

10. Turchina T.A. The growth characteristics of black alder in cultures of pure and mixed composition of the southern border of the area [Turchina T.A. Osobennosti rosta ol'hi chernoj v kul'turah chistogo i smeshannogo sostava na juzhnoj granice areala]. *Lesovedenie – Silviculture*. 2013, no. 4, pp. 12-21. (In Russian).

Сведения об авторах

Турчина Татьяна Анатольевна – заместитель директора по науке Филиал ФБУ ВНИИЛМ «Южно-европейская научно-исследовательская лесная опытная станция» (Филиал ФБУ ВНИИЛМ «Южно-европейская НИЛОС»), кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, станция Вешенская, Российская Федерация; e-mail: tatturchina@mail.ru.

Information about authors

Turchina Tatyana Anatolyevna – Deputy Director for Science of The branch of FBI ARRISMF «South European Research Forest Experiment Station» (Branch FBI ARRISMF «South European RFES»), PhD in Agriculture, Senior Researcher, stanitsa Veshenskaya, Russian Federation; e-mail: tatturchina@mail.ru.

DOI: 10.12737/6273

УДК 595.1

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ МЕРМИТИД (NEMATODA, MERMITHIDA – ПОЛОСТНЫХ ПАЗАРИТОВ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ)

доктор биологических наук, профессор **Н. А. Харченко**

ФГБОУ ВПО «Воронежская государственная лесотехническая академия»,

г. Воронеж, Российская Федерация

Пространственная структура популяций мермитид определяется рядом особенностей их общеэкологической организации. Мермитиды представляют собой особую четвертую группу паразитических гельминтов, развитие которых протекает преимущественно во внешней среде с весьма короткой по времени стадией паразитической личинки. Однако основой их локального (очагового) распространения являются ограниченные локомоторные возможности. Для мермитид свойственна сложная пространственная популяционная структура, представляющая собой видовые комплексы субпопуляций. В пределах субпопуляций мермитиды представлены исключительно скоплениями симпатричных видов с отчетливо выделяемыми участками их высокой (агрегации) и малой (фон) концентрации. Подобное распределение особей в субпопуляции отвечает трехпараметрическому распределению Смурова. Наиболее высокий коэффициент вариации характерен для луговых, лесных и водных видов, а наименьший – для видов широкого распространения (убиквистов). Высокая степень агрегированности характерна для мермитид, паразитирующих в хозяевах в местах массового размножения последних. Особенности пространственной структуры субпопуля-

ций зависят от характера и однородности биотопа. В пределах лесных массивов, на обширных участках лугостепи в больших водоемах (водохранилищах) обнаруживается чередование участков с повышенной и низкой плотностью особей мермитид. Только в периоды массовых размножений хозяев субпопуляции паразитов сливаются. Даже в годы массовых размножений насекомых-хозяев мермитиды лесных полей формируют выраженные субпопуляции, в этих условиях встречаются часто редкие виды. Среднее расстояние между субпопуляциями мермитид в лесных массивах равно 1.5-2.0 км, в некосимой лугостепи – около 100 м, в водохранилищах – 550 м. Коэффициент вариации численности особей различных видов колеблется в пределах 80-300 %, наименьшие его значения характерны для видов – убиквистов.

Ключевые слова: мермитиды, популяция, субпопуляция, симпатричность, фон, агрегации, пространственная структура, ареал, биотоп, коэффициент вариации.

FEATURES OF THE SPATIAL POPULATION STRUCTURE OF MERMITHIDAE (NEMATODA, MERMITHIDA – ABDOMINAL PARASITES OF INVERTEBRATES)

DSc in Biology, Professor N. A. Kharchenko

FSBEI HPE «Voronezh State Academy of Forestry and Technologies», Voronezh, Russian Federation

Abstract

The spatial structure of the mermithidae population is determined by a number of features of their general ecological organization. Mermithidae represent a special fourth group of polybiotropic helminths which development occurs predominantly in the external environment with a very short time step of parasitic larvae. However, the basis of their local (focal) dissemination is limited locomotor capabilities. Mermithidae are characterized by complex spatial population structure, which are species complexes of subpopulations. Within subpopulations mermithidae are presented solely by clusters of sympatric species with clearly allocated portions of their high (aggregation) and low (background) concentration. Such a distribution of individuals in a subpopulation meets the three-parameter distribution of Smurov. The highest coefficient of variation is characteristic of meadow, forest and aquatic species, and the lowest one – for wide-spread species (ubiquists). The high degree of aggregation is characteristic of mermithidae, parasitizing in hosts in mass multiplication of the latter ones. The spatial structure of sub-populations depends on the nature and uniformity of habitat. Within the forest areas in vast stretches of steppes in large bodies of water (reservoirs) the alternation of regions with high and low density of individuals of mermithidae are found. Only during periods of mass reproductions owners' subpopulations of parasites merge. Even in the years of mass reproductions of insect – hosts mermithidae of clearings form marked subpopulations, in these conditions rare species occur frequently. The average distance between subpopulations of mermithidae in forests is equal to 1.5-2.0 km, in unmown meadow steppes – about 100 m, in the reservoirs – 550 m. Coefficient of variation of the number of individuals of different species varies between 80-300 %, the lowest of its values are typical for the ubiquists species.

Keywords: mermithidae, population, subpopulation, sympatric, background, aggregation, spatial structure, range, habitat, coefficient of variation.

Изучение вопросов эволюции, теории систематики, обоснование и правильная постановка биотехнических мероприятий невозможны без широких популяционных исследований организмов различного уровня развития и организации [5, 8]. Мермитиды, как одни из древнейших полостных паразитов беспозвоночных, в этом отношении представляют не только узкоспециальный, но и общебиологический интерес.

1. Особенности экологической организации мермитид.

Пространственная структура популяций мермитид определяется рядом особенностей их общеэкологической организации.

Приспособившись к паразитированию в беспозвоночных животных, мермитиды сохранили свободный образ жизни (вне хозяина) на протяжении большей части своего развития и обеспечили себе относительно широкий спектр хозяев. Являясь моноксенными, фазовыми паразитами, они находятся в хозяине только в стадии паразитической личинки, функции которой сводятся исключительно к питанию и росту. Составление брачных клубков и пар, спаривание, яйцекладка, эмбриональное развитие, отрождение инвазионных личинок, заражение хозяев протекают непосредственно в открытой внешней среде, т.е. в почве или в водоемах и водотоках [10]. У некоторых видов наблюдается выход инвазионных личинок на поверхность почвы или растительности, а также откладка инвазионных яиц на поверхность кормовых растений хозяев. Мермитиды – паразиты преимущественно личиночных стадий насекомых, в которых они и завершают паразитическую фазу развития.

Выход червей из имаго хозяев наблюдается лишь в случаях поздних заражений. Наиболее характерно это для ряда водных насекомых (мошек и др.), заражение которых происходит осенью; паразиты зимуют в хозяевах и покидают их весной следующего года в период лёта имаго и яйцекладки.

Исходя из всего изложенного, мермитиды, по нашему мнению, представляют собой особую, четвертую группу партиальных гельминтов, развитие которых протекает преимущественно во внешней среде с весьма короткой по времени стадией паразитической личинки.

Для мермитид в высшей степени характерна симпатричность, т.е. в открытой внешней среде их виды существуют буквально бок о бок и даже составляют смешанные брачные клубки. Факт совместного существования видов в пределах биотопов свидетельствует об определенных, установившихся межвидовых взаимосвязях и надежной репродуктивной изоляции, в основе которой лежит хеморецепция.

Третьей характерной чертой мермитид являются их ограниченные локомоторные возможности. Эти нитевидные черви с гладкой кутикулой практически не приспособлены к передвижению в горизонтальной плоскости. В большей степени им свойственны вертикальные наступательные миграции в сторону оптимальной влажности, но не глубже залегания плотной материнской породы. Образование небольших почвенных капсул вокруг плотных межвидовых клубков червей сохраняет их от гибели в период высокой сухости почвы. Водные виды мермитид обладают большими возможностями пассивного расселения с по-

мощью водных потоков. Инвазированные насекомые также ограничены в передвижениях; паразитизм мермитид вызывает активное обезвоживание организма хозяев и последние стремятся укрыться в местах с высокой влажностью, доставляя своих паразитов в оптимальные для их существования условия, но, не обеспечивая им широкого пространственного расселения.

2. Пространственная организация популяций мермитид.

Общеизвестно, что для животных в целом характерен тип крупно- и мелкопятнистого распределения. В свою очередь, локальные популяции, как правило, разбиты на более или менее разобщенные отдельные группы особей (субпопуляции), что и составляет их существенную особенность [1, 2, 3, 4, 6, 12]. Среди наиболее общих причин отмеченных особенностей пространственной организации популяций можно назвать эволюционно сложившееся разнообразие условий в биосфере, а также разнообразие биоценозов в пределах даже одного ландшафта. Чем мельче и менее подвижен организм, тем больше он реагирует на неоднородность среды, образуя местные сгущения и разрежения популяций [3].

Для мермитид свойственна сложная пространственная популяционная структура, представляющая собой видовые комплексы субпопуляций. Мермитиды отмечены во всех зоогеографических царствах, областях и большинстве подобластей суши.

Как и большинство других организмов, мермитиды не занимают сплошь своего ареала. Многими авторами всегда подчеркивалась выраженная локальность в их пространственном распространении. Локаль-

ность очагов этих паразитов связывается с пестротой распространения их хозяев, с влажностью почвы и механической структурой ее генетических горизонтов, со свойственной для мермитид малой подвижностью и их пассивным расселением [9, 10]. Однако основой их локального распространения является все же экологическая организация с малой подвижностью.

Пространственная организация самих популяций, их размеры и взаимное удаление зависят от характера и однородности биотопа. В крупных лесных массивах, на обширных участках лугостепи, в больших водоемах обнаруживается чередование участков с повышенной и резко пониженной плотностью особей мермитид. Такого рода популяционные единицы, намечающиеся внутри единой, сложенной популяции, В.Н. Беклемищев обозначает как «субпопуляции» [3]. Естественно, что всякие влияния, возникающие в одной точке таких популяций, могут изменить лишь близлежащую часть популяции и очень медленно распространяются на более отдаленные ее точки. В периоды массовых размножений насекомых – хозяев субпопуляции рассматриваемых паразитов практически сливаются.

На выраженных лесных полянах, субальпийских и пойменных лугах, чередующихся с крупными участками леса и кустарниковых зарослей, численность мермитид обычно достаточно высокая. За пределами лесных полян число особей паразитов сразу же заметно сокращается. Даже в годы массовых размножений насекомых – хозяев мермитиды на лесных полянах остаются выражено изолированными. Кроме того, в подобных условиях

имеются и виды, характерные исключительно для этих местообитаний, в связи с чем, их границы могут рассматриваться как популяции отдельных видов мермитид.

Наибольшее расстояние между субпопуляциями нами зафиксировано в лесных массивах – 1,5-2,0 км (макс. – 4 км, мин. – 0,5 км); в некосимой лугостепи – 100 м (макс. – 150 м, мин. – 80 м); в водохранилищах – 550 м (макс. – 850 м, мин. – 250 м); Чем дальше друг от друга расположены популяции, и чем менее способен к расселению определенный вид, тем слабее оказывается взаимодействие его популяций. И все же, иммиграция особей из одной популяции в другую – явление неизмеримо более частое, чем приходится наблюдать [12].

Особенности пространственного распределения видов мермитид можно проиллюстрировать на примере лесной поляны в пойме р. Хопра у поселка Варварино (Новохоперский район, Воронежская область).

Площадь поляны, где плотность мермитид ежегодно обнаруживалась достаточно высокая, была сплошь покрыта сетью проб по 0,25 м² (44 пробы) (рис.).

Анализ учтенных мермитид в пробах достоверно указывает на выраженную симпатричность видов этой группы паразитических червей. Мермитиды представлены исключительно смесью видов с хорошо заметными участками их высокой и малой концентрации. Причем, подобное распределение характерно как для малочисленных видов, так и для видов с высокой численностью особей. Обычно лишь часть половозрелых мермитид находится в скоплениях, остальные распределены вне скоплений и образуют фон с пониженной плотностью.

Подобное распределение мермитид в пределах субпопуляций отвечает трехпараметрическому распределению Смурова [7, 11].

Из других закономерностей пространственного распределения мермитид необходимо выделить следующие:

1. Коэффициент вариации численности особей для различных видов колеблется в пределах 80-300 %. В условиях средней поймы р. Хопра наиболее высокий коэффициент вариации отмечен для лугового вида *Oesophagomermis brevivaginata* Artykhovskiy et Khartschenko, 1971. Наименьший коэффициент вариации свойственен видам – убиквистам (*Hexameremis albicans* Siebold, 1848 и *Terrormermis brevis* Hagmaier, 1912), заселяющим практически все сухоходольные местообитания.

2. Все вычисленные индексы агрегированности (Ллойда, Мориста, Лексиса, Смурова) отчетливо согласуются между собой, т.е. их наибольшие и наименьшие значения свойственны, как правило, одним и тем же видам.

3. Обычно наиболее высокая агрегированность обнаруживается у *H. albicans* и *O. brevivaginata*, но в рассмотренных условиях она может колебаться в значительных пределах.

4. Участки повышенной плотности у различных видов мермитид занимают от 10 до 50 % общей площади местообитаний.

5. Плотность мермитид в агрегациях достаточно высокая и может насчитывать несколько десятков особей. На фоне число особей в пробах (0,25 м²) обычно меньше единицы.

Закключение

Мермитиды имеют сложную про-

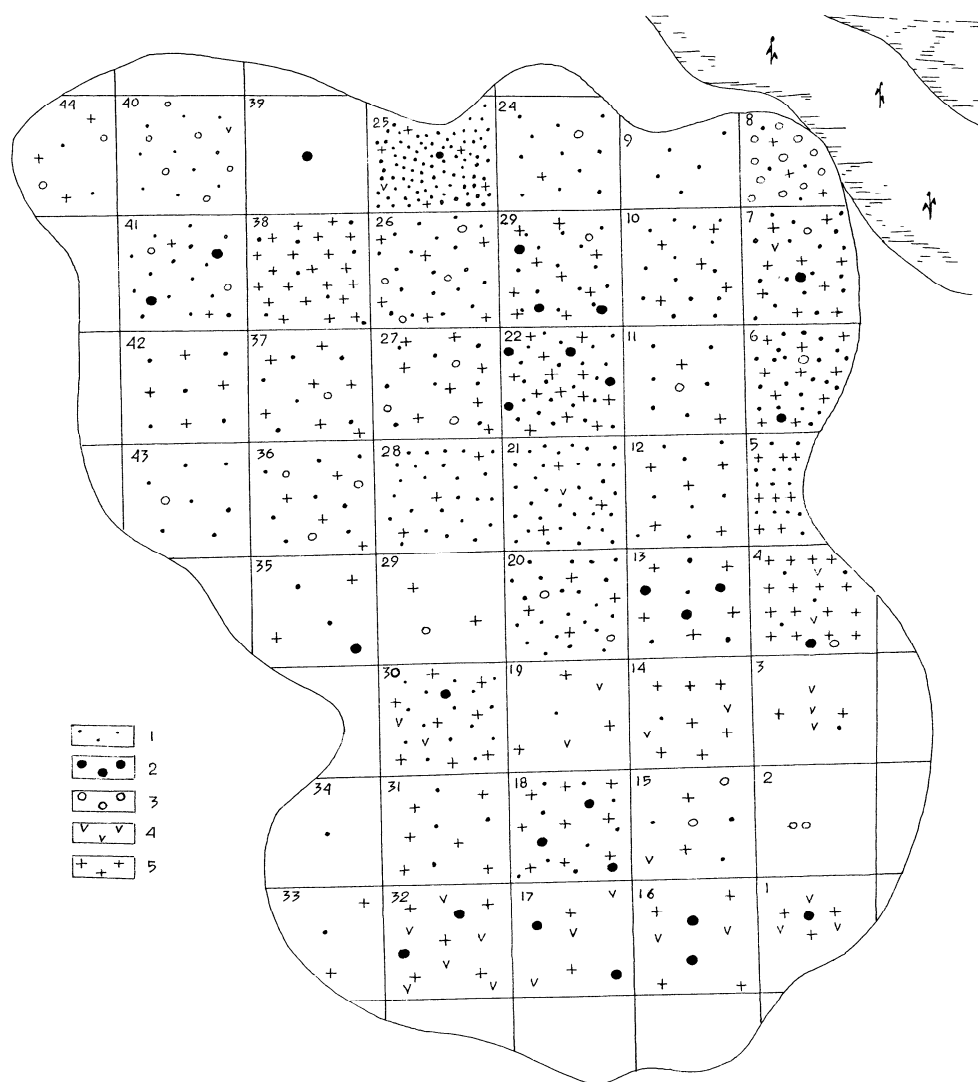


Рисунок. Характер распределения особей различных видов мермитид на лесной поляне в затопляемой пойме р. Хопра: 1 – *Terrormermis brevis*; 2 – *Amphimermis elegans*; 3 – *Oesophagomermis brevivaginata*; 4 – *Mermithidae* sp; 5 – *Hexamermis albicans*

странственную популяционную структуру, представляющую собой видовые комплексы субпопуляций. На суходоле субпопуляции более обособлены, чем это имеет место в

водной среде. В пределах субпопуляций для мермитид характерно агрегированное распределение особей, соответствующее трехпараметрическому распределению Смурова.

Библиографический список

1. Арнольди, К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций [Текст] / К. В. Арнольди // Зоол. журн. – М., 1957. – Т. 36. – Вып. 11. – С. 1609-1630.
2. Беклемишев, В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов [Текст] / В. Н. Беклемишев // Зоол. журн. – М., 1959. – Т. 38. – Вып. 12. – С. 1128-1137.

3. Беклемишев, В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций [Текст] / В.Н. Беклемишев; Бюлл. МОИП. – отд. биол. – М., 1960. – Т. 65. – Вып. 2. – С. 41-50.
4. Гиляров, М. С. Вид, популяция и биоценоз [Текст] / М. С. Гиляров // Зоол. журн. – М., 1954. – Т. 33. – Вып. 4. – С. 769-778.
5. Дажо, Р. Основы экологии [Текст] / Р. Дажо. – М.: изд-во «Прогресс», 1975. – 251 с.
6. Наумов, Н. П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных [Текст] / Н. П. Наумов // Зоол. журн. – М., 1967. – Т. 56.
7. Смуров, А. В. Статистические методы в исследовании пространственного размещения организмов [Текст] / А. В. Смуров // Методы почвенно-зоологических исследований. – М.: Наука, 1975. – С. 217-240.
8. Тимофеев – Ресовский, Н. В. Очерк учения о популяции [Текст] / Н. В. Тимофеев – Ресовский, А. В. Яблоков, Н. В. Глотов. – М.: изд-во «Наука», 1973. – С. 31-84.
9. Харченко, Н. А. О биологии мермитид (Mermithidae, Nematodes) полостных паразитов беспозвоночных [Текст] / Н. А. Харченко // Зоол. журн. – М., 1968. – Т. 47. – Вып. 8. – С. 1142-1150.
10. Харченко, Н. А. Онтогенетические циклы и типы начальных стадий развития мермитид (Mermithida, Nematoda) [Текст] / Н. А. Харченко // Свободноживущие, позвоночные, энтомопатогенные и фитопатогенные нематоды (сб. научн. работ). – Л., 1977. – С. 91-97.
11. Чернов, Ю. И. Основные синэкологические характеристики почвенных беспозвоночных и методы их анализа [Текст] / Ю. И. Чернов // Методы почвенных зоологических исследований. – М.: изд-во «Наука», 1975. – С. 160-216.
12. Шварц, С. С. Популяционная структура вида [Текст] / С. С. Шварц // Зоол. журн. – М., 1965. – Т. 46. – Вып. 10. – С. 1456-1469.

References

1. Arnoldi K.V. On the theory of the area in relation to the environment and the origin of species populations [Arnol'di K.V. O teorii areala v svjazi s jekologiej i proishozhdeniem vidovyh populjacij]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1957, Vol. 36, Issue. 11, pp. 1609-1630. (In Russian).
2. Beklemishev V.N. Population and micropopulations of parasites and nidikols [Beklemishev V.N. Populjicii i mikropopuljicii parazitov i nidikolov]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1959, Vol. 38, Issue. 12, pp. 1128-1137. (In Russian).
3. Beklemishev V.N. Spatial and functional structure of populations [Beklemishev V.N. Prostranstvennaja i funkcional'naja struktura populjacij]. Moscow, 1960, Vol. 65, Issue. 2, pp. 41-50. (In Russian).
4. Gilyarov M.S. Species, populations and ecological communities [Giljarov M.S. Vid, populjacija i biocenozi]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1954, Vol. 33, Issue. 4, pp. 769-778. (In Russian).

5. Dajoz R. Fundamentals of Ecology [Dazho R. Osnovy jekologii]. Moscow, 1975: Publ. House "Progress", 251 p. (In Russian).
6. Naumov N.P. Structure of populations and population dynamics of terrestrial vertebrates [Naumov N.P. Struktura populjacij i dinamika chislennosti nazemnyh pozvonochnyh]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1967, Vol. 56. (In Russian).
7. Smurov A.V. Statistical methods in the study of the spatial distribution of organisms [Smurov A.V. Statisticheskie metody v issledovanii prostranstvennogo razmeshhenija organizmov]. *Metody pochvenno-zoologicheskikh issledovanij – Methods of soil and zoological research*, Moscow, Nauka, 1975, pp. 217-240. (In Russian).
8. Timofeev - Resovsky N.V., Yablokov A.V., Glotov N.V. Essay on the doctrine of the population [Timofeev - Resovsky N.V., Yablokov A.V., Glotov N.V. Oчерк uchenija o populjácii]. Moscow, Nauka, 1973, pp. 31-84. (In Russian).
9. Kharchenko N.A. About Biology of mermithidae (Mermithidae, Nematodes) abdominal parasites of invertebrates [Kharchenko N.A. O biologii mermitid (Mermithidae, Nematodes) polostnyh parazitov bespozvonochnyh]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1968, Vol. 47, Issue. 8, pp. 1142-1150. (In Russian).
10. Kharchenko N.A. Developmental cycles and types of the initial stages of development of mermithidae (Mermithida, Nematoda) [Kharchenko N.A. Ontogeneticheskie cikly i tipy nachal'nyh stadij razvitija mermitid (Mermithida, Nematoda). *Svobodnozhivushhie, pozvonochnye, jentomopatogennye i fitopatogennye nematody (sb. nauchn. rabot)*]. Free-living vertebrates, entomopathogenic and phytopathogenic nematodes (Coll. Scient. Works), Leningrad, 1977, pp. 91-97. (In Russian).
11. Chernov Y.I. Main synecological characteristics of soil invertebrates and methods of analysis [Chernov Y.I. Osnovnye sinjekologicheskie harakteristiki pochvennyh bespozvonochnyh i metody ih analiza]. *Metody pochvennyh zoologicheskikh is-sledovanij – Methods of soil zoological research*, Moscow, Nauka, 1975, pp. 160-216. (In Russian).
12. Schwartz S.S. Population structure of the form [Schwartz S.S. Populjacionnaja struktura vida]. *Zoologicheskij zhurnal – Zoological journal*, 1965, Vol. 46, Issue. 10, pp. 1456-1469. (In Russian).

Сведения об авторах

Харченко Николай Алексеевич – профессор кафедры экологии, защиты леса и лесного охотоведения ФГБОУ ВПО «Воронежская государственная лесотехническая академия», доктор биологических наук, профессор, г. Воронеж, Российская Федерация; e-mail: forest.vrn@gmail.com.

Information about authors

Kharchenko Nikolai Alekseevich – Professor Department of Environment, Forest Protection and Forestry Gamekeeping of FSBEI HPE «Voronezh State Academy of Forestry and Technologies», DSc in Biology, Professor, Voronezh, Russian Federation; e-mail: forest.vrn@gmail.com.