

УДК 576.895.132+595.132

**РЕВИЗИЯ РОДА HETEROTYLENCHUS
И ОБОСНОВАНИЕ РОДА WACHEKITYLENCHUS
GEN. N. (ALLANTONEMATIDAE,
TYLENCHIDA)**

О. В. Слободянюк

В результате анализа морфобиологических особенностей нематод в роде *Heterotylenchus* (Allantonematidae, Tylenchida) оставлены два вида: *H. aberrans* и *H. simplex*. Для трех остальных видов обоснован род *Wachekitylenchus* gen. n.

При обосновании рода *Heterotylenchus* в качестве основного дифференциального признака было названо правильное чередование гамогенетической и партеногенетической генераций нематод в полости тела насекомого-хозяина, свойственное типовому виду *H. aberrans* (Bovien, 1937). По этому признаку без учета морфологических особенностей к данному роду впоследствии было отнесено еще 7 видов, что привело к образованию сборного рода. Дважды этот род подвергался ревизии (Poinar, Nelson, 1973; Слободянюк, 1975а). Несколько видов было выведено из его состава и для них обоснованы роды *Psyllotylenchus* и *Paraiotonchium*.

В настоящее время известно 5 родов энтомонематод, представители которых развиваются с чередованием гамогенетической и партеногенетической генераций: *Fergusobia* Currie, 1937, единственный вид которого описан как паразит галлообразующих мух (*Fergusonina*, Diptera); *Psyllotylenchus* Poinar et Nelson, 1937 — паразиты блох (*Siphonaptera*); *Paraiotonchium* Slobodianiuc, 1975 и *Paregletylenchus* Slobodianiuc, 1984 — паразиты пастбищных мух (*Muscidae*, Diptera); *Heteromorphotylenchus* Remillet et Waerebeke, 1978 — паразиты блестянок (*Nitidulidae*, Coleoptera). Кроме того, с подобным жизненным циклом были найдены не описанные пока нематоды у журчалок (*Syrphidae*, Diptera), предположительно род *Iotonchium* (Laumond, Lyon, 1975); у муравьевидок (*Sepsidae*, Diptera) (наши наблюдения); у листовичной златки (*Phaenops guttulata*, Coleoptera) (Блинова, Коренченко, уст. сообщ.). Последние два вида нематод принадлежат к неизвестным науке родам тиленхид. Сказанное свидетельствует о том, что гетерогония среди паразитических тиленхид насекомых широко распространена и характерна не только для рода *Heterotylenchus*, как предполагалось ранее.

По последним данным, род *Heterotylenchus* объединяет 5 видов: *H. aberrans* Bovien, 1937 (типовой); *H. boviens* Wachek, 1955; *H. simplex* Slobodianiuc, 1975; *H. stammeri* Wachek, 1955 и *H. wuelkeri* Wachek, 1955. Два из них — *H. aberrans* и *H. simplex* — паразиты двукрылых, а три остальные — жесткокрылых. Мы (Слободянюк, 1975б, 1984) детально изучили биологию и постэмбриональный морфогенез одного из этих видов — *H. simplex*. Анализ данных показывает, что нематоды двукрылых легко дифференцируются от нематод жесткокрылых.

Свободноживущие самки и самцы гетеротиленхов двукрылых (группа I) отличаются от гетеротиленхов жесткокрылых (группа II) отсутствием головных губ, строением стилета и более слабым его развитием, отсутствием просвета

Т а б л и ц а 1

Сравнительная морфологическая характеристика видов рода *Heterotylenchus* (по свободноживущим самкам и самцам гамогенетической генерации)

Вид	Признак				
	головная капсула	стиллет	кишечник	копулятивный аппарат	спикулы (длина, строение)
С а м ц ы					
<i>H. aberrans</i>	Необособлена, без губ	Тонкий, головки очень маленькие, дистальное острие слабо выражено	Без просвета	Спикулы, рулька и бурсы нет	18—20 *
<i>H. simplex</i>	То же	То же	То же	То же	21—23, сросшиеся
<i>H. boviени</i>	Необособлена, губы имеются	Мощный, с трехраздельными головками и четким конусовидным дистальным острием	С широким просветом	Спикулы и рулек, бурсы нет	13—14, несросшиеся
<i>H. stammeri</i>	То же	Тот же	То же	То же	13—15, несросшиеся
<i>H. wuelkeri</i>	» »	» »	» »	» »	12—14
С а м к и					
<i>H. aberrans</i>	Не обособлена, без губ	Мощный, с трехраздельными головками, дистальное острие слабо выражено	Без просвета	—	—
<i>H. simplex</i>	То же	Тонкий, головки очень маленькие, дистальное острие слабо выражено	То же	—	—
<i>H. boviени</i>	Слабо обособлена сужением, губы имеются	Мощный, с трехраздельными головками и четким конусовидным дистальным острием	С узким, но явственным просветом	—	—
<i>H. stammeri</i>	То же	То же	То же	—	—
<i>H. wuelkeri</i>	» »	» »	» »	—	—

Примечание.* Здесь и далее все размеры даны в микрометрах.

кишечника; самки — полным слиянием контуров головы и туловища, а самцы — отсутствием рулька (табл. 1; рис. 1). Согласно нашим наблюдениям (Слободянюк, 1984), не только у самок и самцов, но и у личинок всех стадий развития нематод группы I кишечник без просвета. На приведенных Вахеком (Washek, 1955) рисунках у нематод группы II спикулы несросшиеся. У *H. simplex* (группа I), напротив, спикулы дистально сросшиеся. Бовьен (1937) не обратил внимания на этот признак у описанного им вида группы I — *H. aberrans*.

Паразитические самки гамогенетической генерации этих двух групп нематод различаются формой и пропорциями тела, относительной протяженностью и формой половой трубки (табл. 2; рис. 2). Паразитические самки партеногенетической генерации двух групп нематод имеют существенные различия в строении головного конца и половой системы (табл. 3; рис. 3). У самок группы I голова не обособлена от тела, без губ, ротовое отверстие может располагаться на небольшом конусообразном выступе, который у физиологически старых

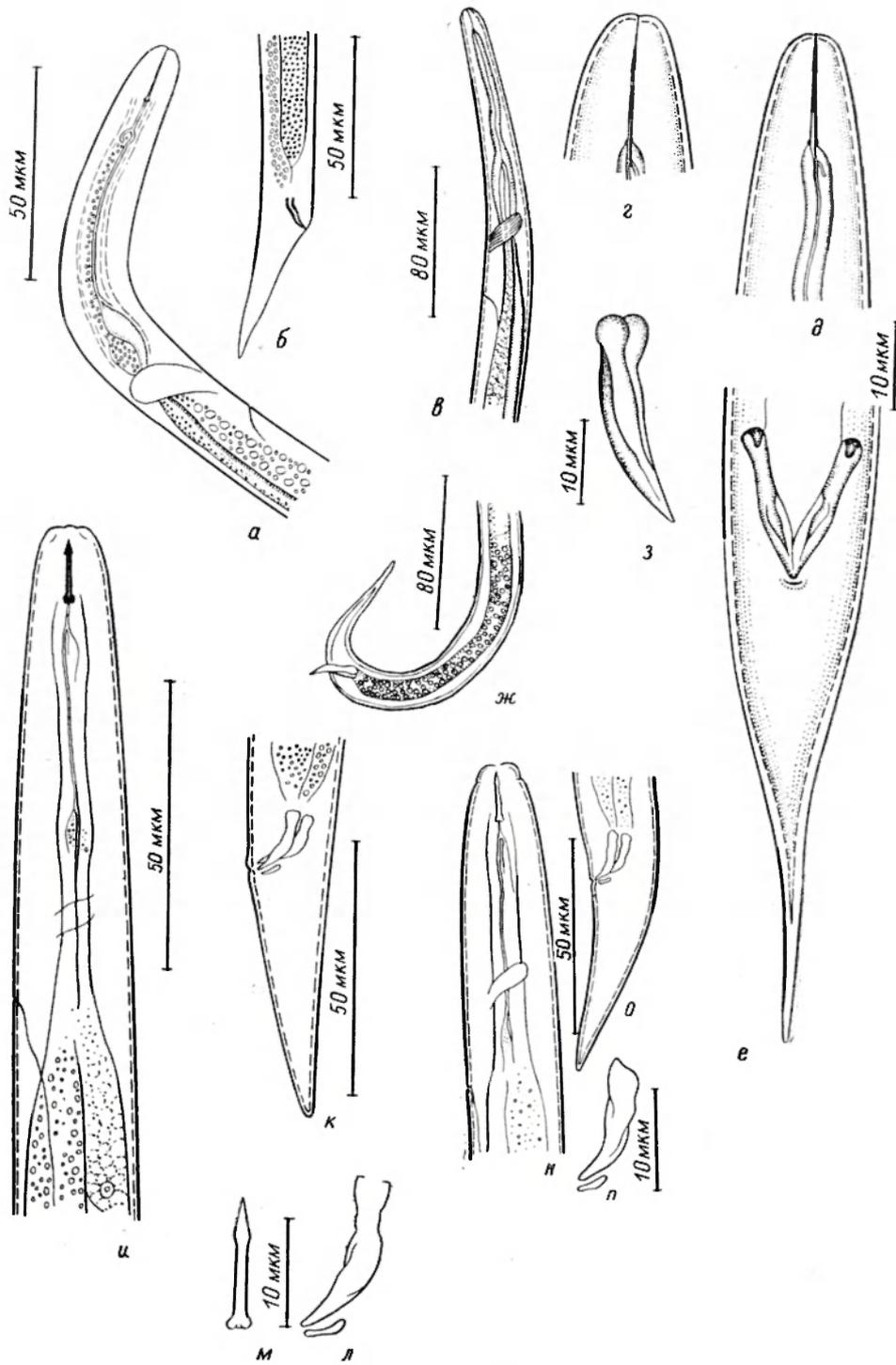


Рис. 1. Представители рода *Heterotylenchus*.

H. aberrans: а — передний конец тела инвазивной самки; б — задний конец тела самки. *H. nitrix*: в, г — передний конец тела молодой самки; д — то же, самец; е, ж — задний конец тела самки (латерально и вентрально); з — спикулы *H. boieni*; и — передний конец тела инвазивной самки; к — м — задний конец тела, спикула с рульком и стилет самки. *H. stammeri*: л — передний конец молодой самки; о, п — хвостовой конец и спикула с рульком самки (а, б — по: Bovien, 1934; в—з — по: Слободянюк, 1956; и—п — по: Wachek, 1955).

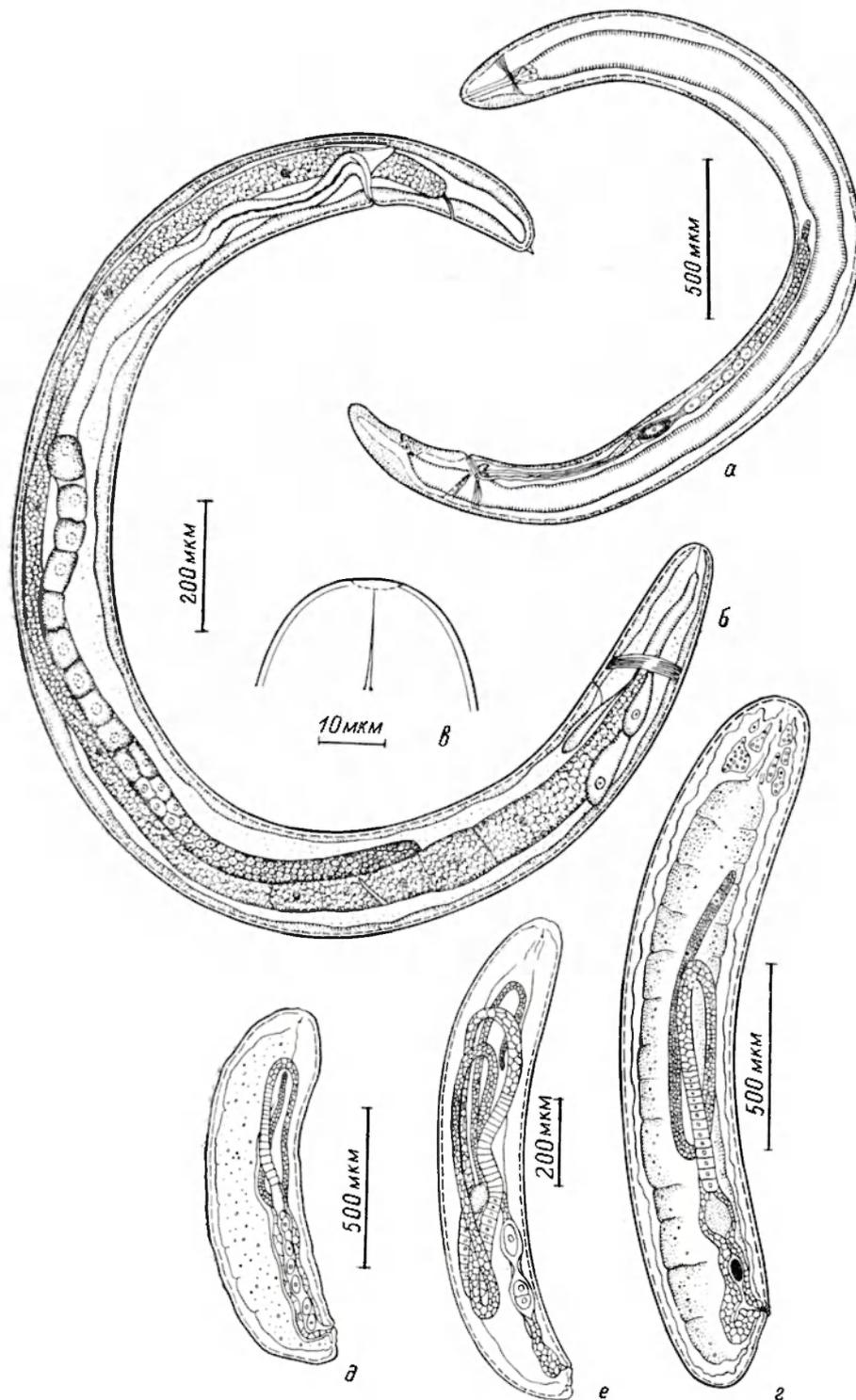


Рис. 2. Паразитические самки гамогенетической генерации представителей рода *Heterotylenchus*.

a — *H. aberrans*; *б, в* — *H. simplex*, общий вид и головной конец; *z* — *H. boviens*; *д* — *H. stammeri*; *е* — *H. wuelkeri* (*a* — по: Bovien, 1937; *б, в* — по: Слободянюк, 19756; *z-e* — по: Wachek, 1955).

Т а б л и ц а 2

Сравнительная морфологическая характеристика видов рода *Heterotylenchus* (по паразитическим самкам гамогенетической генерации)

Вид	Признак			
	длина тела	форма тела	индекс «а»	половая трубка
<i>H. aberrans</i>	До 3000	Червеобразное, спирально-видно или С-образно изогнуто	11—12 *	Вытянутая, значительно короче длины тела
<i>H. simplex</i>	1107—9802	То же	13—57	То же
<i>H. boviени</i>	935—1212	Бобовидное, прямое или слабо изогнуто	4—5 *	Обращенная, образует несколько петель, значительно длиннее тела
<i>H. stammeri</i>	875—1180	То же	5—6 *	То же
<i>H. wuelkeri</i>	972—1327	» »	4—5 *	» »

Пр и м е ч а н и е. * Вычислено по опубликованным данным.

особей никогда не втягивается внутрь тела; половая трубка вытянутая, яичник с многорядным расположением оогониев составляет около половины длины всей трубки, а по ширине почти равен диаметру тела, часто с рахисом. У самок группы II головная капсула с отчетливыми губами, немного уже тела, вследствие чего явственно обособлена от него, без конусообразного выступа на месте ротового отверстия и у старых особей втягивается внутрь. Яичник значительно короче половины длины половой трубки, состоит из небольшого числа рядов оогониев и в диаметре значительно уже тела.

Имеются и биологические различия между двумя сравниваемыми группами нематод. Гетеротиленхи группы I паразитируют у двукрылых, причем насекомые заражаются на личиночной стадии. Практически все развитие нематод осуществляется в гемоцеле хозяина. Паразитические самки обеих генераций яйцекладущие. Во внешней среде наблюдается не более одной линьки (табл. 4). Гетеротиленхи группы II паразитируют у жесткокрылых, заражение которых происходит на стадии куколки. Паразитические самки гамогенетической генерации яйцекладущие, а партеногенетической — живородящие. Исключение составляет лишь *H. wuelkeri* — наиболее слабо описанный вид, у которого самки обеих генераций яйцекладущие (Wachek, 1955). Во внешней среде нематоды группы II линяют дважды. Даже выход из хозяина во внешнюю среду, у этих двух групп осуществляется по-разному: первые мигрируют по половым протокам самок насекомых, в то время как вторые — по пищеварительному тракту.

Попробуем дать оценку таксономической значимости признаков, различающих две рассмотренные группы нематод. У паразитических самок всех аллантонематид форма тела сильно изменяется с возрастом. Однако, если сравнивать только вполне зрелых самок, этот признак весьма показателен, так как характеризует способность кутикулы к растяжению в определенном направлении под влиянием паразитизма и успешно используется в качестве родового. Так, одним из основных диагностических признаков рода *Allantonema* является бобовидная форма тела. Действительно, по-видимому, виды с червеобразными и бобовыми паразитическими самками имеют разные исходные формы и вряд ли целесообразно помещать их в один род. С разными свойствами кутикулы связано и различное строение головного конца паразитических самок двух рассмотренных групп.

Важным для таксономии признаком является строение головного конца свободноживущих самцов и самок, более похожих на своих предков, чем паразитические самки. Обычно при дифференциации родов тиленхид используют форму головной капсулы, количество и расположение губ. То, что у нематод группы I губы полностью слились, а у группы II губы имеются (к сожалению, Вахек не сообщил об их количестве) и отделены от тела сужением, указывает на филогенетическую обособленность этих групп. Об этом же свидетельствует и различное строение стилета.

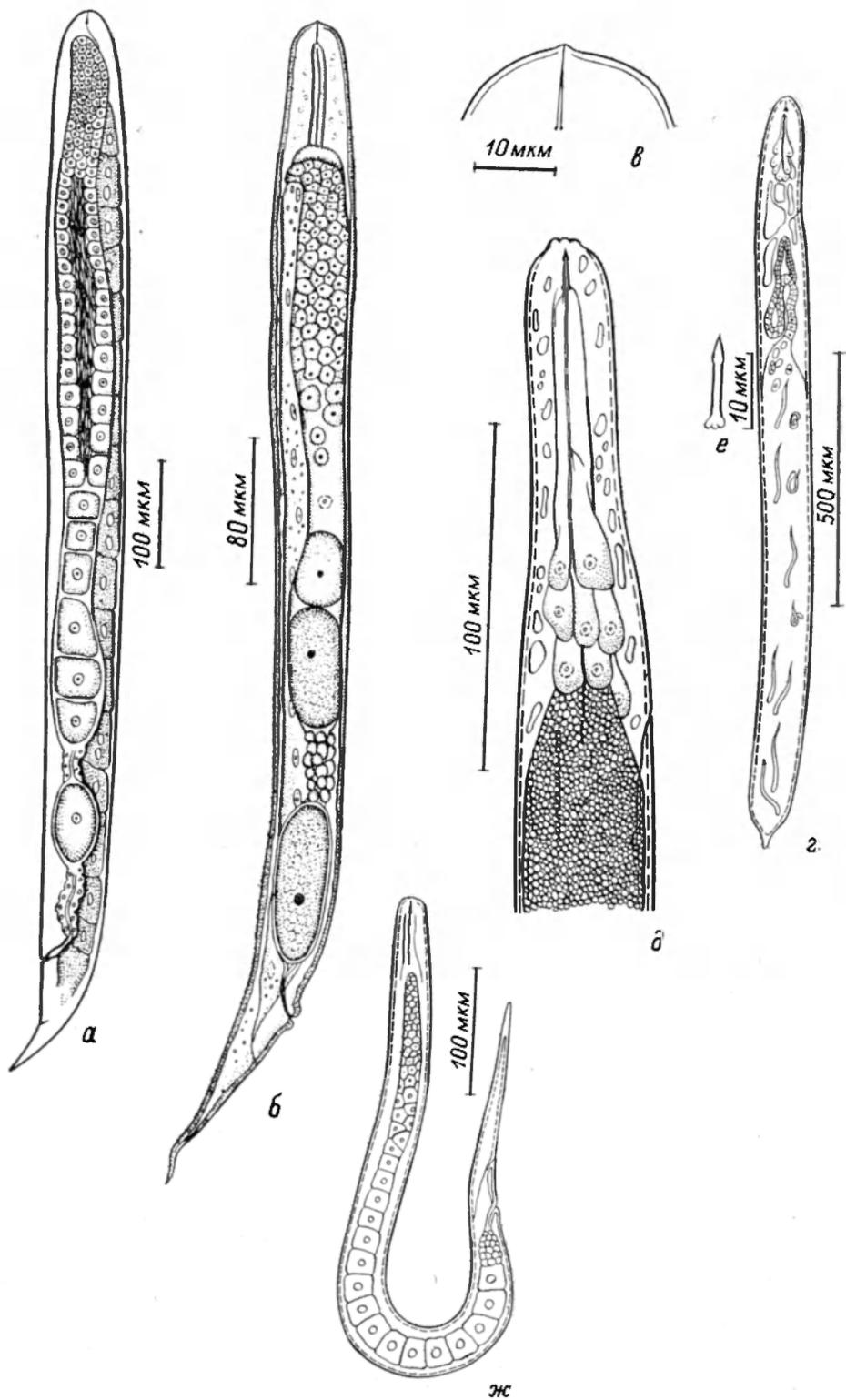


Рис. 3. Паразитические самки партеногенетической генерации представителей рода *Heterotylenchus*.

a — *H. aberrans*; *б, в* — *H. simplex*, общий вид и головной конец; *г-е* — *H. bovienii*, общий вид, передний конец тела и стилет; *ж* — *H. wuelkeri* (*a* — по: Bovien, 1937; *б, в* — по: Слободянюк, 1975б; *г-ж* — по: Wachek, 1955).

Т а б л и ц а 3
Сравнительная морфологическая характеристика видов рода *Heterotylenchus*
(по паразитическим самкам партеногенетической генерации)

Вид	Признак			
	длина тела	головная капсула	стиллет	половая трубка
<i>H. aberrans</i>	Около 1000	Широкая, не обособлена от тела, без губ, никогда не втягивается внутрь	Очень тонкий, головки маленькие, дистальное острие не выражено *	Вытянутая, полипропагаторный яичник и яйцевод длиннее матки
<i>H. simplex</i>	380—882	То же	То же	То же
<i>H. boviени</i>	1720—2256	Уже тела, обособлена от него, губы имеются, иногда втягивается внутрь	Хорошо развит, крупные головки и коническое дистальное острие отчетливы *	Обращенная, мезопропагаторный яичник и яйцевод петлеобразно изогнуты, короче матки
<i>H. stammeri</i>	1246—1875	То же	Нет описания и рисунка	То же
<i>H. wuelkeri</i>	750—918	» »	Не описан, рисунок без деталей	Вытянутая, мезопропагаторный яичник относительно короткий

Пр и м е ч а н и е. * Характеристика признаков дана по опубликованным рисункам.

Т а б л и ц а 4
Сравнительная биологическая характеристика видов рода *Heterotylenchus*

Вид	Насекомые-хозяева	Развитие личинок гамогенетической генерации			Способы размножения паразитических самок	
		количество линек		пути миграции из хозяина	гамогенетической генерации	партеногенетической генерации
		в хозяине	во внешней среде			
<i>H. aberrans</i>	<i>Delia anthiqua</i> (Anthomyiidae, Diptera)	3	1	Половые протоки самок	Яйцекладка	Яйцекладка
<i>H. simplex</i>	<i>Morellia simplex</i> (Muscidae, Diptera)	4		То же	»	То же
<i>H. boviени</i>	<i>Bembidion varium</i> , <i>B. obliquum</i> (Carabidae, Coleoptera)	2	2	Пищеварительный тракт самок и самцов	»	Живорождение
<i>H. stammeri</i>	<i>Clivina fossor</i> (Carabidae, Coleoptera)	2	2	То же	»	То же
<i>H. wuelkeri</i>	<i>Bembidion articulatum</i> (Carabidae, Coleoptera)	2	2	» »	»	Яйцекладка

Наличие просвета кишечника у личинок и свободноживущих самок, и самцов, рулька у самцов и хорошо развитых головок стилета у нематод группы II указывает на то, что по сравнению с видами группы I они значительно меньше подверглись преобразованиям и представляют собой более молодую ветвь в эволюционном развитии аллantonематид. Действительно, им свойствен более продолжительный свободноживущий период и большее количество линек во внешней среде. Что касается различий в строении половой системы паразитических самок, то они также выходят за пределы межвидовых и свидетельствуют о различных скоростях созревания половой продукции и разной плодовитости. Паразитирование у филогенетически и экологически далеких насекомых-хозяев также отделяет две рассмотренные группы.

Таким образом, гетеротиленхи, паразитирующие у двукрылых и жесткокрылых, не могут относиться к одному роду. Три вида, описанные Вахеком (1955), предлагаем выделить в отдельный род, который называем в честь автора.

Род WACHEKITYLENCHUS gen. n.

Синоним. *Heterotylenchus* Bovien, 1937 (sensu Wachek, 1955, in part).

Диагноз (по описаниям и рисункам Wachek, 1955) Allantonematinae: Allantonematidae. Развитие со сменой гамогенетической и партеногенетической генерации в полости тела насекомого-хозяина.

Гамогенетическая генерация. Свободноживущая самка. Голова обособлена от туловища слабым сужением, губы имеются, без папилл. Стиллет мощный, с широким просветом, крупными трехраздельными головками и четко обособленным конусовидным дистальным острием. Пищевод со слабыми расширениями в зонах устьев пищеводных желез и с широким просветом, различным до устьев субвентральных желез. Устье дорсальной железы сразу у основания стилета, субвентральных желез — впереди нервного кольца, железы длинные. Просвет кишечника и анус имеются. Зачаток яйчника из небольшого числа клеток. Трубочатая матка служит семяприемником.

Паразитическая самка. Тело толстое, бобовидное, от белого до желто-коричневого. Длина до 1300, не более чем в 6 раз превышает ширину. Кишечник из одного ряда клеток. Половая трубка по протяженности значительно превышает длину тела, петлеобразно изогнута. Губы вульвы невыпуклые. Яйцекладущие.

Свободноживущий самец. Головная капсула не обособлена от туловища, губы имеются. Мощный стиллет с хорошо развитыми трехраздельными головками и коническим дистальным острием. Просвет пищевода, пищеводные железы, нервное кольцо и экскреторная пора неразличимы. Кишечник с широким просветом. Маленькие тилленхоидные спиккулы несросшиеся. Рулек имеется, хвостовой бursy нет.

Партеногенетическая генерация. Паразитическая самка. Тело червеобразное, длиннее или равной длины с гамогенетической самкой. Головная капсула уже туловища, обособлена от него, с возрастом втягивается внутрь тела. Стиллет мощный, просвет неразличим, головки крупные, коническое дистальное острие явственно обособлено. Яйцекладущие или живородящие.

Дифференциальный диагноз. По чередованию гамогенетической и партеногенетической генераций в полости тела насекомого-хозяина род *Wachekitylenchus* gen. n. близок с *Heterotylenchus*, *Paregletylenchus* и *Psyllotylenchus*, однако отличается от них бобовидной формой тела гамогенетических самок, что, по-видимому, связано с особенностями кожно-мышечного мешка, наличием головных губ и строением стилета особей обеих генераций, а также наличием просвета кишечника у свободноживущих самок и самцов. От *Heterotylenchus* и *Paregletylenchus* отличается строением половой системы паразитических самок обеих генераций и, кроме того, наличием живорождения, как возможного способа размножения одной из генераций, наличием рульки у самцов.

Хозяева: Coleoptera (Carabidae).

Типовой вид: *Wachekitylenchus bovienii* (Wachek, 1955) n. comb. — syn. *Heterotylenchus bovienii* Wachek, 1955.

К этому же роду мы относим еще два вида: *W. stammeri* (Wachek, 1955) n. comb. — syn. *Heterotylenchus stammeri* Wachek, 1955 и *W. wuelkeri* (Wachek, 1955) n. comb. — syn. *Heterotylenchus wuelkeri* Wachek, 1955.

Следует отметить, что Вахек указал на морфологическое и биологическое сходство *W. stammeri* n. comb. с *W. boviени* n. comb., но не привел дифференциального диагноза. Эти виды различаются хозяевами (жуки-бегунчики рода *Bembidion* — у *W. boviени* и жужелица *Clivina fossor* — у *W. stammeri*). Морфометрические данные для этих двух видов совпадают. На приведенных рисунках имеются некоторые различия в строении спикул, на которые автор не ссылается. Для подтверждения валидности *W. stammeri* необходимы дополнительные исследования.

Уточняя диагноз рода *Heterotylenchus* с учетом трех описанных видов, Вахек (1955) фактически дал новый диагноз. Поскольку эти виды выводятся из состава рода, мы считаем необходимым восстановить диагноз, первоначально предложенный Бовьеном (Bovien, 1937).

Род **HETEROTYLENCHUS** Bovien, 1937

Д и а г н о з (по: Bovien, 1937) — переработанный. Allantonematinae: Allantonematidae. Развитие со сменой гамогенетической и партеногенетической генераций в полости тела насекомого-хозяина.

Г а м о г е н е т и ч е с к а я г е н е р а ц и я. Свободноживущая самка. Голова не обособлена от туловища, без губ и папилл. Стиллет с узким просветом, небольшими трехраздельными головками и слабо выраженным дистальным острием. Пищевод цилиндрический, без склеротизированной выстилки, просвет узкий, различим до устьев субвентральных желез. Три длинные пищеводные железы. Устье дорсальной железы почти у самого основания стиллета, субвентральных желез — немного впереди нервного кольца. Кишечник без просвета, анус имеется. Зачаток яичника из 3—5, редко более клеток. Трубочатая матка служит семяприемником.

П а р а з и т и ч е с к а я с а м к а. Тело червеобразное, С-образно или спиралевидно изогнуто на вентральную сторону, до 10 мм длиной, от белого до желто-коричневого. Кишечник синцитиальный или разделен на клетки, выстроенные в ряд. Половая трубка вытянутая, значительно короче тела. Губы вульвы не выпуклые. Яйцекладущие.

С в о б о д н о ж и в у щ и й с а м е ц. Головная капсула необособлена, без губ. Стиллет тонкий, с маленькими головками и слабо обособленным дистальным острием. Кишечник без просвета. Без хвостовой бурсы и рулька, спиккулы маленькие, тиленхоидные.

П а р т е н о г е н е т и ч е с к а я г е н е р а ц и я. П а р а з и т и ч е с к а я с а м к а. Тело гораздо короче, чем у половозрелых самок гамогенетической генерации. Голова не обособлена, без губ. Стиллет очень тонкий, с маленькими головками, дистальное острие не обособлено. Пищевод дегенерирован, без пищеводных желез и их устьев. Половая трубка вытянутая, заполняет почти весь объем тела. Яичник полипропагаторный. Матка относительно короткая. Яйцекладущие.

Паразиты двукрылых (сем. Anthomyiidae и Muscidae).

Типовой вид: *Heterotylenchus aberrans* Bovien, 1937.

К этому роду мы относим еще один вид — *H. simplex* Slobodianiuc, 1975.

Л и т е р а т у р а

- С л о б о д я н ю к О. В. Обоснование нового рода *Paraiotonchium* gen. n. (Nematoda: Sphaerulariidae) и дополнительное описание типичного вида этого рода *P. autumnalis* (Nickle, 1967) comb. n. — Тр. ГЕЛАН СССР, 1975а, т. 25, с. 156—168.
- С л о б о д я н ю к О. В. *Heterotylenchus simplex* n. sp. (Nematoda, Sphaerulariidae) — паразит зоофильной мухи *Morellia simplex*. — Паразитология, 1975б, т. 9, вып. 2, с. 127—134.
- С л о б о д я н ю к О. В. Энтомипатогенные нематоды двукрылых (отряд Tylenchida). М., Наука, 1984. 200 с.
- В о в и е н P. Some types of association between nematodes and insects. — Vidensk. Meddel. Dansk Naturhist. Foren. København, 1937, Bd 101, S. 1—114.

- Laumon C., Lyon J. P. Un nématode nouveau (Allantonematidae) parasite du genre *Heliophilus* T. (Diptera, Syrphidae). — *Acta trop.*, 1975, vol. 32, N 4, p. 334—339.
- Poinar G. O., Nelson B. C. *Psyllotylenchus viviparus*, n. gen., n. sp. (Nematodea: Tylenchida: Allantonematidae) parasitizing fleas (Siphonaptera) in California. — *J. Med. Entomol.*, 1973, vol. 10, N 4, p. 349—354.
- Wachek F. Die entoparasitischen Tylenchiden. — *Parasitologische Schriftenreihe*, 1955, H. 3, 119 S.

ГЕЛАН СССР, Москва

Поступила 28 VIII 1984
после доработки 16 I 1985

REVISION OF THE GENUS *HETEROTYLENCHUS* BOVIEN, 1937 AND ERECTION OF THE GENUS *WACHEKITYLENCHUS* GEN. N. (ALLANTONEMATIDAE, TYLENCHIDA)

O. V. Slobodianiuk

S U M M A R Y

On the basis of the author's and literary data the analysis of morphological and biological characters of nematodes of the genus *Heterotylenchus* was conducted. As a result the genus includes now only two species, *H. aberrans* and *H. simplex* (parasites of Diptera). For three species, *H. bovienii*, *H. stammeri* and *H. wuelkeri* (parasites of beetles), the genus *Wachekitylenchus* has been erected.

The genus *Wachekitylenchus* is similar to *Heterotylenchus*, *Paregletylenchus* and *Psyllotylenchus* in its life cycle but differs from them in fabiform body of gamogenetic females, presence of cephalic lips and structure of the stylet in individuals of gamo- and parthenogenetic generations, and by the presence of lumen of the gut in free-living females and males. The genus differs from *Heterotylenchus* and *Paregletylenchus* in the structure of the genital system of females of both generations, viviparity and the presence of gubernaculum in males.