

УДК 595.132:591.3

Н. А. Костюк

МОРФОЛОГИЯ РАЗНЫХ ВОЗРАСТНЫХ СТАДИЙ NOTHOCRICONEMA ANNULIFERUM (NEMATODA, CRICONEMATIDAE)

Эктопаразитические стилетные нематоды семейства Criconematidae отличаются от других фитогельминтов своеобразным способом движения: они движутся по типу дождевого червя, хотя имеют только продольную соматическую мускулатуру (Парамонов, 1962; Seshadri, 1964). Сведения о постэмбриогенезе криконематид ограничены преимущественно данными о наружном строении кутикулы и размерными признаками тела и некоторых органов личинок *Criconema octangulare*, *Criconemoides xenoplax*, *Hemicriconemoides chitwoodi*, *H. mangiferae* (Fassuliotis, 1962; Seshadri, 1964; Knobloch, 1978; Pullikuth, Sivagam, 1990). О различиях в строении личинок и взрослых особей нематод из рода *Nothocriconema* известно лишь, что у самок и самцов задний край колец кутикулы гладкий, а у личинок имеет кутикулярные выросты (Иванова, 1978). Личинки *N. annuliferum* (de Mann, 1921) de Grisse et Looij не изучались.

Целью данной работы было изучение на разных этапах постэмбриогенеза формы и величины тела, а также строения кожно-мускульного мешка, кишечника, половых зачатков личинок и половой системы самок *N. annuliferum*. Этого фитогельминта вывели из прикорневой почвы бузины *Sambucus racemosa* и окрашивали галлопганином по Эйнарсону и полихромным метиленовым синим по Парамонову после выдерживания в смесях Карнуа и «суза» по Гейденгайну. В общей сложности под микроскопом исследовано по несколько десятков нематод каждого возраста.

Результаты исследования. Самцов и личинок самцов в выборке нотокриконемы не было. У личинок 2—3-го возрастов лабиальное кольцо головы уже постлабиального, а у особей 4—5-го возрастов — шире (рис. 1, А, Э). На каждой из псевдодуб лабиального кольца находится по одной папилле.

Длина тела (в микронах) личинок 2-го возраста — 160—250, индексы де Мана: а — 5,8—6,9, b — 2,0—2,2, с — 12,3—12,8; личинок 3-го возраста — 230—360, а — 5,9—8,3, b — 2,5—3,2, с — 13,2—21,5; личинок 4-го возраста — 310—500, а — 6,0—8,5, b — 2,8—3,3, с — 17—25; самок — 450—675, а — 7,2, b — 3,3—4,2, с — 17—24, v — 88—91.

Кольца кутикулы в задней части орнаментированы у личинок 2-го возраста мелкими зубчиками длиной 0,5—1,0 мкм (рис. 2, А), у личинок 3-го возраста — выступами длиной 3—4 мкм (рис. 2, Б), у личинок 4-го возраста — выступами в виде шипов длиной 7—9 мкм. Перед 4-й линькой внешнее сходство с шипами исчезает, так как передняя часть выступов расширяется, а задняя — расщепляется (рис. 2, В). Новая кутикула, образующаяся во время 4-й линьки, уже не имеет выступов на кольцах. Сами кольца у молодых самок направлены назад (рис. 1, З). В дальнейшем они становятся округлыми и расширяются с 6—8 до 9—10 мкм. В средней части колец появляются полосы из точечных склероций диаметром 1,5—2,0 мкм. Кутикула самок в несколько раз толще кутикулы личинок (рис. 2, Е—З). Число колец кутикулы у нотокриконемы 2-, 3-, 4-, 5-го возрастов равнялось, соответственно, 60—75, 62—67, 64—70, 65—70, то есть было примерно одинаковым.

В наружном слое гиподермы клетки расположены в виде продольных рядов на всех возрастных стадиях. Во время 2-й линьки возникает связь между расположением гиподермальных клеток и строением кутикулы: каждое кольцо кутикулы нотокриконемы 3-го и последующих возрастов образует цепочка гиподермальных клеток, расположенных на одном уровне. Каждый выступ кольца у личинок 3—4-го возрастов сфор-

мирован одной гиподермальной клеткой (рис. 2, *Е, Ж*). Длина гиподермальных клеток самки, образующих кольца кутикулы, равна ширине этих колец (рис. 2, *З*). В связи с указанной особенностью кутикулярные выступы на теле личинок 3—4-го возрастов располагаются в виде продольных рядов. Число выступов и, соответственно, гиподермальных клеток в продольных рядах несколько варьирует. В частности, у личинок 4-го возраста число кутикулярных выступов в одном продольном ряду колеблется от 53—54 до 64—70. Поэтому из 5—6 рядов, обычно наблюдающихся на рассматриваемой стороне тела, не более 4 доходят до переднего и заднего концов личинки. По общему числу колец кутикулы можно судить о количестве гиподермальных клеток в наиболее длинных рядах.

На всех возрастных стадиях под наружным слоем гиподермы в промежутках между полосами соматической мускулатуры находится внутренний слой гиподермы. Через указанные промежутки эта ткань проникает внутрь тела в виде участков неправильной формы. У самок толщина слоя внутренней гиподермы на вентральной и дорсальной сторонах равна 3—6 мкм, а на латеральных — 6—12 мкм. Здесь она располагается не только между полосами соматической мускулатуры, но и снаружи от последней, образуя под наружной гиподермой валики шириной 28—30 мкм, содержащие 3 продольные ряда ядер. В латеральных валиках каждой самки находится по 6—8 выступающих в схизоцель округлых клеток диаметром 7—30 мкм, которые выделялись интенсивной окраской многочисленных клеточных включений у обработанных орсеином и полихромным синим нематод. У личинок латеральных валиков не наблюдалось. Возможно, валики развиваются в связи с изменением строения кутикулы и играют роль амортизаторов у двигающихся на боковых сторонах тела самок нотокриконемы.

Промежутки между полосами соматической мускулатуры на всех возрастных стадиях имеют ширину 2—4 мкм. Продольные оси мышечных клеток, расположенных по обе стороны такого промежутка, образуют между собой угол, величина которого зависит от функционального состояния этих клеток: угол бывает острым, если мышечные клетки расслаблены, и прямым, если они сильно сокращаются (рис. 2, *Д, К*). Вершина угла на вентральной и дорсальной сторонах обращена к переднему концу тела, а на латеральных сторонах — к заднему. При сокращении мышечных клеток диаметр тела увеличивается, при расслаблении — уменьшается.

На всех возрастных стадиях в каждой полосе соматической мускулатуры содержится около 30 клеток, образующих два продольных ряда. В процессе постэмбриогенеза увеличиваются лишь размеры мышечных клеток и диаметр миофибрилл: у личинок 2-го возраста мышечные клетки в расслабленном состоянии имеют в длину 13—14 мкм и содержат по две миофибриллы толщиной около 2 мкм, а у самок их длина — 72—82 мкм, толщина миофибрилл — 4—5 мкм (рис. 2, *Л*). Благодаря столь толстым миофибриллам мышечные клетки и само тело нотокриконемы способно сильно укорачиваться. Это особенно заметно во время линек, когда тело личинок отделяется от старой кутикулы: во время 3-й линьки личинки иногда укорачиваются внутри чехла старой кутикулы до 160—170 мкм, а во время 4-й линьки — до 190 мкм. При сокращении соматической мускулатуры временно появляется своеобразная кольчатость на поверхности гиподермы линяющей личинки: кольца делают чередующиеся изгибы в направлении переднего и заднего концов тела (рис. 2, *Г*). Изменяется также форма мышечных клеток: из продольно вытянутых они становятся ромбовидными (рис. 2, *И*). Видоизменяется, кроме того, форма передней и задней частей тела личинок (рис. 1, *Б*; 2, *Г, И, М*). После расслабления соматической мускулатуры тело приобретает обычную форму, которая закрепляется в результате образования новой кутикулы.

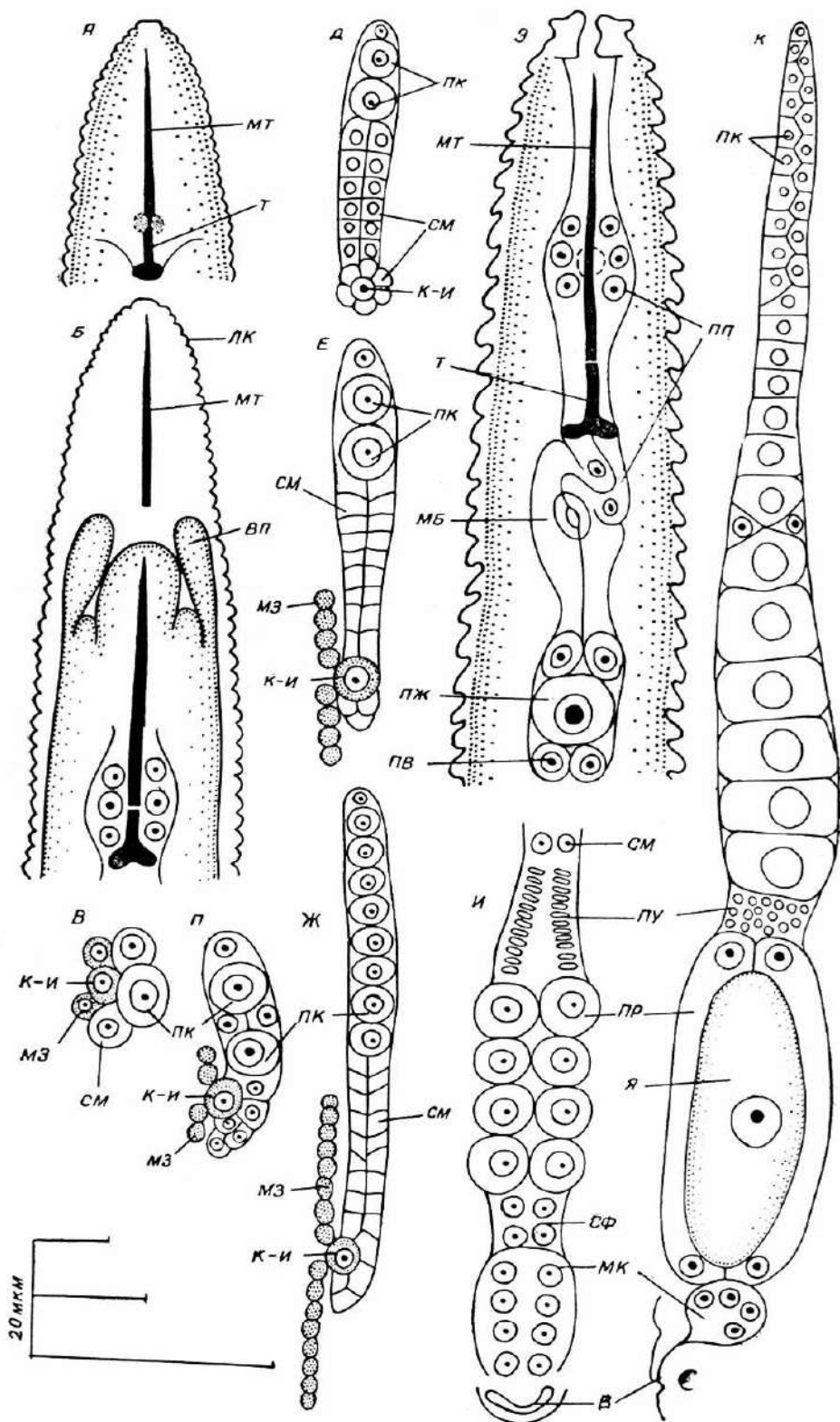


Рис. 1. Детали строения *Nothriconema annuliferum* 2-5-го возрастов: А, Б — передняя часть тела личинок 2-го возраста до (А) и во время (Б) линьки; В—Ж — половые зачатки личинок 2-го (В, Г), 3-го (Д, Е), 4-го (Ж) возрастов; З — передняя часть тела самки; И — участок половой системы самки (с вентральной стороны); К — половая

Исследование пищеварительной системы личинок 2-го возраста показало, что у большинства из них до начала линьки удлиняется стилет: головки основания стилета растворяются, а позади них образуется новый теленхиум, то есть задняя цилиндрическая часть стилета с головками (рис. 1, Б). Прежний стилет становится метенхиумом — передней конической частью стилета, а общая длина стилета возрастает с 30—33 до 41—48 мкм. Во время 2-й и последующих линек метенхиум старого стилета отделяется вместе со старой кутикулой. Образующийся новый метенхиум равен по длине прежнему стилету. Позади него формируется новый теленхиум путем склеротизации прилегающего участка внутренней части передней кишки. Общая длина стилета в результате 2-й, 3-й и 4-й линек возрастает соответственно до 50—70, 74—84, 89—108 мкм.

Во время второй линьки участок прокорпуса пищевода, прилегающий к основанию стилета, расширяется, по-видимому, в связи с включением в переднюю кишку мышечных клеток и образованием из них новых протракторов стилета (рис. 1, Б). На последующих возрастных стадиях этот участок приобретает вид слабо выраженного бульбуса с внутренней полостью, расположенного на уровне задней половины метенхиума, причем у самок — около средней части стилета (рис. 1, З). При выдвигании стилета такой бульбус смещается в направлении переднего конца тела.

Из-за большой величины стилета задняя часть прокорпуса пищевода обычно вдавливается в переднюю часть метакорпального бульбуса на всех возрастных стадиях, в связи с чем граница между указанными участками пищевода не выделяется или плохо заметна. Поэтому строение передней кишки лучше всего видно у особей с частично выдвинутым наружу стилетом. Задняя часть пищевода, включающая 2—4 клетки, выступает позади пищеварительных желез и погружена в полость средней кишки. Во время 2-й линьки клетки последней у части личинок становятся двуядерными. На 5-й возрастной стадии двуядерные клетки средней кишки наблюдались у всех особей. Строение задней кишки удалось рассмотреть только у самок. Эта часть кишечника представляет собой трубку диаметром 5—7 и длиной 35—40 мкм.

Изучение развития половой системы показало, что ее зачаток у личинок 2-го возраста включает одну половую и две соматические клетки (рис. 1, В). С вентральной стороны к этому зачатку примыкают три мезодермальные клетки, наиболее крупную из которых принято называть клеткой-индуктором, так как она индуцирует развитие вагины и

трубка самки (сагиттальный разрез). *a* — анус; *v* — вульва; *vg* — внутренний слой гиподермы; *vp* — временные выступы стенки тела; *k* — кутикула; *k-u* — клетка-индуктор; *lk* — личиночная кутикула; *m* — мышечные клетки; *mb* — метакорпальный бульбус пищевода; *mz* — мезодермальные клетки; *mk* — матка; *mt* — метенхиум стилета; *mf* — миофибриллы; *ng* — наружные гиподермальные клетки; *n* — промежутки между полосами продольной соматической мускулатуры; *nv* — пищевод; *nj* — пищеварительная железа; *nk* — половые клетки; *nl* — прокорпус пищевода; *np* — преутеральная железа; *ny* — постовариальное устье; *c* — склеротия; *cm* — соматические клетки; *cf* — сфинктер; *t* — теленхиум стилета; *y* — яйцо.

Fig. 1. Structural details of *Nothocriconema annuliferum* 2nd—5th instars: A, B — anterior part of 2nd instar larvae before (A) and during (B) moulting; B—Ж — genital rudiments of 2nd (B, Г), 3rd (Д, Е), 4th (Ж) instar larvae; З — anterior part of female body; И — a part of female genital system (ventral aspect); К — genital tube of the female (sagittal section). *a* — anus; *v* — vulva; *vg* — internal hypodermal layer; *vp* — temporal body wall projections; *k* — cuticle; *k-u* — inductor cell; *lk* — larval cuticle; *m* — muscular cells; *mb* — metacorporeal bulbus of oesophagus; *mz* — mesodermal cells; *mk* — uterus; *mt* — stylus metenchium; *mf* — myofibrilles; *ng* — external hypodermal cells; *n* — spaces between longitudinal somatic musculature bands; *nv* — oesophagus; *nj* — digestive gland; *nk* — genital cells; *nl* — oesophageal procorpus; *np* — praeteruter gland; *ny* — postovarial ostium; *c* — sclerotia, *cm* — somatic cells; *cf* — sphincter; *t* — stylus telenchium; *y* — egg.

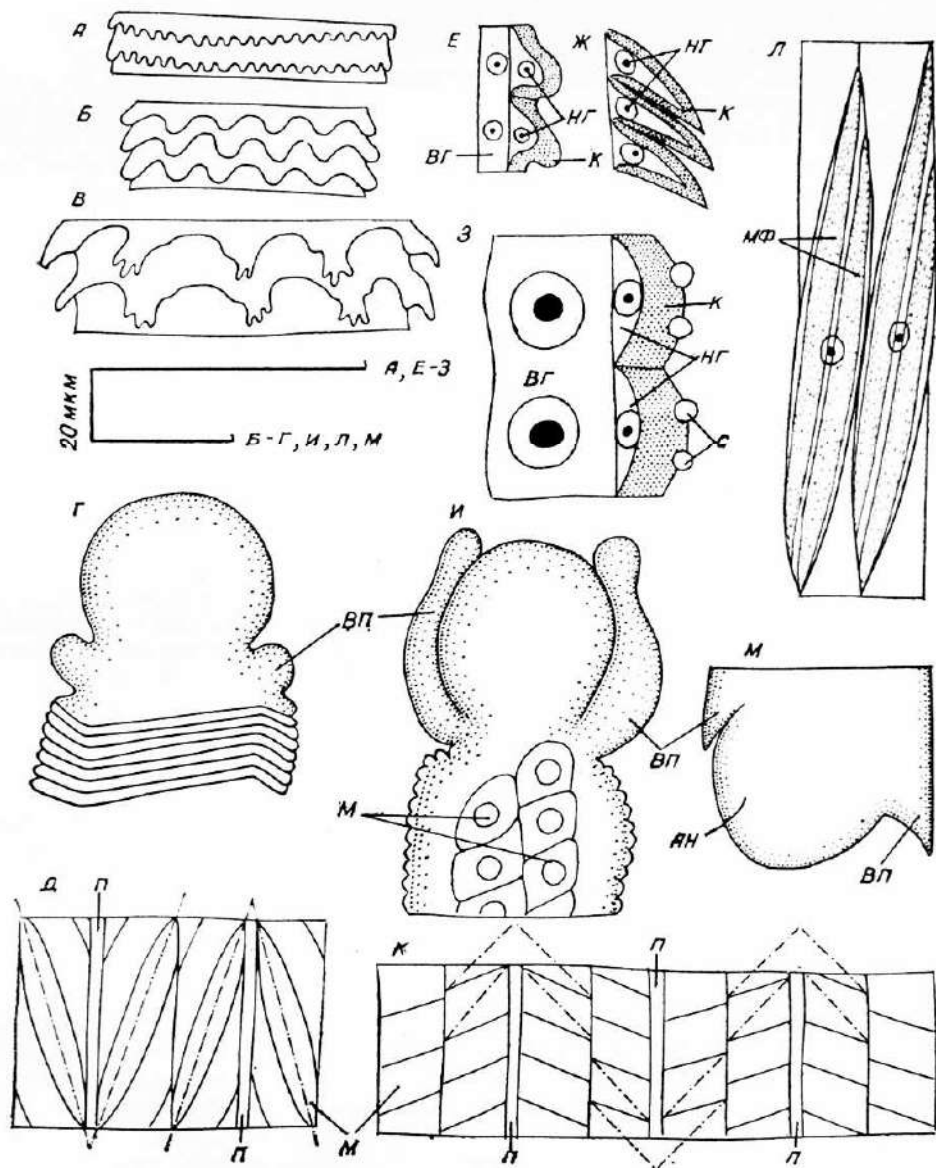


Рис. 2. Детали строения *Nothocriconema annuliferum* 2-5-го возрастов: А-В — участки кутикулы личинок 2-го (А), 3-го (Б), 4-го (В) возрастов; Г, И, М — передняя (Г, И) и задняя (М) части тела линяющих личинок 3-го возраста; Д, К — развернутые схемы расположения мышечных клеток в расслабленном (Д) и в сокращенном (К) состоянии в полосах продольной мускулатуры личинок 3-го возраста (продольные оси мышечных клеток обозначены прерывистой линией); Е, Ж, З — участки стенки тела личинок 3-го (Е), 4-го (Ж) возрастов и самки (З); Л — мышечные клетки самки (буквенные обозначения как на рис. 1).

Fig. 2. Structural details of *Nothocriconema annuliferum* 2nd-5th instars: А-В — cuticle parts of 2nd (А), 3rd (Б), 4th (В) instar larvae; Г, И, М — anterior (Г, И) and posterior (М) parts of moulting 3rd instar larvae body; Д, К — extended schemes of muscular cell position in relaxed (Д) and contracted (К) state within longitudinal muscular belts of 3rd instar larvae (longitudinal muscular cells axis are designated by dotted line); Е, Ж, З — parts of body wall in 3rd (Е), 4th instar larvae (Ж) and female (З); Л — muscular female cells (designations as in fig. 1).

вульвы самок (Костюк, 1989). Во время 2-й линьки половая клетка большинства личинок делится на две дочерние. Число соматических клеток увеличивается до 4-8, а число мелких мезодермальных — до 4

(рис. 1, Г). В процессе 3-й линьки количество половых, соматических и мелких мезодермальных клеток возрастает соответственно до 2—8, 21—32 и 8 (рис. 1, Е). Начинается включение клетки-индуктора в половой зачаток: около нее образуется кольцо из шести соматических клеток (рис. 1, Д). В течение 4-й линьки число половых клеток увеличилось до 8—16, а мелких мезодермальных — до 16 (рис. 2, Ж). Подсчитать окончательное количество соматических клеток не удалось.

Половая система самки включает яичник, постовариальное устье, преутеральную (скорлуповую) железу, отделенную сфинктером от матки, вагину и вульву (рис. 1, И, К). Сперматека отсутствует. В яичнике оогонии располагаются двумя рядами, а ооциты образуют один. Одновременно в гонаде самок присутствовало от 8 до 51 половой клетки. У одних самок наблюдалось только 8—16 оогониев, у других — 4—31 и до 20 ооцитов. Длина постовариального устья и расположение в нем клеток варьирует в зависимости от наличия или отсутствия ооцитов в задней части яичника. В первом случае длина постовариального устья равна 30—35 мкм, а его клетки образуют два продольных ряда (рис. 1, И). Во втором случае постовариальное устье укорачивается до 8—15 мкм, и клетки в нем располагаются более компактно (рис. 1, К).

Преутеральная железа построена из трех продольных рядов крупных клеток, по 4 клетки в ряду. Сфинктер, отделяющий ее от матки, бывает заметен только в том случае, когда в примыкающих к нему участках половой трубки нет яиц (рис. 1, И). Матка сформирована двумя рядами клеток, по четыре клетки в каждом. Вагина имеет длину 15—20 мкм. Она уплощена в дорсовентральном направлении и отделена от матки перетяжкой.

Обсуждение результатов. Число продольных рядов кутикулярных выступов у личинок нотокрикономы примерно такое же, как у личинок других криконематид (Fassuliotis, 1962; Knobloch, 1978; Pullikuth, Sivagama, 1990). Наружная гиподерма нотокрикономы имеет клеточное строение, так же как у ранее изученных (Костюк, 1989) фитогельминтов из семейств Anguinidae, Aphelenchidae, Aphelenchoididae, Heteroderidae (за исключением самок *Globodera rostochiensis*), Hoplolaimidae, Meloidogynidae, Paratylenchidae, Pratylenchidae, Rotylenchulidae. Однако их гиподермальные клетки кутикулярных выступов на поверхности тела не формируют. Внутренняя гиподерма у представителей названных выше семейств (за исключением седентарных самок фитогельминтов) образует широкие латеральные валики, разделяющие полосы соматической мускулатуры. Над этими гиподермальными валиками имеются продольные кутикулярные поля (Парамонов, 1962). У *N. annuliferum*, а также у *Criconemoides xenoplax* (Seshadri, 1964) таких валиков нет: полосы продольной мускулатуры этих нематод разделены настолько узкими промежутками, что образуют почти сплошной слой, окружающий внутренние органы. Вместо подобных валиков у самок нотокрикономы имеются латеральные валики, расположенные между наружной гиподермой и соматической мускулатурой. Продольных кутикулярных полей над этими валиками нет.

У фитогельминтов указанных выше 9 семейств продольные оси соматических мышечных клеток параллельны продольной оси тела (Костюк, 1989). В отличие от них у нотокрикономы соматические мышечные клетки и их миофибриллы располагаются под углом к продольной оси тела таким образом, что при работе мускулатуры диаметр тела то увеличивается, то уменьшается. Благодаря необычайно толстым для стелетных нематод миофибриллам тело нотокрикономы может сильно укорачиваться. Все это обеспечивает нематодам способность передвигаться по типу дождевого червя. Как известно, у олигохет такой тип передвижения осуществляется путем работы кольцевых и продольных мышц в замкнутой полости тела с высоким внутренним давлением. Продви-

женню тела дождевого червя способствуют, кроме того, цепляющиеся за субстрат щетинки, расположенные на поверхности тела. У нотокриконемы роль щетинок выполняют направленные назад кольца, а также выросты и склероции кутикулы.

В пищеварительной системе нотокриконемы удлинение стилета происходит примерно так же, как у эктопаразитов из семейств *Noplolaimidae*, *Paratylenchidae*. Развитие половой системы нотокриконемы протекает по тем же закономерностям, как у фитогельминтов с монодельфной половой системой из других семейств (Костюк, 1989). Таким образом, *N. annuliferum*, как представитель семейства *Criconematidae*, отличается от стилетных нематод из других семейств в основном своеобразным строением кожно-мышечного мешка, соответствующим способности криконематид передвигаться по типу дождевого червя. Полученные данные свидетельствуют в пользу выделения подотряда *Criconematina* с типовым семейством *Criconematidae*, но без семейств *Hemicycliophoridae*, *Paratylenchidae*, *Tylenchoecriconematidae*, *Tylenchulidae*, ранее включенных в этот подотряд, так как строение соматической мускулатуры у представителей этих семейств или отличается от ее строения у криконематид (сем. *Paratylenchidae*), или не изучено.

Иванова С. С. Паразитические корневые нематоды. Семейство *Criconematidae*.— Л.: Наука, 1978.— С. 1—179.

Костюк Н. А. Закономерности онтогенеза фитогельминтов из подкласса *Secernentea* // Тр. Гельминтол. лаб. АН СССР.—1989.—37.— С. 44—90.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.—1.— 479 с.

Fassuliotis G. Life history of *Hemicriconemoides chitwoodi* Esser // *Nematologica*.—1962.—8, N 2.— P. 110—116.

Khobloch N. A. Ontogeny and identification of life-cycle stages of *Criconema octangulare* (Cobb, 1914) Taylor, 1936 // *J. of Nematology*.—1978.—10, N 3.— P. 245—249.

Pullikuth L., Sivagami V. Description of developmental stages of *Hemicriconemoides mangiferae* Siddiqi, 1961 (Nematoda: *Criconematidae*) // *Rev. nematol.*—1990.—13, N 3.— P. 317—322.

Seshadri A. R. Histological investigations on the ring nematode *Criconemoides xenoplax* Raski, 1952 (Nematoda: *Criconematidae*) // *Nematologica*.—1964.—10, N 4.— P. 519—539.

Seshadri A. R. Investigations on the biology and life cycle of *Criconemoides xenoplax* Raski, 1952 (Nematoda, *Criconematidae*) // *Ibid.*— P. 540—562.

Институт паразитологии РАН
(117071 Москва)

Получено 11.02.93

МОРФОЛОГІЯ РІЗНИХ ВІКОВИХ СТАДІЙ NOTHOCRICONEMA ANNULIFERUM (NEMATODA, CRICONEMATIDAE). КОСТЮК Н. О.— ВІСТН. ЗООЛ., 1994, № 1.— На різних етапах постембріонального розвитку досліджено зміни форми та розмірів тіла, будови шкіряно-м'язового мішка, кишечника, статевих зачатків личинок та статеві системи самок.

MORPHOLOGY OF DIFFERENT DEVELOPMENTAL STAGES OF NOTHOCRICONEMA ANNULIFERUM (NEMATODA, CRICONEMATIDAE). KOSTYUK N. A.— VESTN. ZOOL., 1994, N 1.— Changes in body shape and size, musculocutaneous structure, intestinal tract, rudimentary larval sex organs and female sex system during post-embryonic development have been studied.