

УДК 596.895.132 : 595.7

К ИЗУЧЕНИЮ МЕРМИТИД РОДА *PHEROMERMIS* (NEMATODA, MERMITHIDAE)

Р. В. Андреева, С. Э. Спиридонов

Излагаются наблюдения по экологии мермитид рода *Pheromermis*, поражающих личинок слепней в различных районах Кавказа и Средней Азии. Приводятся описание нового вида упомянутого рода, а также дополнительные морфологические данные для двух, ранее описанных — *Ph. vernalis* и *Ph. zaamini*. На примере указанных видов обсуждается изменчивость некоторых признаков, используемых в диагностике.

О биологии мермитид, поражающих личинок слепней, известно очень мало. Последние являются окончательными хозяевами для 5 из 8 известных ныне видов рода *Pheromermis* (Poinar, Lane, Thomas 1976), а также поражаются еще не менее чем 14 видами мермитид других родов (Андреева, 1984). Столь широкое распространение паразитизма мермитид в личинках табанид объясняется как сходством экологии паразитов и хозяев, так и длительностью развития личинок слепней (от 10 до 22 мес). Сейчас еще трудно установить, какие специфические черты приобрели мермитиды, поражающие этих личинок в результате длительного исторического процесса взаимоприспособления. Возможно, длительность развития хозяина отразилась на увеличении срока созревания паразитических и постпаразитических стадий. Но совершенно очевидно, что виды *Pheromermis* обладают свойствами, характерными для паразитов, достигших высокой степени пластичности. К таковым можно отнести: повышение экстенсивности поражения ассоциаций личинок при увеличении плотности их распределения; прямую зависимость размера паразита от массы хозяина; способность к поражению различных видов хозяев со сходной экологией.

Существует мнение, согласно которому специфичность в выборе хозяев является следствием стенотопности мермитид (Филиппев, 1934; Рубцов, 1963) и именно сходство экологии хозяина и паразита лежит в основе выбора хозяина мермитидами.

Мы отметили поражение *Ph. vernalis* Rubz et. Andr. не только разных видов табанид, но и рагионид, ведущих сходный образ жизни. Способность к поражению многих видов хозяев расширяет не только границы «экологической ниши» паразита, но и границы его ареала.

Среди собранных одним из авторов в 1980—1982 гг. на Кавказе, в Туркмении и в Таджикистане личинок слепней выявлено значительное количество особей, пораженных мермитидами. Постпаразитические экземпляры мермитид, обнаруженные в очагах заражения, находились, как правило, во влажной почве, недалеко от берега или в моховых кочках, в тех же местах, где и поражаемые ими личинки. Очаги с высокой экстенсивностью заражения личинок (от 28 до 56 %) отмечены преимущественно в небольших, постоянных заболоченностях с обильным моховым покровом под пологом древесной растительности (с. Ахалдаба, Адигени ГССР; Гарнийский участок Хосровского заповедника АрмССР). Исключение составили болотце в урочище Пархай ТССР и ручей у с. Урметан ТаджССР, расположенные в открытой пустынной местности. Небольшие ручьи, связывающие отдельные заболоченности, способствуют расселению паразитов на значительные расстояния. Так, в Адигени в болотце на высоте 1600 м над ур. м. при плотности распределения личинок *Chrysops caecutiens* L. — 3 особи/м²

были обнаружены 2 пораженные *Ph. vernalis* личинки, в то время, как в берегах реки, куда впадает вытекающий из данного места ручей (высота 1350 м над ур. м.), при плотности распределения 26 особей/м² количество зараженных личинок составляло 56 %. В Ахалдабе в отдельных заболоченностях, образовавшихся вдоль небольшого ручья на протяжении 4.5 км при более равномерном распределении личинок различных видов слепней (*Tabanus miki* Br., *T. rupium* Br., *Theriopectes tricolor* Zell., *Haematopota pluvialis* L., *Ch. pictus* Mg.) с плотностью их распределения в среднем 6.5 особей/м². Поражение *Ph. zaamini* Gaph., Kad., Norm., составлявшее в среднем 33 %, было отмечено у личинок всех указанных видов.

Ниже приведено описание нового вида мермитид рода *Pheromermis* и дополнения к описаниям *Ph. vernalis* и *Ph. zaamini*, характеризующие изменчивость некоторых признаков, используемых в диагностике.

Pheromermis rubzovi sp. n. (рис. 1)

М а т е р и а л: 5 особей — половозрелый самец, самец в момент последней линьки, 2 личинки самцов и 1 личинка самки 4-й стадии.

Г о л о т и п. Половозрелый самец длиной 46 мм, максимальным диаметром 280, длиной хвоста 340.¹ Расстояние от головного конца до нервного кольца 320, длина спиккулы 314. Глицериновый препарат № 184 в коллекции Института зоологии АН УССР.

О п и с а н и е. Кутикула с гладкой поверхностью и отчетливым слоем перекрещивающихся волокон. В кутикуле, покрывающей латеральные валики гиподермы задней части тела, видны многочисленные нарушения хода волокон (рис. 1, ж). Кутикула, примыкающая к расположенному центральному ротовому отверстию, несет слабую, направленную под углом к оси тела исчерченность. Гиподерма головного конца вдаётся в кутикулу заметным валиком, окружающим кутикулярную выстилку ротового отверстия. Отверстия амфидов открываются позади от линии соединяющей вершины головных папилл (рис. 1, а). Карман амфида толстостенный, с тонким отверстием, диаметр которого около 4. В середине тела гиподерма построена из трех основных ядросодержащих валиков и трех безъядерных. Латеральные валики смещены дорсально и включают два краевых ряда крупных клеток и центральные ряды более мелких. Центральные ряды обычно 2, но иногда можно видеть дополнительную вклинившуюся клетку. Вентральный ряд состоит из 2 рядов клеток. Хвостовой конец описываемого вида заостренный, с сильно развитой мускулатурой. Имеются три ряда генитальных папилл. Раздваивается только центральный ряд вблизи клоаки. На оконечности двух толстостенных спиккул открываются многочисленные отверстия сенсилл (рис. 1, з). Проток сенсиллы сужается перед выходом на поверхность спиккулы. Всего насчитывается около 30 спиккулярных сенсилл с отверстиями.

Неполовозрелый самец, зафиксированный в момент последней линьки, длиной 54 мм, длина хвоста 420, длина спиккул 200. В его кутикуле также имеются нарушения хода волокон, но в кутикуле сохранившейся личиночной шкурки такие нарушения отсутствуют. Спиккула еще не совсем сформирована, тонкостенная, с 10 отверстиями спиккулярных сенсилл. Основной участок спиккулы, несущий у взрослого самца отверстия сенсилл, у неполовозрелого только формируется (рис. 1, д).

Длина тела личинок самцов 36 и 45 мм, самки — 90 мм. У всех трех личинок передняя часть выстилки пищевода расширяется на расстоянии 30—50 от ротового отверстия. В просвет здесь вдаются три округлых выступа (рис. 1, б), а изнутри к кутикуле пищевода подходят 6 тонких пучков мышц. У личинок имеется хвостовой придаток, основание которого погружено вглубь кутикулы (рис. 1, е).

Д и ф ф е р е н ц и а л ь н ы е о т л и ч и я: сравнительный анализ описаний уже известных представителей рода *Pheromermis* показывает, что только

¹ Все измерения, кроме длины тела, нематод приводятся в мкм.

для нового вида характерна совокупность отмеченных нами признаков: центральное расположение рта, расположение отверстий амфидов за линией головных папилл, наличие трех нераздвоенных рядов генитальных папилл, наличие

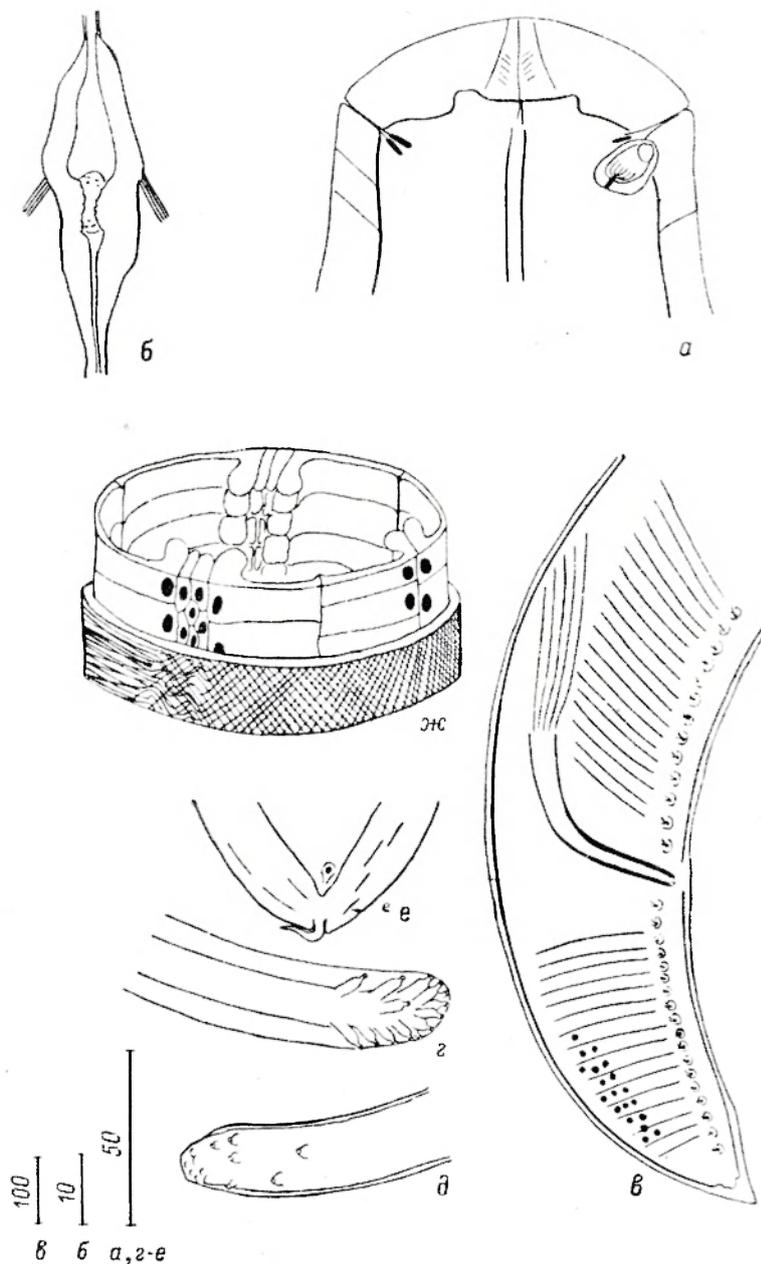


Рис. 1. *Ph. rubzovi* sp. n.

а — головной конец самца, сублатерально; б — передний конец пищевода личинки 4-й стадии, латерально; в — хвостовой конец самца, латерально; г — оконечность спикулы половозрелого самца (голотип); д — оконечность формирующейся спикулы; е — хвостовой придаток личинки 4-й стадии; ж — схема строения стенки тела самца спереди от клоаки.

хвостового придатка у личинок. Указанные явные отличия рассматриваемого вида позволяют выделить его как новый для науки.

Для дифференциации видов рода *Pheromermis* в настоящее время используются в основном следующие признаки: расположение отверстий амфидов относительно уровня головных папилл; расположение ротового отверстия относи-

тельно продольной оси тела; наличие хвостового придатка. Реже в качестве отличий приводятся размеры особей, ширина и выраженность хорд, относительные размеры спикул (длина спикулы к диаметру тела на уровне клоаки), т. е. признаки, не носящие характер качественных. На наш взгляд, использование таких признаков в систематике мермитид следует избегать; но, с другой стороны, число используемых сейчас качественных признаков в систематике рода *Pheromermis* явно недостаточно. Мы предлагаем в дальнейшем обращать внимание на два следующих признака: расположение отверстий спикулярных сенсилл на оконечности спикулы и строение выстилки передней части пищевода личинок. Число пор спикулярных сенсилл вряд ли подвержено существенным колебаниям, поскольку каждому из этих отверстий соответствует своя сенсорная клетка, возникающая закономерным путем в эмбриональном развитии (Sulston e. a., 1980). В этом случае необходимо обращать внимание на развитие спикулы и исключать из материала сравнения ювенильных самцов. Второй признак, на наш взгляд, имеет филогенетическое значение. Передняя часть пищевода личинок мермитид на 2-й стадии является функционирующим стилетом. Редукция этого образования, хотя и идет в онтогенезе, но не сразу после 2-й стадии. Такие образования, как стилетные мышцы, сохраняются, видимо, вплоть до взрослой стадии. Поэтому утолщение кутикулярной выстилки, описанное выше для личинок 4-й стадии, — стилет, хотя и не функционирующий, и строение этого органа, одинаковое у особей одного вида можно использовать в систематике.

Типовые хозяева. Личинки слепней *Theriopectes carabagensis* Portsch. и *Tabanus maculicornis* Ztt.

Место обитания. Зараженные личинки слепней были собраны в с. Гарни АрмССР во временной заболоченности под пологом леса недалеко от берега реки на высоте 1200 м над ур. м.

***Pheromermis vernalis* Rubzov et Andrejeva, 1980**

Единственный самец и 6 ювенильных самок, выведенные из личинок *Chrysops caecutiens* L. и *Rhagio* sp., собранных в Адигени (Малый Кавказ), отнесены нами к этому виду. Поскольку ранее для него были описаны лишь ювенильная самка и личинки, а также ввиду значительной территориальной удаленности мест сбора описываемого материала и типовых экземпляров (Крым), приводим дополнение к описанию этих нематод.

Описание. Кутикула без нарушений. Ротовое отверстие смещено вентрально (рис. 2, а). Четыре головные папиллы и амфиды располагаются на одном уровне. Длина тела самца 25 мм, максимальный диаметр 370, длина хвоста, 340, расстояние от головного конца до нервного кольца 450, длина спикулы 300. Длина тела самок 42—65 мм, максимальный диаметр тела 530—620, длина хвоста 340—610, расстояние от головного конца до нервного кольца 480—500. Вульва около середины тела. Генитальные папиллы в три ряда, причем в краевых рядах расположены в шахматном порядке (рис. 2, б). Спикула толстостенная, в прозрачной оболочке, имеет не более 10 отверстий сенсилл (рис. 2, в). На личиночной шкурке самца хвостовой придаток отсутствует (рис. 2, б). Поверхность кутикулярной выстилки пищевода взрослых с поперечными штрихами. У личинок нет сильного расширения просвета пищевода, отмеченного выше для *Ph. rubzovi* sp. n., однако видны пучки стилетных мышц (рис. 2, г). Вагина S-образная (рис. 2, д).

В нашем распоряжении имеются особи обоих полов, но с уверенностью определить систематическое положение этих нематод трудно. Отверстия амфидов у описанных выше нематод расположены на уровне головных папилл, нет хвостового придатка. Краевые ряды генитальных папилл фактически раздвоены, но не так, как у типового *Ph. pachysoma*. По указанным признакам рассматриваемые особи наиболее удовлетворяют описанию *Ph. vernalis*. Однако, хотя эти признаки и используются в систематике феромермисов, они все же довольно формальны, а их диагностическая ценность не выяснена.

Pheromermis zaamini Gaphurov, Kadirova, Normatov, 1979 (рис. 3)

В нашем распоряжении оказались особи этого вида, выведенные из личинок слепней, собранных в Таджикистане, Туркмении и Грузии. Естественно, что при подобной радиации вида, большой интерес вызывает исследование вариабельности отдельных признаков, используемых в диагностике. Общий список нематод этого вида с указанием некоторых морфометрических признаков при-

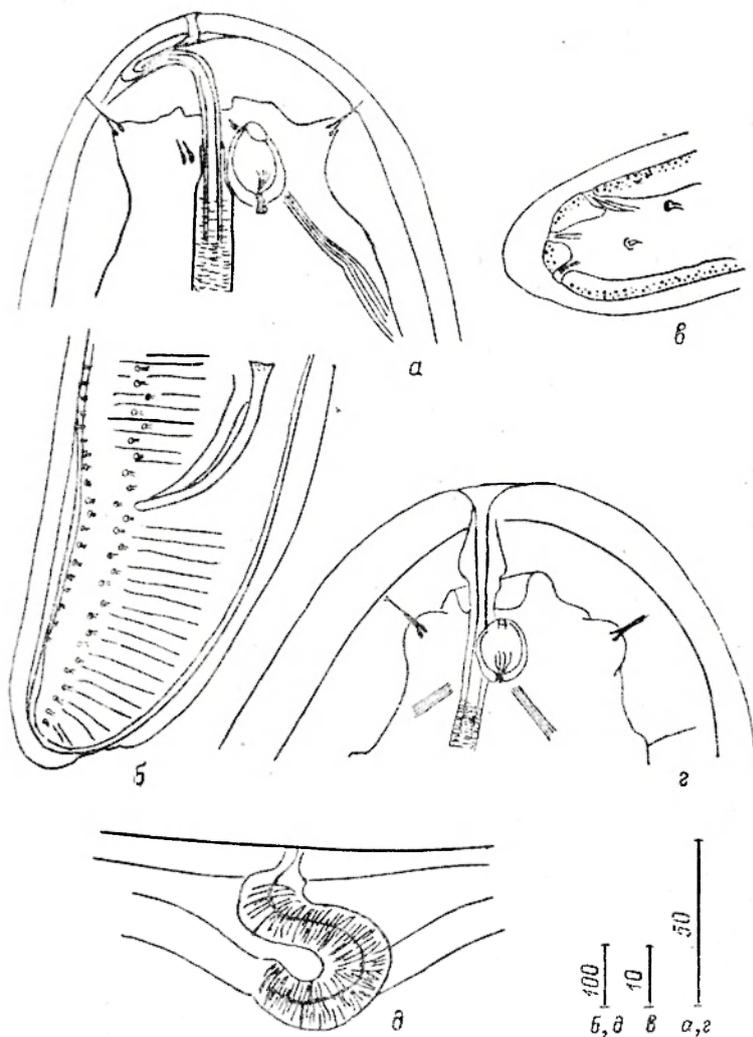


Рис. 2. *Ph. vernalis*.

а — головной конец самца, латерально; б — хвостовой конец самца, латерально; в — оконечность спикулы; г — головной конец самки в момент последней линьки, латерально; д — вагина той же самки, латерально.

веден в таблице. Даем краткое их описание: кутикула без нарушений. Ротовое отверстие слабо смещено вентрально. Кутикула пищевода поперечно исчерченная. Отверстия амфидов на уровне головных папилл. Генитальные папиллы в трех нераздваивающихся рядах. Спикула толстостенная, с не более чем 10 отверстиями сенсилл (рис. 3, а—д). Вагина S-образная (рис. 3, е). У личинок очень сильно утолщена передняя часть выстилки пищевода, в просвет которого в этом месте вдается тонкая перемычка или выступ (рис. 3, ж, з). Кутикула, окружающая ротовое отверстие личинки, зернистая.

Нами были исследованы типовые экземпляры *Ph. zaamini*. Непосредственное сравнение мермитид из нашего материала с типовыми показало, что почти они идентичны типовым нематоде из Урметана (ТаджССР) от личинок *T. leleani*

Aust. Такое сходство объясняется общностью хозяина и близостью мест обнаружения. Сравнив между собой особей типовой серии и собранных в Урметане, мы пришли к выводу, что в пределах одной популяции *Ph. zaamini* могут существенно меняться размеры тела и спикул. Расположение отверстий спикулярных сенсилл подвержено изменениям, но их число приблизительно одинаково. Довольно постоянна морфология передней части пищевода личинок. Поскольку совпадают именно те признаки типовых особей и мермитид из Туркмении (хозяин — *T. leleani*) и Грузии (хозяева перечислены выше), которые ис-

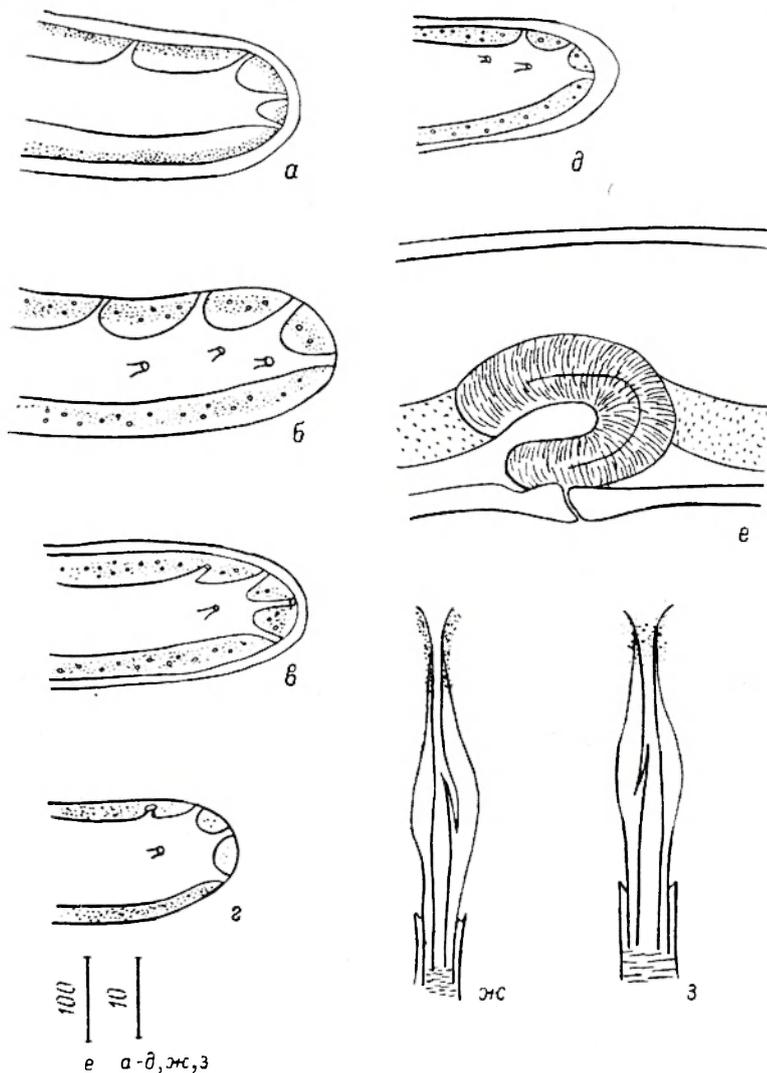


Рис. 3. *Ph. zaamini*.

Оконечность спикулы полностью сформированного самца: а — ГССР, Ахалдаба, *T. girium*; б — ур. Пархай, *T. leleani*; в — с. Заамин; г — с. Урметан, *T. leleani*; д — окончание спикулы личинки самца (с. Урметан, *T. leleani*); е — вагина молодой самки, латерально (ур. Пархай, *T. leleani*); ж — передняя часть пищевода самца в момент последней линьки, паратип (с. Заамин); з — передняя часть пищевода личинки самца, латерально (с. Урметан, *T. leleani*).

пользуются ныне в систематике (расположение амфидов, генитальных папилл, форма вагины), а различаются признаки невыясненной систематической ценности, приходится рассматривать и этих мермитид как *Ph. zaamini*.

Тот факт, что в материале, собранном в одном месте (ГССР, Ахалдаба) от одного хозяина, *T. girium*, личинки самок не имеют хвостового придатка, а личинки самцов имеют его, понижает, на наш взгляд, ценность этого признака для систематики, как подверженного половому диморфизму.²

² Приносим искреннюю благодарность А. К. Гафурову, предоставившему нам типовые экземпляры *Ph. zaamini*.

Морфометрические признаки особей *Ph. zaamini* из разных хозяйств
и мест обитания (собственные данные)

Материал	Длина тела (мм)	Диаметр тела (макс.)	Диаметр тела на уровне головных папилл	Длина хвоста	Длина спикул	У% «вульварный процент»
Ахалдаба, ГССР						
Из <i>T. girium</i>						
4 ♂	26—42	280—420	88—100	250—340	360—400	—
1 ♀	53	450	90	—	—	58 %
14 ♀	88	640	100	—	—	—
Ахалдаба, ГССР						
Из <i>Ch. saecutiens</i> 2 ♀	40—43	480—500	90—100	—	—	54—59 %
Пархай, ТССР						
Из <i>T. leleani</i>						
2 ♂	26.3—26.5	230—285	80—85	270—300	320—340	—
5 ♀	35—36	330—350	—	—	—	54—56 %
Урметан, ТаджССР						
Из <i>T. leleani</i>						
5 ♂ (в момент линьки)	7.9—15.9	150—260	45—70	200—240	150—210	—

Л и т е р а т у р а

- А н д р е е в а Р. В. Экология личинок слепней (Diptera, Tabanidae) и их паразитозы. Киев, Наукова думка, 1984. 171 с.
- Г а ф у р о в А. К., К а д ы р о в а М. К., Н о р м а т о в Х. А. Новый вид мермитиды (Nematoda, Mermithidae) из слепней Узбекистана. — ДАН ТаджССР, 1979, т. 22, № 2, с. 131—133.
- Р у б ц о в И. А. О мермитидах, паразитирующих в мошках. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 12, с. 1768—1784.
- Р у б ц о в И. А., А н д р е е в а Р. В. Два новых вида мермитид рода *Pheromermis* (Nematoda, Mermithidae) из слепней Крыма. — Вест. зоол. АН УССР, 1980, № 6, с. 6—11.
- Ф и л и п ь е в И. Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. М.—Л., Сельхозгиз, 1934. 440 с.
- Р о i n a r G. O., L a n e R. S., T h o m a s G. M. Biology and redescription of *Pheromermis pachysoma* (v. Linstow) n. gen., n. comb. (Nematoda, Mermithidae), a parasite of yellowjackets (Hymenoptera, Vespidae). — Nematologica, 1976, vol. 22, p. 360—370.
- S u l s t o n J. E., A l b e r t s o n D. G., T h o m s o n J. N. The Caenorhabditis elegans male; postembryonic development of nongonadal structures. — Develop. Biol., 1980, vol. 78, N 2, p. 542—576.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР, Киев; ГЕЛАН СССР, Москва

Поступила 5 IV 1984

STUDY OF MERMITHIDS OF THE GENUS PHEROMERMIS (NEMATODA,
MERMITHIDA)

R. V. Andreeva, S. E. Spiridonov

S U M M A R Y

The problems of ecology and parasitism of mermithids of the genus *Pheromermis* developing in larvae of gad flies are considered. The description of *Ph. rubzovi*, some additions to described earlier *Ph. vernalis* Rubz., Andr. and *Ph. zaamini* Gaph., Kad., Norm. with discussion of variability of some characters, which are used in diagnostics of nematodes, are given.