, белошекая казарка, кряква, обыкновенный гоголь, чирок-свистунок, свиязь, широконосок, чирок-трескунок, шилохвость. Обработка паразитологического материала проводилась по общепринятой методике (Дубинина, 1971). Образ жизни и биотопы почти всех утиных весьма различны, что отражается на фауне нематод каждого вида хозяина.

Например, почти все виды нематод, отмеченные у гусей (*Amidostomum anseris*, *Epomidiostomum uncinatum*, *Capillaria anatis*, *Trichostrongylus tenuis*, *Heterakis dispar*) – геогельминты с прямым циклом развития: личинками паразитов птицы заражаются, поедая траву. Хотя в развитии таких видов, как *C. anatis*, *H. dispar*, *T. tenuis*, могут принимать участие паратенические хозяева: дождевые черви разных видов и, возможно, другие беспозвоночные (Сонин, 1996). Но это опять же характеризует гусей, как птиц, питающихся на суше.

У кряквы и гоголя выявлено девять видов нематод восьми родов: *Echinuria*, *Streptocara*, *Eucoleus*, *Tetrameres*, *Amidostomum*, *Capillaria*, *Epomidiostomum*, *Pseudocapillaria*. Из них виды *S. crassicauda*, *Echinuria uncinata*, *Streptocara crassicauda*, *Tetrameres fissispina* развиваются через водных беспозвоночных или даже рыб (Сонин, Баруш, 1996; Moravec, 1994). Это характеризует данные виды птиц как обитателей водной среды. Остальные виды нематод – геогельминты с прямым циклом развития. Их личинками птицы заражаются, поедая траву или почвенных дождевых червей разных видов и, возможно, других беспозвоночных (Moravec et al., 1987). Видовой состав нематод кряквы и гоголя характеризует их как виды с более широким спектром питания.

Выявленные в нашем исследовании нематоды – типичные и широко распространенные гельминты утиных птиц. Степень зараженности и встречаемость различных видов нематод среди уток зависит от особенностей биологии и экологии хозяев. Обнаруженные нематоды также имеют эпизоотологическое значение и могут быть причиной очаговых и сезонных заболеваний домашних и диких утиных птиц (Смагоржевская, 1990).

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось по гранту Президента РФ МК-5350.2015.4 и из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0004.

Список литературы

- Зимин В. Б., Ивантер Э. В. Птицы / 3-е изд., испр. и доп. – Петрозаводск : Изд-во ПетрГУ, 2002. – 288 с.
- Дубинина М. Н. Паразитологическое исследование птиц / под ред. А.С. Мончадского. – Ленинград : Наука, 1971. – 140 с.
- Смагоржевская Л.А. Акуароидеи (Acuaroidea). Нематоды. – Киев : Наук. думка, 1990. – 188 с. – (Фауна Украины ; Т. 32, вып. 3.).
- Сонин М. Д., Баруш В. Нематоды диких куриных птиц Палеарктики. – Москва : ИНПА РАН, 1996. – 177 с.
- Moravec F. Parasitic Nematodes of Freshwater Fishes of Europe. – Praha : Academia, 1994. – 473 p.
- Moravec F., Prokopic J., Shlikas A.V. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936 // Folia Parasitol. – 1987. – Vol. 34. – P. 39–56.

ECOLOGICAL FEATURES OF THE NEMATODES FAUNA OF ANATIDAE FROM SOUTH KARELIA

D.I. Lebedeva, G.A. Yakovleva

Institute of Biology of Karelian Research Centre of RAS,
Petrozavodsk, Russia, daryal78@mail.ru

The parameters of the nematode infection in 10 species of Anatidae in South Karelia were investigated. The identified nematodes are typical and widespread worms Anatidae. Almost all types of nematodes geese – geohelminthes with direct life cycle: the birds are infected with larvae of parasites by eating plants. The development of species such as *C. anatis*, *H. dispar*, *T. tenuis* can participate paratenic host: earthworms of different types and possibly other invertebrates. *Anas platyrhynchos* hosted eight nematode species and *B. clangula* was host to four nematode species. The infection and the occurrence of various species of nematodes were depended on the characteristics of biology and ecology of the hosts. Also the detected nematodes have epizootic importance. They can cause helminthiasis of domestic and wild birds duck.

UDC 576.895.122:597.2/.5:591.4(262.5)

NEW HOST AND LOCALITY RECORDS FOR *GYRODACTYLUS SPHINX* (PLATYHELMINTES: MONOGENEA)

E. Dmitrieva¹, M.C. Piras², G. Garippa², P. Merella²

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia;
genijadmitrieva@gmail.com

²Dipartimento di Medicina Veterinaria, Università di Sassari, Sassari, Italy

A representative of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832, found on the gills, skin and fins of the sphinx blenny *Aidablennius sphinx* (Valenciennes) in the Black Sea off Crimea, was firstly described as *Gyrodactylus* sp. 2 sensu (Dmitrieva & Gerasev, 1996). Later, its validity was confirmed, and the new species was named *Gyrodactylus sphinx* Dmitrieva et Gerasev, 2000. This species occurs only on the sphinx blenny in the Black Sea, and experimental attempts of infection of other fishes of the same biotopes were not successful (Dmitrieva, 2002). Moreover, it is the only species of *Gyrodactylus* known from 400 species of Blenniidae.

On June 2015, four species of coastal fish, namely: *Salaria pavo* (Risso), *Parablennius sanguinolentus* (Pallas), *Pomatoschistus marmoratus* (Risso) and *Gobius cobitis* Pallas, caught off NW Sardinia (western Mediterranean Sea), were examined for monogeneans. The representatives of *Gyrodactylus* were found only on the gill, skin and fins of the peacock blenny *S. pavo* (Fig. 1A) and their morphology corresponded to that of *G. sphinx* (Fig. 1B). All examined peacock blennies (TL 7,5–9,5 cm) were infected, with intensity of infection ranging 1–30. Note that type host – *Aidablennius sphinx* was not examined during the present study.

It is known that measurements of gyrodactylids significantly depend on the water temperature. For this reason, the morphometric comparison of the newly collected *G. sphinx* from the Mediterranean Sea (30 spm.) with specimens from the type host and habitat were made with those of specimens from the Black Sea (Crimea, 35 spm.; Caucasus, 10 spm.), collected at the end of June and beginning of July, when the water temperature was 21–22 °C, (Table 1). No differences in the size of any haptoral and copulatory structures, that are important for the species identification of gyrodactylids, were observed.



Figure 1 Haptoral structures of *Gyrodactylus sphinx* ex *Salaria pavo* from the Mediterranean Sea, off Sardinia, and ex *Aidablennius sphynx* from the Black Sea, off Crimea.

Table 1 Comparison of the measurements (μm) of the haptoral hard-parts and copulatory organ of *Gyrodactylus sphinx* from different hosts and seas

Host	<i>Salaria pavo</i>		<i>Aidablennius sphynx</i>	
Region	Mediterranean Sea, off Sardinia	Black Sea, off Crimea	Black Sea, off Caucasus	
Hamulus total length	28–33	28–33	29–32	
point length	14–16	15–17	15–16	
shaft length	22–26	22–26	22–24	
aperture distance	9–14	10–16	10–15	
proximal shaft width	4–6	5–6	4–5	
root length	7–10	7–10	8–11	
Ventral bar total height	16–18	16–19	17–19	
total width	12–15	14–17	14–16	
basal part height	4–6	4–6	4–5	
basal part width	10–14	13–16	12–15	
membrane height	9–10	9–11	9–10	
lateral process length	2–3	2–3	2	
Dorsal bar width	8–12	9–13	10–13	
middle height	1–2	1–2	2	
maximum height	2–3	3	3	
Marginal hook total length	17–19	18–20	17–18	
shaft length	14–16	14–16	14–15	
sickle length	3–4	4	3–4	
sickle distal part width	3	2.5–3	3	
sickle distal part length	2–3	2–2,5	2	
sickle aperture distance	1,5–2	1,5–2	1,5	
sickle proximal part width	3	3	3	
sickle toe width	1,5	1,5–2	1,5–1,7	
Copulatory organ width	8–16	9–17	10–14	
spine number	1+6	1+6	1+6	
largest spine length	4–5	3–5	4–5	

Despite that the Mediterranean Sea is one of the most investigated regions of the World Ocean in relation to monogeneans, and *Gyrodactylus* is one of the most species-rich genera within the Monogenea (c. 500 species), the first finding of gyrodactylids in this sea only occurred at the beginning of the 21st century, with six species found on sand gobies in the western Mediterranean and Adriatic seas, and all of them were previously observed in the northeastern Atlantic Ocean (Huyse et al., 2006). Later, Paladini et al. (2009, 2011) described two new *Gyrodactylus* spp. from farmed juveniles of *Sparus aurata* L. in the Tyrrhenian and Adriatic seas, and Paladini et al. (2010) another one from aquarium held *Syngnathus typhle* L. caught off Marseille (France). Recently, this latter species was also found on *Gobius cobitis* off Sardinia (Dmitrieva et al., 2015). Thus, nine species of *Gyrodactylus* are formally known from the Mediterranean Sea, namely: *G. arcuatus* Bychowsky, 1933; *G. branchialis* Huyse, Malmberg et Volckaert, 2004; *G. corleonis* Paladini, Cable, Fioravanti, Faria et Shinn, 2010; *G. gondae* Huyse, Malmberg et Volckaert, 2004; *G. longipes* Paladini, Hansen, Fioravanti et Shinn, 2011; *G. orecchiae* Paladini, Cable, Fioravanti, Faria, Di Cave et Shinn, 2009; *G. ostendicus* Huyse et Malmberg, 2004; *G. ruginensis* Gläser, 1974; *G. ruginoides* Huyse et Volckaert, 2002.

Thirteen species of *Gyrodactylus* are known from the Black Sea, namely: *G. alviga* Dmitrieva et Gerasev, 2000; *G. anguillae* Ergens, 1960; *G. arcuatus* Bychowsky, 1933; *G. atherinae* Bychowsky, 1934; *G. bubyri* Osmanov, 1965; *G. crenilabri* Zaïka, 1966; *G. flesi* Malmberg, 1957; *G. harengi* Malmberg, 1957; *G. mugili* Zhukov, 1970; *G. mulli* Gerasev et Dmitrieva, 2005; *G. proterorhini* Ergens, 1967; *G. rarus* Wagener, 1910; *G. sphinx* Dmitrieva et Gerasev, 2000. Two of them (*G. anguillae*, *G. bubyri*) were registered in the rivers flowing into the Mediterranean Sea, and only one (*G. arcuatus*) was previously found in the coastal ecosystems of the Mediterranean Sea itself.

Thus, the present finding of *Gyrodactylus sphinx* off the coast of Sardinia is the tenth species of *Gyrodactylus* recorded in the Mediterranean Sea, it is also the second gyrodactylid species, which is found in both seas, and *Salaria pavo* is the second host for this species.

Investigation of first author was supported by Russian Foundation for Basic Research, Grant No 15-29-02684ofi-m and grant of the Visiting Professor Programme at the University of Sassari.

References

- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I. To the fauna of *Gyrodactylus* (Gyrodactylidae, Monogenea) on the Black Sea fishes // Zoologicheskii Zhurnal. – 1997. – Vol. 76, no. 9. – P. 979–984. (in Russ.).
- Dmitrieva E.V., Gerasev P.I., Garippa G., Piras M.C., Merella P. The first record of *Gyrodactylus corleonis* Paladini, Cable, Fioravanti, Faria & Shinn, 2010 (Monogenea: Gyrodactylidae) from the wild // Systematic Parasitology. – 2015. – Vol. 92, iss. 1. – P. 65–72.
- Dmitrieva E.V. Transmission triggers and pathways in *Gyrodactylus sphinx* (Monogenea, Gyrodactylidae) // Vestnik zoologii. – 2003. – Vol. 37, no. 2. – P. 67–72.
- Huyse T., Pampoulie, C., Audenaert, V., Volckaert, F.A.M. First report of *Gyrodactylus* spp. (Platyhelminthes: Monogenea) in the western Mediterranean Sea: molecular and morphological descriptions // Journal of Parasitology. – 2006. – Vol. 92, no. 4. – P. 682–690.
- Paladini G., Cable J., Fioravanti M.L., Faria P.J., Di Cave D., Shinn A.P. *Gyrodactylus orecchiae* sp. n. (Monogenea: Gyrodactylidae) from farmed population of gilthead seabream (*Sparus aurata*) in the Adriatic Sea // Folia Parasitologica. – 2009. – Vol. 56, iss. 1. – P. 21–28.
- Paladini G., Cable J., Fioravanti M.L., Faria P.J., Shinn A.P. The description of *Gyrodactylus corleonis* sp. n. and *G. neretum* sp. n. (Platyhelminthes: Monogenea) with comments on other gyrodactylids parasitizing pipefish (Pisces: Syngnathidae) // Folia Parasitologica. – 2010. – Vol. 57, iss. 1. – P. 17–30.
- Paladini G., Hansen H., Fioravanti M.L., Shinn A.P. *Gyrodactylus longipes* n. sp. (Monogenea: Gyrodactylidae) from farmed population of gilthead seabream (*Sparus aurata* L.) from the Mediterranean // Parasitology International. – 2011. – Vol. 60, no. 4. – P. 410–418.

**NEW HOST AND LOCALITY RECORDS FOR *GYRODACTYLUS SPHINX*
(PLATYHELMINTES: MONOGENEA)**

E. Dmitrieva¹, M.C. Piras², G. Garippa², P. Merella²

¹Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, RAS, Sevastopol, Russia;
genijadmitrieva@gmail.com

²Dipartimento di Medicina Veterinaria, Università di Sassari, Sassari, Italy

Gyrodactylus sphinx Dmitrieva et Gerasev, 2000 was found on *Salaria pavo* (Risso) (Blenniidae) in the Mediterranean Sea off NW Sardinia. This species was previously reported on *Aidablennius sphynx* (Valenciennes) (Blenniidae) in the Black Sea off Crimea. Thus *S. pavo* and the Mediterranean Sea are new host and locality records for *G. sphinx*. The morphometric comparison between specimens of *G. sphinx* collected in the Mediterranean Sea and those that were sampled in the Black Sea revealed no difference. Nine gyrodactylid species have been found in the Mediterranean Sea up to the present study, and only one of them is also recorded in the Black Sea. Thus, the present finding of *G. sphinx* off the coast of Sardinia is the tenth species of *Gyrodactylus*, recorded in the Mediterranean Sea, and the second gyrodactylid species which is found in both seas.

**НОВЫЙ ХОЗЯИН И РАЙОН ДЛЯ *GYRODACTYLUS SPHINX*
(PLATYHELMINTES: MONOGENEA)**

Е.В. Дмитриева¹, М.К. Пирас², Д. Гариппа², П. Мерелла²

¹Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия, genijadmitrieva@gmail.com

²Факультет ветеринарной медицины, университет г. Сассари, г. Сассари, Италия

Gyrodactylus sphinx Dmitrieva et Gerasev, 2000 найден на собачке *Salaria pavo* (Risso) (Blenniidae) в Средиземном море у северо-западного побережья Сардинии. Этот вид был ранее описан от собачки *Aidablennius sphynx* (Valenciennes) (Blenniidae), выловленной в Черном море у побережья Крыма. Таким образом, *S. pavo* и Средиземное море – это новый хозяин и новый район регистрации для *G. sphinx*. Морфометрическое сравнение особей *G. sphinx*, собранных в Средиземном и Черном морях, не выявило различий. Девять видов гиродактилюсов были известны в Средиземном море до настоящего исследования и только один из них был найден также и в Черном море. Находка *G. sphinx* у побережья Сардинии – это десятый представитель рода *Gyrodactylus* в Средиземном море и второй вид, зарегистрированный в обоих морях.

**NEW DATA ON DIGENEAN PARASITES
OF FISHES IN SINOP REGION OF THE BLACK SEA**

Y.M. Kornyychuk¹, A. Özer², S. Güneydağ^{2,3}, H. Özkan²

¹Institute of Marine Biological Researches RAN, Sevastopol, Russia; miju2811@mail.ru

²Sinop University, Faculty of Fisheries and Aquatic Sciences, Sinop, Turkey

³Kocaeli University, Graduate School Natural and Applied Science, Kocaeli, Turkey

Being parasites with complex life cycles, trematodes play an important role in functioning of marine ecosystems. The diversity, specificity and distribution of trematodes in the Black Sea have been studied since the end of XXI century and a lot of data have been collected; nevertheless, most of them are restricted to the most intensively investigated region, Crimean shelf zone (Gaevskaia, Kornyychuk, 2003). Data on Digenea diversity near Turkish coasts of the Black Sea are rather pure (Özer et al., 2013; Tepe et al., 2014; Öztürk, Özer, 2014). In the present study Digenean fauna of five fish species off Turkish Black Sea coasts near Sinop was investigated for the first time.

Fishes were sampled in nearshore zone near Sinop coast during spring and summer period of 2014, their organs were examined for trematodes using conventional methods; infection prevalence and mean intensity were calculated for each parasite species according to Bush et al. (1997) (Table 1).

Table 1. Digenean fauna of some fishes in Sinop region (South part of the Black Sea)

Trematodes	Fish hosts	Micro-habitats	Mean Intensity ± SE	Prevalence (%)
<i>Arnola microcirrus</i> (Vlasenko, 1931)*	<i>Diplodus annularis</i> (n=5)	intestine	6,33 ± 1,85	60,0
<i>Monorchis parvus</i> Looss, 1902*			8,50 ± 2,21	80,0
<i>Bucephalus marinum</i> Vlasenko, 1931 mtc.*	<i>Parablennius tentacularis</i> (n=6)	gill	22,4 ± 8,1	83,3
<i>Phyllodistomum acceptum</i> Looss, 1901*		urinary bladder	19,0 ± 6,0	33,3
<i>Stephanostomum cesticillum</i> (Molin, 1858)	<i>Trachurus mediterraneus</i> (n=21)	intestine	4,0 ± 2,7	19,0
<i>Stephanostomum bicoronatum</i> (Stossich, 1883) Fuhrmann, 1928 mtc.*	<i>Neogobius melanostomus</i> (n=69)	gills	4,0 ± 0,7	8,7
<i>Helicometra fasciata</i> (Rudolphi, 1819)*	<i>Symphodus cinereus</i> (n=4)	intestine	4,0 ± 0,0	25,0

*New record for Sinop region of the Black Sea

All the seven digenean species found are registered from typical fish hosts.

Arnola microcirrus is a trematode species strictly specific to the annular sea bream and have been known from this host off Crimean region (Sevastopol, Karadag); *Monorchis parvus* area in the Black Sea covers marine biocenoses along Crimean (Sevastopol, Karadag, Kerch) and Caucasian (off Novorossiysk and Batumi) coasts there the sea bream is a common and abundant fish; Labridae fishes are typical hosts for *Phyllodistomum acceptum* – a parasite of their excretory system, the trematode have been known from these near-shore fishes off Sevastopol; *Helicometra fasciata* is one of the most common trematodes in the Black Sea and demonstrates a very wide specificity to final hosts: maritae

are known here from 32 fish species, in *Cystoseira* biocenoses along all the Crimean coasts. *Bucephalus marinum* metacercariae have been registered from Blenniidae, Gobiidae and Labride fishes along Crimean Black Sea coasts (Sevastopol, Karadag, Odessa bay); *Stephanostomum bicoronatum* mtc. have been registered also mostly from the near-shore fishes (Gobiidae, Blenniidae) off Crimean and Caucasus coasts.

Stephanostomum cesticillum mtc. being a parasite only of the Black Sea pelagic fishes, anchovy and scads, have been commonly reported from them in different regions of the Black Sea (Bulgarian, Crimean, Caucasus, Anatolian coasts, Bosphorus region).

So, south part of the Black Sea (near Sinop) is a new area in the Black Sea for six of seven registered trematodes.

References

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // *Journal of Parasitology*. – 1997. – Vol. 83, no. 4. – P. 575–583.

Gaevskaya A.V., Korniyuchuk Y.M. Parasitic organisms as a component of ecosystems of the Black Sea near-shore zone of Crimea // *Modern condition of biological diversity in near-shore zone of Crimea (the Black sea sector)* / Eds.: V.N. Eremeev, A.V. Gaevskaya ; NAS Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. – Sevastopol, 2003. – P. 425–490.

Öztürk T., Özer A. Digenean parasites of Atlantic horse mackerel (*Trachurus trachurus*) in the Turkish Black Sea coast // *Ege Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*. – 2016. – Vol. 33, iss. 1. – P. 35–40.

Özer A., Öztürk T., Korniyuchuk Y. First report of *Mazocraes alosae* (Herman, 1782), *Pronoprymna ventricosa* (Rudolphi, 1891) and *Lecithaster confusus* Odhner, 1905 in pontic shad *Alosa immaculata* Bennet, 1835 near Turkish coasts of Black Sea // *Lucrări Științifice-Seria Zootehnie*. – 2013. – V ol. 59. – P. 311–314.

Tepe Y., Oguz M.C., Heckmann R.A. Digenean and cestode parasites of teleost fish from the Eastern Black Sea Region // *Turkish Journal of Zoology*. – 2014. – Vol. 38, no. 2. – P. 209–215.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О ДИГЕНЕТИЧЕСКИХ ПАРАЗИТАХ РЫБ В РЕГИОНЕ СИНОПА, ЧЕРНОЕ МОРЕ

Ю.М. Корнийчук¹, А. Озер², С. Гюнейдаг^{2,3}, Х. Озкан²

¹ Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия; miju2811@mail.ru

² Синопский университет, г. Синоп, Турция

³ Университет Коджаели, Высшая школа естественных и прикладных наук,
г. Коджаели, Турция

Впервые получены данные о фауне трематод у черноморского побережья Турции, в районе г. Синоп. *Arnola microcirrus*, *Monorchis parvus*, *Phyllodistomum acceptum*, *Helicometra fasciata*, *Bucephalus marinum* mtc. and *Stephanostomum bicoronatum* mtc. отмечаются в новом регионе Черного моря; для *Stephanostomum cesticillum* mtc. подтверждается встречаемость у ставриды от южных берегов Черного моря. Все 7 видов трематод регистрируются у типичных для них рыб-хозяев.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В СИСТЕМАТИКЕ, ФИЛОГЕНИИ И ЭКОЛОГИИ ПАРАЗИТОВ

УДК 576.895.121:591.18(265.54)

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ТРЕМАТОД *APHANURUS MUGILIS* (HEMIURIDAE: APHANURINAE) В НАДСЕМЕЙСТВЕ HEMIUROIDEA: ДАННЫЕ СЕКВЕНИРОВАНИЯ РИБОСОМНЫХ ГЕНОВ

Д.М. Атопкин¹, А.Ю. Белодед¹, Х.Д. Нго²

¹ Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток, pan2006_82@mail.ru

² Институт экологии и биоразнообразия Вьетнамской Академии наук и технологий,
г. Ханой, Вьетнам; hdngo@vast.vn

Методом автоматического ПЦР-секвенирования получены нуклеотидные последовательности генов 18S рРНК (1912 п.н.) и 28S рРНК (1257 п.н.) для трёх трематод *Aphanurus mugilis* Tang, 1981, собранных из кефалей *Moolgarda engeli* (Bleeker, 1858), пойманных в прибрежных водах о. Кат Ба, Вьетнам. Полученные молекулярные данные в комплексе с нуклеотидными последовательностями из Международного генного банка были использованы для реконструкции филогенетических связей надсемейства Hemiuroidea.

Анализ филогенетических связей показал, что для семейств Hemiuridae и Lecithasteridae характерна полифилия. Эти два семейства, включая несколько подсемейств, объединились в единую большую группу. Изучаемые виды *Aphanurus* sp. формировали отдельный компактный кластер, близкий к другому кластеру, сформированному видами *Dinurus longisinus* (Dinurinae) и *Lecithocladium excisum* (Elytrophallinae). Оба кластера объединились в большую группу вместе с видами *Lecithocladium caesionis* и *Plerurus digitatus*, представителями подсемейств Lecithochiziinae и Plerurinae соответственно. На древе максимального правдоподобия вид *Merluciotrema praeclarum* (Plerurinae) оказался сестринским таксоном по отношению к большому кластеру, включающему в себя исследуемый нами вид *Aphanurus* sp. Следующей наиболее близкой группой к этим видам оказался род *Lecithaster* (Lecithasteridae). Филогенетический анализ, выполненный с помощью алгоритма Байеса, показал неразрешенные связи трех ветвей: роды *Lecithaster* и *Merluciotrema* и кластер остальных видов семейства Hemiuridae. Остальные представители подсемейства Lecithasterinae, *Aponurus* sp. and *Lecithophyllum botryophorum*, сформировали отдельный кластер, близкий к группе [*Lecithaster* / *Merluciotrema* / Hemiuridae] как на древе максимального правдоподобия, так и на древе Байеса. Виды *Opisthadena* sp. (Hemiuridae), *Marchidatrema chilostoma* (Lecithasteridae) и кластер, включающий *Robinia aurata* and *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) последовательно отделялись от большой группы, включающей большинство представителей двух семейств. Однако, на древе максимального правдоподобия для видов *Opisthadena* sp. and *Marchidatrema chilostoma* были получены низкие бутстрэп-поддержки. Филогенетические связи других семейств Hemiuroidea были сходны таковыми, полученными ранее другими авторами (Pankov et al., 2006).

Таким образом, на основании анализа молекулярных данных установлены филогенетические связи представителя подсемейства Aphanurinae *Aphanurus mugilis*, который оказался генетически наиболее близок к представителям надсемейств Dinurinae и Elytrophallinae. В целом полученные данные указывают на несостоятельность систематики трематод семейств Hemiuridae и Lecithasteridae, предложенной в последней таксономической ревизии (Gibson, 2002). По нашему мнению, необходимо скорректировать количество и значимость признаков, используемых для идентификации видов обоих семейств с учетом особенностей их генетической дифференциации.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-34-00222_мол_а.

Список литературы

Pankov P., Webster B.L., Blasco-Costa I., Gibson D.I., Littlewood D.T.J., Balbuena J.A., Kostadinova A. *Robinia aurata* n. g., n. sp. (Digenea: Hemiuridae) from the mugilid *Liza aurata* with a molecular confirmation of its position within the Hemiuroidea // *Parasitology*. – 2006. – Vol. 133, iss. 2. – P. 217–227.

Gibson D.I. Family Derogenidae Nicoll, 1910 // *Keys to the trematoda* / D.I. Gibson, A. Jones, R.A. Bray (Eds.). – Wallingford : CAB International, 2002. – Vol. 1. – P. 351–368.

SYSTEMATIC POSITION OF *APHANURUS MUGILIS* (HEMIURIDAE: APHANURINAE) WITHIN THE SUPERFAMILY HEMIUROIDEA: RIBOSOMAL DNA GENE SEQUENCE DATA

D.M. Atopkin¹, A.Yu. Beloded¹, H.D. Ngo²

¹Institute of Biology and Soil Sciences, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russia; pan2006_82@mail.ru

²Institute of Ecology and Biodiversity, Vietnamese Academy of Sciences and Technology, Hanoi, Vietnam; hdngo@vast.vn

Present study covers the systematic position of the genus *Aphanurus* and molecular taxonomy of Hemiuridae and Lecithasteridae families. A total of 1912 and 1257 alignable characters were available for analysis of in the 18S rRNA gene and 28S rRNA gene datasets, respectively for *Aphanurus* specimens studied. Phylogenetic analysis of Hemiuroidea showed obviously polyphyly of the families Hemiuridae and Lecithasteridae. Representatives of these two families formed single large group, including members of different subfamilies. These results indicate on groundlessness of Hemiuridae and Lecithasteridae families. A major corrections of keys to trematodes of these two families are needed.

УДК 576.895.122:575

РАЗНООБРАЗИЕ ПЕНЕЛОПЕ-ПОДОБНЫХ МОБИЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ У АЗИАТСКОЙ ШИСТОСОМЫ *SCHISTOSOMA JAPONICUM* (TREMATODA: SCHISTOSOMATIDAE)

А.С. Гуляев^{1,2}, Г.Г. Хрисанфова¹, С.К. Семёнова¹

^{1,2} Институт биологии гена РАН, г. Москва, Россия, guliaev@genebiology.ru

² Институт проблем экологии и эволюции им А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия

Penelope-подобные мобильные генетические элементы (Penelope-like elements – PLE) класс ретротранспозонов, характеризующихся наличием GIY-YIG эндонуклеазного домена (EN), интронов и частично-тандемной организацией длинных концевых повторов. Кроме того показано, что ревертазный домен (RT) PLE эволюционно близок к теломеразным ревертазам, чья функция у большинства эукариот состоит в поддержании целостности концов хромосом (Arkhipova, 2006).

Согласно современным представлениям, появление новых семейств мобильных генетических элементов (МГЭ) сопутствует процессам видообразования, а сами МГЭ являются источником геномной нестабильности, пролиферации и горизонтального переноса генов (Jurka

et al., 2011; Arkhipova et al., 2013). Поэтому изучение разнообразия мобильных элементов может пролить свет как на эволюцию их хозяев, так и геномов, в которых они присутствуют (Wijayawardena et al., 2015). Также исследования подтвердили возможность использования PLE в качестве филогенетических маркеров, в том числе и на трематодах (Arkhipova, 2006; Semyenova et al., 2015). Ранее отдельные представители PLE ретроэлементов были описаны у *S. mansoni* (Cercyon, Perere-10) и *S. japonicum* (Sj1, Sj2, Sj3). Для этих двух видов была произведена оценка представленности PLE в геноме (1,6% и 0,5%, соответственно) (Venancio et al., 2010). Целью настоящего исследования было оценить представленность, полиморфизм и провести филогенетический анализ «канонических PLE» (т.е. содержащих оба консервативных домена – RT и EN) в геноме *S. japonicum*. Для анализа мы использовали полную геномную последовательность *S. japonicum* (номер в GenBank: GCA_000151775.1). Представленность и расположение PLE в геноме были определены программами RepeatModeler, RepeatMasker и RPS-Blast. Сбор и первичный анализ нуклеотидных последовательностей PLE осуществляли с помощью собственных программ, написанных на Python. Выравнивали последовательности при помощи Clustal Omega и Kalign, филогенетический анализ проводили методом NeighborJoining с помощью программного пакета MEGA 6.

Мы обнаружили около 600 последовательностей PLE, составляющих примерно 0,28% генома *S. japonicum* (полный размер 402.74 Мб), из которых 153 имеют оба функциональных домена, 79 – только RT и 358 – только EN. Средняя длина канонической PLE составляет 2249 п.н. (максимальная – 3388 п.н., минимальная – 1064 п.н.), у большинства из них оба домена находятся на одной рамке считывания (147 индивидуальных копий), но среди них нам не удалось найти копии, рамка считывания которой не содержала бы стоп-кодона. Филогенетический анализ последовательностей двух доменов канонических PLE показал существование в геноме *S. japonicum* двух основных групп PLE, состоящих в свою очередь из шести и четырех подгрупп каждая. Ранее описанные PLE шистосом демонстрируют гомологию с тремя подгруппами (из шести) первой группы, в то время как вторая группа предположительно представляет новое семейство PLE. Отдельно отметим, что нам удалось автоматизировать способ поиска и первичного анализа PLE, который может оказаться перспективным для оценки разнообразия этого класса МГЭ среди других шистосоматид и, возможно, всех трематод. Обсуждаются возможные причины высокого разнообразия PLE-последовательностей генома азиатской шистосомы *S. japonicum*.

Работа частично финансируется грантом РФФИ №14-14-00832.

Список литературы

- Arkhipova I.R. Distribution and phylogeny of Penelope-like elements in eukaryotes // Systematic Biology. – 2006. – Vol. 55, no. 6. – P. 875–885.
- Jurka J., Bao W., Kojima K.K. Families of transposable elements, population structure and the origin of species // Biology Direct. – 2011. – Vol. 6, no. 44. – P. 1–16.
- Arkhipova I.R., Yushenova I.A., Rodriguez F. Endonuclease-containing Penelope retrotransposons in the bdelloid rotifer *Adineta vaga* exhibit unusual structural features and play a role in expansion of host gene families // Mobile DNA. – 2013. – Vol. 4, no. 1. – P. 1–11.
- Wijayawardena B.K., DeWoody J.A., Minchella D.J. The genomic proliferation of transposable elements in colonizing populations: *Schistosoma mansoni* in the new world // Genetica. – 2015. – Vol. 143, no. 3. – P. 287–298.
- Semyenova S.K., Chrisafova G.G., Guliaev A.S., Yesakova A.P., Ryskov A.P. Structural and population polymorphism of RT-like sequences in avian schistosomes *Trichobilharzia szidati* (Platyhelminthes: Digenea: Schistosomatidae) // BioMed Research International. – 2015. – Vol. 2015, ID 315312. – P. 1–9.
- Venancio T.M., Wilson R.A., Verjovski-Almeida S., Demarco R. Bursts of transposition from non-long terminal repeat retrotransposon families of the RTE clade in *Schistosoma mansoni* // International Journal for Parasitology. – 2010. – Vol. 40, no. 6. – P. 743–749.

**DIVERSITY OF PENELOPE-LIKE MOBILE GENETIC ELEMENTS
IN ASIAN SCHISTOSOME *SCHISTOSOMA JAPONICUM*
(TREMATODA: *SCHISTOSOMATIDAE*)**

A.S. Guliaev^{1,2}, G.G. Chrisanfova¹, S.K. Semyenova¹

¹ Institute of Gene Biology RAS, Moscow, Russia, guliaev@genebiology.ru

² A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow, Russia

Penelope-like elements (PLE) are the ancient and underappreciated class of retrotransposons as well as valuable phylogenetic markers. We propose a novel way to detect PLE in a genome and to collect their sequences along with basic descriptive statistics of their abundance. Our analysis revealed that PLE constitute about 0,28% of the *S. japonicum* genome (compared to 0,5% reported earlier). Moreover we found 153 potentially full individual copies (with both typical PLE domains – reverse transcriptase RT and endonuclease EN), 79 with only RT domains (probably EN-deficient PLE families) and 358 with only EN domains. Subsequent phylogenetic analysis of translated RT-EN sequences with addition of previously described PLE from *S. japonicum* and *S. mansoni* revealed two major clades, one of which consists of three subclades and has no homologs of known PLE, while the other consists of six subclades, three of which include previously known schistosome PLE. Implications of the Penelope-like elements dynamics in the life history of schistosomes are discussed.

УДК 575:576.8

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ
В ИЗУЧЕНИИ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНЫХ ОТНОШЕНИЙ**

О.Н. Жигилева

Тюменский государственный университет, г. Тюмень, Россия; zhgileva@mail.ru

В результате развития ДНК-технологий появилось множество генетических маркеров, которые с успехом используются на разных группах организмов в разных отраслях современной биологии, не только генетики, но и селекции, биотехнологии, экологии, молекулярной и эволюционной биологии. Паразитология не является исключением, и разработка генетических маркеров для разных групп паразитов – от вирусов до гельминтов и кровососущих членистоногих, раскрывает все более широкие перспективы их использования для анализа взаимоотношений с хозяевами. Речь идет не только о выявлении генов паразиторезистентности и их использовании в селекционных программах по созданию устойчивых к патогенам сельскохозяйственных животных и растений, но и решении ряда вопросов теоретической, экологической и эволюционной паразитологии.

Цель данной работы – рассмотреть некоторые направления использования генетических маркеров в изучении паразито-хозяинных отношений и анализе паразитологической ситуации.

Первое направление – изучение взаимоотношений в системах «паразит – хозяин». Молекулярные и геномные исследования позволяют идентифицировать биохимические функции, задействованные в механизмах взаимодействия хозяина с паразитом и позволяющие противостоять инвазии. Сравнительный анализ последовательностей этих генов у животных с разной восприимчивостью может формализовать мутации, ассоциированные с генетически измененной устойчивостью к заболеванию. Для поиска и идентификации генов резистентности к паразитам может использоваться сравнительный анализ экспрессии генов у хозяев, зараженных и не зараженных данным паразитом, с целью выявления вариантов генов, которые

обеспечивают формирование невосприимчивости. Так, на модельной системе «*Opisthorchis felineus* – золотистый хомячок *Mesocricetus auratus*» нами было показано, что изоферментные профили ткани печени здоровых и больных описторхозом животных отличаются. В печени больных описторхозом хомяков повышается активность быстрой формы матадегидрогеназы и одной из форм неспецифических эстераз, появляется дополнительная (медленная) форма аспаратамиотрансферазы и дополнительная (быстрая) форма супероксиддисмутазы. Выявленные изменения свидетельствуют, что эти ферменты участвуют в патогенезе описторхоза и играют определенную роль во взаимоотношениях гельминта и хозяина на биохимическом уровне. Следовательно, наследственные варианты (аллоформы) этих ферментов могут использоваться как маркеры предрасположенности или устойчивости млекопитающих к описторхозной инвазии.

Второе направление – изучение гостальной специфичности. Известно, что у паразитов и хозяев наблюдается сходство по антигенному составу, причем максимальная общность наблюдается у паразитов со специфичными хозяевами. Сходство антигенных структур – одно из приспособлений паразита к преодолению защитных механизмов хозяина, вырабатывается в процессе их коэволюции. Равновесие в системе «паразит – хозяин» достигается за счет приобретения паразитом биохимических структур, аналогичных хозяину. Условия внутренней среды организма хозяина, в том числе иммунитет, обеспечивающий худшую приживаемость паразитов с антигенами, резко отличными от антигенов хозяина, служит фактором естественного отбора. В связи с этим, сравнительное изучение белковых профилей паразитов и хозяев может объяснить устойчивость (или восприимчивость) к инвазии, выявить степень гостальной специфичности, сделать прогноз о возможности заражения нового вида хозяина. Так, сходство изоферментных профилей описторхиса с золотистым хомяком, высоко восприимчивым к этой инвазии, составляет 13%, а серой крысы *Rattus norvegicus*, которая полностью невосприимчива, – всего 7,8%.

Третье направление – изучение взаимоотношений паразитов и хозяев на популяционном уровне. Во многих случаях выявляется дифференциальная зараженность паразитами хозяев с разными генотипами (Жигилева, 2010; Жигилева и др., 2010). Обладатели гомо- и гетерозиготных генотипов не только различаются по уровням инвазированности паразитами, но и выполняют разные функции в паразитарных системах. Хозяева – обладатели гетерозиготных генотипов зачастую характеризуются повышенной толерантностью к инвазии, поэтому изменение показателей средней индивидуальной или популяционной гетерозиготности, а также изменения частот аллелей и генотипов, может быть использовано для прогноза изменения паразитологической ситуации.

Четвертое направление – изучение саморегуляции паразитарных систем. Использование генетических маркеров для выявления действия естественного отбора, ассоциированного с паразитами, позволяет устанавливать критическую паразитарную нагрузку на животных. Например, при изучении бурозубок *Sorex araneus* была выявлена ассоциация инвазии с редкими вариантами генетических маркеров. Критическая численность гельминтов, при которой они еще не являются фактором естественного отбора для бурозубок, составила 47 – 96 экземпляров цестод и 71 – 82 – нематод на одну особь хозяина. На фоновой территории (биостанция, заповедник) критическая численность гельминтов была больше, чем на территории полигона по утилизации промышленных отходов (Жигилева, Шейкина, 2012).

Пятое направление – анализ популяционной структуры паразита и ее связь со структурой популяций хозяев. Этот подход позволяет выявлять и картировать очаги паразитозов, устанавливать границы очагов, ассоциированных с генетически различающимися вариантами паразита, выявлять виды хозяев, ответственных за формирование генетической структуры популяций паразита, изучать историю становления паразитарных систем, объяснять их современную структуру. Например, при изучении популяционной структуры *O. felineus* и трех видов карповых рыб – его основных II промежуточных хозяев в Обь-Иртышском очаге описторхоза, было выявлено, что популяционная структура паразита слабо выражена и не совпадает со структурой популяций ни одного из видов карповых рыб (Zhigileva et al., 2014), следовательно, последние не играют существенной роли в структурировании очагов описторхоза на территории Западной Сибири.

Таким образом, исследование генетического полиморфизма в системах

«паразит – хозяин» позволяет решить ряд сложных вопросов их взаимоотношений на организменном и на популяционном уровнях, гостальной специфичности, саморегуляции паразитарного процесса, микроэволюционных преобразований систем «паразит – хозяин», в том числе в процессе создания устойчивых к паразитозам искусственных популяций. Основным методическим подходом при изучении этих вопросов является обнаружение ассоциативных связей между генетическими маркерами резистентности хозяев к паразитам и их последующее применение. Существует большое количество видов генетического полиморфизма и типов генетических маркеров, которые могут быть использованы для направленного поиска устойчивых к паразитам генотипов и аллелей. Разные генетические маркеры обладают различными свойствами и могут быть использованы для решения разных задач. С целью поиска маркеров паразито-резистентности могут быть использованы изоферменты и ДНК-маркеры: рестрикционные фрагменты (RFLP), микросателлиты (SSR), межмикросателлитные повторы (ISSR), случайно амплифицированная полиморфная ДНК (RAPD), гаплотипы митохондриальной ДНК. Апробирование этих видов генетических маркеров на разных группах организмов позволили выявить ряд закономерностей (Жигилева, Шейкина, 2012), которые должны быть учтены для эффективного поиска ассоциативных связей с паразитарной инвазией.

Список литературы

Жигилева О.Н. ПЦР-маркеры предрасположенности карповых рыб к трематодной инвазии // Вестник Тюменского государственного университета. – 2010. – № 7. – С. 82–87.

Жигилева О.Н., Броть И.С., Пожидаев В.В., Зеновкина Д.В. Взаимосвязь генетических и паразитологических характеристик популяций карповых рыб Обь-Иртышского бассейна // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. – 2010. – № 3. – С. 62–70.

Жигилева О.Н., Шейкина З.В. Использование генетических маркеров для анализа паразитологической ситуации (на примере гельминтов бурозубок) // Российский паразитологический журнал. – 2012. – № 3. – С. 87–92.

Zhigileva O.N., Ozhirel'ev V.V., Stepanova T.F., Moiseenko T.I. Population structure of *Opisthorchis felineus* (Trematoda) and its second intermediate hosts – Cyprinid fishes in Ob-Irtysh focus of opisthorchiasis, based on allozyme data // Helminthologia. – 2014. – Vol. 51, no 4. – P. 309–317.

USING OF GENETIC MARKERS IN THE STUDY OF HOST-PARASITE RELATIONSHIPS

O.N. Zhigileva

Tyumen State University, Tyumen, Russia, zhigileva@mail.ru

The study of biochemical polymorphism in host – parasite systems allows to solve a number of complex issues of their relationship at the organism and population levels: of hostal specificity, of regulation of parasitic process, microevolutionary transformation of parasites and their hosts, including the process of creating of resistant to parasitosis artificial populations. Finding an association between genetic markers of resistance to parasites in hosts and its subsequent application is the main methodological approach in the study of these issues.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ МИКРОСПОРИДИЙ РОДА *NOSEMA*

Ю.М. Малыш, И.В. Грушевая, А.Н. Игнатьева, А.Н. Фролов, Ю.С. Токарев, И.В. Исси

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
г. Санкт-Петербург, Россия, malyshjm@mail.ru

Микроспоридии рода *Nosema* в его традиционном понимании – сборная группа, составленная представителями двух филогенетических линий, занимающих сестринское положение в кроне «древа жизни микроспоридий» в пределах класса Terresporidia. Наличие у некоторых видов этой группы дополнительной октоспоровой спорогонии служит формальным признаком для отнесения к роду *Vairimorpha*, при её отсутствии – к роду *Nosema*. Основная проблема определения рода по данному признаку связана с тем, что дополнительная спорогония не всегда обязательна для реализации жизненного цикла паразита и обычно проявляется под действием провоцирующих факторов. Например, у капустной белянки *Vairimorpha (Nosema) mesnili* октоспоровая спорогония наблюдается не чаще одного раза в четыре года (Исси, 1986). Более того, даже для типового вида рода *Vairimorpha* образование октоспор происходит лишь при пониженной температуре (Pillee, 1976). Октоспоровую спорогонию для микроспоридии *Nosema thomsoni*, первоначально описанной из листовёртки *Choristoneura conflictana*, наблюдали при естественном заражении другого хозяина – лугового мотылька *Loxostege sticticalis* (Malysh et al., 2013).

Предложение об отнесении микроспоридий данной группы к родам *Nosema* или *Vairimorpha* на основании сходства нуклеотидных последовательностей гена малой субъединицы рибосомальной РНК (мсрРНК) с типовыми видами – *Nosema bombycis* и *Vairimorpha necatrix*, соответственно, высказано более десяти лет назад (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005), однако оно остаётся не закреплённым формально. При этом некоторые виды рода *Nosema*, описанные из разных хозяев (*Nosema spodopterae*, *Nosema heliothidis*), имеют сиквенс гена мсрРНК, идентичный таковому *Nosema bombycis*, и рассматриваются в настоящее время как изоляты данного вида. С другой стороны, генетическая дифференциация изолятов *Nosema pyrausta*, заражающих кукурузного мотылька в Европе и Северной Америке, позволяет рассматривать их как самостоятельные, хотя и близкородственные виды при сходстве нуклеотидных последовательностей гена мсрРНК на уровне 99,7% (Tokarev et al., 2015). Аналогично, среди многочисленных изолятов *Nosema bombycis* из тутового шелкопряда *Bombyx mori* ряд форм можно рассматривать как криптические виды.

В отличие от консервативного локуса мсрРНК, внутренний транскрибируемый спейсер (internal transcribed spacer, ITS) отличается высоким уровнем полиморфизма. Сравнение изолятов *Nosema pyrausta* демонстрирует сходство молекулярных клонов по данному локусу на уровне 65–85%, вне зависимости от того, происходят ли указанные клоны из одной особи хозяина или из разных географических локаций.

Поддержано грантом РФФИ 16-14-00005.

Список литературы

- Исси И.В. Микроспоридии как тип паразитических простейших // Микроспоридии. Серия: Протозология. – 1986. – Вып. 10. – С. 6–135.
- Malysh J.M., Tokarev Y.S., Sitnicova N.V., Martemyanov V.V., Frolov A.N., Issi I.V. *Tubulinosema loxostegi* sp.n. (Microsporidia: Tubulinosematidae) from the beet webworm *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Crambidae) in Western Siberia // Acta Protozoologica. – 2013. – Vol. 52, no. 4. – P. 299–308.

Pilley B.M. A new genus, *Vairimorpha* (Protozoa: Microsporida), for *Nosema necatrix* Kramer 1965: Pathogenicity and life cycle in *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae) // Journal of Invertebrate Pathology. – 1976. – Vol. 28, iss. 2. – P. 177–183.

Tokarev Yu.S., Malysh J.M., Kononchuk A.G., Seliverstova E.V., Frolov A.N., Issi I.V. Redefinition of *Nosema pyrausta* (*Perezia pyraustae* Paillot 1927) basing upon ultrastructural and molecular phylogenetic studies // Parasitology Research. – 2015. – Vol. 114, iss. 2. – P. 759–761.

Vossbrink C.R., Debrunner-Vossbrinck B.A. Molecular phylogeny of the Microsporidia: ecological, ultrastructural and taxonomic considerations // Folia Parasitologica. – 2005. – Vol. 52, iss. 1/2. – P. 131–142.

GENETIC POLYMORPHISM OF MICROSPORIDIA OF THE GENUS NOSEMA

J.M. Malysh, I.V. Grushevaya, A.N. Ignatieva, A.N. Frolov, Y.S. Tokarev, I.V. Issi

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia, malyshjm@mail.ru

Genus *Nosema* is a polyphyletic taxon, composed of members of two phylogenetic lineages of microsporidia in sister position to each other. Presence of additional octosporous sporogony is formal criterion for species allocation to the genus *Vairimorpha*, while the absence – to the genus *Nosema*. The problem is that additional sporogony is not obligatory and is present in certain members of both lineages. It was proposed to define genus for this microsporidia basing upon their small subunit ribosomal RNA (SSU rRNA) sequence similarity to the type species, *Nosema bombycis* and *Vairimorpha necatrix*, respectively, more than ten years ago (Vossbrinck, Debrunner-Vossbrinck, 2005) yet remains unsupported formally. As opposed to SSU rRNA locus, internal transcribed spacer (ITS) is highly polymorphic. Comparison of *Nosema pyrausta* isolates shows molecular clone similarity of 65–85% for molecular clones derived both from a single host specimen or from different geographical locations.

УДК 576.895.132:595.6:577.21(265)

МОЛЕКУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗ УРОВНЯ ВНУТРИРОДОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ RANSOMNEMATOIDEA ОСТРОВНОЙ ФАУНЫ ТИХООКЕАНСКОГО РЕГИОНА

С.В. Малышева, О.А. Панова, С.Э. Спиридонов

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва, Россия; malysheva24@gmail.com

Исследованные в данной работе паразитические нематоды являются представителями типовых родов двух семейств Nethidae и Carnoyidae надсемейства Ransomnematoida (Rhigonematomorpha). Представители данной группы обитают в задней кишке крупных тропических многоножек (Diplopoda), играющих важную роль в деструкции целлюлозы в тропических экосистемах. Основной пищей рансомнематид служат бактерии, обитающие в просвете кишки хозяина, что представляет особый интерес в плане изучения путей становления паразитизма в пределах типа Nematoda. Крупные диплоподы относятся к числу беспозвоночных не способных преодолеть водные преграды. Известно, что современные очертания суша в регионе Юго-Восточной Азии приобрела в конце последнего оледенения, когда в результате постоянных изменений уровня моря появлялись и исчезали «мосты» между

отдельными островами Филиппинского и Зондского архипелагов и материковой Азией. Значительный интерес представляет изучение генетического разнообразия паразитических нематод диплопод с целью поиска ответа на вопрос: отражается ли в уровне нуклеотидных различий между паразитическими нематодами диплопод различных регионов островной и материковой Юго-Восточной Азии геологическая история этого региона.

Нематоды были получены в ходе вскрытий многоножек-хозяев, собранных в Индонезии (о-в Сумба, 9°41' с.ш., 119°59' в.д.) и на Филиппинах (о-ва Минданао (7°53' с.ш. 125°04' в.д.) и Бохоль (9°50' с.ш., 124°10' в.д.)). На острове Минданао сбор материала был произведен в нескольких точках: в провинции Букидنون (водопад Дила Фолз и Масуан Пик, Центральный Минданао) и в провинции Ланао дель Норте (водопад Тинаго Фолз, Северный Минданао). Материал по многоножкам с острова Сумба был представлен особями *Salpidobolus Silvestri*, 1897 (Spirobolida: Rhinocricidae), в то время как филиппинские пробы, помимо спироболид, также содержали представителей отряда Spirostreptida (Spirostreptida: Harpagophoridae). В результате морфологического изучения материала для молекулярных исследований были отобраны три представителя рода *Carnoya* Gilson, 1898, два из которых были описаны нашей группой (*C. filipjevi* Malysheva, 2014 и *C. philippinensis* Malysheva, Mohagan & Spiridonov, 2015), и три представителя рода *Heth* Cobb, 1898, включая описанного ранее *H. impalutiensis* Malysheva, Mohagan & Spiridonov, 2015.

ДНК выделяли по методу Холтермана (Holterman et al., 2006) из единичных особей нематод. Для получения последовательностей D2-D3 фрагмента большой субъединицы рибосомы (28S рДНК) нами были использованы праймеры LSU391 (5'-AGCGGAGGAAAAGAACTAA-3') и LSU501 (5'-TCGGAAGGA ACCAGCTACTA-3' (Nadler et al., 2006). Для амплификации последовательностей малой субъединицы рибосомы (18S рДНК) нами были использованы две пары праймеров. Пара нематодо-специфичных праймеров nem18SF (5'-CGCGAATRGCTC ATTACAACAGC-3') и nem18SR (5'-GGGCGGTATCTGATCGCC-3') была использована для амплификации 5' конца участка 18S рДНК (Floyd et al., 2005). Другая пара праймеров 24F (5'-AGRGGTGAAA TYCGTGGACC-3') и Q39 (5'-ТААТГА ТССWTCYGCAGGTTСАССТАС-3') была использована для амплификации недостающего 3' конца 18S рДНК (Blaxter et al., 1998). Длина полученных ампликонов составила порядка 650 н.п. и 1630 н.п., соответственно. Во всех случаях ПЦР-реакции были проведены согласно стандартному протоколу. Полученный ПЦР-продукт очищали в 1% агарозном геле, содержащем 0,003% бромистого этидия и визуализировали при помощи УВ трансиллюминатора ЕСХ-15.М и системы Gel Imager-2. Секвенирование производилось в ЦПК «Геном». Полученные последовательности выравнивали с помощью Clustal X. Филогенетический анализ проводили с использованием программ RAUP 4.0b.10 и MEGA5.

Филогенетический анализ 18S рДНК для *H. impalutiensis* Malysheva, Mohagan & Spiridonov, 2015 и двух других представителей рода продемонстрировал наиболее близкую связь исследуемого вида с *Heth* sp. из Индонезии с разницей в 4 н.п. Другие два представителя рода из Австралии и Вьетнама, последовательности 18S рДНК которых были получены нами ранее, отличаются от *H. impalutiensis* на 11 и 14 н.п., соответственно. Все представители рода объединяются в группу со 100% поддержкой. Тот же уровень поддержки группы отмечен и для последовательностей 28S рДНК (D2-D3 сегмент). Наименьшее различие по количеству нуклеотидных пар наблюдается у *H. impalutiensis* с другим филиппинским видом (4 н.п.), в то время как различия с индонезийским видом составляют 19 н.п., а для австралийского и вьетнамского видов таковые отличия составляют 28 и 38 н.п., соответственно.

Анализ последовательности большой и малой субъединиц рДНК представителей рода *Carnoya* показал, что межвидовой уровень нуклеотидных различий для D2-D3 сегмента 28S рДНК составляет порядка 10-14 н.п., при этом уровень нуклеотидных различий по 18S составляет всего 1-5 н.п. По результатам морфологического анализа на о-ве Минданао нами было обнаружено две популяции нематод *C. philippinensis*. Молекулярный анализ показал, что последовательности D2-D3 сегмента 28S рДНК представителей каждой популяции отличаются всего на 1-2 н.п., отличий по 18S выявлено не было. Совокупный анализ полученных молекулярных данных показал, что на филограммах род *Carnoya* объединяется с представителями семейства Hethidae со 100% уровнем поддержки во всех видах анализа как по

18S, так и по 28S доменам рДНК, а не с прочими представителями Carnoyidae (Malysheva et al., 2015).

Рассматривая полученные результаты, в целом, можно отметить, что наименьшие различия были отмечены между нематодами многоножек, собранных на двух соседних островах Филиппинского архипелага – Минданао и Бохоле, которые были соединены «сухопутным мостом» около 17 тыс. лет назад. Общеизвестным является и существование подобных участков суши, связывающих острова Зондского архипелага с современной материковой Азией. Необходим сбор дополнительного материала по другим, более изменчивым локусам, а также сбор материала на тех участках современной суши, которые не были связаны с материковой Азией и ныне существующими островами в течение нескольких последних десятков тысяч лет.

Исследования выполнены при поддержке гранта Президента Российской Федерации № МК-3636.2015.4.

Список литературы

Blaxter M.L., De Ley P., Garey J.R., Liu L.X., Scheldemann P., Vierstraete A., Vanfleteren J.R., Mackey L.Y., Dorris M., Frisse L.M., Vida J.T., Thomas W.K. A molecular evolutionary framework for the phylum Nematoda // Nature. – 1998. – Vol. 392. – P. 71–75.

Floyd R.M., Rogers A.D., Lamshead P.J.D, Smith C.R. Nematode-specific PCR primers for the 18S small subunit rRNA gene // Molecular Ecology Notes. – 2005. – Vol. 5, iss. 3. – P. 611–612.

Holterman M., Van Der Wurff A., Van Den Elsen S., Van Megen H., Bongers T., Holovachov O., Bakker J., Helder J. Phylum-wide analysis of SSU rDNA reveals deep phylogenetic relationships among nematodes and accelerated evolution towards crown clades // Molecular Biology Evolution. – 2006. – Vol. 23, iss. 9. – P. 1792–1800.

Malysheva S.V., Mohagan A.B., Spiridonov S.E. Morphological and molecular characterisation of *Carnoya philippinensis* sp. n. (Nematoda: Carnoyidae) from Mindanao Island, Philippines // Russian Journal of Nematology. – 2015. – Vol. 23. – P. 137–144.

Nadler S.A., Bolotin E., Stock S.P. Phylogenetic relationships of *Steinernema Travassos*, 1927 (Nematoda: Cephalobina: Steinernematidae) based on nuclear, mitochondrial and morphological data // Systematic Parasitology. – 2006. – Vol. 63, iss 3. – P. 161–181.

Voris H.K. Maps of Pleistocene sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations // Journal of Biogeography. – 2000. – Vol. 27, iss. 5. – P. 1153–1167.

MOLECULAR ANALYSIS OF INTRASPECIFIC VARIATION LEVEL IN RANSOMNEMATOIDEA REPRESENTATIVES FROM PACIFIC ISLANDS FAUNA

S.V. Malysheva, O.A. Panova, S.E. Spiridonov

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Moscow, Russia; malysheva24@gmail.com

The analysis of nucleotide differences between *Heth* Cobb, 1898 representatives from the Pacific region has shown that the level of nucleotide differences in 18S rDNA is significantly lower than in 28S rDNA (4 bp and 19 bp from the closest species, correspondingly). Nucleotide differences for 18S rDNA between close species of *Carnoya* Gilson, 1898 were found in five positions, while sequences of *C. philippinensis* from different localities were identical. Partial sequences for 28S rDNA revealed the difference in single nucleotide between two studied representatives of *C. philippinensis* n. and 10 bp difference with *C. filipjevi*.

**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТРАНСКРИПТОМОВ
ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКОГО И АМФИМИКТИЧЕСКОГО ПОКОЛЕНИЙ
ТРЕМАТОДЫ *SPHAERIDIOTREMA GLOBULUS***

М.А. Нестеренко¹, В.В. Старунов^{1,2}, А.А. Добровольский¹, С.В. Щенков¹, К.В. Халтурин¹

¹Санкт-Петербургский Государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия;
maxnest@ro.ru, starunov@gmail.com

²Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

У представителей большинства таксонов животных один геном одновременно кодирует несколько альтернативных, последовательно сменяющих друг друга в онтогенезе морфофункциональных состояний. Еще более впечатляющая картина наблюдается при реализации сложного жизненного цикла, который включает в себя закономерную последовательность из двух или более различных онтогенезов. Соответствующие особи «последовательных» поколений характеризуются различными особенностями морфогенеза. В то же время генетическая основа у этих особей одинакова: на основе единого генома, только за счет регуляции его работы, формируются различные, подчас контрастные, морфогенетические конструкции. Тем не менее, до сих пор механизмы реализации альтернативных стадий на основе одного генома остаются неисследованными. Этот вопрос исключительно важен, поскольку затрагивает фундаментальные биологические проблемы реализации наследственных программ развития.

Сложные жизненные циклы среди многоклеточных животных можно обнаружить у видов практически всех крупных таксонов (Cnidaria, Plathelminthes, Nematoda, Annelida, Arthropoda и др.). При этом паразитические плоские черви с их сложной последовательной сменой морфологически различных поколений представляют наибольший интерес для исследования. Целью данной работы является раскрытие молекулярных механизмов, лежащих в основе реализации сложных жизненных циклов у трематод. В качестве объекта исследования были использованы трематоды вида *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1814) (Digenea: Psilostomatidae). Жизненный цикл трематод данного вида включает одного промежуточного хозяина, в роли которого выступают моллюски вида *Bithynia tentaculata*, природная зараженность которых обнаруживается в водоемах на территории парка «Сергиевка» (Санкт-Петербург, Петергоф). Окончательным хозяином паразитов в природных условиях выступают водоплавающие птицы.

Для выполнения поставленной цели в лабораторных условиях созданы условия для стабильного воспроизведения полного жизненного цикла *Sphaeridiotrema globulus*. Эмиссию церкарий из зараженных моллюсков проводили стандартным способом и накапливали материал в фиксаторе “RNA Later”. Одновременно моллюсков с метациркуляриями скармливали цыплятам, предварительно инкубированным в лаборатории. Мариты достигали половой зрелости на 5-й день после заражения. Яйца трематод отмывали из содержимого кишки цыплят и инкубировали в пресной воде для созревания мирацидиев. Мирацидиями заражали интактных моллюсков. Из партенит, церкарий и марит была выделена суммарная РНК (по каждой из стадий в отдельности), на основе которой была синтезирована двуцепочечная кДНК методом синтеза кДНК со сменой матрицы (SMART). кДНК различных стадий жизненного цикла *S. globulus* была секвенирована с использованием геномного секвенатора Ion Torrent и асемблирована с помощью программ Newbler и Trinity. Дальнейшая проверка и аннотация собранных фрагментов производилась с помощью программы BLAST. Картирование полученных транскриптомов осуществлялось с использованием программ и пакетов Bowtie, RSEM и EdgeR.

В ходе обработки результатов были обнаружены группы генов, уровни экспрессии которых различаются на изученных нами стадиях жизненного цикла. Кроме того, были обнаружены транскрипты генов, ответственных за развитие и работу фоторецепторов. Тем не

менее, у представителей семейства Psilostomatidae морфологически оформленных глаз не было обнаружено ни у редий, ни у церкарий и марит.

Анализ полученных данных позволил отметить также наличие значимого числа транспозонов и ассоциируемых с ними полипротеинов. Необходимо отметить большое число соответствий последовательностям ретротранспозонов класса LINE. Среди выявленных копий сильно варьирует длина перекрытия с референсной последовательностью данного мобильного элемента. Описанная вариабельность, возможно, является следствием обычной для LINE неполнотой последовательности (Burch et al., 1993; Giordano et al., 2007). Наличие мобильных элементов класса LINE в геноме партенит трематод *Himasthla elongata* показано и другими исследователями (Соловьева и др., 2013).

Работа выполнена при поддержке гранта СПбГУ 1.50.1619.2013 с использованием оборудования, предоставленного ресурсными центрами «Развитие молекулярных и клеточных технологий» и «Культивирование микроорганизмов» СПбГУ.

Список литературы

Burch J.B., Davis D.L., Haas N.B. Chicken repeat 1 elements contain a pol-like open reading frame and belong to the non-long terminal repeat class of retrotransposons // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 1993. – Vol. 90, no. 17. – P. 8199–8203.

Giordano J., Ge Y., Gelfand Y., Abrusan G., Benson G., Warburton P.E. Evolutionary history of mammalian transposons determined by genome-wide defragmentation // PLoS Comput. Biol. – 2007. – Vol. 3, iss. 7. – e137.

Соловьева А.И., Галактионов Н.К., Подгорная О.И. Ретротранспозон класса LINE является компонентом паттерна полиморфных фрагментов партенит трематод *Himasthla elongata* // Цитология. – 2013. – Т. 55, № 7. – С. 492–500.

COMPARATIVE TRANSCRIPTOMIC ANALYSIS OF PARTENOGENETIC AND AMPHIMICTIC GENERATIONS OF THE TREMATODE *SPHAERIDIOTREMA GLOBULUS*

M.A. Nesterenko¹, V.V. Starunov^{1,2}, A.A. Dobrovolsky¹, S.V. Shchenkov¹, K.V. Khalturin¹

¹Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia; maxnest@ro.ru, starunov@gmail.com

²Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

Complex life cycle is a characteristic of many metazoans. It includes a series of ontogeneses that follow one another, with various reproduction types and morphological forms interchanging. Despite scientific significance on this issue, mechanisms behind the alteration of several different stages based on a single genome remain unknown. The purpose of the given study is to determine molecular machinery responsible for regulation of complex life cycles. By means of NGS-technologies transcriptomes for several life stages of a trematode *Sphaeridiotrema globulus* (Rudolphi, 1814) were obtained. The sequence data were processed with well-established bioinformatics tools and analyzed.

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ
МОБИЛЬНЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ
ДЛЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ЦЕРКАРИАЛЬНЫХ ИЗОЛЯТОВ ПТИЧЬЕЙ
ШИСТОЗОМЫ *TRICHOBIHARZIA SZIDATI* (TREMATODA, SCHISTOSOMATIDAE)
РОССИИ И БЕЛОРУССИИ**

С.К. Семенова, А.С. Гуляев, Г.Г. Хрисанфова

Институт биологии гена РАН, г. Москва, Россия; seraphimas@mail.ru

Ранее для дифференциации трех европейских видов птичьих шистосом, *T. franki*, *T. regenti*, *T. szidati*, нами использованы неизвестные ранее повторяющиеся последовательности ядерного генома, обнаруженные при анализе RAPD-клонотеки птичьих шистосом. В результате амплификации с двумя специфичными праймерами на ДНК трех видов шистосом получены ПЦР-спектры, содержащие один мажорный фрагмент размером ~400 п.н. У *T. szidati* имеется дополнительный минорный фрагмент размером ~300 п.н. В контрольных реакциях на ДНК трех видов неинфицированных моллюсков, а также на ДНК птичьих шистосом из рода *Bilharziella* (*B. polonica*) и двух видов трематод из семейств Strigeidae и Diplostomatidae продукты амплификации отсутствовали. В семи нуклеотидных последовательностях длинных и коротких ампликонов обнаружено нескольких видоспецифичных мутаций и инделей, что предполагало пригодность данных последовательностей для видовой молекулярной диагностики птичьих шистосом рода *Trichobilharzia* (Korsunen et al., 2010).

В настоящем исследовании мы приводим более детальные характеристики ампликонов разного размера для шистосом *T. szidati*. Церкарии этого вида на европейской части ареала паразитируют преимущественно в двух видах пресноводных моллюсках *Lymnaea stagnalis* и *Lymnaea (Stagnicola) palustris*, хорошо отличимых по морфологии раковин. Цель работы состояла в определении возможности использования предлагаемых маркеров для изучения гостальной и популяционной специфичности паразита. Кроме того, мы приводим результаты структурного и биоинформатического анализа для определения возможных функций новых выявленных геномных последовательностей.

ДНК выделяли из 40 свободноплавающих церкарий и отдельных спороцист 6 изолятов птичьей шистосомы *T. szidati*, паразитирующей на пресноводных моллюсках *L. stagnalis* и *L. palustris*, собранных на озере Нарочь (Республика Беларусь), в водоемах г. Москвы и в Ладожском озере (Карелия, Российская Федерация). Зрелые церкарии и фрагменты спороцист отмывали в дистиллированной воде, инкубировали в суспензии ионообменной смолы Chelex-100 с добавлением протеиназы К. Получение и характеристика 40 клонированных фрагментов генома *T. szidati* описаны нами ранее (Korsunen et al., 2010).

При сравнении церкарий из одной спороцисты показано, что в составе одного генома птичьей шистосомы *T. szidati* одновременно присутствуют три группы копий близкородственных последовательностей. Максимальная внутригеномная дивергенция достигает 9% и выявлена в двух инфрапопуляциях паразита из моллюсков *L. palustris* (Карелия). Распределение этих копий в шести инфрапопуляциях паразита свидетельствует об отсутствии строгой гостальной специфичности, т.е. приуроченности копий с определенными генотипами к одному из двух видов промежуточных хозяев-моллюсков. Однако наблюдается тенденция к формированию изолированных группировок со специфичным набором копий в географически изолированных инфрапопуляциях паразитов из Москвы и объединенной выборки паразитов из Карелии и Беларуси.

При сравнении транслированных аминокислотных последовательностей (blastx) птичьих шистосом обнаружено значимое сходство (36–42%) с известными аминокислотными последовательностями ревертазного (RT) домена Penelope-like мобильных элементов двух видов шистосом млекопитающих – *S. mansoni* (Ass.n. CA00247I) и *S. japonicum*

(Ass.n. СХ83715). Анализ структурных особенностей RT-like копий генома птичьей шистосомы *T. szidati* показал, что все они относятся к неактивным копиям, так как содержат стоп-кодоны и делеции различной протяженности, которые нарушают рамку считывания RT.

Известно, что внутривидовая и внутригеномная вариабельности RT среди беспозвоночных обычно не превышают 10% для членов одного и того же подсемейства мобильных элементов. У африканской и азиатской шистосом обнаружены несколько семейств RT-содержащих элементов, для которых характерно более 80% сходства в аминокислотных последовательностях RT. Для этих видов показано, что семейство может объединять копии как одного и того же элемента, так и близкородственных элементов (Venancio et al., 2010). Значительные вариации в составе RT-like последовательностей размером 390-391 bp найдены нами при изучении *T. szidati*, инфицирующих трех моллюсков *L. palustris*. Эти оценки не зависят ни от географической локализации моллюска (Беларусь и Карелия), ни от стадии жизненного цикла паразита (свободноплавающие зрелые церкарии и отдельные спороцисты с развивающимися незрелыми церкариями). Основная причина высокой гетерогенности RT-like последовательностей *T. szidati* состоит в одновременном присутствии в составе одного генома двух групп дивергированных паралогичных копий. Нуклеотидная и аминокислотная дивергенция между копиями RT этих групп в среднем составляет 20 % , достигая для отдельных копий уровня 45%. В настоящее время, учитывая ограниченное число последовательностей, депонированных в банке генов, а также отсутствие детальной аннотации полных геномов африканских и азиатских шистосом млекопитающих, мы можем отнести все обнаруженные копии RT к членам одного семейства. Средняя дивергенция последовательностей в каждой из двух обнаруженных групп составляет менее 4%, поэтому, скорее всего, мы имеем дело с представителями нескольких линий, или подсемейств, RT. Из всего депонированного на сегодняшний день в Генбанке разнообразия RT-содержащих ретротранспозонов шистосом млекопитающих (как LTR, так и nLTR), детектированные в геноме *T. szidati* последовательности демонстрируют значимое сходство лишь с представителями класса Penelope-like. На этом основании мы относим все выявленные в геноме *T. szidati* копии к ревертазному домену класса Penelope-like элементов.

Отсутствие активных интактных последовательностей среди обнаруженных копий *T. szidati* указывает на их древнее происхождение. При этом более старой представляется группа сильно дегенерированных укороченных последовательностей размером ~300 п.н. По сравнению с ними, копии другой группы паралогов имеют менее вырожденные последовательности – только одну мутацию сдвига рамки считывания и несколько стоп-кодонов. Паралогичные копии второй группы возникли, вероятно, гораздо позже и в большей степени отражают процессы инвазии мобильных элементов как внутри одного генома, так и их распространение и дивергенцию в отдельных локальных популяциях *T. szidati*.

Работа частично финансируется грантом РФФИ №14-14-00832.

Список литературы

Korsunen A.V., Chrisanfova G.G., Ryskov A.P., Movsessian S.O., Vasilyev V.A., Semyenova S.K. Detection of European *Trichobilharzia* schistosomes (*T. franki*, *T. szidati*, and *T. regenti*) based on novel genome sequences // Journal of Parasitology. – 2010. – Vol. 96, iss. 4. – P. 802–806.

Venancio T.M., Wilson R.A., Verjovski-Almeida S., DeMarco R. Bursts of transposition from non-long terminal repeat retrotransposon families of the RTE clade in *Schistosoma mansoni* // International Journal for Parasitology. – 2010. – Vol. 40, iss. 6. – P. 743–749.

**THE USE OF MOBILE GENETIC ELEMENTS
FOR THE POPULATION DIFFERENTIATION OF AVIAN SCHISTOSOME
TRICHOILHARZIA SZIDATI (TREMATODA, SCHISTOSOMATIDAE)
FROM RUSSIA AND BELORUSSIA**

S.K. Semyenova., A.C. Guliaev, G.G. Chrisanfova

Institute of Gene Biology RAS, Moscow, Russia; seraphimas@mail.ru

We analyzed the 40 new sequences for study of population variability and host specificity of the *T. szidati* from three localities of the East European part of the area. DNAs were isolated from mature cercariae or single sporocysts obtained from 6 lymnaeid snails *Lymnaea stagnalis* and *L. (Stagnicola) palustris* from Belarus and Russia. Strong association between geographical distribution and snail host specificity cannot be established. BLAST searches showed that all studied sequences have homology with the reverse transcriptase domain (RT) of Penelope-like elements (PLE) of *S. mansoni* and *S. japonicum*. Implications of the retroelement dynamics in the life history of avian schistosomes are discussed.

УДК 576.895.122:597.2/5

**СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ТРЕМАТОД РОДА *GONOCERCA*
(HEMIUROIDEA) В СВЕТЕ МОЛЕКУЛЯРНЫХ ДАННЫХ**

С.Г. Соколов¹, Д.М. Атопкин², И.И. Гордеев³, М.Б. Шедько²

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва;
sokolovsg@mail.ru;

²Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток;
pan2006_82@mail.ru, mshedko@ibss.dvo.ru

³Всероссийский институт рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва; gordeev_ilya@bk.ru

Род *Gonocerca* Manter, 1925 объединяет гемиуроидных трематод с яичником, расположенным впереди семенников, желточником, состоящим из двух латеральных телец, лежащих на уровне яичника, яйцами без филаментов и терминальной частью мужского канала, представленной семенным пузырьком, трубчатой простатической частью, окруженной полем простатических клеток и коротким семяизвергательным каналом, открывающимся в неглубокий половой атриум. Окончательные хозяева гоноцерок – морские рыбы. Данный род включает 14 валидных видов, но обоснованность выделения двух из них (*G. lobata* Byrd, 1963 и *G. pectorali* Shvetsova, 2013) сомнительна.

Согласно общепринятой точке зрения, данный род входит в подсем. Gonocercinae Skrzjabin et Gushanskaja, 1955, включенное в сем. Derogenidae Nicoll, 1910 (Gibson, Bray, 1979; Gibson, 2002; и др.). Помимо типового рода, в данное подсемейство входит р. *Hemiperla* Nicoll, 1913. Первая попытка обсуждения таксономического статуса Gonocercinae по молекулярным данным была предпринята Олсоном с соавторами (Olson et al., 2003). Выводы этих авторов основаны на анализе фрагментов генов 18S и 28S рРНК *Hemiperla manteri* (Crowcroft, 1947) (Gonocercinae) и *Derogenes varicus* (Müller, 1784) (типовой вид типового рода Derogenidae). Выяснилось, что генетические различия между указанными видами достигают семейственного уровня, что свидетельствует о полифилии Derogenidae. Панков с соавторами (Pankov et al., 2006) предположили, что статус Gonocercinae должен быть повышен до семейственного ранга.

Мы изучили филогенетические реконструкции, полученные по данным секвенирования нуклеотидных последовательностей фрагмента гена 28S рРНК длиной 1230 пар нуклеотидов, включающего варибельные домены D1–D3, у 4 видов гоноцерок от рыб Антарктики и Северной Пацифики – *Gonocerca crassa* Manter, 1934, *G. phycidis* Manter, 1925 (типовой вид рода), *G. muraenolepisi* Paruchin et Ljadov, 1979 и *G. oshoro* Shimazu, 1970. Филогенетические деревья были реконструированы с помощью алгоритмов максимального правдоподобия и байесовского моделирования. Деревья, построенные обоими методами, имели принципиально сходную топологию. Все изученные нами особи гоноцерок объединились в общую кладу. Внутри этой клады особи дифференцировались на 4 группы видового ранга. Клада гоноцерок не имеет прямых филогенетических связей ни с одним из представителей семи семейств гемииуроидных трематод, данные о которых депонированы в GenBank, включая *D. varicus* и *H. manteri*. На этом основании мы повышаем таксономический ранг Gonocercinae, рассматривая его как самостоятельное семейство Gonocercidae Skrjabin et Gushanskaja, 1955. Положение *H. manteri* на полученных нами филограммах не соотносится с традиционным взглядом на систематическую принадлежность р. *Hemipera*. Тем не менее, до получения молекулярных данных по другим представителям указанного рода, в первую очередь его типового вида, мы условно сохраняем р. *Hemipera* в составе Gonocercidae.

Список литературы

- Gibson D.I. Family Derogenidae Nicoll, 1910 // Keys to the Trematoda. Vol. 1 / Eds.: D.I. Gibson, A. Jones, R.A. Bray. – Wallingford : CABI Publ., 2002. – P. 351–368.
- Gibson D.I., Bray R.A. The Hemiuroidea: terminology, systematics and evolution // Bull. Br. Mus. Nat. Hist. Zool. – 1979. – Vol. 36. – P. 35–146.
- Olson P.D., Cribb T.H., Tkach V.V., Bray R.A., Littlewood D.T.J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda) // Int. J. Parasitol. – 2003. – Vol. 33, iss. 7. – P. 733–755.
- Pankov P., Webster B.L., Blasco-Costa I., Gibson D.I., Littlewood D.T.J., Balbuena J.A., Kostadinova A. *Robinia aurata* n. g., n. sp. (Digenea: Hemiuridae) from the mugilid *Liza aurata* with a molecular confirmation of its position within the Hemiuroidea // Parasitology. – 2006. – Vol. 133, iss. 2. – P. 217–227.

CONSIDERATION OF THE TREMATODE GENUS GONOCERCA (HEMIUROIDEA) SYSTEMATIC POSITION BASING ON MOLECULAR DATA

S.G. Sokolov¹, D.M. Atopkin², I.I. Gordeev³, M.B. Shedko²

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Moscow; sokolovsg@mail.ru

²Institute of Biology and Soil Sciences, FEB RAS, Vladivostok;

³Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow

Partial sequences of 28S rRNA gene (1230 bp length) were studied for four species of the genus *Gonocerca* – *G. crassa* Manter, 1934, *G. phycidis* Manter, 1925, *G. muraenolepisi* Paruchin et Ljadov, 1979, *G. oshoro* Shimazu, 1970. Phylogenetic trees were built using Maximum Likelihood and Bayesian inference methods. All examined specimens united into single clade, and inside of it they differentiated into four groups of a species level. The clade of *Gonocerca* species has no straight phylogenetic relations with none of the representatives of seven families of hemiuroid trematodes, data on which are deposed in GenBank. We are raising the taxonomical status of Gonocercinae Skrjabin et Gushanskaja to the family level – Gonocercidae Skrjabin et Gushanskaja, 1955.

**АНАЛИЗ НУКЛЕОТИДНЫХ МИТОХОНДРИАЛЬНЫХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ
COX I ИЗОЛЯТОВ *TRICHINELLA NATIVA*
ОТ МОРСКИХ И СУХОПУТНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

С.Э.Спиридонов¹, Л.А. Букина², И.М. Одоевская³, И.В. Середкин⁴

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН,
г. Москва, Россия; s_e_spiridonov@rambler.ru

² Вятская Государственная сельскохозяйственная академия,
г. Киров, Россия; l.bukina5@gmail.com

³ Всероссийский институт гельминтологии им. К.И. Скрябина,
г. Москва, Россия; odoevskayaim@rambler.ru

⁴ Тихоокеанский институт географии Дальневосточного отделения РАН,
г. Владивосток, Россия; seryodkinivan@inbox.ru

Род *Trichinella* Railliet, 1895 включает несколько видов опасных паразитов человека и животных. Представления о видовом составе этого рода существенно изменились за последние годы, и к настоящему времени выявлено более десяти видов трихинелл (Pozio, Murrell, 2006). На территории Российской Федерации наряду с космополитно распространенным видом *Trichinella spiralis* (Owen, 1835) весьма обычен и вид *Trichinella nativa* Britov et Boev, 1972. Этот вид особенно характерен для бореальных и арктических районов страны. Было показано участие различных морских животных в жизненном цикле трихинелл в качестве хозяев или организмов, обеспечивающих накопление их жизнеспособных личинок (Букина, 2011). Возможность заражения сухопутных млекопитающих и человека трихинеллезом при потреблении мяса морских млекопитающих сама по себе указывает на постоянно существующую экологическую связь между трихинеллами моря и суши. На наш взгляд, сравнительное изучение нуклеотидных последовательностей изолятов вида *Trichinella nativa* от морских и сухопутных млекопитающих в прибрежных районах Дальнего Востока России является одним из путей оценки степени обособленности паразитирующих в них трихинелл.

Методы молекулярно-филогенетического изучения трихинелл и определения их видов постоянно совершенствуются. Если еще несколько лет назад наиболее распространенным был подход, основанный на применении т.н. «мультиплексной» ПЦР (Zarlenga et al., 1999), то к настоящему времени для подавляющего большинства видов трихинелл известны полные митохондриальные геномы (Mohandas et al., 2014), что открывает почти безграничные возможности для поиска все новых молекулярных маркеров.

Нами для молекулярно-филогенетического изучения трихинелл были использованы праймеры оригинального дизайна для амплификации части последовательности митохондриального гена *coxI* (37F_Tri GCA GTA AAT TTA GAA TTT AAA C 42R_Tri CCT AAT ATT CAT GGT GTT CAT A). При их создании мы использовали хорошо известные праймеры 37F и 42R (Hu et al., 2002), но модифицировали их таким образом, чтобы учесть характерные нуклеотидные замены в комплементарных праймерам участках митохондриального генома, отличающих трихинелл от т.н. «сецерментных» нематод. На первоначальном этапе также были использованы праймеры для амплификации митохондриального гена *cytB* (Dunams-Morel et al., 2012). Полученные последовательности подтвердили принадлежность всех выявленных нами в прибрежной зоне Дальнего Востока России изолятов трихинелл виду *Trichinella nativa*. Поскольку внутривидовые различия по гену *cytB* между полученными изолятами трихинелл оказались малы, то в дальнейшей работе мы сосредоточились на изучении гена *coxI*. Личинок трихинелл извлекали из мышечной ткани добытых животных с помощью двойного переваривания в искусственном желудочном соке.

ДНК извлекали из суспензии личинок трихинелл с помощью наборов Promega® Wizard. Размер ампликона, получаемого с предложенными праймерами, составлял около 1300 п.н. ПЦР-продукт очищали с помощью гель-электрофореза в 0.8% агарозном геле и секвенировали в ЦКП «Генотех», Москва. Полученные последовательности выравнивали с помощью Clustal X. Филогенетический анализ проводили с использованием программ RAUP 4.0b.10 и MEGA5.

Часть проб собрана в окрестностях поселка Лорино Чукотского Автономного округа. Здесь в 2010 г. личинки трихинелл были выделены из мышц одного тюленя-лахтака *Erignathus barbatus* из 23 исследованных и из одной кольчатой нерпы *Pusa hispida* из 62 исследованных. Обследование песцов клеточного содержания с фермы им. Ю.С. Русецкого показало значительно более высокую их зараженность трихинеллами (72,3% обследованных животных). Также в окрестностях Лорино трихинеллы были отмечены в мышечной ткани 4 бурых медведей *Ursus arctos* из 5 обследованных и у двух лисиц *Vulpes vulpes beringiana* из трех обследованных.

Трихинеллы собраны также вблизи поселка Терней Приморского края. В 2012-2015 годах личинки трихинелл были выделены из мышечной ткани соболей (44 из 392 изученных), двух лисиц (*Vulpes vulpes*) из 4 обследованных, трех бурых медведей (*Ursus arctos*) из семи изученных и одного погибшего от естественных причин гималайского медведя (*U. tibetanus*) из четырех изученных. Также две добытые рыси из трех обследованных содержали личинок трихинелл. Из части добытых изолятов была выделена ДНК для последующих молекулярно-филогенетических исследований. Были изучены изоляты *T. nativa* из Приморского края от бурого медведя и соболей (три изолята), из Чукотского Автономного округа – от ляхтака, песка клеточного содержания, бродячей кошки. В сравнительных целях были использованы полученные нами последовательности этого же участка митохондриального гена *coxI* для *T. nativa* от бурого медведя из Томской области, лисицы и бродячей кошки из Воронежской области, рыси из Ярославской области, волка из Кировской области и погибшего на шоссе ежа из Курской области.

Как уже было сказано, частичные последовательности *cytB* mtDNA изученных изолятов оказались идентичными друг другу и депонированной в Генбанке последовательности *T. nativa* из Канады (JQ430663). Последовательности *coxI* mtDNA оказались более изменчивыми, и по результатам их анализа удалось выявить несколько гаплотипов. Интересно, что некоторые гаплотипы присутствовали как в Приморском крае, так и в Чукотском Автономном округе. Так, один из гаплотипов был отмечен у соболя, добытого близ пос. Терней Приморского края, а также у ляхтака, песка клеточного содержания и бродячей кошки из Лорино (Чукотский Автономный округ). Неожиданным оказалось полное соответствие изученной нуклеотидной последовательности у одного из соболей Приморского края и волка из Кировской области. При этом данный гаплотип был идентичен гаплотипу, полученному от белого медведя в Норвегии (депонированная последовательность KM357415). Другой гаплотип, отмеченный нами для двух других соболей Приморского края, оказался идентичным по последовательности *coxI* mtDNA ранее изученному изоляту от белого медведя (AF129489).

Сравнение нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена *coxI* показало наличие нескольких гаплотипов по данному фрагменту. Важно отметить, что некоторые гаплотипы, выявленные в нашем материале с Дальнего Востока и других регионов России, идентичны последовательностям от изолятов из других регионов Голарктики (например, из Норвегии). В пределах нашего собственного материала один и тот же гаплотип был обнаружен у морских и сухопутных млекопитающих Чукотки и он же у соболя в Приморском крае. Такие совпадения, как можно предположить, есть результат обмена личинками *T. nativa* между удаленными популяциями их хозяев или видами водных и сухопутных млекопитающих. Вероятно, мигрирующие морские млекопитающие способны разносить трихинеллезную инвазию на большие расстояния вдоль всего побережья Палеарктики.

Исследования поддержаны грантом РФФИ 14-04-01064а.

Список литературы

Букина Л.А. Распространение трихинеллеза на морских побережьях Чукотки // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. – 2011. – № 4 (16). – С. 80–84.

Dunams-Morel D.B., Reichard M.V., Torretti L., Zarlenga D.S., Rosenthal B.M. Discernible but limited introgression has occurred where *Trichinella nativa* and the T6 genotype occur in sympatry // Infection, Genetics & Evolution. – 2012. – Vol. 12, iss. 3. – P. 530–538.

Hu M., Chilton N.B., Gasser R.B. Long PCR-based amplification of the entire mitochondrial genome from single parasitic nematodes // Molecular & Cell Probes. – 2002. – Vol. 16, iss. 4. – P. 261–267.

Mohandas N., Pozio E., La Rosa G., Korhonen P.K., Young N.D., Koehler A.V., Hall R.S., Sternberg P.W., Boag P.R., Jex A.R., Chang B., Gasser R.B. Mitochondrial genomes of *Trichinella* species and genotypes – a basis for diagnosis, and systematic and epidemiological explorations // International Journal for Parasitology. – 2014. – Vol. 44, iss. 14. – P. 1073–1080.

Pozio E., Murrell K.D. Systematics and epidemiology of *Trichinella* // Advances in Parasitology. – 2006. – Vol. 63. – P. 367–439.

Zarlenga D.S., Chute M.B., Martin A., Kapel C.M. A multiplex PCR for unequivocal differentiation of all encapsulated and non-encapsulated genotypes of *Trichinella* // International Journal for Parasitology. – 1999. – Vol. 29, iss. 11. – P. 1859–1867.

AN ANALYSIS OF COX I NUCLEOTIDE MITOCHONDRIAL SEQUENCES OF *TRICHINELLA NATIVA* ISOLATES FROM MARINE AND TERRESTRIAL MAMMALS OF THE RUSSIAN FAR EAST

S.E. Spiridonov¹, L.A. Bukina², I.M. Odоеvskaya³, I.V. Seredkin⁴

¹A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia; s_e_spiridonov@rambler.ru

²Vyatka State Agricultural Academy, Kirov, Russia; l.bukina5@gmail.com

³All-Russian K.I. Skryabin Institute of Helminthology, Moscow, Russia; odoevskayaaim@rambler.ru

⁴Pacific Institute of Geography Far-Eastern Branch of RAS, Vladivostok, Russia;
seryodkinivan@inbox.ru

Genetic variation of the sequence of mitochondrial gene *coxI* was revealed between the isolates of *Trichinella nativa* obtained from different terrestrial and marine mammals in two region of the Russian Far East. The same haplotype is reported for marine and terrestrial mammals. Some haplotypes found during this survey are identical to those reported for *T. nativa* from hosts in European part of Palearctic.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ОСНОВЫ ПАРАЗИТО-ХОЗЯИНЫХ ОТНОШЕНИЙ МИКРОСПОРИДИЙ И НАСЕКОМЫХ

С.А. Тимофеев, И.В. Сендерский, А.А. Царев, В.В. Долгих

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
г. Санкт-Петербург, Пушкин, Россия, ts-bio@ya.ru

Микроспоридии (тип Microsporidia) – группа родственных грибам облигатных внутриклеточных паразитов, освоивших чрезвычайно широкий круг хозяев от протистов до млекопитающих. На сегодняшний день в составе таксона описано около 1400 видов, наибольшего разнообразия достигают паразиты членистоногих (Vavra, Larsson, 2014). В процессе адаптации к внутриклеточному паразитизму геном и функциональный аппарат микроспоридий подвергались значительной редукции и модификации, что обуславливает крайнюю степень зависимости микроспоридий от клетки хозяина, а также сложный и разнообразный характер отношений паразит – хозяин. Воздействия, оказываемые данными патогенами на зараженные клетки, включают индукцию их гипертрофии, перестройку и модификацию цитоскелета и системы везикулярного транспорта. Кроме того, микроспоридии способны стимулировать обменные процессы в зараженных клетках и подавлять их защитные реакции (Szumowski, Troemel, 2015).

Основным инструментом прямого регулирующего воздействия внутриклеточных паразитов на клетку хозяина, предположительно, является секреция патогеном особых белковых молекул-эффекторов, способных вмешиваться в регуляторные пути и сигнальные каскады клетки хозяина. У представителей таксонов Apicomplexa и Kinetoplastida подобные белковые факторы патогенности являются предметом активного изучения в последние десятилетия (Ravindran, Boothroyd, 2008). Ранее мы идентифицировали ряд потенциально секреторных белков микроспоридии *Paranosema locustae* и продемонстрировали, что некоторые из них действительно секретуются паразитом в клетки хозяина – саранчи *Locusta migratoria* (Senderskiy et al., 2014). В рамках данной работы были изучены два секреторных фактора *P. locustae*: гексокиназа и α/β -гидролаза, а также протестированы различные модельные системы, подходящие для функционального анализа секреторных белков микроспоридий. Последовательности, кодирующие изучаемые белки паразита, были амплифицированы и клонированы в составе векторов pPic3.5 и pIEх-4, что позволило осуществить гетерологичную экспрессию данных молекул в дрожжевых клетках *Pichia pastoris* и культуре клеток насекомых sf9. Локализация белков микроспоридии в клетках sf9 соответствовала таковой в зараженных клетках саранчи *in vivo*, что было показано с помощью иммунофлюоресцентной микроскопии с применением ранее полученных антител. Мы продемонстрировали, что изучаемые молекулы связаны с различными компартментами клетки хозяина, гексокиназа *P. locustae* накапливается в ядрах клеток насекомых, тогда как α/β -гидролаза демонстрирует связь с их митохондриями. Вероятно, обе молекулы задействованы в процессе стимуляции системы энергетического метаболизма клетки насекомого-хозяина, как на уровне транскрипции генов (гексокиназа), так и на уровне прямого преобразования промежуточных субстратов липидного обмена (α/β -гидролаза).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 15-34-20567 мол_а_вед, 15-04-04968 А).

Список литературы

- Ravindran S., Boothroyd J. Secretion of proteins into host cells by Apicomplexan parasites // Traffic. – 2008. – Vol. 9, iss. 5. – P. 647–656
Senderskiy I.V., Timofeev S.A., Seliverstova E.V., Pavlova O.A., Dolgikh V.V. Secretion of

Antonospora (Paranosema) locustae proteins into infected cells suggests an active role of microsporidia in the control of host programs and metabolic processes // PLoS One. – 2014. – Vol. 9, iss. 4. – P. e93585.

Szumowski S.C., Troemel E.R. Microsporidia-host interactions // Current Opinion in Microbiology. – 2015. – Vol. 26. – P. 10–16. doi: 10.1016/j.mib.2015.03.006.

Vavra J., Larsson J.I. R. Structure of Microsporidia // Microsporidia: pathogens of opportunity. – USA : Wiley-Blackwell, 2014. – P. 1–70.

MOLECULAR BASIS OF HOST-PARASITE INTERACTIONS BETWEEN MICROSPORIDIA AND INSECTS

S.A. Timofeev, I.V. Senderskiy, A.A. Tsarev, V.V. Dolgikh

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Pushkin, Russia, ts-bio@yandex.ru

Microsporidia comprise a group of fungi-related obligate intracellular eukaryotic pathogens with extremely wide host range: from protists to mammals. Adaptation to intracellular parasitism drive these parasites towards significant reduction and modification of the genome and functional apparatus, which causes extreme depending on the host cell, as well as sophisticated host-parasite relationships. The main tool of the direct regulatory impact of microsporidia on the host cell apparently is the secretion of the special protein effectors capable to interfere in regulatory and signaling pathways of the host cell. In this research we analyzed two secretory proteins of locust parasite microsporidium *Paranosema locustae*: hexokinase and α/β -hydrolaze. We demonstrated that these molecules have a different localization in the host cells; hexokinase was accumulated in its nuclei, whereas α/β -hydrolaze has a mitochondrial location.

УДК 576.895.122:577.21:592/599

БАРКОДИНГ ПОПУЛЯЦИЙ И ВЕРИФИКАЦИЯ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ДИПЛОСТОМ (TREMATODA: DIPLOSTOMIDAE) БЕЛАРУСИ

Г.Г. Хрисанфова¹, Л.Н. Акимова², Л.В. Можаровская^{1,3}, Т.В. Жукова⁴, Е.И. Бычкова²,
А.А. Вергун^{1,3}, С.К. Семенова¹

¹Институт биологии гена РАН, Москва, Россия; hgalina@mail.ru

²ГНПО «Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по биоресурсам»,
г. Минск, Республика Беларусь

³Московский педагогический государственный университет, г. Москва, Россия

⁴Учебно-научный центр "Нарочанская биологическая станция" имени Г.Г. Винберга»,
Минская область, Республика Беларусь

В настоящее время молекулярно-генетические исследования являются необходимым дополнением при изучении морфо-экологической дифференциации и филогении любых организмов, включая плоских паразитических червей-трематод. Полиморфные ДНК-маркеры пригодны для видовой идентификации червей на всех стадиях сложного жизненного цикла, для изучения путей трансмиссии паразита, особенно при сравнении популяций из географически удаленных и/или разобщенных частей ареала. Существенную роль они играют при сравнении

гостальной и тканевой специфичности, а также при изучении взаимодействия в системе паразит-хозяин и установления филогенетических взаимосвязей.

Особый эпизоотологический интерес вызывают представители сем. Diplostomidae, являющиеся возбудителями диплостомозов рыб и птиц. Они характеризуются триксенным жизненным циклом, включающим промежуточного (пресноводные моллюски), дополнительного (рыбы и круглоротые) и дефинитивного (рыбоядные птицы) хозяев. Семейство включает до 40 видов, однако их высокая морфологическая изменчивость на всех стадиях жизненного цикла затрудняет идентификацию и таксономическое определение. Поэтому в последнее время для генетической дифференциации используют наряду с ядерными рибосомными маркерами последовательности митохондриального гена *cox1* (генетический «баркодинг»). Относительно недавно эти гены использованы для дифференциации видов и линий рода *Diplostomum*, обнаруженных в Северной Америке, Китае (Locke et al., 2015), Центральной и Северной Европе (Blasco-Costa et al., 2014; Georgieva et al., 2013; Selbach et al., 2015). Однако популяции и изоляты диплостом Восточной Европы до сих пор остаются неизученными.

Цель настоящей работы состояла в определении последовательностей *cox1* у церкарий, метацеркарий и марит трематод рода *Diplostomum*, собранных в четырех водоёмах Республики Беларусь (озера Нарочь и Большие Швакшты, водохранилище Дрозды (Минск), река Припять). ДНК выделяли из церкарий, паразитирующих в пресноводных моллюсках родов *Lymnaea* и *Radix* (n=13); 18 метацеркарий, инфицирующих 8 видов карповых рыб (сем. Cyprinidae) и трехиглую колюшку (сем. Gasterosteidae); 13 марит, обнаруженных в кишечнике утиных птиц (*Anas platyrhynchos*) и чаек (*Larus canus*, *L. ridibundus*). Для определения видового статуса исследуемых изолятов использовали известные гаплотипы диплостом, обитающих на территории Голарктики. Они представляют пять валидных видов (*D. spathaceum*, *D. pseudospathaceum*, *D. indistinctum*, *D. huronense*, *D. parviventosum*), 5 не идентифицированных линий (*D. sp.* LIN2 – LIN6). Кроме того, на территории Канады были обнаружены еще 15 не идентифицированных видов – *Diplostomum* sp.1– sp.15 (Blasco-Costa et al., 2014; Georgieva et al., 2013; Locke et al., 2015; Selbach et al., 2015). В этот набор известных гаплотипов вошли также криптические виды и линии, которые на основании генетического сходства объединяют в видовые комплексы ‘*D. mergi*’ (линии *D. mergi* 2 – *D. mergi* 4) (Blasco-Costa et al., 2014; Locke et al., 2015), ‘*D. baeri*’ (*D. baeri* 1, *D. baeri* 2) (Blasco-Costa et al., 2014), ‘клада Q’ или *D. sp.* Q (Blasco-Costa et al., 2014; Locke et al., 2015) и комплекс ‘*D. indistinctum*’ (*D. indistinctum* + *D. sp.*1) (Selbach et al., 2015).

Нами показано, что церкарии и метацеркарии диплостом из Беларуси принадлежат к двум широко распространенным в Евразии видам, *D. pseudospathaceum* и *D. spathaceum*, и к линии 2 комплекса ‘*D. mergi*’. Кроме того, нами обнаружены церкарии линий *D. sp.* LIN4 и метацеркарии *D. sp.* LIN2 и LIN6, зарегистрированных ранее в Исландии (Georgieva et al., 2013).

В чайках *L. ridibundus* паразитировали мариты *D. pseudospathaceum* и *D. spathaceum*, а у *L. canus* – *D. pseudospathaceum*, *D. spathaceum* и исландская линия *D. sp.* LIN4. Ранее оба широко распространенных вида диплостом были генотипированы в Европе на чайках *L. cachinnans* и *L. argentatus* (Blasco-Costa et al., 2014), а LIN4 была представлена только церкариями или метацеркариями (Georgieva et al., 2013). Единственная марита из утки *A. platyrhynchos* (озеро Нарочь) принадлежала к виду *D. spathaceum*.

Как и во всех европейских водоемах, церкарии *D. pseudospathaceum* обнаружены в моллюсках *L. palustris* и *L. stagnalis*. Церкарии *D. spathaceum*, помимо обычного в Европе моллюска *R. auricularia*, впервые зарегистрированы в другом виде рода *Radix* – *R. ampla*. На этом же виде *R. ampla* нами впервые обнаружены церкарии одной из линий комплекса ‘*D. mergi*’ (*D. mergi* 2) и *D. sp.* LIN4, которые в Центральной Европе инфицируют моллюсков *R. auricularia* (Locke et al., 2015) и *R. peregra* (Georgieva et al., 2013) соответственно.

С использованием баркодинга нами впервые подтверждено широкое распространение *D. pseudospathaceum* и *D. spathaceum* на представителях карповых рыб (8 видов сем. Cyprinidae – *Leuciscus idus*, *L. leuciscus*, *Alburnus alburnus*, *Abramis brama*, *A. ballerus*, *Rutilus rutilus*, *Neogobius fluviatilis*, *Chondrostoma nasus*). Показана также возможность паразитирования

метацеркарий *D. sp. LIN2* не только на рыбах сем. Salmonidae и Gasterosteidae (Georgieva et al., 2013), но и на Cyprinidae.

Метацеркарии *D. mergi* из хрусталика уклей *Alburnus alburnus* и церкарии из моллюска *R. ampla* (озеро Нарочь) имеют 100% сходство с известными последовательностями европейской церкариальной линии *D. mergi* 2. Интересно, что последовательность сох1 третьего изолята *D. mergi* из леща *Abramis brama*, найденного нами также на оз. Нарочь, характеризуется наличием трех специфичных замен по сравнению с гаплотипами линии *D. mergi* 2.

Таким образом, с использованием последовательности сох1 (баркодинга) нам удалось оценить видовое разнообразие диплостом на территории Беларуси на всех стадиях жизненного цикла паразита и получить новые данные о промежуточных, дополнительных и дефинитивных хозяевах для *D. mergi*, *D. sp. LIN2* и *D. sp. LIN4*.

Работа частично финансируется грантами РНФ №14-14-00832 и ИШ-8612.2016.4.

Список литературы

Blasco-Costa I., Faltyńkova A., Georgieva S., Skirnisson K., Scholz T., Kostadinova A. Fish pathogens near the Arctic Circle: molecular, morphological and ecological evidence for unexpected diversity of *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) in Iceland // International Journal for Parasitology. – 2014. – Vol. 44, iss. 10. – P. 703–715.

Georgieva S., Soldanova M., Perez-del-Olmo A., Dangel D., Sitko J., Sures B., Kostadinova A. Molecular prospecting for European *Diplostomum* (Digenea: Diplostomidae) reveals cryptic diversity // International Journal for Parasitology. – 2013. – Vol. 43, iss. 1. – P. 57–72.

Locke S. A., Al-Nasiri F.S., Caffara M., Drago F., Kalbe M., Lapierre A.R., McLaughlin J.D., Overstreet R.M., Souza G.T.R., Takemoto R.M., Marcogliese D.J. Diversity, specificity and speciation in larval Diplostomidae (Platyhelminthes: Digenea) in the eyes of freshwater fish, as revealed by DNA barcodes // International Journal for Parasitology. – 2015. – Vol. 45, iss. 13. – P. 841–855.

Selbach C., Soldanova M., Georgieva S., Kostadinova A., Sures B. Integrative taxonomic approach to the cryptic diversity of *Diplostomum* spp. in lymnaeid snails from Europe with a focus on the '*Diplostomum mergi*' species complex // Parasites & Vectors. – 2015. – Vol. 8, iss. 1. – P. 1–21.

THE BARCODING OF POPULATIONS AND VERIFICATION OF DIPLOSTOME (TREMATODA: DIPLOSTOMIDAE) LIFE CYCLES IN BELARUS

G.G. Chisanfova¹, L.N. Akimova², L.V. Mozharovskaya^{1,3}, T.V. Zhukova⁴, E.I. Bychkova²,
A.A. Vergun^{1,3}, S.K. Semyenova¹

¹Institute of Gene Biology RAS, Moscow, Russia, hgalina@mail.ru

²Scientific and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Biological Resources, Minsk, Belarus

³Moscow State Pedagogical University, Moscow, Russia

⁴Educational and Scientific Center “Naroch biological station” named after G.G. Vinberg, Minsk Region, Belarus

Species diversity of diplostomes (Trematoda: Diplostomidae) from four reservoirs in Belarus was for the first time investigated by using sequences of barcode region of the *cox1* mitochondrial gene obtained from the different life-cycle stages of parasite. Six species of *Diplostomum* were found (*D. pseudospathaceum*, *D. spathaceum*, *D. mergi* 2, *D. sp. LIN2*, *D. sp. LIN4*, *D. sp. LIN6*). New data on the first and second intermediate host species as well as definite host ones for three diplostome species *D. mergi*, *D. sp. LIN2* и *D. sp. LIN4* are obtained also in our study.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПАРАЗИТИЗМА

УДК 576.895.121:591.4:597.556.31(265.54)

МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОСТУПАТЕЛЬНОГО ДВИЖЕНИЯ ПЛЕРОЦЕРКОИДА *NYBELINIA SURMENICOLA* (ТРИПАНОРИНХА: TENTACULARIOIDEA)

И.И. Гордеев¹, Н.М. Бисерова²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии, г. Москва, Россия; gordeev_ilya@bk.ru

²Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва, Россия; nbiserova@yandex.ru

Наличие у ленточных червей сложных жизненных циклов, предполагающих активное перемещение личинок и взрослых особей внутри хозяина, делает интересным морфофункциональный анализ, способный дать ответ на вопрос как и при помощи каких органов и тканей они выполняют присущий им репертуар движений. Одним из интересных объектов исследования для этого являются трипаноринхи, имеющие сложный жизненный цикл и способные к активному перемещению.

Материалом для работы служили плероцеркоиды *Nybelinia surmenicola*, собранные в Японском море из стенки желудка южного одноперого терпуга (*Pleurogrammus azonus*) в сентябре 2010 г. С помощью прижизненной видеосъемки в физиологическом растворе в чашках Петри было изучено движение плероцеркоидов *Nybelinia surmenicola* Okada in Dollfus, 1929, только что выделенных из стенки желудка южного одноперого терпуга *Pleurogrammus azonus* Jordan & Metz, 1913, пойманного в бухте Восток Японского моря. Тонкое строение внутренних органов изучали методами световой и электронной микроскопии.

Сколекс *N. surmenicola* вооружен четырьмя хоботками и имеет четыре ботрии с простым краем, без лакун. С помощью видеосъемки (1 час) мы установили, что плероцеркоид может перемещаться на значительное расстояние, осуществляя направленное движение вперед и пересекая чашку Петри за относительно короткое время. Наблюдения показали, что в процессе движения плероцеркоид использует одну пару ботрий для скольжения по поверхности, а другую для мышечных толчков, сокращая внутреннюю мускулатуру тела. Движение происходит следующим образом: в начале вентральные ботрии скользят по поверхности чашки, затем мышцы дорсальных ботрий и поперечные мышцы сколекса сокращаются и продвигают вперед дорсальную ботрию и все тело. Затем мускулатура сокращается, вентральная ботрия толкается вперед и начинается новый цикл скольжения.

Исследования ультраструктуры покровов *N. surmenicola* выявили складчатое строение тегумента ботрий, который поддерживается многослойным, мощно развитым базальным матриксом и дополнительными слоями кольцевых, продольных и косых мышц стенки тела (Гордеев, 2016). На поверхности тегумента имеются чешуевидные и щетинковидные микротрихии фиксаторного типа, заякоренные в цитоплазме тегумента фирилляными белками (Biserova et al., 2016). Подобные структуры описаны у трипаноринх рода *Nybelinia* (Palm, 2004). Расположение в виде правильных рядов и ультраструктура чешуевидных микротрихий доказывает их участие в движении сколекса по поверхности и противодействие реверсивному скольжению ботрий. Хоботки при этом могут вворачиваться и выворачиваться, как все сразу, так и по одному. При контакте с плотными тканями хозяина они осуществляют первичную пенетрацию и подтягивание остального тела.

Сложный репертуар движения, выполняемый *N. surmenicola*, происходит, в том числе, при участии внутренней мускулатуры сколекса и координируется сложно организованной передней частью нервной системой плероцеркоидоиды. Кроме мускулатуры стенки тела (или покровной мускулатуры) в сколексе имеются разнообразные мышцы, образующие внутреннюю специализированную мускулатуру хоботкового аппарата и ботрий. Мускулатура

ботрий состоит из нескольких слоев кольцевых, продольных и косых мышечных волокон, которые прикрепляются к многослойной базальной пластине тегумента, но не имеют собственной опорной пластинки. Внутренняя мускулатура сколекса усложнена наличием внутреннего мышечного кольца, которое окружает хоботковые влагалища и мозг нибелинии. Мышечное кольцо состоит из продольных и радиальных мышечных тяжей, которые защищают мозг и участвуют в работе хоботкового аппарата. Мозг включает не менее 9 нейропилей и разные его части дают начало нервам, иннервирующим мускулатуру ботрий, хоботкового аппарата, мускулатуру кожно-мышечного мешка и мышечного кольца.

Подобная организация мышечного аппарата и тегумента позволяет нибелинии выполнять сложный репертуар поступательного движения, впервые описанного для цестод. Такой тип движения называется «перистальтическая волна». Как показали наши эксперименты, плероцеркоид может перемещаться на значительное расстояние, осуществляя направленное движение вперед. В условиях печеночных протоков, плотной мускулатуры костистых рыб и т.п. обе пары ботрий своей работой, совокупно с пассивным действием микротрихий вминают тело плероцеркоида в хозяина, находясь при этом под большой нагрузкой и давлением тканей хозяина.

Плероцеркоиды трипаноринх обладают весьма сложным прикрепительным аппаратом, который включает как мышечные органы (ботрии, бульбусы, ретракторы), так и твердые крючья хоботков. Степень подвижности сколекса и репертуар движений плероцеркоида *N. surmenicola* многократно выше по сравнению с цестодами других отрядов. Попадая в окончательного хозяина, акул, плероцеркоид активно продвигается через своего проглоченного промежуточного хозяина, часто – крупную рыбу с большой мышечной массой, и достигает видоспецифичного участка обитания в окончательном хозяине. Передвигаясь в спиральном клапане хрящевых рыб, плероцеркоид в итоге прикрепляется к определенной складке, где остается до полового созревания.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты № 14-04-31950; 15-04-03785; и 15-04-0264515.

Список литературы

Гордеев И.И. Микроскопическая анатомия цестод отрядов Trypanorhyncha и Diphyllbothriidea : автореф. дис... канд. биол. наук: 03.02.04. – Москва, 2016. – 24 с.

Biserova N.M., Gordeev I.I., Korneva J.V. Where are the sensory organs of *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha)? A comparative analysis with *Parachristianella* sp. and other trypanorhynchean cestodes // Parasitol. Res. – 2016. – Vol. 115, iss. 1. – P. 131–141.

Palm H.W. The Trypanorhyncha Diesing, 1863. – Bogor, Indonesia : PKSPL-IPB Press, 2004. – 710 p.

MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF NYBELINIA SURMENICOLA (TRYPANORHYNCHA: TENTACULARIOIDEA) FORWARD MOVEMENT

I.I. Gordeev¹, N.M. Biserova²

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Moscow, Russia; gordeev_ilya@bk.ru

²Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Moscow, Russia; nbiserova@yandex.ru

Tapeworms have complicated lifecycles that imply active movement of larvae and adult worms inside a host. Morphological and functional analysis which would lead to the understanding what organs and tissues cestodes use to perform their repertoire of movements was done. Plerocercoid of *Nybelinia surmenicola* from the Japan Sea was studied using light and electron microscopy. Anatomy of nervous system has a complicated structure with several neuropiles that allow it to coordinate the harmonious work of inner muscular bundles, rhynchal system, bothriac and skin-muscular sac. Inner muscles form a special protective “muscular ring” around four proboscises and the brain.

**СТРОЕНИЕ ТЕГУМЕНТА И СЕНСОРНЫХ ОРГАНОВ
NYBELINIA SURMENICOLA (TRYPANORHYNCHA, TENTACULARIOIDEA)**

И.И. Гордеев, Н.М. Бисерова

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова,
биологический факультет, г. Москва, Россия; nbiserova@yandex.ru

В литературе очень мало данных о строении цестод сем. Tentaculariidae. На сегодняшний день нет ни одной публикации с описанием нервной системы и сенсорных органов у взрослых или личинок этих цестод. Отрывочные сведения о тонком строении тегумента и микротрихий *Nybelinia queenslandensis* (Jones, Beveridge 1998) и *Tentacularia coryphaenae* (Palm 2004; Palm et al, 2000) указывают на существенные отличия в строении представителей Tentaculariidae от других семейств. Целью данной работы было изучить тонкое строение тегумента у плероцеркоидов *N. surmenicola* Okada in Dollfus, 1929, выявить сенсорные органы на сколексе и описать их ультраструктуру. Материалом для работы служили плероцеркоиды *N. surmenicola*, собранные в Японском море из стенки желудка *Pleurogrammus azonus* в сентябре 2010 года и зафиксированные для электронномикроскопических исследований по стандартной методике.

Тегумент *N. surmenicola* имеет нетипичное складчатое строение. В области ботрий, наружная цитоплазма тегумента представлена *высокими апикальными гребнями и глубокими базальными складками*. На вершине апикальных гребней имеются трубчатые микротрихии, в основании гребней - мощные электронно-плотные чешуевидные микротрихии. Базальная мембрана тегумента образует ячеистую систему инвагинаций и базальных складок; цитоплазма базальных складок погружена под базальную пластинку до поверхности продольных мышечных волокон. Пространство между базальными складками тегумента заполнено мощно развитым опорным матриксом; толщина базальной пластинки составляет более 0,5 мкм. Опорные фибриллы базального матрикса расположены слоями под углом в 45 – 90 градусов друг к другу. Многослойная базальная пластинка не отмечена у других цестод и выполняет опорную функцию для подвижных складок наружного слоя цитоплазмы тегумента. Цитоны тегумента глубоко погружены под базальную пластинку и слои кольцевой и продольной мускулатуры покровов, располагаясь между волокнами продольного слоя мышц. Клетки имеют неправильную форму, содержат цитоплазму средней электронной плотности с большим количеством митохондрий и мелкими электронно-светлыми вакуолями. Мускулатура покровов состоит из нескольких слоев. Под многослойной базальной пластинкой лежат тяжи кольцевой и продольной мускулатуры, глубже располагаются слои косых мышц, которые в ботриях, образуют мощную сеть перекрещенных волокон. В тегументе ботрий обнаружено три типа микротрихий: трубчатые, щетинковидные и чешуевидные; в апикальной области сколекса, ниже ботрий, и на заднем конце тела расположены только трубчатые микротрихии. *Трубчатые микротрихии* стоят очень плотно, в виде щеточной каймы. На ботриях они занимают апикальную поверхность гребней. Диаметр трубчатых микротрихий 0,1 мкм, длина 1,6–2,8 мкм. Число микротрихий на 1 мкм² на поверхности ботрий 30 шт., на теле – 62 шт. Цитоплазматическая светлая базальная часть трубчатых микротрихий составляет около 3/4 общей длины и отделена от электронноплотной апикальной части базальной пластинкой. *Чешуевидные электронноплотные микротрихии* имеют форму уплощенной и слегка изогнутой чешуйки на тонкой ноже, заостренной на апикальном конце. Они целиком состоят из электронно-плотного материала, цитоплазматическая базальная часть отсутствует. Длина пластинки достигает 4 – 5 мкм, диаметр у основания 0,1 мкм, максимальная ширина пластинки 0,45 – 0,55 мкм. Чешуевидные микротрихии расположены упорядоченными рядами между гребнями цитоплазмы и опираются на них своей вогнутой поверхностью. Они прочно укреплены в тегументе: у их основания имеется заметная концентрация электронно-плотного фибриллярного матрикса. *Щетинковидные микротрихии* электронноплотные, имеют форму

волоса. Они встречаются на апикально-медианной поверхности ботрий, на одинаковом расстоянии, перемежаясь с несколькими рядами трубчатых микротрихий. Диаметр 0,07 мкм, длина 5 мкм. Щетинковидные микротрихии, так же как чешуевидные, не имеют разделительной базальной пластинки.

Сенсорные органы. Изучение сколекса на сканирующем электронном микроскопе показало, что поверхность тегумента ботрий ровная, гладкая. На ботриях не обнаружены выступающие над поверхностью микротрихий конические или куполообразные сенсорные папиллы, характерные для трипаноринх других семейств или ресничные рецепторы. В результате обследования серий срезов с пяти сколексов *N. surmenicola*, было найдено только одно свободное нервное окончание, расположенное в складке апикального отдела ботрии. Безресничное нервное окончание в виде расширенной бульбы дендрита проходит под базальной мембраной тегумента и образует с ней серию контактов. В апикальной области нервного окончания имеется электронно-плотный диск и три электронно-плотных опорных кольца, подстилающих септированные десмосомы. Центральная часть бульбы заполнена мощным широким корешком и митохондриями. На исследованных нами участках тегумента сколекса *N. surmenicola* ресничные нервные окончания отсутствовали.

Строение тегумента *N. surmenicola* отличается от ранее исследованных видов трипаноринх. На поверхности тегумента *N. queenslandensis* описаны два типа фиксаторных микротрихий, один из которых встречается на ботриях, другой приурочен к краям ботрий (Jones, Beveridge, 1998), тогда как у *N. surmenicola* найден только один тип фиксаторных микротрихий, имеющих форму чешуйки. Характерной чертой фиксаторных микротрихий у данных двух видов является отсутствие цитоплазматической базальной части; разделительная пластинка так же не обнаружена. Это отличает фиксаторные микротрихии *Nybelinia* от других представителей отряда: у многих трипаноринх показано наличие полимикротрихий с расщепленным «пальчатым» краем (Бисерова 1987; Palm, 2004; Palm et al., 2000), у *N. surmenicola* подобные полимикротрихии отсутствуют. Отличительной чертой тегумента сколекса *N. surmenicola* является складчатая цитоплазматическая пластинка с многослойным, мощно развитым базальным матриксом, поддерживающим базальные складки тегумента.

Одним из удивительных отличий *N. surmenicola* от других трипаноринх служит отсутствие ресничных сенсорных окончаний на ботриях плероцеркоида. При подробном исследовании обнаружен единственный безресничный рецептор, расположенный под тегументом в слоях мощной базальной пластины. Эти факты противоречат данным о распределении свободных нервных окончаний на сколексе у других трипаноринх (Бисерова 1987; Casado et al., 1999; Biserova et al., 2016). Все исследователи, изучавшие тегумент сколекса и края ботрий, находили многочисленные ресничные или безресничные рецепторы, прободающие тегумент насквозь или располагающиеся под цитоплазмой тегумента. Как ни странно, у *N. queenslandensis* (Jones, Beveridge, 1998) и *Tentacularia coryphaenae* (Palm, 2004; Palm et al., 2000) сенсорные структуры до сих пор не обнаружены. Возможно, данный факт свидетельствует о другом типе паразито-хозяйинных отношений между плероцеркоидом и костистыми рыбами или окончательным хозяином. Пытаясь ответить на вопрос, почему не найдены ресничные рецепторы в тегументе ботрий *N. surmenicola*, мы оперируем следующими фактами. На сколексе имеются области тегумента, специализированные к осуществлению фиксаторной, присасывательной, трофической или адгезивной функций, на которых сенсорные органы встречаются намного реже. Крупные чешуевидные микротрихии плотно, как черепица, покрывают поверхность ботрий *N. surmenicola*, и за счет тонкой ножки-основания являются подвижными структурами, которые закорены в цитоплазме опорными фибриллярными белками. По-видимому, отсутствие ресничных нервных окончаний в цитоплазме тегумента можно объяснить высокой механической нагрузкой на покровы плероцеркоида при движении в мышечных слоях костистых рыб.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты № 15-04-03785 и 15-04-0264515.

Список литературы

Бисерова Н.М. Полиморфизм покровов плероцеркоидов и половозрелых *Grillotia erinaceus* (Trypanorhyncha) // Паразитология. – 1987. – Т. 21, №1. – С. 26–34.

Biserova, N.M., Gordeev, I.I., Korneva, J.V. Where are the sensory organs of *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha)? A comparative analysis with *Parachristianella* sp. and other trypanorhynchean cestodes // Parasitology Research. – 2016. – Vol. 115, iss. 1. – P. 131–141.

Casado N., Moreno M., Urrea-Paris M., Rodriguez-Caabeiro F. Ultrastructural study of the papillae and presumed sensory receptors in the scolex of the *Gymnorhynchus gigas* plerocercoid (Cestoda: Trypanorhyncha) // Parasitology Research. – 1999. – Vol. 85, iss. 12. – P. 964–973.

Jones M.K., Beveridge I. *Nybelinia queenslandensis* sp. n. (Cestoda: Trypanorhyncha) parasitic in *Carcharhinus melanopterus*, from Australia, with observations on the fine structure of the scolex including the rhyncheal system // Folia Parasitologica. – 1998. – Vol. 45, iss. 4. – P. 295–311.

Palm H.W. The Trypanorhyncha Diesing, 1863. – Bogor : PKSPL-IPB, 2004. – 710 p.

Palm HW, Mundt U, Overstreet R Sensory receptors and surface ultrastructure of trypanorhynch cestodes // Parasitology Research. – 2000. – Vol. 86, iss. 10. – P. 821–833.

THE TEGUMENT AND SENSORY ORGAN ULTRASTRUCTURE IN *NYBELINIA SURMENICOLA* (TRYPANORHYNCHA, TENTACULARIOIDEA)

N.M. Biserova, I.I. Gordeev

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; nbiserova@yandex.ru

The tegument and sensory organs of *Nybelinia surmenicola* (Cestoda, Trypanorhyncha) were studied with the aim of ultrastructural description and a comparative analysis. The *N. surmenicola* plerocercoid lacks papillae with sensory cilia on the bothria adhesive surface. The unciliated sensory organ contains the central electron-dense disc, three dense supporting rings, broad root and locates in the basal matrix under the tegument. The tegument has a number of ultrastructural features which makes it significantly different from other Trypanorhyncha: i) the tegumental cytoplasm has a plicated constitution in a form of high apical and deep basal folds; ii) numerous layers of the basal matrix are presented in subtegument; iii) the squamiform and bristle-like microtriches lack the base and the basal plate. In comparison with other Trypanorhyncha, all *Nybelinia* species studied have less quantity of the bothrial sensory organs. This fact may reflect behavioral patterns as well as phylogenetic position of *Nybelinia* into Trypanorhyncha.

УДК 576.895.133(268.46)

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛЕМНИСКОВ СКРЕБНЕЙ *ECHINORHYNCHUS GADI* (ACANTHOSEPHALA: ECHINORHYNCHIDAE)

А.В. Дюмина¹, С.В. Щенков²

¹Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
кафедра зоологии, г. Санкт-Петербург, Россия; d_alexia@mail.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных,
г. Санкт-Петербург, Россия; sergei.shchenkov@gmail.com

Скребни (Acanthosephala) – облигатные эндопаразиты кишечника позвоночных животных, промежуточными хозяевами которых являются различные членистоногие (Петроченко, 1956). Представители типа Acanthosephala включены в группу Syndermata,

основным признаком которой является характерное строение покровного синцития – синдермиса. Принципиальным отличием синдермиса от других синцитиальных покровов является расположение ядер непосредственно в толще покрова, а также наличие так называемого интрасинцитиального уплотнения - цитоскелетного образования, лежащего в цитоплазме синцития (Рупперт и др, 2008). Синдермис скребней обладает рядом характерных черт. В нём присутствует так называемая лакунарная система – сеть обособленных элементами цитоскелета участков цитоплазмы, внутри которых находятся ядра синцитиального покрова (Amin et al., 1993).

Традиционно, тело скребней подразделяют на два отдела – метасому и пресому. Собственно туловище скребней – метасома – включает почти все внутренние органы животного (мускулистое влагалище хоботка, органы половой системы, лигамент). Пресома включает в себя прикрепительный орган – хоботок, связанную с ним мускулатуру, церебральный ганглий и зону перехода между хоботком и метасомой. Благодаря наличию изолирующего контакта между покровами метасомы и пресомы, их лакунарные системы оказываются обособленными (Петроченко, 1956).

У задней границы пресомы (вблизи опоясывающего контакта) представителей рода *Echinorhynchus* находятся парные впячивания в полость тела – лемниски. Они погружены в внутрь тела животного, достигая иногда уровня задней границы передней четверти метасомы (у самцов с сократившимся телом). На протяжении долгого времени функция этих образований оставалась неизвестной, и на данный момент она по-прежнему является предметом дискуссий. Общепринятым, но крайне спорным и маловероятным является предположение об участии лемнисков в работе гидравлической системы хоботка (Рупперт и др., 2008).

Существует ограниченное число работ, посвящённых морфологии и ультраструктуре лемнисков (см., напр., Amin et al., 1993). Но выводы об их строении и функциях сделаны только на основании исследований с помощью гистологических методик и трансмиссионной электронной микроскопии. Трёхмерной реконструкции строения лемнисков ранее не проводилось.

Целью исследования стала реконструкция ядерного аппарата покровов и пространственной организации лемнисков представителей вида *Echinorhynchus gadi* Müller, 1776. Для достижения цели поставлены следующие задачи: визуализировать строение ядерного аппарата покровов *E. gadi* с помощью методов конфокальной микроскопии и локализовать ядра в покровах тела *E. gadi*, а также по гистологическим срезам локализовать лемниски в теле *E. gadi* и реконструировать их лакунарную систему.

Нами были исследованы 15 представителей вида *E. gadi*, извлечённых из кишечника *Gadus morhua*, пойманных 29.07.15 в Южной губе о. Ряжков (67°00'21.4"N, 32°34'47.7"E), Кандалакшский залив Белого моря. Были зафиксированы особи от 10 до 35 мм, самцы и самки. Гельминты были окрашены ДНК-специфичным красителем Hoechst по стандартной методике. Окрашенные образцы подвергнуты микроскопированию на мультифотонном конфокальном лазерном микроскопе Leica TCS SP5 MP. Полученные изображения обработаны с помощью программы ImageJ.

Также исследованы особи, извлечённые из кишечника *Gadus morhua*, пойманных 15.08.2015 г. в районе о. Средний (66°17'05.6"N, 33°50'17.4"E), Кандалакшский залив Белого моря. После фиксации в смеси Буэна скребни подвергнуты заливке в гистомикс по стандартной методике. Полученные серии поперечных срезов окрашивали гематоксилином Эрлиха и изучали с помощью оптического микроскопа Leica DM 1000. По полученным срезам была проведена объёмная реконструкция с помощью оптического микроскопа Zeiss и рисовального аппарата PA-7.

Лемниски, являясь производными пресомы, залегают в переднем отделе метасомы. На уровне передней трети влагалища хоботка от границы метасомы и пресомы мышцы-ретракторы лемнисков переходят в состав мускулатуры стенки тела.

В покровах метасомы залегают очень большое число ядер (общее количество у крупных особей может превышать 600 шт.) двух основных типов. Ядра первого типа имеют относительно небольшие размеры (1–6 мкм) и разную форму – встречаются эллипсоидные, округлые, полигональные и сильно вытянутые. Ядра второго типа – это сильно

разветвленные образования, состоящие из нескольких терминальных расширений, связанных очень тонкими перетяжками. Такие ядра обычно залегают одновременно в нескольких лакунах синдермиса, при этом терминальные расширения их «ветвей» часто находятся далеко друг от друга.

Ядерный аппарат синдермиса пресомы организован иначе. В покровах хоботка и шейки не удалось обнаружить ни одного ядра. Но в каждом из двух лемнисков залегает по одному крупному лопастному ядру. Они обладают несколькими массивными отростками, которые придают им сложную объемную форму. Такая организация ядер лемнисков оказалась характерной для самцов и самок разных размеров – как крупных, так и небольших особей.

Согласно традиционным взглядам, сформированным благодаря гистологическим исследованиям, ядра в покровах эхиноренхин претерпевают фрагментацию по мере увеличения размеров тела животного и, следовательно, увеличения объема синдермиса (Marshall et al., 2013). Полученные нами результаты отчасти согласуются с этими данными. Одна из возможных трактовок наличия в покровах метасомы ядер разной формы и размеров – это постепенная фрагментация более крупных ядер на мелкие, сначала соединенные тонкими перетяжками, которые со временем прерываются. Небольшие ядра округлой, полигональной и эллипсоидной формы оказываются равномерно распределены по всей площади покров метасомы.

С другой стороны, ограниченная разрешающая способность конфокального микроскопа может не выявить всех связей между ядрами. Это означает, что те мелкие ядра, которые нами приняты за изолированные, на самом деле связаны с соседними посредством тонких отростков, которые просто не выявлены.

В свою очередь, ядра лемнисков у небольших, явно более молодых, и у крупных, зрелых особей сохраняют целостность. На срезах их перерезанные в разных направлениях отростки выглядят как отдельные мелкие ядра, возникшие в результате фрагментации. Ранее было показано, что такие ядра залегают внутри лакунарной системы лемнисков (Nicol, Holloway, 1968). Согласно эти данные с полученными нами результатами, можно сделать вывод, что сложная разветвлённая форма ядер лемнисков повторяет форму сети лакун.

Хотелось бы выразить благодарности администрации Кандалакшского государственного заповедника за предоставленную возможность осуществлять сбор и фиксацию материалов, а также ресурсному центру СПбГУ «Развитие молекулярных и клеточных технологий» за предоставленное оборудование и возможность осуществлять обработку материала. Также хотелось бы поблагодарить участников 51 Беломорской экспедиции лаборатории экологии морского бентоса (гидробиологии), в особенности Захаренкову Анну Сергеевну и Ищенко Илью Сергеевича за активную помощь в сборе материала, а также Кремнёва Георгия Артуровича за сбор и фиксацию материала на о. Средний. Отдельная глубокая благодарность от авторов – Добровольскому Андрею Александровичу, без руководства которого данная работа не была бы выполнена.

Список литературы

Петроченко В.И. Акантоцефалы (скребни) домашних и диких животных / под ред. К.И. Скрябина. – Москва : Изд-во АН СССР, 1956. – Т. 1. – 437 с.

Рупперт Э., Фокс Р., Барнс Р. Зоология беспозвоночных. Функциональные и эволюционные аспекты: в 4-х т. / под ред. А.А. Добровольского, А.И. Грановича. – Москва : Академия, 2008. – Т. 4. – 92 с.

Amin O.M., Whittaker F.H., Klueber K.M., Hoffpauir J. Ultrastructural changes in the body wall of *Neoechinorhynchus cylindratus* (Acanthocephala) Associated with Reproductive Activity // Trans. Am. Microsc. Soc. – 1993 – Vol. 112, no. 3 – P. 208–216

Beermann I., Arai H.P., Costerton J.W. The ultrastructure of the lemnisci and body wall of *Octospinifer macilentus* (Acanthocephala) // Can. J. Zool. – 1973. – Vol. 52, no. 5. – P. 553–555.

Marshall J., Call R.N., Nicholas W.L. Microspectrophotometric study of the DNA of the embryonic and larval nuclei of *Moniliformis dubius* (Acanthocephala) // J. Parasitol. – 2013 – Vol. 59, no 1. – P. 130–135.

Nikol B.B., Holloway H.L. Morphology of the Presoma of *Corynosoma hamanni* (Acanthocephala: Polymorphidae) // J. Morphol. – 1968. – Vol. 124, iss. 2. – P. 217–225.

STRUCTURAL ORGANIZATION OF ACANTHOCEPHALAN *ECHINORHYNCHUS GADI* (ACANTHOCEPHALA: ECHINORHYNCHIDAE) LEMNISCI

A.V. Diumina¹, S.V. Shchenkov²

¹Herzen State University, Department of Zoology, Saint-Petersburg, Russia, d_alexia@mail.ru;

²Saint-Peterburg State University, Department of Invertebrate Zoology,
Saint-Petersburg, Russia, sergei.shchenkov@gmail.com

The work is dedicated to the nuclear apparatus organization of acanthocephalan covers. The confocal laser microscopy in combination with standard histological methods were used to visualize the syndermis nuclei of *Echinorhynchus gadii*. The fundamental differences in the structure of metasomal syndermis nucleus and presomal lemniscii are shown.

УДК 576.895.121:591.18

СТРУКТУРНЫЙ АНАЛИЗ СЕНСОРНЫХ ОРГАНОВ ЦЕСТОД ОТРЯДА ТРИПАНОРХИНА НА ПРИМЕРЕ *PARACHRISTIANELLA* SP.

Ж.В. Корнева¹, Н.М. Бисерова²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
п. Борок, Россия; janetta@ibiw.yaroslavl.ru

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет;
г. Москва, Россия; nbiserova@yandex.ru

Цестоды, как и все неоцерматиды, имеют в тегументе (неоцермис) сенсорные органы в виде бесресничных, одностручковых или многостручковых скоплений свободных нервных окончаний. Ранее у трипанорхин были обнаружены закономерности распределения рецепторов на сколексе, сенсорные поля с регулярно расположенными сенсорными органами на краевых участках ботрий, а также колокализация сенсорных органов в тегументе с выходами фронтальных желез (Бисерова, 1991). Трипанорхинхи обладают сложным прикрепительным аппаратом, включающим сдвоенные ботрии и 4 вворачивающихся хоботка, которые могут сокращаться как попарно, так и поодиночке, что предполагает контроль со стороны нервной системы и сенсорных органов. Представленная работа посвящена выявлению структурных особенностей сенсорного аппарата трипанорхин.

При изучении половозрелых *Parachristianella* sp. (Eutetrarhynchoidea) мы выявили 7 типов свободных нервных окончаний, расположенных в наружной цитоплазме тегумента: 3 типа ресничных и 4 типа бесресничных.

1 тип. Ресничные нервные окончания имеют вытянутую форму терминального расширения дендрита (луковицы), расположенного в толще тегумента. Ресничка, (длиной 1,8 мкм, диаметром 0.24 мкм) возвышается над поверхностью микротрихий, а ее основание располагается в неглубокой ямке. Края ямки окружены воротничком тегумента, который

плотно прилегает к поверхностной мембране реснички. Апикальная поверхность дендрита связана с мембраной тегумента серией кольцевых контактов: септированной десмосомой, гемидесмосомой и протяженным неспециализированным контактом. Специализированные контакты подостланы двумя опорными кольцами электронно-плотного материала; кинетосома хорошо развита, корешок отсутствует. В теле луковицы имеются нейротрубочки, продолжающиеся в тонкую часть дендрита, многочисленные *круглые светлые везикулы* диаметром до 100 нм и митохондрии.

2 тип. Ресничные нервные окончания отличаются короткой расширенной ресничкой (0,6-0,8 мкм; диаметр 0,33 мкм) с одиночными микротрубочками, иногда широко отстоящими друг от друга; короткой кинетосомой и коротким корешком своеобразной формы. Наружная мембрана реснички у основания контактирует с воротничковым участком цитоплазмы тегумента. Кольцевая септированная десмосома подостлана одним опорным кольцом; гемидесмосома отсутствует; митохондрии не обнаружены. Расширенная часть дендрита содержит *гранулярные везикулы* диаметром до 100 нм. Суженный участок дендрита включает микротрубочки и более плотный, чем в бульбе, цитоплазматический матрикс.

3 тип. Ресничные нервные окончания имеют очень короткую, полностью погруженную в тегумент ресничку. Округлый апикальный кончик реснички расположен на уровне основания микротрубочек. Ресничка полностью окружена кольцом тегументальной цитоплазмы, обе мембраны параллельны и образуют десмосомо-подобный контакт; одно опорное кольцо подстилает септированную десмосому. Микротрубочки организованы по типу 9+4, кинетосома и корешок отсутствуют. Расширение дендрита лежит под базальной мембраной цитоплазмы тегумента и содержит *электронно-плотные везикулы* диаметром 70–110 нм.

4 тип. Безресничные нервные окончания расположены в толще цитоплазмы тегумента, близко к поверхностной мембране. Бульба дендрита содержит хорошо развитый корешок куполообразной формы, более плотный в дистальной части. Между мембраной тегумента и нервного окончания имеется широкая кольцевая септированная десмосома и два опорных кольца. Сложная система пучков корешковых филаментов связана с опорными кольцами десмосом как спицы в колесе. В центре апикальной поверхности дендрита между мембранами имеется микрополость, возможно, имеющая узкий капиллярный выход на поверхность тегумента. В цитоплазме нервного окончания встречаются микротрубочки, одиночные митохондрии и *светлые круглые везикулы* диаметром 60–80 нм.

5 тип. Безресничные нервные окончания характеризуются овально-вытянутой формой свободного нервного окончания, которое заполнено прозрачными овальными везикулами (80-110 нм), митохондриями и нейротрубочками. Изредка встречаются круглые везикулы с электронно-плотным центром. На апикальном конце окончания расположены две кольцевых полудесмосомы в виде опорных колец, над ними наблюдается уплотнение тегумента. Такие рецепторы обнаружены как на сколексе, так и на стробиле цестоды.

6 тип. Безресничные нервные окончания имеют расширенную булавообразную форму в апикальной части окончания и тонкий дендритный отросток, заполненный митохондриями. Корешок в виде параллельно расположенных филаментов, начинается от электронно-плотного апикального диска и продолжается в дендрит. Видоизмененное базальное тельце представлено отдельными электронно-плотными скоплениями.

7 тип. Безресничные нервные окончания обнаружены на стробиле и пронизывают тегумент в виде тонкого отростка, заполненного тонкогранулярным материалом. Кольцевая септированная десмосома, соединяющая нервное окончание с тегументом, подостлана одним опорным кольцом, напротив опорного кольца имеется уплотнение цитоплазмы тегумента. На поверхности тегумента, вокруг капиллярного углубления, обнаружено скопление тонкогранулярного секреторного материала.

Ранее сенсорные нервные окончания описаны у 9 видов цестод из отряда *Tyranorhyncha* (Бисерова, 1991; Casado et al., 1999; Palm et al., 2000). Показано, что на внутренней и внешней поверхностях ботрий сенсорные органы распределены диффузно, тогда как на краевых валиках ботрий они сконцентрированы и расположены более упорядоченно. У ряда видов имеются папиллы сенсорной природы на адгезивной поверхности ботрий. Исключение составляют цестоды рода *Nybelinia* (*Tentacularioidea*): у 3 видов ресничные сенсорные органы на ботриях до сих пор не обнаружены (Jones, Beveridge, 1998; Palm et al., 2000). При детальном изучении

ультраструктуры покровов сколекса *N. surmenicola* был обнаружен единственный безресничный рецептор, расположенный под базальным матриксом тегумента (Biserova et al. 2016). В противоположность *N. surmenicola*, ботрии *Parachristianella* sp. богато иннервированы; в тегументе ботрий расположены многочисленные свободные нервные окончания. Тела чувствительных нейронов лежат в латеральных и фронтальных долях мозга *Parachristianella* sp. (Бисерова, Корнева, 2012). По ультраструктурным характеристикам рецепторы *Parachristianella* sp. близки к описанным ранее у других цестод. В частности, рецептор 3-го типа *Parachristianella* sp. с короткой погруженной ресничкой, полностью соответствует по своему строению и составу везикул, описанному у *G. erinaceus* (Бисерова, 1991), и близок рецептору 2-го типа *Gymnorhynchus gigas* (Casado et al., 1999).

Проведенное исследование показало, что ультраструктурная организация сенсорных органов трипаноринх имеет много общих черт внутри класса Eucestoda. Наши данные свидетельствуют, что у представителей трипаноринх из сем. Eutetrarhynchoidea, ботрии выполняют сенсорную функцию, участвуя не столько в первичной адгезии, сколько в выборе места прикрепления к кишечнику хозяина.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, гранты №№ 14-01-31950; 15-04-03785; 15-04-0264515.

Список литературы

Бисерова Н.М. Распределение рецепторных образований и особенности ультратонкого строения нервной системы у представителей трех отрядов низших цестод // Журнал общей биологии. – 1991. – Т. 52. – № 4. – С. 551–563.

Бисерова Н. М., Корнева Ж. В. Реконструкция тонкого строения церебрального ганглия *Parachristianella* sp (Cestoda, Trypanorhyncha) // Зоол. журнал. – 2012. – Т. 91, № 3. – С. 259–272.

Biserova N.M., Gordeev I.I., Korneva J.V. Where are the sensory organs of *Nybelinia surmenicola* (Trypanorhyncha)? A comparative analysis with *Parachristianella* sp. and other trypanorhynchean cestodes // Parasitol. Res. – 2016. – Vol. 115, iss. 1. – №1. – P. 131–141.

Jones M.K., Beveridge I. *Nybelinia queenslandensis* sp. n. (Cestoda: Trypanorhyncha) parasitic in *Carcharhinus melanopterus*, from Australia, with observations on the fine structure of the scolex including the rhyncheal system // Folia Parasitologica. – 1998. – Vol. 45, iss. 4. – P. 295–311.

Casado N., Moreno M., Urrea-Paris M., Rodriguez-Caabeiro F. Ultrastructural study of the papillae and presumed sensory receptors in the scolex of the *Gymnorhynchus gigas* plerocercoid (Cestoda: Trypanorhyncha) // Parasitol. Res. – 1999. – Vol. 85, iss. 12. – P. 964–973.

Palm H.W., Mundt U., Overstreet R. Sensory receptors and surface ultrastructure of trypanorhynch cestodes // Parasitology. Research. – 2000. – Vol. 86, iss. 10. – P. 821–833.

THE STRUCTURAL ANALYSIS OF THE SENSORY ORGANS IN TRYPANORHYNCHAEAN CESTODE ON THE *PARACHRISIANELLA* SP. EXAMPLE

J.V. Korneva¹, N.M. Biserova²

¹I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters RAS
Borok, Russia; janetta@ibiw.yaroslavl.ru

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; nbiserova@yandex.ru

The sensory organs in tegument of adult *Parachristianella* sp. were studied. Numerous ciliated and unciliated receptors were found: six types on the bothria and one type in the strobila tegument. Analysis shows that ultrastructural constitution of cestodes' sensory organs in form of ciliated free nerve endings as well as unciliated basal nerve endings has many common features inside Eucestoda taxon.

For the family Eutetrarhynchoidea, our data suggest that the bothria perform sensory function, participating not only in the primary adhesion, but also in choosing the place of attachment to the host's intestine.

СТРОЕНИЕ ЭНДОЦИСТЫ ПАРТЕНИТ ТРЕМАТОД (TREMATODA: DIGENEA)

Г.А. Кремнев, С.В. Щенков

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных,
г. Санкт-Петербург, Россия, ekremnyov@yandex.ru

В жизненном цикле всех трематод имеются спороцисты и редии – партеногенетические стадии, паразитирующие в моллюске.

Молодые редии активно мигрируют в хозяине, используя локомоторные выросты и хорошо развитую мускулатуру. Более взрослые особи оседают в месте окончательного поселения и становятся малоподвижными, не теряя способности к сокращению тела. Редии гистиофаги, обладают хорошо развитой глоткой и кишечником (например, редии семейства *Notocotylidae*). Редии таксона *Heterophyidae*, с другой стороны, демонстрируют морфологическое упрощение. Они почти неподвижны, их кишечник сильно редуцирован; по типу питания являются гематофагами.

Спороцисты также перемещаются в хозяине в молодом возрасте. Но в месте своего окончательного поселения – гепатопанкреасе или гонаде моллюска, они зачастую не способны к локомоции. Спороцисты поглощают питательные вещества всей поверхностью тела – пищеварительная система у них полностью отсутствует. Они могут быть маленькими, овально-сферическими (например, спороцисты надсемейства *Lecithodendroidea*), или гигантскими и разветвленными (например, спороцисты семейства *Brachylaemidae*).

Но все партениты, без исключения, используют полость тела в качестве зародышевой полости, выводковой камеры, в которой происходит развитие эмбрионов следующего поколения.

Представление о спороцистах и редиях трематод как о просто утроенных «тонкостенных мешках» является наиболее распространенным в старой и в современной литературе (например, O'Dwyer et al., 2014, Phalee et al., 2015 и др.). Однако партениты обладают комплексом признаков, характерным как для особей гермафродитного поколения трематод, так и для других неодермат. В первую очередь, это покровы, организованные по типу кожно-мускульного мешка. В их состав входит пластинка тегумента и его цитоны, а также кольцевые и продольные мышечные элементы и их миоцитоны. Глубже залегает слой клеток и клеточных отростков, соответствующий паренхиме марит и церкарий, и получивший у партенит название эндоциста. Степень развития эндоцисты различается у редий и спороцист из разных систематических групп (например, Добровольский и др., 1983), кроме того, ее выраженность определяется возрастом и морфологическим типом партенит. Эндоциста развита сильнее у молодых партенит, а также редий и спороцист небольших размеров. У крупных спороцист количество клеточных отростков сравнительно невелико, однако в разных частях их тела оно может варьировать (Галактионов и др., 2014). Традиционно считается, что клеточные отростки эндоцисты выстилают зародышевую полость партенит.

Материалом для данной работы послужили зараженные брюхоногие моллюски *Littorina obtusata*, *Ariantha* sp., *Planorbarius corneus* и *Bithynia tentaculata*, собранные в разных географических точках (Кандалакшский залив Белого моря, Санкт-Петербург и Ленинградская область, Самарская область) в течение летних сезонов 2013 и 2015 годов. Выполнено описание гистологического строения редий *Cryptocotyle lingua* и *Notocotylus* sp., дочерних спороцист *Cercaria etgesii* и спороцисты не определенного вида *Brachylaemidae* gen. sp. Изготовление и изучение гистологических срезов были проведены в соответствии со стандартными гистологическими и светооптическими методиками.

Эндоциста изученных видов состоит из клеток, отличить которые от цитонов тегумента и миоцитонов на гистологических срезах не всегда удается. Отростки цитонов кожно-мускульного мешка также формируют пластинчатые структуры эндоцисты.

Пластинчатые структуры эндоцисты исследованных редий и спороцист не только выстилают зародышевую полость последних, но и участвуют в ее компартментализации. Отростки образуют в зародышевой полости систему камер, в которых развиваются эмбрионы следующего поколения. Дегенерация погибших зародышей церкарий в дочерних спороцистах *C. etgesii* также протекает внутри отдельных камер эндоцисты.

Эндоциста выполняет следующие функции. Во-первых, обеспечивает пространственную изоляцию разновозрастных зародышей. Во-вторых, отростки эндоцисты защищают молодые эмбрионы от механических воздействий со стороны более крупных и уже обладающих подвижностью зародышей церкарий. В-третьих, благодаря отросткам эндоцисты дегенерирующие и развивающиеся эмбрионы оказываются в разных камерах.

Эндоциста представляет собой сильно модифицированный вариант паренхимы гермафродитного поколения. В настоящее время в составе эндоцисты обнаружены мышечные волокна (Крупенко, личное сообщение). Таким образом, эндоцисту составляют клеточные отростки цитонов кожно-мышечного мешка и клетки как минимум двух типов — обладающие и не обладающие сократимыми мышечными отростками. Все черты паренхиматозной организации, присущие маритам и церкариям также справедливы и для партенит — в толще эндоцисты находятся пищеварительная система редий, выделительная и нервная системы всех партенит. Кроме того, герминальная масса, орган размножения партеногенетических поколений, может быть погружена в эндоцисту, или иметь с ней связь через стебелек (например, Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Даже развитие эмбрионов следующего поколения протекает в камерах, образованных отростками эндоцисты.

Представление о спороцистах и редиях, как о «тонкостенных мешках» сильно устарело. Партеногенетические и гермафродитные поколения трематод, хотя и обладают своими особенностями организации, но сохраняют единый план строения.

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ. Авторы выражают благодарность Александру Александровичу Зильберу-Цареву, Петру Александровичу Смирнову и Софье Александровне Денисовой за помощь в сборе материала. Результаты не были бы получены без руководства доцента кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, к.б.н. Андрея Александровича Добровольского.

Список литературы

Галактионов К.В., Добровольский А.А., Подвизная И.М. Эволюция морфофункциональной организации партеногенетических поколений трематод // Зоол. журн. – 2014. – Т. 93, № 3. – С. 426–442.

Добровольский А.А., Галактионов К.В., Мухамедов Г.К., Синха Б.К., Тихомиров И.А. Партеногенетические поколения трематод // Тр. Ленингр. о-ва естеств. – 1983. – Т. 82, вып. 4. – С. 1–108.

Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. The Biology and Evolution of Trematodes. An Essay on the Biology, Morphology, Life Cycles, Transmission, and Evolution of Digenetic Trematodes. – Dordrecht ; Boston ; London : Kluwer Acad. Press, 2003. – 592 p.

O'Dwyer K., Blasco-Costa I., Poulin R., Faltýnková A. Four marine digenean parasites of *Austrolittorina* spp. (Gastropoda: Littorinidae) in New Zealand: morphological and molecular data // Syst. Parasitol. – 2014. – Vol. 89, iss. 2. – P. 133–152.

Phalee A., Wongsawad C., Rojanapaibul A., Chai J.-Y. Experimental life history and biological characteristics of *Fasciola gigantica* (Digenea: Fasciolidae) // Korean J. Parasitol. – 2015. – Т. 53, iss. 1. – P. 59–64.

ORGANIZATION OF THE ENDOCYST OF PARTHENOGENETIC GENERATIONS OF TREMATODES (TREMATODA: DIGENEA)

G.A. Kremnev, S.V. Shchenkov

Saint-Petersburg State University, Department of Invertebrate Zoology,
Saint-Petersburg, Russia, ekremnyov@yandex.ru

Endocyst's organization of several marine and fresh-water redias and sporocysts were studied. In all cases we noted that the endocyst's laminated structures compartmentalized the broad cavity – it suggests the formation of individual chambers inside broad cavity. In these chambers embryos development are proceeds. In case of *C. etgesii* daughter sporocysts resorbtion of dead embryos takes place in endocyst's chambers. We make an assumption that the endocyst presents a modification of hermaphroditic generation parenchyma. This study gives new insights on the parthenits organization.

УДК 576.895.133:591.4

МОРФОЛОГИЯ ЯЙЦЕВЫХ ШАРОВ СКРЕБНЯ *NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS* (EOACANTHOCEPHALA, NEOECHINORHYNCHIDAE)

К.В. Кусенко, В.П. Никишин

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия,
kusenko.kseniya@yandex.ru

Тканевая организация скребней никогда не пользовалась особым вниманием исследователей, по-видимому, вследствие утвердившегося мнения о ее простоте или даже примитивности. Это мнение, основанное, в первую очередь, на классических работах А. Мейера и Ван Клива, выполненных в середине двадцатого века и до сих пор не повторенных, в настоящее время, в результате развития существовавших и появления и совершенствования новых методик, очевидно, нуждается в уточнении. Принимая устоявшийся и совершенно справедливый тезис о синцитиальном строении тканей скребней, следует, тем не менее, подчеркнуть, что имеющиеся результаты позволяют считать такой взгляд слишком упрощенным, не учитывающим всех нюансов и особенностей организации тех или иных тканей. Например, мускулатура скребней в целом считается синцитиальной, однако это, безусловно доказано только для кожной мускулатуры и только у развивающихся особей, не достигших еще стадии цистаканта (Никишин, 2004). Организация других тканей также полна загадок.

Органы половой системы скребней в этом отношении изучены чуть ли не в наименьшей степени. Особый интерес здесь вызывает женская половая система, а именно, оригинально устроенный яичник, еще до достижения скребнем зрелости распадающийся на отдельные фрагменты – яйцевые шары. Гистология и, в особенности, их ультраструктура изучены лишь у немногочисленных представителей типа. Например, в классах *Archiacanthocephala* и *Palaeacanthocephala* у взрослых самок *Moniliformis moniliformis* и *Polymorphys minutus*, соответственно, яйцевые шары состоят из герминативного и поддерживающего синцитиев, в последнем из которых располагаются развивающиеся ооциты (Crompton, Whitfield, 1974). Позднее на примере развивающихся цистакантов *M. moniliformis* было показано, что в течение первых семи дней развития яйцевой шар состоит из одинаковых клеток и покрыт не клеточной поверхностной оболочкой, которая на девятый день сменяется поддерживающим синцитием с

микроворсинками на его поверхности; на этой стадии герминативный синцитий еще не определялся (Asaolu et al., 1981). У ювенильных представителей двух видов рода *Corynosoma* из паратенических хозяев яйцевые шары были разделены на зародышевую и поддерживающую части и окружены поверхностной оболочкой и, у *C. strumosum*, везикулярным материалом (Peura et al., 1986). В этой же работе показано, что яйцевые шары цистаканта *Echinorhynchus gadi* характеризуются более сложной структурой, как и у девятидневных самок *Moniliformis* включающей герминативный и поддерживающий синцитии. Также из трех основных элементов (зародышевый синцитий, герминативные клетки и поддерживающий синцитий) состоят яйцевые шары скребня *Centrorhynchus corvi* (Parshad, Guraya, 1977). В классе Eoacanthoscephala яйцевые шары изучены у взрослого скребня *Neoechinorhynchus agilis*. До оплодотворения в их составе отмечены ооциты, поддерживающий синцитий и наружная цитоплазматическая пластинка с микроворсинками на ее поверхности; после оплодотворения микроворсинки исчезают, а на их месте развиваются везикулярные образования (Marchand, Mattei, 1979). Таким образом, результаты исследований, даже столь малочисленных, свидетельствуют об определенном разнообразии в строении яйцевых шаров и их генезе. В частности, остается неясным происхождение герминативного синцития, структура наружной оболочки яйцевого шара, изменения в строении поддерживающего синцития в период до и после созревания скребня. Кроме того, отсутствие единой терминологии затрудняет анализ имеющихся результатов.

В настоящем сообщении представлены первые результаты изучения морфологии яйцевых шаров зрелых самок *Neoechinorhynchus tumidus*. На территории Магаданской области этот вид распространен в горных озерах Колымского нагорья, где обитает арктический голец *Salvelinus alpinus*, являющийся его дефинитивным хозяином. Исследованные паразиты извлекались из желудочно-кишечного тракта гольцов, пойманных в озере Энгтери (бассейн реки Килгана, притока верхней Буюнды) и препарировались для изучения с применением световой и электронной микроскопии. Для гистологических исследований червей, расправленных в воде или физиологическом растворе, фиксировали в жидкости Буэна или 70% спирте для последующей заливки в парафиновые среды. Окрашивание срезов, полученных с этих образцов, производили по методу Маллори или смесью гематоксилина и эозина. Других скребней фиксировали живыми в 2% глутаровом альдегиде на фосфатном буфере, постфиксировали в 1 – 2% растворе тетраоксида осмия на таком же буфере, обезвоживали и заключали в смесь эпона и аралдита. Во время обезвоживания образцы контрастировали 1% раствором уранилацетата в 70% спирте. Полутонкие срезы окрашивали смесью метиленового синего и кристаллического фиолетового, ультратонкие срезы дополнительно контрастировали цитратом свинца и просматривали в электронном микроскопе JEM-1400 Plus.

Яйцевые шары зрелых самок *N. tumidus* представляют собой отдельные образования, свободно плавающие в «полости» тела среди уже отделившихся от них яиц на разных стадиях зрелости.

На свето-микроскопических препаратах зрелые яйцевые шары имеют сферическую форму и диаметр 85 – 135 мкм (в среднем около 100 мкм). На срезах отчетливо видно, что каждый яйцевой шар плотной узкой полоской разделен на две части: центральную, предположительно герминативную, и периферическую, соматическую (рис. 1). Использованными красителями обе части окрашиваются с одинаковой интенсивностью. Герминативная часть представляет собой достаточно однородную массу, четко не разделенную на отдельные клетки. В соматической части, по периферии яйцевого шара, можно видеть ооциты и уже оплодотворенные яйцеклетки (рис. 1). Эти клетки имеют крупное округлое ядро с более темно окрашенным относительно кариоплазмы ядрышком.

Электронно-микроскопически герминативный синцитий имеет округлую форму и представлен цитоплазматической массой, включающей мелкие (диаметром 4,3 – 7 мкм) ядра с крупными (диаметром 1,7 – 3,5 мкм) ядрышками (рис. 2). В его периферических участках иногда наблюдаются округлые светлые пространства, вероятно образовавшиеся вследствие отделения от него фрагментов (будущих ооцитов) и миграции их в субповерхностную часть яйцевого шара. В других периферических участках наблюдаются щелевидные пространства, вероятно отражающие начало процесса отделения будущих ооцитов. Поверхность

герминативного синцития неровная, с широкими, но не высокими выростами. От окружающего его соматического синцития он отделен прерывистым электронно-светлым пространством (рис. 2).

Соматический синцитий в целом светлее герминативного и развивающихся или зрелых ооцитов. Его ядра, диаметром 6,8 – 11,5 мкм, также значительно светлее герминативных ядер и включают относительно мелкое (диаметром 1,4 мкм) округлое ядрышко. Цитоплазма ввиду многочисленных «светлых» везикул имеет вспененный вид. Похожую внешность имеет узкий наружный слой цитоплазмы, покрывающий яйцевой шар, вследствие чего создается впечатление о генетическом сходстве обеих структур. На поверхности этого слоя иногда наблюдаются редкие выросты, напоминающие микроворсинки (рис. 2).

Развивающиеся и зрелые ооциты, окруженные соматическим синцитием, отличаются от него большей общей электронной плотностью и относительно крупными (диаметром 1,8 – 2,5 мкм) ядрышками.

У исследованных самок в полости тела присутствовали как отдельные сперматозоиды, так и их скопления. Половые клетки самцов отмечены и в соматической части яйцевых шаров. Оплодотворенные яйцеклетки в яйцевых шарах встречаются редко, что может свидетельствовать об их достаточно скором отделении от яйцевого шара в «полость» тела после оплодотворения.

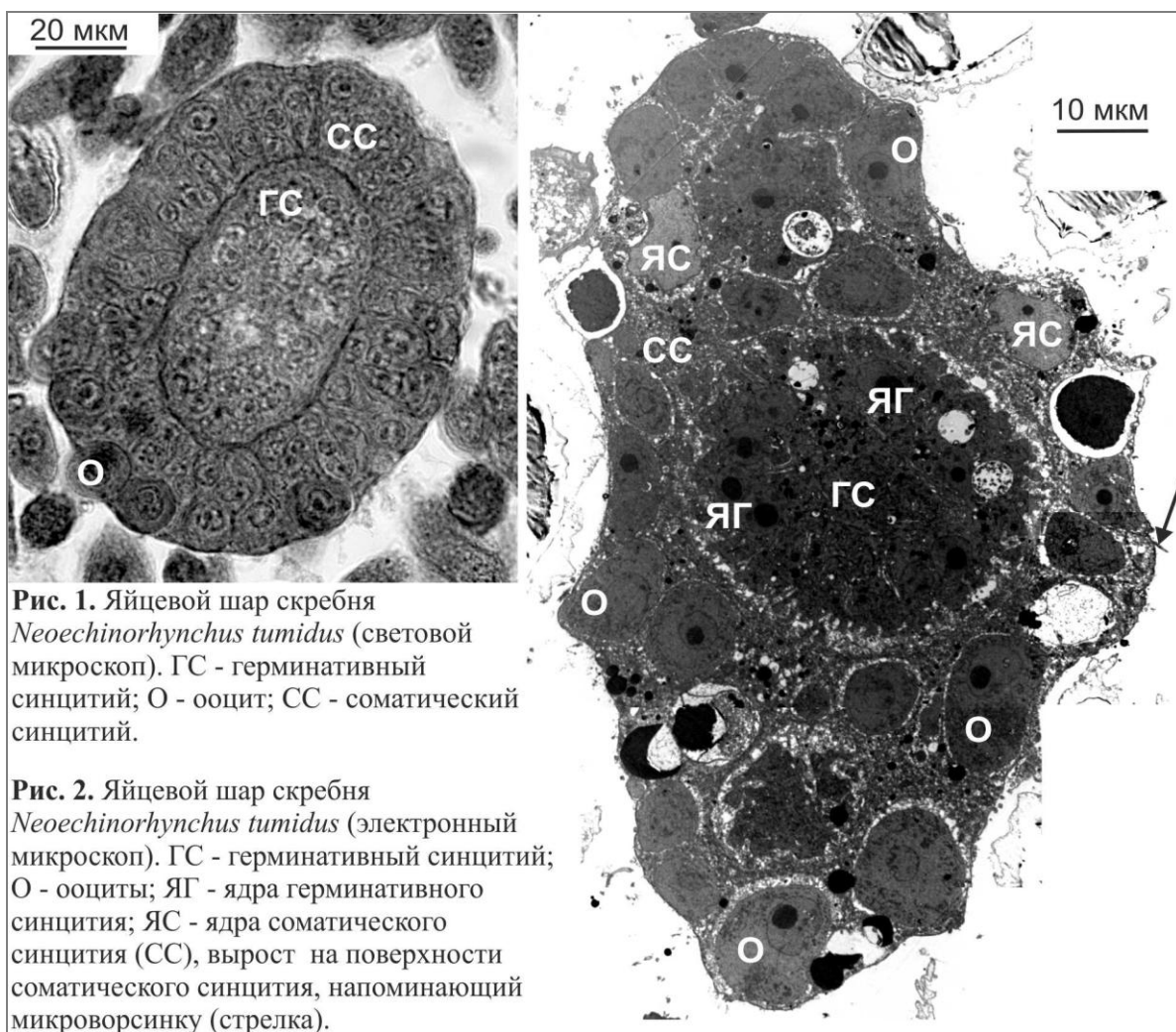


Рис. 1. Яйцевой шар скребня *Neoechinorhynchus tumidus* (световой микроскоп). ГС - герминативный синцитий; О - ооцит; СС - соматический синцитий.

Рис. 2. Яйцевой шар скребня *Neoechinorhynchus tumidus* (электронный микроскоп). ГС - герминативный синцитий; О - ооциты; ЯГ - ядра герминативного синцития; ЯС - ядра соматического синцития (СС), вырост на поверхности соматического синцития, напоминающий микроворсинку (стрелка).

Таким образом, в составе яйцевых шаров исследованных самок скребня *N. tumidus* обнаружены центральный герминативный синцитий, периферический соматический синцитий и погруженные в последний ооциты, находящиеся на разных стадиях развития. Поверхностная оболочка яйцевого шара, рассматриваемая некоторыми авторами в качестве самостоятельного образования, по нашему мнению, является частью соматического синцития. Не выявлено каких-либо морфологических особенностей в строении яйцевого шара, отличающих этих скребней от других видов, исследованных другими авторами. Однако остаются не выясненными процесс формирования яйцевого шара непосредственно сразу же после отделения его от яичника (или же фрагментации последнего), а также изменения в ультраструктуре ооцита в процессе его созревания – эти вопросы авторы надеются решить в ходе дальнейших исследований.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 15-04-01418) и Президиумом ДВО РАН (проект № 15-I-6-0150).

Список литературы

Никишин В.П. Цитоморфология скребней: покровы, защитные оболочки, эмбриональные личинки. – Москва : ГЕОС, 2004. – 233 с.

Asaolu S.O., Whitfield P.J., Crompton D.W.T., Maxwell L. Observation on the development of the ovarian balls of *Moniliformis* (Acanthocephala) // *Parasitology*. – 1981. – Vol. 83, pt. 1. – P. 23–32.

Crompton D.W.T., Whitfield P.J. Observation on the functional organization of the ovarian balls of *Moniliformis* and *Polymorphus* (Acanthocephala) // *Parasitology*. – 1974. – Vol. 69, iss. 3. – P. 429–443.

Marchand B., Mattei X. La fécondation chez les Acanthocéphales. I. Modifications ultrastructurales des sphères ovariennes et des spermatozoïdes après insémination des femelles de l'Acanthocéphale *Neoechinorhynchus agilis* // *Journal of Ultrastructure Research*. – 1979. – Vol. 66, iss. 1. – P. 32–39.

Parshad V.R., Guraya S.S. Morphological and histochemical observations on the ovarian balls of *Centrorhynchus corvi* (Acanthocephala) // *Parasitology*. – 1977. – Vol. 74, iss. 3. – P. 243–253.

Peura R., Valtonen E.T., Crompton D.W.T. Ovarian tissue in juvenile palaeacanthocephalans: *Corynosoma semerme*, *C. strumosum* and *Echinorhynchus gadi* // *Parasitology*. – 1986. – Vol. 93, iss. 3. – P. 471–480.

MORPHOLOGY OF OVARIAN BALLS OF THE ACANTHOCEPHAN *NEOECHINORHYNCHUS TUMIDUS* (EOACANTHOCEPHALA, NEOECHINORHYNCHIDAE)

K.V. Kusenko, V.P. Nikishin

Institute of Biological Problems of the North, FEB of the RAS, Magadan, Russia;
kusenko.kseniya@yandex.ru

First study results of the mature ovarian balls of the acanthocephalan *Neoechinorhynchus tumidus* are given. Examined ovarian balls are shown to be the same by structure with those, from other species of acanthocephalans and are consisted from the central oogonial and peripheral supportive syncytiums. The outer envelope of the ovarian ball does not represent a separate structure, but is the part of supporting syncytium.

О МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВ РОДА *CRYPTOCOTYLE*

И.М. Мартыненко

Государственное бюджетное учреждение Республики Крым "Специализированная лаборатория по болезням рыб и других водных животных", г. Керчь, astrophytum-kerch@ukr.net

Трематоды рода *Cryptocotyle* являются распространёнными представителями семейства Heterophyidae. Ареал рода обширен и включает в себя Европу (СНГ, Дания, Германия, Румыния, Австрия, Венгрия, Италия), Азию (Азербайджан, Япония, Южная Корея) и Америку (США, Канада, Боливия).

Принадлежит к семейству, ряд представителей которого является опасными паразитами человека и других теплокровных организмов, *Cryptocotyle* представляют интерес для медицины и ветеринарии, что требует умения дифференцировать виды рода.

На сегодняшний день в роде насчитывается 8 видов:

Cryptocotyle badamshini Kurochkin, 1959 (WoRMS);

Cryptocotyle concava Creplin, 1825 (WoRMS);

Cryptocotyle cryptocotyloides Issaitschikow, 1923 (WoRMS);

Cryptocotyle delamurei Jurachno, 1987 (WoRMS);

Cryptocotyle jejuna Nicoll, 1907 (WoRMS);

Cryptocotyle lingua Creplin, 1825 (WoRMS);

Cryptocotyle quinqueangularis Skrjabin, 1923 (Скрябин, 1952);

Cryptocotyle thapari McIntosh 1953 (Gardner, Thew, 2006).

Из них 4 вида: *C. badamshini*, *C. cryptocotyloides*, *C. delamurei* и *C. quinqueangularis* ранее принадлежали к роду *Ciureana*. Сведение этого рода в синонимы рода *Cryptocotyle* было сделано ещё в прошлом веке (Witenberg, 1929). В отечественной паразитологии эти два рода отделяют друг от друга, но относят их к одному подсемейству, *Cryptocotylinae* (Скрябин, 1952). Различия между этими родами состоят в протяженности желточных полей (у *Cryptocotyle* они не достигают бифуркации кишечника, в отличие от *Ciureana*) и форме яиц: у представителей рода *Cryptocotyle* они овальной формы, тогда как у видов рода *Ciureana* они бобовидной формы. Однако эта особенность непостоянна и овальная форма яиц встречается и у *Ciureana* (Курочкин, 1958).

Так как на сегодняшний день в мире главным пособием по трематодам является трёхтомник Гибсона (Keys..., 2002-2008), то мы решили ориентироваться по приведённой в нём систематике, в которой род *Ciureana* упразднён.

Причиной составления нового определительного ключа явилось устаревание старых определительных ключей вследствие описания новых видов – *C. badamshini*, *C. delamurei*, *C. thapari*.

Для определения видов рода *Cryptocotyle* мы предлагаем следующий ключ:

- | | |
|---|---|
| 1а. Семенники лежат друг над другом..... | <i>C. thapari</i> McIntosh 1953 |
| 1б. Семенники лежат наискось..... | 2 |
| 1с. Семенники лежат один напротив другого..... | 3 |
| 2а. Желточники тянутся вперед до половины расстояния между брюшной присоской и бифуркацией кишечника. Генитальный синус равен или больше ½ ширины тела..... | <i>C. lingua</i> Creplin, 1825 |
| 2б. Желточники тянутся до уровня переднего края брюшной присоски. Генитальный синус меньше ½ ширины тела..... | <i>C. jejuna</i> Nicoll, 1907 |
| 3а. Яйца овальные. Желточники не достигают уровня бифуркации кишечника..... | <i>C. concava</i> Creplin, 1825 |
| 3б. Яйца искривлённые. Желточники простираются до уровня бифуркации кишечника..... | 4 |
| 4а. Тело пятиугольной формы..... | <i>C. quinqueangularis</i> Skrjabin, 1923 |
| 4б. Тело округлой формы..... | 5 |

- 5а. Латеральные края тела загнуты на брюшную сторону.....6
 5б. Латеральные края тела не загнуты на брюшную сторону
*C. cryptocotyloides* Issaitschikow, 1923
 6а. На вегетативном полюсе яиц имеется хорошо развитый тупоконический шип
*C. badamshini* Kurochkin, 1959
 6б. Шип на вегетативном полюсе яиц едва заметен.....*C. delamurei* Jurachno, 1987

Список литературы

Gardner S.L., Thew P.T. Redescription of *Cryptocotyle thapari* McIntosh, 1953 (Trematoda: Heterophyidae), in the River Otter *Lutra longicaudis* from Bolivia // *Comparative Parasitology*. – 2006. – Vol. 73, no. 1. – P. 20-23.

Keys to the Trematoda. Vol. 1. / Eds.: Gibson D.I., Jones A., Bray A. – Wallingford : CABI Publ., 2002. – 521 p.

Keys to the Trematoda. Vol. 2. / Eds.: Gibson D.I., Jones A., Bray A. – Wallingford : CABI Publ., 2005. – 768 p.

Keys to the Trematoda. Vol. 3. / Eds.: Gibson D.I., Jones A., Bray A. – Wallingford : CABI Publ., 2008. – 824 p.

Witenberg G. Studies on the trematode family Heterophyidae // *Annals of Tropical Medicine & Parasitology*. – 1929. – Vol. 23, iss. 2. – P. 180–181.

Курочкин Ю.В. Гельминтофауна каспийского тюленя в период размножения // Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К.И. Скрябина. – Москва : Изд-во АН СССР, 1958. – С. 188–194.

Скрябин К.И. Trematodes животных и человека. Т. 6. – Москва : Изд-во АН СССР, 1952. – С. 283–305.

WoRMS. *Cryptocotyle* Lühe, 1899. [Electronic resource] // World Register of Marine Species. – Mode of Access : <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=108608> on 2016-03-18.

ON THE MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THE SPECIES OF THE GENUS *CRYPTOCOTYLE*

I.M. Martynenko

State budgetary institution of the Republic of Crimea "Specialized laboratory for diseases of fish and other aquatic animals", Kerch; astrophytum-kerch@ukr.net

Current state of the genus *Cryptocotyle* is considered, a key to species of the genus is given.

УДК 576.895.133:591.16

РАЗВИТИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ *NEOECHINORHYNCHUS BERINGIANUS* (EOACANTHOCERHALA, NEOECHINORHYNCHIDAE) В ПРОМЕЖУТОЧНОМ ХОЗЯИНЕ

Е.И. Михайлова, К.В. Кусенко

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия; emmodus@gmail.com

Скребни представляют собой тип животных, эволюция которых остается до сих пор неясной. Являясь облигатными кишечными паразитами позвоночных животных, все

представители этого типа имеют диксенный жизненный цикл. Личиночное развитие в промежуточном хозяине у всех групп акантоцефалов протекает по универсальной схеме и приводит к образованию цистаканта, уровень организации которого соответствует ювенильной особи, встречающейся в окончательном хозяине. По общим представлениям, изложенным в классических трудах В.А. Догеля (1940, 1981), В.И. Петроченко (1956), в капитальных работах зарубежных паразитологов, таких как D.W.T. Crompton (1985), G.D. Schmidt (1985), развитие акантоцефалов до половой зрелости, включающее гаметогенез, происходит только после смены хозяина при попадании инвазионной личинки в кишечник дефинитивного хозяина. Новые данные, полученные в результате исследований личиночной стадии скребня *Neoechinorhynchus beringianus*, на наш взгляд, противоречат этим представлениям.

Известно, что при экспериментальном культивировании представителей сем. Neoechinorhynchidae в промежуточных хозяевах дифференциация женской половой системы у личинок, достигших инвазионности, завершалась образованием округлого цельного яичника (Merritt, Pratt, 1964; Cable, Dill, 1967; DeMont, Corkum, 1982). В отличие от скребней из других систематических групп, у которых зародышевые шары формируются на стадии поздней акантеллы, ювенильные неозхиноринхи с нефрагментированными яичниками отмечены многими авторами и в дефинитивных хозяевах. W. Steinsträsser (1936) показал это различие на примере скребней *N. rutili* и *Echinorhynchus truttae* (Palaeacanthocephala, Echinorhynchidae). При сезонных наблюдениях присутствие в окончательных хозяевах самок, еще не содержащих зародышевых шаров, маркирует время пополнения имагинальной популяции новыми особями из промежуточных хозяев. Такие сведения получены в популяционных исследованиях, проделанных в различных климатических зонах на разных материках. В этом отношении подробно изучены популяции *N. qinghaiensis* из оз. Цинхай в Китае, *N. pungitius* в бассейне оз. Мичиган в США, *N. pimelodi* из р. Сан-Франциску в Бразилии. Наши данные демонстрируют содержание ювенильных самок в имагинальной гемипопуляции *N. beringianus* из оз. Черного, относящегося к бассейну Верхней Колымы. Наибольшее количество особей с не разделенными на зародышевые шары яичниками (16–33% всех извлеченных самок) найдено в выборках червей, сделанных в первой половине августа; к концу сезона, перед зимовкой, их содержание снизилось до 3–14%. Цельные яичники у самок имагинальной стадии не обнаружены в выборке скребней, собранной от рыб сразу после зимовки.

Дальнейшее развитие половой системы самки заключается в увеличении размера яичника и последующей его фрагментации на множество зародышевых шаров, в которых уже происходит формирование ооцитов. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что прогресс в развитии самок *N. beringianus* имеет место не только в дефинитивных, но и в промежуточных хозяевах. Кроме того, обнаружены признаки созревания самцов в промежуточных хозяевах. Извлеченные из спонтанно зараженных остракод сразу после их зимовки цистаканты как мужского, так и женского пола находились на разной стадии развития (табл. 1). Половые протоки части самцов были пустыми и не имели расширений в виде семенных пузырьков. Другая часть самцов, очевидно, достигла зрелости, поскольку их половая система по внешнему виду семенных пузырьков и цементных резервуаров не отличалась от таковой у зрелых самцов из кишечника окончательных хозяев.

Таблица 1. Относительное количество цистакантов *N. beringianus* разной степени зрелости, извлеченных из остракод, собранных в оз. Черном на одной станции (juvenis – самцы без спермы; mature – самцы, имеющие сперму в семенном пузырьке)

Дата	Количество цистакантов	Самцы		Самки	
		juvenis	mature	с цельным яичником	с зародышевыми шарами
29.05.2010	101	18%	82%	22%	78%
18.06.2015	108	79%	21%	71%	29%

На уровне разрешения светового микроскопа содержимое семенных пузырьков у самцов выглядит как темная зернистая масса. Для того чтобы убедиться в присутствии у

цистакантов мужских половых гамет, самцы *N. beringianus*, добытые из остракод, были исследованы с применением электронного микроскопа. Наличие жгутика с 9-ю периферическими и 2-мя центральными микротрубочками (9+2), максимальная конденсация хроматина в виде тонкой электронно-плотной пластинки, наличие белковых гранул и отсутствие митохондрий однозначно свидетельствуют о том, что в выводящих половых путях самцов находятся зрелые сперматозоиды.

В литературе многократно отмечено, что ювенильные особи акантоцефалов, сформировавшиеся в результате личиночного развития, не отличаются от молодых имагинальных форм ничем, кроме степени развития половой системы. Полученные нами данные демонстрируют отсутствие физиологических барьеров, препятствующих дальнейшему развитию репродуктивных структур у скребней *N. beringianus*. Значение описанного явления с теоретической точки зрения может быть оценено после более широкого изучения его распространенности среди акантоцефалов.

Исследования поддержаны РФФИ (проект № 15-04-01418) и Президиумом ДВО РАН (проект № 15-I-6-0150).

Список литературы

Cable R.N., Dill W.T. The morphology and the life history of *Paulisentis fractus* Van Cleave and Bangham, 1949 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) // J. Parasitol. – 1967. – Vol. 53, no. 4. – P. 810–817.

Crompton D.W.T. Reproduction // Biology of the Acanthocephala / Eds. D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. – Cambridge, 1985. – P. 213–272.

DeMont D.J., Corkum K.C. The life cycle of *Octospiniferoides chandleri* Bullock, 1957 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) with some observations on parasite-induced, photophilic behavior in ostracods // J. Parasitol. – 1982. – Vol. 68, no. 1. – P. 125–130.

Merritt S.V., Pratt I. The life history of *Neoechinorhynchus rutili* and its development in the intermediate host (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) // J. Parasitol. – 1964. – Vol. 50, no. 3. – P. 394–400.

Schmidt G.D. Development and life cycles // Biology of the Acanthocephala / Eds. D.W.T. Crompton, B.B. Nickol. – Cambridge : Cambridge University Press, 1985. – P. 273–305.

Steinsträsser W. Acanthocephalen als Forellenparasiten // Ztschr. Fischerei und Deren Hilfswissenschaften. – 1936. – Vol. 34. – № 2. – S. 174–212.

REPRODUCTIVE DEVELOPMENT OF ACANTHOCEPHALANS *NEOECHINORHYNCHUS BERINGIANUS* (EOACANTHOCEPHALA, NEOECHINORHYNCHIDAE) IN INTERMEDIATE HOST

E.I. Mikhailova, K.V. Kusenko

Institute of Biological Problems of the North, FEB of the RAS, Magadan, Russia,
emmodus@gmail.com

In nature population of *N. beringianus*, dwelling in the North-East of Russia, advance in sexual development of cystacanth, living in the intermediate hosts, was found. Precocious development in ostracods consists in fragmentation of ovary in ovarian balls of females, and in gamete production in males of *N. beringianus*. Presence of spermatozoa in seminal vesicles of males is identified by means of electron microscopy. Data on occurrence of cystacanth of different stages of maturity in ostracods are given.

**ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И СТРОЕНИЯ
PYRAMICOCEPHALUS PHOCARUM (DIPHYLLOBOTHRIDEA)
ИЗ ПЕЧЕНИ БЕЛОМОРСКОЙ ТРЕСКИ**

А.Р. Мустафина, М.Ю. Хуторянская

Московский Государственный университет им. М.В. Ломоносова, г. Москва, Россия;
alfia_xx@bk.ru

Cestoda (Platyhelminthes) – наиболее специализированная группа паразитических плоских червей, в морфологии, биологии и жизненных циклах которых ярко выражены черты адаптации к двойственной среде обитания – организму хозяина и окружающей его внешней среде. Сведения о морфофункциональных адаптациях ленточных червей к паразитизму чрезвычайно важны для понимания путей эволюции данной группы. Кроме того, исследование гельминтов имеет значение для медицины и хозяйственной деятельности.

Отряд Diphyllbothriidea является широко распространенной группой плоских червей и включает виды, окончательными хозяевами которых являются тетраподы (Schmidt, 1986; Bray et al., 1994). Ранее этот отряд относили к Pseudophyllidea (van Beneden in Carus, 1863) вместе с Bothriocephalidea, но по ряду морфологических признаков, а также по спектру возможных хозяев их разделили на два самостоятельных отряда (Kuchta, 2008). Личинки дифиллоботриид обитают в костистых рыбах. *Pyramicocephalus phocarum* был описан как паразит тюленей (Гаевская, 2004), на стадии плероцеркоида паразитирует в рыбах северных морей (Шульман, 1953), дефинитивными хозяевами являются ластоногие, встречается в хищных млекопитающих, иногда в человеке (Barber, Poulin, 2002).

Плероцеркоиды *Pyramicocephalus phocarum* были собраны из печени беломорской трески *Gadus morhua* в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ с целью уточнения систематического положения личинок, изучения их тонкой организации на разных этапах развития.

В ходе исследования было проведено экспериментальное заражение четырех сирийских хомяков с целью получения половозрелой стадии и яиц. Эксперимент продолжался 29 дней. Свежих плероцеркоидов *P. phocarum* принудительно скармливали хомяку с помощью пипетки непосредственно в глотку животного, чтобы избежать повреждения или попадания червя в защечные мешки. Каждую неделю у каждого млекопитающего отбирали свежие фекалии, размачивали в морской воде в течении 2–3 часов и фильтровали через газовые сита; затем мазки просматривали под биноклем. По окончании эксперимента было проведено вскрытие животных с осмотром поверхности всех внутренних органов, тканей печени, содержимого кишечника и желудка.

Для уточнения систематической принадлежности личинок в отсутствие взрослых стадий, 4 плероцеркоида были зафиксированы в 96% спирте для последующего выделения тотальной ДНК. Амплифицировали с праймерами на 18S и 28S участки рибосомной ДНК, внутренние транскрибируемые спейсеры (ITS) 5,8S рибосомной РНК, CO1 участок митохондриальной ДНК. Продукты амплификации секвенировали в обоих направлениях с праймерами, которые были пришиты в качестве «хвостов» к специфическим праймерам, участвующим в реакции амплификации. Полученные последовательности выравнивали, на их основе строили филогенетическое дерево.

Для сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии сколексы плероцеркоидов были зафиксированы в 2,5% глутаровом альдегиде на 0,1 М PBS с добавлением 0,03% азиды натрия и 0,1М сахарозы, а также 4%-ным тетраоксидом осмия. Для иммуноцитохимического анализа плероцеркоиды были зафиксированы в 4% параформе на 0,1М PBS + 0,03% NaN₃ и позднее трехкратно промыты тем же буфером. Окрашивание проводили с целью выявления нервной системы и мышц.

Данные, полученные методами молекулярной систематики, свидетельствуют о том, что исследованные образцы принадлежат к семейству *Diphyllobothriidae*. Соответствий с известными последовательностями генов цестод из GenBank не было найдено. Все исследованные образцы образуют единую кладу и четко отделяются от представителей других родов. В ходе экспериментального заражения в фекалиях сирийских хомяков яйца цестод не были обнаружены. Во внутренних органах также не было выявлено ни взрослых стадий *P. phocarium*, ни какого-либо другого паразитарного заражения.

Общее строение сколекса плероцеркоида изучали на сканирующем электронном микроскопе. Сколекс имеет удлинённую пирамидальную форму, постепенно сужающуюся на переднем конце. Диаметр сколекса в самой широкой части 1,54 мм, в самой узкой – 0,64 мм. Ботриальные щели удлинённые, сильно складчатые, занимают почти всю длину сколекса. Поверхность тегумента сколекса поперечно складчатая, несёт многочисленные микротрихии.

Ультраструктура покровов изучена на полутонких и ультратонких срезах с помощью световой и трансмиссионной электронной микроскопии. Микротрихии удлинённо-цилиндрические, по данным трансмиссионной микроскопии их диаметр не превышает 300 нм. Микротрихии покрыты тройной слоистой мембраной толщиной 47 нм. Цитоплазматическая пластинка тегумента содержит многочисленные электронноплотные дископодобные включения, ориентированные поперечно относительно наружной мембраны, и мембранограниченные пузырьки с неоднородным содержимым. В сколексе обнаружены одноклеточные железы со скоплениями электронноплотных секреторных вакуолей, ядром с крупным ядрышком и развитой шероховатой эндоплазматической сетью. Железистые клетки окружены мышечными пучками. В кортикальной паренхиме железистые клетки образуют большие скопления, окаршивающиеся метиленовым синим. Их протоки направлены к краям складок ботрий.

Реконструирована нервная система сколекса плероцеркоида. В апикальной части сколекса имеются парные латеральные скопления отростков, или нейропилы. По мере удаления в каудальном направлении, они расширяются и соединяются медиальной комиссурой. От каждого нейропиля отходят дорзальные и вентральные корешки, иннервирующие складки ботрии, и пара латеральных корешков, идущих в кортикальную паренхиму. Кроме того, в медиальном направлении от нейропилей отходят нервные отростки кортикального плексуса, иннервирующего дно ботрий.

По данным конфокальной микроскопии были выявлены элементы нервной системы плероцеркоида, иммунореактивные по отношению к серотонину и актину. На поперечном срезе тела плероцеркоида в кортикальной паренхиме видны многочисленные нейриты, направленные центростремительно, специфически окрашенные антителами на тубулин. Эти элементы слабо ветвятся и образуют густую сеть, по-видимому, иннервирующую субтегументальные чувствительные нейроны.

Вдоль нервных стволов тянется пара каналов выделительной системы. Они занимают проксимальное положение по отношению к нейропиллю. На поперечном срезе сколекса с помощью методов сканирующей электронной микроскопии видны каналы кортикальной экскреторной системы до 11 мкм в диаметре, а также более крупные медиальные каналы диаметром 18 мкм. В субтегументе обнаружены многочисленные терминальные клетки с ресничным пламенем, направленным в канал протонефридия, которые хорошо видны при окрашивании фаллоидином.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 15-04-0264515.

Список литературы

- Гаевская А.В. Паразиты и болезни морских и океанических рыб в природных и искусственных условиях. – Севастополь : ЭкоСи-Гидрофизика, 2004. – 237 с.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е. Паразиты рыб Белого моря. – Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1953. – 199 с.

Barber I., Poulin, R., Hart P.J.B., Reynolds J.D. Interactions between fish, parasites and disease // Handbook of Fish Biology and Fisheries. Vol. 1 : Fish Biology. – Malden : Wiley-Blackwell, 2002. – P. 359–389.

Bray R.A., Jones, A., Andersen, K.I., & Khalil, L.F. Order Pseudophyllidea Carus, 1863 // Keys to the Cestode Parasites of Vertebrates. – Wallingford : CABI, 1994. – P. 205–247.

Kuchta R., Scholz, T., Brabec, J., & Bray, R.A. Suppression of the tapeworm order Pseudophyllidea (Platyhelminthes: Eucestoda) and the proposal of two new orders, Bothriocephalidea and Diphyllbothriidea // International Journal for Parasitology. – 2008. – Vol. 38, no. 1. – P. 49–55.

Schmidt G.D. CRC Handbook of Tapeworm Identification. – CRC Press, Inc., 1986. – 675 p.

STRUCTURE AND BIOLOGY OF *PYRAMICOCEPHALUS PHOCARUM* (DIPHYLLOBOTHRIDEA) FROM THE LIVER OF CODFISH

A. Mustafina, M. Khutoryanskaya

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; alfia_xx@bk.ru

Plerocercoids of *Pyramicocephalus phocarum* were studied by transmission, scanning, confocal microscopy, experimental infection and molecular systematic methods. Analysis of gene sequence shows that our samples belong to family Diphyllbothriidae and don't have any overlaps with the GeneBank. We chose four golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) for experimental infection. In the course of it we were feeding the hamster with fresh plerocercoids for a long time but did not found eggs and adult cestodes in the feces or hamsters' body. We were able to establish the structural elements of surface of the cestode, such as microtriches or bothria and thin structure of scolex tegument. We reconstructed an architecture of plerocercoid's nervous system. There is one pair of neuropils, dorsal, ventral and lateral nerves and cortical nervous plexus in the scolex. Also, elements of the excretory and secretory system in the cross-section were found and described.

УДК 576.895.122:591.18:597.556.333.7(262.5)

RFАМИД- И КАТЕХОЛАМИНЕРГИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СИСТЕМА *SOLOSTAMENIDES MUGILIS* (MONOGENEA)

А.А. Петров¹, О.В. Зайцева¹, С.А. Петров¹, М.П. Попюк², Е.В. Дмитриева²

¹Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия, anatology.petrov@zin.ru

²Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия

Нервная система моногеней из отряда Mazocraeidea Burchowsky, 1957 изучена фрагментарно и хорошо известна только у двух представителей этой группы (*Eudiplozoon nipponicum* и *Diclidophora merlangi*). Для большинства семейств отряда имеются лишь отрывочные данные, касающиеся отдельных аспектов организации нервной системы или отдельных органов. Одним из них является семейство Microcotylidae Taschenberg, 1879, включающее более 150 видов из 47 родов (Мамаев, 1986; WoRMS, 2015), а все имеющиеся сведения о морфологии нервной системы моногеней этой группы ограничены описанием иннервации клапанов прикрепительного диска (гаптора) одного вида (Tiekotter, 1988). Цель настоящего исследования заключалась в получении более подробных данных о распределении

RFамидов (FMRFамид-подобных нейропептидов) и катехоламинов (КА) в нервной системе микрокотирид на примере одного из представителей семейства – *Solostamenides mugilis* (Vogt, 1879), паразитирующего на жабрах кефалей.

Материал собран в Черном море, в акватории г. Севастополя (бухта Балаклавская и Казачья) с жабр сингиля *Liza aurata* (Risso). Для иммуноцитохимической окраски на RFамиды червей фиксировали в 4%-ном формалине и инкубировали последовательно в Triton X-100, блокирующем буфере (Image-iT FX Signal Enhancer, Molecular Probes), и в первичных (1:600, anti-FMRFamide, Abcam) и вторичных антителах (1:300, Alexa Fluor 488, Life Technologies) с промывкой в 0.01M PBS после каждой инкубации. Катехоламины выявляли гистохимическим методом индукции флуоресценции моноаминов при помощи глиоксиловой кислоты (метод GIF). Целых моногеней инкубировали 1 ч при 4 °С в свежем растворе глиоксиловой кислоты, размещали на предметных стеклах, высушивали в термостате при 60 °С и заключали в вазелиновое масло. Все препараты исследовали на конфокальном микроскопе Leica TCS SP5 на базе ЦКП «Таксон» (ЗИН РАН).

RFамид-содержащая (RFa-с) часть нервной системы. Мозг червя располагается позади глотки над пищеводом и при окраске на RFамиды имеет угловидную форму с одним медиальным и двумя латеральными утолщениями. Вперед от мозга отходят три пары фронтальных нервов. Первая (медиальная) пара представлена тонкими нервами, начинающимися от медиального расширения мозга и идущими к глотке. У заднего края глотки эти нервы соединяются полукольцевой комиссурой. Вторая (субмедиальная) пара нервов значительно толще первой и отходит от мозга чуть латеральнее медиального расширения. Эта пара идет к ротовому отверстию и сливается с мощным околотротовым нервным кольцом. Третья (латеральная) пара равна по толщине субмедиальной; эти нервы отходят вперед от латеральных утолщений мозга и на переднем конце тела делятся на три ветви: одна образует сплетение вокруг присосок прогаптора, расположенных по бокам ото рта, другая загибается медиально и соединяется дугой с аналогичной ветвью на противоположной стороне тела, по пути пересекая субмедиальные нервы, третья продолжается дальше вперед и входит в околотротовое нервное кольцо. RFa-с нервные элементы глотки представлены двумя парами мелких ганглиев, лежащих латерально в стенке глоточного канала. Одна пара располагается в передней части глотки, другая – в задней, передняя пара связана с задней продольными коннективами. Назад от мозга отходят три пары продольных нервных стволов: вентральная, латеральная и дорсальная. Мощные вентральные и более тонкие латеральные стволы начинаются одним корешком от латеральных утолщений мозга, дорсальные стволы отходят от мозга субмедиально. От передних участков латеральных стволов непосредственно за мозгом вбок отходят несколько нервов, которые разветвляются на мелкие веточки, заканчивающиеся на боковой стенке тела. Все шесть продольных стволов соединены между собой частыми правильно расположенными кольцевыми комиссурами. На заднем конце тела перед гаптором вентральные и латеральные стволы сливаются, образуя в месте своего слияния ганглиозные утолщения (преддисковые ганглии). Противоположные ганглии соединены толстой вентральной комиссурой. Образовавшаяся в результате слияния пара стволов продолжается в гаптор, на заднем конце гаптора противоположные стволы соединяются петлей. Продольные стволы в гапторе соединены между собой регулярными вентральными комиссурами, расположенными примерно в два раза чаще, чем комиссуры стволов в туловище. К каждому из прикрепительных клапанов от стволов гаптора отходит нерв, разветвляющийся в мускулатуре клапана.

Катехоламин-содержащая часть нервной системы. КА-содержащие (КАс) волокна и клетки выявляются в большинстве отделов нервной системы червя, хотя в центральной нервной системе они распространены не так широко, как RFa-с нервные элементы. Как и у большинства других беспозвоночных, их основная часть сосредоточена в периферической нервной системе. В мозгу наиболее мощное скопление КАс нейронов и отростков располагаются в латеральных утолщениях. Во фронтальных нервах КА выявляются в латеральных и субмедиальных, но отсутствуют в медиальных нервах. В околотротовой области КА обнаруживаются в нескольких симметричных нейронах, принадлежащих соединенным комиссурой небольшим парным ганглиям. Их отростки образуют в ганглиях контрлатеральные связи и незамкнутое на дорсальной стороне животного околотротовое нервное кольцо. Эти

структуры, видимо, соответствует фронтальной дуге латеральных нервов. В глотке КАС нервные клетки и отростки располагаются таким же образом, как и RFA-с нервные элементы, образуя две пары соединенных волокнами латеральных ганглиев в глоточном канале и поперечный пучок волокон (полукольцевую комиссуру) в задней стенке глотки. КАС нервные волокна выявляются во всех трех парах продольных нервных стволов и в соединяющих их комиссурах. В гапторе КА присутствуют в продольных нервных стволах и в нервах, отходящих от ствола к клапанам. Кроме того, интенсивная реакция на КА наблюдается вокруг клапанов, что вероятно свидетельствует о присутствии здесь множества первичночувствующих рецепторных клеток. В тегументе туловища также выявляется значительное число первичночувствующих рецепторных КАС клеток, представленных, по всей видимости, биполярными клетками с ресничками. По боковым сторонам головного конца эти клетки образуют два симметричных скопления, предположительно механосенсорные органы. Две другие билатерально симметричные группы чувствительных клеток располагаются в центре вентральной поверхности сразу за присосками. Еще две группы рецепторных клеток лежат латерально на уровне церебральных ганглиев. Последние, судя по всему, соответствуют отходящим от вентральных стволов ветвящимся боковым нервам, выявляемым при окраске на RFамиды.

Общая организация нервной системы *Solostamenides mugilis* типична для отряда Mazonaeidae. Характерными особенностями нервной системы этой группы являются дугообразный или угловидный мозг, 3 пары нервных стволов, частый регулярный ортогон, пара крупных преддисковых ганглиев и фронтальные нервы, образующие полукольцо, которое иннервирует присоски прогаптора и область рта (Тимофеева, Котикова, 1995). КА у моногены очевидно активно используются в регуляции разнообразных функций. Судя по распределению КАС клеток и волокон у *S. mugilis*, КА осуществляют регуляцию рецепторных процессов, вероятно связанных с механорецепцией и, кроме того, как RFамиды, так и КА могут принимать активное участие в регуляции работы пищеварительной системы, в обеспечении интегративных функций мозга и модулировании сокращений мускулатуры.

Работа выполнена при участии ЗИН РАН (тема № 01201351194) и финансовой поддержке РФФИ (гранты № 15-29-02650 офи_м, № 15-29-02684 офи_м).

Список литературы

Тимофеева Т.А., Котикова Е.А. Особенности топографии нервной системы моногены // Паразитология. – 1995. – Т. 29, № 2. – С. 127–139.

Mamaev Yu.L. The taxonomical composition of the family Microcotylidae Taschenberg, 1879 (Monogenea) // Folia Parasitologica. – 1986. – Vol. 33. – P. 199–206.

Tiekotter K.L. Histofluorescent and ultrastructural identification of aminergic processes in the opisthaptor of the marine monogene, *Microcotyle sebastis* (Polyopisthocotylea: Microcotylinae) // Proceedings of the Helminthological Society of Washington. – 1988. – Vol. 55, no. 2. – P. 229–245.

WoRMS. Microcotylidae Taschenberg, 1879 [Electronic resource] // World Register of Marine Species. – Mode of Access: <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=119247> on 2016-03-16.

RFAMIDE- AND CATECHOLAMINERGIC NERVOUS SYSTEM OF *SOLOSTAMENIDES MUGILIS* (MONOGENEA)

A.A. Petrov¹, O.V. Zaitseva¹, S.A. Petrov¹, M.P. Popyuk², E.V. Dmitrieva²

¹Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia, anatoly.petrov@zin.ru

²Kovalevsky Institute of Marine Biological Research RAS, Sevastopol, Russia

The nervous system of *Solostamenides mugilis* (Vogt, 1879), a microcotylid monogenean parasitizing mullets in the Black Sea, was studied using anti-FMRamide antibodies for RFamides and

glyoxylic acid-induced fluorescence for catecholamines (CAs). The nervous system of this species was shown to be typical for the order Mazocraeidea: it consisted of an angular brain, 3 pairs of nerve cords, a dense, regular orthogon, a pair of large prehaptoral ganglia and 3 pairs of frontal nerves with a semicircle of nerves innervating the prohaptoral suckers and mouth. Judging from the distribution of the CA-and RFamide-reactive cells and neurites in *S. mugilis*, CAs can play an important role in the control of mechanoreception, and both RFamides and CAs may participate in the regulation of the functioning of the digestive system, in the integrative functions of the brain and in the modulation of muscular contractions.

УДК 576.895.122:591.16:57.086.3

РАЗМНОЖЕНИЕ ТРЕМАТОД В ПЕРВОМ ПРОМЕЖУТОЧНОМ ХОЗЯИНЕ: СРАВНИТЕЛЬНОЕ УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ

И.М. Подвязная

Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия; Irina.Podvyaznaya@zin.ru

Репродукция спороцист и редий трематод в первом промежуточном хозяине является малоизученной областью. Вместе с тем, способ этого размножения и природа генеративных клеток, из которых формируются эмбрионы следующего поколения, до сих пор остаются предметом дискуссии. В современной литературе широко распространено мнение о том, что спороцисты и редии размножаются почкованием, а их генеративные клетки, соответственно, представляют собой тотипотентные стволовые клетки (Reuter, Kreshchenko, 2004). Согласно другой гипотезе, также имеющей последователей среди современных исследователей, спороцисты и редии размножаются путем диплоидного апомиктического партеногенеза, а их генеративные клетки гомологичны женским половым клеткам мариит (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Проведенное нами сравнительное ультраструктурное исследование генеративных клеток у спороцист *Proisorhynchoides borealis* и редий *Himasthla elongata*, *Bunocotyle progenetica* и *Tristriata anatis* (Podvyaznaya, 2007; Podvyaznaya, Galaktionov, 2014; наши неопубликованные данные) показало, что они имеют сходное тонкое строение у разных видов трематод и разных стадий их жизненного цикла. В зрелом состоянии генеративные клетки обладают сравнительно крупными размерами, большим ядром с хорошо выраженным ядрышком и малым количеством конденсированного хроматина. Их цитоплазма содержит многочисленные митохондрии, образующие компактное скопление на одном из клеточных полюсов, хорошо развитый аппарат Гольджи, цистерны шероховатого ЭПР, свободные рибосомы, а также органоиды характерные для ооцитов животных, такие как пористые пластинки и «nuage» (перинуклеарные тельца).

Источником формирования новых генеративных клеток в герминальной массе являются стволовые клетки, которые, как было показано ранее (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003), сохраняют способность к пролиферации. В полностью сформированной функционально активной герминальной массе эти клетки не многочисленны, сравнительно невелики по размеру и имеют высокое ядерно-цитоплазматическое отношение. Их ядра богаты гетерохроматином, а небольшое количество цитоплазмы содержит в основном свободные рибосомы и митохондрии. Нами показано, что в процессе дифференцировки генеративные клетки увеличиваются в размерах, при этом их рост сопровождается появлением в цитоплазме пористых пластинок и «nuage», заметным развитием шероховатой эндоплазматической сети и аппарата Гольджи и существенным увеличением количества митохондрий. У спороцист *P. borealis* и редий *H. elongata* и *T. anatis* наблюдалась поляризация генеративных клеток в результате неравномерного распределения цитоплазмы вокруг ядра и постепенной концентрации органоидов в ее утолщенном участке. В ходе дифференцировки генеративных

клеток их ядра и ядрышки также увеличиваются, одновременно происходит деконденсация ядерного хроматина.

У большинства спороцист и редий формирование генеративных клеток и ранние стадии развития эмбрионов происходят в герминальных массах (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003). Электронная микроскопия показала, что необходимые условия для этого развития обеспечивают высокоспециализированные поддерживающие (структурные) клетки (Podvyaznaya, 2007; Podvyaznaya, Galaktionov, 2014; наши неопубликованные данные). Их отростки со всех сторон окружают стволовые клетки, генеративные клетки и ранние эмбрионы, образуя ячеистый каркас герминальной массы. У изученных нами редий поддерживающие клетки герминальной массы довольно многочисленны и связаны между собой септированными контактами. Герминальная масса редий *T. anatis* частично окружена снаружи отчетливо выраженной пограничной пластинкой.

Результаты нашего исследования показали, что по сравнению с необластами (тотипотентными стволовыми клетками) свободноживущих плоских червей зрелые генеративные клетки спороцист и редий трематод имеют значительно более дифференцированную цитоплазму, содержащую органоиды, типичные для ооцитов животных. Кроме того, процесс дифференцировки генеративных клеток обнаруживает сходство с созреванием половых клеток в яичнике мари. Таким образом, выявленные нами особенности тонкого строения и развития генеративных клеток трематод свидетельствуют в пользу гипотезы об их принадлежности к клеткам половой линии. Полученные данные также убедительно свидетельствуют о том, что герминальные массы представляет собой специализированные органы размножения спороцист и редий, состоящие из клеток нескольких типов. Эти органы имеют очевидное структурное сходство с яичниками некоторых паразитических плоских червей.

Работа поддержана грантом РФФИ № 13-04-00875 и бюджетным проектом НИОКР № 01201351191.

Список литературы

Galaktionov K.V., Dobrovolskij A.A. The Biology and Evolution of Trematodes. – Boston ; Dordrecht ; London : Kluwer Acad. Publ., 2003. – 592 p.

Podvyaznaya I.M. An ultrastructural study of reproduction in the sporocysts of *Proisorhynchoides gracilescens* (Digenea: Bucephalidae) // Parasitol. Res. – 2007. – Vol. 101, iss 1. – P. 35–42.

Podvyaznaya I.M., Galaktionov K.V. Trematode reproduction in the molluscan host: an ultrastructural study of the germinal mass in the rediae of *Himasthla elongata* (Mehlis, 1831) (Digenea: Echinostomatidae) // Parasitol. Res. – 2014. – Vol. 113, iss. 3. – P. 1215–1224.

Reuter M., Kreshchenko N. Flatworm asexual multiplication implicates stem cells and regeneration // Can. J. Zool. – 2004. – Vol. 82, no. 2. – P. 334–356.

TREMATODE REPRODUCTION IN THE FIRST INTERMEDIATE HOST: A COMPARATIVE ULTRASTRUCTURAL STUDY

I.M. Podvyaznaya

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia;
Irina.Podvyaznaya@zin.ru

The germinal cells, peculiarities of their development and germinal masses were investigated by TEM in *Proisorhynchoides borealis* sporocysts and in the rediae of *Himasthla elongata*, *Bunocotyle progenetica* and *Tristriata anatis*. Ultrastructural and developmental features of the germinal cells revealed in our study lend support to the hypothesis that the germinal cells are germ line cells. Our data also provided compelling evidence that the germinal masses are specialized reproductive organs

of rediae and sporocysts consisting of cells of several types. These organs show obvious ultrastructural and functional similarities with the ovaries of some parasitic flatworms.

УДК 576.895.122:[597.321+597.317.1]:575.86

**УЛЬТРАСТРУКТУРНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
БАЗАЛЬНЫХ ПОЛИОПИСТОКОТИЛИДНЫХ МОНОГЕНЕЙ, CHIMAERICOLIDAE
И HEXABOTHRIDAE, ПАРАЗИТОВ ЦЕЛЬНОГОЛОВЫХ РЫБ И ЭЛАСМОБРАНХИЙ:
ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТ**

Л.Г. Поддубная

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Ярославская область, пос. Борок; poddubny@ibiw.yaroslavl.ru

Базальные группы полиопистокотилидных химероколидных и гексаботриидных моногеней со-эволюционируют с древнейшими хрящевыми химеровыми рыбами (Holoccephala) и скатами (Elasmobranchii) (Быховский, 1957; Boeger, Kritsky 1993). Данные по молекулярному исследованию полиопистокотилидных моногеней свидетельствуют о базальной позиции химероколидных моногеней среди полиопистокотилид (Jovelin, Justine, 2001); этот вывод поддержан и морфологическим анализом (Boeger, Kritsky, 1993, 2001). Однако, гексаботриидные моногеней занимают базальную позицию по отношению к полиопистокотилидным моногеней, паразитам костистых рыб (Mollaret et al., 2000). Не поддерживается взаимосвязь химероколидных и гексаботриидных моногеней молекулярными анализами (Jovelin, Justine, 2001), хотя Лебедев (1995) объединяет химероколидных и гексаботриидных моногеней и выделяет в отдельный подотряд. Цель настоящего исследования – проанализировать ряд оригинальных ультраструктурных признаков для поиска маркеров, поддерживающих родство химероколидных и гексаботриидных моногеней, для познания эволюционного пути развития высших моногеней, своеобразие морфологических черт которых является предметом дискуссионных обсуждений.

Была исследована цитоархитектоника кишечника у представителей базальных полиопистокотилидных моногеней отрядов Chimaericolidae и Hexabothriidae на примере трех видов, химероколидной моногеней *Chimaercola leptogaster*, паразита жабр цельноголовых рыб *Chimaera monstrosa* и двух гексаботриидных видов, *Callorhynchocotyle callorhynchi* с жабр цельноголовых рыб *Callorhynchus capensis* и *Rajonchocotyle emarginata*, паразита жабр скатов *Amblyraja radiata*. Как и у всех полиопистокотилид, стенка кишечника исследованных моногеней состоит из двух клеточных компонентов, кишечных клеток и соединительного синцития, соединенных септированными межклеточными контактами. Выявлены значительные различия в цитоархитектонике кишечного эпителия исследованных химероколидных и гексаботриидных моногеней, в морфологических вариациях полостных поверхностных структур кишечных и соединительных клеток, в способах выведения гематина из кишечных клеток. У химероколид обидея типа клеток чередуются поочередно в кишечной стенке, базальные ядра клеток погружены ниже уровня стенки кишечника. Вогнутая полостная поверхность кишечных клеток *C. leptogaster* покрыта ламеллами и изолирована от кишечной полости «куполом», сформированным поверхностными выростами соединительного синцития. У гексаботриидных видов в кишечной стенке доминируют кишечные клетки различных стадий их развития, сгруппированные по 3 – 7 клеток. По мере дифференцировки, кишечные клетки выступают из кишечной стенки в полость кишечника; полостная поверхность обидея типов клеток покрыта короткими ламеллярными выростами. Предполагается наличие голокринового пути реализации гематина в полость кишечника у гексаботриидных моногеней, а именно путем отрыва зрелых кишечных клеток в полость кишечника. Напротив, у химероколидных

моногоней продукты клеточного пищеварения скапливаются в куполообразном апикальном образовании кишечных клеток и последующим его отрывом в полость кишечника. Показано, что у гексаботриидных моногоней постоянное пополнение кишечных клеток осуществляется путем встраивания в синцитий кишечной стенки малодифференцированных клеток и последующей их дифференцировки в соединительном синцитии. Несмотря на различную таксономическую принадлежность хозяев у исследованных видов гексаботриидей, *R. emarginata* (паразит жабр элазмобранхий), а *C. callorhynchi* (паразит жабр цельноголовых рыб), оба вида имеют сходство по рассматриваемым ультраструктурным характеристикам кишечника. Предполагается возможность использования ультраструктурных характеристик кишечного эпителия в качестве таксономических признаков семейств в подклассе Polyoristhocotylea. Интересный факт, у химероколидных моногоней кишечная полость заполнена половыми продуктами мужской и женской половой системы, тогда как у гексаботриидных моногоней полость заполнена кишечными клетками различных стадий их некроза. Таким образом, и у химероколидных, и у гексаботриидных моногоней наблюдается некротический характер процесса пищеварения, когда перевариванию подвергаются и половозрелые кишечные клетки, и половые клетки, что, несомненно, является их архаичными признаками и прослеживаются элементы сходства с пищеварительной системой бескишечной турбеллярии *Actinoposthia beklemishevi* (Райкова, 1987). Полученные ультраструктурные характеристики по различной цитоархитектонике стенок кишечника химероколидных и гексаботриидных моногоней могут поддержать мнение о независимом становлении каждой из указанных групп моногоней в хозяевах, с которыми они эволюционно сопряжены.

Выявлены ультраструктурные различия в тонкой морфологии склеритного вооружения прикрепительного диска клапанов химероколидей (*Chimaericola leptogaster*) и присосок гексаботриидей (*Rajonchocotyle emarginata* и *Callorhynchocotyle callorhynchi*) и различия в локализации склеритного вооружения относительно мышечного валика, расположенного по периметру стенок клапанов и присосок. Парные латеральные скобки клапана *C. leptogaster* погружены в мышечные валики и являются производными базальной пластинки мышечных валиков и состоят из гомогенного электронноплотного материала, пронизанного множеством полых полостей. Гетерогенная, двухкомпонентная по составу срединная скобка клапанов *C. leptogaster* проходит через мышечные валики, отграничена от таковых базальной пластинкой; между скобкой и базальной пластинкой имеется пространство. Выявлено шесть шипов, производных базальной пластинки мышечного валика, направленных в просвет клапана, и сходных с таковыми на поверхности копулятивного органа некоторых свободноживущих плоских червей отряда Proseriata (Martens, 1984). Дополнительно, полостная поверхность тегумента клапанов покрыта апикальными выростами. Каждая присоска гексаботриидей вооружена длинным склеритным образованием, дистальный отдел которого преобразован в крючок. Большая часть склерита погружена в ткани присоски, окружена мышечной обкладкой, богато иннервированной нервными элементами, а непосредственно вокруг склеритного тела присутствуют тонкие саркоплазматические отростки. Однако, на протяжении длины склерита можно наблюдать места прикрепления мышц склеритной обкладки с базальной пластинкой мышечных валиков стенки присосок. На примере *R. emarginata* продемонстрировано, что большая часть тела склерита состоит из трех гетерогенных слоев, отличающихся по типу и концентрации в них плотных фибрилл. Непосредственно крючок содержит гомогенный, средней плотности слой и плотный тонкий слой, обрамляющий крючок снаружи. Помимо шести присосок, прикрепительный диск *R. emarginata* снабжен специализированными одноклеточными железами, продуцирующими гетерогенные по составу секреторные гранулы, протоки с которыми открываются недалеко от места прикрепления аппендикса, снабженного, в свою очередь, двумя терминальными присосками с крючком между ними. В семействе гексаботриидных моногоней описано 15 родов, паразитов жабр элазмобранхий (акулы и скаты), и только их один род *Callorhynchocotyle* представлен 5 видами, паразитирующими на жабрах цельноголовых рыб. Согласно Богеру и Критски (Boeger, Kritsky, 1989), гексаботриидные моногонеи независимо соэволюционизировали с хозяевами в их специализации. Для вида *Callorhynchocotyle callorhynchi* нами показано, что полость присосок прикрепительного диска равномерно покрыта прямыми и одновершинными шипами (а не рецепторами, как отмечено в таксономической литературе),

идентичными по ультраструктурным признакам шипам трематод. Итак, прикрепительные присоски гексаботриидных моногеней существенно отличаются по морфологии от таковой клапанов химероколидных моногеней, что может свидетельствовать в пользу вероятного независимого становления химероколидных и гексаботриидных моногеней. Более того, срединная скобка клапанов химероколидней, по хроматографическим и биохимическим исследованиям Лайенс (Lyons, 1966), содержит цистин, в то время как в склеритных образованиях клапанов прочих полиопистхотилидных моногеней данная аминокислота не выявлена.

У исследованных видов химероколидных (*Chimaericola leptogaster*) и гексаботриидных (*Rajonchocotyle emarginata* и *Callorhynchocotyle callorhynchi*) моногеней желточные фолликулы не отграничены от окружающих тканей пограничной пластинкой, в составе желточных фолликулов присутствует один тип клеточных элементов, желточные клетки различной стадии зрелости, и пограничные желточные клетки окружены кишечными клетками. Наличие так называемого «желточно-кишечного комплекса» (Brinkmann, 1942), безусловно, может рассматриваться в качестве примитивной черты строения данных моногеней.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 15-04-02890).

**ULTRASTRUCTURAL INVESTIGATION
OF THE BASAL POLYOPISTHOCOTYLEAN MONOGENEANS, CHIMAERICOLIDAE
AND HEXABOTHRIIDAE, PARASITES OF THE HOLOCEPHALANS AND
ELASMOBRANCHS: PHYLOGENETIC ASPECT**

L.G. Poddubnaya

I.D. Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Yaroslavl region, Borok, poddubny@ibiw.yaroslavl.ru

The comparative analysis of the ultrastructural features of the caecal organization, haptoral clamps, suckers and vitellarium of the chimaericolidean (*Chimaericola leptogaster*) and hexabothriidean (*Rajonchocotyle emarginata* и *Callorhynchocotyle callorhynchi*) monogeneans has been used to help evaluate the relationship of two basal polyopisthocotylean groups, the Chimaericolidae and Hexabothriidae.

УДК 576.895.121:591.4:595.371

**УЛЬТРАСТРУКТУРА ЦЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ ОБРАЗОВАНИЙ
МЕТАЦЕСТОДЫ *LATERIPORUS AECOPHYLUS* ИЗ МОРСКОГО БОКОПЛАВА**

Н.А. Поспехова

Институт биологических проблем Севера ДВО РАН, г. Магадан, Россия, posna@ibpn.ru

Жизненные циклы высших цестод на Северо-Востоке Азии обычно связаны с водной средой, поскольку к водным или околотовным организмам принадлежат и промежуточные, и окончательные хозяева (Томиловская, 1979; Регель, 2001; Бондаренко, Контримавичус, 2006). В качестве промежуточных хозяев цестоды подотряда Hymenolepidata, наиболее широко представленного среди циклофиллид данного региона, используют ракообразных, олигохет, личинок насекомых. Метацестоды рода *Lateriporus* (Dilepididae) развиваются преимущественно, в пресноводных, изредка – в морских гаммаридах, причём в ряде случаев они демонстрируют высокую гостальную специфичность, а их промежуточные хозяева

принадлежат к видам с узким ареалом (Регель, 1996). Одним из таких видов является *Lateriporus aecophylus* Oschmarin, 1950, специфичный паразит морской утки каменушки *Histrionicus histrionicus* (Linnaeus, 1758). Его промежуточный хозяин был установлен при массовом вскрытии различных морских амфипод, собранных в местах кормёжки каменушек, но метацестоды *L. aecophylus* были найдены только в тихоокеанском прибрежном бокоплаве *Parallorchestes ochotensis* (Brandt) (Регель, 1996).

Морфология и тонкая морфология метацестод латерипорусов исследована в единичных случаях и только на материале из пресноводных гаммарид (Krasnoshchekov et al., 1985; Гуляев, 1998), хотя метацестоды латерипорусов кардинально отличаются от типичных для Dilepididae моноцерков. Основными признаками моноцерка является наличие неклеточной наружной оболочки (экзоцисты), которая охватывает и эндоцисту, и хвостовой придаток, формирующий отдельные фолликулы. Все эти структуры обеспечивают развитие в промежуточном хозяине, утрачиваются при переходе к окончательному хозяину, и, следовательно, являются ценогенезами. Предыдущие исследования показали, что именно ценогенезы высших цестод обладают наибольшей вариабельностью, тогда как дефинитивные части метацестод (сколекс и шейка) достаточно однообразны (Томиловская, 1979; Регель, 2001; Бондаренко, Контримавичус, 2006). Метацестоды рода *Lateriporus* по морфологическому типу относятся к стробилоцистам (Спаский, 1954), и не имеют наружной оболочки (экзоцисты). Для них характерна крупная, удлинённая эндоциста, содержащая сколекс и личиночную стробилу, и хвостовой отросток, который отеляется на ранних стадиях онтогенеза и существует автономно в полости тела амфиподы (Гуляев, 1998).

Единственная известная нам работа по ультраструктуре метацестод рода *Lateriporus* содержит данные о строении *L. geographicus* из пресноводных гаммарусов (Krasnoshchekov et al., 1985). Тонкая морфология *L. aecophylus* в целом соответствует таковой *L. geographicus*: стенка цисты образована тегументом, покрытым слоем гликокаликса, ниже располагаются фиброзные слои, включающие мышечные волокна, затем клеточный слой (паренхима по Krasnoshchekov et al., 1985) и слой миелиноподобных волокон, ограничивающий внутреннюю полость цисты. Однако толщина разных слоёв, составляющих стенку цисты, несколько отличается от таковой у *L. geographicus*, что может быть связано с обитанием в морском бокоплаве. Дистальная цитоплазма тегумента *L. aecophylus* заполнена тельцами неправильной формы (спиральными пучками однородного вещества по: Krasnoshchekov et al., 1985). Совокупность этих признаков позволяет заключить, что метацестоды рода *Lateriporus* обладают ультраструктурными характеристиками, свойственными как моноцеркам дилепидид, так и цистицеркоидам семейства Hymenolepididae, причём преобладают именно признаки гимнолелипидид, как было отмечено ранее (Krasnoshchekov et al., 1985). К ним относятся: фибриллярный гликокаликс, сочетание мышечных и фиброзных волокон одинаковой ориентации в одном слое стенки цисты, наличие миелиноподобного слоя на границе с полостью экзоцисты. К признакам, характерным для моноцерка, основного типа метацестод Dilepididae, относится лишь строение дистальной цитоплазмы тегумента. Если у гимнолелипидид она представляет собой однородное скопление плотного материала, то у дилепидид заполнена отдельными тельцами.

Полученные данные о строении ценогенетических образований метацестоды из морского бокоплава могут быть использованы в качестве сравнительного материала для систематических построений, а также для установления филогенетических связей между таксонами Eucestoda.

Список литературы

- Бондаренко С.К., Контримавичус В.Л. Аплопараксиды диких и домашних птиц. – Москва : Наука, 2006. – 443 с. – (Основы цестодологии; т. 14.).
- Гуляев В.Д. Развитие метацестоды *Lateriporus clerici* (Cestoda, Cyclophyllidea, Dilepididae) // Зоол. журн. – 1998. – Т. 77, № 10. – С. 1103–1110.

Регель К.В. Первая находка личинок цестод каменушки в морских амфиподах северной части Охотского моря // Систематика, таксономия и фауна паразитов : материалы конф. (Москва, 22-24 окт., 1996 г.). – Москва, 1996. – С. 101–102.

Регель К.В. Гименолепидиды утиных птиц Северо-Западной Чукотки : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 2001. – 24 с.

Спаский А.А. О цикле развития дилепидид рода *Lateriporus* (Cestoda: Dilepididae) // Труды ГЕЛАН. – 1954. – Т. 7. – С. 176–179.

Томиловская Н.С. Дилепидиды птиц Северо-Западной Чукотки (фауна, жизненные циклы, экология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 1979. – 15 с.

Krasnoshchekov G.P., Pluzhnikov L.T., Gulyaev V.D. Ultrastructure of the larval organ of the metacestode *Lateriporus geographicus* Cooper, 1921 (Cestoda: Dilepididae) // Folia Parasitologica. – 1985. – Vol. 32, iss.1. – P. 51–59.

ULTRASTRUCTURE OF CAENOGENETIC FORMATIONS IN THE METACESTODE OF *LATERIPORUS AECOPHYLUS* FROM THE SEA AMPHIPOD

N.A. Pospekhova

Institute of Biological Problems of the North, FEB RAS, Magadan, Russia, posna@ibpn.ru

First data about the ultrastructure of caenogenetic formations (protective envelope) in metacestode *Lateriporus aecophylus* Oschmarin, 1950 from sea amphipods are presented.

УДК 576.895.122:594:514.748

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФОРМЫ РАКОВИНЫ ЗАРАЖЕННЫХ ПАРТЕНИТАМИ ТРЕМАТОД МОЛЛЮСКОВ *LITTORINA SAXATILIS* И *LITTORINA OBTUSATA*, ВЫЯВЛЕННЫЕ МЕТОДАМИ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ

З.И. Старунова¹, М.А. Варфоломеева², А.И. Гранович²

¹Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет,
г. Санкт-Петербург, Россия; z.starunova@gmail.com

²Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия

Изменчивость организмов определяется совокупным влиянием различных средовых факторов, воздействие которых на литоральные организмы невозможно переоценить. Легче всего учитывать размах изменчивости по внешним морфологическим изменениям организмов. У моллюсков чаще всего средовые изменения отражаются на форме, размере и структуре раковины. Известно, что литторины очень полиморфный род, в литературе есть огромное количество примеров, когда внутривидовая изменчивость значительно превышала межвидовую (Старунова и др., 2010). Представители рода *Littorina* служат модельными объектами для изучения морфофизиологических, экологических, филогенетических, паразитологических и многих других исследований. *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* являются одними из наиболее хорошо изученных морских гастропод. Зональное распределение моллюсков на литорали достаточно видоспецифично – каждый вид приурочен к определенным биотопам и горизонтам литорали, но, вместе с тем, обнаружено значительное перекрывание мест их обитаний (Старунова и др., 2010). Абиотические факторы среды могут определять зону обитания видов, так же как и распределение пищевых ресурсов, и наличие или отсутствие других организмов,

хищников или паразитов.

Для популяций моллюсков рода *Littorina* заражение трематодами, а особенно партенитами микрофаллид группы «*pygmaeus*», влияет на различные аспекты их жизнедеятельности и является весьма важным экологическим фактором. Одним из самых распространенных видов трематод, паразитирующих в моллюсках рода *Littorina* на Белом море, является *Microphallus piriformes* (Калибердина, Гранович, 2003). Одним из наиболее существенных последствий зараженности трематодами для особи хозяина является изменение репродуктивных функций моллюска. При этом может изменяться как половое поведение, так и морфология половых органов (Ганжа, Старунова, 2011). Не менее важным фактором, влияющим на моллюсков при заражении, является изменение скорости и характера роста раковины (Калибердина, Гранович, 2003; Панова и др, 1999). Такое воздействие на прямую оказывает влияние на форму раковины и приводит к появлению в популяциях моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata* аномальных форм, не типичных для данных видов.

Раковина моллюсков – популярный объект для изучения морфологической изменчивости, потому что геометрически проста и достаточно разнообразна по форме. Однако значительная внутривидовая пластичность или наличие аномалий в морфологических признаках раковины (конхологических признаков) может сильно затруднять видовую диагностику. В этом случае необходимо привлечение методов, которые могли бы комплексно оценить особенности формы, учесть размах варьирования ее отдельных элементов, делать поправку на возможные аллометрические эффекты. Одним из перспективных методов с этой точки зрения является метод геометрической морфометрии. В геометрической морфометрии координатами являются декартовы координаты меток, расставляемых на сравниваемых объектах. Для исключения влияния «размерного» фактора экземпляры в выборке должны быть выровнены относительно эталонного объекта. Выровненные объекты, сравниваются между собой наложением, как будто бы тонкие металлические пластины искривляются в местах изменений меток на объектах. Это и называется «деформациями», количественной мерой которых является коэффициент «энергии искривления» объектов. Переменные формы – деформации и линейные компоненты получаются в результате разложения матрицы коэффициентов «энергии искривления».

На литорали Белого моря проводили качественные сборы в районе МБС СПбГУ о. Средний в губе Чула (в трех точках: корга у Левина Наволока, о. Боршовец, губа Яковлева), характеризующихся скалистой литоралью и большим скоплением водоплавающих птиц (окончательные хозяева в жизненном цикле партенит трематод «*pygmaeus*» и «*piriformes*»). На Баренцевом море проводили качественные и количественные сборы в акватории вокруг пос. Дальние Зеленцы. В анализе были использованы только половозрелые особи обоих полов с высотой раковины более 5 мм. Раковины фотографировали на цифровую камеру Canon EOS 400d, при этом плоскость устья раковины была параллельна фокальной плоскости объектива. Полученные цифровые изображения использовали для двухмерной морфометрии. Каждое изображение выравнивалось, на него наносилась координатная сетка, далее с помощью программы TPSDig 2.0 на фотографии ставили по 23 стандартные метки. Для получения 13 переменных формы (10 относительных деформаций, 2 линейные компоненты и центроидный размер), которые использовались в статистическом анализе, была использована программа TPSRelw. Для визуализации морфологических изменений были получены усредненные конфигурации и деформационные решетки.

С помощью методов геометрической морфометрии нами были исследованы морфологические изменения в форме раковины моллюсков *L. saxatilis* и *L. obtusata*, обитающих на литорали Белого и Баренцева морей. Для выявления различий в форме раковины между зараженными и здоровыми моллюсками были использованы только особи, зараженные микрофаллидами группы «*pygmaeus*»: *M. pygmaeus* и *M. piriformes*.

Обнаруженные различия в форме раковины в целом соответствуют, полученным ранее данным по Белому морю. Присутствуют моллюски, особенно среди *L. obtusata*, с так называемой «башенковидной» раковинкой, для которой характерны вздутые обороты и смещение оси навивания. Также были обнаружены уникальные аномальные формы раковины, не характерные для данных видов моллюсков.

Список литературы

Ганжа Е.В., Старунова З.И. Влияние степени заражения парthenитами трематод на строение пениальных желез моллюска *Littorina saxatilis* разного возраста // Паразитология. – 2011. – Т. 45, № 6. – С. 425–437.

Калибердина М.В., Гранович А.И. Зараженность парthenитами трематод и воздействие паразитов на форму раковины брюхоногих моллюсков *Littorina saxatilis*: анализ популяций, обитающих на скалистой литорали // Паразитология. – 2003. – Т. 37, № 1. – С. 69–86.

Панова М.В., Сергиевский С.О., Гранович А.И. Изменение формы раковины литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *Littorina obtusata* при зараженности парthenитами трематод // Паразитология. – 1999. – Т. 33, № 1. – С. 13–25.

Старунова З.И., Михайлова Н.А., Гранович А.И. Анализ межпопуляционных и внутривидовых различий формы раковины у представителей видового комплекса «*saxatilis*» (Mollusca: Caenogastropoda) методами геометрической морфометрии // Вестн. С.-Петерб. ун-та. – Сер. 3. – 2010. – Вып. 4. – С. 23–34.

MORPHOLOGICAL CHANGES OF SHELL SHAPE OF INFECTED MOLLUSCS *LITTORINA SAXATILIS* И *LITTORINA OBTUSATA* WITH PARTHENITES OF TREMATODES DETECTED BY GEOMETRIC MORPHOMETRIC METHODS

Z. I. Starunova¹, A. I. Granovitch², M. A. Varfolomeeva²

¹Saint-Petersburg State Pediatric Medical University, Saint-Petersburg, Russia

²Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

We have shown the morphometric differences in *L. saxatilis* and *L. obtusata* populations, inhabiting sites of the White and Barents Seas by geometric morphometric methods. In most cases traditional morphometry could not reveal clear results. Linear measurements are usually highly correlated with size. Geometric morphometric allows us exclude size and analyze only shape and form of the objects by landmark-based techniques. In our study 2D-geometric morphometric methods were used to find shell differences between infected and uninfected mollusks.

УДК 576.8:[514.748+57.088.5]

ВОЗМОЖНОСТЬ ПРИМЕНЕНИЯ МЕТОДОВ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ И МИКРОРЕНТГЕНОВСКОЙ ТОМОГРАФИИ В ПАРАЗИТОЛОГИИ

З.И. Старунова¹, К.В. Шунькина²

¹Санкт-Петербургский государственный педиатрический медицинский университет,
г. Санкт-Петербург, Россия; z.starunova@gmail.com

²Зоологический институт РАН, г. Санкт-Петербург, Россия

Для выявления тонких различий в форме биологических объектов возможны различные подходы для анализа: традиционная морфометрия, математическое моделирование и геометрическая морфометрия. Однако морфометрические исследования, с одной стороны, дают как большие возможности, а с другой – накладывают определённые ограничения на объекты исследования. В первую очередь, такие объекты должны быть удобны для измерения, то есть обладать достаточно жесткой постоянной структурой. Во-вторых, для удобства сравнения

выборки таких объектов они должны иметь гомологичные элементы. С этой точки зрения наиболее подходящим кажутся такие организмы как насекомые и ракообразные, обладающие хитиновым скелетом, а также моллюски и брахиоподы с их известковой раковиной. Турбоспиральная раковина гастропод с точки зрения морфологического анализа обладает рядом как положительных свойств, так и отрицательных. К положительным сторонам можно, безусловно, отнести жесткую структуру, к отрицательным – небольшой набор гомологичных структур и асимметричную (спирально-закрученная) форму (Urdu et al, 2010).

До недавнего времени раковину гастропод изучали с помощью так называемой традиционной морфометрии, которая включает получение и анализ линейных промеров, их индексов и различных отношений. Геометрическая морфометрия представляет собой анализ данных, полученных от меток, расставленных на поверхности или модели раковины (3D-морфометрия) или ее фотографии (2D-морфометрия). Теоретические или математические подходы прошли путь от простых геометрических моделей, которые отражали только форму, до сложных моделей, с помощью которых можно показать онтогенетический процесс. Теоретический подход был заложен Раупом (Raup, 1961) и моделирует процесс роста и формирования раковины близкий к реальному. С развитием компьютерных технологий стало возможным создавать различные модели раковин, наиболее приближенные к реальным объектам.

Несмотря на растущую популярность геометрической морфометрии, лишь немногие группы организмов исследованы с помощью этих методов. Многие исследователи считают, что методы геометрической морфометрии могут быть легко адаптированы для исследований любых формы живых организмов (Adams et al., 2004). В паразитологии, таким образом, возможно довольно тонкое изучение изменчивости формы тела хозяев (моллюски, ракообразные) с помощью методов геометрической морфометрии, в то время как сами паразиты с их мягкими покровами и непостоянной формой тела (отсутствие гомологичных точек у особей) остаются за рамками морфометрических исследований.

Для трехмерной морфометрии и компьютерного моделирования все чаще в последнее время стали применять компьютерную микротомографию, которая делает реконструкцию трехмерных моделей рентгеновских изображений. Метод позволяет исследовать небольшие объекты (до 1 мм), но для получаемого изображения характерно высокое разрешение. Такой метод применим как к мягким тканям (требуют специального контрастирования, как например, для электронной микроскопии), так и к твердым объектам (без дополнительной обработки) и позволяет получить изображение внутренней и внешней структуры препарата неинвазивно (Hoffmann et al., 2014). Таким образом, можно одновременно исследовать и паразита, и хозяина в их естественных взаимоотношениях, без вскрытия и времязатратного изготовления препаратов.

Список литературы

Adams D.C., Rohlf F.J., Slice D.E. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution' // *Italian Journal of Zoology*. – 2004. – Vol. 71, iss. 1. – P. 5–16.

Hoffmann R., Schultz J. A., Schellhorn R., Rybacki E., Keupp H., Gerden S. R., Lemanis R., Zachow S. Non-invasive imaging methods applied to neo- and paleo-ontological cephalopod research // *Biogeosciences*. – 2014. – Vol. 11, iss. 10. – P. 2721–2739.

Raup D. M. The geometry of coiling in gastropods // *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA*. – 1961. Vol. 47, no. 4. – P. 602–609.

Urdu S., Goudemand N., Bucher H., Chirat R. Allometries and the morphogenesis of the molluscan shell: a quantitative and theoretical model // *Journal of Experimental Zoology*. Pt. B. – 2010. – Vol. 314B, iss. 4. – P. 280–302.

APPLICABILITY OF THE GEOMETRIC MORPHOMETRIC AND MICRO-CT METHODS IN PARASITOLOGY

Z. I. Starunova¹, K.V. Shunkina²

¹Saint-Petersburg State Pediatric Medical University, Saint-Petersburg, Russia

²Zoological Institute RAS, Saint-Petersburg, Russia

The geometrical morphometric methods combine a multivariate statistics and visible shape changes (transformation greeds) to study the phenotypic variation. In this method, the relative locations of a set of individual “landmarks” that are biologically homologous, are convert into a set of ordinary biometric variables (shape coordinates). The methodological approaches of geometric morphometrics make use of 2D and 3D coordinate data to describe size and shape as at the same time as independently. Results from numerous studies confirm the advantages of using geometric morphometric methods to study wide range of biological objects.

Micro-CT is one of the fast developing non-invasive methods nowadays. The advantages for research are an opportunity to study in great detail external and internal structures of objects and used data in 2-D and 3-D morphometry, while the specimen itself remains untouched. It can be the endless resource for parasitology to study at the same time the host and the parasite inside the host body.

УДК 594:576.3:576.895.122

ИЗУЧЕНИЕ ГЕМОПОЭЗА ЛЕГОЧНЫХ МОЛЛЮСКОВ

А.С. Токмакова, Г.Л. Атаев

Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
г. Санкт-Петербург, Россия, arina.tokmakova@gmail.com

Защитные реакции моллюсков изучаются на клеточном и гуморальном уровнях. При этом в обоих аспектах признаётся важнейшее значение зрелых клеток гемолимфы – гемоцитов. Однако, несмотря на большое количество исследований, направленных на изучение популяционного состава гемоцитов и их функциональной активности, вопрос о гемопоэзе моллюсков (включая pulmonat) остается слабо изученным. Имеются три основные точки зрения на механизм мультипликации гемоцитов. Согласно первой этот процесс приурочен к определенному центру – амёбоцито-продуцирующему органу (АПО), который чаще всего описывается в районе между перикардиальным и мантийным эпителиями, в частности в саккулярной части почки (Pan, 1958 и др.). По второй гипотезе возможно полицентрическое происхождение гемоцитов за счет пролиферации клеток соединительной ткани (Sullivan, 1990 и др.). Выказано также предположение о вероятности пролиферации циркулирующих клеток гемолимфы (Lie et al., 1975).

У всех изученных нами лёгочных моллюсков (*Planorbis corneus*, *Planorbis planorbis*, *Succinea putris*, *Biomphalaria glabrata*, *B. pfeifferi*) АПО расположен между передней стенкой перикарда и мантийным эпителием. При этом разные виды отличаются по локализации АПО (передняя, либо латеральная часть перикардиального эпителия) и структуре (количество и размеры узелков).

В частности, АПО *Biomphalaria glabrata* состоит из небольших скоплений клеток – «узелков», расположенными друг от друга на расстоянии до 50 мкм. Для клеток, входящих в их состав, характерны удлинённая форма, базофильная цитоплазма и ядра овальной формы. Эти

узелки расположены вблизи плоского эпителия перикарда, однако не входят в состав последнего. От кубического эпителия мантийной полости они отделены просветом венозного синуса.

Результаты нашего изучения АПО позволяют предположить следующую структуру данного органа. Условно можно выделить три зоны: зону недифференцированных клеток, примыкающую к перикарду (в неё входят плотно упакованные клетки, в ядрах которых хорошо заметны ядрышки); зону деления и созревания, куда входят более крупные клетки, характеризующиеся лопастным ядром и имеющими псевдоподии; в зоне выхода увеличивается межклеточное пространство, клетки удерживаются в узелках только волокнами соединительной ткани, а затем они открепляются и выходят в просветы синусов. Отсюда клетки попадают в сердце моллюска и разносятся по кровеносной системе.

Процесс гемопоэза заметно активизируется при иммунизации моллюсков различными чужеродными факторами. Так, активация АПО в результате заражения *Biomphalaria glabrata* трематодами *Echinostoma caproni* происходит уже через несколько часов после иммунизации, однако заметный рост численности циркулирующих гемоцитов наблюдается только через сутки. На третьи сутки после иммунизации увеличивается общее количество клеток, входящих в состав АПО. В дальнейшем узелки сливаются, образуя единый клеточный тяж (гипертрофия и гиперплазия органа). Через 6–7 дней п. з. отмечено уменьшение размеров АПО, а в дальнейшем (после 10 дней) происходит его возврат к исходному состоянию. В некоторых случаях подсчет количества узелков значительно затруднен, так как в пространстве между перикардальным и мантийным эпителиями образуются большие скопления гемоцитов – агглютинации. Сходные данные были получены при введении трематодного белка и ксенотрансплантата (кошачий вибрисс).

Список литературы

- Lie K., Heyneman D., Yau P. The Origin of Amebocytes in *Biomphalaria glabrata* // Journal of Parasitology. – 1975. – Vol. 61, iss. 3. – P. 574–576.
- Pan C. T. The general histology and topographic microanatomy of *Australorbis glabratus* // Bulletin of Museum of Comparative Zoology. – 1958. – Vol. 119. – P. 235–299.
- Sullivan J. T. Long-term survival of heterotopic allografts of the amoebocyte-producing organ in *Biomphalaria glabrata* (Mollusca: Pulmonata) // Transactions of the American Microscopical Society. – 1990. – Vol. 109, no. 1. – P. 52–60.

STUDY OF PULMONATES HEMATOPOIESIS

A.S. Tokmakova, G. L. Ataev

Herzen state pedagogical university of Russia, Saint-Petersburg, Russia; arina.tokmakova@gmail.com

Center of hematopoiesis of molluscs *Planorbarius corneus*, *Planorbis planorbis*, *Succinea putris*, *Biomphalaria glabrata* and *B. pfeifferi* is located between the pericardial and mantle epitheliums. Here, a proliferation of undifferentiated cells and the early stages of differentiation prohemocytes take place. The activation of hematopoiesis in response to immunization molluscs by various pathogens was studied.

СТИЛЕТНЫЕ ЦЕРКАРИИ (XIPHIDIOCERCARIAE) – МОРФОЛОГИЯ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ПРИНАДЛЕЖНОСТЬ

С.В. Щенков^{1,2}, А.Д. Смирнова^{1,2}

¹Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра зоологии беспозвоночных,
г. Санкт-Петербург, Россия; sergei.shchenkov@gmail.com

²Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена,
кафедра зоологии, г. Санкт-Петербург, Россия; nastya_209@mail.ru

К началу XX века был накоплен большой фактический материал по фауне церкарий, но ограниченное число исследований по жизненным циклам трематод не позволяло установить связь описанных видов церкарий с определенными видами марит (Гинецинская, 1968). Это потребовало создания классификации церкарий, отдельной от марит.

Задача была решена немецким зоологом Максом Льюэ (Lühe, 1909). Он разбил всех известных ему личинок на группы, характеризующиеся определенным морфологическим типом, т. е. комбинацией признаков. Льюэ при построении классификации церкарий оперировал небольшим количеством известных на то время признаков.

В числе прочих Льюэ выделил группу т.н. стилетных личинок, или Xiphidiocercariae. К ней он отнес формы небольшого размера (часто около 0,1 мм), обладающие двумя присосками и подвижным стилетом, залегающим в переднем органе. Льюэ разделил ксифидиоцеркарий на четыре подгруппы: *Cercariae armatae*, *Cercariae ornatae*, *Cercaria virgulae* и *Cercariae microcotylae*. В группу орнатных церкарий были включены личинки, обладающие плавниковой мембраной на хвосте. К орнатным церкариям он отнес всего две формы: *C. ornata* и *C. prima*. Однако плавниковой мембраной из этих двух личинок обладает только *C. prima*. *Cercaria ornata*, судя приводимому автором рисунку, была включена в эту группу ошибочно.

Морфотип «armatae» характеризуется специфическим вооружением тегумента — длинными тонкими «шипами», направленными под прямым углом к покровам церкарии. Автор классификации причислил к этому морфотипу десять личинок.

Хорошо очерченную группу составляют *Cercariae virgulae*. Все личинки этого морфотипа обладают в разной степени выраженным «грушевидным органом», или «виргулой». Эта структура локализована, как и стилет, в переднем органе. На светооптическом уровне виргула видна как сильно преломляющая свет структура, напоминающая, в первоначально описанном варианте, парные лопасти в виде груш. Однако Льюэ обратил внимание на то, что у некоторых личинок имеется похожая по светооптическим свойствам структура, которая, тем не менее, не похожа по форме на грушевидный орган, а напоминает своеобразную «губку», окружающую ротовое отверстие. Они также были отнесены к *Cercariae virgulae*. Спустя несколько десятилетий стало известно, что морфологическое разнообразие виргул очень велико и все они являются утолщением тегумента буккальной полости, в котором накапливается секрет мукоидных желез.

Пожалуй, наиболее проблемную группу из всех ксифидиоцеркарий составляют *Cercariae microcotylae*. Представители этой группировки обладают очень мелкими размерами (менее 0,2 мм), из-за чего описание их морфологии и по сей день составляет трудности. По классификации Льюэ, к микрокотилидным относятся церкарии, обладающие стилетом и лишенные сколько-нибудь развитой виргулы. Позднее (Cort, 1915) провели несколько более детальный анализ морфологии микрокотилидных церкарий, дополнив тем самым диагноз Льюэ. Он предложил относить к этому морфотипу личинок, не просто обладающих мелкими размерами и стилетом. Согласно его описаниям, к *Cercariae microcotylae* относятся формы с не более чем четырьмя парами желез проникновения, брюшной присоской, сдвинутой назад от экваториальной области тела и составляющей примерно 0,5 диаметра ротовой присоски; почти не развитой пищеварительной системой.

К сожалению, до сих пор наши знания о соответствии конкретных форм партенит и церкарий определенным видам мариит остаются скудными и фрагментарными. Установлена принадлежность некоторых церкарий из групп *C. armatae* к трематодам таксонов Plagiorchiidae, Telorchidae, Ochaetosomatidae; *C. ornatae* – к таксону Haematolaechinae (хотя церкарии вида *Skrjabinoeces similis* лишены основного для этого морфотипа признака – плавниковой мембраны на хвосте).

В середине 20-го века были расшифрованы несколько жизненных циклов трематод, представителей Lecithodendroidea – оказалось, что их церкарии обладают виргулой (см. напр. Манафов, 2010). Так были получены первые данные о таксономической принадлежности личинок *C. virgulae*.

Таксономическая принадлежность микрокотилидных церкарий почти не изучена. Хорошо известна морфология церкарий морских трематод группы Microphallidae – по нескольким критериям их личинки относятся к *C. microcotylae*. Также установлено, что трематоды *Prosthogonimus ovatus* и *Shistogonimus rarus* (оба вида из Prosthogonimidae) обладают типичными микрокотилидными церкариями.

Ситуация осложнена еще и тем, что некоторых виргулидных церкарий, обладающих маленькой и просто устроенной виргулой, исследователи относили в микрокотилидным личинкам, просто не рассмотрев виргулу на светооптическом уровне. До сих пор наши знания о соответствии конкретных форм партенит и церкарий определенным видам мариит остаются весьма скудными и фрагментарными. Как правило, мы можем определить принадлежность личинок к таксонам достаточно высокого ранга (семейство и выше). В связи с этим нами была поставлена цель проанализировать организацию стилетных церкарий и выделить комплексы морфологических признаков, определяющих принадлежность личинок к разным таксонам плагиорхиатных трематод.

Материалом для данной работы послужили зараженные брюхоногие моллюски *Hydrobia ulvae*, *Bythinia tentaculata*, *Viviparus viviparus*, *Limnaea stagnalis*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, собранные в разных географических точках (Санкт-Петербург и Ленинградская область, Самарская область, Северная Осетия и северный Азербайджан, Кандалакшский залив Белого моря) в 2011–2015 гг. Церкарий изучали в соответствии со стандартными светооптическими методиками. В общей сложности описано 16 новых видов микрокотилидных и виргулидных стилетных церкарий.

Группа *C. virgulae* объединяет личинок, представителей двух семейств трематод – Lecithodendriidae и Pleurogenidae. Церкарии трематод сем. Pleurogenidae обладают грушевидной виргулой, 4-я пара залегает друг за другом желез проникновения и V-образным мочевым пузырем. Личинки сем. Lecithodendriidae демонстрируют виргулы разного строения (от просто устроенной, в виде губки окружающей отверстие буккальной полости, до сложных многолопастных виргул) в сочетании с 3 или 2 парами желез проникновения и V- или Y-образным мочевым пузырем.

Церкарии сборной группы *C. microcotylae* обладают четырьмя парами желез проникновения. В теле личинки они залегают таким образом, что вместе образуют напоминающую ромб фигуру. При этом микрокотилидные личинки имеют Y-образный мочевой пузырь и всегда лишены виргулы. Церкарии такого строения принадлежат трематодам из семейства Prosthogonimidae (по собственным и литературным данным).

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных СПбГУ. Авторы выражают благодарность дирекции Института экологии Волжского бассейна за предоставление возможности сбора материала на стационаре Кольцово и лично его сотрудникам – Александру Владимировичу Кириллову и Надежде Юрьевне Кирилловой, за неоценимую помощь при сборе материала. Результаты не были бы получены без руководства доцента кафедры зоологии беспозвоночных СПбГУ, к.б.н. Андрея Александровича Добровольского.

Список литературы

Гинецинская Т.А. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. – Ленинград : Наука, 1968. – 411 с.

Манафов А.А. Партениты и церкарии трематод моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) бассейна средней Куры в пределах Азербайджана. – Баку : «NURLAR», 2010. – 260 с.

Cort W. Some North American larval trematodes. – Illinois, 1915. – 94 p. – (Illinois Biological Monographs, 1915, vol. 1, no. 4.).

Lühe M. Parasitische Plattwürmer. I. Trematodes // Süßwasserfauna Deutschlands / Her. A. Brauer. – Jena, 1909. – Heft 17. – 217 p.

STILET CERCARIAES (XIPHIDIOCERCARIAE) – MORPHOLOGY AND TAXONOMIC IDENTITY

S.V. Shchenkov^{1,2}, A.D. Smirnova^{1,2}

¹SPbSU, Department of Invertebrate Zoology, Saint-Petersburg, Russia; sergei.shchenkov@gmail.com

²Herzen State University, Department of Zoology, Saint-Petersburg, Russia; nastya_209@mail.ru

The work is dedicated to the morphology and taxonomy of the stylet cercariae. The morphology of 16 new forms of virgulous and microcotylous cercariae is described. Also this study presents the criteria for determining the taxonomical identity of xiphidiocercariaes and assess the taxonomical composition of Xiphidiocercariae group. The taxonomical composition of Xiphidiocercariae group is estimated.

ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ МОРСКОЙ ПАЗАРИТОЛОГИИ

УДК 576.89:597.556.331.1(261)

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ ПАЗАРИТОВ СЕВЕРОАТЛАНТИЧЕСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* (SCORPAENIDAE)

Ю.И. Бакай

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии им. Н.М. Книповича, г. Мурманск, Россия, bakay@pinro.ru

Актуальность изучения фауны паразитов и познания закономерностей ее организации у североатлантических окуней рода *Sebastes* Cuvier, 1829, включающего четыре вида, определяется их эколого-популяционным своеобразием, наличием до 1980-х гг. лишь фрагментарных эколого-паразитологических данных, а также тем, что ранние сведения, указанные как принадлежащие одному (до 1970-х гг. сборному) виду – *S. marinus*, относятся к двум–трем видам этого рода. Представители *Sebastes* обитают на шельфе, в батии и мезопелагиали на глубине 10 – 1250 м в районах от Баренцева и Северного морей до побережья Гренландии и Канады, достигая возраста 35 лет.

Материалом исследований послужили результаты полного паразитологического вскрытия 3023 особей *Sebastes* всех видов, выполненных автором в 1983 – 2011 гг. в 28 районах, охватывающих большую часть их ареала. Встречены паразиты 51 вида, относящиеся к 10 классам (Coccidea – 3, Microsporea – 3, Mxosporea – 10, Monogenoidea – 2, Cestoda – 8, Trematoda – 9, Nematoda – 6, Palaeacanthocephala – 5, Hirudinea – 1, Crustacea – 4). С учетом литературных источников (Bourgeois, Ni, 1983; Гаевская, 1984 и др.), для рода *Sebastes* в настоящее время известно 85 видов паразитов из 14 классов. Из них общий облик фауны паразитов рода *Sebastes* определяют 12 обычных и 25 относительно редких для окуней видов. Среди первых шесть (микроспоридия *Pseudoalataspora sebastei*, широко распространенные гельминты *Bothriocephalus scorpii*, *Scolex pleuronectis* pl., *Podocotyle reflexa*, *Anisakis simplex* l., *Hysterothylacium aduncum*), присутствуя в большинстве районов у всех видов *Sebastes*, составляют “ядро” их фауны паразитов, формирующееся на первых годах жизни окуней. Микроспоридии *Leptotheca adeli*, *L. macroformis*, *Myxidium obliquelineolatum* и *P. sebastei*, копеподы *Chondracanthus nodosus*, *Peniculus clavatus*, *Sphyrion lumpi* – специфичны окуням рода *Sebastes*. Большинство же их паразитов – широко распространенные гетероксенные виды.

Основными факторами, определяющими формирование паразитофауны *Sebastes*, служат их трофические связи, определяемые условиями районов и биотопов, возрастом и миграционной активностью, аллопатрическим распространением молоди и зрелых рыб, экологией и специфичностью паразитов, обилием их хозяев. Формирование свойственной планктофагам фауны паразитов морских окуней обусловлено питанием их молоди и средневозрастных особей, преимущественно, зоопланктоном (эвфаузииды, каланиды, гиперииды) и декаподами (креветки, мизиды), а в старшем возрасте и планктотрофными рыбами (Барсуков, 1981; Бакай, Мельников, 2008; и др.). Широкое распространение *Sebastes* определяет их значимую роль в циркуляции в Атлантическом и Северном Ледовитом океанах восьми видов гельминтов, имеющих устойчивую биоценотическую связь с окунями. Пять из них составляют «ядро» паразитофауны.

Фауна паразитов морских окуней сформирована арктическо-бореальными видами (51%), бореальными (37%) и видами-космополитами (12%). Согласно вертикальной зональности паразитофауны рыб Северной Атлантики (по: Гаевская, 1984), фауна окуней рода *Sebastes* представлена видами, относящимися к пяти экологическим комплексам, при доминировании полизонального (29%), мезобентального (25%) и эпиконтинентального (29%). В первом и втором из них преобладают паразиты обычных для *Sebastes* видов, в третьем – относительно редкие.

Несмотря на значительное сходство паразитофауны видов *Sebastes* и отсутствие гостальной специфичности, указывающих на их филогенетическую молодость, видоспецифичность фауны паразитов обусловлена различиями в экологии видов окуней. Они обусловлены процессом видообразования у *Sebastes*, выраженном в уходе на большую глубину батиаля и в мезопелагиаль, ослаблением связи с придонными биоценозами. Видоспецифичные отличия паразитофауны окуней проявляются как в доле паразитов различных экологических комплексов (рис. 1), так и в степени инвазии большинством видов. Такие качества обусловлены, в первую очередь, ростом глубины обитания и миграционной активности окуней, тяготением к открытым акваториям у *Sebastes* в ряду *S. viviparus* – *S. marinus* – *S. mentella* (Баренцево и Норвежское моря, Атлантика) и ряду *S. fasciatus* – *S. marinus* – *S. mentella* (побережье Канады).

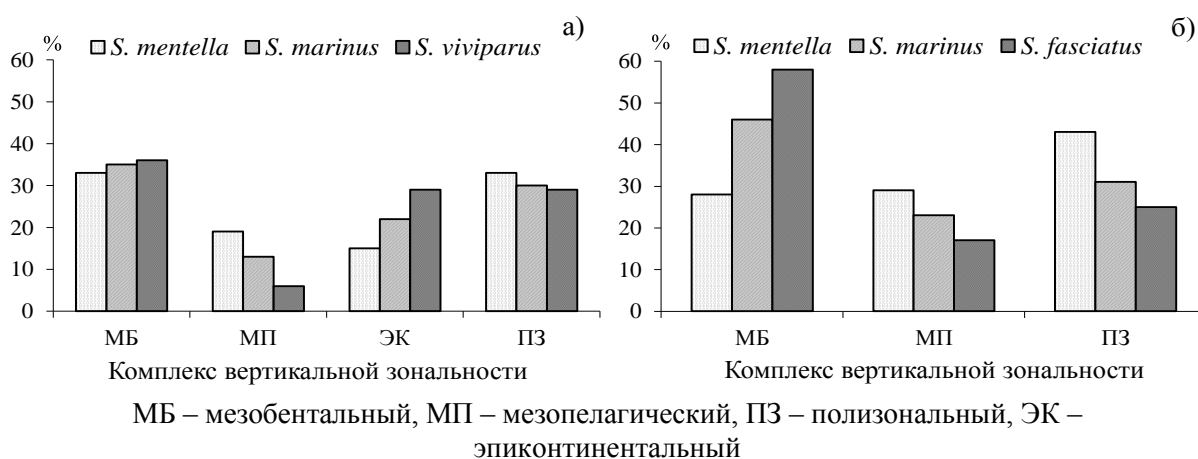


Рисунок 1. Соотношение видов паразитов по принадлежности к экологическим комплексам у трех видов *Sebastes* на юго-западе Баренцева моря (а) и банке Флемиш-Кап (б).

Результаты анализа возрастной динамики формирования фауны паразитов показывают, что доминирующей особенностью для *Sebastes* (кроме *S. mentella* Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ) и *S. viviparus* в Баренцевом море) является увеличение видового разнообразия сообщества паразитов (индекс Шеннона растет от 0,5–1,2 до 2,0–2,2) (рис. 2а). Для некоторых видов окуней и районов (*S. mentella* и *S. fasciatus* банки Флемиш-Кап) рост разнообразия происходит во всех размерных группах, но иногда он прекращается с наступлением возраста массового созревания рыб в данной популяции. В некоторых районах у *Sebastes* в старшем возрасте отмечаем снижение разнообразия фауны паразитов, из-за роста доминирования некоторых ее видов (нематоды сем. Anisakidae), на что указывает уменьшение индекса Симпсона с 0,8 до 0,2.

Потеря связи с придонными биоценозами, происходящая у рекрутов клювача *S. mentella* в результате онтогенетической миграции в пелагиаль морей Ирмингера и Норвежского со смежных участков шельфа, приводит к снижению разнообразия фауны паразитов (индекс Шеннона снижается с 1,7 до 0,5), обусловленному сужением трофического спектра хозяина. Такая смена биотопа не сопровождается кардинальным изменением паразитофауны. Динамика ее разнообразия, не затрагивая качественного состава «ядра» фауны, выражается в колебании уровня инвазии ранее приобретенными видами, обеднении состава редких видов трематод, нематод и скребней, росте состава и обилия видов паразитов мезопелагического комплекса. Не отмечено значимых отличий в фауне паразитов *S. mentella* по глубине обитания (100 – 1000 м) в мезопелагиали моря Ирмингера. Здесь ее разнообразие обусловлено доминированием пищевых объектов и возрастной трансформацией трофических приоритетов окуня-клювача, определяющих степень его вертикальных миграций (Бакай, Мельников, 2008).

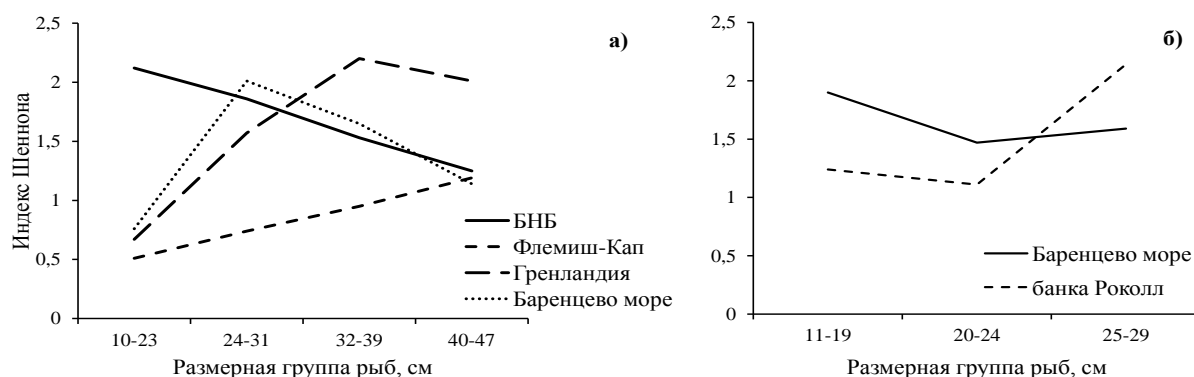


Рисунок 2. Динамика индекса Шеннона у придонного *S. mentella* (а) и *S. viviparus* (б) в различных районах в зависимости от длины рыб.

Итоги сравнительного анализа фауны паразитов указывают на значительное преобладание доли (25,6%) специфичных видов у *Sebastes* в северной Пацифике, по сравнению с 8,2% в северной Атлантике (Бакай, 2013). Вторым характерна меньшая доля специфичных видов и в высокоспециализированных классах (Muxosporaea, Monogenoidea, Crustacea) при отсутствии специфичности среди гельминтов. Это свидетельствует об относительной молодости отношений в системе паразит – хозяин у *Sebastes* в Атлантике. Наряду с этим, большое видовое разнообразие (101 вид) *Sebastes* в Пацифике соответствует гипотезе В.В. Барсукова (1981) о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении североатлантических видов *Sebastes*.

Таким образом, эколого-трофический фактор является ведущим при формировании свойственной планктофагам фауны паразитов окуней рода *Sebastes*. Межвидовые отличия паразитофауны филогенетически молодых североатлантических *Sebastes* – следствие их экологической дифференциации, обусловленной процессом видообразования, выраженном в уходе на большую глубину батиаля и в мезопелагиаль. Не отмечено кардинальных изменений фауны паразитов *S. mentella*, сопряженных со сменой им биотопа. Как линейный, так и нелинейный характер зависимости возрастного формирования разнообразия фауны паразитов окуней рода *Sebastes* определяется трофическими условиями района и биотопа, видовой и популяционной эколого-трофической специализацией хозяина на этапах его онтогенеза. Несмотря на межвидовые, географические, биотопические и возрастные отличия паразитофауны, характерным для морских окуней всех видов является доминирование широко распространенных гельминтов, составляющих «ядро» фауны их паразитов.

Список литературы

- Бакай Ю.И. К вопросу о происхождении североатлантических *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны // Биология моря. – 2013. – Т. 39, № 3. – С. 227–229.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П. Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) на разных глубинах в пелагиали моря Ирмингера // Вопросы ихтиологии. – 2008. – Т. 48, № 1. – С. 73–85.
- Барсуков В.В. Морские окуни (Sebastinae) Мирового океана – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция : автореф. дисс. ... д-ра биол. наук : 03.00.08. – Ленинград, 1981. – 50 с.
- Гаевская А.В. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования : автореф. дис. ... д-ра биол. наук : 03.00.19. – Ленинград, 1984. – 35 с.
- Bourgeois C. Metazoan parasites of North-West Atlantic redfishes (*Sebastes* spp.) // Canadian Journal of Zoology. – 1983. – Vol. 62, no. 9. – P. 1–50.

SPECIAL ASPECTS OF FORMATION OF PARASITE FAUNA OF THE NORTH ATLANTIC REDFISH GENUS *SEBASTES* (SCORPAENIDAE)

Yu.I. Bakay

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
Murmansk, Russia, bakay@pinro.ru

Relative youth of relationships in the parasite – host system was found in the North Atlantic redfish genus *Sebastes*. A trophic factor is a key factor to the formation of redfish parasite fauna which is typical for plankton eaters. The *Sebastes* parasite fauna is primarily made up by arcto-boreal species, and more rarely – by boreal and cosmopolitan species. The parasites representing epycontinental, polyzonal and mezobental ecological complexes are predominant in the fauna. No fundamental changes in the parasite fauna associated with a change in biotope were found. Both linear and non-linear dependencies of age-related development of species diversity in the *Sebastes* parasite fauna were established. Despite the intraspecific, geographical, biotopic and age differences in the parasite fauna, the dominant infestation with widely spread helminths of the five species, which forms the core of the parasite fauna and develops within the first years of life in the host, are typical for all the *Sebastes* species.

УДК 576.893.1:597.556.333.7(262.5)

МИКСОБОЛЕЗИС ЛОБАНА *MUGIL CEPHALUS* В РОССИЙСКИХ ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Е.С. Бортников, Т.В. Стрижакова, Н.Е. Бойко, Л.П. Ружинская, Н.Н. Шевкоплясова

Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства,
г. Ростов-на-Дону, Россия; Fish_disease@mail.ru

Лобан *Mugil cephalus* Linnaeus, 1758 – промысловая рыба, объект любительского лова и подводной охоты. Обитает в водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов и прилегающих морей. Нерестится в Черном море; в Азовское море заходит на нагул (Световидов, 1964).

Первое сообщение о заболевании лобана неизвестной этиологии в Черном море было получено нами весной 2015 г. от подводных охотников из города Новороссийска. При исследовании больной особи был установлен возбудитель заболевания, идентифицированный как миксоспоридия *Mухobolus episquamalis* Egusa, Maeno, Sorimachi, 1990 с характерной для данного вида локализацией плазмодия на внешней поверхности дистальной части чешуи.

M. episquamalis – специфичный паразит кефалей с типовым хозяином – лобаном. Регистрировался в разных районах Мирового океана у берегов Японии (типовая локальность) (Egusa et al., 1990), Южной Кореи, Тайваня, Австралии, Новой Зеландии, Сенегала, у средиземноморского побережья Туниса, Турции, Израиля и Египта (Kim et al., 2013, Bahri, Marques, 1996, Ozak et al., 2012). Помимо лобана миксоспоридия обнаружена у пиленгаса в реках Дальнего Востока и низовьях р. Амур, (Асеева Н.Л., 2000) у крупночешуйной кефали *Liza macrolepis* в прибрежных водах о. Тайвань (Kim et al., 2013).

Первое сообщение об обнаружении *M. episquamalis* у лобана на территории России (юг Дальнего Востока) относится к 2008 г. (Шедько, Асеева, 2008), однако впервые он был зарегистрирован в 1987 г. в заливе Петра Великого, но ошибочно идентифицирован как *Мухosoma acuta* (= *Мухobolus acutus*) (Асеева, 1994).

Целью настоящей работы было определить районы распространения заболевания лобана в российских водах Черного моря и выявить возможные изменения метаболических функций у зараженных производителей.

Проведено обследование половозрелых особей лобана, выловленного промысловыми бригадами в весенний (конец мая), летний (конец июня) и осенний (октябрь) периоды 2015 г. в районе Керченского предпроливья – у мыса Железный рог. Собрана информация о встречаемости заболевания в Керченско-Таманском и Кавказском районах Черного моря от рыболовов-любителей и подводных охотников.

В конце мая в начале нерестового хода лобана больные особи встречались единично. В июне в период наших наблюдений численность промысловых рыб в уловах промысловых бригад варьировала от 3 до 15%, иногда поднимаясь, по данным рыбаков, до 40%. К осени эта цифра снизилась в районе Керченского предпроливья до 2,5%.

По данным опроса рыбаков, любителей и промысловиков, лобан с характерными клиническими признаками заболевания встречался в летнее время в районе Большого Сочи, Новороссийска, в Керченском проливе и заливе Донузлав. Одна поражённая *M. episquamalis* особь была обнаружена нами в Азовском море в районе пос. Ачуево.

Во все сроки отбора проб больные рыбы характеризовались обширным поражением чешуйного покрова плоскими, неправильной формы цистообразными плазмодиями *M. episquamalis* молочно-белого цвета на брюшной и боковой поверхности, на спине, хвостовом стебле, в меньшей степени – на голове и хвостовом плавнике (рис.1). Зачастую отмечалось воспаление подлежащих тканей. Площадь поражения составляла от 30 до 90% поверхности тела рыб. На жабрах, внутренних органах и в мышцах паразит не был обнаружен.

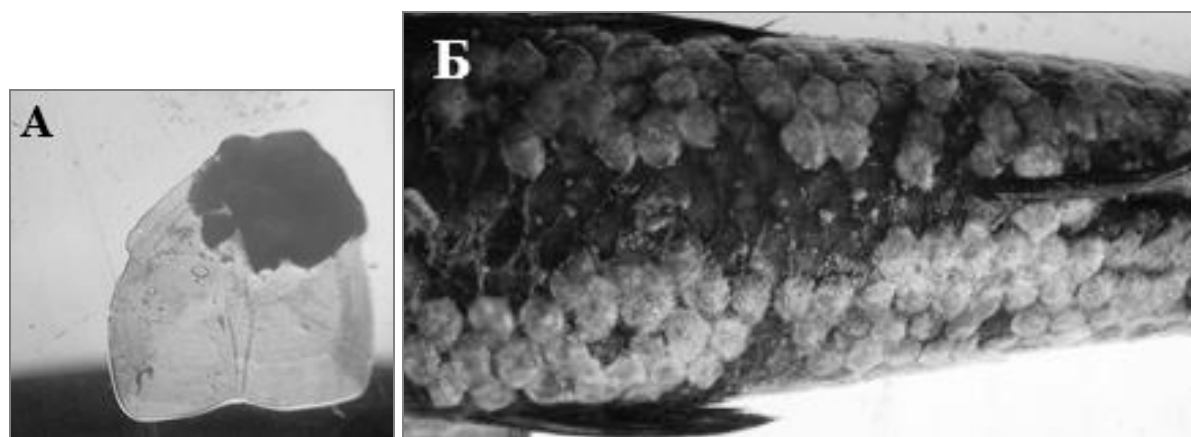


Рисунок 1. *Mухobolus episquamalis* с лобана *Mugil cephalus* из Черного моря:

А – плазмодий на поверхности чешуи, Б – пораженная плазмодиями чешуя (светлые чешуи) на спинной стороне тела рыбы (фото, ориг.)

Для выявления возможных изменений метаболических функций у зараженных производителей лобана, оценки влияния последствий заражения на воспроизводительную функцию, на качество рыб как товарного продукта, а также для исследования процесса адаптации к действующему негативному фактору изучали динамику морфофункциональных и иммунологических показателей лобана в весенний, летний и осенний периоды.

Материалы свидетельствуют о том, что в текущем году функциональное состояние лобана было неоднородным. Наиболее острая фаза заболевания отмечена в преднерестовый период, она выражалась в снижении значений индексов органов, в том числе индекса гонад, снижении показателей содержания белка, жира и количества сухого вещества в тканях, включая репродуктивные органы, в подавлении защитных функций организма продуктами обмена паразитов. Часть зараженных рыб оказалась неспособна к нересту вследствие нарушения метаболических процессов в организме и недостатка ресурсов для завершения

формирования полноценных половых продуктов. Качество рыб как товарного продукта было на низком уровне. В нерестовый период у самок лобана была выявлена активизация гуморального звена иммунитета. Содержание белка и жира в гонадах соответствовали норме, что предполагает сохранение репродуктивной функции у части зараженных рыб. В период осеннего нагула 2015 г. морфофункциональные и иммунологические показатели всех обследованных рыб свидетельствовали о стабилизации функционального состояния лобана.

Список литературы

- Световидов А.Н. Рыбы Черного моря. – Ленинград : Наука, 1964. – 550 с.
- Egusa S., Maeno Y., Sorimachi M. A new species of Muxozoa, *Muxobolus episquamalis* sp. n. Infecting the scales of the mullet, *Mugil cephalus* L. // Fish Pathology. – 1990. – Vol. 25, no. 2. – P. 87–91.
- Kim W-S., Kim J-H., Oh M-J. Morphological and genetic evidence for mixed infection with two *Muxobolus* species (Muxozoa: Muxobolidae) in gray mullets, *Mugil cephalus*, from Korean waters // Korean Journal of Parasitology. – 2013. – Vol. 51, no. 3. – P. 369–373.
- Bahri S., Marques A. Muxosporean parasites of the genus *Muxobolus* from *Mugil cephalus* in Ichkeul lagoon, Tunisia: description of two new species // Diseases of Aquatic Organisms. – 1996. – Vol. 27. – P. 115–122.
- Ozak A.A., Demirkale İ., Cengizler İ. Two new records of *Muxobolus* Bütschli, 1882 (Muxozoa, Muxosporea, Muxobolidae) species from Turkey // Turkish Journal of Zoology. – 2012. – Vol. 36, iss. 2. – P. 191–199
- Асеева Н.Л. Микроспоридии анадромных и морских прибрежных рыб северо-западной части Японского моря // Известия ТИНРО. – 2000. – Т. 127. – С. 593–606.
- Шедько М.Б., Асеева Н.Л. Микроспоридии рода *Muxobolus* Bütschli (Muxobolidae: Muxosporea) – паразиты кефалевых рыб (Mugilidae) юга Дальнего Востока России // Современное состояние водных биоресурсов : материалы научной конференции, посвященной 70-летию С.М. Коновалова. – Владивосток, 2008. – С. 316–320
- Асеева Н.Л. Обнаружение *Muxosoma acuta* (Fujita, 1912) у пиленгаса в Японском море // Известия ТИНРО. – 1994. – Т. 117. – С. 157–158.

MYXOBOLOSIS OF THE FLATHEAD GREY MULLET *MUGIL CEPHALUS* IN THE RUSSIAN WATERS OF THE BLACK SEA

E.S. Bortnikov, T.V. Strizhakova, N.E. Boiko, L.P. Ruzhinskaya, N.N. Shevkoplyasova

Azov Fisheries Research Institute, Rostov-on-Don, Russia, fish_disease@mail.ru

The first case has been recorded of the flathead grey mullet *Mugil cephalus* (L.) infection with mixosporea *Muxobolus episquamalis* Egusa, Maeno, Sorimachi, 1990 in the Russian waters of the Black Sea. The clinical picture of the disease is described, and the percentage of affected fish caught commercially in the area adjoining the Kerch Strait is given. The seasonal dynamics is considered of physiological parameters of the flathead grey mullet infected.

**ПАЗАРИТЫ–ИИДИКАТОРЫ ДВУХ ТРОФИЧЕСКИХ ГРУПП МАЛЬМЫ
SALVELINUS MALMA MALMA ЛИТОРАЛИ ОЗЕРА ДАЛЬНЕЕ (КАМЧАТКА)**

О.Ю. Бусарова¹, Т.Е. Буторина¹, Е.В. Есин², Г.Н. Маркевич³

¹ Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет,
г. Владивосток, Россия, olesyabusarova@mail.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
г. Москва, Россия

³ Кроноцкий государственный заповедник, г. Елизово, Россия

В оз. Дальнее (бассейн р. Паратунка), как и в большинстве пресных водоемов Камчатки, обитает жилая форма гольца *Salvelinus malma malma*, которая занимает нишу прибрежного бентофага (Коновалов, 1971; Горовая, Буторина, 2007). Ранее для оз. Кроноцкое (Камчатка) нами было показано, что прибрежная бентосоядная форма мальмы (носатый голец) является неоднородной по типу питания и четко дифференцируется на две трофические группы (Бусарова и др., 2015). Часть популяции носатого гольца специализируется на питании гаммарусами (группа G), а другая – на питании личинками и куколками хирономид (группа А). Экологические особенности этих двух групп рыб хорошо отражаются в составе и структуре их паразитофауны (Буторина и др., 2011). Для гольцов характерно образование аналогичных экологических форм (эквивалентов) в различных районах в сходных условиях (Савваитова, 1989; Behnke, 1972; Klementsén, 2013). В связи с этим, цель нашей работы заключалась в проверке гипотезы о существовании внутривидовой трофической диверсификации у литоральной бентосоядной мальмы оз. Дальнее с помощью паразитов-индикаторов.

Материалом для работы послужили результаты полных паразитологических вскрытий 39 экз. гольца *S. malma* из оз. Дальнее. Отлов рыб осуществляли жаберными сетями (шаг ячеи 20, 25, 30, 35, 45 мм) в различных частях озера в августе 2014 г.

Озеро Дальнее расположено на юго-востоке Камчатки на высоте 19,7 м над у.м. вблизи Авачинской бухты. Озеро вытянуто в широтном направлении, его северное и южное побережья гористые, восточное и западное – низменные; крупных притоков нет. Длина озера – 2,51 км, средняя ширина – 0,54 км, площадь – 1,36 км², максимальная глубина – 60 м (средняя – 31,5 м), объем озера – 42,8 км³, площадь бассейна – 11,3 км² (Крогиус и др., 1987). Ихтиофауна оз. Дальнее в настоящее время включает нерку *Oncorhynchus nerka*, кижуча *O. kisutch*, колюшек *Gasterosteus aculeatus* и *Pungitius pungitius*, проходную и туводную мальму *S. malma* (Крогиус и др., 1987).

По составу паразитофауны и по содержанию желудков рыбы в исследованной выборке оказались неоднородны и разделились на две группы. Часть рыб (16 экз.) была очень сильно инвазирована цестодой *Syathocephalus truncatus* (ИО=37,8) и трематодой *Crepidostomum metoecus* (ИО=268,2), промежуточными хозяевами которых являются гаммарусы (Vik, 1958; Awachie, 1968). Желудки и кишечники этих рыб содержали амфипод и изредка – моллюсков *Valvata* и личинок ручейников, другие группы бентоса у них не встречались. По аналогии с рыбами из оз. Кроноцкое, рыб, питающихся гаммарусами, мы обозначили как «группа G». (Бусарова и др., 2015).

Другая часть рыб (23 экз.) не имела этих гельминтов, но была сильнее заражена трематодами *Crepidostomum farionis* (ИО=54,2), которых она приобретает при питании личинками поденок (Crawford, 1943), и *Ichthyocotylurus erraticus* (ИО=30,4), которые инвазируют рыб при контакте с моллюсками-затворками родов *Valvata* (Орловская, Атрашкевич, 1989) и *Cincinna* (Прозорова, Шедько, 2003). Желудки этих рыб содержали преимущественно моллюсков родов *Valvata* (*Cincinna*) sp. и *Lymnaea* sp., а также личинок и куколок хирономид, личинок поденок и ручейников. Гаммарусы в питании этих рыб

отсутствовали. Гольцов, которые не питаются гаммарусами, а используют другие бентосные организмы, мы обозначили как «группа А».

У мальмы оз. Дальнее, помимо названных, встречаются следующие виды паразитов: *Myxidium salvelini*, *Myxobolus arcticus*, *M. neurobius*, *Diplostomum* spp., *Proteocephalus longicollis*, *Cucullanus truttae*, глосидии *Beringiana beringiana*. Кроме того, у рыб отмечены следы поражения миногами. Значения инвазии рыб этими паразитами невысоки и статистически не различимы у двух групп.

Представленные данные о питании и зараженности мальмы оз. Дальнее паразитами-индикаторами демонстрируют дифференциацию этих рыб на две трофические группы, аналогично наблюдаемой у носатого гольца оз. Кроноцкое. Однако между аналогичными группами в двух водоемах существует ряд различий. В оз. Дальнее гольцы группы G не заражены нематодой *Cystidicola farionis*, что связано с отсутствием этого вида в фауне гельминтов оз. Дальнее (Горовая, Буторина, 2007). В оз. Кроноцкое этот паразит служит маркером трофической диверсификации у двух групп носатого гольца в течение как минимум двух лет, что совпадает со сроком жизни этого паразита в рыбе (Black, Lankester, 1980). В оз. Дальнее основным объектом питания рыб группы А являются моллюски-затворки, а в оз. Кроноцкое – личинки и куколки хирономид. Общим для рыб группы А из двух озер является отсутствие в питании гаммарусов. Паразитом-индикатором группы А в оз. Кроноцкое выступает трематода *Phyllodistomum umblae*, которая заражает рыб при питании моллюсками-шаровками, которые являются не основным, но важным субдоминантным объектом в питании носатых гольцов данной группы (Бусарова и др., 2015). У гольцов группы А оз. Дальнее этот паразит не отмечен, т.к. он отсутствует в фауне озера.

Таким образом, у литоральных гольцов-бентофагов из озер Дальнее и Кроноцкое, которые имеют различную структуру экосистем и разное происхождение, отмечено существование аналогичных внутривидовых трофических группировок. При этом гольцы, питающиеся гаммарусами, присутствуют в обоих водоемах, а объекты питания второй альтернативной группы (А) различаются. Полученные данные говорят об универсальных основах трофической диверсификации гольцов в прибрежных экосистемах олиготрофных озер, аналогичные подразделения можно ожидать и в других озерах, населенных жилыми гольцами.

Авторы благодарны С.В. Рамусь (ФГБОУ ВПО «ПГСХА») за помощь в обработке материала. Работа выполнена при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ № 16-04-01687.

Список литературы

Бусарова О.Ю., Маркевич Г.Н., Кнудсен Р. Дифференциация носатого гольца (*Salvelinus schmidti*) озера Кроноцкое (Камчатка) по паразитологическим данным // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2015. – Вып. 39. – С. 5–13.

Горовая О.Ю., Буторина Т.Е. Паразитофауна озерно-речной мальмы (*Salvelinus malma*) озера Дальнее на Камчатке // Научные труды Дальрыбвтуза. – Владивосток, 2007. – Вып. 19. – С. 174–181.

Крогиус Ф.В., Крохин Е.М., Меншуткин В.В. Тихоокеанский лосось – нерка (красная) в экосистеме озера Дальнего (Камчатка). – Ленинград : Наука, 1987. – 198 с.

Прозорова Л.А., Шедько М.Б. Моллюски озера Азабачье (Камчатка) и их биоценологическое значение // Труды Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН. – 2003. – Вып. 4. – С. 120–151.

Awachie J.B.E. On the bionomics of *Crepidostomum metoecus* (Braun, 1900) and *Crepidostomum farionis* (Müller, 1784) (Trematoda, Allocreadiidae) // Parasitology. – 1968. – Vol. 58, no 2. – P. 307–324.

Black G.A., Lankester M.W. Migration and development of swim-bladder nematodes, *Cystidicola* spp. (Habronematoidea), in their definitive hosts // Canadian Journal of Zoology. – 1980. – Vol. 58, no 11. – P. 1997–2005.

THE PARASITES–INDICATORS OF TWO TROPHIC GROUPS OF BENTHIVOROUS CHAR *SALVELINUS MALMA MALMA* ON LITTORAL ZONE OF THE LAKE DALNEYE (KAMCHATKA)

O. Y. Busarova, T.E. Butorina, E.V. Esin, G.N. Markevich

¹Far Eastern State Technical Fisheries University, Vladivostok, Russia, olesyabusarova@mail.ru

²All-Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow Russia

³Kronotsky State Reserve, Elizovo, Russia

Two ecological groups of benthivorous char *Salvelinus malma* were identified in the Lake Dalneye based on the study of the stomach contents and fauna of parasites. One group fed on gammarids only and typically infected severely by gammarid-transmitted parasites (*Cyathocephalus truncatus* and *Crepidostomum metoecus*). The second group fed on mollusks of the genera *Valvata* and *Lymnaea*, and had much more diverse in parasites fauna (*Crepidostomum farionis* and *Ichthyocotylurus erraticus* were predominated). A similar pattern of trophic diversification was found in some another populations of resident chars from Kamchatka lakes.

УДК 576.89:597.552.51(28)

ПАЗАРИТЫ ГОРБУШИ ЗАПАДНОГО ЯМАЛА

А.Л. Гаврилов

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
г. Екатеринбург, Россия, gavrilov@ipae.uran.ru

Исследование паразитов горбуши проводилось в реках Еркутаяха (1989 г.) и Юрибей (2015 г.) в рамках программы по изучению роли притоков Байдарацкой губы в формировании запасов горбуши и других промысловых рыб арктических водоёмов.

Река Юрибей, самая большая река Ямала, образуется слиянием рек Левый и Правый Юрибей, вытекающих из больших озер Среднего Ямала Ярато 1-е и Ярато 2-е, впадает в Юрибейский залив Байдарацкой губы. Юрибейский залив в основном освобождается ото льда в августе. Воды залива в период открытой воды подвержены опреснению под влиянием берегового стока. Опреснение наиболее выражено в приустьевой зоне реки, но под влиянием приливов и ветровых нагонных явлений может наблюдаться осолонение воды (Природа Ямала, 1995). Длина водотока 340 км, площадь водосбора 9740 км². Протяженность реки от слияния левого Юрибея с озером Ярато 1-е до мыса Таркосаля в устье – 462,5 км. Ширина русла в верховьях – до 50 м, в низовьях – около 250 м, глубина русла в среднем течении 6 м, в низовьях до 5 м. Река имеет равнинный характер с небольшими скоростями течения. Скорость течения летом 0,5 – 0,6 м/с, зимой – 0,1 – 0,15 м/с. Русло реки отличается средними показателями извилистости (2,0 – 2,3) и незначительными уклонами, снижающимися от верховьев к низовьям от 0,23 до 0,05%. Берега в низовьях низкие и заболоченные, в среднем течении песчаные, более высокие и местами обрывистые. Перепады отметок урезов колеблются в основном от 20 – 30 м в верховьях до 0 м в устье реки. Низовье реки (до 60 км) подвергается влиянию приливно–отливных течений и сгонно-нагонных ветров, приводящих к колебанию уровня на 1 – 1,5 м, а при совпадении их направлений – до 2–3 м, и также к осолонению пресных речных вод.

Количество притоков реки Юрибей достигает 560 из них всего 9 рек длиной более 50 км. Самым большим левобережным притоком р. Юрибей является р. Хутыяха, а правобережным – р. Нензотояха длиной 60 км (122 км от устья).

Бассейн реки Еркутаяха расположен на юго-западе Ямала и граничит с бассейнами рек Ензоряха на юге, Хэяха на севере и Юрибей на востоке. Длина реки 189 км, площадь водосбора 3440 км². Река течет по полуострову Ямал почти в широтном направлении на запад-северо-запад и впадает в южную часть Байдарацкой губы. Самым крупным притоком р. Еркутаяхи является р. Паютаяха (157 км), впадающая справа в 43 км от устья.

В связи с усилением деятельности предприятий ТЭК территория бассейна р. Юрибей включена в состав ООПТ (Южно-Ямальский участок Ямальского государственного биологического заказника регионального значения, его площадь составляет 3676300 га). Охраняемыми видами рыб на территории заказника являются арктический голец (проходная форма Байдарацкой губы) и муксун.

В третьей декаде августа – начале сентября 2015 г наблюдался заход горбуши в р. Юрибей. В нижнем течении рыбы отлавливались единично с периодичность в 2 – 4 дня. Первыми начали миграцию вверх по реке самцы (поймано всего 11 экз.), их линейные размеры в среднем составили 51,6 см (были в пределах от 47 до 56 см), масса тела изменялась от 1240 до 2200 г., в среднем – 1726 г.

Изучение формирования паразитофауны горбуши в условиях акклиматизации на акватории Баренцева и Белого морей, имеет полу вековую предисторию. Первое упоминание о паразитофауне горбуши Белого моря приводится по материалам 1961–62 гг., из р. Керети (Малахова, 1972). Позднее, в 1964–67 гг., Беломорской биологической станцией продолжены исследования формирования дальневосточной горбуши, результаты которых обобщены в работе Т.И. Гроздиловой (1968).

В целом у горбуши в бассейнах Белого и Баренцева морей выявлено около 20 видов паразитов (Гроздилова, 1974; Барская и др., 2005).

Горбуша является представителем тихоокеанских лососей и объектом интродукции в водоёмы Севера – Запада России. Завезённая с Южного Сахалина икра доинкубировалась на рыбодных заводах. Вселенец широко расселился и стал способен к естественному нересту и нагулу в водоёмах Европейского Севера (Дорофеева и др., 2005).

Паразитофауна половозрелой горбуши естественного ареала в водах Камчатки представлена 15 видами (Карманова, 1998) и острова Сахалин 28 видами (Вялова, 1999). Формирование паразитофауны акклиматизированной горбуши в новых условиях привело к незначительному снижению доли морских паразитов (составляющих ядро паразитофауны) и появлению пресноводных видов (*Diplostomum* sp., *Ichthyocotilurus erraticus*) в результате продолжительного пребывания в речных садках. У гобуши выявлено 13 видов паразитов, 3 из которых имеют пресноводное происхождение (Барская и др., 2005).

В наших исследованиях у 11 производителей горбуши из рр. Юрибей и Еркутаяха обнаружено 4 вида ихтиопаразитов из 3 систематических групп (цестоды – 2; трематоды – 1; нематоды – 1), все из которых имеют морское происхождение и широко распространены у проходных лососевых рыб (табл. 1).

Таблица 1. Паразитофауна горбуши Западного Ямала (рр. Юрибей, Еркутаяха)

Вид паразита	Встречаемость, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
<i>Eubotrium crassum</i>	10,0	1	0,10
<i>Scolex pleuroneectis</i>	10,0	1	0,10
<i>Lecithaster gibbosus</i>	20,0	15–20	3,5
<i>Nematoda</i> sp.	60,0	1–10	2,5

В бассейнах рр. Юрибей и Еркутаяха у горбуши выявлено 4 вида паразитов, все из которых имеют морское происхождение и широко распространены у проходных лососевых рыб сёмги (*Salmo salar*), кумжи (*Salmo trutta*) бассейнов Белого и Баренцева морей.

При акклиматизации горбуши в условиях Северо-Запада у рыб, по нашим и литературным данным, отмечается обеднение фауны паразитов по сравнению с естественным ареалом обитания вида.

Эпизоотически значимых видов паразитов у производителей горбуши из рек Западного Ямала не выявлено.

Акклиматизанты горбуши могут в новых условиях быть источниками распространения патогенных личинок цестод родов *Diphyllobothrium* sp. и нематод *Anisakis simplex*.

Список литературы

Барская Ю.Ю., Иешко Е.П., Новохатская О.В. Формирование паразитофауны горбуши *Oncorhynchus gorbusha* (Walbaum, 1792) в условиях акклиматизации // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря : материалы IX междунар. конф. (11-14 окт. 2004 г., г. Петрозаводск). – Петрозаводск, 2005. – С. 39–43.

Вялова Г.П. Паразитозы кеты и горбуши Сахалина : автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Южно-Сахалинск, 1999. – 22 с.

Гроздилова Т.А. Паразитофауна горбуши (*O. gorbusha*) Белого моря // Паразитология. - 1974. – Т. 8, вып. 4. – С. 293–297.

Дорофеева Е.А., Алексеев А.П., Кулачкова В.Г., Зеленников О.В., Иванова Т.С. Актуальные проблемы акклиматизации горбуши в Белом море // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря : материалы IX междунар. конф. (11-14 окт. 2004 г., г. Петрозаводск). – Петрозаводск, 2005. – С.105–109.

Карманова И.В. Паразиты тихоокеанских лососей в эпизоотической обстановке паразитозов в бассейне реки Паратунки (Камчатка) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Петропавловск-Камчатский, 1998. – 23 с.

Малахова Р.П. Паразитофауна сёмги, горбуши, кумжи и сига в бассейне Белого моря // Лососевые (Salmonidae) Карелии. – Петрозаводск, 1972. – Вып. 1. – С. 21–26.

Богданов В.Д., Госькова О.А. Морские и анадромные ресурсы // Природа Ямала. – Екатеринбург : УИФ “Наука”, 1995. – Гл. 3. – С. 374–380.

PINK SALMON'S PARASITES ON THE WEST COAST OF YAMAL PENINSULA

Gavrilov A.L.

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, Ekaterinburg, Russia, gavrilov@ipae.uran.ru

Parasites of pink salmon were examined in fish from Erkatayakha the Yuribei rivers (Western coast of Yamal Peninsula). There was revealed 4 fish parasite species that have a marine origin and widely distributed in anadromous salmonids in the basin of the White Sea, where pink salmon was acclimatized.

The results of the study are consistent with the literature about the parasite fauna depletion of pink salmon in terms of acclimatization compared to native habitat.

МАКРОСКОПИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭПИЗООТИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ЧЕРНОМОРСКОГО КАЛКАНА *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS*

В.Е. Гирагосов, А.Н. Ханайченко

Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН,
г. Севастополь, Россия, vitaly.giragosov@gmail.com

Экосистема Чёрного моря претерпела ряд негативных трансформаций под воздействием антропогенных и природных факторов. Крупные ценные виды рыб (осетровые, пелагида, тунцы, скумбрия) утратили коммерческое значение.

Черноморский калкан *Scophthalmus maeoticus* (Pallas, 1814) номинально является промысловым объектом и добывается в водах РФ в незначительных объёмах – в пределах 150–200 тонн в год. Высокая рыночная стоимость и деликатесное качество мяса калкана определяют необходимость рационального использования промыслового запаса и его воспроизводства за счёт молоди, выращенной в искусственных условиях, а также развития товарного выращивания калкана на специализированных фермах.

Исследование паразитологических и эпизоотических характеристик калкана является необходимым условием комплексной оценки состояния его природных популяций и развития перспективных технологий культивирования. Подверженность калкана различным заболеваниям в большей степени, чем других видов рыб, отмечал ещё С.А. Зернов (1913), описавший опухоли на плавниках и теле, различные патологии в развитии скелета, а также отметивший заражённость всех особей калкана цестодой *Bothriocephalus punctatus* (современное название – *B. scorpii* (Müller, 1776)).

Данные о количественных характеристиках эпизоотического состояния черноморского калкана скудны и ограничены результатами исследования эпизоотии вирусной геморрагической септицемии калкана в 2007 и 2009 гг. у побережья Турции (İşidan, 2011), результатами нашей оценки поражённости особей геморрагическими язвами в уловах 2007 – 2010 гг. (Giragosov, Khanaychenko, 2012) и описанием разнообразия внешних признаков кожных болезней калкана (Khanaychenko et al., 2012).

В отличие от детального микроскопического и гистологического обследования отдельных особей, требующего наличия специального оборудования, материалов, значительных затрат труда и времени, разработанная нами схема экспресс-анализа основных макроскопических характеристик всех особей в улове позволяет оценить в целом эпизоотическое состояние локальной популяции (или субпопуляции) калкана.

Лов калкана производили ставными сетями на глубинах 50 – 90 м; в период нерестовых миграций (апрель – июнь) 2007–2016 гг. исследованы 840 половозрелых особей калкана. Сбор материала был затруднён в 2011 г. (исследованы лишь 7 особей), а в 2015 г. материал вообще не был собран. С целью исследования состояния кожных покровов и плавников калкана производили предварительный осмотр и фотографирование обеих сторон тела особей; регистрировали характеристики и локализацию признаков болезней и проводили дополнительную макросъёмку поражённых областей тела. В последующем цифровые изображения детально анализировали на экране монитора. Полному биологическому анализу подвергли 409 особей, у которых определяли наличие гельминтов в желудочно-кишечном тракте. Описание внешних признаков заболеваний производили согласно рекомендациям международных руководств по мониторингу заболеваний рыб (ICES, 2005; Kane, 2005).

Заболевания калкана, согласно макроскопическим признакам, можно разделить на несколько групп. Наиболее многочисленными оказались проявления мультифокальных кожных заболеваний с разной степенью поражения, локализацией и состоянием (острым, хроническим и в стадии заживления).

Туберкулы (костные бугорки) на покровах тела калкана выполняют функции защиты от хищников и предохранения кожи от повреждений при контакте с жёстким грунтом.

Повреждение или срыв туберкул часто приводят к воспалению и инфицированию прилегающих тканей или образовавшихся лунок. В течение острого периода воспалёнными могут быть практически все бугорки с обеих сторон; в хронической стадии на отдельных или множественных бугорках и вокруг них присутствовали незаживающие зоны с признаками вторичного (бактериями) и третичного (инфузориями) поражения. Длительное течение заболевания приводило к полной деструкции кожных бугорков, с проваленными центральными частями. В стадии заживления на месте разрушенных и заживленных бугорков, как и в местах заживления любой раны у калкана, присутствовали аномально расположенные пигментные клетки – меланофоры и ксантофоры на правой стороне тела, которая в норме имеет белую окраску, и ксантофоры, придающие аномально оранжевую окраску, - на левой стороне тела, которая в норме имеет серовато-коричневый цвет. Подобные аномалии окраски появляются во время заживления тканей в результате неправильной дифференциации пигментных клеток и являются «шрамами» на теле калкана.

В период 2007–2012 гг. у калкана, часто на обеих сторонах тела, присутствовали незаживающие геморрагические язвы (фокальные или мультифокальные), диаметром от 15 до 30 мм, часто окруженные беловатым кольцом некротирующей ткани, которые в хронических случаях доходили на уровень ниже дермы и затрагивали сначала мускульную, а затем и костную ткани, которые в результате некроза приобретают чёрный цвет.

Количество язв различной этиологии варьировало от 1 до 18, составив в среднем 2,4 язвы на одну поражённую особь. В локализации язв проявились следующие особенности: доля особей с поражением обеих сторон тела составила 13%, только левой (окулярной) стороны – 32% и правой («слепой») – 55%. В целом, на левой стороне тела калканов локализовались 33%, на правой – 67% общего количества язв. Причиной таких различий может быть повышенная травмируемость правой стороны тела при зарывании особи в грунт. Массовое поражение калкана язвами является не только биологической проблемой, но и коммерческой – добытая рыба имеет некондиционный товарный вид и практически не может быть реализована в свежем виде.

В период исследований 2007–2016 гг. количество особей калкана, поражённых язвами разной этиологии, составило среди самцов 14,7%, среди самок – 13,9%, в среднем – 14,5%. Количество больных особей было максимальным в 2008 г. (20,4%) и в 2009 г. (19,9%); в последующие годы оно постепенно снизилось – до 1,9% в 2013 г.; в 2014 и 2016 гг. в уловах не было ни одной особи с язвами. Вероятно, улучшению ситуации по этому показателю способствовало снижение плотности популяции калкана в результате промысла. Так, относительное количество особей в уловах (в пересчёте на 1000 м сетей в 1 сутки) последовательно снижалось с 4,0 в 2009 г. до 0,3 особи в 2014 г., т.е. в 13 раз. В 2016 г. этот показатель повысился до 1,8 особи – очевидно, вследствие ограничений на промысел калкана в 2015 г., однако такое увеличение плотности популяции, по-видимому, было недостаточным для того, чтобы спровоцировать эпизоотию.

Признаки плавниковой гнили у калкана в 2007–2016 гг. обнаружены у 5,3% самцов и 4,0% самок (в среднем – у 5,0 % особей), при максимальных значениях в 2007 и 2010 гг. – 7,2 и 6,9%, соответственно. Какие-либо чёткие тенденции в межгодовой динамике этого показателя не проявились.

В 2007 – 2012 гг., в отличие от последних лет (2013 – 2016 гг.), у производителей калкана встречались два типа неопластических разрастаний поверхностных тканей. Один из них был представлен красными «малиноподобными» множественными опухолями размером 30 – 50 мм на зрячей стороне тела, второй – массивными глобулярными опухолями на ножках размером от 28×39 до 64 × 53 мм, прикрепленными к плавникам и покрытыми меланофорами или имеющими молочный цвет. Опухоли второго типа были отмечены лишь у двух особей (самцы, по одному в 2007 и 2008 гг.), однако мы предполагаем, что редкое обнаружение таких образований обусловлено тем, что они легко обрываются при объёживании рыбы в сетях.

По результатам обследования желудочно-кишечного тракта особей установлено, что в период исследований заражённость калкана цестодой *B. scorpionis* составила 100%.

В целом, наиболее распространёнными кожными заболеваниями черноморского калкана на юго-западном шельфе Крыма в 2007 – 2016 гг. являлись язвы различного происхождения (14,5% поражённых особей) и плавниковая гниль (5% особей). Состояние

популяции калкана последовательно улучшалось по показателю поражения язвами в период с 2008 г (20,4% поражённых особей) по 2014 – 2016 гг. (признаки поражения полностью отсутствовали), что, предположительно, явилось следствием снижения плотности популяции в результате интенсивного промысла калкана. Заражённость калкана цестодой *B. scorpii* в 2007 – 2016 гг. составила 100%.

Список литературы

- Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Чёрного моря // Записки Императорской АН. – 1913. – Т. 32, № 1. – С. 99.
- Işıdan, H., Bolat, Y. A survey of viral hemorrhagic septicemia (VHS) in Turkey // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2011. – Vol. 11, iss. 4. – P. 507–513.
- Giragosov V.E., Khanaychenko A.N. The state-of-art of the Black Sea Turbot spawning population off Crimea (1998 – 2010) // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2012. – Vol. 12, no. 5. – P. 377–383.
- Khanaychenko A.N., Giragosov V.E., Gaevskaya A.V. Epizootological state of the wild Black Sea turbot (kalkan). Grossly visible pathology: preliminary data // Marine Ecological Journal. – 2012. – Vol. 11, no. 4. – P. 85–94.
- ICES. Report of the ICES/BSRP Sea-going Workshop on Fish Disease Monitoring in the Baltic Sea (WKFD), 5–12 December 2005. ICES CM 2006 / BCC: 02. – 89 p.
- Kane A.S. Descriptive Guide to Observing Fish Lesions / US Environmental Protection Agency. – 2005. – 16 p. – Available at: <http://aquaticpath.php.ufl.edu/lesionguide/lesionguide.pdf>.

MACROSCOPIC CHARACTERISTICS OF THE EPIZOOTIC SITUATION IN THE BLACK SEA TURBOT *SCOPHTHALMUS MAEOTICUS*

V.E. Giragosov, A.N. Khanaychenko

Kovalevsky Institute of Marine Biological Research, Russian Academy of Sciences,
Sevastopol, Russia, vitaly.giragosov@gmail.com

Monitoring of macroscopic characteristics of the epizootic status of the Black Sea turbot spawning populations in the south-western shelf of Crimea showed that significant part of the adult fish presented the grossly visible signs of diseases (ulcers, fin erosion, neoplasms). The most common diseases during 2007–2016 were multifocal skin ulcers of different etiology (14,5%) and fin rot (5%). Tumor-like neoplasms were found only in 2007–2012. Improved epizootic situation in 2014–2016 is supposed due to decreased population density as a result of overfishing.

УДК 576.89:597.2/.5(268.45)

ПАРАЗИТЫ РЫБ БАРЕНЦЕВА МОРЯ: ПРИКЛАДНЫЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ

А.Б. Карасев

Полярный НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича,
г. Мурманск, Россия; paralab@pinro.ru

Изучение паразитов рыб Баренцева моря имеет более чем вековую историю. Данные, полученные в первой половине и середине прошлого века малочисленны и фрагментарны. Лишь классическая монография Ю.И. Полянского (1955) «Паразиты рыб Баренцева моря» дает

достаточно полное представление о паразитофауне 46 видов рыб, преимущественно в прибрежных водах. В последующие годы внимание исследователей к паразитам баренцевоморских рыб носило случайный характер.

Планомерными и систематическими паразитологические исследования рыб стали с созданием в ПИНРО в 1973 году специализированной лаборатории паразитологии рыб. Целью создания лаборатории было проведение комплексных эколого-паразитологических и прикладных исследований промысловых, малоиспользуемых, перспективных для промысла рыб, беспозвоночных, а также объектов аквакультуры Северной Атлантики, Баренцева моря и прилегающих вод. Большое внимание уделялось внутренним водоемам Кольского полуострова.

Руководствуясь концептуальным подходом к проблемам, которые решает морская паразитология (Гаевская, Мачкевский, 2001), проведены многолетние и многоплановые исследования ихтиопаразитов в рыбохозяйственных районах ответственности Полярного института. К настоящему времени у 91 вида баренцевоморских рыб известно 235 видов паразитов, принадлежащих к 10 типам: Mastigophora (Kinetoplastomonada, Parasitomonada), Sporozoa (Coccidea), Microsporidia (Microsporea), Muxozoa (Muxosporea), Ciliophora (Peritricha), Plathelminthes (Monogenoidea, Gyrocotylida, Cestoda, Aspidogastrea, Trematoda), Nematelminthes (Nematoda), Acanthocephales (Palaeacanthocephala), Annelida (Hirudinea), Arthropoda (Crustacea) (Карасев, 2003).

Эколого-паразитологические исследования морских рыб проведены с целью изучения всей паразитофауны хозяина для выявления особенностей биологии промысловых объектов, в том числе установления паразитов-индикаторов внутривидовой структуры некоторых видов рыб. Выбор объектов для эколого-популяционных исследований, которыми стали путассу, тупорылый макрурус, треска, морские окуни трех видов, низкотельный берикс, проходные и жилые формы лососевых, определен различными взглядами ихтиологов на внутривидовую структуру этих рыб и некоторые этапы их жизненных циклов.

Прикладные паразитологические исследования являются приоритетными. Они стали неотъемлемой частью комплексного изучения биологических ресурсов Северной Атлантики и морей Северо-Европейского бассейна, поскольку характеризуются «определенным соотношением фундаментальных и прикладных аспектов» (цит. по: Курочкин, 1990). Здесь главенствующие положение занимают выявление, изучение и оценка динамики зараженности популяций промысловых видов рыб паразитами, влияющими на качество рыбной продукции или же паразитами, опасными для здоровья человека.

С 1990-х годов проводится паразитологический мониторинг в районах промысла для решения вопросов пищевого использования зараженных рыб и определения их соответствия требованиям нормативной документации по показателю паразитарной чистоты, а также определения условий, обеспечивающих обезвреживание вредоносных паразитов. Актуальность этих исследований всегда была значима.

Материалы, полученные в результате мониторинга, а также знания и профессиональный опыт специалистов-паразитологов ПИНРО учтены в десяти нормативных документах – СанПиНы Госсанэпиднадзора России, Минздрава России, Минсельхозприроды России. Учтены при разработке трех Технических Условий (ТУ) на рыбную продукцию – соленую, охлажденную, а также рыбные консервы.

Методические наработки относительно экспертизы, эпидемиологического надзора и профилактике гельминтозов, передающихся через рыб, выполненные в ходе исследований, реализованы в трех документах федерального значения (Карасев, 2005).

Список литературы

Гаевская А.В., Мачкевский В.К. Проблемы морской паразитологии Азово-Черноморского бассейна. Концептуальный подход // Экология моря. – 2001. – Вып. 67. – С. 36–43.

Карасев А.Б. Каталог паразитов рыб Баренцева моря. – Мурманск : Изд-во ПИНРО, 2003. – 149 с.

Карасев А.Б. Паразитологические исследования // ПИНРО – на пути к столетию. – Мурманск, 2005. – С. 98–105.

Курочкин Ю.В. Научные и прикладные аспекты изучения гельминтов и некоторых других паразитов морских животных : автореф. дис. ... докт. биол. наук.: 03.00.20. – Москва, 1990. – 40 с.

Полянский Ю.И. Материалы по паразитологии рыб северных морей. Паразиты рыб Баренцева моря // Тр. ЗИН АН СССР. – 1955. – Т. 19. – С. 5–170.

FISH PARASITES OF THE BARENTS SEA: APPLIED STUDY ASPECTS

A.B. Karasev

Knipovich Polar Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
Murmansk, Russia; paralab@pinro.ru

The parasites of fish from the Barents Sea have been studied for over a century. The data from the early and middle last century are not numerous and fragmentary.

Parasitological studies of fish became planned and systematic after a special laboratory had been arranged in PINRO in 1973.

By now, 235 parasite species related to 10 types have been found in 91 fish species from the Barents Sea. Ecological and parasitological studies of some commercial fish were made in order to reveal parasites-indicators of their intraspecific structure. The applied parasitological studies are foreground. They have got an integral part of multigun research on biological resources of seas in the North European Basin. In the fishing areas, parasitological monitoring is carried out to solve the problems of infected fish food utilization and to determine their correspondence to the requirements of regulations in respect of parasite pureness and the conditions providing neutralization of deleterious parasites.

УДК 576.89:597.556.331.1(261.24)

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ЛЕЩА *ABRAMIS BRAMA* КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ ПАРАЗИТИЧЕСКИМИ КОПЕПОДАМИ *TRACHELIASTES MACULATUS* (LERNAEOPODIDAE)

Г.Н. Родюк

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии, г. Калининград, Россия; rodjuk@atlantniro.ru

Паразитические ракообразные *Tracheiastes maculatus* Kollar, 1836 встречаются в водоемах Европы на поверхности тела карповых рыб, чаще у леща *Abramis brama* (L., 1758). В Куршском заливе Балтийского моря вид впервые отмечен у леща в 1988 г. Э. Рауцкисом. В местах прикрепления ракообразных чешуя и эпидермис рыб разрушаются, в мышечной ткани образуются точечные кровоизлияния и воспаление. При высоких показателях инвазии возможна смертность рыб (Grabda E., Grabda J., 1958; Piasecki, 1989 и др.). Цель выполненных нами исследований – изучить динамику зараженности леща паразитическими копеподами *Thacheiastes maculatus* в Куршском заливе в 2007–2015 гг. в зависимости от биологических параметров рыбы и температуры воды.

В весенний, летний и осенний сезоны 2007–2015 гг. были обследованы 2971 экз. леща длиной 10–60 см, выловленных в Куршском заливе в районе научно-экспериментальной базы АтлантНИРО (п. Лесной). В целях исключения влияния длины леща и сезона исследования динамика зараженности изучена по данным от рыб длиной 20–40 см (n=2740 экз.). Для анализа межгодовой изменчивости средних значений инвазии использованы данные, собранные в летний сезон от рыб длиной 20 – 40 см (n=2029 экз.). Для анализа зависимости зараженности рыб от температуры воды залива привлечены данные Калининградского центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Выполнена статистическая обработка материала с применением пакета Statistica v. 6.

Средние значения показателей зараженности рыб общей выборки (n=2971) в период исследования изменялись: экстенсивность инвазии (ЭИ) – от 6,7% в 2013 до 59,2% в 2015 г., индекс обилия (ИО) – от 0,1 экз. в 2013 г. до 2,4 экз. в 2015 г., средняя интенсивность инвазии (ИИ ср.) от 1,8 экз. в 2013 г. до 4,1 экз. в 2015 г. Максимальное значение интенсивности инвазии (ИИ) отмечено в 2015 г. (45 экз.).

Прослежены особенности инвазии в процессе онтогенеза хозяина. У рыб длиной менее 16 см ракообразные не обнаружены, что связано с пространственной разобщенностью молоди и зараженных взрослых особей. При дальнейшем увеличении длины лещ образует скопления, в которых создаются благоприятные условия для заражения копеподами. Максимальные значения зараженности характерны для взрослых рыб длиной 20–40 см: ЭИ этих рыб была в пределах 23,7–43,3%. У крупных рыб (длина > 50 см) этот показатель значительно снижается, до 15,0%.

T. maculatus встречались как у самок, так и самцов. Доля зараженных самок несколько выше, чем самцов (ЭИ=37,3% и 28,1%, соответственно), однако достоверные различия в заражении рыб разных полов не установлены. Высокие значения ЭИ леща копеподами, при отсутствии статистически достоверных различий в зараженности самок и самцов, указывают на сходство их экологии и поведения.

Показатели инвазии рыб в разные сезоны изменялись. Их статистически значимое увеличение отмечено летом. В этот период показатели зараженности достигали: ЭИ=30,9% и ИО=1,0 экз., а весной и осенью были значимо ниже (ЭИ=11,1%; ИО=0,6 экз. и ЭИ=13,4%; ИО=0,2 экз. соответственно).

В пределах каждого сезона также выявлены периоды статистически значимого повышения и снижения показателей инвазии. Установлено, что *T. maculatus* встречались на леще в течение всего периода наблюдения с марта по ноябрь. Температура воды в это период повышалась от +5 в марте до +25,2 °С в июле, затем к ноябрю снижалась до +5 °С. ЭИ и ИО достигали своих максимальных значений в июне, когда температура воды находилась в диапазоне 16,9–21,0 °С (табл. 1).

Таблица 1. Средние значения показателей зараженности леща длиной 20–40 см и температуры воды в марте – ноябре 2007 – 2015 гг.

	N, экз.	ЭИ, % (M±SE)	ИО, экз. (M±SE)	ИИ ср., экз. (M±SE)	T воды (°C)
Март	22	4,55±8,55	0,05±0,05	1,00±0,00	1,91
Апрель	105	0,95±3,86	0,01±0,01	1,00±0,00	7,89
Май	232	16,38±2,71	0,87±0,26	5,29±1,30	14,12
Июнь	247	56,68±2,53	2,33±0,23	4,11±0,34	17,94
Июль	1327	32,48±1,08	1,08±0,06	3,31±0,18	20,05
Август	455	12,31±1,83	0,21±0,03	1,68±0,20	19,51
Сентябрь	195	7,69±2,82	0,13±0,03	1,67±0,23	13,13
Октябрь	140	19,29±3,30	0,31±0,06	1,59±0,26	9,32
Ноябрь	17	29,41±11,39	0,35±0,47	1,20±0,20	4,82

В июле и августе, при более высоких значениях температуры воды, показатели инвазии достоверно снижались. В октябре-ноябре ЭИ и ИО имели значимую тенденцию к повышению, однако их значения были существенно ниже, чем в июне, несмотря на снижение температуры воды в этот период. Анализ корреляционных связей средних значений показателей зараженности и температуры воды в марте-октябре выявил статистически значимые «заметные» связи для ЭИ ($R=0,50$), ИО ($R=0,60$) и «высокие» для ИИ ср. ($R=0,82$).

Таблица 2. Показатели зараженности леща в 2007–2015 гг.

Год	N, экз.	ЭИ, % (M±SE)	ИО, экз (M±SE)	ИИ ср., экз. (M±SE)
2007	212	32,55±3,00	1,07±0,17	3,29±0,45
2008	579	26,08±1,81	0,89±0,10	3,40±0,30
2009	357	28,85±2,31	0,95±0,13	3,30±0,37
2010	257	19,84±2,72	0,46±0,16	2,31±0,52
2011	188	54,26±3,18	1,86±0,18	3,42±0,37
2012	113	32,74±4,11	0,70±0,24	2,14±0,61
2013	162	3,70±3,43	0,07±0,20	1,83±1,51
2014	65	63,08±5,42	2,09±0,31	3,32±0,58
2015	96	69,79±4,46	3,36±0,26	4,82±0,45

Показатели зараженности в летний сезон изменялись в различные годы, при выраженном положительном тренде в 2014–2015 гг. (табл. 2).

Таким образом, анализ динамики зараженности леща ракообразными *T. maculatus* позволил выявить наиболее важные факторы, влияющие на показатели инвазии. Это, прежде всего, длина рыб и температура воды. Отмеченные два пика зараженности (в июне и октябре-ноябре) и сумма градусодней между ними (2053–2211) позволяют предположить, что на развитие ракообразных, в соответствии с уравнением Белерадека (Belehradek, 1935), требуется приблизительно 103–111 дней при температуре воды +20 °С.

Список литературы

- Рауцкис Э.Ю. Паразиты рыб водоемов Литвы. – Вильнюс : Мокслас, 1988. – 206 с.
 Belehradek J. Temperature and living matter // *Protoplasma Monograph.* – 1935. – Nr. 8. – P. 171–185.
 Grabda E., Grabda J. Tracheliastosis in the common bream, *Abramis brama* (L.) in Lake Jamno // *Zoologica Poloniae.* – 1958. – Vol. 8, fasc. 4. – P. 325–334.
 Piasecki W. Life cycle of *Tracheliastes maculatus* Kollar, 1835 (Copepoda, Siphonostomatoida, Lernaepodidae) // *Wiadomosci Parazytologiczne.* – 1989. – Vol. 35. – P. 187–245.

DYNAMICS OF BREAM *ABRAMIS BRAMA* INFESTATION WITH PARASITIC COPEPODS *TRACHELIASTES MACULATUS* (LERNAEPODIDAE) IN THE CURONIAN LAGOON, BALTIC SEA

G.N. Rodjuk

Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
 Kaliningrad, Russia; rodjuk@atlantniro.ru

The infestation dynamic of the bream (*Abramis brama*) with parasitic copepods *Tracheliastes maculatus* (Lernaepodidae) in the Curonian Lagoon of the Baltic Sea was studied. A total of 2971 fish specimens (TL=10–60 cm) in spring, summer and autumn seasons were investigated in 2007–

2015. Indices of infestation – Prevalence, Abundance and Mean Intensity changed from 6,7% in 2013 to 59,2% in 2015; 0,1 to 2,4 and 1,8 in 2013 to 4,1 экз. in 2015 г respectively. The highest infestation indices were in fishes with length 20–40 cm in summer, in June. The relationships between the Prevalence, Abundance, Mean Intensity and water temperature were determined. The increasing of infestation indices was observed in recent years.

УДК 576.895.122:597.2/.5(28)

ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ ВИДЫ ПАЗАРИТОВ РЫБ В ВОДОЕМАХ ЦЕНТРАЛЬНОЙ ЗОНЫ РФ

Н.Н. Романова¹, Н.А. Головина², П.П. Головин¹, В.В. Кошкарлова¹, А.Н. Михайлов³

¹Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного рыбного хозяйства,
п. Рыбное, Россия; vnpiph@mail.ru, lab_ihtioapat@mail.ru

²Дмитровский рыбохозяйственный технологический институт (филиал)
ФГБОУ ВПО «АГТУ», п. Рыбное, Россия; kafvba@mail.ru

³Научно-исследовательский институт биомедицинской химии имени В.Н. Ореховича,
г. Москва, Россия; inst@ibmc.msk.ru, ibmcebt@mail.ru

Потенциальными носителями возбудителей антропогельминтозов являются представители более 40 семейств гидробионтов. Известно более 20 видов опасных для здоровья человека паразитов, передающихся через рыбу и продукты её переработки (Ларцева и др., 2002). Из пресноводных рыб наибольшую эпидемиологически значимы карповые, щуковые, лососевые и окуневые (Довгалев, Коваленко, 1998).

На территории Центральной зоны РФ наиболее распространенными гельминтозами являются описторхоз, псевдамфиломоз и дифиллоботриоз. Через рыбную продукцию, ракообразных и моллюсков существует риск заражения и другими личинками гельминтов.

В рамках мониторинговых работ проведены комплексные паразитологические исследования в рыбохозяйственных водоемах Липецкой, Белгородской, Тамбовской и Брянской областей. Работы в водоемах Тверской области выполнены в рамках Программы фундаментальных научных исследований государственных академий наук на 2013–2020 гг.

Исследования проводили общепринятыми в ихтиопаразитологии методами (Быховская-Павловская, 1969; Регламент ЕС..., 2004; Беэр, 2005). Зараженность паразитами оценивали: по встречаемости, или экстенсивности (ЭИ, %), зараженности (средней интенсивности инвазии ИИср., экз./рыбу), амплитуде заражения (АИИ, экз./рыбу) и индексу обилия (ИО, экз./рыбу).

При паразитологическом обследовании рыб обнаружены 2 вида гельминтов, имеющих эпидемиологическое значение – *Pseudoamphistomum truncatum* и *Apophallus muehlingi*.

Метацеркарии трематод *P. truncatum* (сем. Opisthorcidae) выявлены в мышцах плотвы, леща, густеры, красноперки, карася серебряного и жереха (табл. 1). ЭИ варьировала по годам и составляла от 10 до 90%. Наибольшая встречаемость была отмечена в 2014 г. в р. Цна. Наиболее зараженным был лещ, ИИ в среднем составляла 10 экз./рыбу.

Трематода *P. truncatum* является патогенной для теплокровных животных и способна вызывать тяжелые заболевания, паразитируя в желчном пузыре и желчных протоках млекопитающих.

Другой эпидемиологически значимый вид – метацеркарии трематод *A. muehlingi* – выявлены у рыб в водоемах Брянской (р. Десна) и Тверской областей (Угличское водохранилище).

Возбудители апофаллёза с середины 80-х годов прошлого века стали самыми массовыми паразитами молоди карповых и окуневых рыб в дельте Волги (Иванов, Семенова, 2000; Бисерова, 2005). Первый промежуточный хозяин трематод *A. muehlingi* – брюхоногий переднежаберный моллюск *Lithoglyphus naticoides*. Дефинитивным хозяином являются чайковые птицы; кроме того, этот гельминт представляет опасность и для здоровья человека. Лабораторная диагностика апофаллёза затруднена, так как личинки возбудителя в организме человека не достигают половозрелой стадии. Официальная информация о регистрации заболевания людей апофаллёзом в РФ отсутствует.

Таблица 1. Встречаемость *Pseudoamphistomum truncatum* в мышцах карповых рыб в водоемах Центральной зоны РФ

Область / водоем	плотва	лещ	густера	красноперка	карась	жерех
Тамбовская обл.						
Тамбовское вдхр.	+	+				
река Цна		+	+			+
Белгородская обл.						
Белгородское вдхр.		+				
Старооскольское вдхр.		+			+	
Липецкая обл.						
река Дон	+					
река Воронеж	+			+		
Брянская обл.						
озеро Каменское	+					
Тверская обл.						
Угличское вдхр.	+	+				

В р. Десна у карповых рыб в плавниках обнаружены черные очень мелкие цисты с метацеркариями *A. muehlingi*. У леща и уклейки встречаемость этого гельминта в районе г. Брянска осенью 2015 г. составляла 100%. ИИ у леща – 30 экз./рыбу, у уклейки – 8 экз./рыбу.

В 2015 г. обнаружен микроочаг апофаллёза у рыб в Угличском водохранилище. Цисты с метацеркариями этого паразита обнаружены в плавниках у окуня, плотвы, красноперки и леща. Различие в интенсивности заражения было очень высоким, что очевидно связано с видом рыб и их спектром питания (табл. 2). Наиболее интенсивно была заражена красноперка, ИИ которой составила 600 экз./р., наибольшее скопление цист с метацеркариями отмечено на хвостовом плавнике (рис. 1) – до 300 экз.

Таблица 2. Уровень заражения рыб *Arophallus muehlingi* в Угличском водохранилище (осень 2015 г.)

Вид рыб	ЭИ, %	ИИср., экз./рыбу	АИИ, экз./рыбу	ИО, экз./рыбу
Окунь	66,6	21,7	1,0 – 48,0	14,5
Плотва	100,0	13,3	1,0 – 34,0	13,3
Красноперка (1 экз.)	-	600,0	-	-
Лещ	80,0	61,0	1,0 – 284,0	50,8

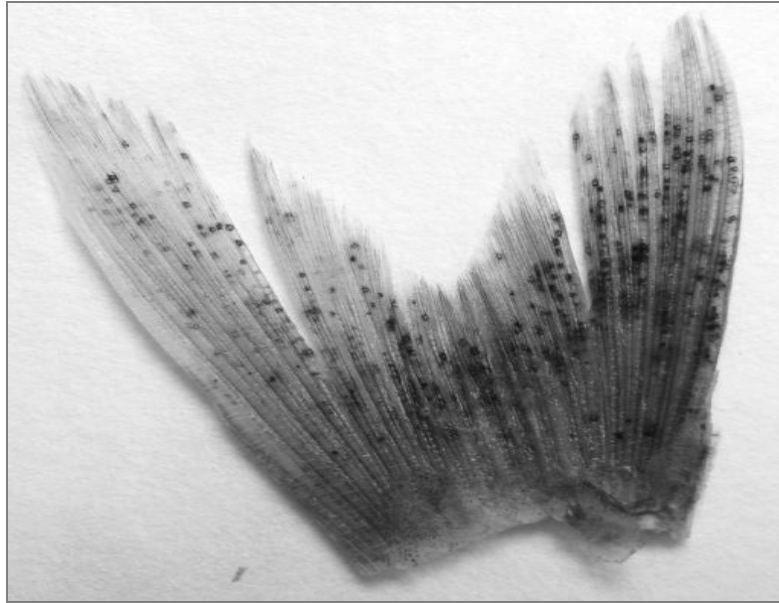


Рисунок 1. Поражение хвостового плавника красноперки *Apophallus muehlingi* (фиксированный материал)

По данным А.А. Вастьяновой и Д.М. Коротовой (2006), в волжских водохранилищах зараженность рыб метацеркариями *A. muehlingi* повышается от весны к осени, пик приходится на конец октября – середину ноября.

Природный очаг псевдоафистомоза распространен в Центральной зоне РФ и охватывает водоемы Тамбовской, Белгородской, Липецкой, Брянской и Тверской области. Носителями личинок псевдоафистомусов являются карповые рыбы – лещ, плотва, красноперка, густера, карась серебряный и жерех.

В 2015 г. был обнаружен микроочаг апофаллэза в Угличском водохранилище Тверской области и на участке р. Десна в Брянской области.

Обнаружение эпидемиологически значимых, потенциально опасных для теплокровных животных и человека гельминтов требует соблюдения населением санитарно-гигиенических мер: употребление карповых видов рыб в вяленом виде возможно только после предварительного промораживания или после тщательной термической обработки (СанПиН 3.2.1333 – 03 и Регламент ЕС № 853/2004).

Список литературы

Безр С.А. Биология возбудителя описторхоза. – Москва : Тов-во науч. изд. КМК, 2005. – 336 с.

Бисерова Л.И. Трематоды *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* – паразиты рыб дельты Волги (особенности экологии и ихтиопаразитозы, ими вызываемые) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.19. – Москва, 2005. – 24 с.

Быховская–Павловская И.Е. Паразитологическое исследование рыб. – Ленинград : Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. – 109 с.

Вастьянова А.А., Коротова Д.М. Апофаллез и россикотремоз – гельминты рыб Волгоградского водохранилища в пределах Саратовской области // Ветеринарная медицина XXI века. Инновации, обмен опытом и перспективы развития : материалы Междунар. науч.-практ. конф. / под ред. А.А. Волкова. – Саратов : «Саратовский ГАУ», 2012. – С. 38–41.

Довгалев А.С., Коваленко И.М. Нормативное правовое обеспечение качества и паразитарной безопасности для здоровья человека рыбопродуктов отечественного и зарубежного производства на потребительском рынке // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура:

информ. пакет «Рыбы как переносчики болезней человека и животных» / ВНИЭРХ. – Москва, 1998. – Вып. 1. – С. 1–13.

Иванов В.М., Семенова Н.Н. Мониторинг зараженности рыб метацеркариями трематод в дельте Волги // Вопр. ихтиол. – 2000. – Т. 40, № 6. – С. 826–831.

Ларцева Л.В., Проскурина В.В., Вьюшкова Л.В., Нестерова Л.А., Болдырева Я.М., Лисицкая И.А. Санитарно-эпизоотическая ситуация Волго-Каспийского региона на рубеже XXI века // Рыбное хозяйство. Сер.: Болезни гидробионтов в аквакультуре: обзорная инф. – Москва : ВНИЭРХ, 2002. – Вып. 1. – 50 с.

Санитарно-эпидемиологические правила СанПиН 3.2.3215-14 «Профилактика паразитарных болезней на территории Российской Федерации» [Электронный ресурс]. – Режим доступа : http://rospotrebnadzor.ru/documents/details.php?ELEMENT_ID=2890.

Регламент ЕС №853/2004 Европейского Парламента и Совета от 29 апреля 2004 г. «Гигиенические правила для пищевой продукции животного происхождения». Официальный бюллетень Европейского Союза L. 139 от 30 апреля 2004 [Электронный ресурс]. – Режим доступа : <https://www.fsvps.ru/fsvps-docs/ru/usefulinf/files/es853-2004.pdf>.

EPIDEMIOLOGICALLY SIGNIFICANT PARASITES SPECIES IN WATER BODIES OF THE RUSSIAN FEDERATION CENTRAL ZONE

Romanova¹ N.N., Golovina² N.A., Golovin¹ P.P., Koshkarova¹ V.A., Mikhaylov³ A. N.

¹All-Russian Research Institute of Freshwater Fisheries FBNU “VNIIPRH”, v. Rybnoe, Russia;
vniiprh@mail.ru, lab.ihtiopat@mail.ru

²Dmitrov Technological Institute of Fisheries (Branch), FGBOU VPO “AGTU”, v. Rybnoe, Russia;
kafvba@mail.ru

³Orekhovich Scientific Research Institute of Biomedical Chemistry;
inst@ibmc.msk.ru, ibmcebt@mail.ru

Two epidemiologically significant helminths species have been found in fishes from waterbodies of the Russian Federation Central Zone, they are *Pseudoamphistomum truncatum* and *Apophallus muehlingi*.

The natural nidus of the pseudoamphistomosis is spread in water bodies of the Tambov, Belgorodsk, Lipetsk, Bryansk and Tver' areas. The potential hosts of *Pseudoamphistomum* larvae are carp fishes (bream, roach, redfin, silver bream, goldfish and asp). The micronidus of the apophalosis was found in the Uglich water reservoir (Tver' area) and in Desna river (Bryansk area).

УДК 576.895.132:597.552.51(265.53+265.54)

ЗАРАЖЁННОСТЬ КЕТЫ ЮГА САХАЛИНА ЛИЧИНКАМИ НЕМАТОД *ANISAKIS* SPP.

С.Е. Фролова

Сахалинский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
г. Южно-Сахалинск, Россия; sveta-svetlana-frolova@mail.ru; s.frolova@sakhniro.ru

Кета на о. Сахалин представлена летней и осенней формами (Гриценко, 2002). В работе представлена многолетняя заражённость искусственно воспроизводимой осенней кеты из двух рек: Ударница (бассейн Охотского моря) и Заветинка (бассейн Японского моря). Цель работы – обобщить многолетние данные о динамике численности *Anisakis* spp. 1. из мускулатуры,

искусственно воспроизводимой кеты рек Ударница и Заветника. При статистической обработке данных о заражённости кеты паразитом использовали индекс обилия (ИО). Сравнение среднемноголетних и среднегодовых показателей ИО проводили с помощью t-критерия Стьюдента.

Нерестовые стада кеты имеют разновозрастную структуру, и существует прямая зависимость между длиной тела кеты и её возрастом (Каев, 2013). Не имея эмпирических данные о возрастной структуре стада, мы использовали многолетние данные о длине (АС_{мн.}) тела рыб. Полученные данные показали, что прямой зависимости между заражённостью кеты личинками *Anisakis* spp. и длиной (АС_{мн.}) и, следовательно, возрастом кеты нет (табл. 1), поэтому динамику заражённости нерестового стада кеты нематодами *Anisakis* spp. I. мы рассматривали без учёта возраста рыб.

Таблица 1. Многолетняя заражённость (1989–1999 гг.) кеты р. Ударница личинками *Anisakis* spp. в зависимости от длины АС_{мн.}

Классы	1	2	3	4
Длина АС _{мн.} , см.	55,1–60	60,1–65	65,1–70	70,1–75
Количество экз. рыб	100	167	139	78
Количество личинок анизакисов, экз.	1781	3907	2830	1375
ИО _{мн.}	17,8±1,7	23,4±2,3	20,4±1,9	17,6±1,5

Межгодовые различия численности нематод у обеих популяций кеты за весь период наблюдений (17 лет) значительно отличались только в отдельные годы: 1992, 1998, 1999, 2002, 2004 и 2005 гг. (рис. 1), что отразилось в значениях среднемноголетней заражённости мускулатуры кеты нематодами (табл. 2).

Выводы: 1) заражённость мускулатуры кеты личинками *Anisakis* spp. не зависит от длины тела (АС) и возраста рыб; 2) заражённость личинками *Anisakis* spp. мускулатуры кеты из рек Ударница и Заветинка сходна, за исключением отдельных лет: 1992, 1998, 1999, 2002, 2004 и 2005 гг.; 3) среднемноголетняя заражённость личинками *Anisakis* spp. мускулатуры кеты из рек Ударница и Заветинка отличается с высоким уровнем достоверности (P=0,01).

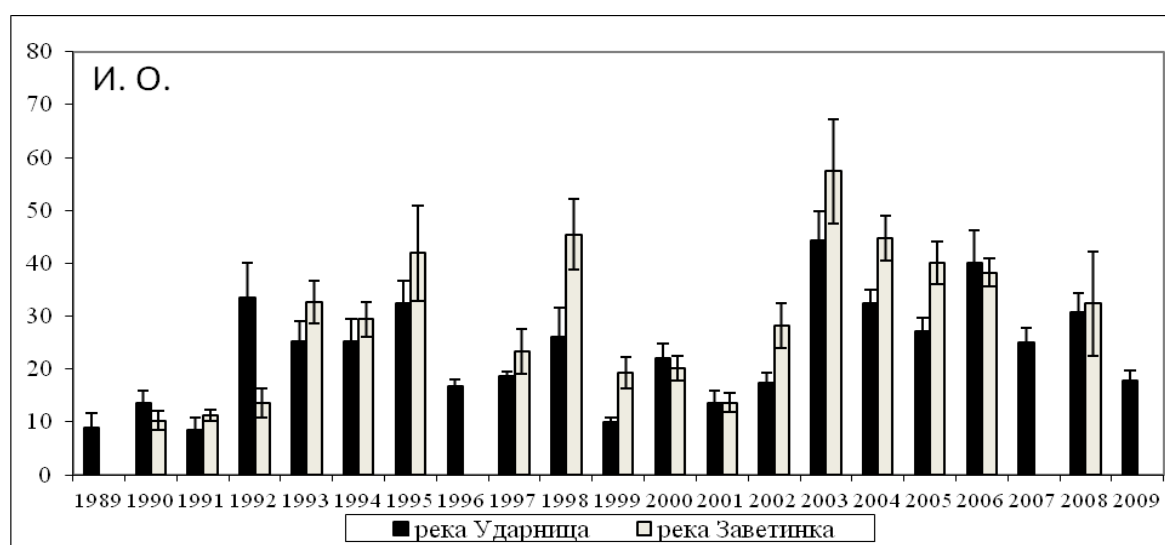


Рисунок 1. Динамика заражённости личинками *Anisakis* spp. кеты реки Ударница и реки Заветинка в 1989 – 2009 гг.

Таблица 2 Среднегодушная заражённость личинками *Anisakis* spp. двух популяций кеты

Популяция кеты	Количество рыб, экз.	ИО _{ср. мн.}	T _{st}
р. Ударница	1007	24,7±0,9	P=0,01
р. Заветинка	674	29,1±1,2	

Список литературы

Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). – Москва : Изд-во ВНИРО, 2002. – С. 72–78.

Показатели воспроизводства заводских и диких популяций кеты в Сахалино-Курильском регионе 2011 г. / (промежуточный) отчёт о НИР, рук. Каев А.М.; СахНИРО. – Южно-Сахалинск, 2013. – 45 с.

ANISAKIS SPP. LARVAE INFECTION IN CHUM SALMON ONCORHYNCHUS KETA IN THE SAUTHERN TIP OF SAKHALIN ISLAND

S.E. Frolova

Sakhalin Scientific Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Yuzhno-Sakhalinsk, Russia; sveta-svetlana-frolova@mail.ru; s.frolova@sakhniro.ru

The purpose of the publication: to compile long-term data on population dynamic of *Anisakis* spp. l. in muscle chum salmon (*Oncorhynchus keta*) in rivers Udarnitsa and Zavetinka. Infection muscle of *Anisakis* spp. l. in chum salmon *O. keta* don't depends on the body length (AC) and age. Infection of *Anisakis* spp. l. in chum salmon *O. keta* in rivers Udarnitsa and Zavetinka is similar, except some years: 1992, 1998, 1999, 2002, 2004 and 2005. Average long-term data on fish muscle infection with *Anisakis* spp. l. in chum salmon *O. keta* in rivers Udarnitsa and Zavetinka significantly differs (P=0,01).

УДК 576.8:[597.552.1+597.556.331.1](28)

ПАРАЗИТОФАУНЫ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* И ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS* НА НАЧАЛЬНОМ ЭТАПЕ ФОРМИРОВАНИЯ БОГУЧАНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Ю.К. Чугунова

Научно-исследовательский институт экологии рыбохозяйственных водоемов,
г. Красноярск, Россия; nii_erv@mail.ru

Заполнение Богучанского водохранилища началось в марте 2012 г. путем перекрытия р. Ангары плотиной ГЭС и уже к июню 2015 г. достигло проектных величин: площадь водного зеркала составляет 2326 км², полный объем – 58,2 км³, средняя глубина 25 м (максимальная до 75 м). Богучанское водохранилище стало четвертым в каскаде Ангарских водохранилищ.

В данной работе делается попытка, на примере двух массовых представителей рыбного населения сибирских водоемов: окуня *Perca fluviatilis* L., 1758 и щуки *Esox lucius* L., 1758, дать оценку наблюдаемым изменениям в структуре и составе паразитофауны, показателях зараженности массовыми видами паразитов в условиях зарегулированного стока.

Сбор материала осуществлялся сразу после зарегулирования (июнь 2012 г.) и спустя 3 года (июнь 2015 г.), после заполнения водохранилища. Район исследований – залив Проспихина (нижний участок Богучанского водохранилища). Полное паразитологическое вскрытие рыбы проводилось по общепринятой методике (Быховская–Павловская, 1985).

В 2012 г. исследовано 34 экз. окуня длиной (АВ) 145–350 ($197 \pm 7,4$ мм), массой тела 32 – 616 ($124 \pm 19,6$ г), в возрасте 2+ – 5+ лет. Преобладали рыбы 3+ лет, доля которых в выборке составляла 58,8% от общего числа. Основным компонентом питания окуня в этом году были дождевые черви, ставшие доступными в результате затопления почвы. В 2015 г. исследовано 30 экз. окуня длиной 160 – 242 ($190 \pm 4,7$ мм), массой 45–196 ($91 \pm 8,3$ г), в возрасте 3+ – 4+ лет. Причем более 86% исследованных рыб составляют особи 3+ лет, то есть которые вывелись уже непосредственно в водохранилище. В питании окуня преобладают зоопланктон и воздушные насекомые (мухи), единично встречаются хирономиды.

В 2012 г. вскрыто 15 экз. щуки длиной (АВ) 475 – 920 ($581 \pm 29,9$ мм), массой 740 – 5420 ($1462 \pm 329,3$ г), в возрасте 3+ – 10+ лет. Из них 40,0 и 33,3% представлены особями 4+ и 5+ лет соответственно, остальные (3+, 6+, 8+ и 10+ лет) – по одной рыбе. Щука типичный хищник, основным компонентом ее питания в этом году был пескарь. В 2015 г. исследована аналогичная выборка из 15 экз. щуки длиной 415 – 685 ($539 \pm 19,3$), массой тела 475 – 2170 ($1101 \pm 122,3$ г), в возрасте 2+ – 8+ лет, доминирующие возрастные группы 4+ и 5+ лет. На момент исследований только у 3 особей в желудках отмечены остатки рыбы (окунь и плотва).

Паразитофауна окуня. В 2012 г. состав паразитов окуня был представлен типичной речной фауной. Зарегистрировано 17 видов, 8 систематических групп: миксоспоридии – 2, перитрихи – 4, моногенеи – 2, цестоды – 1, трематоды – 5, нематоды, ракообразные и моллюски – по 1 виду. По величине зараженности доминировали метацеркарии трематод *Ichthyocotylurus variegatus* (100%) и *Diplostomum volvens* (70,6%). Ядро паразитофауны формируют *Apiosoma campanulatum* (38,2%), *D. spathaceum* (20,6%), *Camallanus lacustris* (26,5%), *Achtheres percarum* (11,7%), *Myxobolus guyenoti* (11,7%). Большая часть обнаруженных паразитов имела невысокую встречаемость: *Henneguya lobosa* (8,6%), *Trichodina acuta* (5,8%), *T. urinaria* (5,8%), *Trichodinella epizootica* (5,8%), *Gyrodactylus* sp. (2,9%), *Ancyrocephalus percae* (8,8%), *Caryophyllidea* gen. sp. (5,9%), *Bunodera luciopercae* (5,8%), *Tylodelphys clavata* (8,8%), *Anodonta* sp. (8,8%).

В 2015 г. у исследованных окуней обнаружено 18 видов паразитов, но состав и структура паразитофауны, по сравнению с 2012 г., претерпели кардинальные изменения. Доминирующей группой стали паразитические инфузории – 10 видов. Наиболее массовые: *T. epizootica* (50,0%), *A. campanulatum* (43,3%), *T. acuta* (36,6%), *Apiosoma minimicronucleatum* (16,6%), *Capriniana piscium* и *Apiosoma piscicolum* (13,3%). Остальные виды имели редкую – 10% (*Trichodina* sp. и *T. intermedia*) или единичную – 3,3% (*Epistylis lwoffi* и *T. urinaria*) встречаемость.

Абсолютным доминантом по численности, с экстенсивностью инвазии 60%, становится цестода *Proteocephalus percae*, отсутствующая в паразитофауне окуня в 2012 г. Кроме того, в составе паразитов появились следующие виды: *Dermocystidium percae*, *H. lobosa*, *Proteocephalus torulosus*, *Raphidascaris acus* (larva), зараженность которыми единична. Наблюдается тенденция снижения инвазии окуня специфичным рачком *A. percarum* с 11,7 до 6,6%. Из паразитов, включающих в своем развитии моллюсков, сохранился только *D. volvens*, экстенсивность инвазии которым сократилась в 7 раз.

Подобные изменения в составе и структуре паразитофауны окуня обусловлены резкими изменениями всех гидрологических и гидробиологических параметров в результате зарегулирования. Быстрое заполнение (по данным ПАО «РусГидро» в 2013 г. уровень водохранилища достиг отметки 192,7 м, а к октябрю 2014 г. – 203,4 м) негативно сказалось на донных биоценозах. В пробах зообентоса в 2015 г. единично встречались хирономиды. Брюхоногие моллюски и двустворчатые р. *Valvata* не обнаружены. Выраженная литоральная зона отсутствует, следовательно, нет контакта между моллюсками и рыбами. С другой стороны, массовое развитие копепоид, которые в настоящее время занимают доминирующее положение по численности (41,3%) и биомассе (64,3%) среди прочих планктонных организмов, обуславливает рост зараженности окуня протеоцефалусом.

Паразитофауна щуки. В 2012 г. паразитофауна щуки была представлена 13 видами, ранее обитавшими в р. Ангаре. По зараженности доминируют специфичные для щуки виды: моногенеи *Tetraonchus monenteron* и цестоды *Trienophorus nodulosus* с экстенсивностью инвазии 93,3%. Основу паразитофауны составляют *Raphidascaris acus* (66,6%), *T. epizootica* (66,6%), *Piscicola geometra* (46,6%), *Azygia* sp. (40%) и *Anodonta* sp. (33,1%). Остальные виды имели невысокую – *Henneguya psorospermica* (26,6%) и *Apiosoma* sp. (26,6%) или единичную – *Myxosoma anurum* (13,3%), *Myxidium lieberkuehni* (6,6%), *D. spathaceum* (6,6%), *Neoechinorhynchus* sp. (6,6%) – встречаемость.

Спустя 3 года существования водохранилища произошла смена видового состава паразитов в сторону преобладания паразитических инфузорий: 7 из 12 видов. Это *A. minimicronucleatum* (26,6%), *E. lwoffii* (26,6%), *Trichodina rectangli rectangli*, *T. epizootica* (33,3%), *T. acuta* (13,3%), *A. piscicolum* (6,6%) и *Tripartiella copiosa* (6,6%).

В составе паразитофауны щуки в 2015 г. отсутствуют миксоспоридии, пиявки и трематоды, но впервые отмечены цестоды *P. perca* и личинки глазных нематод *Desmidocercella numidica* (larva), зараженность которыми единичная.

Общими паразитами щуки, за период исследований, остались *T. monenteron* (100%), *T. nodulosus* (86,6%) и *R. acus*, однако экстенсивность инвазии нематодами снизилась до 20%.

Выполненные исследования показали, что с момента зарегулирования р. Ангары произошли значительные изменения состава и структуры паразитофауны окуня и щуки. Доминирующее положение по видовому разнообразию заняли простейшие рр. *Apiosoma*, *Trichodina*. Наблюдается нарастание встречаемости и интенсивности заражения рыб цестодами и нематодами, цикл развития которых включает планктонных рачков рода *Copepoda*. Практически все трематоды, связанные с моллюсками, выпали из состава паразитофауны исследованных рыб, а нематоды, развивающиеся через бентос, резко сократили свою численность.

Список литературы

Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб: руководство по изучению. – Ленинград : Наука, 1985. – 122 с.

PARASITE FAUNAS OF PIKE *ESOX LUCIUS* AND PERCH *PERCA FLUVIATILIS* ON THE BEGGINNING OF BOGUCHANSK RESERVOIR'S FORMATION

Yu.K. Chugunova

Scientific Research Institute of Ecology of Fishery Reservoirs,
Krasnoyarsk, Russia; nii_erv@mail.ru

This study investigated changes in perch's and pike's parasite fauna of Boguchansk water reservoir. A change of the species composition is happening: protozoans are dominating. Parasitic species, that related with a zoobenthos, disappeared or reduced their populations. Cestodes and roundworms, that related with plankton copepods, increased their populations.

**ТРОФИЧЕСКИЕ И ПАРАЗИТАРНЫЕ СВЯЗИ
ВОСТОЧНОЙ СКУМБРИИ *SCOMBER JAPONICUS*
ВДОЛЬ АТЛАНТИЧЕСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ СЕВЕРНОЙ АФРИКИ**

О.А. Шухгалтер, Ф.А. Патокина, В.В. Лидванов

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
г. Калининград, Россия; shukhgalter@atlant.baltnet.ru

Восточная скумбрия – космополитический вид, ареал которого охватывает тропические, субтропические и умеренные зоны Мирового океана. В Центрально-Восточной Атлантике (ЦВА, район 34 ФАО) она встречается как на шельфе, так и над материковым склоном до глубины 400 м и является одним из массовых промысловых видов. Восточная скумбрия характеризуется высокой биотопической пластичностью (эвритермный, нерито-океанический вид) и широким пищевым спектром (Доманевский, 1998). Это обуславливает и разнообразие фауны ее паразитов. Пищевые (Патокина, 1986; Доманевский, 1998 и др.) и паразитарные связи (Шухгалтер, 2004; Cisse, Belghyti, 2005; Oliva et al, 2008 и др.) восточной скумбрии в ЦВА изучены еще недостаточно полно.

Цель данного сообщения – характеристика трофических и паразитарных связей восточной скумбрии, а также онтогенетических и географических аспектов их изменчивости.

Материал для данного исследования собран вдоль побережья Марокко, Мавритании, Сенегала и Гвинеи Бисау (30–11° с.ш.). Исследования состава пищи скумбрии проведены по материалам, собранным в 1972 – 1984 и в 2012 – 2013 гг. Всего собраны и обработаны 2495 желудков рыб размерами 10 – 40 см. Исследования паразитофауны проведены на мороженых пробах скумбрии, собранных в 1994 – 2013 гг. Методом полного паразитологического анализа обследовано 804 экз. рыб размерами 11 – 45 см.

Методики сбора и фиксации паразитов общеприняты. При анализе данных применяли показатели зараженности экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО) (Busht et al., 1997). По количественным показателям зараженности паразиты скумбрии условно разделены на четыре группы: основные (ЭИ > 30%; ИО > 1 экз.), второстепенные (10% < ЭИ < 30%; 0,2 < ИО < 1 экз.), редко встречающиеся (2% < ЭИ < 10%) и случайные (ЭИ < 2%) (Шухгалтер, 2004).

При исследовании питания использовался метод группового сбора желудков по 10 – 25 экз. рыб каждой размерной группы с интервалом 5 см. Обработка материала проводилась по стандартным методикам (Шорыгин, 1952; Метод. пособие, 1974). Состав пищи скумбрии рассчитывали в процентах от общей массы пищевого комка. Все пищевые объекты условно отнесены к 3-м группам: главные (более 30%), второстепенные (10 – 30%) и случайные (менее 10%).

При исследовании онтогенетической динамики паразитарных и трофических связей восточной скумбрии были выделены шесть размерно-возрастных классов рыб: 10 – 15, 15 – 20, 20 – 25, 25 – 30, 30 – 35 и 35 – 40 см. Возраст рыб был определен по размерно-возрастным ключам, разработанным сотрудниками лаборатории экологии промысловых популяций и оценки запасов АтланТИРО.

Географическая изменчивость паразитарных и трофических связей была исследована на материалах, собранных в декабре и январе 2012–2013 гг. вдоль побережья Марокко, Мавритании, Сенегала и Гвинеи Бисау; были исследованы рыбы размерами 22 – 40 см.

Пищевой спектр восточной скумбрии довольно широк и включает более 60 видов беспозвоночных и рыб. Скумбрия может потреблять в пищу самые разнообразные организмы, доступные ей по размерам, что свидетельствует о ее высокой пищевой пластичности на всех этапах онтогенеза. Основу питания молодежи и среднеразмерной скумбрии составляют копеподы, личинки рыб и эвфаузииды. У особей крупнее 30 – 35 см в пищевом спектре доминируют как

массовые нерито-пелагические (ставрида, анчоус, сардина), так и придонные (бычки, мерлуза и др.) рыбы.

В исследованных районах ЦВА у восточной скумбрии были обнаружены 25 видов паразитов, из которых 2 вида – кокцидии, 1 – микроспоридии, 4 – миксоспоридии, 4 – моногенеи, 2 – цестоды, 5 – трематоды, 5 – нематоды и 2 – скребни. Общая зараженность обследованных рыб ЦВА составила 96%. К основным видам относятся моногенея *Pseudokuhnia minor*, трематода *Lecithocladium excisum*, личинки нематоды *Anisakis simplex* и скребень *Rhadinorhynchus cadenati*. К второстепенным относятся кокцидия *Goussia clupearum*, миксоспоридия *Kudoa histolytica*, моногенея *Kuhnia scomber*, трематоды *Didymozoidae* gen. sp. и *Opechona orientalis* и личинки нематоды *Hysterothylacium* sp. Основные виды составляют «ядро» паразитофауны скумбрии, в котором 75% – виды со сложным циклом развития, передающиеся по трофическим цепям.

Онтогенетические изменения трофических связей скумбрии влияют на ее зараженность паразитами со сложным циклом развития. В районе Марокко определены основные особенности онтогенетической динамики зараженности и состава пищи восточной скумбрии при анализе шести размерно-возрастных групп рыб. Фауна паразитов сеголетков и годовиков скумбрии (10 – 15 см), основу питания которых составляют мезопланктонные организмы, отличается тем, что в состав «ядра» входят дидимозоидные трематоды. Зараженность этими паразитами с возрастом снижается, и у рыб крупнее 30–35 см они уже не встречаются. Такая динамика объясняется приуроченностью трематод сем. *Didymozoidae* к океаническому эколого-фаунистическому комплексу. Молодь скумбрии может получить их только в зоне материкового склона и мористее, где проходит массовый нерест скумбрии. Поэтому после миграции рыб в шельфовые нагульные районы зараженность этими гельминтами снижается. У скумбрии в возрасте 1–3 года (15–25 см) при активном питании копеподами отмечается рост зараженности трематодой *L. excisum* и далее с возрастом показатели зараженности остаются на высоко уровне. Промежуточные хозяева *L. excisum* – копеподы родов *Acartia*, *Eurytemora*, *Paracalanus*, *Pseudocalanus* (Køie, 1991). Именно эти копеподы доминируют в пищевом спектре молоди. У рыб размерами 20–30 см (возраст 2–4) основным объектом питания становятся эвфаузииды – обычные промежуточные хозяева анизакидных нематод. Это объясняет появление у скумбрии личинок анизакидных нематод и дальнейшее увеличение показателей зараженности этими гельминтами с возрастом хозяев. В пищевом спектре скумбрии крупнее 15 см присутствуют изоподы и амфиподы – промежуточные хозяева скребней. Поэтому скребень *R. cadenati* также отмечается у молоди рыб в большом количестве и с возрастом показатели зараженности остаются на высоком уровне. У скумбрии в возрасте 2–4 года (25–30 см) «ядро» паразитофауны в основном сформировано. У старших размерно-возрастных групп скумбрии показатели зараженности основными видами паразитов остаются на высоком уровне, видимо, благодаря рыбам (в основном анчоусу и сардине), играющим большую роль в питании. Различия в показателях зараженности отмечаются только для второстепенных и редко встречающихся видов паразитов.

В 2012 – 2013 гг. у восточной скумбрии из прибрежных вод Марокко, Мавритании, Сенегала и Гвинеи Бисау были отмечены 17 видов паразитов. Во всех районах встречались только 7 видов паразитов (*G. clupearum*, *C. truncata*, *K. histolytica*, *P. minor*, *Didymozoidae* gen. sp., *O. bacillaris* и *A. simplex*), из которых только два вида (*G. clupearum* и *P. minor*) входят в состав «ядра». Личинки *A. simplex* относились к второстепенным видам во всех 4-х районах. Наиболее богатая фауна паразитов у рыб из района Марокко (15 видов), с продвижением в южном направлении фауна паразитов «беднела» до 10–11 видов в районах Сенегала и Гвинеи Биссау. Такое обеднение фауны паразитов связано с тем, что в питании исследованных проб рыб из района Марокко и Мавритании доминируют рыбы, а в районах Сенегала и Гвинеи Биссау – *Salpida*.

Таким образом, выявленные особенности динамики зараженности разных размерно-возрастных групп восточной скумбрии в районе Марокко сопряжены с онтогенетическими изменениями ее трофических связей. Различия в паразитофауне скумбрии в прибрежных районах Марокко, Мавритании, Сенегала и Гвинеи-Биссау также связаны с географическими особенностями ее питания.

Список литературы

- Доманевский Л.Н. Рыбы и рыболовство в неритической зоне Центральной Атлантики. – Калининград : АтлантНИРО, 1998. – 196 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / ред. Е.В. Боруцкий. – Москва : Наука, 1974. – 253 с.
- Патокина Ф.А. Питание скумбroidных рыб Центрально-Восточной Атлантики / Современное состояние промысла тунцов и экология скумбroidных рыб : тез. докл. Всесоюз. совещ. по пробл. тунцового промысла (23-25 сент. 1986 г., г. Калининград). – Калининград : АтлантНИРО, 1968. – С. 73–75.
- Шорьгин А.А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. – Москва : Пищепромиздат, 1952. – 268 с.
- Шухгалтер О.А. Паразитофауна восточной скумбрии (Scombridae: *Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) в Центрально-Восточной Атлантике (атлантическое побережье северной Африки и банки Азорского архипелага) // Паразитология. – 2004. – Т. 38, вып. 2. – С. 160–169.
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. – 1997. – Vol. 83, iss. 4. – P. 575–583.
- Cisse M., Belghyti D. Helminths parasites of Chub mackerel *Scomber japonicus* (Houttuyn, 1782) from the harbour of Mehdiya-Kenitra (Atlantic Coast of Morocco) // Journal of Aquatic Sciences. – 2005. – Vol. 20, no. 1. – P. 63–67.
- Kjøie M. Aspects of morphology and life cycle of *Lecithocladium excisum* (Digenea, Hemiuridae), a parasite of *Scomber* spp. // International Journal of Parasitology. – 1991. – Vol. 21, no. 5. – P. 597–602.
- Oliva M.E., Valdivia I.M., Costa G., Freitas N., Pinheiro De Carvalho M.A., Sánchez L., Luque J.L. What can metazoan parasites reveal about the taxonomy of *Scomber japonicus* Houttuyn in the coast of South America and Madeira Islands? // Journal of Fish Biology. – 2008. – Vol. 72, iss. 3. – P. 545–554.

TROPHIC AND PARASITE RELATIONS OF CHUB MACKEREL *SCOMBER JAPONICUS* FROM ATLANTIC COASTAL WATERS OF NORTH AFRICA

O.A. Shukhgalter, F.A. Patokina, V.V. Lidvanov

Atlantic Research Institute of Fisheries and Oceanography,
Kaliningrad, Russia; shukhgalter@atlant.baltnet.ru

Trophic and parasite relations of chub mackerel from coastal waters of Nord Africa (30 – 11° N) are described. The data on scomber's food and helminth species composition and their ontogenetic and geographic aspects are presented. Twenty-five species of parasites were found. Four parasites (*Pseudokuhnia minor*, *Lecithocladium excisum*, *Anisakis simplex* l. and *Rhadinorhynchus cadenati*) were the main species (Prevalence > 30%; Abundance > 1). About 60 species of invertebrates and fishes were found in stomachs. Copepoda, Euphausiacea and Pisces were the main food groups. Ontogenetic dynamics of trophic and parasite relations were analyzed based on species sampled from the coastal part of Morocco. Six size groups of chub mackerel (TL = 10 – 40 cm, age 0 – 6) were studied. Peculiarities of ontogenetic dynamic of parasites depend on variations of trophic relation. Differences in parasite fauna of fish from different coastal areas of Eastern-Central Atlantic (Morocco, Mauritania, Senegal and Guinea-Bissau) were related with its food peculiarities.

**ДИНАМИКА ПАРАЗИТОФАУНЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ САРДИНЫ
SARDINA PILCHARDUS И МЕЗОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ
В ПРИБРЕЖНОЙ ЗОНЕ МАРОККО В 1994–2014 гг.**

О.А. Шухгалтер, В.В. Лидванов

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии,
г. Калининград, Россия; shukhgalter@atlant.baltnet.ru

Прибрежная зона вдоль атлантического побережья Марокко относится к экосистеме Канарского апвеллинга. Подъем глубинных вод способствует бурному развитию планктона и создает благоприятные условия для массовых пелагических рыб. Основной промысловый вид этого района – европейская сардина, которая питается фито- и зоопланктоном (Доманевский, Патокина, 1988). Специфика ее питания определяет особенности ее паразитофауны: небогатое видовое разнообразие паразитов и низкие показатели зараженности. По численности доминируют трематоды, промежуточными хозяевами которых служат мезозоопланктонные организмы. Межгодовая динамика мезозоопланктона, тесно связанная с интенсивностью апвеллинга, приводит к изменениям состава пищи сардины и соответственно должна отражаться на фауне ее паразитов.

Цель данного сообщения – анализ межгодовой динамики мезозоопланктона и паразитофауны европейской сардины района Канарского апвеллинга вдоль побережья Марокко.

Материал для данного исследования собран в научно-исследовательских рейсах на СТМ «АТЛАНТИДА» и «АТЛАНТНИРО» в 1994 – 2014 гг. вдоль побережья Марокко (35 – 21° с.ш.). Всего исследованы 673 пробы мезозоопланктона. Камеральная обработка проб и расчет основных показателей состояния мезозоопланктона проведены стандартными методами. Методом полного паразитологического анализа обследованы 1055 экз. европейской сардины размерами 15–25 см (доминирующий возраст 1–3 года), у которых видовой состав паразитов уже сформирован и количественные показатели зараженности стабилизированы (Шухгалтер, 2002). При анализе данных применяли показатели зараженности экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО) (Busht et al., 1997). Статистический анализ материалов по мезозоопланктону и паразитофауне проведен общепринятыми методами в пакете программ PRIMER®6 (Clarke, Warwick, 2001).

В пелагиали вдоль побережья Марокко идентифицированы 23 таксона рангом выше рода. За исключением Copepoda и Cladocera, фаунистический фон района (частота встречаемости $\geq 50\%$) формировали только 6 таксонов. Среди Cladocera выявлено 7 видов. Все они имели частоту встречаемости менее 50%. Среди Copepoda идентифицированы 164 вида. Их фауна была сформирована преимущественно океаническими (85%), поверхностными (65%), широкотропическими (76%) видами, но именно неритические и неритическо-океанические широкотропические виды создавали фаунистический фон (*Paracalanus indicus*, *Acartia clausi*, *Temora stylifera* и др.).

Анализ ценотической организации свидетельствует, что прибрежную зону Марокко населяли два основных, стабильных во времени и различающихся по биотопической, трофической и видовой структурам сообщества – неритическое и дальне-неритическое. Неритическое сообщество обычно распределялось над шельфом и материковым склоном и биотопически было приурочено к апвеллинговым водам. Оно характеризовалось высокой численностью и биомассой. Его биотопическая структура определялась неритическими видами (78%). В видовой структуре отмечалось кодоминирование трех неритических широкотропических константных по частоте встречаемости видов копепод *P. indicus*, *A. clausi* и *Oncaea curta*. Дальне-неритическое сообщество обычно распространялось в океанической части и над материковым склоном и биотопически было приурочено к водам Канарского течения. Оно отличалось относительно низкой численностью и биомассой, а также более

изменчивыми биотопической, трофической и видовой структурами. Обычно в его биотопической структуре преобладала неритическо-океаническая группа (38%) и отмечалась более высокая относительная численность океанических видов (26%). В его видовой структуре состав видов-доминантов и субдоминантов менее стабилен, и в число структурообразующих видов входили океанические и неритическо-океанические представители рода *Clausocalanus*, неритическо-океанический вид *Oithona plumifera*, океанический вид *Acartia danae*, а также неритическо-океанические *Centropages chierchiaie* и *Oncaea media*. Кодоминанты неритического сообщества (*P. indicus*, *A. clausi* и *O. curta*) также часто выступали в роли структурообразующих видов.

В межгодовой динамике этих сообществ отмечены явные сдвиги численности, биомассы, а также перестройки структуры. Они произошли в ответ на повышение интенсивности апвеллинга, которое отмечалось с 1998 г. Важнейшие перестройки и переход неритического сообщества в новое стабильное состояние произошли в конце 1998 – начале 1999 гг. и проявились в упрощении биотопической и трофической структур, изменении видовой структуры и увеличении в три раза численности и биомассы. Переход дальне-неритического сообщества из одного стабильного состояния в другое произошел позднее, в период 1999 – 2003 гг., и выразился в увеличении численности и биомассы мезозоопланктона за счет неритических видов.

В районе Марокко у европейской сардины обнаружены 14 видов паразитов, относящихся к кокцидиям (2 вида), миксоспоридиям (3), моногенеям (1), трематодам (4), цестодам (1), нематодам (1), скребням (1) и паразитическим изоподам (1). Общая зараженность рыб в отдельных пробах составляла 37–63%.

В районе Марокко обитают 2 популяции сардины – «А+В» и «С» (FAO, 2008). Сообщества паразитов этих внутривидовых группировок отличались по структуре и состоянию (Шухгалтер, 2013). Для фауны паразитов рыб запаса «С» отмечены хаотичные межгодовые изменения показателей зараженности сардины. Это подтверждает нестабильность (незрелость) компонентных сообществ паразитов сардины этой группировки.

У сардины, относящейся к запасу «А+В», по показателям зараженности выделяются два кластера, объединяющие 1994 – 99 гг. и 2003 – 11 гг. В обоих кластерах «ядро» паразитофауны составляли следующие виды: изопода *Anilocra capensis*, трематоды *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster confusus* и *Bacciger bacciger* и нематода *Hysterothylacium* sp. 1. Однако в разных кластерах они демонстрировали разную динамику показателей ЭИ и ИО. В 1994 – 1999 гг. *A. capensis* у сардины не отмечалась. После перестройки сообществ мезозоопланктона в период с 2003 по 2011 гг. эта изопода занимает доминантное положение. Трематода *L. confusus* также появляется только после 1999 г. В последующие годы этот вид встречается у 5 – 20% рыб (ИО= 0,13 – 0,51 экз.). Трематода *A. stossichi* отмечались у сардины как до перестройки, так и в последующий период, но четкой межгодовой динамики не было выявлено. *B. bacciger* и *Hysterothylacium* sp. 1. присутствовали в фауне паразитов сардины до 1998 – 1999 гг., однако в последующие годы показатели зараженности этими паразитами значительно увеличились.

Почти все эти паразиты попадают к сардине по трофическим каналам. Основу питания сардины запаса «А+В» составляют фитопланктон и копеподы, в отдельные периоды – амфиподы, эвфаузииды и личинки крабов. К категории случайной пищи можно отнести креветок, личинок рыб, кальмаров (Доманевский, Патокина, 1988). Именно копеподы, амфиподы и эвфаузииды – промежуточные хозяева паразитов, составляющих «ядро» паразитофауны сардины. Перестройка сообществ мезозоопланктона в ответ на интенсификацию апвеллинга проявилась в увеличении численности и биомассы неритического зоопланктона, что привело к увеличению зараженности сардины этими паразитами.

Таким образом, межгодовые изменения структуры и состояния неритических сообществ мезопланктона, вызванные изменениями интенсивности Канарского апвеллинга, тесно сопряжены с динамикой зараженности европейской сардины. Изопода *Anilocra capensis*, трематоды *Lecithaster confusus* и *Bacciger bacciger* и нематода *Hysterothylacium* sp. 1. могут использоваться в качестве видов-индикаторов, реагирующих на биоценотические изменения в прибрежной зоне Марокко.

Список литературы

Доманевский Л.Н., Патокина Ф.А. Питание массовых рыб экосистемы Канарского апвеллинга. – В сб.: Экологические рыбохозяйственные исследования в Атлантическом океане и Юго-Восточной части Тихого океана / ред. В.И. Саускан. – Калининград : АтлантиНИРО. – 1988. – С. 14–30.

Шухгалтер О.А. Эколого-фаунистический анализ паразитофауны европейской сардины (*Sardina pilchardus* Walb., 1792) и европейского анчоуса (*Engraulis encrasicolus* L., 1758) вдоль атлантического побережья Северо-Западной Африки // Промыслово-биологические исследования АтлантиНИРО в 2000-2001 годах. Атлантический океан и Юго-Восточная часть Тихого океана / ред. В.А. Сушин. – Калининград : АтлантиНИРО. – 2002. – С. 126–133.

Шухгалтер О.А. Фауна паразитов европейской сардины (*Sardina pilchardus* Walbaum, 1792) атлантического побережья Северной Африки: широтный анализ компонентных сообществ и его использование при изучении внутривидовой структуры хозяина // Паразитология. – 2013. – Т. 47, вып. 4. – С. 273–287.

Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitol. – 1997. – Vol. 83, iss. 4. – P. 575–583.

Clarke K.R., Warwick R.M. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation : 2nd ed. – Plymouth : Plymouth Marine Lab., 2001. – 175 p.

Report of the FAO Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa (6–15 May 2008, Saly, Senegal). – Rome : FAO, 2008 – 257 p. – (Fisheries and Aquaculture Report ; no.882).

DYNAMICS OF PARASITES OF EUROPEAN PILCHARD (*SARDINA PILCHARDUS* WALBAUM, 1792) AND MEZO-ZOOPLANKTON COMMUNITIES FROM COASTAL ZONE OF MOROCCO IN 1994-2014

O.A. Shukhgalter, V.V. Lidvanov

Atlantic Research Institute of Marine Fisheries and Oceanography,
Kaliningrad, Russia; shukhgalter@atlant.baltnet.ru

The meso-zooplankton communities and parasites of European pilchard in the Atlantic coastal zone of Morocco (35–21° N) were studied in 1994–2014. Inter-annual dynamics of composition, abundance and biomass for two meso-zooplankton communities (neritic and distant-neritic) were described. Fourteen species of parasites were found. The most abundant species were *Anilocra capensis*, *Aphanurus stossichi*, *Lecithaster confuses*, *Bacciger bacciger* and *Hysterothylacium* sp. 1. Inter-annual dynamics of parasites (Prevalence and Abundance) were analyzed. Inter-annual changes of neritic and distant-neritic community's structures and variability of parasite infection rates were connected with intensity of the Canary Upwelling.

**МАЛОИЗУЧЕННЫЕ ПАЗАРИТЫ МОРСКИХ РЫБ,
ВЫЗЫВАЮЩИЕ ЗАБОЛЕВАНИЯ В УСЛОВИЯХ ОКЕАНАРИУМА**

О.Н. Юнчис

Санкт-Петербургский Океанариум, ООО «УК «Планета Нептун»,
г. Санкт-Петербург; office@planeta-neptun.ru

Экспонируемые в океанариуме рыбы добываются в морях и всегда инвазированы паразитами. Большинство океанариумов России используют искусственно приготовленную морскую воду, лишённую нормального морского гидробиоценоза беспозвоночных. В таких условиях паразитические простейшие с прямым циклом развития постепенно увеличивают свою численность и вызывают заболевания рыб. Наиболее известными опасными, широко специфичными эктопаразитами являются паразитические простейшие *Cryptocaryon irritans*, *Oodinium ocellatum*, *Brooklynella hostilis*. Эти виды паразитов хорошо известны и хорошо диагностируются. Труднее найти паразитических амёб и жгутиконосцев, т.к. они быстро образуют споровые формы, цисты и начинают покидать хозяев перед их гибелью. В «рифовых» аквариумах с «живыми камнями», несколькими видами кораллов, перечисленные паразиты присутствуют на рыбах и реже вызывают заболевания. В виду большой ценности поступающих рыб, ихтиопатолог ограничивается исследованием погибших рыб, на которых эти паразиты обычно отсутствуют. При исследовании погибающих рыб в момент вскрытия транспортных ёмкостей у рыб-бабочек (*Chaetodon auriga*, *Ch. lunula*, *Ch. unimaculatus*, *Ch. decussatus*, *Ch. collare*, *Ch. semilarvatus*, *Ch. xanthurus*, *Ch. striatus*), ангелов (*Pomacanthus imperator*, *Pom. asfur*, *Centropyge bicolor*, *Cen. bispinosa*), у индийского острорылого иглобрюха (*Canthigaster margaritatus*, *Lo. vulpinus*, *Cezio* sp.), у чернопёрой акулы (*Carcharhinus melanopterus*) в клоаке обнаруживаются единичные паразитические амёбы в виде носительства. Через 2–3 месяца после поступления рыб у заражённых особей отмечается анорексия, исхудание или увеличение брюшной области, в ряде случаев появляется повышенное ослизнение поверхности тела или жаберных лепестков. У некоторых видов рыб наблюдается покраснение на поверхности тела, часто симптомы болезни, вызываемые паразитическими амёбами, отсутствуют. При отсутствии специфической профилактики начинается гибель рыб, при этом микроскопическое исследование внутренних органов устанавливает заражение паразитами до нескольких десятков в поле зрения микроскопа. Трудность нахождения паразитических амёб состоит в их схожести с клетками хозяина и малой подвижностью. При движении у большинства амёб появляются небольшие прозрачные выпячивания протоплазмы и постепенное перетекание вакуолей в это выпячивание. Другая форма движения – медленное «перекатывание» тела амёб. При длительном наблюдении за изолированными амёбами наблюдается их инцистирование, тело округляется, вакуоли исчезают, ядро округлой формы становится хорошо выраженным. На основании подвижности, размеров и формы тела, строения вакуолей, коротких выпячиваний протоплазмы (псевдоподий) на 29 видах рыб нами найдены 5 «видов» амёб.

Второй мало исследованной группой паразитов, вызывающих заболевания и гибель рыб в условиях Океанариума, являются эндопаразитические жгутиконосцы родов *Cryptobia*, *Octomitus*, паразитирующие в жидкости брюшной полости, пищеварительном тракте, желчном и мочевых пузырях. Основным признаками заболеваний, вызванных этими паразитами, является анорексия, потеря яркости окраски, потемнение покровов, рыбы ложатся на дно. Обычно таких рыб начинают преследовать другие рыбы. На основании характера движений паразитов, размеров и формы тела выделены 5 «видов» жгутиконосцев, относящихся к роду *Octomitus*. Следует отметить, что на некоторых видах рыб одновременно встречаются несколько видов октомитусов, например, на Пестряке лисе *Lo. vulpinus* одновременно встречается четыре «вида» октомитусов.

В условиях Океанариума проблему болезней составляют рыбы – носители микроспоридий родов *Sphaeromyxa*, *Ceratomyxa*, *Leptoteca*, *Alatospora*, паразитирующих в

желчном пузыре, вызывающих закупорку плазмодиями и спорами протоков желчного пузыря и желчных ходов печени, приводящую к гибели рыб.

Из моногеней наибольшую опасность представляют капсалиды, встречающиеся на большинстве видов рыб и вызывающие симптомы, сходные с инфекционными заболеваниями – вибриозом, аэромонозом. Особенную опасность капсалиды представляют для скатов. Другие представители моногеней – энтерогирусы, паразитирующие в пищеварительном тракте, вызывают заболевания и гибель бабочек рода *Chaetodon*, *Chelmon rostratus*, *Forcipiger flavissimus* и т.д.

Скаты семейств Myliobatidae и Rhinopterae погибают от заражения жабр и мышц личинками нематод.

Паразитические личинки трематод, встречающиеся в больших количествах в плавниках, вызывают снижение физиологического статуса, способствуя возникновению вторичных бактериальных заболеваний.

Для предотвращения гибели морских рыб от паразитарных заболеваний в условиях океанариума необходимо проводить «активную профилактику» заболеваний в условиях карантина, подвергая обработкам всех рыб, поступающих в карантинную зону, не дожидаясь появления признаков заболеваний. В первую очередь, необходимо проводить обработку против эктопаразитических простейших, паразитических ракообразных, моногеней. Во вторую очередь необходимо проведение обработок против эндопаразитов простейших и паразитических червей. Необходимо изучение паразитофауны наиболее популярных видов морских рыб в условиях океанариума.

Список литературы

Гаевская А.В. Паразитология и патология рыб: энциклопедический словарь-справочник. – Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – 398 с.

Парухин А.М. Паразитические черви промысловых рыб южных морей. – Киев : Наукова думка, 1976. – 184 с.

Протисты: Руководство по зоологии / гл. ред. А.Ф. Алимов. – Спб. : Наука, 2007. – Ч. 1–2.

Bassler G. Diseases in marine aquarium fish. Causes-Development-Symptoms-Treatment. – Westmeerbeek (Belgium), 2004. – 96 с.

Chris A., Adrian E., Carrington N. The manual of fish health. – London ; New York : Salamander Books Limited, 1995. – 208 с.

POORLY STUDIED FISH PARASITES CAUSING DISEASES IN OCEANARIUM CONDITIONS

Yunchis O.

Saint-Petersburg Oceanarium, ООО “UK “Planeta Neptun”, Saint-Petersburg;
office@planeta-neptun.ru

In Oceanarium conditions where fish is kept in artificial water, diseases are frequently caused by protozoan parasites. Parasitic amoeba, flagellates and myxosporea are all poorly studied pathogens. Out of the parasitic worms the monogeneans – capsalids, larval stages of nematodes and trematodes would have the most epizootic significance. In quarantine conditions it is required to conduct “active” quarantisation i.e. preventive measures for all the incoming fish against the parasites that are able to cause disease, no matter whether the disease symptoms are found or not. There is a need to study parasite fauna of concrete fish species which are more popular in Oceanariums.

Научное издание

Современные проблемы
теоретической и морской паразитологии

Сборник статей по материалам докладов
VI Всероссийской конференции с международным участием
«Школа по теоретической и морской паразитологии»
(5 – 9 сентября 2016 г., Севастополь)

Технический редактор Ю.М. Корнийчук

Дизайн обложки – А.М. Лях

Рисунки на обложке – из книги Эрнста Геккеля
«Красота форм в природе», 1904
(Ernst Haeckel, «Kunstformen der Natur», 1904)

Подписано в печать 09.08.2016 г. Формат 60x84 1/8.
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Физ. печ. л. 30,25. Усл.-печ. л. 28,1.
Тираж 200 экз. Зак. № 032.



Печать в типографии ИП Бондаренко Н.Ю.
г. Севастополь, пр-кт Октябрьской революции, д. 32
тел. +7 (978) 067-74-76, e-mail: sbsprint2014@gmail.com